植物学通报 *Chinese Bulletin of Botany* 2008, **25** (2): 221–229, www.chinbullbotany.com

·专题介绍·

作物驯化的遗传学研究及其在大豆育种中的应用

王云生, 黄宏文*, 王瑛*

中国科学院武汉植物园, 武汉 430074

摘要 驯化遗传学是进化生物学研究的一个重要分支, 对作物驯化历程进行深入探索, 可以更好地认识人类早期农耕文明的产生和发展, 了解物种的形成乃至生命的起源和进化, 对指导人们利用野生资源来改良现有的栽培作物和培育新的有价值的品种也具有重要的意义。本文综述了作物驯化的遗传学研究内容和进展, 以及重要作物大豆驯化起源的研究概况, 探讨了目前作物驯化研究对大豆驯化遗传学及野生大豆资源综合利用的指导意义。

关键词 驯化, 进化, 遗传学, 起源中心, 大豆

王云生, 黄宏文, 王瑛 (2008). 作物驯化的遗传学研究及其在大豆育种中的应用. 植物学通报 **25**, 221–229.

大约1万年前, 人类开始进入新石器时期, 生活方式也从游猎状态转变为定居, 其中一个重要的原因就是人类学会了驯化动、植物, 实现了从被动适应自然到有目的地改造自然的重要转变, 这也标记着人类进入了文明社会阶段。

目前农业生产中种植的主要农作物如水稻、玉米、小麦、棉花、高粱和马铃薯等都是早期人类从自然界中选择和繁殖的能满足自己生存和发展需要的植物, 并经过不断选择和驯化栽培而来 (Crawley et al., 2001)。在漫长的生命历程中, 受驯化的植物逐渐失去了其野生祖先种的部分生理形态和遗传特性, 而能够满足人们需要的变异性状不断得到积累和加强, 最终形成了高产优质的现代栽培种。因此, 作物驯化也可以被看作是一个人为干预的进化过程, 并且驯化大多数是历史事件, 在人类文明的早期就已经完成。对作物驯化的遗传学机理进行深入研究和探索, 不仅有助于了解栽培物种的形成乃至生命的起源和演化, 而且对综合利用野生资源种的性状和基因来改良现有的栽培品种和创造新的种质, 乃至对人类现代农耕文明的发展都具有重要的意义。

1 作物驯化遗传学的研究内容和进展

作物驯化遗传学主要是研究作物从野生种驯化为栽培种的遗传原因及结果。具体研究方向: 鉴定作物的野生祖先种; 确定作物驯化起源的时间和地点; 明晰作物是来源于单一驯化事件还是多个驯化事件, 同地域起源还是多地域起源; 了解作物与其祖先种的形态生理生化特性差别, 以及造成这种差别的遗传基础; 评估作物群体遗传结构较之祖先种的变化及成因等(Candolle, 1959; Auer, 1969; Hawkes, 1983; Harlan, 1992; Zohary and Hopf, 2000)。该领域的研究进展和相关的研究方法主要体现在以下 4 个方面。

1.1 栽培作物直接祖先种的确定

一种栽培作物通常有一种或几种野生近缘种。鉴定栽培作物是从哪种近缘野生种驯化而来, 对有效利用野生种质具有重要的指导意义, 是作物驯化研究首先要解决的问题。形态学、细胞学、遗传学和分子系统学等均可提供有力的证据。形态学是经典分类的基础, 栽培作物所具有的某些形态特征与其野生祖先种相比发生了变异, 但仍然保留了大部分野生祖先种的形态特征, 就经典的形态学分类来讲, 栽培作物与其祖先种总是处于一个最靠近的种系位置。现代农业的栽培作物大多数驯化于 5 千至 1 万年前, 相对于物种自然进化的历史十分短暂, 栽培作物的染色体变异有限, 染色体核型与其祖先野

收稿日期: 2007-01-05; **接受日期**: 2007-09-13
基金项目: 国家自然科学基金(No.30670158)、中国科学院院长基金(No.O629101E01)和中国科学院百人计划项目(No.O629231E03)
* **通讯作者**。E-mail: hongwen@wbgcas.cn; yingwang@wbgcas.cn

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-014

生种的核型基本没有差异。因此，细胞学染色体核型分析可以作为分析作物亲缘关系的一个重要参考依据(熊治廷和陈心启，1998)。大多数栽培作物与其野生祖先种的生殖隔离还没有彻底完成，存在某种程度的杂交可育甚至完全没有生殖障碍，如栽培大豆与野生大豆，因而杂交亲和程度也是鉴定物种亲缘关系的一个重要指标。物种亲缘关系越近，其遗传分化就越少。利用同一套分子标记或者等位DNA序列对作物及其近缘野生种进行系统学分析，根据遗传距离的远近来鉴定物种的亲缘关系，是一种可靠而且精确的方法，现已成功地应用于确定诸如玉米、花生、棉花和小扁豆等驯化作物直接野生种的鉴定研究(Doebley, 1990; Mayer and Soltis, 1994; Hilu and Stalker, 1995; Seelanan et al., 1999)。在对具体作物的研究中，应综合利用以上方法，以便得出一个较为可靠的结论。例如在鉴定亚洲栽培稻的祖先种时，大量形态性状、杂种结实率、染色体核型分析以及同工酶和RFLP等分子标记的研究均表明，亚洲普通野生稻是它的祖先种之一(庄杰云等，1995)。

