

大豆品种中黄 55 不同复叶的小叶组成及其分布特点

刘章雄¹, 周 蓉², 常汝镇¹, 闫淑荣¹, 邱丽娟¹

(¹农作物基因资源与遗传改良国家重大科学工程/农业部作物种质资源利用重点开放实验室/中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081;

²中国农业科学院油料作物研究所, 武汉 430062)

摘要: 对大豆品种中黄 55 的复叶类型及不同种植地点各种复叶类型分布及其着生节位进行了研究, 旨在探明多小叶的变化规律。根据组成复叶中小叶的数目, 可分为 7 类, 按照侧生和顶生叶片的数量进一步分为 13 种叶型, 其中, 4 类共 5 种叶型尚未见报道。中黄 55 的复叶以三出复叶为主, 其他复叶的小叶数以“4 叶 D1 型”比率较高, 随着纬度的降低, 复叶类型数减少; 北京顺义、湖北武汉和海南三亚 3 个地点间各小叶型比率方差分析表明, 大部分小叶型比率 3 点间差异有统计学意义, 表明复叶小叶型及其比率受环境的影响; 主茎上从低节位至高节位, 普通三出复叶的比率先是降低, 然后再升高, 而不同节位分枝的普通三出复叶的比率变化不大。通过本研究可拓宽对大豆复叶小叶型的认识。

关键词: 大豆; 复叶; 小叶型; 比率

Leaflets Composition and Distribution of Different Compound Leaves in Soybean Cultivar Zhonghuang 55

LIU Zhang-xiong¹, ZHOU Rong², CHANG Ru-zhen¹, YAN Shu-rong¹, QIU Li-juan¹

(¹National Key Facility for Gene Resources and Genetic Improvement/Key Laboratory of Crop Germplasm Utilization, Ministry of Agriculture/Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; ²Oil Crop Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Wuhan 430062)

Abstract: The object was to survey the variability of soybean leaflets by investigating the variant leaflets and their node position of emergence in Zhonghuang 55. The result indicate that there were seven leaf-type groups and 13 leaflet types, of which 5 leaflets as yet have not been reported. The main compound leaves were normal triple-leaflet type, following by the D1 type of 4 leaflets. Analysis of variance showed that significance differences existed among experimental sites for ratios of difference leaflet types, which indicated the leaf types and their ratios were affected by environments. The ratio of ternately compound leaves increased at first and then decrease from low node to high node in plants, while the ratio of ternately compound leaf in branches had little change. The study will broaden our acknowledge to soybean leaf.

Key words: Soybean; compound leaf; leaflet type; ratio

大豆有子叶、真叶、复叶和托叶 4 种不同类型的叶片^[1]。大豆的复叶一般为三出复叶, 即 1 个复叶上有 3 片小叶, 其顶端着生 1 个小叶, 侧翼 2 个。Y. Takahashi 等^[2]首次报道了 5 小叶的大豆复叶;

W. R. Fehr^[3]研究发现 7 小叶和 5 小叶复叶分别受独立遗传的基因控制, 并命名为 *Lf 2* 和 *lfl*, 但在 5 小叶和 7 小叶杂交后代 F₂ 中, 也观察到复叶的小叶数目有 8 ~ 14 个。傅来卿^[4]、王克晶等^[5]分别

收稿日期: 2012-12-12 修回日期: 2013-01-28 网络出版日期: 2013-06-07

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20130607.1740.017.html>

基金项目: 大豆种质保护项目 (NB2010-2130135-25-05); 科技支撑项目 (2011BAD35B06-2-8)

第一作者研究方向为大豆种质资源。E-mail: hbhhlk@yahoo.com.cn

通信作者: 邱丽娟, 博士, 研究员, 研究方向为大豆种质基因挖掘。E-mail: qiu_lujuan@263.net

对多小叶复叶的栽培大豆变异株和 5 小叶复叶的野生大豆进行遗传研究,分别命名了基因 *lf3*、*lf4* 和 *lf5*。除宗春美等^[6-7]发现大豆品系牡 5796-3 的 5 小叶复叶为 100%,其余报道的大豆植株的多小叶复叶均含有三出复叶及其他不同小叶数目的复叶^[2-5,8-9]。

