



大豆耐涝性研究进展

孙艳辉^{1,2}, 李啟萌², 张利新², 武婷婷², 袁 珊², 孙 石², 陈庆山¹, 韩天富^{1,2}

(1. 东北农业大学 农学院, 黑龙江 哈尔滨 150030; 2. 中国农业科学院 作物科学研究所, 北京 100081)

摘 要: 涝害是大豆生产中的主要逆境之一, 研究大豆对渍涝的反应、了解其耐涝机理, 对改良大豆品种的耐涝性和制定抗涝农艺措施至关重要。本文概括涝害对大豆生长发育、产量构成、生理生化过程(如光合作用、呼吸作用、内源激素含量)的影响, 介绍大豆耐涝的鉴定方法, 阐述大豆耐涝的遗传规律和分子机制, 对大豆耐涝品种选育进行总结, 并对大豆作物耐涝性研究中存在的问题和发展趋势进行展望。

关键词: 大豆; 耐涝; 生理生化; 分子机制; 品种选育

Research Progress on Waterlogging Tolerance of Soybean

SUN Yan-hui^{1,2}, LI Qi-meng², ZHANG Li-xin², WU Ting-ting², YUAN Shan², SUN Shi², CHEN Qing-shan¹, HAN Tian-fu^{1,2}

(1. College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; 2. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Waterlogging is one of the most important stresses in soybean production. Studying the responses of soybean to waterlogging and understanding its mechanism of waterlogging tolerance are essential for improving the stress resistance of soybean varieties and formulating the agronomic strategies for waterlogging management in the field. In this review, we described the effects of waterlogging on soybean growth and development, yield components, physiological and biochemical processes including photosynthesis, respiration and contents of endogenous hormones, introduced the identification methods for waterlogging tolerance, analyzed the genetic patterns and molecular mechanisms of waterlogging tolerance in soybean, and summarized the progress in soybean variety development for waterlogging tolerance. Furthermore, we discussed the problems and trends of the waterlogging tolerance studies in soybean and crops.

Keywords: soybean; waterlogging tolerance; physiology and biochemistry; molecular mechanisms; variety breeding

涝害(Waterlogging)是指土壤水分含量超过正常田间持水量, 气相被液相取代, 导致作物和大气之间的气体交换减少, 对作物生长发育造成损伤的现象^[1]。根据土壤中水分含量的不同, 又将涝害分为湿害(Wet)和淹涝害(Flood), 前者是指土壤水分达到饱和时对作物的伤害, 后者为地面的积水淹没作物基部或全部而造成的危害^[2-3]。近年来, 全球气候变化加剧, 极端天气频发, 致使洪涝灾害显著增加。2001—2020年, 全国农作物受灾面积高达857.7万hm², 直接造成的经济损失为1678.6亿元^[4]。

大豆作为重要的粮食作物、油料作物和饲用蛋白的主要来源, 对保障我国食物安全和农业可持续发展具有十分重要的作用。我国大豆分布区域较广, 生态条件和耕作制度复杂, 各大产区由于气候原因均有洪涝现象发生, 导致大豆大幅度减产。在大豆生产中, 涝害和干旱、盐渍等逆境一样, 也是大豆减产的重要环境因素。因此, 提高大豆的耐涝

性, 对提高大豆产量, 保证粮食生产安全具有重要意义。本文综合分析涝害对大豆外部形态和内部生理生化过程的影响, 介绍大豆耐涝性鉴定方法, 诠释大豆耐涝性的遗传规律和分子机制, 总结了国内外大豆耐涝种质资源筛选和品种选育的进展, 并对当前存在的问题和未来研究方向进行了讨论, 对大豆耐涝育种和抗涝栽培管理具有一定指导意义。

1 涝害对大豆植株形态和生理生化过程的影响

1.1 涝害对大豆外部形态和产量构成的影响

涝害改变了植物的生长环境, 影响植物正常的生长发育, 其主要原因是土壤含水量过高导致根系缺氧。涝害抑制大豆根瘤的生长和结瘤, 减少根瘤的数量和生物量, 降低固氮效率^[5-7]。同时, 根系缺氧导致地上部分产生一系列的次级反应, 如叶绿素合成能力下降、叶片黄化、新叶形成受阻、叶面积减少, 甚至导致植株死亡^[8-9]。根系对缺氧环境有一

收稿日期: 2022-10-23

基金项目: 广东省重点领域研发计划(2020B020220008); 现代农业产业技术体系建设专项(CARS-04)。

第一作者: 孙艳辉(1997—), 男, 硕士研究生, 主要从事大豆分子育种研究。E-mail: sunyanhui560@163.com。

通讯作者: 韩天富(1963—), 男, 博士, 研究员, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: hantianfu@caas.cn。

定应对能力。研究表明,在涝害发生初期,大豆不定根发生加快,以代替因缺氧而死亡的初生根,有利于根部形成通气组织,促进氧气的运输^[10]。涝害胁迫下,植株茎基部变粗,使植株与水的接触面积变大,增加气体交换和对营养物质的吸收,保持较高的营养储备,增强耐涝性和生存能力^[11-12]。

