

# 大豆起源与进化研究进展<sup>\*</sup>

田清震 盖钧铭

(南京农业大学大豆研究所 农业部国家大豆改良中心 南京 210095)

**摘要** 本文对近年来大豆起源与进化研究取得的进展与存在的问题进行了综述,旨在促进大豆起源与进化基础生物学研究,为促进野生种质在大豆改良中的应用提供依据。

**关键词** 野生大豆;栽培大豆;起源;进化

**中图分类号** S565.021 **文献标识码** A **文章编号** 1000-9841(2001)01-0054-06

大豆的起源与进化研究,是大豆基础生物学的一个基本问题,也是大豆种质资源研究的重要方面。了解大豆的由来,才能科学地指导大豆种质的搜集、分类、研究和利用。事实证明,尽管作物遗传多样性中心不一定是起源中心,但起源中心地区的种质资源一般遗传多样性比较丰富,其中往往蕴藏着新的育种目标所需的基因资源。此外,研究大豆的进化,可以全面地认识大豆的分类,正确掌握大豆品种改良的基本规律,同时为促进野生种质向栽培大豆遗传渗透,进行大豆种质创新提供理论指导。

对久远历史上大豆的来源作出推测和判断,是一个有相当难度的命题,虽然理论上可分拆由野生性状到栽培性状的过渡类型,但实际上很难实现这种推断,因此,需要从古农史的追溯、考古学研究、比较实验生物学等方面作综合分析。从不同实验生物学方面比较现存野生大豆与栽培大豆各生态群体间遗传进化关系,是大豆起源与进化的研究的基本方法。随着现代植物分类学的日益发展,各种新技术、新方法被广泛应用于大豆的起源与进化研究中。本文就大豆起源与进化研究的进展作一综述。

## 1 大豆起源研究

我国是公认的栽培大豆起源地。关于大豆在中国的具体起源地,至今众说纷纭,没有定论。主要有东北起源学说(Fukuda 1933 李福山 1996),南方起源学说(王金陵 1947 庄炳昌等 1994 刘德金等

1995 盖钧铭等 1999),多中心起源学说(王金陵 1973 吕世霖 1978),黄河流域起源学说(Hymowitz 1970 李莹 1983 王连铮 1985 王书恩 1986 徐豹等 1986 常汝镇 1989 郭文韬 1993)。以上各种学说都有各自的依据,但证据的丰富程度不同,研究角度也不一样,还没有得到能解释多方面现象的结论,都有待于进一步的证实。大豆起源的研究,主要集中在以下几个方面。

### 1.1 历史学及古物学考察

古文字、考古出土遗物及古农业史,是研究大豆起源地的的重要依据。从历史文字记载看,最古老的文字记载多在黄河流域。从现有出土遗物看,东北、华北、长江流域均有发现,很难判断其起源地。考古发现有其必然性的一面,也有局限性的一面,应正确对待。大豆起源还与中国古农业发展史有着密切的关系。黄河流域、长江流域都是我国农业重要发源地,从出土文物看,当先秦时大豆已在黄河流域广为种植时,以水田农业为主的长江以南大豆栽培还不普遍(李长年, 1958)。但大豆栽培的历史已有 5,000 余年,仅从古农业的记载来判断大豆的起源,显然是不够的。

### 1.2 野生大豆地理分布及栽培大豆遗传多样性地理分布

Vavilov (1973)认为,栽培植物及其近缘野生种的变异中心是确定栽培植物起源地的重要依据。野生大豆在我国分布最广,从地理分布看,遗传多样性中心在长江南北都有发现(Dong 等, 1999),但以南方

<sup>\*</sup> 收稿日期: 1999-09-06

基金项目: 国家自然科学基金(No. 39670444)资助项目。

作者简介: 田清震(1968-),男,博士,研究方向作物品种资源。

较为丰富(许东河等 1999),尚难以得出大豆起源地有说服力的证据。从栽培大豆生育期、生长习性、结荚习性、种皮色、粒大小等主要性状不完全统计,栽培大豆遗传多样性以黄河流域最为丰富,蔓生性、小粒性、黑种皮等原始性状,以北方比例高些(常汝镇 1993),但是栽培大豆的遗传多样性中心在长江以南也有发现(周新安等 1998)。