大豆品种中黄 55 为中国农业科学院作物科学研究所选育,含有多种不同小叶数复叶类型,本研究对中黄 55 的多小叶复叶进行了分类,并分析了不同地点种植的中黄 55 植株不同复叶类型的比率以及在植株不同节位的分布,旨在明确大豆不同复叶的稳点性及其变化规律,为遗传分析提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

多小叶大豆品种中黄 55 亲本组合为 T200 × 早熟 18,2010 年经国家农作物品种审定委员会审定,在北京、天津及河北中南部地区平均生育期 110 d,株高 82.6 cm,主茎节数 16.6 个,有效分枝 2.7 个,白花,披针叶、亚有限结荚习性。2009 年生产试验,平均产量 2578.5 kg/hm²,比对照冀豆 12 增产 4.30%。抗大豆花叶病毒病,蛋白质含量 43.40%,脂肪含量 20.32%。中黄 55 的父本早熟 18 含有多种小叶类型。

1.2 材料的种植与数据调查

2010 年冬,中黄 55 在中国农业科学院作物科学研究所海南南繁试验基地(海南三亚)种植,共种植 6 行,行长 5 m,行距 35 cm,株距 15 cm。2011 年夏,中黄 55 分别在中国农业科学院作物科学研究所试验基地(北京顺义)和中国农业科学院油料作物研究所试验基地(湖北武汉)种植,每点分别种 6 行,行长 5 m,行距 45 cm,株距 20 cm。

在中黄 55 生长的初花期和满粒期,取中间 4 行调查每节位多小叶复叶的类型及数量,在海南三亚,共调查了 110 株,在北京顺义和湖北武汉,分别调查了 51 株和 60 株。

1.3 多小叶复叶类型的划分

对多小叶复叶,先按所含小叶数的数量分类,在每一类别中,又根据小叶在叶柄的着生位置分成不同的亚类。例如,所有 3 片小叶的复叶都归于“3 叶类型”复叶,正常的三出复叶顶生 1 小叶,底下节位

两侧各着生 1 小叶,在此称为“3 叶 C2 型”(图 1, e: C2 型),而“3 叶型”的另一亚类顶端着生 2 小叶,底下节位着生小叶 1 片,在此称“3 叶 C1 型”(图 1, d: C1 型)。

1.4 统计分析方法

调查 3 个种植点每个单株不同复叶的叶片数量并计算其所占单株总叶片比率,对叶片比率进行平方根或反正弦转换,利用 SAS 9.1.3 软件对 3 点不同小叶型转换数据进行方差分析,采用 q 法进行多重比较。

计算北京顺义和湖北武汉 2 点中黄 55 不同节位普通三出复叶和主要多小叶型占该节位总叶片数比率,并采用 Excel 软件制作不同节位主要多小叶型比率趋势图,因海南点中黄 55 植株矮小,节间短缩且不易区分而未计入分析之列。

2 结果与分析

2.1 中黄 55 植株多小叶类型的分类与描述

中黄 55 的多小叶型可分为 7 类 13 型(表 1, 图 1),其中 1 叶 A 型、2 叶 B 型和 B1 型、3 叶 C1 型和 5 叶 E2 型尚未见文献报道。不同小叶型的叶片数量用顶生小叶数 + 侧生小叶数表示,以 5 片复叶的叶型数最多,分为 E1 型、E2 型、E3 型(图 1),其顶生叶数分别为 1 个、2 个、3 个。E1 型的侧生叶数最多,为 4 个,在两侧各着生小叶 2 片,且同一侧的 2 小叶位于同一个小叶柄上(图 1, 图片 n 中箭头所示)。

