

大豆异地衍生 RIL 群体主要数量性状的自然选择效应

李永春¹, 喻德跃¹, 徐冉², 盖钧镒¹, 邢邯¹

(¹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实验室, 南京 210095; ²山东省农业科学院作物研究所, 济南 250100)

摘要: 【目的】探明大豆杂交组合在不同生态条件下衍生重组自交系群体的遗传结构的差异及其成因。【方法】以 Peking×7605、RN-9×7605 两个组合分别在南京和济南衍生的 RIL 群体为材料, 比较同一杂交组合在两地衍生群体主要数量性状的表型差异, 鉴别大豆主要数量性状不同生态环境条件下的自然选择效应。【结果】Peking×7605 组合衍生的两个群体在南京和济南种植, 其株高和分枝数均表现出显著差异; RN-9×7605 组合衍生的两个 RIL 群体在南京和济南种植, 其分枝数、有效荚数、单株粒数和百粒重等表现均差异显著。【结论】上述性状发生了明显的自然选择效应, 经表型方差分解证实性状差异由群体间遗传结构存在的真实差异造成。

关键词: 大豆; 数量性状; 自然选择; 重组自交系群体; 遗传结构; 环境条件

Effects of Natural Selection of Several Quantitative Traits of Soybean RIL Populations Derived from the Combinations of Peking × 7605 and RN-9 × 7605 Under Two Ecological Sites

LI Yong-chun¹, YU De-yue¹, XU Ran², GAI Jun-yi¹, XING Han¹

(¹Soybean Research Institute of Nanjing Agricultural University/National Center for Soybean Improvement/National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing 210095; ²Crop Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100)

Abstract: 【Objective】The study was conducted to reveal whether there are differences in genetic structure between two RIL populations derived from the same soybean hybrid combination under two ecological sites. 【Method】Four RIL populations were tested in this experiment. Populations NJ (RN) P7 and JN (RN) P7 were derived respectively from crosses between Peking (as female) and 7605 (as male parent) in Nanjing and Jinan. And populations NJ (RN) R7 and JN (RN) R7 were derived respectively from crosses between RN-9 (as female) and 7605 (as male parent) in Nanjing and Jinan. Effects of natural selection on several soybean quantitative traits were distinguished under different environments by comparing the difference of its phenotype derived from the same cross. 【Results】When these four RIL populations were planted in Nanjing and Jinan, significant differences were detected in plant height and branches in the two populations derived from cross Peking×7605; so did the branches, availability pods, seeds per plant, 100-seeds-weight in the other two populations derived from cross RN-9×7605. 【Conclusion】There are obvious natural selection effects on traits described hereinbefore. It can be explained that there are true differences between two populations derived from the same cross. True quantitative traits differences were confirmed by analyzing variation of phenotype.

Key words: Soybean; Quantitative traits; Natural selection; Recombinant Inbred Lines (RILs); Genetic structure; Environment condition

0 引言

【研究意义】性状的表现是基因与环境共同作用

的结果, 基因的表达依赖于环境。自然选择利用个体中所发生的不定向变异, 来造成群体遗传结构向更适应于环境的方向变化^[1]。大豆农艺性状和产量性状是

收稿日期: 2007-04-04; 接受日期: 2007-07-18

基金项目: 江苏省科学技术厅高技术项目 (BG2006308); 长江学者和创新团队发展计划资助项目 (PCSIRT)

作者简介: 李永春 (1979-), 男, 甘肃武威人, 硕士研究生, 研究方向为大豆遗传改良与生物技术。E-mail: yongchun101@yahoo.com.cn。通讯作者邢邯 (1963-), 男, 江苏高淳人, 教授, 博士, 研究方向为大豆遗传育种。Tel: 025-84395219; E-mail: hanx@njau.edu.cn

受多基因控制的数量性状,受环境条件的影响较大,使遗传研究和育种工作增加了难度^[2-5]。选育具有良好适应性的基因型是获得超高产基本条件,提高品种对整个生态环境的适应性,应强调基因型与环境互作研究的重要性^[6]。因此研究大豆产量构成因素及有关重要农艺性状在不同生态环境条件下的自然选择效应,对这些性状的遗传研究和育种利用具有重要意义。【前人研究进展】Luedders 研究发现在大豆混合群体中存在对早熟大豆不利的自然选择^[7]。田佩占等比较大豆在东北和海南种植的差异,发现在海南种植植株变矮,单株粒数、粒重一般均较北方减少^[8,9]。盖钧镒等研究表明海南岛冬繁一代对大豆一些主要形态和数量性状未发现显著的自然选择效应;继续进行春繁一代时有使主茎节数少量下降的趋势,其它性状未发现显著的自然选择效应^[10]。重组自交系(recombinant inbred lines, RILs)为杂种连续自交不施加选择,直到纯合所产生的一系列系,是永久性群体,可以比较准确地鉴定其每个系的表型值,减少环境误差^[11]。已有研究中使用的都是品种或杂交后代的高世代材料,鲜见有杂交组合在异地衍生成成为 RIL 群体后鉴别其自然选择效应的报道。【本研究切入点】本研究使用可以进行多年多点试验来精确估计遗传效应以及遗传与环境的互作的 RIL 群体^[12-14],通过比较同一杂交组合两地衍生 RIL 群体分别种植在两地的数量性状表现,鉴别大豆 RIL 群体由于自然选择导致的群体遗传结构相应改变。【拟解决的关键问题】明确大豆 RIL 群体主要数量性状在不同生态环境条件下的遗传演化特点,为这些数量性状育种利用及重组自交系群体构建提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

1995 年以 Peking、RN-9、7605 为亲本,配制杂交组合 Peking×7605、RN-9×7605。1997 年分别收获两组合的 F₂ 单株。将 F₂ 单株种子平均分为两部分,于 1997~1999 年分别在南京、济南经加代繁殖产生 F_{2.3}~F_{2.7} 世代。各世代采用家系内混收。随机收获 F_{2.7} 世代单株,生成 F_{2.7.8} 家系。2000 年加代形成 F_{2.7.8}、F_{2.7.9} RIL 群体,两地产生 RIL 群体的方法一致^[15]。Peking×7605 组合在南京和济南衍生的群体编号分别为 NJ(RN)P7 和 JN(RN)P7,家系数为 217 和 248 份;RN-9×7605 组合在南京和济南衍生的群体编号分别为 NJ(RN)R7 和 JN(RN)R7,家系数为 203 和 216 份。