1.2 栽培作物驯化起源的时空研究

1.2.1 作物驯化起源的时间和地点鉴定

鉴定作物驯化起源的时间和地点，不仅是一个植物学和遗传学课题，也是一个社会科学的课题。它既有利于了解作物的种群扩散和鉴定作物的遗传变异中心，同时也对了解古代文明的发展和古代社会结构演变等具有重要的参考价值。传统研究方法主要是根据作物遗迹考古发掘、文献典籍记载、野生近缘种的分布、地理环境条件和古代文明的分布进行推测。20世纪80年代末，Avise等(1987)提出了地理系统学的概念，极大地推动了动、植物的驯化起源研究。

作物炭化遗迹的发掘和古代文献对作物的记录是研究栽培作物驯化起源历史最为直接的依据，具有较强的说服力。考古发掘表明，现代农业主要栽培作物，如南瓜、玉米、水稻、菜豆和向日葵等大多起源于5千至1万年前的墨西哥美洲、中国和西南亚等地(Smith, 1989, 1997; Crites, 1993; Willcox, 1998; Zhao, 1998; Piperno et al., 2000; Araus et al., 2001; Piperno and Flannery, 2001; Pope et al., 2001)。

栽培作物必定起源于野生祖先种的分布范围内，在适宜的气候条件下逐渐被驯化而成。因此，对栽培作物野生祖先种的分布范围进行调查是驯化遗传学研究的最基本前提。前苏联的遗传学家Vavilov在大量种质资源收集和考察的基础上，并综合考虑了气候地理条件等因素，推断现代农业种植的作物起源于8个中心：中国中心、印度中心(包括1个主中心和1个次中心，即印度-马来西亚中心)、中亚中心、近东中心、地中海中心、阿比西尼亚中心、南墨西哥-中美洲中心和南美洲中心(瓦维罗夫，1982)。此外，Hawkes(1983)、Harlan(1992)与Smartt和Simmonds(1995)提出了另外一个作物起源中心学说：认为栽培作物主要起源于6个主要驯化中心，分别为墨西哥美洲中心、南美安第斯中心、西南亚中心、非洲中心、南中国中心和东南亚中心；除了这6个主要起源中心外，还有3个次要起源中心，北美、北中国和欧洲中心。这两个作物起源中心学说都肯定大豆和桃等起源于中国。

对于作物驯化起源地的确定，分子生物学证据也可以提供有力的支持。1987年，Avise等提出了地理系统学概念，即先对一个物种的整个分布范围内典型个体取样，然后根据取样个体的等位基因(核基因或者细胞质基因)序列的酶切或者直接测序结果构建系统(基因)树，再结合样本的地理位置，推断出物种一个或者多个等位基因遗传变异的空间分布。地理系统学强调的是一个物种基因系谱当前地理分布方式的历史成因，它是研究基因流、遗传瓶颈、群体扩张及代替种事件(vicariant events)等塑造遗传变异地理分布方式等生物地理学问题的一个十分有效的方法(Arbogast and Kenagy, 2001)。利用地理系统学证据来推断作物驯化起源，受人类活动的影响较少，因而更为客观。Olsen和Schaal(1999)利用木薯单拷贝核基因(甘油醛-3-磷酸脱氢酶(glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase)基因)对木薯进行地理系统学研究，阐明了栽培木薯起源于亚马逊河流域南部边界区域。Caicedo和Schaal(2004)利用核基因(果实液泡转化酶(fruit vacuolar invertase)基因)的序列变异研究栽培番茄的野生近缘种 *Solanum*

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-014

*pimpinellifolium*的种群历史, 核基因变异的地理分布方式表明栽培番茄起源于秘鲁北部, 然后逐步向太平洋岸边扩张。黏稻是亚洲长期栽培的一种水稻, 其 *WAXY* 基因上第1个内含子剪切提供点(splice donor site)的突变造成了胚乳淀粉改变, 从而形成了黏性表现型。Olsen 和 Purugganan(2002)利用这个基因变异的地理分布方式推断出黏稻最可能起源于南亚。Londo 等(2006)利用 1 个叶绿体基因和 2 个核基因的变异对 2 个亚洲栽培籼、粳亚种及其近缘野生种进行了地理系统学研究, 进一步阐明了籼和粳稻分别起源于不同的亚洲野生稻群体, 其中籼稻起源于喜马拉雅山脉南部的印度东部、缅甸和泰国一带, 而粳稻则驯化于中国南部。