2.2 中黄 55 植株不同小叶类型的比率分析

各多小叶型占植株总叶片的比率不同(表 2)。在北京顺义有 12 种小叶型,其中正常型 3 叶 C2 型比率最高,为 67.09%,3 叶 C1 型比率最低,为 0.04%,没有 5 叶 E1 型亚类,各小叶型比率大小顺序为 C2 > D1 > E3 > F2 > D2 > E2 > B > B1 > G1 > A > F1 > C1;在湖北武汉有 10 亚类,其中正常型 3 叶型 C2 型比率最高,为 86.63%,7 叶型 G1 型比率最低,为 0.09%,没有 5 叶 E1 型、3 叶 C1 型和 6 叶 F1 型等 3 个亚类,各小叶型比率大小顺序为 C2 > D1 > B > E3 > A > D2 > F2 > B1 > E2 > G1;在海南三亚有 7 亚类,3 叶 C2 型比率最高,为 91.84%,5 叶 E1 型比率最低,为 0.06%,没有 1 叶 A 型等 6 个亚类,各小叶型比率大小顺序为 C2 > B > D1 > D2 > C1 > E3 > E1。

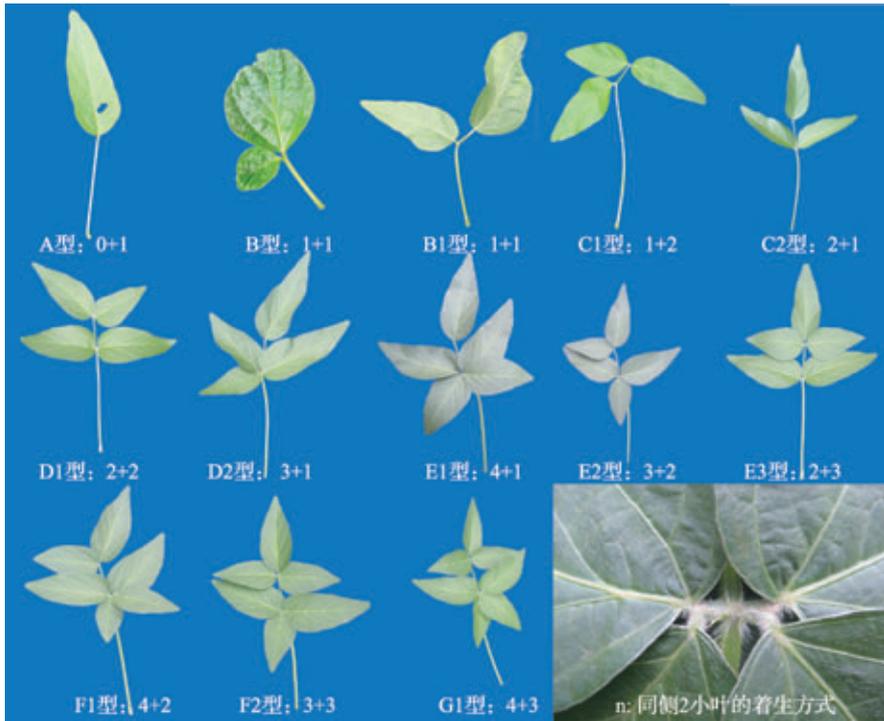


图 1 不同复叶类型 (A-G1) 及其同侧 2 小叶的着生方式 (n)

Fig. 1 Different types of compound leaflet (A-G1) and settling model of two leaflets at same side (n)

表 1 大豆复叶的各种小叶型组成方式

Table 1 Types of compound leaflet and their composition

| 组成复叶 的小叶数目 Leaflet number of compound leaf | 叶型 Type of compound leaf | | | | 参考文献 Reference |
|---|----------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------|
| | 叶型代号 Code of compound leaf | 叶型表达方式 Composition of leaflet | 侧生小叶数 Lateral leaflet number | 顶生小叶数 Terminal leaflet number | |
| 1 | A | 0 + 1 | 0 | 1 | 未见报道 |
| 2 | B | 1 + 1 | 1 | 1 | 未见报道 |
| | B1 | 0 + 2 | 0 | 2 | 未见报道 |
| 3 | C1 | 1 + 2 | 1 | 2 | 未见报道 |
| | C2 | 2 + 1 | 2 | 1 | W. R. Fehr ^[3] |
| 4 | D1 | 2 + 2 | 2 | 2 | 崔永实等 ^[8] |
| | D2 | 3 + 1 | 3 | 1 | W. R. Fehr ^[3] |
| 5 | E1 | 4 + 1 | 4 | 1 | 邱丽娟等 ^[10] |
| | E2 | 3 + 2 | 3 | 2 | 未见报道 |
| | E3 | 2 + 3 | 2 | 3 | 崔永实等 ^[8] |
| 6 | F1 | 4 + 2 | 4 | 2 | 傅来卿 ^[4] |
| | F2 | 3 + 3 | 3 | 3 | W. R. Fehr ^[3] |
| 7 | G1 | 4 + 3 | 4 | 3 | W. R. Fehr ^[3] |