NJ(RN)P7、NJ(RN)R7 群体家系的世代为 F_{2.8.11},JN(RN)P7、JN(RN)R7 群体家系的世代为 F_{2.7.9}。Peking 为引自美国的抗大豆胞囊线虫半野生黑豆种质,植株较高,综合农艺性状较好,单株荚数、单株粒数较多,生育期较长。RN-9 即假黄豆是本研究筛选出的山东省地方品种,高抗大豆胞囊线虫,且综合农艺性状优良。7605 为山东省农业科学院选育的大豆品系,高感大豆胞囊线虫 1 号生理小种,植株矮小,单株粒数较少,生育期短。本研究的目的在于揭示不同生态环境下大豆株高、分枝数、单株荚数、单株粒数等主要农艺性状的自然选择效应,为大豆穿梭育种提供参考,故选用在以上性状上彼此存在较大差异的 Peking 与 7605、RN-9 与 7605 组配杂交组合,以扩大后代的遗传变异范围,利于遗传演化特点分析。

1.2 田间试验及数量性状考察

2005 年分别在南京农业大学国家大豆改良中心试验场和山东省农业科学院作物研究所试验地进行田间试验,于正常季节将 NJ(RN)P7、NJ(RN)R7 和 JN(RN)P7、JN(RN)R7 这 4 个群体家系及亲本一起播种。试验采用随机区组设计,2 次重复,顺序排列,条播,行长 2 m,常规栽培管理。

生长季节记载播种期、出苗期、成熟期、收获期等。成熟时按单行收获,每行随机取 5 株调查株高、主茎节数、分枝数、有效荚数、不育荚数、单株粒数、百粒重,以平均值作为群体重复内性状值。

1.3 统计分析

以群体各数量性状两个重复之间的平均值作为性状值,使用 SPSS11.5 (statistical product and service solutions) 软件进行描述性统计、群体均值比较和方差分析^[16,17]。方差分析使用饱和模型(完全因素),对各性状分析时进行模型拟合优度检验,结果显示模型拟合优度好。

2 结果与分析

2.1 两个杂交组合在南京和济南衍生的群体分别种植在两地主要农艺性状的表现与差异

2.1.1 株高 由表 1 可见,无论在南京还是济南种植,Peking×7605 组合衍生的 NJ(RN)P7 群体平均株高都高于 JN(RN)P7 群体;NJ(RN)P7 群体在两地的变幅和变异系数均较大,说明南京衍生群体的株高变异更丰富。RN-9×7605 组合衍生的 NJ(RN)R7 群体在两地的平均株高则都低于 JN(RN)R7 群体;但南京衍生群体在两地的株高变异系数均较济南衍生群体高,说

明前者株高变异较为丰富。同一组合衍生的群体株高性状均值比较结果表明, NJ(RN)P7 和 JN(RN)P7 群体在南京和济南种植其株高差异都达到极显著水平; NJ(RN)R7 和 JN(RN)R7 群体的株高在两地则没有表现出明显差异。

2.1.2 主茎节数 从表 2 看出, 无论在南京还是济南种植, Peking×7605 组合衍生的 NJ(RN)P7 群体平均主茎节数都多于 JN(RN)P7 群体, NJ(RN)P7 群体在两地的变幅和变异系数均较大, 说明南京衍生群体的主茎节数变异更丰富。RN-9×7605 组合衍生的 NJ(RN)R7 群体平均主茎节数则都少于 JN(RN)R7 群体, 但南京衍生的群体主茎节数在两地的变异系数均较济南衍生的群体大, 说明前者主茎节数变异较丰富。同一组合衍生的群体主茎节数均值比较结果表明, NJ(RN)P7 和 JN(RN)P7 群体种植在南京和济南其主

茎节数差异不明显; NJ(RN)R7 和 JN(RN)R7 群体在南京主茎节数没有明显差异, 在济南则表现出显著差异。

2.1.3 分枝数 表 3 表明, 无论在南京还是济南种植, Peking×7605 组合衍生的 NJ(RN)P7 群体平均分枝数都多于 JN(RN)P7 群体; NJ(RN)P7 群体在两地的变幅和变异系数都较大, 说明南京衍生的群体分枝数变异更丰富。RN-9×7605 组合衍生的 NJ(RN)R7 群体平均分枝数则都少于 JN(RN)R7 群体; 但在两地种植南京衍生的群体分枝数变异都比济南衍生的群体丰富。同一组合衍生的群体分枝数均值比较结果表明, NJ(RN)P7 和 JN(RN)P7 群体在南京和济南分枝数均有显著差异, 且在南京种植两个群体性状差异达到极显著水平; NJ(RN)R7 和 JN(RN)R7 群体在南京种植分枝数差异显著, 在济南则表现出极显著差异。

表 1 两个杂交组合在两地衍生的群体分别种植在南京和济南株高的表现与差异

Table 1 Performance and significant difference in plant height of four populations derived from the same cross and planted in Nanjing and Jinan, respectively

组合	试验地点	试验群体	变异范围	平均数	标准差	变异系数	均值差异	t 值	亲本
Combination	Location	Population	Range	Mean	SD	CV%	DM	t value	Parent
Peking×7605	南京	NJ(RN)P7	14.0~75.8	36.07	13.97	38.73	4.26	3.754**	34.15(♀)
	Nanjing	JN(RN)P7	11.2~66.4	31.81	9.81	30.84			23.40(♂)
	济南	NJ(RN)P7	15.4~100.3	52.25	16.01	30.64	5.45	3.98**	43.33(♀)
	Jinan	JN(RN)P7	19.4~91.6	46.80	13.02	27.82			35.40(♂)
RN-9×7605	南京	NJ(RN)R7	13.5~74.1	35.09	12.36	35.22	-1.26	1.029	38.70(♀)
	Nanjing	JN(RN)R7	14.3~79.9	36.35	12.69	34.91			26.30(♂)
	济南	NJ(RN)R7	18.0~96.0	49.51	15.83	31.97	-2.12	1.464	54.58(♀)
	Jinan	JN(RN)R7	24~105.3	51.63	13.63	26.40			36.90(♂)

