

结缕草 (*Zoysia japonica*) 耐盐性的遗传分析

郭海林, 陈静波, 陈 宣, 林 帆, 李 珊, 褚晓晴, 丁万文, 刘建秀

(江苏省中国科学院植物研究所/南京中山植物园, 南京 210014)

摘要: 选用结缕草属植物耐盐性两极端类型材料 Z105(耐盐)和 Z061(敏盐)进行杂交, 获得 F_1 分离群体, 通过叶片枯黄率和枝叶修剪干重降低百分率对 F_1 群体的耐盐性进行鉴定, 并应用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型分析方法对 F_1 群体耐盐性进行遗传分析。结果表明: (1) 盐胁迫下 F_1 群体的叶片枯黄率和枝叶修剪干重降低百分率的变异范围均较大, 叶片枯黄率的变异范围为 10.00% ~ 98.33%, 枝叶修剪干重降低百分率的变异范围为 1.87% ~ 91.40%, 均远远超出了双亲的范围, 双亲的叶片枯黄率为 35.00% 和 95.00%, 双亲的枝叶修剪干重降低百分率为 42.10% 和 84.59%。(2) 叶片枯黄率的最适遗传模型为 A-2 模型, 即 1 对主基因的加性模型, 主基因的加性效应 (d) 为 23.59, 主基因遗传率 (h_{mg}^2) 为 66.83%。枝叶修剪干重降低百分率的最适遗传模型为 B-1 模型, 即两对主基因, 加性 - 显性 - 上位性模型, 在该群体中加性效应 (d_a 和 d_b) 分别为 29.70 和 3.23, 显性效应 (h_a 和 h_b) 分别为 15.03 和 2.28, 上位性效应 (i, j_{ab}, j_{ba}, l) 分别为 -3.23、-2.28、11.44 和 -12.82, 主基因遗传率 (h_{mg}^2) 为 84.37%。

关键词: 结缕草; 耐盐性; 遗传分析

Genetic Analysis of Salt Tolerance in *Zoysia japonica*

GUO Hai-lin, CHEN Jing-bo, CHEN Xuan, LIN Fan, LI Shan,

CHU Xiao-qing, DING Wan-wen, LIU Jian-xiu

(Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences / Nanjing Botanical Garden Mem. Sun Yat-Sen, Nanjing 210014)

Abstract: Inheritance of salt tolerance, including leaf firing percentage and reduced percentage of dry shoot clipping weight, in F_1 segregating populations of *Zoysia japonica* from the cross of Z105 (salt tolerant) and Z061 (salt sensitive) was investigated by the major gene and polygene mixed genetic model. The results showed that the range of variation of leaf firing percentage and reduced percentage of dry shoot clipping weight for progenies was 10.00% ~ 98.33% and 1.87% ~ 91.40%, respectively. Both of them were far beyond that of their parents (35.00% and 95.00% for leaf firing percentage, 42.10% and 84.59% for reduced percentage of dry shoot clipping weight). The additive major gene model (A-2) was the most suitable model for the leaf firing percentage of Z105 × Z061, The additive effect and heritability of major gene were 23.59 and 66.83%, respectively. The reduced percentage of dry shoot clipping weight of Z105 × Z061 was controlled by two additive-dominance-epistasis major genes. The most suitable model is B-1 and the additive effects of two major genes were 29.70 (d_a) and 3.23 (d_b), the dominance effects were 15.03 (h_a) and 2.28 (h_b), the epistasis effects were -3.23 (i), -2.28 (j_{ab}), 11.44 (j_{ba}), and -12.82 (l), and the heritability was 84.37% (h_{mg}^2).

Key words: *Zoysia japonica*; Salt tolerance; Genetic analysis

结缕草属 (*Zoysia* Willd.) 植物是禾本科画眉草亚科的多年生草本植物, 具有发达的根状茎和匍匐

茎, 是一种优良的暖季型草坪草, 可广泛应用于观赏草坪、运动草坪、休憩草坪以及庭院草坪等各种草坪

收稿日期: 2011-11-04 修回日期: 2011-12-26

基金项目: 国家青年科学基金项目 (30800759); 江苏省科技支撑计划项目 (SBE201038200)

