

大豆耐铝毒的鉴定和相关根系性状的遗传分析^{*}

刘莹 盖钧镒^{**}

(南京农业大学大豆研究所, 国家大豆改良中心, 作物遗传与种质创新国家重点试验室, 南京 210095)

摘要 选取黄淮海和长江中下游地区代表性材料 51 份, 在苗期以株高、叶龄、根干重和茎叶干重隶属函数的平均值为指标进行耐铝毒性鉴定, 从中筛选出惠民铁竹杆、齐黄 1 号、长垣范屯小天鹅蛋、汝南平顶豆、油 91—11、上海大青豆(选)和新昌六月豆等强耐性材料(1 级)和 5—5、大乌豆、南农 1138—2×86—53 等强敏感性(5 级)材料。相关分析表明, 一级侧根数、主根长、总根长、根体积和根干重的相对值与耐铝毒隶属函数值均呈极显著相关, 可作为耐铝毒性的根系性状指标。利用“波高×NG94—156”衍生的重组自交家系群体为材料, 采用主基因+多基因混合遗传模型分离分析方法对耐铝毒相关根系性状进行遗传分析。结果表明, 该两亲本间(4 级与 2 级间)一级侧根数比、主根长比、总根长比和根干重比的遗传为 3 对主基因+多基因模型, 主基因遗传率为 80.22%—91.81%, 多基因遗传率为 3.52%—11.39%; 根体积比的遗传为 3 对主基因模型, 主基因遗传率为 93.44%。耐铝毒相关根系性状主要由主基因控制。

关键词 大豆; 耐铝毒; 根系性状; 遗传; 数量性状分离分析

中图分类号 S 565.1 文献标识码 A 文章编号 1000—9841(2004)03—0164—05

全世界用于大豆生产的酸性土壤面积占大豆总面积的 35%, 仅次于玉米, 远远高于其它作物(Von, 1995)。铝不仅是酸性土壤上土壤酸度主要来源, 同时由于其交换量占土壤阳离子交换总量的 20%—80%, 导致土壤中阳离子易于淋失, 使磷、钾、钙、镁、硼、钼等营养元素缺乏(李庆远, 1983)。因此作物耐酸性与耐铝毒性具有一致性, 作物生长障碍直接与铝毒害相关, 铝毒害是酸性土壤上最主要的问题(Wright, 1989)。

我国南方广大红壤存在土壤酸性及相应的铝毒害问题, 增强大豆的耐铝毒能力对红壤地区的开发具有重要意义。

关于大豆耐铝毒的遗传研究报道极少, 目前只明确大豆耐铝毒性受基因控制(Wright, 1989), 而对其遗传机制还缺乏深入研究。大豆根系受铝毒害影响明显, 根系形态指标亦常被用于耐铝毒的种质鉴定筛选。本研究在筛选鉴定耐铝毒性大豆种质的基础上, 发掘耐铝毒的相关根系性状并进一步探索这

些根系性状的遗传机制。

1 材料与方法

1.1 铝胁迫浓度的确定

采用 1/5Steteinburg (Foy, 1967) 营养液, 砂培。设铝浓度分别为 0、7ppm、14ppm、21ppm、28ppm、35ppm, 营养液 pH 调至 4.1。盆钵规格为 $\Phi 25 \times h 28$ cm, 每盆留 2 株, 随机排列, 3 次重复。供试材料为 PI 416937。将种子催芽萌发后, 选取主根长度一致的播入盆中, 立即加配置好的营养液 800ml/盆, 以后每 4 天浇灌相应营养液 400ml/盆, 2 周后收获。考察株高、叶令、根干重、茎叶干重。

1.2 供试材料及耐铝毒鉴定试验

从各生态区选取 301 份材料, 于根系形态稳定的结荚鼓粒期大田挖根观察根系形态。根据根系形态的不同从中选取黄淮海和长江中下游地区的代表性材料 51 份为供试材料, 其中陕西 3 份、山西 3 份、河北 5 份、山东 5 份、河南 5 份、安徽 3 份、湖北 2