** Represents significance at $P = 0.01$

表 2 两个杂交组合在两地衍生的群体分别种植在南京和济南主茎节数的表现与差异

Table 2 Performance and significant difference in nodes per plant of four populations derived from the same cross and planted in Nanjing and Jinan, respectively

组合	试验地点	试验群体	变异范围	平均数	标准差	变异系数	均值差异	t 值	亲本
Combination	Location	Population	Range	Mean	SD	CV%	DM	t value	Parent
Peking×7605	南京	NJ(RN)P7	6.8~19.2	12.00	2.96	24.67	0.34	1.364	11.45(♀)
	Nanjing	JN(RN)P7	5.6~17.8	11.66	2.41	20.67			9.85(♂)
	济南	NJ(RN)P7	7.1~24.8	15.09	3.06	20.28	0.13	0.505	13.91(♀)
	Jinan	JN(RN)P7	8.6~20.6	14.96	2.40	16.04			13.28(♂)
RN-9×7605	南京	NJ(RN)R7	4.9~19.2	11.60	2.64	22.76	-0.37	1.412	12.25(♀)
	Nanjing	JN(RN)R7	6.8~19.6	11.97	2.59	21.64			11.75(♂)
	济南	NJ(RN)R7	9.2~21.0	14.68	2.58	17.57	-0.55	2.259*	16.35(♀)
	Jinan	JN(RN)R7	9.3~26.2	15.23	2.28	14.97			15.15(♂)

* Represents significance at $P = 0.05$

表 3 两个杂交组合在两地衍生的群体分别种植在南京和济南分枝数的表现与差异

Table 3 Performance and significant difference in branches of four populations derived from the same cross and planted in Nanjing and Jinan, respectively

组合 Combination	试验地点 Location	试验群体 Population	变异范围 Range	平均数 Mean	标准差 SD	变异系数 CV%	均值差异 DM	t 值 t value	亲本 Parent
Peking×7605	南京 Nanjing	NJ(RN)P7	0.3~9.5	3.11	1.62	52.09	0.36	2.804**	5.75(♀)
		JN(RN)P7	0~7.4	2.75	1.04	37.82			1.85(♂)
	济南 Jinan	NJ(RN)P7	0.3~9.7	3.44	1.66	48.26	0.30	2.206*	4.54(♀)
		JN(RN)P7	0.5~7.5	3.14	1.21	38.54			2.09(♂)
RN-9×7605	南京 Nanjing	NJ(RN)R7	0.2~9.0	2.51	1.38	54.98	-0.30	2.423*	4.75(♀)
		JN(RN)R7	0.5~6.4	2.81	1.08	38.43			1.85(♂)
	济南 Jinan	NJ(RN)R7	0~7.8	2.22	1.32	59.46	-0.70	5.568**	4.39(♀)
		JN(RN)R7	0~6.6	2.92	1.24	42.47			1.50(♂)

* and ** Represent significance at $P = 0.05$ and 0.01 , respectively. The same as below

2.1.4 有效荚数 表 4 可见, NJ(RN)P7 群体在南京种植平均有效荚数少于 JN(RN)P7 群体, 而在济南前者则多于后者; NJ(RN)P7 群体变幅和变异系数都较大, 说明南京衍生的群体有效荚数变异更丰富。无论在南京还是济南种植, RN-9×7605 组合衍生的 NJ(RN)R7 群体平均有效荚数都少于 JN(RN)R7 群体;

但南京衍生的群体在两地有效荚数的变异系数均比济南衍生的群体大, 说明前者该性状的变异较为丰富。同一组合衍生的群体有效荚数性状均值比较结果表明, NJ(RN)P7 和 JN(RN)P7 群体在南京种植有效荚数表现差异不明显, 在济南则表现出显著差异; NJ(RN)R7 和 JN(RN)R7 群体在南京和济南种植有效

表 4 两个杂交组合在两地衍生的群体分别种植在南京和济南有效荚数的表现与差异

Table 4 Performance and significant difference in viable pods of four populations derived from the same cross and planted in Nanjing and Jinan, respectively

组合 Combination	试验地点 Location	试验群体 Population	变异范围 Range	平均数 Mean	标准差 SD	变异系数 CV%	均值差异 DM	t 值 t value	亲本 Parent
Peking×7605	南京 Nanjing	NJ(RN)P7	11.0~72.4	28.61	10.70	37.40	-0.76	0.818	44.55(♀)
		JN(RN)P7	2.6~62.5	29.37	8.96	30.51			23.30(♂)
	济南 Jinan	NJ(RN)P7	6.0~140.8	37.55	16.69	44.45	2.69	1.990*	41.74(♀)
		JN(RN)P7	12.4~73.9	34.86	11.49	32.96			31.72(♂)
RN-9×7605	南京 Nanjing	NJ(RN)R7	8.9~55.3	26.27	8.94	34.03	-4.93	5.658**	44.10(♀)
		JN(RN)R7	13.4~76.1	31.20	8.88	28.46			18.85(♂)
	济南 Jinan	NJ(RN)R7	3.2~92.8	29.13	15.33	52.63	-6.76	4.534**	29.24(♀)
		JN(RN)R7	8.8~104.7	35.89	14.88	41.46			28.95(♂)

荚数都表现出极显著差异。

2.1.5 不育荚数 表 5 表明, 无论在南京还是济南种植, Peking×7605 组合衍生的 NJ(RN)P7 群体的平均不育荚数都多于 JN(RN)P7 群体; NJ(RN)P7 群体在两地变幅和变异系数都较大, 说明南京衍生的群体不育荚数变异更丰富。RN-9×7605 组合衍生的 NJ(RN)R7 群体在两地的平均不育荚数都少于 JN(RN)R7 群体; 但在南京种植时南京衍生的群体变异度较济南衍生的群体小, 在济南种植时则前者变异较后者表现得丰富。