作者简介: 郭海林, 博士, 副研究员, 主要研究方向为草坪草遗传育种与改良。E-mail: ghlnmg@sina.com

通讯作者: 刘建秀, 研究员, 主要研究方向为禾草等地被植物的育种与应用。E-mail: turfunit@yahoo.com.cn

的建设中^[1-3]。

随着滨海盐碱地区的开发和园林绿化的需要,对草坪草的耐盐性提出越来越高的要求,结缕草属植物作为一种重要的草坪草,对其耐盐性的研究也越来越引起人们的重视,其不同材料的耐盐能力、耐盐机理等均有较多的研究报道。研究表明,结缕草属植物是较其他暖季型草坪草和冷季型草坪草更耐盐的一种优良草坪草,同时结缕草属内的不同种以及同一种的不同种源间的耐盐性存在较大的遗传变异^[4-10]。耐盐性是数量性状,研究其基因效应,对结缕草属植物耐盐性的遗传改良有重要的指导意义。关于植物的耐盐性遗传已有大量研究报道,多数研究认为植物的耐盐性存在主效基因,且以加性效应和显性效应为主。如沈法富等^[11]对棉花的耐盐性遗传分析表明棉花的耐盐性受 1 对不完全显性的主效基因控制,存在加性和显性效应,以加性效应为主;杨庆利等^[12]对 7 个耐盐性不同的粳、籼稻品种的苗期耐盐性遗传进行研究,发现盐胁迫条件下水稻苗期根系 Na/K 是由 2 个主位点组和微位点组控制的,其遗传变异主要来源于加性和显性效应;Jones^[13]以幼苗根系的相对伸长率为耐盐性鉴定指标,认为水稻苗期耐盐性由少数几个基因控制,遗传变异来源于加性-显性效应,并以加性遗传效应为主。邵桂花等^[14]对大豆耐盐性的遗传方式进行了研究,发现耐盐×耐盐组合 F₁、F₂ 及 F₃ 仍表现耐盐;敏盐×敏盐组合 F₁、F₂ 及 F₃ 均表现对盐敏感;耐盐×敏盐及其反交组合, F₁ 表现耐盐, F₂ 耐盐和敏感植株分离比率为 3:1,所以大豆的耐盐性受 1 对基因控制,耐盐为显性,对盐敏感为隐性,正反交组合表现一致,表明属核遗传。但也有研究认为植物的耐盐性由微效多基因控制,如罗庆云等^[15]利用主基因+多基因混合遗传模型联合分离分析方法对栽培大豆南农 1138-2×南农 88-31 和南农 88-31×Jackson 等 2 套组合的耐盐性进行遗传分析,结果表明两个杂交组合的耐盐性遗传均符合加性-显性-上位性多基因遗传模式;顾兴友等^[16]采用完全双列杂交设计,以苗期死叶率、相对生长量和地上部 Na⁺ 含量作为耐盐指标,分析了 6 个籼稻品种的苗期耐盐性遗传和配合力特性,结果表明水稻苗期耐盐性主要表现多基因遗传,以基因加性效应为主。由以上这些研究可以看出,不同植物的耐盐性遗传模式不尽相同,结缕草属植物的耐盐性的遗传模型如何,是否有主基因存在,可否通过杂交育种等手段有效地培育耐盐新品系等研究未见报道。

植物数量性状的主基因-多基因遗传理论,认为多数性状由主基因加多基因共同控制是数量性状遗传的基本模型,而纯主基因或纯多基因的遗传模型只是特例,并建立了植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型分析方法^[17-19],该模型自开发以来,已在小麦^[20-21]、水稻^[22]、大豆^[15]以及各种蔬菜^[23-25]的研究中得到广泛应用,在这些植物的遗传机制研究方面发挥了重要作用。本研究以结缕草属耐盐性两极端类型材料的杂交后代群体为试验材料,以叶片枯黄率和枝叶修剪干重降低百分率为评价指标^[26],应用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型分析方法,对结缕草属植物的耐盐性遗传模型进行初步的分析,希望能为结缕草属植物耐盐性相关基因的分子标记、定位以及品种改良、标记辅助育种等方面提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

根据李亚等^[7]对 36 份结缕草属植物种源材料的耐盐性鉴定结果,选择耐盐系数为 0.72 的耐盐种源 Z105 (*Z. japonica*) 和耐盐系数为 0.14 的敏盐种源 Z061 (*Z. japonica*) 于 2006 年通过控制授粉法进行杂交,以构建耐盐性分离群体,结果获得了 164 个杂交后代。对这些后代通过相关序列扩增多态性 (Sequence-related Amplified Polymorphism, SRAP) 进行杂种真实性鉴定^[27],鉴定标准为有父本特异带的后代即为真杂种,结果有 132 个后代被鉴定为真杂种,2010 年从这 132 个材料中选取有足够生物量的 120 份材料对其进行耐盐性鉴定。亲本 Z105 是从山东烟台采集的种源材料,Z061 是从江苏南京采集的种源材料。两亲本均种植在位于江苏省中国科学院植物研究所的苗圃地内,杂交后代均在花盆培养。