不同发育时期发生的涝害对大豆产量的影响各不相同。在营养生长发育早期,涝害胁迫主要通过降低大豆植株高度、减少单株荚数和粒数来影响产量^[13]。Oosterhuis 等^[14]在 V2 期(第三个三出复叶完全展开)对两个大豆品种(Essex 和 Forrest)进行 7 d 涝害处理,平均减产 52%。Sullivan 等^[15]在 V2~V3 期对 6 个大豆植株进行涝害胁迫处理 3 d,导致平均减产 20%,并且减产幅度随着涝害时间的延长而增加。对 R1 期(初花期)的 RIL 群体(S99-2281×PI408105A)进行 14 d 涝害胁迫处理,大豆减产 50%^[16-17]。而在 R1~R4 期(初花至盛荚期)对 84 个栽培品种进行连续 28 d 涝害胁迫,大豆平均减产 25%^[18]。Scott 等^[19]在营养生长和生殖生长期分别对 8 个大豆品种进行 2 d 涝害胁迫,分别减产 89 和 129 kg·hm⁻²。可见,生殖生长期比营养生长期受到涝害后减产更严重^[20-21]。

1.2 涝害对大豆生理生化过程的影响

1.2.1 光合作用 光合作用是植物能量物质的来源和生命活动的基础。在涝害发生的情况下,大豆叶片气孔关闭,CO₂气孔阻力增加,水分蒸发减少,光合速率下降^[22-24]。不仅如此,涝害还会抑制光合作用相关酶的活性,导致光合色素的合成减少,叶绿素含量降低,大豆植株叶片黄化,光合作用下降,干物质积累减少,植株生长发育受到抑制^[25-27]。有研究表明,与 12 h 光照/12 h 黑暗相比,持续的黑暗降低了幼苗耐涝性,在完全黑暗条件下淹水 3 d 就会使 90% 幼苗死亡^[28]。此外,随着不定根和通气组织的形成,O₂的运输和摄取能力明显改善,光合作用逐渐恢复^[29-30]。

1.2.2 呼吸作用 涝害导致土壤中的氧气与外界交换受阻,植物有氧呼吸减弱,根系能量短缺、活力下降^[31-32]。为了维持正常的生命活动,植物通过糖酵解和乙醇发酵等方式,在一定程度上可暂时维持能量供应,但长时间涝害胁迫导致乳酸、乙醇和乙醛等有害物质不断积累,细胞质酸化严重,最终导致植物衰老和死亡^[33-34]。乙醇脱氢酶(ADH)和丙酮酸脱羧酶(PDC)作为乙醇发酵途径中关键酶,与乳酸发酵过程中的乳酸脱氢酶(LDH)共同维持植

物体内的氧化还原平衡^[34-35]。Borella 等^[36]研究表明,在耐涝性强的大豆品种中,ADH、PDC 和 LDH 等厌氧呼吸相关的酶活性增强,在涝害前期为植株提供少量能量,保证植株的基本代谢,并通过增强无氧呼吸来促进 ATP 的合成,增强大豆耐涝能力^[37]。

1.2.3 内源激素含量 植物内源激素密切参与植物整个生命过程的调控,各种激素的含量和平衡状况是保证植物正常生命活动的基础。涝害改变了植物内源激素的合成和运输状态,并通过复杂的信号系统感知水分状况的变化,提高植物的耐涝性^[38]。Chen 等^[39]研究表明,施用外源生长素(IAA)可以促进大豆下胚轴生根,提高植株的耐涝性,但用含有 IAA 的溶液对大豆进行涝害处理,72 h 后可以观察到通气组织形成,但 IAA 浓度并无显著差异,说明 IAA 可能不是影响下胚轴中次级通气组织形成的直接原因^[11]。此外,涝害导致的根系低氧环境阻碍了细胞分裂素(CTK)和赤霉素(GA)的合成,从而抑制其向地上部茎叶的运输,茎叶中 CTK 和 GA 降低,致使叶片褪绿^[40]。Kim 等^[41]研究表明,耐涝大豆品种中的 GA 含量明显高于敏感品种,并且随着耐涝性提高 GA 含量显著上升^[41]。与此相反,脱落酸(ABA)与耐涝性呈负相关,降低 ABA 浓度可以提高耐涝性。Shimamura 等^[11]对大豆进行 24 h 涝害胁迫,发现下胚轴中 ABA 浓度下降 50%,并在 72 h 后出现次级通气组织。施用 ABA 会抑制大豆通气组织的发育和根系生长^[41-42]。乙烯(ETH)在涝害胁迫条件下会在植物体内快速积累,促进通气组织和不定根的形成^[43]。研究表明,对受涝害影响的大豆植株施用乙烯利,不定根的数量和根表面积显著增加,植株造成的伤害减轻^[44]。另外,ETH 通过调节植株体内的 GA 和 ABA 的动态平衡来促进植株生长,使植株获取更多氧气,耐涝性增强^[45-46]。

2 大豆耐涝性的鉴定方法

耐涝性鉴定是开展大豆耐涝种质资源评价和耐涝育种的基础,而确定耐涝指标对评价大豆品种的耐涝性至关重要。在以往的研究中,常用种子发芽状况、单株绿叶数、单株荚数、每荚粒数、百粒重、产量、不定根的发育程度、存活率和生长量等直观形态指标来评价大豆的耐涝能力。Nanjo 等^[47]根据幼苗成活率、根无损伤程度、侧根发育情况和移栽后 3 d 胚根生长情况进行大豆的耐涝性鉴定。部分研究也将光合与呼吸强度、保护酶活性、脯氨酸和

