

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.54061

绿豆种质资源苗期耐盐性鉴定及相关基因发掘

李诗晴^{1,2} 王 茜² 王素华¹ 张耀文² 王丽侠^{1,*}

¹ 作物基因资源与育种全国重点实验室 / 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; ² 山西农业大学农学院, 山西太谷 030801

摘 要: 土壤盐渍化对农业生产构成严峻威胁, 发掘绿豆耐盐种质对充分利用我国盐渍土地和发展绿豆产业均具有重要意义。本研究基于株高、地上部鲜重和根鲜重等 13 个性状, 对 200 份绿豆种质进行了苗期耐盐性(150 mmol L⁻¹ NaCl)鉴定。结果表明, 单位体积根长的平均耐盐系数最大(0.806), 根分枝数最小(0.591); 盐胁迫下不同种质对根干重、单位体积根长和根鲜重的响应存在明显差异。根据盐害症状划分的盐害级别, 高耐盐种质 16 份, 盐高敏感种质 12 份, 华北区的耐盐种质占比最高; 结合重测序数据的全基因组关联分析(GWAS)共检测到 67 个与绿豆耐盐性显著关联的 SNP 位点, 共涉及 348 个候选基因, 包括 99 个具有功能注释的基因; 经单倍型分析验证, 基因 *Vradi04g09980*、*Vradi01g06290* 和 *Vradi08g02890* 可能与苗期耐盐性相关。上述结果为进一步开展绿豆耐盐种质创制及解析耐盐调控机制奠定了基础。

关键词: 绿豆; 苗期; 耐盐性; 全基因组关联分析; 种质资源; 单倍型分析

Evaluation of salt tolerance at the seedling stage and related gene mining in mung bean germplasm resources

Li Shi-Qing^{1,2}, Wang Qian², Wang Su-Hua¹, Zhang Yao-Wen², and Wang Li-Xia^{1,*}

¹ National Key Laboratory of Crop Gene Resources and Breeding / Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ² College of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China

Abstract: Soil salinization poses a serious threat to agricultural production. Exploring salt-tolerant germplasm in mung bean is crucial for the effective utilization of saline-alkali soils in China and for promoting the sustainable development of the mung bean industry. In this study, 200 mung bean germplasm accessions were evaluated for salt tolerance (150 mmol L⁻¹ NaCl) at the seedling stage based on 13 phenotypic traits, including plant height, above-ground fresh weight, and root fresh weight. The results showed that the salt tolerance coefficient for root length per unit volume was the highest (0.806), while that for root branching was the lowest (0.591). Significant differences were observed among germplasms in their responses to salt stress, particularly in root dry weight, root length per unit volume, and root fresh weight. Based on salt damage symptoms, 16 highly salt-tolerant and 12 highly salt-sensitive germplasms were identified, with the highest proportion of salt-tolerant accessions found in the North China region. A genome-wide association study (GWAS) based on resequencing data identified 67 SNP loci significantly associated with salt tolerance, corresponding to 348 candidate genes, of which 99 had annotated functions. Among these, *Vradi04g09980*, *Vradi01g06290*, and *Vradi08g02890* were validated through haplotype analysis as potentially associated with salt tolerance at the seedling stage. These findings provide a valuable foundation for the genetic improvement of salt tolerance in mung bean and for further elucidating the underlying regulatory mechanisms.

Keywords: mung bean; seedling stage; salt tolerance; genome-wide association study (GWAS); germplasm resources; haplotype analysis

本研究由国家重点研发计划项目(2023YFD1200705, 2019YFD1001303), 国家自然科学基金项目(32241042)和财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-08)资助。

This study was supported by the National Key Research & Development Program of China (2023YFD1200705, 2019YFD1001303), the National Natural Science Foundation of China (32241042), and the China Agriculture Research System of MOF and MARA (CARS-08).

* 通信作者(Corresponding author): 王丽侠, E-mail: wanglixia03@caas.cn

第一作者联系方式: E-mail: leesqaq@163.com

Received (收稿日期): 2025-05-16; Accepted (接受日期): 2025-10-30; Published online (网络出版日期): 2025-11-12.

URL: <https://link.cnki.net/urlid/11.1809.s.20251111.1755.004>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

绿豆(*Vigna radiata* L.)是豆科(Leguminosae)蝶形花亚科(Papilionoideae)菜豆族(Phaseoleae)豇豆属(*Vigna*)的一年生植物,其适应性广泛,是轮作换茬、种植结构调整的优良作物之一。近年来,出于保障国家粮食安全的考量及受种植效益等因素影响,我国绿豆生产规模呈下降趋势,进口依赖性逐渐变大^[1-2]。为保障绿豆产业稳定发展,避免与大宗作物争夺土地,充分利用边际土壤是关键途径。其中,加强盐碱地综合利用不仅是耕地保护和改良的重要举措,也是绿豆生产拓面的重要方向^[3]。研究表明,绿豆耐盐能力较强,在 150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫下,中度耐盐以上的种质占 73.4%^[4];而 140 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫下 31 个水稻品种(系)中仅有 3 个品种苗期存活率大于 60%^[5];研究还发现,150 mmol L⁻¹ NaCl 处理明显抑制大豆生长,出现枯萎表型^[6]。

苗期标志着植物从异养转为自养,是光合作用系统建立的关键阶段^[7],因此开展绿豆资源苗期耐盐性鉴定具有重要意义。截至目前,已有不少绿豆苗期耐盐性鉴定的报道,但鉴定指标不尽相同。于崧等^[8]将催芽至露白的绿豆植于加入 0.6% NaHCO₃ 的蛭石、草炭复合基质上,通过分析光合作用参数、叶绿素荧光参数、物质积累量、生理生化和生长形态等 20 个相关指标,筛选出 4 份苗期高度耐盐品种;孙振雷等^[9]使用不同浓度的 Na₂CO₃ 处理,通过测定幼苗株高、叶片干重、组织相对含水量、电解质外

渗率、游离脯氨酸含量及脯氨酸积累量,发现鹦哥绿豆苗期耐盐性优于大明绿;任建华等^[10]利用不同浓度的 NaCl 对 20 份绿豆幼苗进行胁迫处理,分别测定幼苗株高、干重、组织含水量等指标,认为盐胁迫下苗期生长量的回归斜率可有效衡量其耐盐性。关于绿豆苗期耐盐性相关基因挖掘也有报道,研究认为绿豆液泡膜 Na⁺/H⁺逆向转运蛋白基因 *VrNHX1* 同源基因的表达能够增强苗期盐耐受性^[11];将拟南芥的液泡膜 Na⁺/H⁺逆向转运蛋白基因 *AtNHX1* 转入绿豆后,其盐胁迫的耐受性也显著提升^[12]。此外,也有研究认为绿豆中 *VrDIR* 和 *VrFRO8* 与苗期耐盐性显著相关^[13-14]。

考虑到在盐渍土环境中普遍具有较高的 NaCl 含量^[15-16],本课题组前期基于不同浓度的 NaCl 对绿豆苗期耐盐性的评估,确定了 150 mmol L⁻¹ NaCl 是苗期耐盐性鉴定的最佳浓度。本研究利用该浓度评估国家作物种质资源库中 200 份绿豆种质资源苗期的耐盐性,并结合全基因组重测序数据,开展 GWAS 分析,发掘与苗期耐盐性相关的 SNP 位点及候选基因,旨在为绿豆耐盐种质筛选、基因发掘及品种选育奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

200 份绿豆种质均取自国家作物种质资源库(表 1),其中,国内种质 175 份,国外种质 25 份。

表 1 200 份绿豆种质的来源地信息
Table 1 Source information of 200 mung bean germplasm accessions

地区 Region	来源地 Location	种质数 Number of germplasm	地区 Region	来源地 Location	种质数 Number of germplasm
东北区 Northeast region	中国黑龙江 Heilongjiang, China	3	华东区 East China region	中国安徽 Anhui, China	10
	中国吉林 Jilin, China	13		中国江苏 Jiangsu, China	22
	中国辽宁 Liaoning, China	5		中国江西 Jiangxi, China	1
	中国内蒙古 Inner Mongolia, China	25		中国山东 Shandong, China	8
华北区 North China region	中国北京 Beijing, China	2		中国台湾 Taiwan, China	1
	中国河北 Hebei, China	11	华南区 South China region	中国广西 Guangxi, China	2
	中国山西 Shanxi, China	14	西北区 Northwest region	中国宁夏 Ningxia, China	1
华中区 Central China region	中国河南 Henan, China	30		中国陕西 Shaanxi, China	2
	中国湖北 Hubei, China	15		中国新疆 Xinjiang, China	1
	中国湖南 Hunan, China	8	南亚区 South Asia region	世界蔬菜中心(原亚洲蔬菜研 究发展中心) World Vegetable Center (the former Asian Vegetable Re- search and Development Center)	17
西南区 Southwest region	中国重庆 Chongqing, China	1	东亚区 East Asia region	日本 Japan	8