同一组合衍生的群体不育荚数性状均值比较结果表明, NJ(RN)P7 和 JN(RN)P7 群体在南京种植表现没有明显差异, 在济南则不育荚数差异达到显著水平; NJ(RN)R7 和 JN(RN)R7 群体在南京表现出显著差异, 在济南则没有明显差异。

2.1.6 单株粒数 由表 6 可见, NJ(RN)P7 群体在南京种植平均单株粒数少于 JN(RN)P7 群体, 而在济南前者则超过后者; NJ(RN)P7 群体在两地变幅和变异系数都较大, 说明南京衍生的群体单株粒数性状变异更

表 5 两个杂交组合在两地衍生的群体分别种植在南京和济南不育荚数的表现与差异

Table 5 Performance and significant difference in sterile pods of four populations derived from the same cross and planted in Nanjing and Jinan, respectively

组合 Combination	试验地点 Location	试验群体 Population	变异范围 Range	平均数 Mean	标准差 SD	变异系数 CV%	均值差异 DM	t 值 t value	亲本 Parent
Peking×7605	南京 Nanjing	NJ(RN)P7	0.2~14.8	2.98	2.50	83.89	0.19	0.887	8.25(♀)
		JN(RN)P7	0~12.2	2.79	1.99	71.33			1.30(♂)
	济南 Jinan	NJ(RN)P7	0.1~53.9	4.97	6.23	125.35	1.12	2.412*	3.08(♀)
		JN(RN)P7	0.2~19.5	3.85	2.88	74.81			0.55(♂)
RN-9×7605	南京 Nanjing	NJ(RN)R7	0~14.1	3.15	2.30	73.02	-0.66	2.579*	2.80(♀)
		JN(RN)R7	0.3~19.0	3.81	2.96	77.69			0.75(♂)
	济南 Jinan	NJ(RN)R7	0~17.6	3.27	3.08	94.19	-0.29	1.032	4.43(♀)
		JN(RN)R7	0.2~17.5	3.56	2.68	75.28			2.65(♂)

表 6 两个杂交组合在两地衍生的群体分别种植在南京和济南单株粒数的表现与差异

Table 6 Performance and significant difference in seeds per plant of four populations derived from the same cross and planted in Nanjing and Jinan, respectively

组合 Combination	试验地点 Location	试验群体 Population	变异范围 Range	平均数 Mean	标准差 SD	变异系数 CV%	均值差异 DM	t 值 t value	亲本 Parent
Peking×7605	南京 Nanjing	NJ(RN)P7	20.8~152.6	54.62	21.58	39.51	-1.29	0.715	82.70(♀)
		JN(RN)P7	3.8~113.1	55.91	16.81	30.07			42.75(♂)
	济南 Jinan	NJ(RN)P7	8.7~166.1	68.32	29.18	42.71	5.03	2.037*	72.16(♀)
		JN(RN)P7	22.7~149.1	63.29	23.06	36.44			71.16(♂)
RN-9×7605	南京 Nanjing	NJ(RN)R7	17.1~121.9	50.56	17.39	34.39	-9.98	5.730**	85.50(♀)
		JN(RN)R7	24.8~146.7	60.54	18.20	30.06			38.05(♂)
	济南 Jinan	NJ(RN)R7	4.2~186.0	55.61	33.45	60.15	-11.76	3.789**	50.31(♀)
		JN(RN)R7	14.1~199.2	67.37	29.09	43.18			62.55(♂)

丰富。无论在南京还是济南种植, RN-9×7605 组合衍生的 NJ(RN)R7 群体平均单株粒数都少于 JN(RN)R7 群体; 但 NJ(RN)R7 群体在两地的变异系数都较大, 说明南京衍生的群体该性状变异较为丰富。同一组合衍生的群体单株粒数性状均值比较结果表明,

NJ(RN)P7 和 JN(RN)P7 群体在南京种植表现没有明显差异, 在济南则单株粒数差异达到显著水平; NJ(RN)R7 和 JN(RN)R7 群体在两地单株粒数都表现出极显著差异。

2.1.7 百粒重 由表 7 看出, NJ(RN)P7 群体在南京

表 7 两个杂交组合在两地衍生的群体分别种植在南京和济南百粒重的表现与差异

Table 7 Performance and significant difference in 100-seeds-weight of four populations derived from the same cross and planted in Nanjing and Jinan, respectively

组合 Combination	试验地点 Location	试验群体 Population	变异范围 Range	平均数 Mean	标准差 SD	变异系数 CV%	均值差异 DM	t 值 t value	亲本 Parent
Peking×7605	南京 Nanjing	NJ(RN)P7	6.7~17.2	10.62	1.64	15.44	0.27	1.796	9.05(♀)
		JN(RN)P7	6.3~18.1	10.35	1.60	15.46			13.38(♂)
	济南 Jinan	NJ(RN)P7	6.9~19.1	11.52	2.20	19.10	-0.38	1.953	12.20(♀)
		JN(RN)P7	6.5~20.4	11.90	1.87	15.71			15.10(♂)
RN-9×7605	南京 Nanjing	NJ(RN)R7	6.5~20.0	10.99	1.89	17.20	-0.38	2.024*	10.33(♀)
		JN(RN)R7	7.3~18.1	11.37	1.97	17.33			14.55(♂)
	济南 Jinan	NJ(RN)R7	6.9~21.4	11.83	2.43	20.54	-0.96	3.897**	13.28(♀)
		JN(RN)R7	6.8~21.5	12.79	2.57	20.09			12.78(♂)

种植平均百粒重超过 JN(RN)P7 群体,而在济南则南京衍生的群体不及济南衍生的群体;NJ(RN)P7 群体在南京变异度不如 JN(RN)P7 群体丰富,而在济南则前者较后者变异丰富。无论在南京还是济南种植, RN-9×7605 组合衍生的 NJ(RN)R7 群体平均表现都低于 JN(RN)R7 群体;NJ(RN)P7 群体在南京种植百粒重变异不如 JN(RN)P7 群体丰富,而在济南则前者较后者变异丰富。同一组合衍生的群体百粒重性状均值比较结果表明, NJ(RN)P7 和 JN(RN)P7 群体在南京和济南种植差异表现不显著; NJ(RN)R7 和 JN(RN)R7 群体在两地种植百粒重均表现出显著差异,且在济南的差异达到极显著水平。

