

我国大豆属多年生种遗传资源研究

王克晶 张郑伟 李向华

(中国农业科学院作物科学研究所,北京 100081)

摘要:大豆属植物(*Glycine* Willd.)在我国除了一年生野生大豆(*Glycine soja*)分布以外,还有两个多年生野大豆物种在我国福建和广东省沿海分布,即短绒野大豆(*Glycine tomentella*)和烟豆(*Glycine tabacina*)。这两个多年生种是国家基因库近年新增的大豆种质资源,有关它们的地理分布、形态类型、生物学特性、基因组信息还不十分清楚。介绍了截至2023年9月这两个多年生野大豆种质资源在我国的分布现状和研究进展,并讨论了这两个物种今后在大豆育种的利用前景及新种质资源的保护。

关键词:多年生野大豆;遗传变异;地理分布

Studies on Perennial Species Genetic Resources of Chinese Genus Soybean (*Glycine* Willd.)

WANG Keijing, ZHANG Zhengwei, LI Xianghua

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

大豆 [*Glycine max* (L.) Merr.] 起源于我国,我国的野生大豆(*Glycine soja* Sieb. et Zucc.)是大豆的直接祖先。大豆种质资源,除了包括大豆亚属(*Subgenus Soja*)所有植物,即正在推广和使用的品种、淘汰的老品种、长期传承的农家品种(地方品种)、野生大豆(含半野生大豆),还包括大豆属(*Glycine* Willd.)的多年生亚属(*Subgenus Glycine*)全部野生种,因为它们包含大豆亚属的部分遗传基础。

在1979—1983年第一次全国野生大豆资源专项考察中,陈如凯等^[1]在福建沿海及附近岛屿采集到大豆属多年生种烟豆(*Glycine tabacina* (L.) Benth.)和短绒野大豆(*Glycine tomentella* Hayata),并将1份烟豆资源和1份短绒野大豆资源入国家长期库保存^[2]。中国农业科学院作物科学研究所西部考察及科技部国家重点研发计划(编号2021YFD1200103)资助下,在福建、广东、浙江南部沿海及环海南省海岸进行了我国多年生野生大豆考

察,基本明确了我国多年生野生大豆的种类及分布状况。截至2023年7月,共搜集烟豆资源50个居群、短绒野大豆资源59个居群。本研究将对我国多年生野生大豆遗传资源研究进展进行总结,并对尚未清楚的问题展开讨论。

1 目前大豆属分类概况

大豆属的分类自1737年林奈命名最初的8个物种以来,新种不断发现,若干物种名称多次变动修订,截至2018年,大豆属植物分类为29个种,分布见表1。

2 中国多年生野生大豆物种及分布概况

2.1 物种种类 根据中国植物志^[3]记载,我国大陆有*G.tabacina* (Labill.) Benth. (烟豆)和*G.tomentella* Hayata (短绒野大豆)分布。在我国台湾省,Henry^[6]最早认定台湾有*G.tabacina* (Labill.) Benth.,认为台湾的*G.tabacina* (Labill.) Benth.是当地“native”。Hayata^[7]命名了台湾南部地区的一个种*G.tomentella* Hayata (短绒野大豆)和澎湖地区的一个种*G.pescadrensis* Hayata。Hermann^[8]在*Glycine* 修订时发现*G.tomentella* Hayata (短绒野大

表1 大豆属分类情况^[3]

亚属	种	染色体数	基因组	分布
Subgenus <i>Glycine</i>	<i>G.albicans</i> Tindale and Craven	40	I	澳大利亚
	<i>G.aphyonota</i> B.Pfeil	40	I3	澳大利亚
	<i>G.arenaria</i> Tindale	40	H	澳大利亚
	<i>G.argyrea</i> Tindale	40	A2	澳大利亚
	<i>G.canescens</i> F.J.Herman	40	A	澳大利亚
	<i>G.clandestina</i> Wendl.	40	A1	澳大利亚塔斯马尼亚岛、南太平洋群岛、中国台湾?
	<i>G.curvata</i> Tindale	40	C1	澳大利亚
	<i>G.cyrotoloba</i> Tindale	40	C	澳大利亚
	<i>G.falcata</i> Benth.	40	F	澳大利亚
	<i>G.gracei</i> B.E.Pfeil and Craven	40	?	澳大利亚
	<i>G.hirticaulis</i> Tindale and Craven	40	H1?	澳大利亚
		80	—	澳大利亚
	<i>G.lactovirens</i> Tindale and Craven	40	I1	澳大利亚
	<i>G.latifolia</i> (Benth.) Newell and Hymowitz	40	B1	澳大利亚
	<i>G.latrobeana</i> (Meissn.) Benth.	40	A3	澳大利亚
	<i>G.microphylla</i> (Benth.) Tindale	40	B	澳大利亚
	<i>G.montis-douglas</i> B.E.Pfeil and Craven	40	?	澳大利亚
	<i>G.peratosa</i> B.E.Pfeil and Tindale	40	A5	澳大利亚
	<i>G.pescadrensis</i> Hayata	80	AB1	澳大利亚、南太平洋群岛、中国台湾、琉球群岛
	<i>G.pindnica</i> Tindale and Craven	40	H2	澳大利亚
	<i>G.pullenii</i> B.Pfeil, Tindale and Craven	40	H3	澳大利亚
	<i>G.rubiginosa</i> Tindale and B.E.Pfeil	40	A4	澳大利亚
	<i>G.stenophita</i> B.Pfeil and Tindale	40	B3	澳大利亚、琉球群岛
	<i>G.syndetika</i> B.E.Pfeil and Craven	40	A6	澳大利亚
	<i>G.dolichocarpa</i> Tateish and Ohashi	80	D1A	中国台湾
	<i>G.tabacina</i> (Labill.) Benth.	40	B2	澳大利亚
		80	BB1	澳大利亚、南太平洋岛屿
			BB2	澳大利亚、南太平洋岛屿
			B1B2	澳大利亚、南太平洋岛屿
	<i>G.tomentella</i> Hayata	38	E	澳大利亚
		40	D	澳大利亚、巴布亚新几内亚
		40	H2	澳大利亚
		40	D2	澳大利亚
		78	D3E	澳大利亚、巴布亚新几内亚
		78	AE	澳大利亚
		78	EH2	澳大利亚
		80	DA6	澳大利亚、中国台湾
		80	DD2	澳大利亚、巴布亚新几内亚
		80	DH2	澳大利亚、菲律宾、中国台湾
	<i>G.remota</i>	?	?	澳大利亚 ^[4]
Sugenus <i>Soja</i>	<i>G.soja</i> Sieb.& Zucc.	40	G	中国、日本、朝鲜半岛、俄罗斯远东、中国台湾
	<i>G.max</i> (L.) Merr.	40	G	栽培种