国内种质来自 7 个生态区,其中内蒙古在行政区划上属于华北区,但其绿豆产区主要集中于赤峰、通辽等地,气候特征类似东北区,故分析时将内蒙古划入东北区。

1.2 试验方法

育苗基质采用蛭石与营养土按体积比 1:1 均匀混合,填充于 54 cm × 27 cm × 6 cm 标准育苗盘中,育苗盘底部储液槽注入蒸馏水至基质充分浸湿。供试种子经 1.0% NaClO 溶液消毒 10 min 后,用 ddH₂O 冲洗 3 次。播种深度为 1 cm,置于人工气候箱中培养:恒温 25℃、11 h 光照/13 h 黑暗、相对湿度 60%、光照强度 200 μmol m⁻² s⁻¹。种子萌发后改用 1/2 Hoagland 营养液灌溉,待幼苗子叶充分伸展后,每穴保留 5 株生长一致的植株,进行 150 mmol L⁻¹ 的 NaCl 胁迫,以等量无 NaCl 的 1/2 Hoagland 营养液处理为对照组,培养期间每隔 48 h 补充 1/2 Hoagland 营养液至 1 L,持续处理 14 d 后观察各种质 5 株植株的平均盐害症状,并划分盐害级别为高耐盐、耐盐、中耐盐、盐敏感、盐高敏感^[17]。试验重复 3 次。

1.3 测定指标及统计方法

盐胁迫处理 14 d 后收集幼苗样本,用蒸馏水漂洗根系以去除基质残留,滤纸吸除表面残留水分后,分别测定株高、地上部鲜重及根鲜重;用 WinRHIZO 根系扫描系统精确量化根长、根体积、根尖数等性状参数;将地上部与根部分别置入烘箱,经 105℃ 杀青处理 30 min 后转为 80℃ 烘干处理 48 h,持续脱水至恒重,精确称量各干物质质量。计算各性状耐盐系数(耐盐系数=盐处理值/CK 处理值)。

利用 Microsoft Excel 2024 和 R 3.3.3 软件进行数据分析,采用 Graphpad prime 软件制作图表。

1.4 重测序与 SNP 检测

分别采集 200 份绿豆种质资源的幼嫩叶片,参考 CTAB 法^[18]提取基因组 DNA,琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 质量,并用 Qubit 荧光定量仪测定 DNA 浓度。经 MGIEasy 通用 DNA 文库制备试剂套装构建文库后上 DNBSEQ-T7 平台测序。序列用 fastp^[19] 的默认参数质控及 Sentieon^[20]检测 SNP。

1.5 全基因组关联分析

利用 Bcftools 软件筛选最小等位基因型频率(minor allele frequency, MAF) ≥ 5%、缺失率(missing) < 20% 的 SNP 位点。使用 Beagle 软件进行基因型填充后,结合 13 个相关性性状表型数据的耐盐系数,通过贝叶斯信息和链接不平衡迭代嵌套通道模型

BLINK (C 版本)进行 GWAS 分析,参数使用默认值^[21]。通过 R 包 CMplot 对输出结果进行可视化处理,生成曼哈顿图(Manhattan plot)与 Q-Q 图(Quantile-Quantile plot)。

将所有的 SNP 位点进行连锁不平衡(linkage disequilibrium, LD)分析,筛选出 $R^2 < 0.2$ 的独立 SNP 位点共 99,986 个,采用 Bonferroni 校正法选择阈值 $P < 1/n$, 确定最终阈值 $P < 1/99,986 = 1.00014 \times 10^{-5} \approx 1.0 \times 10^{-5}$ (即 $-\log_{10}P > 5$)用于 GWAS 分析^[22-23]。

1.6 候选基因挖掘

以全基因组关联分析鉴定出的显著性 SNP 位点为中心,在其上下游延伸至连锁不平衡(LD)衰减距离的范围内筛选候选基因。利用 Ensembl Plants 数据库(Release 56)中绿豆(*Vigna radiata* var. *radiata*) V6 版本参考基因组的 GFF3 注释文件,提取候选区域内所有基因的染色体坐标、编码序列及功能注释信息。

1.7 候选基因的单倍型分析

用 geneHapR 软件对相关候选基因进行单倍型分析^[24],选择包含材料大于 5 份的单倍型进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 200 份绿豆种质苗期的盐害级别划分

由图 1 可知,200 份绿豆种质中,高耐盐(1 级)种质 16 份,耐盐(3 级)种质 39 份,中耐盐(5 级)种质 87 份,盐敏感(7 级)种质 46 份,盐高敏感(9 级)种质 12 份。种质数大于 5 份的地区(南亚区和东亚区为国外地区)盐害等级分布显示,高耐盐种质在东北区占比最高(19.57%),其次为华北区(15.38%),且 2 个地区的盐敏感和盐高敏感种质占比较低,均低于 20.00%;华中区虽然中耐盐种质过半,但盐敏感种质占比较高(33.96%);华东区和国外均无高耐盐种质,但华东区耐盐种质占比 33.33%,国外则是盐敏感种质占比 36.00%。

2.2 盐胁迫下绿豆种质苗期各性状的耐盐系数分析

13 个性状的耐盐系数平均值均小于 1,即各性状指标较对照组有所下降(表 2)。其中,根分枝数的平均耐盐系数最低(0.591),而单位体积根长受影响较小,平均耐盐系数最高(0.806)。变异系数则以根干重的最高(35.40%),其次是根鲜重(33.23%)和单位体积根长(31.10%);株高、根交叉数和根分枝数的变异



图 1 盐胁迫下不同绿豆种质苗期盐害症状差异

Fig. 1 Differences in salt damage symptoms among mung bean germplasm at the seedling stage under salt stress

1: 高耐盐; 3: 耐盐; 5: 中耐盐; 7: 盐敏感; 9: 盐高敏感。

1: highly salt-tolerant; 3: salt-tolerant; 5: medium salt-tolerant; 7: salt-sensitive; 9: highly salt-sensitive.

表 2 盐胁迫下基于绿豆各性状的耐盐系数描述性统计

Table 2 Descriptive statistics of salt tolerance coefficients based on mung bean traits under salt stress

性状 Trait	最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 Mean	变异系数 CV (%)
株高 PH	0.386	1.172	0.778	24.01
地上部鲜重 AFW	0.207	1.125	0.712	29.01
根鲜重 RFW	0.157	1.193	0.693	33.23
地上部干重 ADW	0.196	1.160	0.636	30.12
根干重 RDW	0.134	1.194	0.709	35.40
根长 RL	0.310	1.097	0.750	26.73
根表面积 RSA	0.410	1.192	0.682	28.21
根平均直径 RAD	0.165	1.189	0.660	29.62
单位体积根长 RLPV	0.470	1.392	0.806	31.10
根体积 RV	0.229	1.113	0.711	29.07
根尖数 RT	0.442	1.198	0.675	30.90
根分枝数 RF	0.403	1.061	0.591	26.43
根交叉数 RC	0.500	1.083	0.656	16.06

PH: plant height; AFW: above-ground fresh weight; RFW: root fresh weight; ADW: above-ground dry weight; RDW: root dry weight; RL: root length; RSA: root surface area; RAD: root average diameter; RLPV: root length per unit volume; RV: root volume; RT: root tips; RF: root branches; RC: root crossings.