从表 2 可以看出,3 点普通三出复叶 C2 型的比率均远远大于其他小叶型的比率,且大于其他多小叶型的比率之和,如北京顺义点 C2 亚型比率为

67.09%,其他多小叶型比率总和为 32.91%。另外,单以主茎或分枝的多小叶型进行分析,C2 型也均占绝大部分。除 C2 型外,其他多小叶型以 D1 型

表 2 中黄 55 3 点小叶类型比率

Table 2 Ratio of leaflet from three sites

| 地点 | 类型 | A | B | B1 | C1 | C2 | D1 | D2 | E1 | E2 | E3 | F1 | F2 | G1 |
|------|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | 0 + 1 | 1 + 1 | 0 + 2 | 1 + 2 | 2 + 1 | 2 + 2 | 3 + 1 | 4 + 1 | 3 + 2 | 2 + 3 | 4 + 2 | 3 + 3 | 4 + 3 |
| 北京顺义 | 主茎 | 0 | 0.24 | 0.24 | 0 | 54.11 | 19.20 | 3.62 | 0 | 2.66 | 14.25 | 0.12 | 4.35 | 1.21 |
| | 分枝 | 0.63 | 1.11 | 0.70 | 0.07 | 74.58 | 14.69 | 0.56 | 0 | 0.42 | 6.34 | 0.14 | 0.70 | 0.07 |
| | 全株 | 0.40 | 0.80 | 0.53 | 0.04 | 67.09 | 16.34 | 1.68 | 0 | 1.24 | 9.23 | 0.13 | 2.03 | 0.49 |
| 湖北武汉 | 主茎 | 0.42 | 1.98 | 0.14 | 0 | 78.33 | 11.19 | 1.70 | 0 | 0.42 | 4.53 | 0 | 0.99 | 0.28 |
| | 分枝 | 1.91 | 3.89 | 0.25 | 0 | 90.25 | 2.78 | 0.31 | 0 | 0 | 0.62 | 0 | 0 | 0 |
| | 全株 | 1.46 | 3.31 | 0.21 | 0 | 86.63 | 5.33 | 0.73 | 0 | 0.13 | 1.81 | 0 | 0.30 | 0.09 |
| 海南三亚 | 全株 | 0 | 5.06 | 0 | 0.39 | 91.84 | 1.74 | 0.62 | 0.06 | 0 | 0.28 | 0 | 0 | 0 |

和 E3 型为主。

以上分析还可看出,5 种小叶型复叶在 3 点都有发现,表现相对稳定,包括 B、C2、D1、D2、E3,其中 B、C2 亚类随着纬度的降低比率升高,D1、D2 和 E3 亚类随着纬度降低比率降低。6 种复叶亚类在 2 点出现,其中 C1 在北京和海南出现,A、B1、E2、F2、G1 在北京和湖北出现,A 和 C1 两亚类随纬度的降低比

率升高,其余则降低;F1 仅在北京、E1 仅在海南出现,具有环境特异性。

对 3 点不同小叶型比率方差分析也表明(表 3),除 C1 和 E1 两亚类 3 点间无差异外,其他各小叶亚类 3 点间差异均有统计学意义,说明中黄 55 植株的小叶型比率受环境的影响。