^{*} 收稿日期: 2004—03—22

基金项目: 国际原子能机构资助项目 No. 303—D2—CPR—10815 (International Atomic Energy Agency Project No. 03—D2—CPR—10815), 农业部 948 项目, No. 201013(A)

^{**} 通讯作者: Author for correspondence. Tel: 025—84395405; E-mail: sn@njau.edu.cn

作者简介: 刘莹(1966—), 女, 讲师, 在职博士研究生, 从事大豆耐逆性的遗传育种研究。

份、江苏 16 份、江西 3 份、浙江 5 份, 另外以美国品种 1 份(PI416937)为对照。

实验设计为裂区, 盆播砂培。主区为对照和铝毒胁迫, 副区为品种, 每副区为一盆, 盆钵规格同上, 每盆留 2 株, 3 次重复。种子催芽后, 同一品种挑选胚根长度一致的种子种于盆钵。根据预备实验结果, 采用铝浓度为 28ppm 的营养液处理材料, 两周后收获。测定株高、叶龄、根干重和茎叶干重。以耐铝毒隶属函数值为指标进行耐铝毒性分级。

$$F_i = \frac{X_{ij} - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}}$$
 X_{ij} 为第 i 个材料第 j 个性状胁迫对非胁迫的比值, X_{\max} 、 X_{\min} 分别为该性状中最大、最小值。 F_i 为第 i 个品种该性状的隶属值。最后按材料将各性状的隶属值进行平均, 得平均隶属函数值。各供试材料按照下列标准进行耐铝毒性分级。

- 1 级: 平均隶属值在 0.8 以上——耐铝毒
- 2 级: 平均隶属值在 0.6—0.8 之间——较耐铝毒
- 3 级: 平均隶属值在 0.4—0.6 之间——中间型
- 4 级: 平均隶属值在 0.2—0.4 之间——铝毒较敏感型
- 5 级: 平均隶属值在 0.2 以下——铝毒敏感型

1.3 根系性状的测定及其与耐铝毒性的相关分析
对供试材料除测定以上 4 个性状外, 还测定了以下 4 个性状, 并求得胁迫/非胁迫的相对值。

总根长和根体积: 将根系浸入 FAA 固定液固定

半小时, 剪下基根(basal root)及主根(tap root), 置 Epson 扫描仪上扫描, 采用 WinRhizo 根系分析软件计算总根长、根体积。

一级侧根数: 人工计数长度大于 1cm 的主根上的一级分枝根数。

主根长: 人工计量主根长度。

1.4 耐铝毒相关根系性状遗传的分离分析
将波高(不耐)和 NG94—156(耐)衍生的 RIL 群体盆钵砂培, 试验设计同 1.2。出苗后每盆留 1 株, 每隔 5 天浇灌一次铝胁迫营养液, 待 V4 期收获, 测定根干重和上述 4 个根系性状并求得相对值(方法同上), 应用盖钧镒等^[5]的数量性状主基因+多基因混合遗传模型进行 RIL 遗传分析。

2 结果与分析

2.1 铝浓度的确定

采用 PI416937 品种(该品种已知为中度耐性)确定铝毒害的临界浓度, 结果见表 1。从表中可见, 铝浓度较低时, 与对照相比, 所测定的地上部和地下部指标参数相差很小, 甚至还有微弱的增加。当铝浓度为 14ppm 时, 与对照相比, 根系各指标值有所下降; 当铝浓度为 28ppm 时, 根系各指标值降低明显, 同时地上部指标值亦有下降; 当铝浓度为 35ppm 时, 地下/上部各指标值均明显下降。由此, 本实验将 28ppm 的铝浓度作为大豆苗期的铝毒害临界浓度。

表 1 不同铝浓度下大豆植株地上部和地下部性状的表现

Table 1 The performance of above ground and under ground traits under different aluminum concentration treatment