系数较低, 不同品种响应较为一致。部分种质的根干重、根鲜重和根平均直径在盐胁迫下受到严重抑制, 最小值较低。

2.3 绿豆种质苗期各性状的耐盐系数和盐害级别的相关性分析

相关性分析表明, 不同性状耐盐系数间显著相关(表 3)。其中, 地上部鲜重、地上部干重、根鲜重与根干重的耐盐系数均呈极显著正相关($P < 0.01$); 根平均直径的耐盐系数与多个指标呈显著负相关($P < 0.05$), 其中与根长(-0.62)和根尖数(-0.61)的耐盐系数负相关性最为显著; 此外, 根表面积的耐盐系数与各指标间的相关性也较强, 与单位体积根长的相关性达 0.97。绿豆种质的苗期盐害级别与各性状间

均有极显著相关性($P < 0.01$), 除与根平均直径呈极显著正相关外, 与其余性状均呈极显著负相关。

2.4 全基因组关联分析及多效性 SNP 位点

从全基因组重测序获得的 7,800,581 个 SNP 位点中过滤得到 556,756 个高质量 SNP 位点($MAF \geq 5\%$, $missing < 20\%$), 结合绿豆苗期盐胁迫下 13 个表型性状的耐盐系数, 在全基因组范围内共检测到 67 个显著关联 SNP 位点(图 2)。其中 7 个与株高关联的位点集中分布于 Chr. 9 (2.034~2.074 Mb)上; 7 个与根鲜重相关位点中有 6 个位于 Chr. 4 (18.810~18.820 Mb)上, 1 个位于 Chr. 2 上; 在 Chr. 5 上仅检测到 1 个与地上部鲜重显著关联的位点。根系性状中, 11 个与根长相关的位点分布于 Chr. 1 和 Chr. 9 上, 其中 8 个显著

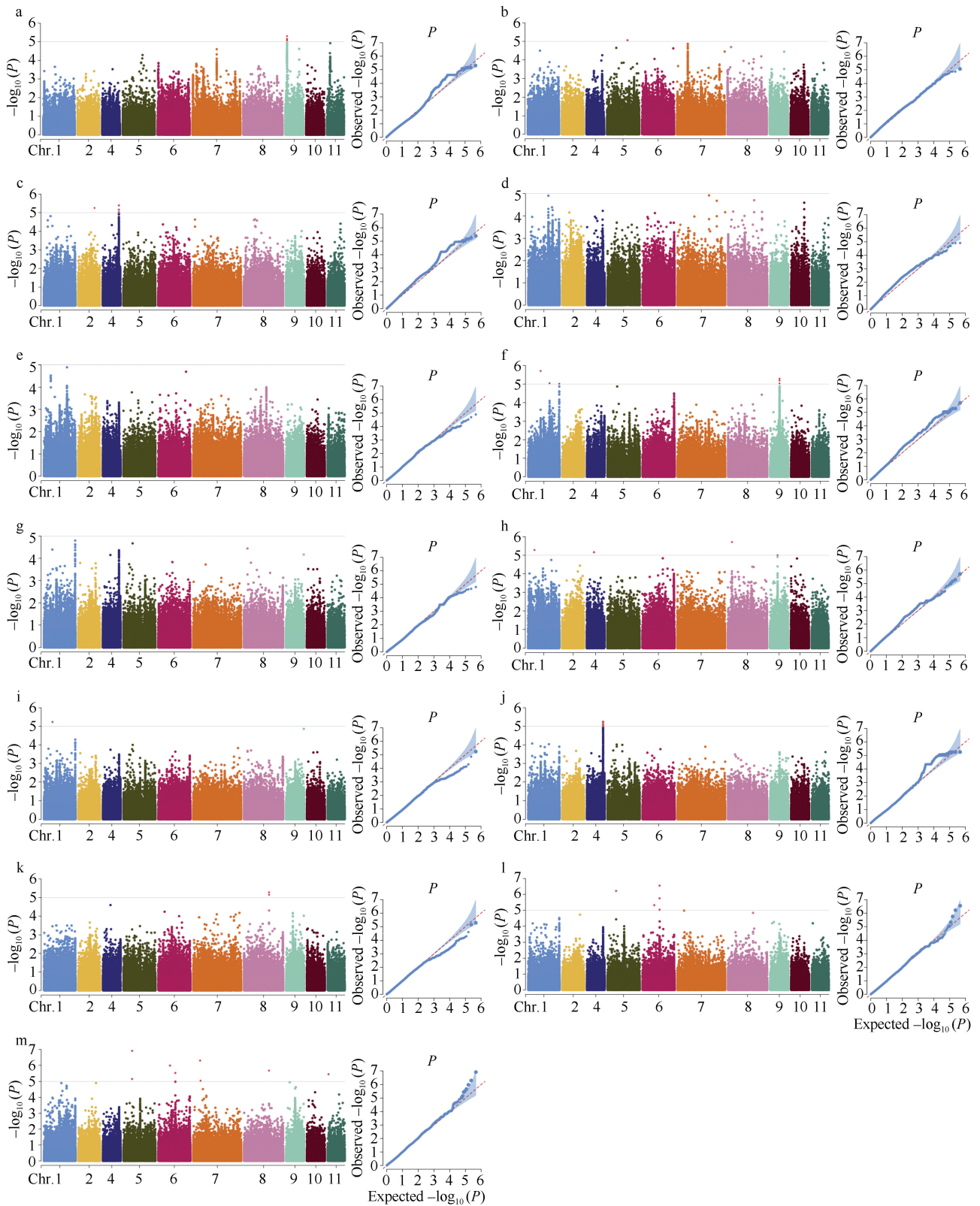


图 2 绿豆苗期各耐盐系数全基因组关联分析的曼哈顿图和 Q-Q 图

Fig. 2 Manhattan and Q-Q plots of genome-wide association analysis for salt tolerance coefficients in mung bean seedlings

a: 株高; b: 地上部鲜重; c: 根鲜重; d: 地上部干重; e: 根干重; f: 根长; g: 根表面积; h: 根平均直径; i: 单位体积根长; j: 根体积; k: 根尖数; l: 根分枝数; m: 根交叉数。

a: plant height; b: above-ground fresh weight; c: root fresh weight; d: above-ground dry weight; e: root dry weight; f: root length; g: root surface area; h: root average diameter; i: root length per unit volume; j: root volume; k: root tips; l: root branches; m: root crossings.

表 3 盐胁迫下绿豆表型性状及盐害级别间的相关性分析
Table 3 Correlation analysis between phenotypic traits and salt damage levels in mung bean under salt stress

性状 Trait	PH	AFW	RFW	ADW	RDW	RL	RSA	RAD	RLPV	RV	RT	RF	RC
AFW	0.76**												
RFW	0.23**	0.46**											
ADW	0.37**	0.72**	0.63**										
RDW	-0.05	0.24**	0.71**	0.55**									
RL	0.19**	0.43**	0.72**	0.57**	0.58**								
RSA	0.29**	0.50**	0.77**	0.60**	0.60**	0.84**							
RAD	0.03	-0.06	-0.18*	-0.21**	-0.21**	-0.62**	-0.46**						
RLPV	0.26**	0.46**	0.71**	0.58**	0.58**	0.84**	0.97**	-0.59**					
RV	0.30**	0.54**	0.83**	0.61**	0.61**	0.80**	0.93**	-0.21**	0.85**				
RT	0.12	0.31**	0.49**	0.46**	0.45**	0.68**	0.75**	-0.61**	0.81**	0.61**			
RF	0.19**	0.36**	0.63**	0.51**	0.55**	0.74**	0.86**	-0.56**	0.88**	0.72**	0.71**		
RC	0.25**	0.37**	0.53**	0.45**	0.46**	0.67**	0.75**	-0.52**	0.78**	0.62**	0.61**	0.93**	
SDL	-0.23**	-0.38**	-0.76**	-0.41**	-0.50**	-0.74**	-0.84**	0.24**	-0.78**	-0.87**	-0.62**	-0.59**	-0.45**

缩写同表 2。SDL: 盐害级别。*和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平相关性显著。
Abbreviations are the same as those given in Table 2. SDL: salt damage level. * and ** indicate significant correlations at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

位点在 Chr. 9 (10.752~10.756 Mb)上; 在 Chr. 8 上检测到 2 个根尖数显著性位点, 在 Chr. 1 上检测到 1 个单位体积根长显著性位点; 相较于根尖数和单位体积根长, 根体积表现出较为明显的关联信号, 于 Chr. 4 (18.802~18.816 Mb)上检测到 20 个连续分布位点; 根平均直径、根分枝数和根交叉数的关联位点跨度较大, 广泛分布于 Chr. 1、Chr. 4、Chr. 5、Chr. 6、Chr. 7、Chr. 8、Chr. 9、Chr. 11 等上, 其中根分枝数在 Chr. 6 (13.684~19.878 Mb)上有 4 个连续分布的显著位点。

9 个多效性 SNP 位点与多个性状显著关联, 其中根分枝数与根交叉数性状在 Chr. 6 上共同关联 2 个 SNP 位点 (13.684 Mb, 19.876 Mb), 并在 Chr. 5 的 9.978 Mb 位置上存在 1 个共享 SNP 位点; 在 Chr. 4 (18.812~18.816 Mb)上检测到 6 个与根鲜重和根体积性状高度关联的 SNP 位点, 跨度约 3.5 kb。

2.5 绿豆苗期耐盐性相关候选基因及单倍型分析

基于全基因组关联分析的显著 SNP 位点, 以目标位点为中心, 在其上下游连锁不平衡(LD)衰减区间内共定位到 348 个候选基因, 其中 99 个基因具有功能注释(附表 1)。

基于多效性 SNP 位点挖掘到与根鲜重和根体积关联的候选基因 *Vradi04g09980*, 参与编码毛状体双折射样 19 (TBL19)。该基因所在区段共包含 7 个 SNP