丙二醛含量等作为评价大豆耐涝性的生理生化指标。相对而言,直观形态指标操作简单、成本低,但其涝害后的症状具有一定的滞后性,而生理生化指标相对稳定和灵敏,但是操作繁琐、成本高^[48]。由于植物耐涝机制相对复杂,单个形态、生理指标都具有局限性。Dhungana 等^[49]则通过测定叶绿素含量和枝条干重来评价鉴定大豆耐涝性,实现了形态指标和生理指标的结合。陈文杰等^[50]采用主成分分析法,从发芽势、发芽率、正常苗率、轻微损伤粒率、严重损伤粒率和烂粒率等 6 个与耐涝性相关的指标中提取两个主成分,并通过聚类分析将 137 份材料划分为 3 类,利用综合指标法将试验材料划分为 5 个耐涝级别。因此,使用隶属函数值法、主成分分析法等综合评价方法有助于全面评价大豆的耐涝性,弥补单个指标的局限性。

3 大豆耐涝性的遗传规律和分子机制

3.1 大豆耐涝性相关性状的遗传规律

众多研究工作表明,作物的耐涝性是一个复杂的数量性状,受多个数量性状位点(QTL)控制,并且很大程度上受环境影响^[51-52]。盖钧镒等^[53]指出,控制数量性状的基因在效应上存在很大的差异,效应比较大的基因表现出主基因的特征,效应比较小的表现出微效多基因的特征。将主基因+多基因混合遗传模型作为植物数量性状遗传分析模型,可较为全面地了解目标性状的遗传规律。王芳等^[54]采用主基因+多基因混合遗传模型,对大豆的耐涝性进行遗传分析,发现该性状至少受 3 对主效基因控制,主基因遗传率为 42.40%。孙慧敏等^[55]进一步证明,大豆耐涝性是由两对连锁主基因+多基因遗传,主基因遗传率为 62.83%,多基因遗传率仅为 8.9%。刘瑞君等^[56]的研究也表明,该性状主要由少数主效基因控制,多基因效应较低。

3.2 大豆耐涝性相关性状的 QTL 定位

近年来,通过大豆种内或种间亲本构建重组近交系群体,利用连锁分析方法对大豆不同发育阶段的耐涝相关性状进行定位,挖掘出一批与耐涝性相关的数量性状位点(QTL)。van Toai 等^[57]对使用美国北部材料创制的两个重组自交系(Archer × Minsoy 和 Archer × Noir 1)进行涝害胁迫处理及遗传分析,定位到 1 个位于 18 号染色体上、与 Sat064 标记连锁的 QTL,该 QTL 来自于亲本 Archer。而 Reyna 等^[58]在美国潮湿的南方环境下,通过 Archer 衍生的近等基因系(A5403 × Archer 和 P9641 ×

Archer)验证 Sat064 与南方环境下大豆耐涝性的关系,发现二者并无显著相关性,他们还通过近等基因系定位到两个分别位于 5 号和 13 号染色体上的耐涝相关 QTL(Satt385 和 Satt269)^[59]。Githiri 等^[13]通过对大豆 RIL 群体(Misuzudaizu × MoshidouGong503)进行耐涝性鉴定,检测出 7 个与苗期耐涝性相关的 QTL(*fi1-fi7*),分别位于不同的染色体上,其中位于 4 号染色体上 Satt100 位点附近的 *fi1* 在两年中均具有较高的 LOD 值。Sayama 等^[60]通过对不同颜色种皮材料构建的 NIL 群体[Peking(黑色种皮) × Tamahomare(黄色种皮)]进行种子萌发期淹水处理,发现与种皮色素沉积相关的 *Sft2* 更利于大豆耐涝。Nguyen 等^[16]通过观察植株的涝害程度和耐涝产量指数,检测到两个 QTL,即 FTS-11 和 FTS-13,其中 FTS-13 在多个地点和年份被检测到,可解释 18.3% 的表型变异。此外,Nguyen 等^[61]通过对受涝害胁迫后的根系发育情况进行分析,定位到两个位于 12 号染色体上 Satt052 和 Satt302 之间的 QTL(*Qrld-12*, *Qrsad-12*)并通过构建携带目标性状 QTL 的近等位基因系 NIL9-4-5 进一步证明 *Qrld-12* 和 *Qrsad-12* 有助于根系的发育,可提高大豆植株的耐涝性^[61-62]。Dhungana 等^[49]通过测定 RIL 群体(Paldalkong × NTS1116)受涝害胁迫后的叶绿素含量和地上部干重,定位到分别位于 9 条染色体上的 20 个 QTL,其中在 10、12、13 号染色体上检测出的 QTL 具有较强的环境稳定性。进一步对使用共同亲本(NTS1116)构建的 RIL 群体进行耐涝性鉴定表明 *qSFT_7-3* 位点在多个环境中被鉴定,可解释 30.7% 表型变异^[26]。