2.1.8 生育期 表 8 表明, NJ(RN)P7 群体在南京种植平均生育期长于 JN(RN)P7 群体,而在济南则南京衍生的群体较济南衍生的群体生育期短; NJ(RN)P7 群体在两地变幅和变异系数都较大,说明南京衍生的群体生育期长度变异更丰富。无论在南京还是济南种植, RN-9×7605 组合衍生的 NJ(RN)R7 群体平均生育期长度都短于 JN(RN)R7 群体;但南京衍生的群体在两地的生育期长度变异都较济南衍生的群体表现得丰富。同一组合衍生的群体生育期性状均值比较结果表明, NJ(RN)P7 和 JN(RN)P7 群体在南京表现差异显著,在济南种植则差异不明显; NJ(RN)R7 和 JN(RN)R7 群体在南京的生育期表现没有明显差异,在济南表现

表 8 两个杂交组合在两地衍生的群体分别种植在南京和济南生育期的表现与差异

Table 8 Performance and significant difference in days to mature of four populations derived from the same cross and planted in Nanjing and Jinan, respectively

组合	试验地点	试验群体	变异范围	平均数	标准差	变异系数	均值差异	t 值	亲本
Combination	Location	Population	Range	Mean	SD	CV%	DM	t value	Parent
Peking×7605	南京 Nanjing	NJ(RN)P7	75.0~110.0	94.46	7.57	8.01	1.52	2.515*	98.75(♀)
		JN(RN)P7	76.0~106.5	92.94	4.93	5.30			91.00(♂)
	济南 Jinan	NJ(RN)P7	81.0~119.5	103.79	10.68	10.29	-1.62	1.938	107.25(♀)
		JN(RN)P7	81.5~115.0	105.41	6.45	6.12			101.50(♂)
RN-9×7605	南京 Nanjing	NJ(RN)R7	79.0~115.0	94.06	5.11	5.43	-0.77	1.683	101.25(♀)
		JN(RN)R7	83.5~108.5	94.83	4.25	4.48			92.00(♂)
	济南 Jinan	NJ(RN)R7	80.5~119.0	103.57	8.28	7.99	-2.63	3.744**	109.75(♀)
		JN(RN)R7	80.5~116.5	106.20	5.80	5.46			102.75(♂)

的差异则达到极显著水平。

2.2 Peking×7605 组合衍生 RIL 群体主要数量性状在两地的表现特征与成因分析

Peking×7605 组合衍生的两个群体无论在南京还是济南种植, NJ(RN)P7 群体株高、主茎节数、分枝数、不育荚数等性状的平均表现都超过 JN(RN)P7 群体。除百粒重外, NJ(RN)P7 群体所列其它性状在南京和济南均表现出比 JN(RN)P7 群体更大的变异度。Peking×7605 组合衍生的两个群体在南京和济南种植其株高和分枝数均表现出显著差异,在南京生育期表现差异显著,在济南则有效荚数、不育荚数、单株粒数等性状的表现差异显著。就同一群体在两地的平均表现来看, NJ(RN)P7、JN(RN)P7 两个群体各性状在南京的平均表现均低于其对应性状在济南的表现。

NJ(RN)P7、JN(RN)P7 两个群体主要数量性状在南京和济南表现的方差分析列于表 9。株高、分枝数、

不育荚数等 3 个性状在群体间存在极显著差异,可见两个群体遗传结构存在真实差异,印证了其两个群体的表述;同时说明两个群体在南京和济南种植其株高和分枝数均表现出显著差异,是由群体遗传结构存在真实差异造成的。各考察性状在环境间差异达到极显著水平,这与数量性状表现受到环境条件影响较大的事实是相符的。NJ(RN)P7、JN(RN)P7 两个群体在南京生育期表现差异显著,方差分析显示生育期在群体和环境互动间存在极显著差异,说明群体遗传结构和环境条件的相互作用对其表现有重要作用。有效荚数、单株粒数在群体和环境互动间差异显著,则可以解释两个群体在济南有效荚数、单株粒数等性状的表现显著差异是由于受到群体遗传结构和环境相互作用的影响。

2.3 RN-9×7605 组合衍生的 RIL 群体主要数量性状在两地的表现特征与成因分析

表 9 NJ(RN)P7、JN(RN)P7 群体主要数量性状在南京和济南表现的联合方差分析

Table 9 Variance analysis of major quantitative characters in NJ(RN)P7 and JN(RN)P7 population in Nanjing and Jinan

变异来源 Source of variation	株高 Plant height		主茎节数 Nodes per plant		分枝数 Branches		有效荚数 Viable pods	
	均方 MS	F 值 F	均方 MS	F 值 F	均方 MS	F 值 F	均方 MS	F 值 F
群体 Population	5444.46	30.91**	13.10	1.78	25.36	13.07**	215.43	1.45
环境 Environment	56033.55	318.07**	2347.86	319.38**	30.86	15.90**	12000.34	80.91**
群体×环境 Population×environment	80.33	0.46	2.66	0.36	0.20	0.10	684.39	4.62*
误差 Error	176.17		7.35		1.94		148.31	

变异来源 Source of variation	不育荚数 Sterile pods		单株粒数 Seeds per plant		百粒重 100 seeds weight		生育期 Days to mature	
	均方 MS	F 值 F	均方 MS	F 值 F	均方 MS	F 值 F	均方 MS	F 值 F
群体 Population	97.99	7.09**	802.97	1.53	0.61	0.18	0.58	0.01
环境 Environment	536.57	38.86**	25646.36	48.91**	345.25	101.62**	27388.67	475.40**
群体×环境 Population×environment	49.59	3.59	2308.27	4.40*	24.09	7.09**	566.73	9.84**
误差 Error	13.81		524.37		3.39		57.61	