位点(图 3), 据此将 200 份绿豆种质划分为 6 种单倍型, Hap1 包含全部国外(南亚区、东亚区)种质, 且华东区与国外种质合计占比 55.05%; Hap2 中华北区和东北区种质占比过半, 达 63.49%; Hap3 则有 52.00% 的种质来源于内蒙古(东北区)和河南(华中区)。Hap3 的根鲜重耐盐系数分别与 Hap1 和 Hap2 呈极显著和显著差异, 根体积耐盐系数则是 Hap3 显著低于 Hap1。

经基因注释信息筛选, 于 Chr. 1 上挖掘到参与编码 ABC 转运蛋白 G 家族成员 11 的基因 *Vradi01g06290*。该基因所在区段的单倍型分析共鉴定出 13 个 SNP 位点(图 4), 在 200 份绿豆种质中形成 5 种单倍型, 其中, Hap1 和 Hap2 为主要单倍型, 分别有 93 份和 83 份种质, 其次为 Hap3 (22 份)。Hap1 中种质主要来自华北区和东北区, 占比 75.27%; Hap2 华中区种质占比 54.22%, 其次为华东区(34.94%); Hap3 中则是华东区、南亚区和东亚区种质合计占比 90.91%。Hap1 和 Hap2 的单位体积根长耐盐系数均与 Hap3 呈极显著差异。

位于 Chr. 8 上的基因 *Vradi08g02890* 编码铜转运蛋白 CCH (拟南芥同源基因 *AT3G56240*)。单倍型分析结果显示, 其所在区段共有 5 个 SNP 位点(图 5), 在 200 份绿豆中形成 2 种单倍型, Hap1 和 Hap2 根平均直径的耐盐系数存在显著差异。Hap1 为主要单倍型, 包含 159 份种质, 其中国内种质占比 85.53%。

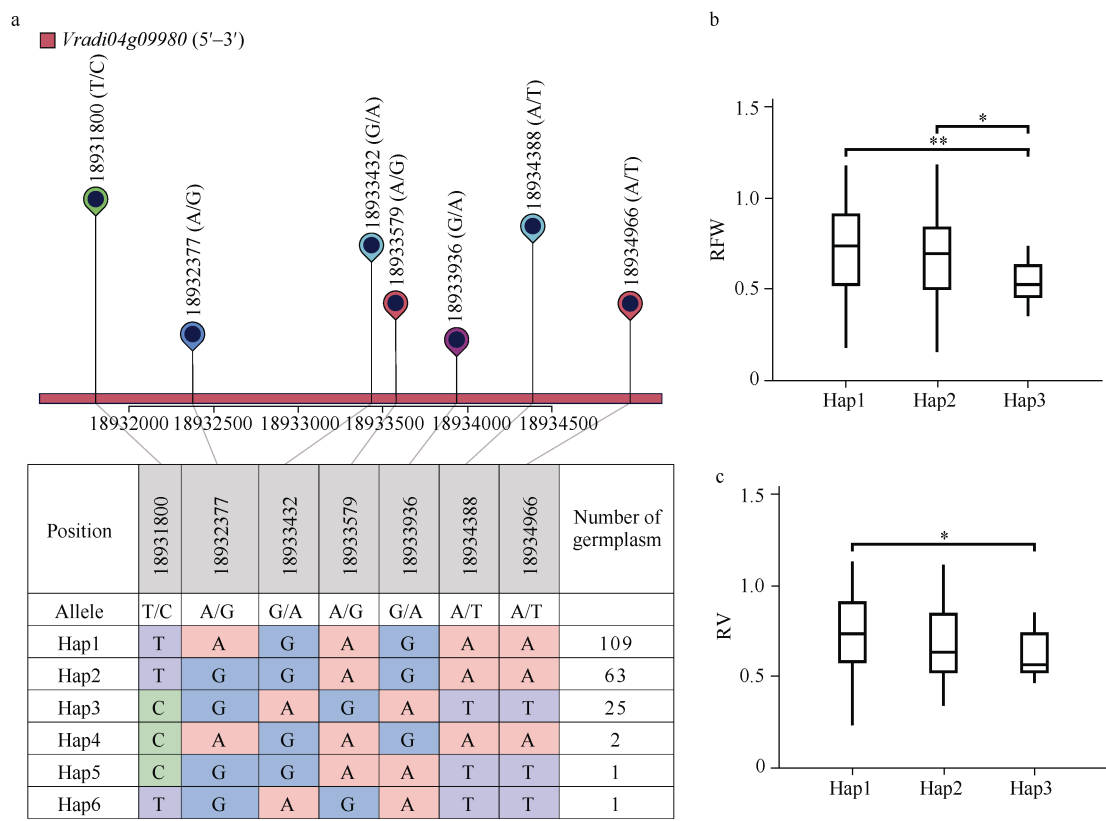


图 3 *Vradi04g09980* 编码区的核苷酸多态性(a)、单倍型间根鲜重差异(b)及根体积差异(c)
Fig. 3 Nucleotide diversity in the coding region of *Vradi04g09980* (a), RFW differences (b), and RV differences (c) between haplotypes
RFW: 根鲜重; RV: 根体积。*和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平差异显著。
RFW: root fresh weight; RV: root volume. * and ** indicate significant differences at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

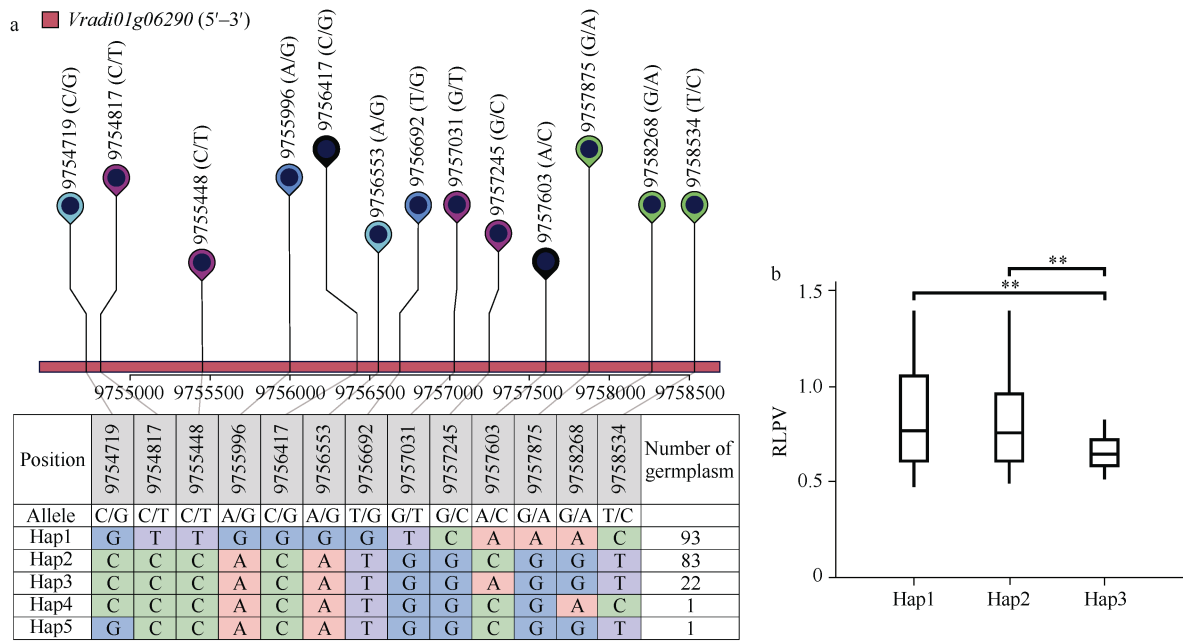


图 4 *Vradi01g06290* 编码区的核苷酸多态性(a)与单倍型间单位体积根长差异(b)
Fig. 4 Nucleotide diversity in the coding region of *Vradi01g06290* (a) and RLPV differences (b) between haplotypes
RLPV: 单位体积根长。**表示在 0.01 水平差异显著。
RLPV: root length per unit volume. ** means significant difference at the 0.01 probability level.