Yu 等^[63]采用混合线性模型 MLM 和 mrMLM 进行大豆耐涝性全基因组关联分析(GWAS),分别检测到 25 和 21 个与萌发期耐涝性相关的数量性状核苷酸(QTN),其中两个模型均检测到的 3 个主效 QTN(*QTN13*、*qNSR-10* 和 *qEC-7-2*)。Wu 等^[64]通过 GWAS 检测到与生殖生长阶段耐涝性相关的 14 个 SNP,分别位于 4 条染色体上,其中 5 个 SNP 位于与耐涝性相关的候选基因编码区内。Sharmin 等^[65]对电导率(EC)、萌发率(GR)、芽长(SHL)和根长(RL)等耐涝性相关的生理指标进行 GWAS 分析,共检测到了 4 个主效 SNP 位点 Gm_08_11971416、Gm_08_46239716、Gm_05_1000479 和 Gm_01_53535790。随着基因组测序成本的不断下降和各种表型数据的不断积累,应用 GWAS 方法解决植物复杂性状已经成为重要的研究手段。另外,通过连锁

分析和关联分析共同定位耐涝性相关位点,可进一步加快大豆耐涝性相关基因挖掘研究。

3.3 大豆耐涝性相关基因的克隆及功能分析

随着生物信息学、分子生物学和基因工程等新技术的快速发展,在水稻^[66]、玉米^[67]、小麦^[68]、拟南芥^[69]等植物中,相继分离到与耐涝性相关的基因。目前,大豆耐涝基因挖掘也取得一定进展。研究发现,过表达 *GmAdh2* 基因,可引起糖酵解和酒精发酵相关过程发生变化,增强厌氧呼吸,为缺氧条件下的幼苗提供能量^[70]。*Glyma. 04g240800* 基因与乙醇脱氢酶相关,提高该基因表达量可增强大豆耐涝性,因此,可将该基因的表达水平作为大豆耐涝性的鉴定指标之一^[71-72]。Li 等^[37]从野生大豆 PI8B 中挖掘到耐涝基因 *GsCNGC20-f*,发现该基因通过维持较高的 Ca^{2+} 含量增强厌氧代谢(ADH 和 PDC 活性更高)和能量储备(ATP 水平更高),从而减轻带有毛状根的转基因大豆植株的涝害损伤。另外,研究发现 XTH 介导的细胞壁重塑在大豆耐涝性能提升方面也发挥重要作用,*AtXTH31* 基因表达可使大豆在涝害条件下具有更高的发芽率和更长的根/下胚轴^[73]。此外,谷胱甘肽 S-转移酶基因家族成员 *GsGSTU24* 和 *GsGSTU42* 可通过提高抗氧化能力和光合能力减少涝害条件下活性氧(ROS)的积累并重建 ROS 稳态平衡,增强大豆的耐涝性^[74]。目前,对大豆耐涝性分子机制的研究仍处于初步阶段,有待进一步深化。

4 大豆耐涝种质资源筛选和品种选育

经过长期的自然选择和人工选择,大豆种质资源在耐涝性方面积累了丰富的遗传变异。经过多年的努力,育种家们已经寻找、收集、评估和筛选了一批耐涝大豆种质资源。Wu 等^[8]连续 4~5 年进行大豆耐涝种质资源鉴定和评价,从 722 份种质资源中筛选出 11 份耐涝材料 PI408105A、PI471931、PI471938、RA-452、Walters、R11-6870、R10-4892、R10-230、R07-6669、R07-2001 和 R04-342。王芳等^[75]对我国 749 份大豆种质资源进行耐涝筛选,共筛选出 11 份高度耐涝优异种质,其中 8 份为来自不同省份的栽培大豆(N04974.1、N04268.0、N23599.0、N24596.0、N23613.0、N21043.0、N05193.0 和 N08673.1),3 份为野生大豆(N24835.0、N24850.0、N23444.0),其中 N24835.0 和 N24850.0 的耐涝性鉴定结果和它们在 2003 年夏天南京江浦水灾中的表现结果一致,说明这两份材料具有相对稳定的耐涝性。王彩

洁等^[76]对黄淮海地区推广的 10 个大豆品种进行耐涝性比较研究,其中齐黄 42、齐黄 34 和中黄 37 均表现出较好的耐涝性。此外,陈文杰等^[77]对我国南方 7 个省份的 200 份材料[160 份地方品种、40 份育成品种(系)]进行耐涝性鉴定和评价,筛选出 11 份地方品种和 4 份育成品种(系),从地理来源看,海南和广西大豆种质综合耐涝性较强,其中育成品种桂春 8 号和桂春 11 号在两次试验中均表现出较强的耐涝性。总的来看,仍需加强不同生态区域耐涝种质资源收集和鉴定,加快耐涝优异大豆品种选育。

5 总结与展望

在我国东北、黄淮海和南方大豆产区,均存在由季节性降雨不均导致的涝害,其中,东北东部和黄淮海南部地区大豆生长后期降雨偏多,易发生内涝,而南方大豆产区由于夏季梅雨和秋季洪水频繁,涝害更为严重,造成大豆产量大幅度下降。近年来,随着气候变化不断加剧,极端天气频发,涝害问题日益突出。然而,目前对大豆耐涝性的基础研究尚不深入,大豆耐涝性鉴定技术体系和平台不够完善,系统性的耐涝育种工作尚未展开,生产上缺少耐涝性强、综合性状优良的耐涝高产大豆品种。