### 1.3 生态学比较

从野生大豆与栽培大豆短日性方面比较分析,长江流域及其以南地区的一些栽培大豆在短光性方面比北方地区的野生大豆还强,因此栽培大豆应起源于长江流域及其以南地区(王金陵 1973)。徐豹等(1987, 1988)对来自不同纬度的野生大豆和栽培大豆进行光照和温度试验分析表明,35°N野生大豆和栽培大豆的开花日数在几种温光条件下均表现差异最小,向南野生大豆开花日数长于栽培大豆,向北则开花日数短于栽培大豆;35°N野生、栽培大豆在12小时短光照下的开花期相同;在夜低温下,35–40°N的材料还表现对温度反应的临界性。这些现象被解释为,栽培大豆起源于35–40°N地区。刘德金等(1995)还指出,福建省野生大豆光温反应与秋大豆完全一样,推论闽西北也可能是栽培大豆的起源地。大豆生态类型是长期适应各地光温生态条件的结果,由于我国幅员辽阔,气候复杂多样,以及我国大豆种植制度的多样性,仅从光温生态方面很难得出有说服力的结论。

### 1.4 生物化学比较

徐豹等(1990)对来自不同纬度的1695份野生大豆和1635份栽培大豆蛋白含量测定表明,34–35°N地带野生大豆与栽培大豆蛋白含量最为接近,向北野生大豆蛋白含量上升,栽培大豆下降;向南则野生大豆上升多,栽培大豆上升少,这一现象也被认为是大豆起源于34–35°N地带的生物学证据。徐豹等(1993)对不同纬度的5147份野生、半野生大豆脂肪含量分析,发现野生大豆与半野生大豆脂肪含量相近地区,也在黄河流域,这也可能与大豆起源有关,但由于野生大豆和栽培大豆的蛋白和油分变异范围都很大,还不同程度受着各地气候条件和播种类型的影响,以上现象与大豆起源不一定有关系。

Hymowitz等(1981)曾经以亚洲大豆Ti和Sp1各等位基因频率分布,讨论了大豆由中国起源向世界传播的途径。徐豹等(1993)通过对野生大豆和栽培大豆Ti频率分布,论证了大豆起源于长江流域以

北的可能性。徐豹等(1993)还指出各个纬度野生大豆和栽培大豆种胚SOD的活性差别,以35°N最小,由此向南向北均加大,这可能也与大豆起源有关;通过对野生大豆和栽培大豆SOD同工酶谱分析,还指出栽培大豆有可能从II型频率高的北方进化而来。但这种方法受材料选择、材料生育时期的影响也较大。

### 1.5 分子生物学比较

不同生态地区间各种进化类型大豆DNA指纹的差异比较,可以为大豆起源提供有力的证据。庄炳昌等(1994)利用RAPD标记对不同纬度的野生大豆及栽培大豆进行了比较研究,发现南方野生大豆和栽培大豆的指纹图谱相似性要高于北方,指出南方25°N地区在大豆起源中应值得重视。盖钧镒等(1999)发现南方野生大豆与栽培大豆的细胞器DNA RFLP标记最为接近,结合等位酶、形态等方面的结果,提出栽培大豆起源于南方的观点。与以上各种方法相比较,来自分子生物学的证据更有说服力。

## 2 大豆遗传进化研究进展

野生大豆是适应自然变异和自然选择的产物,栽培大豆是由野生大豆,适应长期栽培环境不断定向积累细小变异而进化的结果。栽培大豆是由野生大豆经人工选择,适应长期栽培环境不断定向积累细小变异而进化的结果。将二者进行实验生物学同歩比较研究,必将对栽培大豆的起源及进化提供有价值的信息。