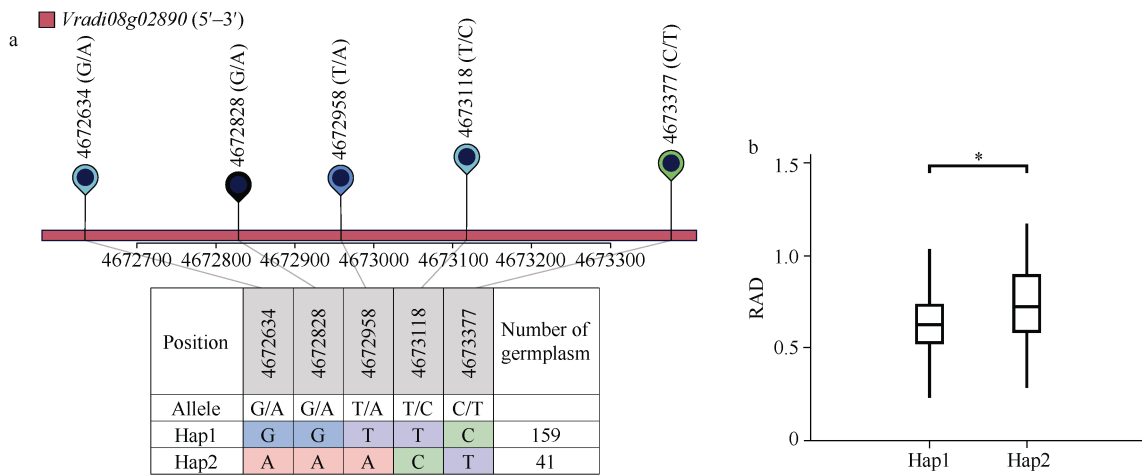


图 5 *Vradi08g02890* 编码区的核苷酸多态性(a)与单倍型间根平均直径差异(b)
Fig. 5 Nucleotide diversity in the coding region of *Vradi08g02890* (a) and RAD differences (b) between haplotypes
RAD: 根平均直径。*表示在 0.05 水平差异显著。
RAD: root average diameter. * indicates a significant difference at the 0.05 probability level.

3 讨论

作物的耐盐性在不同生长发育阶段存在差异, 研究发现绿豆芽期远比苗期耐盐能力强^[25]; 205 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫下绿豆种质芽期平均发芽率为 52.9%^[16]。幼苗建成是决定作物生产力的关键阶段, 因此针对绿豆苗期耐盐性的研究具有较强的实践意义。耐盐性评价体系构建的关键在于科学选取评价指标, 不同物种需基于差异化指标建立筛选体系^[26]。棉花苗期耐盐性鉴定使用出苗率、物质积累量和叶片净光合速率在内的 11 个生理指标^[27]; 而花生全生育期耐盐性鉴定试验表明, 以地上部形态和生物量为核心、主根长和出苗速度为辅助指标可有效评估其种质资源的耐盐性^[28]; 绿豆苗期耐盐性研究中发现盐胁迫下植株净光合速率、最大光化学效率、地上干重和地下鲜重较高, 相对电导率、初始荧光和可溶性糖含量较低^[8]。生理生化指标的测量结果易受多种因素的干扰, 包括胁迫方式、持续时间、采样部位、检测方法以及仪器设备的差异等^[29]。为获得更准确、便捷的评价结果, 本研究测定了涵盖绿豆苗期地上部和根部的 13 项形态学指标, 包括株高、物质积累量、根系结构参数(根长、根表面积)等, 可以较为精准、全面地区分绿豆幼苗在盐胁迫下的表型差异。200 份参试绿豆种质中, 高耐盐种质占比 8.0%, 耐盐种质占比 19.5%; 不同地区种质以东北区和华北区耐盐性较强, 国外种质(南亚区和东亚区)盐敏感和盐高敏感种质占比近半。相关性分析显示, 绿豆幼苗的根平均直径与盐害级别呈极显著正相关, 而与多个表型指标呈极显著负相关;

对来自全球 18 个国家共 296 个基因型绿豆根系表型的研究同样发现, 非生物胁迫下多数根系指标间呈正相关, 而与根平均直径呈负相关^[30]; 此外, 9 个春玉米杂交种的苗期耐盐性鉴定试验表明, 随 NaCl 浓度提升根平均直径显著升高^[31]; 不同浓度的 NaCl 处理下, 受盐害影响严重的水稻幼苗, 其根系出现明显膨胀表型^[32]; 这可能由于盐胁迫诱导 ABA 响应基因的表达, 且 ABA 促进根分生组织皮质细胞径向扩张, 从而导致根平均直径增加^[32]。

本研究使用贝叶斯信息和连锁不平衡迭代嵌套键槽法进行全基因组关联分析, 通过功能注释发现部分基因可能与绿豆盐胁迫响应机制密切相关。根鲜重和根体积共同关联到的候选基因 *Vradi04g09980* 参与编码 TBL19, Bischoff 等^[33]提出 TBL 与果胶和细胞壁多糖结合, 参与细胞壁的形成; 研究发现, TBL34 和 TBL35 对次生细胞壁的生物合成及纤维素沉积具有重要作用^[34]; 而纤维素合成在拟南芥耐盐性中的功能研究此前已有报道^[35]; 藜麦幼苗在盐胁迫下 2 个 TBL 同样具有差异表达^[36]。位于 1 号染色体上的候选基因 *Vradi01g06290* 参与编码的 ABCG11 已被证实参与角质和蜡质跨膜运输, 是植物角质层代谢所必需的转运蛋白^[37-38]; 研究发现, ABCG 亚族中 *AtABCG36* 基因的过表达可以提高拟南芥对盐胁迫和干旱胁迫的抵抗力^[39], 盐胁迫下 *HvABCG38* 和 *HvABCG21* 基因产生显著响应^[40]。位于 8 号染色体上的候选基因 *Vradi08g02890* 参与编码铜转运蛋白 CCH, *AtCCH* 是拟南芥中第一个被报道的铜伴侣蛋白^[41]; 盐胁迫通过抑制关键离子吸收、降低光

合速率等方式, 导致活性氧(reactive oxygen species, ROS)在植物细胞内过量积累并产生氧化胁迫^[34-44], 而 *AtCCH* 已被证明能够在酵母细胞中降低 ROS 对细胞的伤害, 具有清除 ROS 自由基的功能^[45]; 另外 *AtCCH* 在拟南芥没有细胞核的茎秆和维管组织中表达, 说明其可能参与胞间连丝到核细胞的蛋白运输^[46]。上述基因通过单倍型分析, 比较核苷酸多态性与关联性状耐盐系数之间的相关性, 发现单倍型间存在显著或极显著差异。这些基因的功能需要通过过表达和基因编辑等试验进一步研究, 本研究结果有助于进一步解析盐胁迫下绿豆种质响应机制, 也为培养耐盐种质提供了基因资源。

4 结论

对 200 份绿豆种质资源进行苗期耐盐性鉴定, 筛选出高耐盐种质 16 份和盐高敏感种质 12 份; 全基因组关联分析检测到 67 个显著关联的 SNP 位点, 其中在多个性状中重复检测到的位点有 9 个; 候选基因 *Vradi04g09980*、*Vradi01g06290* 和 *Vradi08g02890* 经单倍型分析可能与绿豆种质苗期耐盐性相关。