1.2.2 栽培作物驯化的单一起源或多起源

一种作物来源于单一驯化事件还是多驯化事件一直存在争议(Riley et al., 1990; Blumer, 1992; Zohary, 1999)。大多数作物的野生种都具有非常广泛的地域分布, 在其分布范围内也可能存在不只 1 个古代文明, 考古证据也表明同一作物往往在多个地方具有文物遗迹。因此, 同一作物被多次驯化从理论上讲是可能的。现代分子标记技术和等位基因序列分析已被广泛应用于作物起源驯化的研究中。利用多位点 AFLP 构建系统树结合主坐标分析(principal coordinate analysis)的方法, 对大麦、马铃薯和单粒小麦栽培种及其近缘野生种整个地理分布范围内的个体进行取样, 研究表明: 大麦、单粒小麦和马铃薯均属于单系起源(Heun et al., 1997; Spooner et al., 2005)。Salamini 等(2004)肯定了 AFLP 标记在作物起源驯化研究中的应用, 认为显性 AFLP 标记与共显性 SSR 和 SNP 标记是同样可信的。Matsuoka 等(2002)对来自于不同地理分布的193份栽培玉米和67份一年生墨西哥野生玉米取样, 99个SSR位点构建的系统树表明, 玉米也属于单一起源。Sanjur 等(2002)利用线粒体基因*nad1* 的序列变异进行地理系统学研究, 发现北美的南瓜属作物最少独立起源于 6 个不同的地域。

1.3 作物驯化过程中形态、生理生态及遗传基础的变化

1.3.1 驯化综合特征的演变

尽管作物本身形态千差万别, 其被驯化起源的地域也有很大的不同。然而, 不同作物驯化时受到选择的性状却有许多相似之处, 这些性状共同组成了驯化综合特征(domestication syndrome), 其中包括生长势、繁殖能力、产量和品质等各种重要农艺性状(Gepts, 2002)。另外, 这些性状多具有复杂的遗传学基础, 且受多个基因或多效基因的控制。

1.3.2 驯化综合症状的遗传基础——驯化 QTLs 和驯化基因

驯化 QTL 和驯化基因是指在驯化过程中受到强烈选择, 并导致作物与其祖先种的形态和生理生化性状产生显著差异的数量性状位点和基因。现代 QTLs 定位技术和图位克隆技术为进一步研究驯化相关的数量性状及其遗传基础提供了很好的方法。QTL 定位就是构建合适的作图群体, 或利用天然群体将控制数量性状的基因位点定位于连锁图谱上。QTL 作图技术为研究驯化的轨迹提供了有效的方法, 可以据此定位作物驯化性状的基因位

表 1 作物的驯化综合特征

Table 1 Domestication syndrome of crops

驯化目标	驯化性状	作物举例
幼苗活力增加	种子休萌性丧失	普遍
高产	种子失去天然散布(落粒性), 株型更加紧凑	玉米、水稻和大豆等豆科植物
	增加花序数量和尺寸	小麦、大麦、玉米
	增加每个花序的种子数	玉米、苋属植物
美味高质	颜色、风味、尺寸、质地	木薯、菜豆
适合栽培、耕作	增加自交结实率	番茄
	采用营养繁殖	木薯

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-014

点, 评估对驯化性状产生影响的基因位点数及每个基因位点的效应值。目前对主要作物如玉米、水稻、高粱、小米、番茄、向日葵和小麦的驯化 QTL 都已进行了定位和分析, 结果也表明植物驯化过程中涉及的主要基因位点十分有限(Lin et al., 1995; Paterson et al., 1995; Doebley et al., 1997; Xiao et al., 1998; Frary et al., 2000; Poncet et al., 2000; Burke et al., 2002; Peng et al., 2003)。比较作图研究结果表明, 在玉米、水稻和高粱 3 种禾谷类作物中, 种子大小、种子落粒性和光周期敏感开花时间的 QTL 具有强的共线性关系。利用 QTL 技术研究作物的驯化起源, 前人已有详细的综述(Paterson, 2002; Poncet et al., 2004)。

通过精细作图和图位克隆技术甚至克隆了具体的驯化基因。野生玉米驯化为栽培玉米的一个重要形态学特征就是植株由原来丛生变为单生, Doebley 等(1997)通过对该性状进行精细的 QTLs 定位, 克隆了控制该性状的顶端优势基因 *Teosinte branched1*。野生番茄驯化为栽培番茄的一个重要性状变化是果实大小增加, Frary等(2000)精细定位了该性状的主效QTL, 并克隆了控制该性状的 *fw2.2* 基因。此外, 水稻中控制淀粉合成的 *WAXY* 基因和控制落粒性的 *qSH* 基因、玉米中控制颖片构造的 *tga1* 基因以及小麦中控制株高和产量的 *Rht-B1* 和 *Rht-D1* 基因等的序列和功能也已被阐述清楚, 这些基因的变异是野生种转化为栽培种的关键影响因素, 都可以称为驯化基因(Gale and Youssefian, 1985; Börner et al., 1996; Hirano et al., 1998; Peng et al., 1999; Olsen and Purugganan, 2002; Wang et al., 2005; Li et al., 2006)。

对以上驯化基因的研究结果表明, 野生性状的失去和栽培性状的获得往往是野生植株基因发生突变、基因功能失去或产生新基因功能的结果(Heiser, 1988; Frary et al., 2000)。单个或少数基因位点的变异往往对植株的多种性状产生重要的影响。这些变异性状之所以在驯化时受到选择, 是因为它们符合早期人类的需要, 但这些性状对该物种在天然环境中的繁衍和扩散是有害的, 在没有人类干预的野生环境中被驯化的作物很难生存(Clement, 1999)。这也说明人工选择的目标往往与自然选择的目标相反。