铝浓度 (ppm) Concen tration	株高 (cm) Plant height	叶龄 (片) No. leaves	根干重 (g) Dry root weight	茎叶干重 (g) Dry stem and leave weight	侧根数 Number of lateral roots	主根长 (cm) Tap root length	总根长 (cm) Total root length	根体积 (cm ³) Root volume
0	16.7	3.3	0.247	0.551	99.2	28.1	528.4	0.525
7	17.5	3.3	0.266	0.564	104.0	31.9	563.0	0.529
14	16.9	3.3	0.232	0.547	94.3	26.5	496.1	0.485
21	14.8	3.2	0.225	0.512	98.0	26.2	486.1	0.483
28	13.4	3.1	0.206	0.484	94.3	22.8	477.0	0.470
35	11.4	2.6	0.173	0.428	82.5	20.9	415.8	0.412

2.2 大豆种质间耐铝毒性的变异及与耐铝毒相关的根系性状

表 2 列出供试材料的耐铝毒隶属函数值和根系性状的统计数, 结果表明供试材料间的株高、叶龄、根干重、茎叶干重的隶属函数值平均数和变异系数较为接近, 可用每个材料各性状隶属函数的平均数

对材料的耐铝毒性进行分级。株高、叶龄、根干重、茎叶干重的隶属函数值以及侧根数比、主根长比、总根长比、根体积比和根重比在品种间均具有较大的变异。

供试材料中, 耐铝毒(1 级)材料为惠民铁竹杆(山东)、齐黄 1 号(山东)、长垣范屯小天鹅蛋(河

南)、汝南平顶豆(河南)、油 91—11(湖北)、上海大青豆(选)、新昌六月豆(浙江); 铝毒敏感型(5 级)材料为 5—5(河北)、大乌豆(河北)、南农 1138—2×86—53(江苏)。其中重组自交系亲本波高和 NG94—156 分属于 4 级和 2 级。

表 3 对耐铝毒平均隶属函数与根系性状比值进行相关分析的结果表明, 根系各性状与耐铝毒平均隶属函数值呈极显著相关, 可作为耐铝毒的相关根系性状指标。

表 2 供试材料间耐铝毒性和根系性状的表现与遗传变异

Table 2 The performance and genetic variance of the tolerance membership indices root traits among aecessions										
统计参数 Statistic	隶属函数值 Membership index value					根系性状 Root trait				
	株高 (cm) Plant height	叶龄 (片) No. leaves	根干重 (g) Dry root weight	茎叶干重 (g) Dry stem and leave weight	平均 Average	侧根数比 Relative number of lateral roots	主根长比 Relative tap root length	总根长比 Relative total root length	根体积比 Relative root volume	根重比 Relative dry root weight
X	0.583	0.608	0.409	0.531	0.548	0.75	0.73	0.69	0.65	0.700
Min.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.397	0.486	0.330	0.365	0.560
Max.	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.984	0.897	0.968	0.958	0.902
s	0.319	0.337	0.248	0.220	0.225	0.160	0.080	0.150	0.130	0.085
cv	0.548	0.554	0.607	0.413	0.411	0.210	0.110	0.220	0.200	0.121

表 3 根系性状与耐铝毒平均隶属函数的相关

Table 3 Correlation between aluminum tolerance membership index and relative root traits				
侧根数比 Relativenumber of lateral roots	主根长比 Relative tap root length	总根长比 Relative total root length	根体积比 Relative root volume	根重比 Relative dry root weight
0.67 **	0.74 **	0.81 **	0.81 **	0.93 **

注: **表示在 0.01 水平下显著。 Note: ** Means significant at 0.01 level.