1.2 供试材料的耐盐性鉴定及其评价指标

2010 年 6-7 月将杂交后代及其亲本种植于高 6cm,直径为 9cm 的塑料杯中,塑料杯的底部剪掉,并包上尼龙网,以便于根系伸出,用稀盐酸洗过的石英砂固定,每份材料种植 6 杯,其中 3 杯为对照,3 杯为处理,将塑料杯悬挂在 45L 的周转箱 (66.5cm×45.5cm×17.0cm) 上,在温室中用 1/2 的 Hoagland 营养液培养,培养期间每周换 1 次营养液,对地上部分修剪 1 次,并用增氧泵不断进行通气,以维持水中的含氧量。培养 2 个月后,9 月 20 日开始盐 (NaCl) 处理,为防止盐急性伤害,以 2.5g/L 的盐浓度每天逐渐增加,直到盐浓度达到 20g/L 为止,达到 20g/L

前对所有材料的枯草进行剔除,并进行最后一次修剪,修剪高度统一为 4cm,此后不再进行修剪,该浓度维持 1 个月后进行耐盐性评价。

盐胁迫下草坪草最直接的反应症状就是叶片烧伤,生物量降低,依据陈静波等^[26]对暖季型草坪草大规模种质资源抗盐性评价理想指标选择的试验结果,本研究以叶片枯黄率和枝叶修剪干重降低百分率为耐盐性评价指标,其中叶片枯黄率是指处理材料枯叶的百分率,具体采用目测法。枝叶修剪干重降低百分率是指处理相对于对照地上部分生长量降低的百分率。

1.3 数据分析

根据叶片枯黄率和枝叶修剪干重降低百分率的测定值,通过 Excel 软件计算平均值、变异范围、变异系数、偏度系数、峰度系数和方差等指标。结缕草属植物为常异花授粉植物,亲本具有高度的异质性,因此在杂交育种中 F_1 即发生分离,相当于纯合亲本 F_2 。根据这一特点,本研究应用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型中“单个分离世代 F_2 群体的数量性状分离分析方法”^[17-19]对结缕草属植物耐盐性的遗传模型进行分析,由模型的似然函数值计算出 AIC (Akaike's information criterion) 值, AIC 值最小的模型为相对最佳模型,通过比较无主基因、1 对主基因 (A) 和 2 对主基因 (B) 共 11 种遗传模型的 AIC 值,并进行遗传模型的适合性测验,包括均匀性检验 (U_1^2, U_2^2 和 U_3^2)、Smirnov 检验 (${}_n W^2$) 和 Kolmogorov 检验 (D_n),综合考虑极大似然函数、AIC 值和适合性检验的结果确定最优模型。在此基础上,估计最优模型的遗传参数。植物数量性状主基

表 1 结缕草 Z105 × Z061 杂交后代耐盐性的变异分析

Table 1 The variation of salt tolerance of *Zoysia* hybrids in Z105 × Z061

耐盐指标	平均值 (%)	标准误	变异范围 (%)	变异系数 (%)	偏度系数	峰度系数	方差
Salt tolerance index	Average	SE	Variance range	CV	Skewness	Kurtosis	s
叶片枯黄率 LFP	50.38	1.86	10.00 ~ 98.33	40.50	0.08	-0.80	416.46
枝叶修剪干重降低百分率 SCW	52.38	2.22	1.87 ~ 91.40	46.50	-0.36	-0.98	593.44

LFP: 叶片枯黄率; SCW: 枝叶修剪干重降低百分率, 下同

LFP: Leaf firing percentage; SCW: Reduced percentage of dry shoot clipping weight. The same as below

2.2 F_1 群体的耐盐性主基因 + 多基因混合遗传分析

利用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型,分析耐盐性两端类型材料的杂交组合 Z105 × Z061 的 F_1 群体在各种模型下的似然函数 (likelihood function), 获得了 F_1 群体的叶片枯黄率和枝叶修剪干重降低百分率在不同遗传模型下的极大似然函数值和 AIC 值 (表 2), 以 AIC 值较小的模型作为