豆)与 1864 年命名的 *G.tomentosa* (Benth.) Benth. 种形态一致, 并采用了 *G.tomentella* Hayata 种名。Hosokawa^[9] 认为澎湖的种 *G.pescadrensis* Hayata 与澳大利亚的种 *G.clandestina* Wendl. 形态一致, 自此以后, *G.clandestina* Wendl. 在台湾中文名字被称为“澎湖大豆”。澎湖大豆 (*G.clandestina* Wendl.) 是否在台湾存在着很大争议^[10-11], Newell 等^[11] 认为 *G.clandestina* Wendl. 只限于澳大利亚分布, 台湾的“澎湖大豆”是分类上误认定为 *G.clandestina* Wendl., 应该属于 *G.tabacina* (Labill.) Benth. (烟豆)。这样, 分类上 Hayata^[7] 在澎湖地区鉴定的种 *G.pescadrensis* Hayata 和 Hosokawa^[9] 的台湾版 *G.clandestina* Wendl. (澎湖大豆)都被否定, 它们都是 *G.tabacina* (Labill.) Benth. (烟豆)。然而, Pfeil 等^[12] 又将异源四倍体烟豆没有不定根的类型赋予新物种地位 *G.pescadrensis* Hayata; 通常, 二倍体的烟豆类型当茎匍匐地面生长时, 茎节上可生出比较长的不定根。中国东南沿海的异源四倍体烟豆大部

分无不定根, 稀有短的不定根^[13]。Ohashi 等^[14] 鉴定出台湾新种 *G.dolichocarpa* Tateish and Ohashi (扁豆荚大豆)。

至此, 我国台湾被认定存在的 Subgenus *Glycine* 植物有 4 种: *G.tabacina* (Labill.) Benth. (烟豆)、*G.tomentella* Hayata (短绒野大豆)、*G.pescadrensis* Hayata 和 *G.dolichocarpa* Tateish and Ohashi (扁豆荚大豆)。

2.2 烟豆和短绒野大豆在我国的分布范围和生境

中国农业科学院作物科学研究所 2013–2023 年间进行了多次东南沿海多年生野生大豆考察, 范围涉及浙江省南部沿海、福建省沿海、广东省沿海、海南省环岛沿海。通过考察基本明确了我国烟豆和短绒野大豆分布的北界/南界、距离海岸向内陆分布的最远距离(表 2)。调查发现, 这两种植物倾向在海岸地带生长, 喜阳, 绝大多数见于海岸地带距海 3km 之内的路边、绿化带、草地、灌木丛、山坡、墓地等生境, 显示较强的耐旱和耐盐性。

表 2 我国两个多年生野生大豆物种的分布(除台湾省)

物种	分布省份	北界	南界	距离内陆最近距离(m)	距离内陆最远距离(m)
烟豆	福建	福清市	漳浦县	20	3500
短绒野大豆	福建、广东	平潭县	惠东县	20	8700

表 2 显示, 烟豆在我国大陆分布仅局限于福建省内, 北界在福清市龙田镇一带, 南界在漳浦县佛昙镇一带, 距离海岸最近距离 20m, 最远距离 3.5km; 短绒野大豆分布跨越福建和广东两省, 北界在福建省福州市长乐区松下镇、平潭县流水镇一带, 南界在广东惠东县巽寮湾镇一带, 距离海岸最近距离 20m, 最远距离 8.7km。

2.3 我国短绒野大豆和烟豆的形态及生物学特征

染色体数 图力古尔等^[15] 对来自福建的 1 份烟豆和 1 份短绒野大豆进行了染色体数观察, 结果都是 $2n=80$ 。高霞等^[16] 观察了来自福建省长乐市松下镇和莆田市湄洲岛的 3 份短绒野大豆、来自福建省湄洲岛和平潭岛的 6 份烟豆, 染色体数都是 $2n=80$ 。

中国农业科学院作物科学研究所对来自广东省 12 个不同居群、福建省 26 个不同居群共计 38 株短绒野大豆材料进行染色体观察, 证实了福建省和广东省的短绒野大豆染色体数都是 $2n=80$, 根据文献推断属于异源四倍体。染色体观察中没有发现