1.4 驯化作物基因组遗传结构的变化

作物驯化是一个人工选择的过程, 该过程一直受到人类对有利农艺性状强烈选择的影响, 结果控制这些农艺性状的基因在驯化过程中逐渐被固定下来。当完成最初的驯化后, 作物逐渐被人为地扩散到不同的地域, 由于不同地域的环境气候条件和人们的习惯偏好不同, 除了部分农艺性状受到连续一致的选择, 另有适应不同环境条件和饮食习惯的性状受到进一步的适应性选择, 从而逐渐形成了不同的地方品种。这种选择的结果使每繁殖一代只有一部分早代基因型通过繁殖保留下来, 这样就产生了遗传瓶颈效应(Tanksley and McCouch, 1997)。这种效应导致了基因组范围内没有受到选择的等位基因遗传多样性丧失, 而受到一致选择的等位基因(驯化 QTLs 和驯化基因)遗传多样性极大降低, 与其紧密连锁的邻近染色体区域也受到同样影响, 形成所谓的选择清除区(selective sweep region), 而受到不同选择的等位基因的遗传多样性则相对丰富(Vigouroux et al., 2005)。因此, 栽培作物与其祖先种的群体遗传结构相比通常表现为群体的遗传多样性降低。目前对驯化作物基因组遗传结构主要的研究方法是利用大量分子标记或者等位DNA序列, 以野生种和相应栽培种在整个地理分布范围内的个体为样本, 对野生-近缘种的遗传结构进行比较。比较驯化作物较之野生祖先种遗传多样性减少的程度及方式, 然后结合统计测验和驯化模型模拟等分析造成这种变化的外部原因(选择作用、驯化瓶颈和创立者影响等)。例如, Vigouroux 等(2005)通过对 45 个生境的野生玉米 teosinte 及栽培玉米采用单个取样, 其取样点涵盖了哥伦布发现新大陆以前野生玉米的整个分布区域。然后利用玉米的462个SSRs位点对栽培玉米和野生近缘种样本的遗传结构进行分析, 结果表明, 栽培玉米较之野生玉米的遗传多样性有较大程度的降低。对遗传参数, 如 F_{st} 和 GD(gene diversity)进行中性测验、选择测验以及利用无限等位基因模型(infinite allele model, IAM)、狭义的渐进模型(strict stepwise model, SSM)、广义的渐进模型(generalized stepwise model,

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-014

GSM)3 个遗传模型进行模拟, 结果表明, 栽培玉米大多数基因位点的遗传变化受驯化瓶颈作用的影响, 只有少数基因位点的遗传变化受到选择作用的影响, 说明驯化的瓶颈作用是形成目前栽培玉米遗传结构的主要影响因子。Hyten 等(2006)利用大量的核基因比较野生和栽培大豆的遗传多样性时也检测到驯化的瓶颈效应。

2 大豆驯化研究进展

大豆属包括 2 个亚属: 大豆亚属和黄豆亚属。大豆亚属植物均为多年生, 大约有 20 个种(Doyle et al., 2004), 主要分布在大洋洲的澳大利亚和南太平洋的一些岛屿上, 向北延伸至我国的台湾、福建和广东省。黄豆亚属为一年生植物, 包括 2 个种, 野生大豆和栽培大豆。野生大豆广泛分布于东北亚, 我国除了新疆、青海和海南三省之外, 其余各省均有野生大豆分布。俄罗斯的远东地区、朝鲜半岛和日本也有野生大豆分布(庄炳昌, 1999)。栽培大豆目前在世界各地均有种植。

栽培大豆与野生大豆不存在生殖隔离, 细胞学和分子生物学证据均支持栽培大豆从野生大豆驯化而来(Ahmad et al., 1984; Kollipara et al., 1997; 庄炳昌, 1999)。到目前为止, 对大豆驯化的研究主要集中在栽培大豆起源地和起源时间的探讨上。由于研究手段、分析问题角度和供试材料的不同, 得到的结论也存在差异。研究人员普遍认为栽培大豆起源于中国(瓦维罗夫, 1982)。部分韩国和日本学者对此持不同观点, 认为朝鲜半岛和日本也可能是大豆的驯化起源地之一(Tozuka et al., 1998; Xu et al., 2002; 崔德卿, 2004)。

虽然大多数学者认同栽培大豆起源于中国, 但究竟起源于中国的何地则意见不尽一致。目前主要有东北起源说、河北东部和东北东南部起源说、黄河流域起源说、长江南部起源说及多起源说(赵团结和盖均镒, 2004)。以上大豆起源学说大多数是建立在考古文献、典籍记载、作物形态、生理和生态的地理变异分布方式的基础上, 缺乏足够的遗传学证据。目前, 地理系统学理论和方法为研究作物驯化起源提供了强有力的工具, 比其它方法更能揭示作物驯化起源中心及其传播演化过程。该方法具体来讲就是在整个野生大豆的分布范围内选择具有代表性的野生大豆和栽培大豆样本, 分析其等位基因序列变异或者分子标记位点变异的地理分布方式, 进而推断栽培大豆的驯化起源和进化历程。