因 + 多基因遗传体系的分析统计软件由南京农业大学国家大豆改良中心提供。

2 结果与分析

2.1 F_1 群体耐盐性的遗传变异及其次数分布

在盐处理过程中,亲本和所有 F_1 分离群体材料的处理与对照表现出明显的差异,在盐处理下,亲本和杂交后代的生长速度均下降,叶片出现枯黄现象,所有材料的叶片上都有盐腺分泌,但不同材料的耐盐性也表现出明显的差异,叶片枯黄率的统计结果表明,母本 Z105 的叶片枯黄率为 35.00%、父本 Z061 的叶片枯黄率为 95.00%,120 份杂交后代的叶片枯黄率变异范围为 10.00% ~ 98.33%,平均为 50.38%,变异系数为 40.50% (表 1)。枝叶修剪干重降低百分率的统计结果表明,母本 Z105 的枝叶修剪干重降低百分率为 42.10%,父本 Z061 的枝叶修剪干重降低百分率为 84.59%,120 份杂交后代的枝叶修剪干重降低百分率变异范围为 1.87% ~ 91.40%,平均为 52.38%,变异系数为 46.50% (表 1)。从变异范围可以发现,耐盐评价的两个指标,后代的变异范围都远远超过了双亲值的范围,表明控制耐盐性的增效和减效基因在双亲中呈分散分布,通过基因重组可产生正向和负向的超亲后代。

根据叶片枯黄率和枝叶修剪干重降低百分率的观测结果,对由 120 个后代构成的 F_1 群体做次数分布图 (图 1, 图 2), 由图可以看出, F_1 群体的叶片枯黄率和枝叶修剪干重降低百分率均呈混合正态分布,符合主基因 + 多基因的遗传特征。

候选模型。从表 2 可知,在被检验的各种模型中,叶片枯黄率 A-2 模型的 AIC 值最小,适合性检验结果 (表 3) 也表明, F_1 群体中叶片枯黄率的分布与理论分布是一致的 ($P > 0.05$), 因此, A-2 模型, 即 1 对主基因的加性模型是叶片枯黄率的最适遗传模型, 次数分布表现为 3 个正态分布的混合分布, 3 个成分分布的平均数分别为 74.55、50.96 和 27.37。

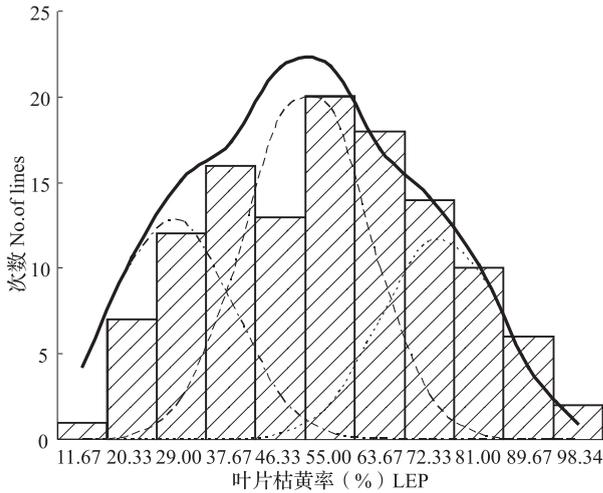


图1 叶片枯黄率次数分布图

Fig. 1 Frequency distribution of reduced percentage of leaf firing percentage in F_1 populations of Z105 \times Z061

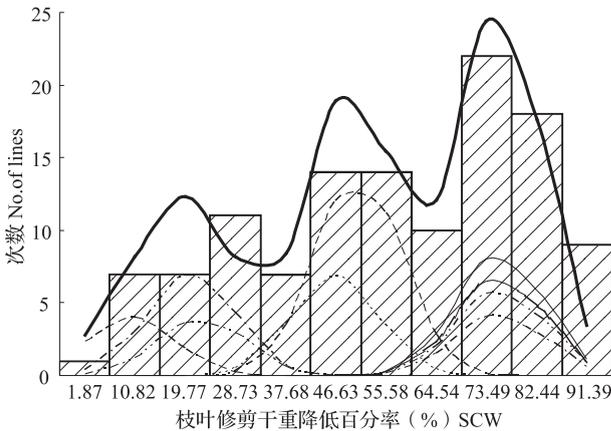


图2 枝叶修剪干重降低百分率次数分布图

Fig. 2 Frequency distribution of reduced percentage of dry shoot clipping weight in F_1 populations of Z105 \times Z061

遗传参数估计结果表明,主基因加性效应性(d)为23.59,表现为增效,主基因遗传方差(σ_{mg}^2)为278.32,主基因遗传率(h_{mg}^2)为66.83%(表4)。枝叶修剪干重降低百分率是B-1模型的AIC值最小,适合性检验结果(表3)也表明, F_1 群体中枝叶修剪干重降低百分率的分布与理论分布是一致的($P >$ 表3 入选模型的适合性检验