$2n=38$ 和 78 非整倍体染色体数的类型。后续加大了烟豆居群数和个体数的染色体观察, 对福建省各地的 24 个居群、共计 364 份材料进行了观察, 结果证实我国烟豆染色体数也是 $2n=80$ 的异源四倍体, 没有发现染色体数 $2n=40$ 的二倍体烟豆^[13]。

开花 考察发现, 两个物种在自然条件下可以看到全年多次开花和成熟, 开花期在不同地理居群之间有差异, 但是总体上全年有两次集中期, 开花盛期在 4–6 月、7–8 月, 成熟期在 6–7 月、9–10 月。

在北京盆栽条件下开花观察中看到, 烟豆和短绒野大豆都存在开花授粉和闭花授粉: 开花授粉花序着生于茎的中部和上部叶腋; 闭花授粉的花无花序, 花直接着生于茎的下部叶腋处^[10,13]。两个物种对短日照不敏感, 尤其是烟豆, 在北京能正常开花结荚和成熟。

与烟豆相比, 短绒野大豆在北京室外种植下的生物学反应有较大差异。本课题于 2014–2017 年在北京顺义科研基地盆栽种植 100 份短绒野大豆材

料,每年10月底至次年4月在大棚越冬(12月至2月棚内夜间温度10~15℃),5~10月中旬移到室外,短绒野大豆能够开花,但是不能正常结荚和成熟,收不到种子。从第2年开始个别材料发育不良,叶片发黄、红蜘蛛感染严重,甚至一些材料死亡。而在室内温度较高阳光充足条件下,短绒野大豆能够正常开花结荚成熟,开花结荚从9月持续到次年3月结束,连续几年能够收获正常种子。短绒野大豆在北京室外种植不能正常结荚成熟的原因可能是北京有效积温低于其原产地福建及广东省沿海地

带,推测相较于光照长短,在生长发育上短绒野大豆比烟豆可能对有效积温要求更敏感。换句话说,烟豆比短绒野大豆相对耐寒。有关短绒野大豆能正常开花结荚所需最低有效积温问题还需要进一步研究。

叶形 短绒野大豆的叶形有4种,卵圆、圆、椭圆、长椭圆,其频率分别为54.2%、31.7%、13.8%和0.3%。烟豆也有4种叶形,披针、长椭圆、椭圆、线型,其频率分别为61%、28%、6%和5%^[13]。两物种叶片特征如下(表3)。

表3 中国多年生野生大豆叶片大小^[13]

种	样本数(株)	性状变量	平均	最大值(mm)	最小值(mm)	变异系数(%)
短绒野大豆	334	叶面积(mm^2)	321.0 ± 9.00	1286.0	50.0	51.3
		长(mm)	25.9 ± 0.40	51.3	8.4	30.3
		宽(mm)	16.0 ± 0.20	33.0	6.3	25.5
烟豆	1058	叶面积(mm^2)	203.0 ± 1.52	468.0	74.0	24.4
		长(mm)	34.8 ± 0.18	57.4	17.8	16.8
		宽(mm)	8.0 ± 0.04	12.8	4.6	15.4

荚与种子 本课题对1045株烟豆的荚和种子特征进行调查,荚多为笔直,少数镰刀型,表面有稀疏茸毛。一个花序结荚不超过10个荚,每荚种子数1~10个。闭花授粉荚较短,每荚通常1~3粒种子。成熟种子通常为黑色,有时附着棕色泥膜,甚至一个荚中会出现无泥膜和有泥膜的种子,千粒重通常为2.8~6.1g。地理上平均千粒重从南到北(南部、中部、中北部、北部)逐渐降低^[15]。

对50株短绒野大豆观察的结果显示,一个花序结荚3~5个,每荚结实2~4粒,闭花授粉结荚1~3粒,千粒重2.6~7.5g。

2.4 遗传变异与多样性

2.4.1 稀有的形态变异 短绒野大豆扁茎变异(图1a) 考察发现福建省2个居群、广东省2个居群有扁茎变异植株,种子在北京盆栽种植条件下同样出现扁茎。在栽培大豆中有这种扁茎类型,但在多年生短绒野大豆中是首次发现^[17]。扁茎变异植株的染色体观察也是2n=80(图2a)。