2.3 大豆耐铝毒相关根系性状的遗传分析

对重组自交系群体耐铝毒根系形态指标进行遗传参数估计, 结果见表 4。

对衍生 RIL 群体的两个亲本和 RIL 群体根系性状的平均值作显著性检验, 方差分析结果的 F 值

表明, 铝处理下所测定的 5 个根性状指标(侧根数比、主根长比、总根长比、根体积比和根干重比)在双亲间及 RIL 群体内各家系间均达 0.01 水平上显著差异。

表 4 铝胁迫下 RIL 群体根系性状的遗传参数估计

Table 4 Estimates of genetic parameters of the RIL population under aluminum toxin stress							
根系性状 Root trait	亲本 Parent		RIL				
	波高 Bogao	NG94—156	平均数 Mean	变幅 Range	遗传方差 Genetic variance	遗传变异系数 Genetic cv	遗传率 Heritability
侧根数比 Relative lateral root	0.528	0.770	0.658	0.363~0.962	0.01	15.43%	77.72%
主根长比 Relative tap root length	0.519	0.795	0.658	0.350~0.993	0.011	15.94%	83.94%
根总长比 Relative total root length	0.537	0.792	0.653	0.360~0.914	0.01	15.31%	89.65%
根体积比 Relative root volume	0.546	0.771	0.645	0.381~0.912	0.011	16.26%	88.52%
根干重比 Relative dry root weight	0.563	0.737	0.658	0.360~0.963	0.015	18.59%	90.32%

注: 各根系性状在亲本间和 RIL 群体内各家系间均达 0.01 水平显著差异。
Note: All the root traits were significantly different between parents and among RIL lines at 0.01 level, respectively.

利用波高×94—156 衍生的 RIL 群体进行耐铝毒根系性状遗传的分离分析。表 5 经 AIC 值和适合

性检验的结果表明, 该两亲本间(4 级与 2 级间)一级侧根数比、主根长比、总根长比和根干重比的遗传为 3 对主基因加多基因模型, 主基因遗传率为 80.22%~91.81%, 多基因遗传率为 3.52%~11.39%; 根体积比的遗传为 3 对主基因模型, 主基因遗传率为 93.44%。耐铝毒相关根系性状主要由主基因控制。

表 6 说明侧根数比、主根长比、总根长比和根体

表 5 分离分析所获耐铝毒相关根系性状的最佳遗传模型

Table 5 The optimum genetic models of aluminum tolerant root traits obtained from segregation analyses

根系性状 Root traits	最佳模型 Optimum model	主基因 Major gene	加性多基因 Additiive polygene
侧根数比 Relative number of lateral roots	G-2	三对	有
主根长比 Relative tap root length	G-2	三对	有
总根长比 Relative total root length	G-1	三对	有
根体积比 Relative root volume	F-1	三对	无
根干重比 Relative dry root weight	G-2	三对	有

表 6 耐铝相关根系性状主基因、多基因效应的遗传效应和遗传率估计

Table 6 Estimates of genetic effects and heritability values of major gene and polygene of aluminum tolerance related root traits

遗传参数 Genetic parameters	侧根数比 Relative number of lateral roots	主根长比 Relative tap root length	总根长比 Relative total root length	根体积比 Relative root volume	根干重比 Relative dry root weight
主基因加性效应 Major gene additive effect	d_a -0.095	-0.030	-0.074	-0.067	-0.100
	d_b -0.026	-0.043	0.002	-0.028	-0.019
	d_c -0.028	-0.097	0.056	-0.066	-0.067
主基因上位性效应 Major gene epistasis effect	i_{ab} —	0.008	0.024	—	—
	i_{ac} —	—	0.013	-0.010	—
	i_{bc} —	—	0.003	0.025	—
	i_{abc} —	—	0.048	0.020	—
主基因遗传方差 σ_{mg}^2 Major gene genetic variance	0.014	0.013 0.013	0.012	0.014	
主基因遗传率 h_{mg}^2 Major gene heritability	81.02	87.13	91.81	93.44	80.22
多基因遗传方差 σ_{pg}^2 Polygene genetic variance	0.001	0.001	0.001	—	0.002
多基因遗传率 h_{pg}^2 Polygene heritability	7.79	6.18	3.52	—	11.39

积比 4 性状的 3 对主基因中有两对的加性效应较强, 另 1 对较弱; 根干重比的 3 对主基因加性效应间相差较大。总根长比的主基因间存在互作, 尤其 2 级互作较大; 根体积比的 3 对主基因间 1、2 级互作间差异不突出。因而侧根数比、主根长比、总根长比的改良着重在加性效应, 而总根长比和根体积比的改良着重在互作效应。