3 驯化遗传学的研究方法和理论对栽培大豆的起源进化和野生大豆资源综合利用的启示

根据综合驯化遗传学的研究内容、方法及理论以及大豆驯化遗传学的研究现状, 我们认为对大豆起源和进化的研究还有待深入展开。玉米是驯化遗传学研究最为深入的作物之一, 但是玉米是一种异交作物, 在驯化过程中不可避免地会受到野生祖先种基因流较强的影响, 其目前的遗传结构并不能完全体现人工驯化选择的结果(Garris et al., 2005)。而大豆是一种比较严格的自交作物, 在其驯化历史中, 受到野生祖先种基因流的影响可能较弱, 其目前的遗传结构能比较客观地反映驯化的结果。因此, 用大豆来研究作物驯化的遗传结构改变, 并对改变的原因进行分析更为合适。目前已经开发了大量的大豆分子标记, 其功能基因组的研究也已经发展到了较高的水平, 如 GenBank 中已经收录了大量的大豆 EST 序列和基因组序列(Song et al., 2004)。这些都为我们进一步展开大豆驯化遗传学研究提供了有利的条件。虽然对栽培大豆的形态和农艺性状 QTL 进行了一定的研究(Mansur et al., 1996; 吴晓雷等, 2001), 然而却未从驯化的角度来进行分析。大豆的野生祖先种野生大豆为长达 4-6 m的藤本植物, 而栽培大豆则多为直立或半直立, 株高也较野生祖先种矮得多, 种子粒重也大大增加, 这些转变是否代表了普遍的进化步骤? 如果答案肯定, 那么造成这种转变的遗传基础又是什么? 另外, 栽培大豆驯化的其它重要遗传学问题, 如栽培大豆最初的驯化年代、地点、驯化群体大小、遗传瓶颈、驯化性状的 QTLs 及基因和遗传性状的适应性进化及其影响因素等, 均有待于进一步研究。

栽培大豆是人类最重要的蛋白质和脂肪营养来源之一, 野生大豆是原产我国的优势资源。深入开展野生大

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-014

豆的资源调查, 进一步探讨其驯化理论基础可以更好地利用和保护野生大豆资源、促进栽培大豆育种及揭示物种起源和进化的普遍规律。野生大豆是一种自花授粉作物, 其种子传播方式主要是依赖种子扩散, 野生大豆从最初起源地扩散到现在广泛分布的范围内经历了漫长的历史年代, 遗传距离与地理距离可能具有较强的相关性, 这种推测已经得到初步证实(Xu and Gai, 2003)。研究大豆的驯化将基于在野生大豆整个分布区域内对野生种和栽培种进行有代表性的取样, 通过比较其遗传结构和遗传变异的地理分布方式来分析起源驯化地点、种群动态、遗传差异和进化动力等, 这对了解野生大豆的遗传多样性中心, 各地栽培大豆与野生大豆的遗传差异等都具有很高的参考价值。另外, 数量遗传学、基因组学和比较基因组学等研究手段可以加速定位和克隆控制驯化综合特征的基因, 深入揭示其驯化的遗传基础和进化规律。

作物在驯化过程中一个最大的缺陷就是遗传多样性丢失, 这对于栽培作物产量和品质的进一步改良是十分不利的(Zamir, 2001)。大豆在驯化过程中同样会遭受到遗传多样性的减少(赵洪锟等, 2000; Hyten et al., 2006)。此外, 了解栽培大豆和野生大豆遗传变异的地理分布方式, 可以估算各地野生大豆和栽培大豆的相对遗传距离, 这对选择合适的野生资源来拓展现有栽培大豆的遗传基础具有一定的指导意义。野生大豆在长期适应自然环境的进化历程中, 形成了许多可以为人类所利用的优良性状, 如抗虫、抗病、高蛋白和耐盐碱等(王克晶和李福山, 2000)。将这些优良性状通过基因渐渗的方式转移到栽培大豆中, 对于拓宽大豆遗传基础、培育绿色和高效农作物均有重要价值。

4 结束语

中华民族是世界古代农业文明的发源地之一, 勤劳智慧的先民在适应自然、改造自然和利用自然的实践活动中驯化了许多作物, 不仅满足了自身的发展需要, 同时也对整个人类的发展做出了巨大的贡献。我国幅员辽阔且气候复杂多样, 野生动植物资源也极为丰富。深入开展对我国野生资源的本底调查, 特别是调查栽培作物近源野生种的地理分布及遗传多样性的地理格局, 对于加强对野生资源优良性状的鉴定及相关基因的挖掘具有重要的意义。进而可以结合传统的育种技术及现代分子生物学技术, 将野生资源中的优良性状导入到栽培物种中。同时, 深入研究驯化的遗传学规律, 避免传统驯化活动的不利影响, 重点是利用野生资源的基因库扩大栽培种的遗传基础, 并最大限度地减少驯化过程中遗传瓶颈效应的影响。