RN-9×7605 组合衍生的两个群体无论在南京还是济南种植, NJ(RN)R7 群体所考察的 8 个性状平均表现均低于 JN(RN)R7 群体。除不育荚数和百粒重外, 其他性状 NJ(RN)R7 群体在南京和济南的变异度都大于 JN(RN)R7 群体。RN-9×7605 组合衍生的两个 RIL 群体无论在南京还是济南其分枝数、有效荚数、单株粒数和百粒重的表现均差异显著, 在南京不育荚数表现差异显著, 在济南则生育期差异显著。就同一群体在两地的平均表现来看, 除不育荚数外 NJ(RN)R7、JN(RN)R7 群体各性状在南京的平均表现都低于其对应性状在济南的表现。

NJ(RN)R7、JN(RN)R7 群体主要数量性状在南京和济南表现的方差分析列于表 10。主茎节数、不育荚

数在群体间差异显著, 分枝数、有效荚数、单株粒数、百粒重、生育期在群体间差异则达到极显著, 说明两个群体遗传结构存在真实差异, 故将其划分为两个群体具有合理性; 同时说明 RN-9×7605 组合衍生的两个群体在南京和济南种植其分枝数、有效荚数、单株粒数和百粒重的表现差异显著, 是由群体之间遗传结构存在真实差异造成的。分枝数在群体和环境互作间差异显著, 除不育荚数外的其它性状在环境间差异达到极显著水平, 说明环境条件对它们的表现具有重要作用, 这符合数量性状的遗传特点。生育期在群体和环境互作间差异显著, 说明两个群体在济南的生育期表现差异显著是由于该性状受到群体遗传结构和环境条件相互作用的影响。

表 10 NJ(RN)R7、JN(RN)R7 群体主要数量性状在南京和济南表现的联合方差分析

Table 10 Variance analysis of major quantitative characters in NJ(RN)R7 and JN(RN)R7 populations in Nanjing and Jinan

变异来源 Source of variation	株高 Plant height		主茎节数 Nodes per plant		分枝数 Branches		有效荚数 Viable pods	
	均方 MS	F 值 F	均方 MS	F 值 F	均方 MS	F 值 F	均方 MS	F 值 F
群体 Population	594.95	3.19	42.65	6.67*	51.78	32.59**	7079.29	46.22**
环境 Environment	45799.61	245.38**	2088.17	326.69**	1.62	1.02	2959.48	19.32**
群体×环境 Population×environment	39.03	0.21	1.76	0.28	8.63	5.43*	172.86	1.13
误差 Error	186.65		6.39		1.59		153.16	

变异来源 Source of variation	不育荚数 Sterile pods		单株粒数 Seeds per plant		百粒重 100 seeds weight		生育期 Days to mature	
	均方 MS	F 值 F	均方 MS	F 值 F	均方 MS	F 值 F	均方 MS	F 值 F
群体 Population	47.84	6.21*	24496.26	38.03**	94.16	18.76**	607.85	16.73**
环境 Environment	0.86	0.11	7306.48	11.34**	266.18	53.02**	22823.43	628.30**
群体×环境 Population×environment	7.19	0.93	164.39	0.26	17.44	3.47	180.17	4.96*
误差 Error	7.71		644.09		5.02		36.33	

3 讨论

3.1 大豆杂交组合异地衍生 RIL 群体一些数量性状存在显著的自然选择效应

本研究表明大豆杂交组合在异地衍生 RIL 群体对胞囊线虫抗性和一些农艺性状存在显著的自然选择效应,抗病性的自然选择效应将另文发表;存在自然选择效应的数量性状因组合而异,本试验使用的两个杂交组合其分枝数均存在显著的自然选择效应。与已有的研究结果相比,两个杂交组合衍生的 4 个群体除 JN(RN)R7 群体的不育荚数性状外,其它考察性状同一群体在南京的平均表现均不及其对应性状在济南的表现,进一步证实了田佩占等大豆在海南种植植株变矮、单株粒数和粒重一般均较北方减少的结论^[8]。RN-9×7605 组合在衍生的 NJ(RN)R7、JN(RN)R7 两个群体,前者所考察的 8 个性状无论在南京还是济南其平均表现均不及后者,与盖钧镒等进行春繁一代时自然选择作用有使主茎节数少量下降可能的结论具有一致性^[10]。由于各个研究者所使用的亲本来源、材料类型及试验的年限、地点、规模不尽一致,所以本研究结果与 Luedders 研究发现在大豆混合群体中存在对早熟大豆不利的自然选择^[7],与盖钧镒等在海南岛进行冬繁一代对一些主要的形态和数量性状未发现显著的自然选择效应^[10]的研究结果有所差异。即使在本研究中,由于所用母本不同使得自然选择对两个杂交组合效应也不完全相同。本研究使用杂交组合衍生的 RIL 群体家系,材料充足且其遗传组成上接近纯系表型趋于稳定^[13,14],运用统计手段分析表明同一杂交组合两地衍生的群体种植在同一个地点其表型存在显著差异,并通过表型方差分解对其差异产生的原因做出了有效解释。

3.2 亲本差异对主要数量性状自然选择效果的影响

在自然选择中,环境条件的作用首先在于和每个个体的基因型相互作用而决定了每个个体的表型;然后因为各种不同的表型在一定环境条件下有不同的死亡率和繁殖率,这就决定了自然选择的方向^[1]。本试验所用的两个组合具有共同父本 7605,母本则分别为 Peking 和 RN-9,其它条件都大致一致的情形下,就发生自然选择效应的性状而言却不完全一致,可见亲本差异对自然选择的效果有影响。Peking 即北京小黑豆,是具有野生资源血统的农家品种^[18]。从品种生态区域角度而言南京属于南方生态区,众多研究表明长江流域及其以南地区为中国野生大豆的变异中心^[19-21],因

此就光温生态条件的适应性 Peking 在南京地区适应性与处于黄淮海流域的济南相比应该更好。而 RN-9 即假黄豆来源为山东地方品种筛选自制^[18],相比而言在济南则具有更好的光温生态条件适应性。本研究的结果也证实了这一点, Peking×7605 组合南京衍生的群体无论在南京还是济南种植其株高、主茎节数、分枝数等性状平均表现均超过了济南衍生的群体;而 RN-9×7605 组合济南衍生的群体无论在南京还是济南种植主要数量性状平均表现则均优于南京衍生的群体。