3 讨论

3.1 大豆耐铝毒和相关根系性状的鉴定

前人从侧根数、总根长、主根长、根体积、根干重几个方面分别验证了铝毒对作物根系的伤害^[6], 尝试了多种人工胁迫方式包括营养液栽培^[6]、温室土壤盆栽^[7]、水培^[8]等筛选方法。本研究表明, 上述根系性状的胁迫/非胁迫比值均与耐铝毒平均隶属函数值极显著相关, 可以作为耐铝毒的相关根系性状

指标。

3.2 耐铝毒相关根系性状的遗传分析

本文采用盖钧铭等^[5]的数量性状主基因+多基因混合遗传模型分离分析方法对与耐铝毒相关的根系性状进行遗传分析, 结果表明波高与 NG94-156 两亲本间 5 个耐铝毒相关根系性状均有 3 对主基因的差异。但这两个亲本的耐铝毒性分别仅为较敏感(4 级)和较耐(2 级), 进一步的试验应采用更多、差别更大的材料为亲本全面探究耐铝毒相关根系性状

的遗传体系。

参 考 文 献

- 1 Von Uexkull HR. Global extent, development and economic impact of acid soil[M]. Plant and soil, 1995, 171(1): 1—15.
- 2 李庆遠主编. 中国红壤[M]. 北京: 科学出版社, 1983, 74—193.
- 3 Wright RJ. Soil aluminum toxicity and plant growth[J]. Commun. Soil Sci Plant Annl., 1989, 20(15—16): 1479—1497.
- 4 Foy CD, AL Fleming, CR Bums. Characterization of differential aluminum tolerance among varieties of wheat and barley[J]. Soil Sci

Soc Am Proc., 1967, 31: 513—521.

- 5 盖钧镒, 章元明, 王健康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- 6 Sartain JB EJ Kamprath. Aluminum tolerance of soybean cultivars based on root elongation in solution culture compared with growth in acid soil[J]. Agron J., 1998, 70: 17—23.
- 7 Foy CD, TE Jr Carter, JA Duke et al. Correlation on shoot and root growth and its role in selecting for aluminum tolerance in soybean[J]. J Plant Nutr., 1993, 16(2): 305—325.
- 8 Spehar CR. Aluminum tolerance of soybean genotypes in short term experiments[J]. Euphytica, 1994, 76: 73—80.

IDENTIFICATION OF TOLERANCE TO ALUMINUM TOXIN AND INHERITANCE OF RELATED ROOT TRAITS IN SOYBEANS (*Glycine max* (L) Merr.)

Liu Ying Gai Junyi^{* *}

(*Soybean Research Institute of Nanjing Agricultural University, National Center for Soybean Improvement, National Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing 210095*)

Abstract Fifty one accessions of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) from Huanghuaihai and Middle—lower Changjiang Valleys were tested for their tolerance to aluminum toxin by using the mean membership index value averaged over those of plant height, leave number, dry root weight and dry stem and leaf weight. Seven most tolerant accessions (Rank 1) and three most sensitive ones (Rank 5) were identified. The correlations between the mean membership index and the stressed to unstressed relative values of number of lateral roots, tap root length, total root length, root volume and dry root weight were all significant at 0.01 level, which could be used as indicators of aluminum stress tolerance. The RIL population derived from Bogao×NG94—156 was used to analyze the inheritance of the five relative root traits by using the segregation analysis of quantitative trait under the major gene plus polygene mixed inheritance model. The results showed that between the two parents (Rank 4×Rank 2) the relative value of lateral root number, tap root length, total root length and dry root weight were controlled by three major genes plus polygenes with their major gene heritability values 80.22%~91.81% and polygene heritability values 3.52%~11.39%, while the relative value of root volume was controlled by three major genes with their major gene heritability value 93.44%, indicating that major gene accounted for a major part of the genetic variation between the two parents in the five root traits related to aluminum toxin tolerance.

Key words Soybean; Aluminum toxin tolerance; Root trait; Inheritance; Segregation analysis of quantitative trait