目前, 我国大豆产量提高的速度十分缓慢, 部分原因就是栽培大豆遗传基础狭窄。因此, 十分有必要利用野生大豆作为栽培大豆的育种资源, 如可以考虑利用优良的野生大豆(多花多荚、抗虫和抗病等)作为亲本与栽培大豆杂交, 对杂交后代早期分离世代不加选择, 尽量保持一个较大分离群体, 待重组自交系基本稳定后再进行精细的选择。这样不仅可以提高优良品系或品种的选育率, 同时可以将野生大豆的遗传物质渐渗到栽培大豆中, 从而拓宽了栽培大豆的遗传基础。

致谢 中国科学院武汉植物园傅登祺先生为本文的成稿付出了劳动,谨此表示感谢!

参考文献

崔德卿 (2004). 大豆栽培的起源和朝鲜半岛. 农业考古**3**, 225-240.

王克晶, 李福山 (2000). 我国野生大豆(*G. soja*)种质资源及其种质创新利用. 中国农业科技导报 **6**(2), 69-72.

吴晓雷, 王永军, 贺超英, 陈受宜, 盖均镒, 王学臣 (2001). 大豆重要农艺性状的QTL分析. 遗传学报 **10**, 947-955.

熊治廷, 陈心启 (1998). 中国萱草属(百合科)的数量细胞分类研究. 植物分类学报 **36**, 206-215.

赵洪锟, 庄炳昌, 王玉民, 李启云 (2000). 中国不同纬度野生大豆和栽培大豆AFLP分析. 高技术通讯 **10**(7), 32-35.

赵团结, 盖均镒 (2004). 栽培大豆起源与演化研究进展. 中国农业科学 **7**, 954-962.

庄炳昌 (1999). 中国野生大豆生物学研究. 北京: 科学出版社. pp. 1-1.

庄杰云, 钱惠荣, 林鸿宣, 陆军, 程式华, 应存山, 罗利军, 朱旭东, 董凤高, 闵绍楷, 孙宗修 (1995). 应用RFLP标记研究亚洲栽培稻的起源和分化. 中国水稻科学 **3**, 135-140.

瓦维罗夫(董玉琛译)(1982). 世界主要栽培植物的起源中心. 北京:

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-014

农业出版社. pp. 15-16.

Ahmad QN, Britten EJ, Byth DE (1984). The karyotype of *Glycine soja* and its relationship to that of the soybean, *Glycine max*. *Cytologia* **49**, 645-658.

Araus JL, Slafer GA, Romagosa I, Molist M (2001). Estimated wheat yield during the emergence of agriculture based on the carbon isotope discrimination of grains: evidence from a 10th millennium BP site on the Euphrates. *J Archaeol Sci* **28**, 341-350.

Arbogast BS, Kenagy GJ (2001). Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *J Biogeogr* **28**, 819-825.

Auer CO (1969). Agricultural Origins and Dispersals. Cambridge, MA: MIT Press. pp. 37-45.

Avise JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA, Saunders NC (1987). Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annu Rev Ecol Syst* **18**, 489-522.

Blumer MA (1992). Independent inventionism and recent genetic-evidence on plant domestication. *Econ Bot* **46**, 98-111.

Börner A, Plaschke J, Korzun V, Worland AJ (1996). The relationships between the dwarfing genes of wheat and rye. *Euphytica* **89**, 69-75.

Burke JM, Tang S, Knapp SJ, Rieseberg LH (2002). Genetic analysis of sunflower domestication. *Genetics* **161**, 1257-1267.

Caicedo AL, Schaal BA (2004). Population structure and phylogeography of *Solanum pimpinellifolium* inferred from a nuclear gene. *Mol Ecol* **13**, 1871-1882.

Candolle A (1959). Origin of Crop Plants. New York: Hafner Publishing Company. pp. 1-31.

Clement CR (1999). 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. *Econ Bot* **53**, 188-202.

Crawley MJ, Brown SL, Hails RS, Kohn DD, Rees M (2001). Biotechnology-transgenic crops in natural habitats. *Nature* **409**, 682-683.

Crites G (1993). Domesticated sunflower in fifth millennium BP temporal context: new evidence from Middle Tennessee. *Am Antiq* **5**, 146-148.

Doebley JF (1990). Molecular systematics of *Zea* (Gramineae). *Maydica* **35**, 143-150.

Doebley JF, Stec A, Hubbard L (1997). The evolution of apical dominance in maize. *Nature* **386**, 485-488.

Doyle JJ, Doyle JL, Rauscher JT, Brown AHD (2004). Diploid and polyploid reticulate evolution throughout the history of the perennial soybeans (*Glycine* subgenus *Glycine*). *New Phytol* **161**, 121-132.

Frary A, Nesbitt TC, Frary A, Grandillo S, Knaap E, Cong B, Liu J, Meller J, Elber R, Alpert KB, Tanksley SD (2000). *fw2.2*: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science* **289**, 85-88.

Gale MD, Youssefian S (1985). Dwarfing genes in wheat. In: Russell GE, ed. Progress in Plant Breeding. Butterworth-Heinemann, London: Woburn, MA. pp. 1-35.