我国是大豆起源国和大豆分布区域最广的国家,拥有十分丰富的大豆种质资源,包括从南到北广泛分布的野生大豆。部分野生大豆生长于河岸、水塘等积水环境,说明其具有很强的耐涝能力。在栽培大豆中,不同地区品种的耐涝性也存在明显差异。耐涝性鉴定技术的改进和分子生物学、生物育种技术的快速发展,为选育耐涝大豆品种创造了前所未有的条件。水稻等耐涝作物耐低氧分子机制的揭示也可为大豆耐涝育种提供有价值的参考和借鉴。

深入研究大豆耐涝性的遗传规律和分子机制,筛选耐涝种质,挖掘耐涝基因,创制耐涝材料,培育耐涝新品种对扩展大豆种植区域、提高大豆抗灾减灾能力、保障大豆生产安全、提高大豆自给能力具有重大意义。近期,建议在以下方面加强研究:(1)利用多种耐涝性鉴定指标和方法对库存种质资源进行全方位的耐涝性鉴定,筛选耐涝时间长和耐涝性强的优异大豆种质资源;(2)利用多种基因定位法,深入挖掘大豆耐涝相关基因,阐明大豆耐涝性的遗传和分子机制;(3)借助转基因、基因编辑、全基因组选择等生物育种手段,创制耐低氧能力突

出的耐涝新材料;(4)建立简单高效的大豆耐涝性鉴定技术体系和耐涝育种体系,加强耐涝性与丰产性、抗病性等优质性状的聚合;(5)在易发生涝害地区,建立耐涝大豆区域试验体系和品种审定标准,加快耐涝高产大豆新品种选育,建全良种繁育技术体系。

参考文献

[1] 王宝山. 逆境植物生物学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2010. (WANG B S. Plant biology under stress[M]. Beijing: Higher Education Press, 2010.)

[2] SASIDHARAN R, BAILEY-SERRES J, ASHIKARI M, et al. Community recommendations on terminology and procedures used in flooding and low oxygen stress research[J]. New Phytologist, 2017, 214(4): 1403-1407.

[3] 李林, 邹冬生, 刘登望, 等. 花生等农作物耐湿涝性研究进展[J]. 中国油料作物学报, 2004, 26(3): 105-110. (LI L, ZOU D S, LIU D W, et al. Research progress on waterlogging in peanut and other crops [J]. Chinese Journal of Oil Crop Science, 2004, 26(3): 105-110.)

[4] 李莹, 赵珊珊. 2001—2020 年中国洪涝灾害损失与致灾危险性研究[J]. 气候变化研究进展, 2022, 18(2): 154-165. (LI Y, ZHAO S S. Flood losses and hazards in China from 2001 to 2020 [J]. Advances in Climate Change Research, 2022, 18(2): 154-165.)

[5] HENSHAW T L, GILBERT R A, SCHOLBERG J M S, et al. Soya bean (*Glycine max* L. Merr.) genotype response to early - season flooding: I. Root and nodule development[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2007, 193(3): 177-188.

[6] NGUYEN V L, BINH V T, HOANG D T, et al. Genotypic variation in morphological and physiological response of soybean to waterlogging at flowering stage [J]. International Journal of Agricultural Science Research, 2015, 4(8): 150-157.

[7] 朱建强, 张文英, 欧光华, 等. 夏大豆花荚期受渍胁迫对农艺性状、产量与品质的影响[J]. 大豆科学, 2001, 20(1): 71-74. (ZHU J Q, ZHANG W Y, OU G H, et al. Influence upon agronomic properties, yields and qualities of summer soybean in period of soybean with flowers and pods under subsurface waterlogging of soybean field [J]. Soybean Science, 2001, 20(1): 71-74.)

[8] WU C J, ZENG A, CHEN P, et al. Evaluation and development of flood-tolerant soybean cultivars[J]. Plant Breeding, 2017, 136(6): 913-923.

[9] WU C J, ZENG A, CHEN P Y, et al. An effective field screening method for flood tolerance in soybean [J]. Plant Breeding, 2017, 136(5): 710-719.

[10] VALLIYODAN B, YE H, SONG L, et al. Genetic diversity and genomic strategies for improving drought and waterlogging tolerance in soybeans[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(8): 1835-1849.

[11] SHIMAMURA S, NISHIMURA T, KOSHIBA T, et al. Effects of anti-auxins on secondary aerenchyma formation in flooded soybean hypocotyls [J]. Plant Production Science, 2016, 19(1): 154-160.

[12] THOMAS A L, GUERREIRO S M C, SODEK L. Aerenchyma formation and recovery from hypoxia of the flooded root system of nodulated soybean [J]. Annals of Botany, 2005, 96(7): 1191-1198.

[13] GITHIRI S M, WATANABE S, HARADA K, et al. QTL analysis of flooding tolerance in soybean at an early vegetative growth stage [J]. Plant Breeding, 2006, 125(6): 613-618.