### 2.1 形态及农艺性状

栽培大豆(*Glycine max* (L.) Merr.)是由野生大豆(*Glycine soja* Sieb. et Zucc.),经过人工选择,在栽培环境长期不断积累细小变异的结果,与人工选择关系密切的形态及农艺性状,最先受到大豆遗传进化学家们的重视。王金陵(1947)比较了野生、半野生和栽培大豆的一些性状指出,在野生大豆向栽培大豆的进化是细小变异定向积累的过程,粒大小、开花期早晚、茎粗细最足以代表进化的程度。舒世珍(1986)指出与进化相关程度依次为叶面积、产量性状、生育期、株高、节数、分枝数。徐豹等(1988)发现生物学相关性状在不同进化类型大豆上有连续性表现,为栽培大豆由野生大豆积累微小基因突变进一步进化提供了具体资料。陆静梅(1997)还发现,野生

到栽培大豆,花由分离状龙骨瓣趋于愈合状,符合 Goethe 关于花是适合于繁殖作用的变态枝理论。形态学性状受环境影响较大,不同材料、不同试验条件都会对试验结果产生较大的影响。严格控制试验条件,多种纬度不同进化类型的代表性材料综合分析,可能会提供更有价值的资料。

大豆幼根在紫外光下呈现萤光,这是受单显性基因  $F_r$  控制的。李福山 (1994) 对 1210 份栽培大豆和 1310 份野生大豆分析的结果,栽培大豆的有萤光的占 97%,野生大豆占 64%,即随着进化程度的提高,这种基因型的频率增加。

## 2.2 花粉和种皮的扫描电镜形态分析

扫描电子显微镜 (scanning electron microscope, SEM) 揭示的花粉、孢子、果实、叶片等表面的形态特征一直是植物分类研究的重要依据。庄炳昌等 (1996, 1997) 用扫描电镜对 *Glycine soja* 亚属植物花粉形态进行比较研究,发现 *Glycine soja* 两亚属的花粉外壁超微结构有明显差别, *Soja* 亚属中不同进化类型大豆花粉的沟、内孔及纹饰也存在明显的差别,认为 *G. soja*、*G. gracilis*、*G. max* 之间存在种的差别。Chunqi L. (1995) 发现野生大豆种皮呈现蜂巢状或网状结构,而栽培大豆种皮光滑,半野生大豆介于二者之间。陆静梅 (1997) 通过扫描电镜还发现大豆次生木质部中的射线结构、导管的侵填体分布等,从野生、半野生到栽培大豆呈连续性变化,从而为栽培大豆是由野生大豆经半野生大豆进化而来提供了又一证据,这方面的研究受方法的限制,材料一般都较少。

## 2.3 光温生态研究

王金陵 (1973) 指出野生大豆的短光性比当地的栽培大豆强,大豆强短光性是个原始性状,大豆是由短日照性强向短日照弱的方向演化。盖钧镒等 (1999) 从等位酶、细胞器 DNA RFLP 分析等方面证实了这一点,徐豹等 (1987, 1988) 发现野生大豆对光周期的敏感性均强于栽培大豆,随着进化程度的提高,大豆的短光照性减弱。王金陵 (1947)、徐豹等 (1988) 指出生育期的构成因进化而有明显差异,营养生长期随着进化而缩短,开花到鼓粒始期和开花到成熟始期因进化而延长。不同进化类型的大豆对温度的反应也不同。与栽培大豆相比,野生大豆开花需要较低的温度,较弱的光照强度和较高的湿度 (李莹等 1988)。庄炳昌等 (1986) 人工控温控光的研究表明,大豆对光周期和昼夜温度反应的敏感程度,均

表现随进化而由强转弱,对高温、低温以及较大昼夜温差的反应,均表现为栽培大豆较为迟钝,这是大豆进化过程中长期适应人工选择与自然选择的必然趋势。

## 2.4 生理分析研究

杨文杰等 (1983) 对野生、栽培大豆的生理测定表明,野生大豆单位叶片鲜重叶绿素含量高于栽培大豆,而叶绿素  $a/b$  值小于栽培大豆;野生大豆光饱和点低于栽培大豆,具有阴生植物的某些光合特性;开花结荚期的光合速率,随进化程度的提高而增加。И амберлиев 等 (1990) 研究表明,栽培种羟基乙酸氧化酶和过氧化氢酶活性相当高,栽培大豆叶片光呼吸作用较强,由野生大豆进化到栽培大豆,强化了微体-乙醛酸循环体和过氧化物酶体有关的代谢。付文彩等 (1993) 还发现,野生大豆营养生长期光合速率高于栽培大豆,生殖生长期则小于栽培大豆。这些研究有助于揭示大豆进化过程中的生理机制。