References

- [1] 田静, 程须珍, 范保杰, 等. 我国绿豆品种现状及发展趋势. 作物杂志, 2021(6): 15–21.
Tian J, Cheng X Z, Fan B J, et al. Current situation and development trend of mung bean varieties in China. Crops, 2021(6): 15–21 (in Chinese with English abstract).
- [2] 石少龙. 绿豆产业待新篇: 杂粮系列谈之七. 中国粮食经济, 2024(11): 78–79.
Shi S L. A new chapter of mung bean industry: talking about the series of miscellaneous grains (7). China Grain Econ, 2024(11): 78–79 (in Chinese with English abstract).
- [3] 陆宝金, 田生昌, 左忠, 等. 盐渍化土地可持续利用研究综述及展望. 宁夏大学学报(自然科学版), 2023, 44(1): 79–88.
Lu B J, Tian S C, Zuo Z, et al. Review and prospect on sustainable utilization of salinized land. J Ningxia Univ (Nat Sci Edn), 2023, 44(1): 79–88 (in Chinese with English abstract).
- [4] 胡亮亮, 王素华, 王丽侠, 等. 绿豆种质资源苗期耐盐性鉴定及耐盐种质筛选. 作物学报, 2022, 48: 367–379.
Hu L L, Wang S H, Wang L X, et al. Identification of salt tolerance and screening of salt tolerant germplasm of mung bean (*Vigna radiate* L.) at seedling stage. Acta Agron Sin, 2022, 48: 367–379 (in Chinese with English abstract).
- [5] 邓立成, 李程, 赫磊, 等. 耐盐南粳品种苗期盐胁迫应答的生理特性及其耐盐相关基因分析. 中国农业科学, 2025, 58: 2275–2290.
Deng L C, Li C, He L, et al. Physiological characteristics in response to salt stress and allelic variation and expression of salt-responsive genes in seedling stage of Nangeng rice varieties with salt-tolerance ability. Sci Agric Sin, 2025, 58: 2275–2290 (in Chinese with English abstract).
- [6] 袁宇婷, 张晓燕, 吴谷丰, 等. 基于主成分和隶属函数分析的大豆种质资源耐盐性综合评价. 大豆科学, 2025, 44(1): 22–32.
Yuan Y T, Zhang X Y, Wu G F, et al. Comprehensive evaluation of salt tolerance of soybean germplasm resources based on principal component and membership function analysis. Soybean Sci, 2025, 44(1): 22–32 (in Chinese with English abstract).
- [7] Wicke B, Smeets E, Dornburg V, et al. Correction: the global technical and economic potential of bioenergy from salt-affected soils. Energy Environ Sci, 2020, 13: 2585.
- [8] 于崧, 梁海芸, 郭潇潇, 等. 不同基因型绿豆苗期耐盐碱性分析及其鉴定指标的筛选. 干旱地区农业研究, 2018, 36(4): 223–232.
Yu S, Liang H Y, Guo X X, et al. Analysis of saline-alkaline tolerance and determination of saline-alkaline tolerance evaluation indicators in seedling stage of different mung bean genotypes. Agric Res Arid Areas, 2018, 36(4): 223–232 (in Chinese with English abstract).
- [9] 孙振雷, 刘鹏, 叶柏军, 等. 绿豆种子萌发及苗期抗盐性的研究. 内蒙古民族大学学报(自然科学版), 2001, 16(1): 31–38.
Sun Z L, Liu P, Ye B J, et al. Study on germination of mung bean seeds and salt resistance in seedling stage. J Inner Mongolia Teach (Nat Nat Sci), 2001, 16(1): 31–38 (in Chinese with English abstract).
- [10] 任建华, 高平平, 乔燕祥, 等. 绿豆幼苗期耐盐性研究. 山西农业科学, 1994, 22(2): 20–24.
Ren J H, Gao P P, Qiao Y X, et al. A study on salt tolerance of mung bean in seedling stage. J Shanxi Agric Sci, 1994, 22(2): 20–24 (in Chinese with English abstract).
- [11] Mishra S, Alavilli H, Lee B H, et al. Cloning and functional characterization of a vacuolar Na^+/H^+ antiporter gene from mung bean (*VrNHX1*) and its ectopic expression enhanced salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*. PLoS One, 2014, 9: e106678.
- [12] Kumar S, Kalita A, Srivastava R, et al. Co-expression of *Arabidopsis NHX1* and *bar* improves the tolerance to salinity, oxidative stress, and herbicide in transgenic mung bean. Front Plant Sci, 2017, 8: 1896.
- [13] Xu W Y, Liu T, Zhang H Y, et al. Mung bean *DIRIGENT* gene subfamilies and their expression profiles under salt and drought stresses. Front Genet, 2021, 12: 658148.
- [14] Liu J Y, Xue C C, Lin Y, et al. Genetic analysis and identification of *VrFRO8*, a salt tolerance-related gene in mung bean. Gene, 2022, 836: 146658.
- [15] 孙璐, 周宇飞, 汪澈, 等. 高粱品种萌发期耐盐性筛选与鉴定. 中国农业科学, 2012, 45: 1714–1722.
Sun L, Zhou Y F, Wang C, et al. Screening and identification of sorghum cultivars for salinity tolerance during germination. Sci Agric Sin, 2012, 45: 1714–1722 (in Chinese with English abstract).
- [16] 李诗晴, 王素华, 张耀文, 等. 769 份绿豆种质资源萌发期耐盐性鉴定. 植物遗传资源学报, 2025, 26: 672–682.
Li S Q, Wang S H, Zhang Y W, et al. Salt tolerance identification of 769 mung bean germplasm at germination stage. J Plant Genet Resour, 2025, 26: 672–682 (in Chinese with English abstract).
- [17] 程须珍, 王素华, 王丽侠. 绿豆种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2006.

- Cheng X Z, Wang S H, Wang L X. Descriptors and Data Standard for Mung Bean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek). Beijing: China Agriculture Press, 2006 (in Chinese).
- [18] Smith D S, Maxwell P W, De Boer S H. Comparison of several methods for the extraction of DNA from potatoes and potato-derived products. *J Agric Food Chem*, 2005, 53: 9848–9859.
- [19] Chen S F, Zhou Y Q, Chen Y R, et al. Fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. *Bioinformatics*, 2018, 34: i884–i890.
- [20] Pei S R, Liu T, Ren X, et al. Benchmarking variant callers in next-generation and third-generation sequencing analysis. *Brief Bioinform*, 2021, 22: bbaa148.
- [21] Huang M, Liu X L, Zhou Y, et al. BLINK: a package for the next level of genome-wide association studies with both individuals and markers in the millions. *Gigascience*, 2019, 8: giy154.
- [22] Yang N, Lu Y L, Yang X H, et al. Genome wide association studies using a new nonparametric model reveal the genetic architecture of 17 agronomic traits in an enlarged maize association panel. *PLoS Genet*, 2014, 10: e1004573.
- [23] Li H, Peng Z Y, Yang X H, et al. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels. *Nat Genet*, 2013, 45: 43–50.
- [24] Zhang R L, Jia G Q, Diao X M. GeneHapR: an R package for gene haplotypic statistics and visualization. *BMC Bioinform*, 2023, 24: 199.
- [25] 焦广音, 任建华, 逯贵生, 等. 绿豆品种资源耐盐性鉴定与研究. 作物品种资源, 1997(2): 38–40.
Jiao G Y, Ren J H, Lu G S, et al. Identification and study on salt tolerance of mung bean variety resources. *China Seed Ind*, 1997(2): 38–40 (in Chinese).
- [26] 时会影, 范保杰, 刘长友, 等. 绿豆耐盐性研究进展. 植物遗传资源学报, 2022, 23: 1594–1603.
Shi H Y, Fan B J, Liu C Y, et al. Research progress of salt tolerance in mung bean (*Vigna radiata* L.). *J Plant Genet Resour*, 2022, 23: 1594–1603 (in Chinese with English abstract).
- [27] 戴海芳, 武辉, 阿曼古丽·买买提阿力, 等. 不同基因型棉花苗期耐盐性分析及其鉴定指标筛选. 中国农业科学, 2014, 47: 1290–1300.
Dai H F, Wu H, Maimaitiali A, et al. Analysis of salt-tolerance and determination of salt-tolerant evaluation indicators in cotton seedlings of different genotypes. *Sci Agric Sin*, 2014, 47: 1290–1300 (in Chinese with English abstract).
- [28] 慈敦伟, 张智猛, 丁红, 等. 花生苗期耐盐性评价及耐盐指标筛选. 生态学报, 2015, 35: 805–814.
Ci D W, Zhang Z M, Ding H, et al. Evaluation and selection indices of salinity tolerance in peanut seedling. *Acta Ecol Sin*, 2015, 35: 805–814 (in Chinese with English abstract).
- [29] 刘谢香, 常汝镇, 关荣霞, 等. 大豆出苗期耐盐性鉴定方法建立及耐盐种质筛选. 作物学报, 2020, 46: 1–8.
Liu X X, Chang R Z, Guan R X, et al. Establishment of screening method for salt tolerant soybean at emergence stage and screening of tolerant germplasm. *Acta Agron Sin*, 2020, 46: 1–8 (in Chinese with English abstract).
- [30] Aski M S, Rai N, Reddy V R P, et al. Assessment of root phenotypes in mungbean mini-core collection (MMC) from the World Vegetable Center (AVRDC) Taiwan. *PLoS One*, 2021, 16: e0247810.
- [31] 许政哈. 9个春玉米杂交种全生育期耐盐性评价. 内蒙古农业大学硕士学位论文, 内蒙古呼和浩特, 2024.
Xu Z H. Evaluation of Salt Tolerance of 9 Spring Maize Hybrids in the Whole Growth Period. MS Thesis of Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia, China, 2024 (in Chinese with English abstract).
- [32] Huang Y Y, Zhou J H, Li Y X, et al. Salt stress promotes abscisic acid accumulation to affect cell proliferation and expansion of primary roots in rice. *Int J Mol Sci*, 2021, 22: 10892.
- [33] Bischoff V, Selbig J, Scheible W R. Involvement of TBL/DUF231 proteins into cell wall biology. *Plant Signal Behav*, 2010, 5: 1057–1059.
- [34] Yuan Y X, Teng Q, Zhong R Q, et al. Roles of *Arabidopsis* TBL34 and TBL35 in xylan acetylation and plant growth. *Plant Sci*, 2016, 243: 120–130.
- [35] Endler A, Kesten C, Schneider R, et al. A mechanism for sustained cellulose synthesis during salt stress. *Cell*, 2015, 162: 1353–1364.
- [36] Ma Q, Su C X, Dong C H. Genome-wide transcriptomic and proteomic exploration of molecular regulations in quinoa responses to ethylene and salt stress. *Plants*, 2021, 10: 2281.
- [37] Bird D, Beisson F, Brigham A, et al. Characterization of *Arabidopsis* ABCG11/WBC11, an ATP binding cassette (ABC) transporter that is required for cuticular lipid secretion. *Plant J*, 2007, 52: 485–498.
- [38] Panikashvili D, Shi J X, Bocobza S, et al. The *Arabidopsis* DSO/ABCG11 transporter affects cutin metabolism in reproductive organs and suberin in roots. *Mol Plant*, 2010, 3: 563–575.
- [39] Kim D Y, Jin J Y, Alejandro S, et al. Overexpression of *AtABCG36* improves drought and salt stress resistance in *Arabidopsis*. *Physiol Plant*, 2010, 139: 170–180.
- [40] Zhang Z L, Tong T, Fang Y X, et al. Genome-wide identification of barley *ABC* genes and their expression in response to abiotic stress treatment. *Plants*, 2020, 9: 1281.
- [41] Himelblau E, Mira H, Lin S J, et al. Identification of a functional homolog of the yeast copper homeostasis gene *ATX1* from *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 1998, 117: 1227–1234.
- [42] Wang Y Y, Cao Y B, Liang X Y, et al. A dirigent family protein confers variation of Casparian strip thickness and salt tolerance in maize. *Nat Commun*, 2022, 13: 2222.
- [43] 刘晓, 刘晓红, 宋姝, 等. 盐碱胁迫下植物体内离子平衡调控的机制. 植物生理学报, 2023, 59: 715–726.
Liu X, Liu X H, Song S, et al. Regulation of ion homeostasis for salinity tolerance in plants. *Plant Physiol J*, 2023, 59: 715–726 (in Chinese with English abstract).
- [44] Waszczak C, Carmody M, Kangasjärvi J. Reactive oxygen species in plant signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 2018, 69: 209–236.
- [45] Puig S, Andrés-colás N, García-molina A, et al. Copper and iron homeostasis in *Arabidopsis*: responses to metal deficiencies, interactions and biotechnological applications. *Plant Cell Environ*, 2007, 30: 271–290.
- [46] Puig S, Mira H, Dorcey E, et al. Higher plants possess two different types of ATX1-like copper chaperones. *Biochem Biophys Res Commun*, 2007, 354: 385–390.