Garris A, Thomas HT, Coburn J, Kresovich S, McCouch S (2005). Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. *Genetics* **169**, 1631-1638.

Gepts P (2002). Comparison between crop domestication, classical plant breeding, and genetic engineering. *Crop Sci* **42**, 1780-1790.

Harlan JR (1992). Crops and Man, 2nd edn. M: American Society of Agronomy, and Crop Science Society of America. Madison, VA. pp. 48-60.

Hawkes JG (1983). The Diversity of Crop Plants. Cambridge, MA: Harvard University Press. pp. 358-366.

Heiser CB (1988). Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica* **37**, 77-81.

Heun M, Schäfer-Pregl R, Klawan D, Castagna R, Accerbi M, Borghi B, Salamini F (1997). Site of Einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. *Science* **278**, 1312-1314.

Hilu KW, Stalker HT (1995). Genetic relationships between peanut and wild species of *Arachis* sect. *Arachis* (Fabaceae): evidence from RAPDs. *Plant Syst Evol* **198**, 167-178.

Hirano HY, Eiguchi M, Sano Y (1998). A single base change altered the regulation of the *WAXY* gene at post-transcriptional level during the domestication of rice. *Mol Biol Evol* **15**, 978-987.

Hyten DL, Song Q, Zhu Y, Choi IY, Nelson RL, Costa JM, Specht JE, Shoemaker RC, Cregan PB (2006). Impacts of genetic bottlenecks on soybean genome diversity. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 16666-16671.

Kollipara KP, Singh RJ, Hymowitz T (1997). Phylogenetic and genomic relationships in the genus *Glycine* Willd. based on sequences from the ITS region of nuclear rDNA. *Genome* **40**, 57-68.

Li C, Zhou A, Sang T (2006). Rice domestication by reducing shattering. *Science* **311**, 1936-1939.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-014

Lin YR, Schertz KF, Paterson AH (1995). Comparative analysis of QTLs affecting plant height and maturity across the Poaceae in reference to an interspecific sorghum population. *Genetics* **141**, 391-411.

Londo JP, Chiang YC, Hung KH, Chiang TY, Schaal BA (2006). Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*, reveals multiple independent domestications of cultivated rice, *Oryza sativa*. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 9578-9583.

Mansur LM, Orf JH, Chase K, Jarvik T, Cregan B, Lark KG (1996). Genetic mapping of agronomic traits using recombinant inbred lines of soybean. *Crop Sci* **36**, 1327-1336.

Matsuoka Y, Vigouroux Y, Goodman MM, Sanchez GJ, Buckler E, Doebley J (2002). A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proc Natl Acad Sci USA*, **99**, 6080-6084.

Mayer MS, Soltis PS (1994). Chloroplast DNA phylogeny of *Lens* (Leguminosae): origin and diversity of the cultivated lentil. *Theor Appl Genet* **87**, 773-781.

Olsen KM, Schaal BA (1999). Evidence on the origin of cassava: phylogeography of *Manihot esculenta*. *Proc Natl Acad Sci USA* **96**, 5586-5591.

Olsen KM, Purugganan MD (2002). Molecular evidence on the origin and evolution of glutinous rice. *Genetics* **162**, 941-950.

Paterson AH, Lin YR, Li Z, Schertz KF, Doebley JF, Pinsom SRM, Liu SC, Stanset JW, Irvine JE (1995). Convergent domestication of cereal crops by independent mutations at corresponding genetic loci. *Science* **269**, 1714-1718.

Paterson AH (2002). What has QTL mapping taught us about plant domestication? *New Phytol* **154**, 591-608.

Peng J, Richards DE, Hartley NM, Murphy GP, Devos KM, Flintham JE, Beales J, Fish LJ, Worland AJ, Pelica F, Sudhakar D, Christou P, Snape JW, Gale MD, Harberd NP (1999). Green revolution genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature* **400**, 256-261.

Peng J, Ronin Y, Fahima T, Röder MS, Li Y, Nevo E, Korol A (2003). Domestication quantitative trait loci in *Triticum dicoccoides*, the progenitor of wheat. *Proc Natl Acad Sci USA* **100**, 2489-2494.

Piperno D, Flannery K (2001). The earliest archaeological maize (*Zea mays* L.) from highland Mexico: new accelerator mass spectrometry dates and their implications. *Proc Natl Acad Sci USA* **98**, 2101-2103.

Piperno D, Ranere A, Holst I, Hansell P (2000). Starch grains reveal early root crop horticulture in the Panamanian tropical forest. *Nature* **407**, 894-897.

Poncet V, Lamy F, Devos KM, Gale MD, Sarr A, Robert T (2000). Genetic control of domestication traits in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L., Poaceae). *Theor Appl Genet* **100**, 147-159.

Poncet V, Robert T, Sarr A, Gepts P (2004). Quantitative trait locus analyses of the domestication syndrome and domestication process. New York: Marcel Dekker, Inc. pp. 1069-1093.