## 2.5 生物化学分析

一般来讲,野生大豆的蛋白质含量高于栽培大豆。徐豹等 (1984) 分析了中国不同地理来源的野生大豆 1,695 份和栽培大豆 1,635 份的蛋白质含量,野生大豆平均含量为  $46.80 \pm 3.18\%$ ,栽培大豆为  $42.10 \pm 3.19\%$ 。蛋白质氨基酸组成在不同进化类型间也有差别。赖氨酸含量随大豆的进化而有逐步提高的趋势 (王连铮等 1983)。栽培大豆天冬氨酸和苯丙氨酸含量显著高于野生大豆,而组氨酸、精氨酸含量显著低于野生大豆 (李福山 1986)。蛋白质的各亚基组成单位也存在种间差异,据雷勃钧等 (1984) 分析,随进化程度增加,贮藏蛋白球蛋白亚基组成发生变化,11S 逐渐增加,7S 逐渐减少。脂肪与蛋白质含量的变化趋势正好相反。据徐豹等 (1990) 对中国野生大豆 1,598 份、中间类型大豆 118 份、栽培大豆 1,959 份分析,脂肪含量随着进化程度的提高一般表现为增高的趋势。脂肪酸的组成在不同进化类型中也不同,庄无忌等 (1984) 发现种子亚麻酸含量为野生型 > 中间型 > 栽培型,而油酸含量则相反。徐豹等 (1993) 指出不同进化类型大豆几种脂肪酸的含量因进化而呈连续性变异,其中油酸含量逐渐增加,亚麻酸、棕榈酸含量逐渐下降,油分含量和蛋白质含量二者的总量,表现随进化程度提高,二者总量呈增加趋势 (徐豹等 1984)。刘兴媛等 (1993) 还分析了野生大豆与栽培大豆 19116 份材料 SBTI 等位基因频率,发现野生大豆进化为栽培大豆,有全部向  $T_i$  转

化的趋势。这些研究反映了大豆进化过程中在生化方面的总趋势,但具体到不同生态群体和不同生态类型,尚未进行系统而细致的研究。

生物中 SOD 组成与进化程度可能有关 (Asada 1977)。徐豹等 (1989) 分析表明,随进化程度提高 SOD 活性降低。徐豹等 (1990) 还分析了野生大豆和栽培大豆的 SOD 酶谱型,发现由野生大豆到栽培大豆, I 型消失, II 型得到加强, II 型酶谱似乎可作为 *Soja* 亚属进化的生化指标。一年生野生大豆与多年生野生大豆中 *G. tabacina* ( $2n=80$ )、*G. tomentella* ( $2n=78$ ) 的 SOD 谱型比较接近。不同纬度来源的野生大豆、半野生大豆、栽培大豆脂酶酶谱比较发现,除 A B D 三区存在共有谱带外,不同进化类型间 A D 两区谱带有明显差异。此外,不同进化类型在 POD ATPase ME CAT 酶带上也存在差异。

对次生代谢物来研究植物系统学被称为化学分类学,生物碱、苜蓿异喹啉、环烯醚萜类、黄酮类等都是常用的指标,在大豆上这方面的工作比较少。下山田真等 (1991) 在研究大豆皂甙时发现, *Soja* 亚属胚轴上乙酰化皂甙可分为 Aa 与 Ab 两种,二者呈共显性遗传,野生种中 Aa 含量大, Ab 含量小,而栽培大豆正相反,这种逆转可能是从野生向栽培进化的转折点,通过探讨大豆次生代谢物在不同进化类型中的分布,也能获得关于大豆起源与进化的信息。