表 3 中黄 55 3 点小叶类型比率方差分析及多重比较

Table 3 Analysis of variance and multiple comparison for ratio of leaflets from three sites

| 类型 Type | A | B | B1 | C1 | C2 | D1 | D2 | E1 | E2 | E3 | F1 | F2 | G1 |
|------------|----------|----------|---------|--------|----------|----------|---------|--------|----------|----------|---------|----------|---------|
| P 值 | <0.0001* | <0.0001* | 0.0002* | 0.0722 | <0.0001* | <0.0001* | 0.0009* | 0.6059 | <0.0001* | <0.0001* | 0.0069* | <0.0001* | 0.0001* |
| 北京顺义 | 0.37b | 0.81c | 0.50a | 0.04a | 68.01c | 15.72a | 1.75a | 0a | 1.27a | 9a | 0.10a | 1.96a | 0.48a |
| 湖北武汉 | 1.42a | 3.37b | 0.23b | 0a | 86.37b | 5.43b | 0.76b | 0a | 0.13b | 1.87b | 0b | 0.33b | 0.08b |
| 海南三亚 | 0c | 5.14a | 0c | 0.43a | 91.63a | 1.84c | 0.61b | 0.06a | 0b | 0.28c | 0b | 0b | 0b |

*表示 0.05 水平差异有统计学意义;表中同列数值后标记的小写字母表示在 0.05 水平差异有统计学意义

* indicate significance at 0.05 level;The small letters following the data within each column represent the significance at 0.05 level

在北京顺义、湖北武汉和海南三亚,能观察到的复叶亚类分别为 12 种、10 种和 7 种,可以看出,从北向南,中黄 55 的小叶型种类逐渐减少。大豆为低温短日照作物,对光温反应比较敏感,从中黄 55 的适宜推广区域来看,北京顺义为最适宜种植点之一,较利于中黄 55 的充分生长发育,因此,在北京顺义种植的中黄 55 小叶型种类最多。相比之下,虽亦为夏播,中黄 55 在湖北武汉的适应性就不如在北京,而海南三亚更次之,因此中黄 55 的小叶型种类会逐渐减少。

对于 1 叶 A 型、2 叶 B 型和 B1 型及 3 叶 C1 型,

从表 2 可以看出,在北京顺义,分枝上以上 4 种小叶型的比率之和为 2.51%,在主茎上为 0.48%;在湖北武汉,分枝和主茎上 4 种小叶型的比率之和分别为 6.05% 和 2.54%,可见,以上 4 种小叶型主要出现在分枝上。据笔者观察,这些小叶型主要在营养生长的中后期出现,在北京顺义主要出现于第 3~6 节位的分枝上,在湖北武汉主要分布于第 2~6 节位的分枝上。

2.3 中黄 55 植株不同节位小叶类型的分析

通常将大豆的子叶节定为第 1 节,大豆的真叶

所在节位为第2节,在北京顺义,中黄55的主茎节位以18个为主,极少植株高达20个,分枝通常位于第3~10节,第2节和第11~14节可能也会有分枝,但较少。

主要对有代表性的主茎第3~18节和有分枝的第3~10节进行了作图分析,图2为中黄55植株主茎各节位主要小叶型复叶比率及分枝节位主要小叶型复叶的比率图。为了描述方便,在此,定义C2型即普通三出复叶为正常叶型,其他所有小叶型为非正常叶型。对于主茎,从第3节位到第18节位,随

着节位的升高,正常叶型所占比率从98.28%逐渐降低,至第13节位降至最低点为22.00%,然后逐步上升,至第18节位升至最高点为71.79%。而对于主要的非正常叶型D1型和E3型,从低节位到高节位,其比率先是逐渐升高,到第13~14节位升至最高点,然后逐步降低。中黄55主要分枝节位正常叶型比率变化不大,其变化范围在67.52%~87.18%之间。