[14] OOSTERHUIS D M, SCOTT H D, HAMPTON R E, et al. Physiological responses of two soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] cultivars to short-term flooding[J]. Environment and Experimental Botany, 1990, 30(1): 85-92.

[15] SULLIVAN M, VANTOAI T, FAUSEY N, et al. Evaluating on-farm flooding impacts on soybean [J]. Crop Science, 2001, 41(1): 93-100.

[16] NGUYEN V T, VUONG T D, VANTOAI T, et al. Mapping of quantitative trait loci associated with resistance to *phytophthora soja* and flooding tolerance in soybean [J]. Crop Science, 2012, 52(6): 2481-249.

[17] VALLIYODAN B, VAN TOAI T T, ALVES J D, et al. Expression of root-related transcription factors associated with flooding tolerance of soybean (*Glycine max*) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2014, 15(10): 17622-17643.

[18] VANTOAI T T, BEUERLEIN A F, SCHMITTHENNER S K, et al. Genetic variability for flooding tolerance in soybeans[J]. Crop Science, 1994, 34(4): 1112-1115.

[19] SCOTT H D, DEANGULO J, DANIELS M B, et al. Flood duration effects on soybean growth and yield [J]. Agronomy Journal, 1989, 81(4): 631-636.

[20] 韩亮亮, 周琴, 陈卫平, 等. 淹水对大豆生长和产量的影响[J]. 大豆科学, 2011, 30(4): 589-595. (HAN L L, ZHOU Q, CHEN W P, et al. Effects of flooding on growth and yield of soybean [J]. Soybean Science, 2011, 30(4): 589-595.)

[21] 倪君蒂, 李振国. 淹水对大豆生长的影响[J]. 大豆科学, 2000, 19(1): 42-48. (NI J T, LI Z G. Effect of flooding on soybean growth [J]. Soybean Science, 2000, 19(1): 42-48.)

[22] 韩晓增, 裴宇峰, 王守宇, 等. 水氮耦合对大豆生长发育的影响: II. 水氮耦合对大豆生理特征的影响[J]. 大豆科学, 2006, 25(2): 103-108. (HAN X Z, PEI Y F, WANG S Y, et al. Effects of water and nitrogen coupling on soybean growth and development. II. Effects of water and nitrogen coupling on physiological characteristics of soybean [J]. Soybean Science, 2006, 25(2): 103-108.)

[23] COLMER T D, WINKEL A, PEDERSEN O. A perspective on underwater photosynthesis in submerged terrestrial wetland plants [J]. AoB Plants, 2011, 2011(1): 30-45.

[24] VOESENEK L A C J, BAILEY-SERRES J. Flood adaptive traits and processes: An overview [J]. New Phytologist, 2015, 206(1): 57-73.