以上分析大都是对个别位点分析的结果,说服力不是很强。近年来,能够同时对多个位点进行分析的等位酶技术也被应用到大豆进化研究中。Abe 等 (1992)、Yu 等 (1993) 分析了栽培大豆和野生大豆多个位点上同工酶差异,对日本和南韩的野生和栽培大豆群体结构作了研究。许东河等 (1996) 从 9 种同工酶 14 个位点上对野生、栽培大豆的遗传多样性进行了分析,表明我国为野生大豆遗传变异中心,但没有得出进一步的结论。等位酶分析还存在受生物发育阶段及环境影响等不足。

2.6 细胞学研究

植物染色体及其核型也随进化而进化,表现在染色体基数、形态、大小、随体、次缢痕、常染色质及异染色质的分布等方面。在大豆中 Ahmad (1984, 1986) 用数量分析方法对栽培、野生大豆染色体形态进行了研究,发现野生大豆染色体总长度小于栽培大豆, 20 对染色体中有 4 对有明显形态差异。Giemsa-C 带分析也表明,不同进化类型单倍染色体总长度有种间差异 (徐香玲等 1990)。根据大豆染色体

长度 (王建波等 1986) 和 C 带所要求  $Ba(OH)_2$  处理时间 (徐香玲等 1990),发现随进化程度提高, DNA 量趋于减少。野生大豆高 DNA 含量为栽培大豆的进化提供了广泛的遗传基础,通过 DNA 量的减少产生了栽培大豆 (Yamamoto 1984)。关于 DNA 含量增减原因,可能是与染色体重复和缺失有关 (Ahmad, 1986)。王建波等 (1986)、寿惠霞等 (1997) 还指出,随着进化程度的提高,中部着丝点染色体略有递减,而亚中部着丝点略有递增,基本符合 Stebbins (1971) 提出的关于不对称核型是由对称型核型进化而来的理论。在野生大豆中还可发现有较原始的具四随体类型 (郑惠玉等 1984)。利用不同来源的材料与具有正常染色体的栽培大豆杂交,通过对 F<sub>1</sub> 育性观察,发现随进化程度的提高,染色体易位频率下降 (徐香玲等 1990、赵丽梅等 1998)。细胞学特征是大豆属系统学分类的传统方法 (Hymowitz, et al. 1998)。但是与其它作物比较而言,大豆细胞学研究进展缓慢,这方面的工作有待进一步加强。

2.7 分子生物学研究

分子生物学的发展,为植物遗传进化研究带来了挑战和发展机遇。分子水平的差异,反映了生物体进化更为本质的性质。大豆进化的分子生物学研究主要集中在核酸序列分析 (包括编码贮藏蛋白核酸序列分析, rDNA 的 ITS 区、rboS 及 5SRNA 的基因序列分析等),以及 cpDNA、mtDNA 及核 DNA 的分子标记等方面。

核酸序列分析,是最有说服力的方法。大豆种子贮藏蛋白在进化过程中是比较保守的,编码贮藏蛋白的基因是一类分化较早而受选择压力较小的基因, 7S 贮藏蛋白亚基 ( $\alpha$  和  $\alpha'$  基因编码序列存在保守区)。薛中天等 (1987) 曾研究了野生大豆种子贮藏蛋白基因结构,并与栽培大豆比较,从 DNA 水平上揭示了野生大豆与栽培大豆之间的进化关系。谈建中等 (1999) 对野生大豆与栽培大豆的胰岛素基因序列分析也表明,二者同源性达 99.5%。Zakharova 等 (1989) 对球蛋白 *Glycinin* $\beta^4$  cDNA 进行了研究,从碱基对差别推论栽培大豆与野生大豆源于一个共同祖先种的分化,栽培大豆在人工选择过程中遗传多样性大量丧失,而野生大豆在自然环境中得以保留了丰富的遗传变异。

长期以来,叶绿体基因 *rbcL* 被认为是系统发育研究的合适片段,除此之外, *matK*、*ndhF*、*trnK* 和 *atpD* 等叶绿体基因分别用于科内属间和目内科间