Table 3 Tests for goodness-of-fit of selected model

耐盐指标 Evaluation index	模型 Model	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
叶片枯黄率 LFP	A-2	0.002(0.9623)	0.002(0.9645)	0.130(0.7183)	0.0399	0.0484(0.1252)
枝叶修剪干重降低百分率 SCW	B-1	0.000(0.9969)	0.002(0.9676)	0.032(0.8591)	0.0383	0.0490(0.1252)

统计量 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 和 D_n 括号内为概率值。统计量 nW^2 的临界值为 0.461 ($p=0.05$), D_n 的临界值为 0.1252 ($n=120, p=0.05$)

The value in parentheses after U_1^2 , U_2^2 , U_3^2 , and D_n means probability. The value of nW^2 is 0.461 at 5% significant level

0.05),因此,B-1模型,即两对主基因,加性-显性-上位性模型是Z105 \times Z061 F_1 群体枝叶修剪干重降低百分率的最适遗传模型,该群体表现为9个不同的正态分布按1:2:1:2:4:2:1:2:1比例的混合,9个成分分布的平均数分别为75.83、75.83、75.83、75.83、50.62、46.48、22.89、20.99和9.96。在该群体中加性效应(d_a 和 d_b)分别为29.70和3.23,均表现为增效,但第1对主基因的作用大于第2对;显性效应(h_a 和 h_b)分别为15.03和2.28,显性效应均小于加性效应,因此,显性效应表现为正向部分显性;上位性效应(i, j_{ab}, j_{ba}, l)分别为-3.23、-2.28、11.44和-12.82,从上位性效应可以看出,两对主基因的加性互作效应(i)、第1对主基因的加性效应(d)与第2对主基因的显性效应(h)间的互作效应(j_{ab})均为负向,且作用较小;第1对主基因的显性效应(h)与第2对主基因的加性效应(d)间的互作效应(j_{ba})表现为正向,且作用较大;两对主基因的显性互作效应(l)为负向,作用较大;主基因遗传方差(σ_{mg})为500.72,主基因遗传率(h_{mg}^2)为84.37%(表5)。

表2 不同遗传模型下的极大似然函数值和AIC值

Table 2 Maximum likelihood value (MLV) and AIC value under different genetic model

模型代号 Model	叶片枯黄率 LFP		枝叶修剪干重降低百分率 SCW	
	极大似然函数值 MLV	AIC 值	极大似然函数值 MLV	AIC 值
A-0	-531.68	1067.36	-552.93	1109.86
A-1	-529.32	1066.64	-542.78	1093.56
A-2	-529.33	1064.65	-544.75	1095.49
A-3	-531.68	1071.37	-545.87	1099.73
A-4	-531.36	1070.72	-552.93	1113.86
B-1	-527.16	1074.31	-536.25	1092.51
B-2	-529.32	1070.63	-542.78	1097.56
B-3	-529.33	1066.65	-544.75	1097.49
B-4	-530.09	1066.18	-550.29	1106.57
B-5	-531.68	1071.37	-544.61	1097.23
B-6	-531.69	1069.37	-547.65	1101.30

表 4 A-2 模型下 F_1 群体耐盐性 (叶片枯黄率) 一阶遗传参数的计算

Table 4 Estimates of genetic parameters under genetic model A_2 for salt tolerance (LFP) of *Zoysia F_1* populations

遗传参数及其计算公式 Genetic parameters and calculating formula	估计值 Estimates
$m = 1/3(\mu_1 + \mu_2 + \mu_3)$	50.96
$d = 1/2(\mu_1 - \mu_3)$	23.59
$\sigma_{mg}^2 = 1/2d^2$	278.32
$h_m^2 = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2$	66.83%

$\mu_1 \sim \mu_3$ 为 A-2 模型各成分分布的平均数。 $\mu_1 \sim \mu_3$ is the mean of each composition distribution under genetic model A_2

表 5 B-1 模型下 F_1 群体耐盐性 (枝叶修剪干重降低百分率) 一阶遗传参数的计算

Table 5 Estimates of genetic parameters under genetic model B_1 for salt tolerance (SCW) of *Zoysia F_1* populations