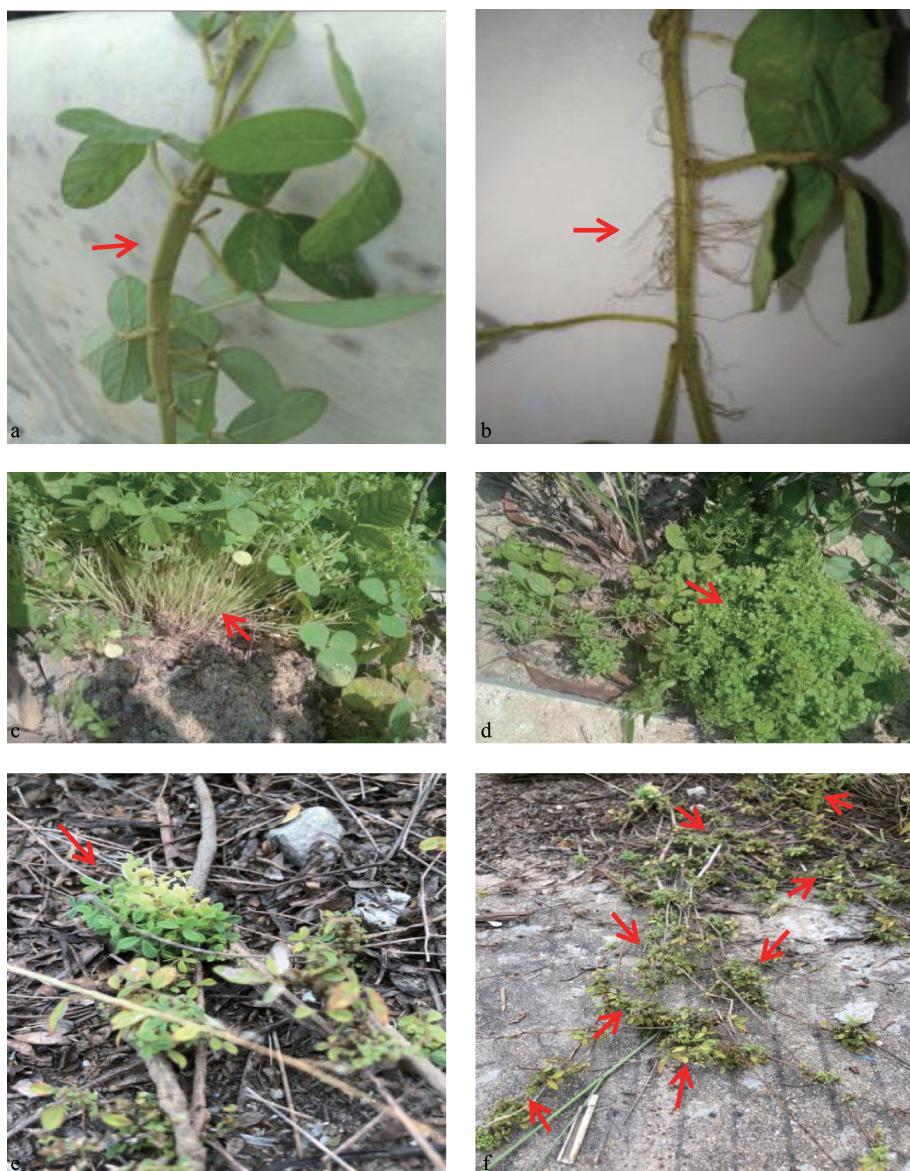
短绒野大豆不定根变异(图1b) 考察发现在广东和福建省收集的59个短绒野大豆居群中,有11个居群有不定根现象,占居群的18.6%,其中6个居群是在北京盆栽条件下发现的,说明这些不定

根类型在自然条件下和人工盆栽条件下都能出现;这些居群跨越两个省、多地点普遍存在,相互距离97~284km,说明不定根变异是可遗传的变异。不定根在大豆属有些多年生植物中出现,比如二倍体烟豆和异源四倍体烟豆的分类特征是能长不定根^[12],不定根在大豆和野生大豆中也普遍存在,被认为是大豆属B组染色体的特征^[18],但是在短绒野大豆中是首次发现^[17]。不定根变异植株的染色体观察也是2n=80(图2b)。

短绒野大豆丛生“分蘖”变异(图1c,1d) 2022年、2023年野外考察发现福建省1个居群、广东省5个居群有这种变异,主要在茎节处有数十乃至上百之多分蘖。含有变异植株的居群最近直线距离至少500km,说明这种变异是普遍在我国东南沿海短绒野大豆居群中存在的。

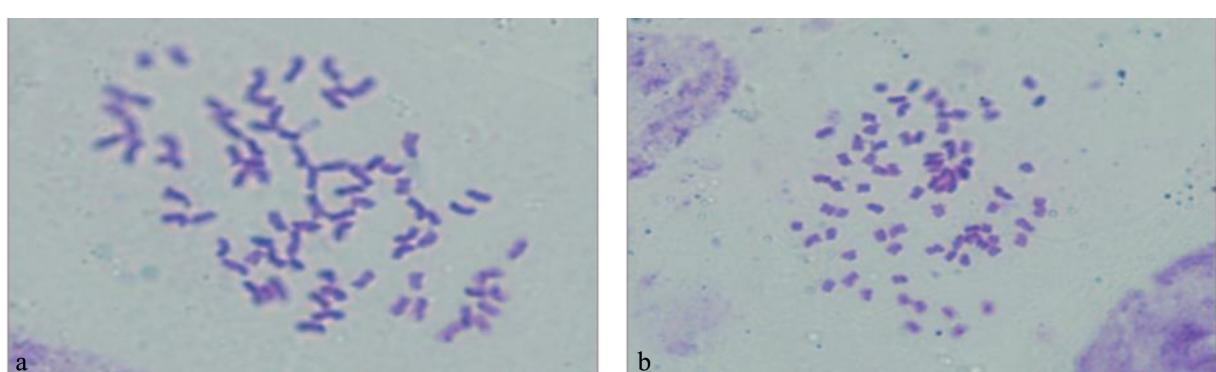
烟豆丛生“分蘖”变异(图1e,1f) 2023年考察发现在福建1个居群有这种变异。这个居群是一个烟豆和短绒野大豆的混合居群,在这个混合居群中有正常的短绒野大豆、丛生“分蘖”变异的短绒野大豆、正常的烟豆、丛生“分蘖”变异的烟豆。

2.4.2 大豆属内遗传差异 大豆属内的两个亚属Subgenus *Glycine* 和 Subgenus *Soja*,前者都是多年生



a : 广东短绒野大豆扁茎变异; b : 广东短绒野大豆不定根变异; c、d : 广东短绒野大豆丛生“分蘖”变异;
e、f : 福建烟豆丛生“分蘖”变异。a、b 引自张郑伟^[13]; c、d、e、f 来自 2023 年 6 月考察