的系统发育研究。叶绿体 *rbcS* 基因也是一种相对保守的基因,同一物种内各 *rbcS* 基因成员协同进化。曹凯鸣等 (1996)、张二荃等 (1998) 对 *Soja* 亚属 *rbcS* 基因全序列分析比较,认为亚属内 *rbcS* 基因间有高度的同源性。与 *cpDNA* 相比,来自核基因组的 18S、5.8S、26S *nrDNA* 以及位于 18S 和 26S *rRNA* 之间的转录间隔区 ITS,避免了由于单亲遗传可能带来的错误解释,被引入到大豆进化研究中。Doyle (1988) 通过 5S 核糖体基因序列分析,进一步证实 *G. soja* 是 *G. max* 的祖先野生种。顾京等 (1994) 从大豆中克隆了 *rDNA* 第一转录间隔区 ITS-1,序列分析发现,*G. max*、*G. gracilis* 和 *G. soja* 的 ITS 同源性为 100%,*G. tomentella* 与 *G. tabacina* 同源性为 91%。惠东威等 (1997)、Kollipara 等 (1997) 也通过转录间隔区核酸序列分析证实了由细胞学研究得到的大豆属种系关系,支持 *Glycines* 属目前的分类格局。Nickrent 等 (1998) 对大豆 *rDNA* 的基因间隔区 (IGSs) 克隆测序,进一步证实野生大豆与栽培大豆的遗传相似关系,还发现栽培大豆遗传变异性较低。但是序列分析对于亲缘关系较近的物种类型,尤其 *G. soja* 亚属内的两个种,差异很小,而且不可能处理大批材料,因而使其应用受到限制。

细胞器基因组中的 *cpDNA* 和 *mtDNA*,具有母系遗传、不易发生重组、无组织特异性、相对较为保守等特点,对于分析种内种间遗传分化特别有效,因而成为植物进化研究的一种重要而有效的手段。由于细胞器 *DNA* 的提取需要较多叶片,且费工费时,难以进行大批材料的分析,近来兴起以总 *DNA* 为材料,以细胞器 *DNA* 特有克隆序列为探针,对细胞器基因组进行检测。许东河等 (1996) 报道了对中国野生大豆与栽培大豆 *cpDNA* 与 *mtDNA* RFLP 分析的初步结果,该项研究仍在进行之中。

细胞器 *DNA* 存在分子量小、多态性标记较少的不足。相比之下,大豆细胞核基因组 *DNA* 极其丰富,信息容量大,对其进行的各种分子标记研究,成为大豆进化研究中重要的一种手段。Lark 等 (1992, 1993) 利用 RAPD 标记对 *G. max*、*G. soja* 和多年生野生种 *G. clandestina*、*G. tomentella* 的系统进化关系进行了分析,证实了 RAPD 方法在这方面应用的可行性。Morgante 等 (1994) 用 SSR 标记对不同来源的野生大豆与栽培大豆研究表明,随进化程度的提高,基因变异水平下降。Maughan 等 (1995) 用 5 个微卫星引物在 94 个样品中检测结果也表明,野生

大豆的等位基因多样性高于栽培大豆。在对野生大豆及栽培大豆 AFLP 分析中,同样发现野生大豆的遗传多态性高于栽培大豆 (Maughan 等 1996)。Powell 等 (1996) 还结合细胞器和细胞核中的微卫星序列揭示 *Soja* 亚属野生大豆与栽培大豆的遗传变异水平。对我国不同纬度野生大豆与栽培大豆的关系,庄炳昌等 (1994)、许东河等 (1996)、苏乔等 (1998) 利用 RAPD 技术进行了探索。这些研究对于揭示野生大豆与栽培大豆之间的进化关系都具有重要意义。

由上可见,大豆的起源与进化是一个复杂而重要的命题,需要从多方面作综合分析。鉴于考古学和古农史研究在这方面的局限性,对现存生态群体从形态学、细胞学、生理生化、分子生物学等方面进行系统的比较实验生物学研究,是目前大豆起源进化研究的根本方法。仅靠其中的任何一方面的研究结果,都不可能使该命题得到圆满解决,需要综合各学科的知识,积累更多人的研究成果,才可望取得较大的进展。