遗传参数及其计算公式 Genetic parameters and calculating formula	估计值 Estimates
$m = 1/4(\mu_1 + \mu_3 + \mu_7 + \mu_9)$	46.13
$d_a = 1/4(\mu_1 + \mu_3 - \mu_7 - \mu_9)$	29.70
$d_b = 1/4(\mu_1 - \mu_3 + \mu_7 - \mu_9)$	3.23
$h_a = 1/4(-\mu_1 - \mu_3 + 2\mu_4 + 2\mu_6 - \mu_7 - \mu_9)$	15.03
$h_b = 1/4(-\mu_1 + 2\mu_2 - \mu_3 - \mu_7 + 2\mu_8 - \mu_9)$	2.28
$i = 1/4(\mu_1 - \mu_3 - \mu_7 + \mu_9)$	-3.23
$j_{ab} = 1/4(-\mu_1 + 2\mu_2 - \mu_3 + \mu_7 - 2\mu_8 + \mu_9)$	-2.28
$j_{ba} = 1/4(-\mu_1 - \mu_3 + 2\mu_4 - 2\mu_6 - \mu_7 + \mu_9)$	11.44
$l = 1/4(\mu_1 - 2\mu_2 + \mu_3 - 2\mu_4 + 2\mu_5 - 2\mu_6 + \mu_7 - 2\mu_8 + \mu_9)$	-12.82
$\sigma_{mg}^2 = 1/4(d_a^2 + d_{ab}^2 + i^2 + (d_a + j_{ab})^2 + (d_b + j_{ba})^2 + (h_a + 1/2l)^2 + (h_b + 1/2l)^2 + 1/4l^2)$	500.72
$h_m^2 = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2$	84.37%

$\mu_1 \sim \mu_9$ 为 B-1 模型各成分分布的平均数。 $\mu_1 \sim \mu_9$ are the means of each composition distribution under genetic model B_1

3 讨论

培育优质耐盐的结缕草属植物新品种是结缕草属植物育种的一个主要目标,而耐盐性是非常复杂的数量性状,其遗传体系如何,对于选择适当的育种方法非常重要。虽然曾通过杂交育种的手段对结缕草属植物的耐盐性进行改良,在 F_1 也选育出优质耐盐的结缕草属植物优良品系^[28],可是结缕草属植物耐盐性的遗传机制究竟如何,通过单交的方法进行耐盐性改良是否合适,到目前为止没有任何理论上的证据支持。

本研究通过盐胁迫下的叶片枯黄率和枝叶修剪干重对结缕草属植物耐盐性分离群体的耐盐能力进行评价,结果表明,杂交后代的叶片枯黄率和枝叶修剪干重变异范围远远超过了双亲值的范围,所以通过

杂交育种可以产生超亲的耐盐杂交后代。从变异系数来看,两个指标的变异系数分别为 40.50% 和 46.50%,因此通过杂交对叶片枯黄率和枝叶修剪干重改良的程度相当,这一结论也为耐盐杂交育种研究提供了科学依据。通过植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型的分析,结果表明叶片枯黄率和枝叶修剪干重这两个数量性状都存在主基因控制,其中叶片枯黄率表现为 1 对主基因的加性模型,而枝叶修剪干重表现为两对主基因的加性 - 显性 - 上位性模型,主基因的遗传率分别为 66.83% 和 84.37%,主基因的遗传率较高,并且叶片枯黄率和枝叶修剪干重降低百分率的主基因加性效应均表现为增效,说明主基因对于结缕草的耐盐性起到了一定的主导作用,这一结论为耐盐超亲后代的培育奠定了理论基础,说明杂交育种方法是改良结缕草属植物耐盐性的一种有效可行的方法。同时,虽然两个耐盐性鉴定指标的遗传模型不同,但两个鉴定指标的研究结果都表明了结缕草属植物的耐盐性存在主效基因,也为耐盐相关基因的克隆、分子标记及定位的进一步研究提供了科学依据。结缕草属植物的这种耐盐性遗传模式与多数植物是一致的,前人对小麦^[29]、水稻^[12,13,30]、玉米^[31]、棉花^[11,32]、西红柿^[33]和秋葵^[34]等多种植物的研究中发现,这些植物在耐盐性遗传上表现为加性和非加性(即显性和上位性效应)同时存在的遗传模式,且以加性为主,因此系统选育和杂交育种这两种传统的育种手段是多数植物培育耐盐新品种的有效方法。