图 1 烟豆和短绒野大豆形态变异



a : 广东省短绒野大豆扁茎变异 $2n=80$; b : 福建省不定根烟豆 $2n=80$

图 2 染色体数观察^[13]

生活史物种,而后者是具有共同基因池的两个一年生物种(栽培大豆和其祖先种野生大豆)。所以,前者可以称之为多年生亚属,而后者可以称之为一年生亚属。

已发表的研究文献表明,这两个亚属间的差异要大于亚属内。吴晓雷等^[19]利用SSR分子标记研究了大豆属种间亲缘关系,研究材料包含福建1份烟豆和1份短绒野大豆,研究结果证实*Glycine*亚属和*Soja*亚属分类界限较明显。曹凯鸣等^[20]对中国*Glycine*属的*rbcS*基因测序显示,烟豆和短绒野大豆的*rbcS*碱基同源性亚属间差异较大,亚属内差异较小。王玉民等^[21]的大豆属亲缘关系ISSR分子标记显示,多年生种都与来自中国的*Soja*亚属材料亲缘关系较远。

文献发表的结果还表明,种内遗传亲缘关系密切,大于种间。韩锋等^[22]电泳分析种子水溶性蛋白带型显示,1份中国福建短绒野大豆和1份烟豆蛋白图谱差异较大。王玉民等^[23]通过超氧化物歧化酶电泳谱型分析,发现1份中国陆地烟豆和1份中国台湾烟豆材料谱型相同,说明染色体组型应相同;4份中国陆地短绒野大豆材料谱型相同,应为同一染色体组型。王玉民等^[21]利用ISSR分子标记进行了大豆属亲缘关系研究,使用包含1份中国烟豆材料和1份短绒野大豆材料,结果发现不管地理来源远近,烟豆和短绒野大豆都是和同物种的材料亲缘关系最近。

烟豆和短绒野大豆也存在地理上氨基酸含量差异。徐豹等^[24]在研究大豆属内氨基酸含量时,看到中国2份不同地理来源的短绒野大豆材料间氨基酸含量存在差异。游添荣等^[25]研究了中国台湾澎湖列岛9个地点的烟豆表型和同工酶谱带,发现不同地点材料的表型和同工酶电泳都显示存在地点间差异,推测澎湖列岛的烟豆存在地理上的遗传差异。王玉民等^[23]的超氧化物歧化酶谱型分析显示,中国

烟豆谱型完全一致,而与澳大利亚起源的烟豆谱型相近,可能是存在种间地理上的差异。

2.4.3 两个物种的遗传多样性 钱吉等^[26]利用RAPD分子标记对中国福建省湄洲岛(3居群)和平潭岛(1居群)的4个烟豆小种群(5m×20m)进行了生态遗传学研究,结果发现其表现出高度的多态性,同时种群间在地理距离较大时,遗传分化与地理距离间有一定的相关性,而小范围内相关性不明显。

陈丽丽等^[27]用ISSR分子标记分析了福建湄洲岛40份烟豆材料,福建湄洲岛、东山岛和广东陆丰采集的16份短绒野大豆材料,结果显示湄洲岛烟豆有较高遗传多样性,而短绒野大豆遗传多样性较低,并且不同采集地的地理间发生极低或几乎没有发生遗传交流。

鉴于两个物种在我国东南沿海的遗传多样性水平研究缺乏,为了更准确了解其遗传多样性动态,为烟豆和短绒野大豆的遗传资源搜集与保护提供理论依据,本课题组在物种分布地理尺度上分析了我国30个烟豆^[28]和短绒野大豆的天然种群的遗传多样性水平^[13](表4)。

烟豆遗传多样性:长距离遗传扩散和单倍型分析推论了个体迁移可达200km,试验测定到一个56km距离的迁移。福建中部和中北部是烟豆遗传多样性中心。烟豆居群的遗传特征是相对较高的遗传渗透、温和的地理分化、较大的居群间遗传分化、居群内高的异质性,高的居群内异质性很可能归因于物种的多年生性^[28]。

短绒野大豆遗传多样性:Wang等^[29]对福建省5个岛屿11个短绒野大豆居群的NJ聚类分析和STRUCTURE分析显示出岛屿分化模式,岛屿居群具有遗传上的地理隔离,没有看到岛屿间材料的遗传交流。张郑伟^[13]分析显示,陆地居群显示较低的异交率、明显的居群遗传分化、较高的居群内遗传变异(异质性),自相关分析显示102.27km有遗传上

表4 两个中国多年生野生大豆居群遗传多样性分析^[13,28-29]

物种	地理位置	居群数	标记	引物数	等位基因数	期望位点杂合度(He)	基因流(Nm)	基因分化度(Gst)	异交率(%)		AMOVA分析		地理正相关距离(km)	估计个体迁移距离(km)
									单基因(ts)	多基因(tm)	居群间(%)	居群内(%)		
烟豆	岛屿	11	SSR	22	5.77	0.51	0.315	0.436	6.52	6.75	43.55	49.66	14.70	200
短绒野大豆	岛屿	28	SSR	25	7.60	0.60	0.165	0.607	8.23	5.74	60.96	33.47	30.45	
短绒野大豆	陆地	31	SSR	25	9.80	0.69	0.337	0.426	1.10	0.90	40.20	58.24	102.27	350