3.3 两地生态条件差异与自然选择效应

就生态条件而言,南京地处长江下游平原,属北亚热带季风气候区,雨水充沛、光能资源充足,年平均温度为 15.7℃,降雨量 1 106.5 mm。济南地处黄淮海地区,属暖温带大陆性季风气候区,四季分明,年平均气温 14.3℃,年平均降水量 665.7 mm。可见两地生态气候条件存在着一定的差异。群体衍生地点间生态环境的差异是发生自然选择的必要条件,但由于南京和济南在地理位置上相距并不遥远,故而会使本文中某些性状自然选择的效果受到影响。气象资料显示,2005 年秋季南京地区平均气温为 17.9℃,平均降水量 182 mm;济南地区秋季平均气温 15.2℃,平均降水量 229.8 mm。济南的降水异常偏多且集中在 9 月份,此时正值大豆生殖生长期,也会使产量相关性状的表型受到影响,如 RN-9×7605 组合衍生的两个群体不育荚数的表现等,进而影响到自然选择效应的分析。

3.4 从数量性状的育种利用看自然选择效应

田佩占等^[22]指出根据产量表现由产量潜力与适应能力二者决定的基本理论,适应能力(主要生态性状)不变,产量能力与产量表现就得到相同比例的提高。直接改良产量及相关性状可以提高大豆品种的产量潜力,产量相关性状包括产量构成因素的单株荚数、粒数、百粒重,主茎节数、分枝数,生物学产量以及决定光能利用的株型性状等^[6]。Peking×7605 组合衍生的两个群体株高、分枝数等性状在南京和济南的平均表现都差异显著,说明这两个性状发生了明显的自然选择效应,且相对有优势 NJ(RN)P7 群体在两地的表现都超过高值亲本,可见有向野生方向演化的迹象^[3]。RN-9×7605 组合衍生的两个群体有效荚数、单株粒数、百粒重在南京和济南均差异显著,可见上述性状发生了明显的自然选择效应,且相对有优势 JN(RN)R7 群体有效荚数和单株粒数在济南的平均表现都超过了高值亲本,说明是向有育种利用价值的方

向演化^[3]。

3.5 异地衍生 RIL 群体天然选择效应对重组自交系群体构建的启示

从遗传图谱的研究过程来看, 作图群体的选择对于绘制遗传图谱起到非常重要的作用^[23]。获得具有典型性状群体, 株系间变异大但株系内性状稳定, 是 QTL 作图的基础^[24]。本研究中从变异度而言, 除百粒重等个别性状外 Peking×7605 和 RN-9×7605 两个组合在南京衍生的群体具有更大的变异度, 即家系间表型变异更丰富, 说明保持了更大的遗传多样性。使用家系间遗传变异丰富的 RIL 群体做为遗传作图材料, 有利于提高遗传连锁图谱上分子标记的密度, 从而可能找到与目标性状更为紧密连锁的基因位点^[25]。王永军等^[12]认为在培育群体的过程中, 由于温度的原因, 使得晚熟的家系育性减低, 早熟的家系被优先选择。本研究发现 RN-9×7605 组合衍生的两个群体在两地不育荚数的表现无法从方差分析的角度得到有效解释, 可见衍生环境不适可能造成群体家系材料的异常不育, 对异地衍生构建 RIL 群体而言这是一种负面效应。从本研究结果看, 只依靠表型数据和统计手段, 尚无法测度由于天然选择效应引起群体遗传结构产生差异的程度^[26], 同时是否可以将同一组合衍生的两个群体合并为一个作图群体来加密遗传连锁图谱, 将有赖于运用分子标记等现代分子生物学手段来深化研究, 这也是本研究日后有待努力的方向。

4 结论

Peking×7605 组合在南京和济南衍生的群体株高和分枝数发生显著的自然选择效应, RN-9×7605 组合在南京和济南衍生的群体分枝数、有效荚数、单株粒数和百粒重发生显著的自然选择效应; 说明上述性状发生了明显的天然选择效应, 经表型方差分解证实是由群体间遗传结构存在真实差异造成的。

References

- [1] 刘祖洞. 遗传学. 北京: 高等教育出版社, 1991: 309-333.
Liu Z D. *Genetics*. Beijing: Higher Education Press, 1991: 309-333. (in Chinese)
- [2] 宁海龙, 李文滨, 李文霞, 王继安, 张大勇, 马忠宇, 李晓辉, 贾鸿昌. 大豆主要农艺性状的遗传分析. 大豆科学, 2004, 23(4): 285-288.
Ning H L, Li W B, Li W X, Wang J A, Zhang D Y, Ma Z Y, Li X H, Jia H C. Genetic analysis of yield and morphology traits of soybean (G
- [3] 王连铮, 王金陵. 大豆遗传育种学. 北京: 科学出版社, 1992.
Wang L Z, Wang J L. *Soybean Genetics and Breeding*. Beijing: Science Press, 1992. (in Chinese)
- [4] Brim C A, Cocckerham C C. Inheritance of quantitative characters in soybeans. *Crop Science*, 1961, 1: 187-190.
- [5] 陈庆山, 张忠臣, 刘春燕, 辛大伟, 单大鹏, 邱红梅, 单彩云. 大豆主要农艺性状的 QTL 分析. 中国农业科学, 2007, 40(1): 41-47.
Chen Q S, Zhang Z C, Liu C Y, Xin D W, Shan D P, Qiu H M, Shan C Y. QTL Analysis of major agronomic traits in soybean. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40(1): 41-47. (in Chinese)
- [6] 赵团结, 盖钧镒, 李海旺, 邢 邯, 邱家训. 超高产大豆育种研究的进展与讨论. 中国农业科学, 2006, 39(1): 29-37.
Zhao T J, Gai J Y, Li H W, Xing H, Qiu J X. Advances in breeding for super high-yielding soybean cultivars. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 39(1): 29-37. (in Chinese)
- [7] Luedders V D. Effect of planting date on natural selection in soybean population. *Crop Science*, 1978, 18(6): 943-944.
- [8] 田佩占. 大豆品种南北异地种植的主要性状变化规律及其应用. 中国农业科学, 1979, (1): 56-61.
Tian P Z. Soybean performance in northeast china and south china as affected by variety and ecological factors and its breeding value. *Scientia Agricultura Sinica*, 1979, (1): 56-61. (in Chinese)
- [9] 田佩占, 王继安. 组合类型、选择地点及选择方法对大豆杂交后代选择效果的影响. 大豆科学, 1988, 7(2): 87-96.
Tian P Z, Wang J A. Effect of parental difference, selection location and selection method on selection effectiveness of soybean cross progenies. *Soybean Science*, 1988, 7(2): 87-96. (in Chinese)
- [10] 盖钧镒, 刘佑斌, 赵团结. 关于大豆在海南岛冬春加代的天然选择效应. 中国油料, 1997, 19(3): 23-25.
Gai J Y, Liu Y B, Zhao T J. The natural selection effect in soybean due to the winter and spring nursery conditons of Hainan island. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 1997, 19(3): 23-25. (in Chinese)
- [11] 张华文, 田纪春, 管延安, 杨延兵, 任卫国. 利用 RIL-6 群体研究 HMW-GS 对小麦品质指标的影响. 中国农业科学, 2007, 40(3): 464-471.
Zhang H W, Tian J C, Guan Y A, Yang Y B, Ren W G. A study of the effects of high molecular weight glutenin subunits (HMW-GS) on quality traits, using recombinant inbred line-5 (RIL-6) population. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40(3): 464-471. (in Chinese)
- [12] 王永军, 吴晓雷, 喻德跃, 章元明, 陈受宜, 盖钧镒. 重组自交系群体的检测调整方法及其在大豆 NJRIKY 群体的应用. 作物学报, 2004, 30(5): 413-418.