耐盐性是非常复杂的数量性状,涉及诸多基因和多种耐盐机制的协调作用。盐胁迫下结缕草属植物最直接的反应症状就是叶片烧伤,生物量降低,而其耐盐性调节机制也有多个方面,其中渗透调节与盐腺泌盐是结缕草属植物主要的耐盐机制。针对不同的耐盐机制,在耐盐性评价方面不同的研究者采用的鉴定指标也不尽相同,如形态指标就包括叶片枯黄率、枝叶干重、根系干重、枝叶长度、根系长度和死亡率等等,生理指标如渗透调节物含量(包括脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖等),无机离子(Na^+ 、 Cl^- 、 K^+ 、 Ca^{2+} 等)以及活性氧清除酶类的活性和泌盐能力等诸多的指标^[5-6,8,10,35],究竟哪一个指标最能反映结缕草属植物的耐盐性,且操作简便而结果可靠,陈静波等^[26]对结缕草属植物在盐胁迫下的 8 个形态指标的鉴定结果进行了比较研究,结果发现叶片枯黄率、枝叶修剪干重和根系修剪干重是开展草坪草大规模种质抗盐评价的理想指标,但这 3 个指标在盐胁迫下的反应不一致。本研究以叶片枯黄率和枝叶修剪干重为鉴定指

标对结缕草属植物的耐盐性进行评价,对其遗传模型进行研究,结果发现两个指标的遗传模型并不相同,这与陈静波的结果是一致的。这两个指标的研究结果从不同侧面反映了结缕草属植物的耐盐机制,叶片枯黄率反映了盐胁迫下草坪草的成活情况,而枝叶修剪干重则反映草坪草在盐胁迫下的生长速度。这一结果也进一步说明了结缕草属植物耐盐遗传机制的复杂性。

结缕草属植物为常异花授粉植物,因此在杂交育种中 F_1 即发生分离,相当于纯合亲本的 F_2 。本研究就是利用这一特点借用了农作物研究中的单个分离世代的质量性状分离分析方法中的 F_2 群体的遗传模型及其混合分布的分析方法,对结缕草属植物耐盐性的遗传模型及其基因效应等进行探索性的研究,希望本研究结果能为结缕草属植物耐盐性的进一步研究,包括与耐盐性相关联的分子标记的研究及其耐盐基因的克隆等提供科学依据。因本研究的数据中,只有 F_1 群体的数据(相当于原模型中的 F_2 群体),因此只能分析假设多基因不存在的主基因遗传的 11 种模型,假若有亲本(P_1, P_2)、 F_1 和 F_2 的数据,则可以采用 3 世代联合分析的方法,还可以分析多基因存在的 11 种遗传模型,并对多基因的遗传效应等做进一步分析。从本研究的次数分布图可以看出,叶片枯黄率和枝叶修剪干重降低百分率除了具有明显的主峰外,同时也有一些微小的峰存在,因此可以看出这两性状都存在多基因的遗传。关于多基因的遗传效应及遗传率等还有待于在以后的研究中建立更完善的多世代分离群体进行进一步分析。