附表 1 绿豆种质耐盐鉴定候选基因

Table S1 Candidate genes for salt tolerance identification of mung bean germplasm

关联性状	基因 ID	功能注释
Associated traits	Gene ID	Functional annotation
RAD	<i>Vradi01g04810</i>	非特异性脂质转移蛋白 2 样蛋白 Non-specific lipid-transfer protein 2-like
RAD	<i>Vradi01g04850</i>	未知功能蛋白 LOC106773804 Uncharacterized protein LOC106773804
RAD	<i>Vradi01g04920</i>	未知功能蛋白 LOC106769195 Uncharacterized protein LOC106769195
RLPV	<i>Vradi01g06280</i>	未知功能蛋白 LOC106769919 Uncharacterized protein LOC106769919
RLPV	<i>Vradi01g06290</i>	ABC 转运蛋白 G 家族成员 11 ABC transporter G family member 11
RLPV	<i>Vradi01g06370</i>	未知功能蛋白 LOC106766299 Uncharacterized protein LOC106766299
RL	<i>Vradi01g08580</i>	未知功能蛋白 LOC106765526 Uncharacterized protein LOC106765526
RL	<i>Vradi01g08590</i>	60S 核糖体蛋白 L36 60S ribosomal protein L36
RL	<i>Vradi01g08600</i>	未知功能蛋白 LOC106764536 Uncharacterized protein LOC106764536
RL	<i>Vradi01g08640</i>	核仁复合体蛋白 2 同源物 Nucleolar complex protein 2 homolog
RL	<i>Vradi01g14660</i>	CEN 样蛋白 1 CEN-like protein 1
RAD	<i>Vradi04g04000</i>	木葡聚糖内切转葡糖基酶/水解酶 Xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase
RAD	<i>Vradi04g04010</i>	ω -羟基棕榈酸 O-阿魏酰转移酶样蛋白 Omega-hydroxypalmitate O-feruloyl transferase-like
RAD	<i>Vradi04g04030</i>	GPI 转氨酶组分 PIG-S GPI transamidase component PIG-S
RAD	<i>Vradi04g04040</i>	未知功能蛋白 LOC106758832 Uncharacterized protein LOC106758832
RV	<i>Vradi04g09650</i>	转录因子 BIM2 Transcription factor BIM2
RFW/RV	<i>Vradi04g09660</i>	O-岩藻糖基转移酶 27 O-fucosyltransferase 27
RFW/RV	<i>Vradi04g09670</i>	磷脂酰肌醇 4-激酶 γ 7 样蛋白 Phosphatidylinositol 4-kinase gamma 7-like
RFW/RV	<i>Vradi04g09700</i>	F-box/kelch 重复蛋白 At5g15710 F-box/kelch-repeat protein At5g15710
RFW/RV	<i>Vradi04g09740</i>	含 PPR (五肽重复)结构域的蛋白 At2g31400, 叶绿体型 Pentatricopeptide repeat-containing protein At2g31400, chloroplastic
RFW/RV	<i>Vradi04g09790</i>	含 PPR (五肽重复)结构域的蛋白 At3g02330, 线粒体型 Pentatricopeptide repeat-containing protein At3g02330, mitochondrial
RFW/RV	<i>Vradi04g09800</i>	碱性亮氨酸拉链蛋白 43 Basic leucine zipper 43
RFW/RV	<i>Vradi04g09810</i>	6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶, 脱羧型 6-phosphogluconate dehydrogenase, decarboxylating
RFW/RV	<i>Vradi04g09880</i>	含 PPR (五肽重复)结构域的蛋白 At3g02490, 线粒体样 Pentatricopeptide repeat-containing protein At3g02490, mitochondrial-like
RFW/RV	<i>Vradi04g09890</i>	短链脱氢酶/还原酶 ATA1 Short-chain dehydrogenase reductase ATA1
RFW/RV	<i>Vradi04g09920</i>	YIF1B 样蛋白 Protein YIF1B-like
RFW/RV	<i>Vradi04g09940</i>	可能的 2,3-二磷酸甘油酸非依赖性磷酸甘油酸变位酶 Probable 2,3-bisphosphoglycerate-independent phosphoglycerate mutase
RFW/RV	<i>Vradi04g09970</i>	FLX 样蛋白 2 Protein FLX-like 2
RFW/RV	<i>Vradi04g09980</i>	毛状体双折射样蛋白 19 Protein trichome birefringence-like 19
RC/RF	<i>Vradi05g05350</i>	绒毡层决定子蛋白 1 异构体 X2 Protein tapetum determinant 1 isoform X2
AFW	<i>Vradi05g14520</i>	WUSCHEL 相关同源异形盒 8 样蛋白 WUSCHEL-related homeobox 8-like
AFW	<i>Vradi05g14540</i>	RING 型 E3 泛素连接酶 RING-type E3 ubiquitin transferase
AFW	<i>Vradi05g14570</i>	可能的蛋白磷酸酶 2C 27 Probable protein phosphatase 2C 27
AFW	<i>Vradi05g14580</i>	3-磷酸甘油醛脱氢酶 Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase
AFW	<i>Vradi05g14630</i>	多叶绿体分裂位点蛋白 1 Protein multiple chloroplast division site 1
AFW	<i>Vradi05g14660</i>	AT-hook 基序核定位蛋白 10 AT-hook motif nuclear-localized protein 10
AFW	<i>Vradi05g14670</i>	含 psbP 结构域的蛋白 3, 叶绿体型 psbP domain-containing protein 3, chloroplastic

(续附表 1)