- [25] 张子戊, 王帅, 胡刘涛, 等. 不同小粒大豆品种幼苗期对耐涝性的生理响应及抗性鉴定[J]. 延边大学农学报, 2018, 40(4): 51-57. (ZHANG Z X, WANG S, HU L T, et al. Physiological response and resistance identification of different small grain soybean varieties to waterlogging tolerance at seedling stage[J]. Agricultural Science Journal of Yanbian University, 2018, 40(4): 51-57.)
- [26] DHUNGANA S K, KIM H S, KANG B K, et al. Identification of QTL for tolerance to flooding stress at seedling stage of soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. Agronomy, 2021, 11(5): 908-920.
- [27] JACKSON M B, ISHIZAWA K, ITO O. Evolution and mechanisms of plant tolerance to flooding stress[J]. Annals of Botany, 2009, 103(2): 137-142.
- [28] TAMANG B G, MAGLIOZZI J O, MAROOF M A S, et al. Physiological and transcriptomic characterization of submergence and reoxygenation responses in soybean seedlings[J]. Plant, Cell & Environment, 2014, 37(10): 2350-2365.
- [29] OH K W, LIM S G, KIM S R, et al. Flooding affects root morphology and photosynthesis in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] [J]. Korean Journal of Crop Science. 2008, 120(1): 1-4.
- [30] BACANAMWO M, PURCELL L C. Soybean root morphological and anatomical traits associated with acclimation to flooding[J]. Crop Science, 1999, 39(1): 143-149.
- [31] XIE X, HE Z, CHEN N, et al. The roles of environmental factors in regulation of oxidative stress in plant[J]. BioMed Research International, 2019, 2019(4): 1-11.
- [32] VAN VEEN H, AKMAN M, JAMAR D C L, et al. Group VII ethylene response factor diversification and regulation in four species from flood-prone environments [J]. Plant, Cell & Environment, 2014, 37(10): 2421-2432.
- [33] LORETI E, WAN VEEN H, PERATA P. Plant responses to flooding stress[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2016, 33(1): 64-71.
- [34] BAILEY-SERRES J, CHANG R. Sensing and signaling in response to oxygen deprivation in plants and other organisms[J]. Annals of Botany, 2005, 96(4): 507-518.
- [35] GARCIA N, DA-SILVA C J, COCCO K L T, et al. Waterlogging tolerance of five soybean genotypes through different physiological and biochemical mechanisms [J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 172: 103975.
- [36] BORELLA J, AMARANTE L, OLIVEIRA D S C, et al. Waterlogging-induced changes in fermentative metabolism in roots and nodules of soybean genotypes[J]. Scientia Agricola, 2014, 71(6): 499-508.
- [37] LI X, LIU X, GU M, et al. Overexpression of *GsCNGC20-f* from *Glycine soja* confers submergence tolerance to hairy-root composite soybean plants and *Arabidopsis* seedlings by enhancing anaerobic respiration[J]. Environmental and Experimental Botany, 2022, 199: 104901.
- [38] BARTOLI C G, CASALONGUE C A, SIMONTACCHI M, et al. Interactions between hormone and redox signaling pathways in the control of growth and cross tolerance to stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 94(1): 73-88.
- [39] CHEN L M, CHENG J T, CHEN E L, et al. Naphthaleneacetic acid suppresses peroxidase activity during the induction of adventitious roots in soybean hypocotyls [J]. Journal of Plant Physiology, 2002, 159(12): 1349-1354.
- [40] REID D M, CROZIER A. Effects of waterlogging on the gibberellin content and growth of tomato plants [J]. Journal of Experimental Botany, 1971, 22(1): 39-48.
- [41] KIM Y H, HWANG S J, WAQAS M, et al. Comparative analysis of endogenous hormones level in two soybean (*Glycine max* L.) lines differing in waterlogging tolerance [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 714-727.
- [42] KOMATSU S, HAN C, NANJO Y, et al. Label-free quantitative proteomic analysis of abscisic acid effect in early-stage soybean under flooding [J]. Journal of Proteome Research, 2013, 12(11): 4769-4784.
- [43] HARTMAN S, LIU Z, VAN VEEN H, et al. Ethylene mediated nitric oxide depletion pre-adapts plants to hypoxia stress [J]. Nature Communications, 2019, 10: 4020.
- [44] KIM Y, SEO C W, KHAN A L, et al. Exo-ethylene application mitigates waterlogging stress in soybean (*Glycine max* L.) [J]. BMC Plant Biology, 2018, 18: 254.
- [45] RZEWUSKI G, SAUTER M. Ethylene biosynthesis and signaling in rice[J]. Plant Science, 2008, 175(1-2): 32-42.
- [46] FUKAO T, BAILEY-SERRES J. Ethylene-a key regulator of submergence responses in rice [J]. Plant Science, 2008, 175(1): 43-51.
- [47] NANJO Y, JANG H Y, KIM H S, et al. Analyses of flooding tolerance of soybean varieties at emergence and varietal differences in their proteomes[J]. Phytochemistry, 2014, 106(1): 25-36.
- [48] 陈文杰, 汤复跃, 梁江, 等. 大豆耐涝研究进展[J]. 南方农业学报, 2012, 43(2): 191-195. (CHEN W J, TANG F Y, LIANG J, et al. Research progress on waterlogging tolerance in soybean [J]. Journal of Southern Agriculture, 2012, 43(2): 191-195.)
- [49] DHUNGANA S K, KIM H S, KANG B K, et al. Quantitative trait loci mapping for flooding tolerance at an early growth stage of soybean recombinant inbred line population [J]. Plant Breeding, 2020, 139(3): 626-638.
- [50] 陈文杰, 梁江, 汤复跃, 等. 不同大豆种质种子耐浸水能力鉴定[J]. 中国油料作物学报, 2018, 40(3): 381-390. (CHEN W J, LIANG J, TANG F Y, et al. Analysis of seed-flooding tolerance of soybean germplasms [J]. Chinese Journal of Oil Crop Science, 2018, 40(3): 381-390.)
- [51] BORU G, VAN GINKEL M, KRONSTAD W E, et al. Expression and inheritance of tolerance to waterlogging stress in wheat [J]. Euphytica, 2001, 117(2): 91-98.
- [52] XU K, MACKILL D J. A major locus for submergence tolerance mapped on rice chromosome 9 [J]. Molecular Breeding, 1996, 2(3): 219-224.
- [53] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系 [M]. 北

京: 科学出版社, 2003. (GAI J Y, ZHANG Y M, WANG J K. Genetic system of quantitative traits in plants [M]. Beijing: Science Press, 2003.)

[54] 王芳, 赵团结, 喻德跃, 等. 大豆苗期耐淹性的遗传与 QTL 分析[J]. 作物学报, 2008, 34(5): 748-753. (WANG F, ZHAO T J, YU D Y, et al. Inheritance and QTL mapping of waterlogging tolerance at seedling stage of soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(5): 748-753.)

[55] 孙慧敏, 赵团结, 盖钧镱. 大豆苗期耐淹性的遗传与 QTL 分析[J]. 作物学报, 2010, 36(4): 590-595. (SUN H M, ZHAO T J, GAI J Y. Inheritance and QTL mapping of waterlogging tolerance at seedling stage of soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(4): 590-595.)

[56] 刘瑞君, 靖静, 李志, 等. 栽培 × 野生大豆 2 个重组自交家系群体种子耐淹性遗传分析[J]. 大豆科学, 2013, 32(5): 581-586. (LIU R J, JING J, LI Z, et al. Genetic analysis of seed germination characters under submergence stress in two recombinant inbred line populations of *Glycine max* × *Glycine soja* [J]. Soybean Science, 2013, 32(5): 581-586.)