在湖北武汉,中黄55每节位各小叶型比率的变化趋势(图2)总体与北京顺义相同,在此不再详述。

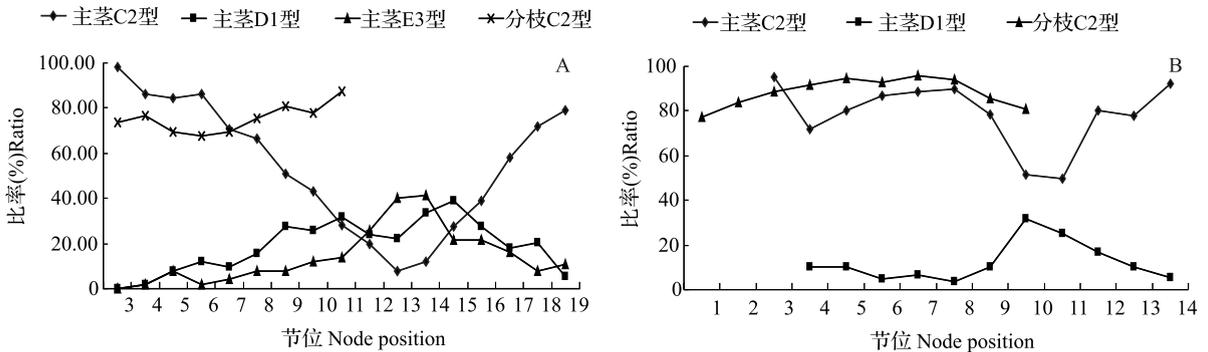


图2 中黄55在北京顺义(A)及湖北武汉(B)各节位主要小叶类型比率图

Fig. 2 Tendency chart of ratio of main leaflets at different nodules from Beijing (A) and Wuhan (B)

3 讨论

本研究对大豆品种中黄55的多小叶复叶类型进行了田间调查并归类整理,新发现几种小叶型,如1叶A型、2叶B型和B1型及3叶C1型。中黄55的小叶型复叶种类受环境的影响,如在北京顺义有12种小叶型,在湖北武汉和海南三亚分别只有10种和7种;5叶E1型在北京顺义和湖北武汉未出现,而在海南三亚达0.05%;方差分析也表明,大多数小叶型比率3点间差异有统计学意义,因此在研究大豆小叶型时,选择合适的地点以利于种质的充分生长发育是很有必要的。大豆对光温反应比较敏感,中黄55种植南移后,生育期缩短,总叶片数减少,在北京生育期110 d,在海南三亚只有约85 d,在北京顺义、湖北武汉和海南三亚单株叶片数平均分别为44.4、38.8和16.2片。中黄55小叶型复叶种类的变化是否也受光温的影响,是如何影响的,值得进一步研究。

不同多小叶复叶种质其主要的小叶型复叶不同,有的种质非正常叶型占总叶片数的50%以上,且以5小叶为主^[9];有的种质以7小叶为主^[3],有的种质为100%的5小叶^[6-7],对控制不同小叶数基因的遗传研究,因材料不同,所得的结论也不一致^[3-5,7]。

本研究中黄55的小叶类型以普通的C2型即三出复叶为主,占总叶片数的65%以上,且在非正常叶型中,以D1型为主。中黄55的主要小叶型比率变化趋势在主茎和分枝是不同的,但不同的多小叶种质其小叶型的比率变化趋势可能不同,需具体问题具体分析。

参考文献

- [1] Roger B H, Specht J E. Soybeans: Improvement, production and uses [M]. Wisconsin, USA: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America Publisher, 2004: 16
- [2] Takahashi Y, Jimnosuke F. Morphological and genetic studies on the soybean [R]. Hokkaido Agr Exp Sta Rept, 1919, 10: 1-138
- [3] Fehr W R. Genetic control of leaflet number in soybeans [J]. Crop Sci, 1972, 12: 221-224
- [4] 傅来卿. 大豆双复叶和多小叶突变体的研究 [J]. 大豆科学, 1986, 5(4): 283-288
- [5] 王克晶, 李福山, 周涛, 等. 来源于野生大豆的多小叶性状遗传分析 [J]. 大豆科学, 2001, 20(1): 22-25
- [6] 宗春美, 岳岩磊, 邵广忠, 等. 多小叶源对大豆光合特性和产量的影响 [J]. 大豆科学, 2010, 29(4): 627-629
- [7] 宗春美, 宁海龙, 任海洋, 等. 大豆多小叶类型遗传规律初探 [J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(2): 299-303
- [8] 崔永实, 李光发, 李福林, 等. 大豆非正常叶的观察 [J]. 大豆通报, 2007(5): 45-46
- [9] 高明杰. 多小叶大豆种质 [J]. 大豆科技, 2008(4): 33-34
- [10] 邱丽娟, 常汝镇. 大豆种质资源描述规范和数据标准 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2006