的正相关。

3 讨论

3.1 多年生种在中国大陆和台湾地区的分布 台湾地区除了澎湖大豆(*G.clandestina* Wendl.)的分类有争议外,已经明确存在4种多年生大豆物种, *G.tabacina* (Labill.) Benth. (烟豆)、*G.tomentella* Hayata (短绒野大豆)、*G.pescadrensis* Hayata 和 *G.dolichocarpa* Tateish and Ohashi (扁豆莢大豆)。令人不解的是福建省沿海距离台湾地区及周边岛屿很近,目前只确认烟豆和短绒野大豆存在。

福建省沿海及附近岛屿也许有另外的多年生种的分布。Pfeil等^[12]对从异源四倍体烟豆中发现的不能长不定根的类型确认是 *G.pescadrensis* Hayata (2n=80)^[7]。目前根据多次野外考察和盆栽观察研究^[13],认为在福建沿海分布是烟豆植物的少部分植株中发现有不定根(图3),而大部分植株没有不定根,它们是否是 *G.pescadrensis* 有待进一步的研究证实。也许 Hataya 在台湾于 1920 年鉴定的 *G.pescadrensis* 是正确的,而不是 Hosokawa^[9]的台湾版 *G.clandestina* (澎湖大豆),2006 年 Pfeil 等人应是重新给予纠正确认。*G.pescadrensis* Hayata 的基因组为 AB₁ (2n=80)^[3]。我们对于我国疑似 *G.pescadrensis* 的植物进行了染色体观察,染色体数是 2n=80^[13],基因组信息还有待鉴定。

另外,根据本课题组多次考察确认,现行版《中国植物志》41 卷的关于烟豆分布于福建和广东省的描述不准确,广东省没有烟豆分布。烟豆分布南界在福建省漳浦县佛昙镇一带,沿海岸线直线距离广东边界至少有 100km。

台湾地区有 *G.dolichocarpa* Tateish and Ohashi (扁豆莢大豆)(基因组 D1A, 2n=80)^[10], 目前在我国东南沿海还没有发现,也许分布频率低而发现困难,有可能存在。

关于我国多年生野生大豆基因组问题,烟豆基因组有 BB1、BB2、B1B2 3 种,我国的烟豆到底是哪种基因组还需要鉴定。短绒野大豆基因组复杂,染色体数 2n=80 有 DA6、DD2、DH2 3 种基因组,我国的短绒野大豆染色体数已经明确是 2n=80。DD2 基因组分布在澳大利亚和巴布亚新几内亚,而 DA6 和 DH2 基因组在我国台湾地区有分布。那么我国东南沿海的短绒野大豆是否含有和台湾省一样

的基因组还有待鉴定。

3.2 开发我国多年生野生大豆资源优异性状及特性在育种上利用 我国东南沿海虽然有短绒野大豆和烟豆遗传资源,但是它们的农艺性状和优异特性还没有被鉴定。多年生亚属许多种表现耐干旱、耐热、耐寒性,明显的日照长度不敏感性和抗病性等^[30-31]。包括烟豆和短绒野大豆在内的若干多年生种中容易找到大豆锈病的抗原^[32],在烟豆中更容易找到抗菌核茎腐病植株,而在短绒野大豆中更容易找到抗猝死综合症植株^[33]。Hamim 等^[34]发现干旱情况下短绒野大豆的谷胱甘肽还原酶的含量是栽培大豆的 3 倍。耐盐鉴定显示短绒野大豆耐盐性最强,烟豆次之,一年生野大豆最敏感^[35]。通过对根、茎、叶积累离子浓度鉴定,发现多年生种短绒野大豆比一年生 *Soja* 亚属植物具有更高的耐盐性^[36]。包括短绒野大豆在内的若干多年生种对孢囊线虫具有抗性,是潜在有待开发的抗原^[37-38]。



图 3 福建烟豆有不定根(2023.6 月考察)

利用多年生野大豆育种的难题是多年生种与栽培大豆杂交不易获得 F₁ 种子,并且 F₁ 不育^[39]。国际上已经开发了多年生野大豆与栽培大豆杂交的胚组培技术挽救法^[30-31, 40-49],通过此项技术克服了多年生野大豆与栽培大豆杂交困难及不育,已经开发出短绒野大豆异源细胞质大豆系和短绒野大豆染色体替换系大豆,拓宽栽培种的遗传基础,获得了高产的种间杂交大豆后代品系。

到目前我国还没有开展多年生野大豆种质资源农艺性状的筛选和鉴定,开拓大豆种质基础及育种工作。目前我国也搜集到了短绒野大豆和烟豆两

个物种的大量遗传资源,我国基因库除了一年生野生大豆遗传资源以外又新增两个大豆物种资源。多年生野大豆本身就具有耐旱和耐盐碱特性,加之近年从我国东南沿海搜集到来自各种生境的资源,尤其是干旱和靠近海水生境的资源可能蕴藏更高耐旱和耐盐碱种质材料。

今后我国应在多年生野大豆的遗传变异、各种农艺性状鉴定与筛选、杂交育种利用的组培技术、优异性状基因定位与基因克隆、多年生种优异基因的转基因大豆育种上开展研究,尽快开发多年生野大豆遗传资源的育种潜力。