## 参 考 文 献

1. А. И. Амбелухин 等,大豆栽培种和野生种及其杂交种的微体酶类代谢特点和活性, [J] 国外农学 (大豆), 1990, 59(5): 5-9
2. 下山田真、冢本知玄等,大豆皂甙的共显性遗传—能作为探索大豆起源的新标准吗? [J] 国外农学, 1991, (大豆): 1-2
3. 王建波、利容千、曾子申, [J] 我国大豆属三个种的核型研究, 中国油料, 1986, 4: 27-30
4. 王金陵, 大豆性状之演化, [J] 农报, 1947, 12(5): 6-11
5. 付永彩、张贤泽, 野生、半野生及栽培大豆的几个主要光合特性的研究, [J] 大豆科学, 1993, 12(3): 255-258
6. 刘兴媛、林国庆、李中平等, 中国大豆种子蛋白中 SBTI 等位基因频率及分布, [J] 吉林农业科学, 1993, 70(1): 6-9
7. 刘德金、徐树传, 福建省野生大豆生态分布及其分类, 李福山、徐豹主编: 中国野生大豆资源研究进展, [M] 中国农业出版社, 1995, 11, 21-26
8. 庄炳昌、王玉民、徐豹等, 大豆 *Soja* 亚属植物花粉形态的比较观察, [M] 作物学报, 1997, 23(1): 111-113
9. 庄炳昌、惠东威、王玉民等, 中国不同纬度不同进化类型大豆 RAPD 分析, [J] 科学通报, 1994, 23: 2178-2180
10. 许东河、高忠、田清震等, 中国一年生野生大豆群体的遗传多样性研究, [J] 应用与环境生物学报, 1999, 5(5): 439-443
11. 寿惠鑫、王志安、沈晓霞, 野生大豆和栽培大豆的根尖细胞核型与进化, [J] 浙江农业大学学报, 1997, 23(4): 447-450
12. 张二荃、王喜萍、曹凯鸣等, 细茎大豆 (*G. gracilis*) *rbcS* 基因结构与分子进化研究, [J] 复旦学报 (自然科学版), 1998, 37(2): 151-156
13. 李莹、罗建军, 对三种不同类型的大豆开花习性的观察, 李莹等著: 大豆遗传资源研究论文集, [C] 山西科学技术出版社, 1991,