[57] VANTOAI T T, MARTIN S K S, CHASE K, et al. Identification of a QTL associated with tolerance of soybean to soil waterlogging [J]. Crop Science, 2001, 41(4): 1247-1252.

[58] REYNA N, CORNELIOUS B, SHANNON J G, et al. Evaluation of a QTL for waterlogging tolerance in southern soybean germplasm [J]. Crop Science, 2003, 43(6): 2077-2082.

[59] CORNELIOUS B, CHEN P, CHEN Y, et al. Identification of QTLs underlying water-logging tolerance in soybean [J]. Molecular Breeding, 2005, 16(2): 103-112.

[60] SAYAMA T, NAKAZAKI T, ISHIKAWA G, et al. QTL analysis of seed-flooding tolerance in soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. Plant Science, 2009, 176(4): 514-521.

[61] NGUYEN V L, TAKAHASHI R, GITHIRI S M, et al. Mapping quantitative trait loci for root development under hypoxia conditions in soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2017, 130(4): 743-755.

[62] NGUYEN V L, DANG T H H, CHU H D, et al. Near-isogenic lines of soybean confirm a QTL for seed waterlogging tolerance at different temperatures[J]. Euphytica, 2021, 217(1): 1-10.

[63] YU Z P, CHANG F G, LV W H, et al. Identification of QTN and candidate gene for seed-flooding tolerance in soybean [*Glycine max* L. Merr.] using genome-wide association study (GWAS) [J]. Genes, 2019, 10(12): 957-980.

[64] WU C J, MOZZONI L A, MOSELEY D, et al. Genome-wide association mapping of flooding tolerance in soybean [J]. Molecular Breeding, 2020, 40(1): 1-14.

[65] SHARMIN R A, KARIKARI B, CHANG F G, et al. Genome-wide association study uncovers major genetic loci associated with seed flooding tolerance in soybean[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21: 497.

[66] XU K, XU X, FUKAO T, et al. *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice [J]. Nature, 2006, 442(7103): 705-708.

[67] YU F, LIANG K, FANG T, et al. A group VII ethylene response factor gene, *ZmEREB180*, coordinates waterlogging tolerance in maize seedlings[J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(12): 2286-2298.

[68] WEI X N, XU H J, RONG W, et al. Constitutive expression of a stabilized transcription factor group ERFVII ethylene response factor enhances waterlogging tolerance in wheat without penalizing grain yield[J]. Plant, Cell & Environment, 2019, 42(5): 1471-1485.

[69] DOLFERUS R, WOLANSKY M, CARROLL R, et al. Functional analysis of lactate dehydrogenase during hypoxic stress in *Arabidopsis* [J]. Functional Plant Biology, 2008, 35(2): 131-140.

[70] TOUGOU M, HASHIGUCHI A, YUKAWA K, et al. Responses to flooding stress in soybean seedlings with the alcohol dehydrogenase transgene[J]. Plant Biotechnology, 2012, 29(3): 301-305.

[71] NAKAYAMA T J, RODRIGUES F A, NEUMAIER N, et al. Reference genes for quantitative real-time polymerase chain reaction studies in soybean plants under hypoxic conditions[J]. Genetics and Molecular Research, 2014, 13(1): 860-871.

[72] TUCKER M L, MURPHY C A, YANG R H. Gene expression profiling and shared promoter motif for cell wall-modifying proteins expressed in soybean cyst nematode-infected roots [J]. Plant Physiology, 2011, 156(1): 319-329.

[73] SONG L, VALLIYODAN B, PRINCE S, et al. Characterization of the *XTH* gene family: New insight to the roles in soybean flooding tolerance[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(9): 2705-2725.

[74] LI X, WANG Y, LIU F, et al. Transcriptomic analysis of *Glycine soja* and *G. max* seedlings and functional characterization of *GsGSTU24* and *GsGSTU42* genes under submergence stress [J]. Environment and Experimental Botany, 2020, 171: 103963.

[75] 王芳, 赵团结, 盖钧镱. 大豆野生与栽培资源苗期耐淹性的鉴定, 生态区特征和优异种质发掘[J]. 大豆科学, 2007, 26(6): 828-834. (WANG F, ZHAO T J, GAI J Y. Evaluation, eco-region characterization and elite germplasm identification of submergence tolerance at seedling stage in wild and cultivated soybeans[J]. Soybean Science, 2007, 26(6): 828-834.)

[76] 王彩洁, 李伟, 张礼凤, 等. 黄淮海地区主栽大豆品种耐涝性比较研究[J]. 山东农业科学, 2016, 48(5): 23-27. (WANG C J, LI W, ZHANG L F, et al. Comparative studies on waterlogging tolerance of major soybean cultivars in Huanghuaihai Valley Region [J]. Shandong Agricultural Sciences, 2016, 48(5): 23-27.)

[77] 陈文杰, 陈渊, 韦清源, 等. 南方大豆种质种子耐浸水能力鉴定与分析[J]. 大豆科学, 2020, 39(2): 165-173. (CHEN W J, CHEN Y, WEI Q Y, et al. Seed-flooding tolerance identification and comparison of soybean germplasm resources in southern China [J]. Soybean Science, 2020, 39(2): 165-173.)