3.3 加强我国多年生野生大豆资源保护 近年来通过考察看到,我国东南沿海多年生野大豆分布生境环境恶化,面积萎缩。在海岸地带养殖场开发、化工厂和核电厂建设、港口建设、住宅、海滨度假村、海滨公园、道路等建设占据了多年生野大豆许多分布面积,使分布生境片段化严重。因此,加强我国东南沿海的多年生野生大豆遗传资源的搜集刻不容缓。根据我们对我国沿海烟豆和短绒野大豆的遗传多样性分析,绝大多数居群具有自己特有的遗传结构,居群间有明显的遗传分化^[13,28,29],建议搜集资源时要收集每个居群。同时,在抢救性搜集我国东南沿海多年生野大豆资源种子的同时,尽快有计划设置多年生野生大豆原生境保护点很有必要。另外,建立原产地异位保存圃也是对多年生野生大豆有效保护的一种方式。在多年生野生大豆分布地区,政府和农业、生态部门要做好宣传和科普工作,让民众认识多年生野大豆,提高民众的保护意识。可以结合当地生态建设、公园建设、绿化地建设,把珍稀植物资源也纳入保护范围,在景观区域之内设置多年生野大豆科普教育保护点。

另外,考察发现,当地民众为了海岸美化,经常在海滨地带和海岸山坡喷洒除草剂和落叶剂,严重毁灭多年生野大豆资源,建议当地政府有关部门制定有效措施减少在海岸地带、尤其是海岸山坡喷洒除草剂和落叶剂,要在多年生野大豆分布区域禁止这种喷洒作业,以便保护当地的野生植物多样性。

参考文献

[1] 陈如凯,徐树传,陈振潘,李恒球.福建省野生大豆考察与研究.福建农业科技,1984(2): 2-5

- [2] 中国农业科学院作物品种资源研究所.中国野生大豆资源目录.北京:农业出版社,1990
- [3] Chung G, Singh R J. Broadening the genetic base of soybean: a multidisciplinary approach. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2008, 27: 295-341
- [4] Barrett R L, Barrett M D. Twenty-seven new species of vascular plant from western Australia. *Nuytsia*, 2015, 26: 21-87
- [5] 中国科学院中国植物志编辑委员会.中国植物志·第四十一卷.北京:科学出版社,1995
- [6] Henry A. A list of plants from Formosa. *Transactions of the Asiatic Society of Japan*. 1896, 24 (SI): 24
- [7] Hayata B. Glycine. In *Icones Plantarum Formosanarum*, 1920, 9: 26-30
- [8] Hermann F J. A revision of the genus *Glycine* and its immediate allies. *USDA Technology Bulletin*. 1962, 1268: 1-82
- [9] Hosokawa T. Materials of the botanical research towards the flora of Micronesia III. *Transactions of the Natural History Society of Formosa*, 1935, 25: 17-39
- [10] Tateishi Y, Ohashi H. Taxonomic studies on *Glycine* of Taiwan. *The Journal of Japanese Botany*, 1992, 67: 127-147
- [11] Newell C A, Hymowitz T. A reappraisal of the Subgenus *Glycine*. *American Journal of Botany*, 1980, 65: 168-179
- [12] Pfeil B E, Craven L A, Brown A H D, Murray B G, Doyle J J. Three new species of northern Australian *Glycine* (Fabaceae, Phaseolae), *G. gracei*, *G. montis-douglas* and *G. syndetika*. *Australian Systematic Botany*, 2006, 19 (3): 245-258
- [13] 张郑伟.中国多年生野生大豆 *Glycine tomentella* 和 *Glycine tabacina* 两个物种的形态学研究.北京:中国农业科学院,2020
- [14] Ohashi H, Tateishi Y. Taxonomic studies on the leguminosae of Taiwan IV. *Science Report of Tohoku University. 4th Series. (Biology)*, 1991, 40: 1-37
- [15] 图力古尔,徐豹,庄炳昌.国产大豆属 *Glycine* 亚属细胞学研究简报.吉林农业大学学报,1993,15 (4): 218
- [16] 高霞,钱吉,马玉虹,郑师章.我国2种多年生野生大豆的染色体研究.复旦大学学报:自然科学版,2002,41 (6): 717-719
- [17] Zhang Z W, Li X H, Wang X D, Wang K J. Discovering adventitious roots in *Glycine tomentella* Hayata: Lack of adventitious roots as a morphological and taxonomic species indicator is worth considering. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2020, 67: 1345-1350
- [18] Costanza S H, Hymowitz T. Adventitious roots in *Glycine* subg. *Glycine* (Leguminosae): Morphological and taxonomic indicators of the B genome. *Plant Systematics and Evolution*, 1987, 158: 37-46
- [19] 吴晓雷,贺超英,陈受益,庄炳昌,王克晶,王学臣.用SSR分子标记研究大豆属种间亲缘进化关系.遗传学报,2001,28 (4): 359-366
- [20] 曹凯鸣,季菊英,苏勇,顾其敏.中国多年生野生大豆 *Glycine* 亚属 *rbcS* 基因的结构和系统发生的研究.复旦学报:自然科学版,2000,39: 235-241