- Wang Y J, Wu X L, Yu D Y, Zhang Y M, Chen S Y, Gai J Y. Method of evaluation and adjustment of recombinant inbred line population and its application to the soybean RIL population NJRIKY. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(5): 413-418. (in Chinese)
- [13] Bur B, Burr F A, Thomson K H, Albertson M C, Stuber C W. Gene mapping with recombined inbreds in maize. *Genetics*, 1988, 118: 519-526.
- [14] Mansur L M, Orf J H, Chase K, Jarvik T, Cregan P B, Lark K G. Genetic mapping of agronomic traits using recombinant inbred lines of soybean. *Crop Science*, 1996, 36: 1327-1336.
- [15] 王宏林. 大豆重组自交系群体的构建、鉴定及其主要农艺性状QTL定位的研究. 南京农业大学硕士学位论文, 2001.
- Wang H L. Establishment and characterization of RIL populations and their application in mapping QTL for main agronomic traits in soybeans. Master thesis of Nanjing Agricultural University, 2001. (in Chinese)
- [16] 盖钧镒. 试验统计方法. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- Gai J Y. *Methods of Experimental Statistics*. Beijing: China Agriculture Press, 2001. (in Chinese)
- [17] 余建英, 何旭宏. 数据统计分析与 SPSS 应用. 北京: 人民邮电出版社, 2003.
- Yu J Y, He X H. *Statistical and Analysis of Data and Application of SPSS*. Beijing: Posts & Telecom Press, 2003. (in Chinese)
- [18] [Http://icgr.caas.net.cn/](http://icgr.caas.net.cn/) Chinese Crop Gerplasm Information System
- [19] 盖钧镒, 许东河, 高 忠, 岛本义也, 阿部纯, 福士泰史, 北岛俊二. 中国栽培大豆与野生大豆不同生态类型群体间遗传演化关系的研究. *作物学报*, 2000, 26(5): 513-520.
- Gai J Y, Xu D H, Gao Z, Shimamoto Y, Abe J, Fukushi H, Kitajima S. Studies on the evolutionary relationship among eco-types of *G. max* and *G. soja* in China. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(5): 513-520. (in Chinese)
- [20] 王金陵. 中国南北地区野生大豆光照生态类型分析. *遗传学通讯*, 1973, (3): 1-8.
- Wang J L. Study on photoperiodic response of *G. soja* varieties originating from different locations of China. *Newsletter of Genetics*, 1973, (3): 1-8. (in Chinese)
- [21] 田清震, 盖钧镒. 大豆起源与进化研究进展. *大豆科学*, 2001, 20(1): 54-59.
- Tian Q Z, Gai J Y. A review on the research of soybean origination and evolution. *Soybean Science*, 2001, 20(1): 54-59. (in Chinese)
- [22] 田佩占, 袁 全, 李 萍. 大豆超高产品种类型的设计与选育. *吉林农业科学*, 2002, 27(5): 30-34.
- Tian P Z, Yuan Q, Li P. Design and breeding of super-high-yielding variety types in soybean. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 2002, 27(5): 30-34. (in Chinese)
- [23] 许占友, 常汝镇, 邱丽娟, 李向华. 大豆遗传图谱研究进展及对应的几个问题. *大豆科学*, 2001, 20(2): 133-137.
- Xu Z Y, Chang R Z, Qiu L J, Li X H. Study development of genetic linkage mapping in soybean and corresponding to a few question. *Soybean Science*, 2001, 20(2): 133-137. (in Chinese)
- [24] 徐云碧. QTL作图效率的影响因素——群体大小. *浙江农业大学学报*, 1994, 20(6): 573-578.
- Xu Y B. Factors influencing the power of QTL mapping: population size. *Journal of Zhejiang Agricultural University*, 1994, 20(6): 573-578. (in Chinese)
- [25] 方宣钧, 吴为人, 唐纪良. 作物DNA标记辅助育种. 北京: 科学出版社, 2001.
- Fang X J, Wu W R, Tang J L. *DNA Marker Assisted Breeding in Crops*. Beijing: Science Press, 2001. (in Chinese)
- [26] 盖钧镒. 植物种质群体遗传结构改变的测度. *植物遗传资源学报*, 2005, 6(1): 1-8.
- Gai J Y. Indicators related to genetic structure changes of plant germplasm population. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2005, 6(1): 1-8. (in Chinese)

(责任编辑 于 竞)