参考文献

- [1] 董厚德, 宫莉君. 中国结缕草生态学及其资源开发与应用 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2001
- [2] Engelke M C, Anderson S. *Zoysiagrasses (Zoysia spp.)* [M]// Michael D C, Ronny R D. Turfgrass Biology, Genetics and Breeding. New Jersey: John Wiley and Sons, Inc., 2002: 271-285
- [3] 郭海林, 刘建秀. 结缕草属植物育种进展概述 [J]. 草业学报, 2004, 13(3): 106-112
- [4] 周兴元, 曹福亮. NaCl 胁迫对几种暖季型草坪草的影响 [J]. 草原与草坪, 2005(4): 66-69
- [5] Marcum K B, Murdoch C L. Salinity tolerance mechanisms of six C4 turfgrasses [J]. J Amer Soc Hort Sci, 1994, 119(4): 779-784
- [6] Marcum K B, Anderson S J, Engelke M C. Salt gland ion secretion: a salinity tolerance mechanism among five zoysiagrass species [J]. Crop Sci, 1998, 38: 806-810
- [7] 李亚, 耿蕾, 刘建秀. 中国结缕草属植物抗盐性评价 [J]. 草地学报, 2004, 12(1): 8-11
- [8] Qian Y L, Engelke M C, Foster M J V. Salinity effects on zoysiagrass cultivars and experimental lines [J]. Crop Sci, 2000, 40: 488-492
- [9] Weng J H, Chen Y C. Variation of salinity tolerance in *Zoysia* clones collected from different habitats in Taiwan [J]. Plant Prod Sci, 2001, 4: 313-316
- [10] 陈静波, 阎君, 姜燕琴, 等. 暖季型草坪草优良选系和品种抗盐性的初步评价 [J]. 草业学报, 2009, 18(5): 107-114
- [11] 沈法富, 于元杰, 毕建杰, 等. 棉花耐盐性的双列杂交分析 [J]. 作物学报, 2001, 27(1): 50-54
- [12] 杨庆利, 王建飞, 丁俊杰, 等. 7 个水稻品种苗期耐盐性的遗传分析 [J]. 南京农业大学学报, 2004, 27(4): 6-10
- [13] Jones M P. Genetic analysis of salt tolerance in mangrove swamp rice [C]//IRRI Rice Genetics: Proceeding of International Rice Genetics Symposium. Manila: IRRI, 1986: 411-422
- [14] 邵桂花, 常汝镇, 陈一舞, 等. 大豆耐盐性遗传的研究 [J]. 作物学报, 1994, 20(6): 721-726
- [15] 罗庆云, 於丙军, 刘友良, 等. 栽培大豆耐盐性的主基因 + 多基因混合遗传分析 [J]. 大豆科学, 2004, 23(4): 239-243
- [16] 顾兴友, 严小龙, 郑少铃, 等. 水稻苗期耐盐性的双列杂交分析 [J]. 华南农业大学学报, 1998, 19(2): 31-35
- [17] 章元明, 盖钧镒, 王建康. 利用 B_1 和 B_2 或 F_2 群体鉴定数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型并估计其遗传效应 [J]. 生物数学学报, 2000, 15: 358-366
- [18] 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
- [19] 王建康, 盖钧镒. 利用杂种 F_2 世代鉴定数量性状主基因 - 多基因混合遗传模型并估计其遗传参数 [J]. 遗传学报, 1997, 24(5): 432-440
- [20] 张立平, 赵昌平, 单福华, 等. 小麦光敏雄性不育系 BS210 育性的主基因 + 多基因混合遗传分析 [J]. 作物学报, 2007, 33(9): 1553-1557
- [21] 卢翔, 张锦鹏, 王化俊, 等. 小麦冰草衍生活代 3558-2 穗部相关性状的遗传分析和 QTL 定位 [J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(1): 86-91
- [22] 王庆钰, 朱立宏, 盖钧镒, 等. 水稻广亲和性遗传的主基因 - 多基因混合模型分析 [J]. 遗传, 2004, 26(6): 898-902
- [23] 李红双, 李锡香, 沈镭, 等. 萝卜优异种质对芜菁花叶病毒抗性的遗传分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(2): 152-156
- [24] 闫世江, 司龙亨, 张建军, 等. 黄瓜苗期低温弱光下耐低温性主基因 - 多基因联合遗传分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(2): 281-285
- [25] 陆鹏, 李锡香, 吴青君, 等. 不结球白菜优异种质对小菜蛾抗性的遗传分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(1): 71-74
- [26] 陈静波, 阎君, 郭海林, 等. 暖季型草坪草大规模种质资源抗盐性评价指标的选择 [J]. 草业科学, 2008, 25(4): 95-99
- [27] 薛丹丹, 郭海林, 郑轶琦, 等. 结缕草属植物杂交后代杂种真实性鉴定—SRAP 分子标记 [J]. 草业学报, 2009, 18(1): 72-79
- [28] 陈宣. 结缕草属植物优质耐盐新品系的选育及耐盐分子标记的研究 [D]. 南京: 江苏省中国科学院植物研究所, 2009
- [29] Dashti H, Naghavi M R, Tajabadipour A. Genetic analysis of salinity tolerance in a bread wheat cross [J]. J Agr Sci Tech, 2010, 12: 347-356
- [30] Gregorio G B, Senadhira D. Genetic analysis of salinity tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 1993, 86: 333-338
- [31] Rao S A, McNeilly T. Genetic basis of variation for salt tolerance in maize (*Zea mays* L.) [J]. Euphytica, 1999, 108: 145-150
- [32] Azhar F M, Khan A A, Saleem N. Genetic mechanisms controlling salt tolerance in *Gossypium hirsutum* L. seedlings [J]. Pak J Bot, 2007, 39: 115-121
- [33] Saranga Y, Cahaner A, Zamir D, et al. Breeding tomatoes for salt tolerance: inheritance of salt tolerance and related traits in interspecific populations [J]. Theor Appl Genet, 1992, 84: 390-396
- [34] Haq I U, Khan A A, Azhar F M, et al. Genetic basis of variation for salinity tolerance in okra (*Abelmoschus esculentus* L.) [J]. Pak J Bot, 2010, 42: 1567-1581
- [35] Lee G T, Yoo Y K, Kim K S. Comparative salt tolerance study in zoysiagrasses. III. Changes in inorganic Constituents and proline contents in eight zoysiagrasses (*Zoysia* spp.) [J]. J Kor Soc Hort Sci, 1994, 35: 241-250