- [21] 王玉民, 姜昱, 康岭生, 赵桂兰. 利用 ISSR 技术探讨大豆属植物的亲缘关系. 吉林农业科学, 2007, 32 (6): 30-32, 38
- [22] 韩锋, 凌以禄, 陈松. 大豆属多年生野生种及栽培种种子蛋白质电泳分析. 中国油料作物学报, 1991, 4: 17-21
- [23] 王玉民, 庄炳昌. 大豆属生物学研究 III 亚属间、种间超氧物歧化酶谱型分析. 大豆科学, 1994, 13 (4): 340-344
- [24] 徐豹, 庄炳昌. 大豆属(*Glycine*)亚属间和种间种子氨基酸组成的比较分析. 大豆科学, 1990, 9 (1): 1-8
- [25] 游添荣, 曾富生. 台湾野生种大豆族群之变异研究 II. 澎湖群島野生大豆 *Glycine tabacina* (Labill.) Benth. 族群之植物特性及同工酶之种内变异. 农林学报, 1997, 46 (1): 111-127
- [26] 钱吉, 马玉虹, 郑师章, 毛裕民. 烟豆小种群的 RAPD 研究. 遗传, 2003, 25 (3): 314-316
- [27] 陈丽丽, 刘晓东, 赵洪锟, 袁翠平, 王英男, 许明子, 王玉民. 福建湄洲岛烟豆(*G. tabacina*)遗传多样性分析. 大豆科学, 2013, 32 (3): 286-290
- [28] Wang X D, Li X H, Zhang Z W, Wang K J. Genetic diversity and genetic structure of natural populations in an extremely narrowly distributed perennial species *Glycine tabacina* (Labill.) Benth. on the southeast islands in China. Genetic Resources and Crop Evolution, 2019, 66 (5): 989-1008
- [29] Wang X D, Li X H, Zhang Z W, Wang K J. Characterization of genetic diversity and structures in natural *Glycine tomentella* populations on the southeast islands of China. Genetic Resources and Crop Evolution, 2019, 66 (1): 47-59
- [30] Broué P, Douglass J, Grace J P, Marshall D R. Interspecific hybridisation of soybeans and perennial *Glycine* species indigenous to Australia via embryo culture. Euphytica, 1982, 31 (3): 715-724
- [31] Newell C A, Hymowitz. Successful wide hybridization between the soybean and a wild perennial relative, *G. tomentella* Hayata. Crop Science, 1982, 22: 1062-1065
- [32] Hartman G L, Wang T C, Hymowitz. Sources of resistance to soybean rust in perennial *Glycine* species. Plant Disease, 1992, 76: 396-399
- [33] Hartman G L, Gardner M E, Hymowitz T, Naidoo G C. Evaluation of perennial *Glycine* species for resistance to soybean fungal pathogens that cause sclerotinia stem rot and sudden death syndrome. Crop Science, 2000, 40: 545-549
- [34] Hamim H, Violita V, Triadiati T, Miftahudin M. Oxidative stress and photosynthesis reduction of cultivated (*Glycine max* L.) and wild soybean (*G. tomentella* L.) exposed to drought and paraquat. Asian Journal of Plant Sciences, 2017, 16 (2): 65-77
- [35] Kao W Y, Tsai T T, Tsai H C, Shih C N. Response of three *Glycine* species to salt stress. Environmental and Experimental Botany, 2006, 56 (1): 120-125
- [36] Lenis J M, Ellersiek M, Blevins D G, Sleper D A, Nguyen H T, Dunn D, Lee J D, Shannon J G. Differences in ion accumulation and salt tolerance among *Glycine* accessions. Journal of Agronomy and Crop Science, 2011, 197 (4): 302-310
- [37] Riggs R D, Wang S, Singh R J, Hymowitz T. Possible transfer of resistance to *Heterodera glycines* from *Glycine tomentella* to *Glycine max*. Journal of Nematology, 1998, 30: 547-552
- [38] Wen L, Yuan C, Herman T K, Hariman G L. Accessions of perennial *Glycine* species with resistance to multiple types of soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*). Plant Disease, 2017, 101 (7): 1201-1206
- [39] Ladizinsky G, Newell C A, Hymowitz T. Wide crosses in soybeans: Prospects and limitations. Euphytica, 1979, 28: 421-423
- [40] Grant J E, Grace J P, Brown A H D, Putievsky E. Interspecific hybridization in *Glycine* Willd. subgenus *Glycine* (Leguminosae). Australian Journal of Botany, 1984, 32: 655-663
- [41] Bodanese-Zanettini M H, Lauxen M S, Richter S N C, Cavalli-Molina S, Lange C E, Wang P J, Hu C Y. Wide hybridization between Brazilian soybean cultivars and wild perennial relatives. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 93: 703-709
- [42] Akperte A, Singh R J, Diers B W, Graae G L, Mian M A R, Shannon J G, Scaboo A M, Hudson M E, Thurber C S, Brown P J, Nelson R L. Genetic introgression from *Glycine tomentella* to soybean to increase seed yield. Crop Science, 2018, 58 (3): 1277-1291
- [43] Singh R J, Hymowitz T. An intersubgeneric hybrid between *Glycine tomentella* Hayata and the soybean, *G. max* (L.) Merr. Euphytica, 1985, 34: 187-192
- [44] Singh R J, Hymowitz T. Intersubgeneric crossability in the genus *Glycine* Willd. Plant Breeding, 1987, 98: 171-173
- [45] Singh R J, Kollipara K P, Hymowitz T. Intersubgeneric hybridization of soybeans with a wild perennial species, *Glycine clandestina* Wendl. Theoretical and Applied Genetics, 1987, 74: 391-396
- [46] Singh R J, Kollipara K P, Hymowitz T. Backcross-derived progeny from soybean and *Glycine tomentella* Hayata intersubgeneric hybrids. Crop Science, 1990, 30: 871-874
- [47] Singh R J, Nelson R L. Methodology for creating alloplasmic soybean lines by using *Glycine tomentella* as a maternal parent. Plant Breeding, 2014, 133 (5): 624-631
- [48] Singh R J, Nelson R L. Intersubgeneric hybridization between *Glycine max* and *G. tomentella*: Production of F1, amphidiploid, BC1, BC2, BC3, and fertile soybean plants. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128 (6): 1117-1136
- [49] Singh R J. Cytogenetics and genetic introgression from wild relatives in soybean. The Nucleus, 2019, 62 (1): 3-14

(收稿日期: 2023-10-05)