- 128– 137
- 14 李福山, 大豆起源及其演化研究, [J]大豆科学, 1994, 13(1): 61– 66
  - 15 杨文杰, 苗以农, 大豆光合生理生态研究II. 野生大豆和栽培大豆光合作用特性的比较研究, [J]大豆科学, 1983, 2(2): 83– 92
  - 16 苏乔, 刘文哲, 吴军等, 东北地区大豆种质资源的 RAPD聚类分析, [J]植物研究, 1998, 18(2): 184– 188
  - 17 陆静梅, 中国大豆属植物抗逆境的演化结构研究, [D]南京农业大学博士学位论文, 南京, 1997
  - 18 周新安, 彭玉华, 王国勋等, 中国栽培大豆遗传多样性和起源中心初探, [J]中国农业科学, 1998, 31(3): 37– 43
  - 19 徐香玲, 李集临, 张绍杰, 野生大豆、半野生大豆和栽培大豆的核型分析, [J]大豆科学, 1990, 9(4): 292– 301
  - 20 徐豹, 中国大豆起源与进化的研究, 刘后利主编, 作物育种研究与进展(第一集), [M]北京: 农业出版社, 1993, 122– 137
  - 21 谈建中, 楼程富, 平野久, 大豆栽培种和野生种豆类胰岛素的基因分析, [J]应用与环境生物学报, 1999, 5(3): 259– 263
  - 22 顾京, 惠东威, 庄炳昌等, 野生大豆与栽培大豆 rDNA ITS1区的研究, [J]植物学报, 1994, 36(10): 759– 764
  - 23 常汝镇, 关于栽培大豆起源的研究, [J]中国油料, 1989, 39: 1– 6
  - 24 曹凯鸣, 袁卫明, 唐树萱等, 野生大豆 rbcS基因的克隆及结构分析, [J]植物学报, 1996, 38(9): 753– 756
  - 25 盖钧镒, 许东河, 高忠等, 中国栽培大豆和野生大豆不同生态类型群体间遗传演化关系的研究, [J]作物学报(印刷中), 1999
  - 26 惠东威, 陈受宜, 庄炳昌, 利用 rRNA基因 ITS- I 序列构建的大豆属 (*Glycine*) 12个种的种系关系, [J]中国科学(C辑): 1997, 327– 333
  - 27 舒世珍, 李福山, 常汝镇, 大豆主要性状演化的初步研究, [J]作物学报, 1986, 12(4): 255– 260
  - 28 薛中天, 徐美琳, 庄乃亮等, 野生大豆 (*Glycine soja* smi) 球蛋白 glycinin Gy4基因家族的两种表达拷贝, [J]中国科学(B辑) 1987, 14(8): 832– 839
  - 29 Ahmsd, Q. N. The karyotype of *Glycine soja* and its relationship to that of the soybean, *Glycine max*. [J] Cytologia, 1984, 49: 645– 658
  - 30 Chunqi, L. A comparative study on the seed coat structure of *Soja*. [J] Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 1995, 10(supplement): 64– 69
  - 31 Doyle, J. J. 5S ribosomal gene variation in the soybean and its progenitor. [J] Theor. Appl. Genet. 1988, 75: 612– 624
  - 32 Dong Yingshan, Sun Huan, Zhuang Bingchang, et al, The genetic diversity in annual wild soybean. [R] World Soybean Research Conference VI, 1999, 147– 155. Aug. 4– 7. Chicago, USA.
  - 33 Hymowitz, T. and C. A. Newell. Taxonomy of genus *Glycine*, domestication and uses of soybeans. [J] Econ. Bot. 1981, 35: 272– 288
  - 34 Kollipara, K. P., R. J. Singh, T. Hymowitz. Phylogenetic and genomic relationship in the genus *Glycine* Willd. based on sequences from the ITS region of nuclear rDNA. [J] Genome, 1997, 40: 57– 68
  - 35 Lark, K. G., J. Evans, F. Basha, et al. Molecular phylogeny as a tool for soybean breeding. [J] Soybean Genet. News, 1992, 19: 174– 181
  - 36 Maughan, P. J., M. A. S. Maroof, G. R. Buss et al., Amplified fragment length polymorphism (AFLP) in soybean. Species diversity, inheritance, near-isogenic line analysis. [J] Theor. Appl. Genet., 1996, 93: 392– 401
  - 37 Maughan, P. J., M. A. S. Maroof, G. R. Buss. Microsatellite and amplified sequence length polymorphisms in cultivated and wild soybean. [J] Genome, 1995, 38: 715– 723
  - 38 Morgante, M., A. M. Olivieri. PCR amplified microsatellites as markers in plant genetics. [J] Plant J. 1993, 3: 175– 182
  - 39 Nickrent, D. L., J. A. Patrick. The nuclear ribosomal DNA intergenic spacers of wild and cultivated soybean have low variation and cryptic subrepeats. [J] Genome. 1998, 41: 183– 192
  - 40 Powell, W., M. Morgante, J. J. Doyle et al., Genepool variation in genus *Glycine* subgenus *Soja* revealed by polymorphic nuclear and chloroplast microsatellites. [J] Genetics, 1996, 144: 793– 803
  - 41 Zakarova, E. S., A. M. Epishin, Y. P. Vinetski. An attempt to elucidate the origin of cultivated soybean and cultivated soybean via comparison of nucleotide sequences encoding *glycin* in  $\beta_4$  of cultivated soybean, *Glycine max*, and its presumed wild progenitor, *Glycine soja*. [J] Theor. Appl. Genet., 1989, 78: 852– 856

## A REVIEW ON THE RESEARCH OF SOYBEAN ORIGINATION AND EVOLUTION

Tian Qingzhen Gai Junyi

(Soybean Research Institute, Nanjing Agriculture University, National Center of Soybean Improvement, Ministry of Agriculture, Nanjing, 210095)

**Abstract** In this paper, the achievements and problems in the research of soybean origination and evolution were reviewed, in order to promote the study in this field, and provide evidences for the exploration of wild germplasm in the improvement of cultivated soybean.

**Key words** Wild soybean; Cultivated soybean; Origination; Evolution