关联性状 Associated traits	基因 ID Gene ID	功能注释 Functional annotation
AFW	<i>Vradi05g14680</i>	SWI/SNF 复合物亚基 SWI3B SWI/SNF complex subunit SWI3B
AFW	<i>Vradi05g14700</i>	未知功能蛋白 LOC106759854 Uncharacterized protein LOC106759854
AFW	<i>Vradi05g14750</i>	BURP 结构域蛋白 USPL1 BURP domain protein USPL1
RC/RF	<i>Vradi06g08010</i>	PRA1 家族蛋白 PRA1 family protein
RC	<i>Vradi07g04190</i>	含 CBS 结构域的蛋白 CBSX2, 叶绿体型 CBS domain-containing protein CBSX2, chloroplastic
RC	<i>Vradi07g04200</i>	多聚腺苷酸结合蛋白 Polyadenylate-binding protein
RC	<i>Vradi07g04260</i>	At1g66480 样未知功能蛋白 Uncharacterized protein At1g66480-like
RC	<i>Vradi07g04280</i>	推定的 1-磷脂酰肌醇-3-磷酸-5-激酶 FAB1C Putative 1-phosphatidylinositol-3-phosphate 5-kinase FAB1C
RC	<i>Vradi07g04300</i>	几丁质结合凝集素 1 Chitin-binding lectin 1
RC	<i>Vradi07g04430</i>	SEC12 样蛋白 2 异构体 X1 SEC12-like protein 2 isoform X1
RC	<i>Vradi07g04470</i>	10 kD 伴侣蛋白样蛋白 10 kD chaperonin-like
RC	<i>Vradi07g04490</i>	植烷酰辅酶 A 双加氧酶 Phytanoyl-CoA dioxygenase
RAD	<i>Vradi08g02890</i>	铜转运蛋白 CCH Copper transport protein CCH
RAD	<i>Vradi08g02900</i>	胞吐复合体组分 Exocyst complex component
RAD	<i>Vradi08g02910</i>	Polycomb (多梳蛋白)增强子样蛋白 Enhancer of polycomb-like protein
RAD	<i>Vradi08g02950</i>	开花位点 D 样蛋白 Protein flowering locus D-like protein
RAD	<i>Vradi08g02960</i>	未知功能蛋白 LOC106772352 Uncharacterized protein LOC106772352
RAD	<i>Vradi08g03010</i>	香豆酰辅酶 A: 花青素 3-O-葡萄糖苷-6"-O-香豆酰转移酶 1 样异构体 X2 Coumaroyl-CoA: anthocyanidin 3-O-glucoside-6"-O-coumaroyltransferase 1-like isoform X2
RC/RT	<i>Vradi08g10930</i>	未知功能蛋白 LOC106771460 异构体 X1 Uncharacterized protein LOC106771460 isoform X1
RC/RT	<i>Vradi08g10970</i>	MYB108 样转录因子 Transcription factor MYB108-like
RC/RT	<i>Vradi08g10990</i>	类似于 ADP 核糖基化因子 1 Similar to ADP-ribosylation factor 1
RT	<i>Vradi08g11000</i>	NIM1 互作蛋白 1 样蛋白 Protein NIM1-INTERACTING 1-like
RT	<i>Vradi08g11010</i>	未知功能蛋白 LOC106771693 Uncharacterized protein LOC106771693
PH	<i>Vradi09g02010</i>	CPN60 样分子伴侣蛋白 2, 线粒体型 Chaperonin CPN60-like 2, mitochondrial
PH	<i>Vradi09g02040</i>	未知功能蛋白 LOC106773708 Uncharacterized protein LOC106773708
PH	<i>Vradi09g02060</i>	推定的 F-box/FBD/LRR 重复蛋白 At1g78840 异构体 X1 Putative F-box/FBD/LRR-repeat protein At1g78840 isoform X1
PH	<i>Vradi09g02080</i>	丝氨酸/苏氨酸蛋白磷酸酶 7 长型同源物 Serine/threonine-protein phosphatase 7 long form homolog
PH	<i>Vradi09g02120</i>	含 IQ 结构域的 IQM1 样蛋白 IQ domain-containing protein IQM1-like
PH	<i>Vradi09g02170</i>	酪蛋白激酶 I 样蛋白 Casein kinase I-like
PH	<i>Vradi09g02190</i>	甘氨酸肽 N-十四烷酰基转移酶 Glycylpeptide N-tetradecanoyltransferase
RAD	<i>Vradi09g05880</i>	含 PPR (五肽重复)结构域的蛋白 At1g02150 Pentatricopeptide repeat-containing protein At1g02150
RAD	<i>Vradi09g05900</i>	含 PPR (五肽重复)结构域的蛋白 At1g71460, 叶绿体样 Pentatricopeptide repeat-containing protein At1g71460, chloroplastic-like
RAD	<i>Vradi09g05920</i>	延长子复合物蛋白 4 异构体 X1 Elongator complex protein 4 isoform X1
RAD	<i>Vradi09g05930</i>	含 PPR (五肽重复)结构域的蛋白 At1g15510, 叶绿体型 Pentatricopeptide repeat-containing protein At1g15510, chloroplastic
RAD	<i>Vradi09g05940</i>	色氨酸-tRNA 连接酶, 细胞质型 Tryptophan-tRNA ligase, cytoplasmic
RAD	<i>Vradi09g05950</i>	赖氨酸-tRNA 连接酶, 叶绿体/线粒体型 Lysine-tRNA ligase, chloroplastic/mitochondrial

(续附表 1)

关联性状 Associated traits	基因 ID Gene ID	功能注释 Functional annotation
RAD	<i>Vradi09g05970</i>	含 ELMO 结构域的 A 样蛋白异构体 X1 ELMO domain-containing protein A-like isoform X1
RAD	<i>Vradi09g05980</i>	细胞周期蛋白 Cyclin
RAD	<i>Vradi09g06060</i>	S.2 样受体蛋白激酶 Receptor like protein kinase S.2-like
RL	<i>Vradi09g06870</i>	重金属 P1B 型 ATP 酶, 铜转运 ATP 酶, 控制水稻籽粒中铜的积累 Heavy metal P1B-type ATPase, Cu-transporting ATPase, control of Cu accumulation in rice grain
RL	<i>Vradi09g06880</i>	可能的葡聚糖内切-1,3- β -葡萄糖苷酶 A6 Probable glucan endo-1,3-beta-glucosidase A6
RL	<i>Vradi09g06900</i>	蛋白激酶超家族蛋白 Protein kinase superfamily protein
RC	<i>Vradi11g00960</i>	未知功能蛋白 LOC106776934 Uncharacterized protein LOC106776934
RC	<i>Vradi11g00980</i>	基质加工肽酶, 叶绿体型 Stromal processing peptidase, chloroplastic
RC	<i>Vradi11g00990</i>	组蛋白乙酰转移酶 MCC1 异构体 X1 Histone acetyltransferase MCC1 isoform X1
RC	<i>Vradi11g01000</i>	未知功能蛋白 LOC106776944 Uncharacterized protein LOC106776944
RC	<i>Vradi11g01010</i>	热应激转录因子 A-1b 样蛋白 Heat stress transcription factor A-1b-like
RC	<i>Vradi11g01030</i>	TOM1 样蛋白 2 TOM1-like protein 2
RC	<i>Vradi11g01040</i>	纤维素合酶样蛋白 D2 Cellulose synthase-like protein D2
RC	<i>Vradi11g01060</i>	DPB 样转录因子 Transcription factor-like protein DPB
RC	<i>Vradi11g01200</i>	未知功能蛋白 LOC106777204 Uncharacterized protein LOC106777204
RC	<i>Vradi11g01210</i>	细胞分裂周期蛋白 20.1, APC 复合体辅助因子样蛋白 Cell division cycle 20.1, cofactor of APC complex-like
RC	<i>Vradi11g01220</i>	HVA22 样蛋白 HVA22-like protein
RC	<i>Vradi11g01230</i>	U4/U6 小核糖核蛋白 Prp3 样蛋白 U4/U6 small nuclear ribonucleoprotein Prp3-like
RC	<i>Vradi11g01240</i>	氧化铁蛋白家族蛋白 Rubredoxin family protein
RC	<i>Vradi11g01270</i>	未知功能蛋白 LOC106777046 Uncharacterized protein LOC106777046
RC	<i>Vradi11g01280</i>	植物镉抗性蛋白 10 Protein plant cadmium resistance 10
RC	<i>Vradi11g01290</i>	含 PPR (五肽重复)结构域的蛋白 At1g71420 Pentatricopeptide repeat-containing protein At1g71420
RC	<i>Vradi11g01300</i>	含 PPR (五肽重复)结构域的蛋白 At3g18110, 叶绿体型 Pentatricopeptide repeat-containing protein At3g18110, chloroplastic
RC	<i>Vradi11g01310</i>	琥珀酸脱氢酶组装因子 1, 线粒体型 Succinate dehydrogenase assembly factor 1, mitochondrial
RC	<i>Vradi11g01340</i>	细胞色素 c Cytochrome c
RC	<i>Vradi11g01350</i>	乙烯应答转录因子 ERF022 Ethylene-responsive transcription factor ERF022

PH: 株高; AFW: 地上部鲜重; RFW: 根鲜重; RL: 根长; RAD: 根平均直径; RLPV: 单位体积根长; RV: 根体积; RT: 根尖数; RF: 根分枝数; RC: 根交叉数。

PH: plant height; AFW: above-ground fresh weight; RFW: root fresh weight; RL: root length; RAD: root average diameter; RLPV: root length per unit volume; RV: root volume; RT: root tips; RF: root branches; RC: root crossings.