Pope KO, Pohl MED, Jones JG, Lentz DL, Nagy C, Vega FJ, Quitmyer IR (2001). Origin and environmental setting of ancient agriculture in the lowlands of Mesoamerica. *Science* **292**, 1370-1373.

Riley TJ, Edging R, Rossen J (1990). Cultigens in prehistoric eastern North America: changing paradigms. *Curr Anthropol* **31**, 525-541.

Salamini F, Heun M, Brandolini A, Özkan H, Wunder J (2004). Comment on "AFLP data and the origins of domesticated crops". *Genome* **47**, 615-620.

Sanjur OI, Piperno DR, Andres TC, Wessel-Beaver l (2002). Phylogenetic relationships among domesticated and wild species of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) inferred from a mitochondrial gene: implications for crop plant evolution and areas of origin. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**, 535-540.

Seelanan T, Brubaker CL, Stewart MJ, Craven LA, Wendel JF (1999). Molecular systematics of Australian *Gossypium* section *Grandicalyx* (Malvaceae). *Syst Bot* **24**, 183-208.

Smartt J, Simmonds N (1995). Evolution of Crop Plants, 2nd edn. Harlow, Essex, UK: Longman. pp. 168-172.

Smith BD (1989). Origins of agriculture in eastern North America. *Science* **246**, 1566-1571.

Smith BD (1997). The initial domestication of *Cucurbita pepo* in the Americas 10 000 years ago. *Science* **276**, 932-934.

Song QJ, Marek LF, Shoemaker RC, Lark KG, Concibido VC, Delannay X, Specht JE, Cregan PB (2004). A new integrated genetic linkage map of the soybean. *Theor Appl Genet* **109**, 122-128.

Spooner DM, McLean K, Ramsay G, Waugh R, Bryan GJ (2005). A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**, 14694-14699.

Tanksley SD, McCouch SR (1997). Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. *Science* **277**, 1063-1066.

Tozuka A, Fukushi H, Hirata T, Ohara M, Kanazawa A, Mikami T, Abe J, shimamoto Y (1998). Composite and clinal distribution of *Glycine soja* in Japan revealed by RFLP analysis of

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-014

mitochondrial DNA. *Theor Appl Genet* **96**, 170-176.

Vigouroux Y, Mitchell S, Matsuoka Y, Hamblin M, Kresovich S, Smith SC, Jaqueth J, Smith OS, Doebley J (2005). An analysis of genetic diversity across the maize genome using microsatellites. *Genetics* **169**, 1617-1633.

Wang H, Nussbaum-Wagler T, Li B, Zhao Q, Vigouroux Y, Faller M, Bomblies K, Lukens L, Doebley JF (2005). The origin of the naked grains of maize. *Nature* **436**, 714-719.

Willcox G (1998). Archaeobotanical evidence for the beginnings of agriculture in Southwest Asia. In: Damania AB, Valkoun J, Willcox G, Qualset CO, eds. The Origins of Agriculture and Crop Domestication. Aleppo, Syria: ICARDA International Center for Agricultural Research in the Dry Areas. pp. 25-38.

Xiao J, Li J, Grandillo S, Sang NA, Yuan L, Tanksley SD, McCouch SR (1998). Identification of trait-improving quantitative trait loci alleles from a wild rice relative, *Oryza rufipogon*. *Genetics* **150**, 899-909.

Xu DH, Gai JY (2003). Genetic diversity of wild and cultivated soybeans growing in China revealed by RAPD analysis. *Plant Breed* **122**, 503-506.

Xu H, Abe J, Gai Y, Shimamoto Y (2002). Diversity of chloroplast DNA SSRs in wild and cultivated soybeans: evidence for multiple origins of cultivated soybean. *Theor Appl Genet* **105**, 645-653.

Zamir D (2001). Improving plant breeding with exotic genetic libraries. *Nat Rev Genet*, **2**, 983-989.

Zhao Z (1998). The Middle Yangtze region in China is one place where rice was domesticated: phytolith evidence from the Diaotonghuan Cave, Northern Jiangxi. *Antiquity* **72**, 885-897.

Zohary D (1999). Monophyletic vs. polyphyletic origin of crops on which agriculture was founded in the near East. *Genet Resour Crop Evol* **46**, 133-142.

Zohary D, Hopf M (2000). Domestication of Plants in the Old World, 3rd edn. Oxford:Oxford Universtiy Press. pp. 137-142.

Genetics Research into Crop Domestication and Its Application in Soybean Breeding

Yunsheng Wang, Hongwen Huang*, Ying Wang*

Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074

Abstract Domestication genetics is one of the hot fields in evolutionary biology. The evolutionary history of crop domestication must be revealed for further understanding the origin and development of modern cultivation methods and agronomy, as well as for using wild resources to develop novel germplasm and improve the yield and quality of crop cultivars. In this paper, we review recent progress in genetics research of crop domestication, especially the domestication of cultivated soybean. Future research into the origin of soybean and utilization of wild soybean resources are also discussed.

Key words domestication, evolution, genetics, origin center, soybean

Wang YS, Huang HW, Wang Y (2008). Genetics research into crop domestication and its application in soybean breeding. *Chin Bull Bot* **25**, 221–229.

* Author for correspondence. E-mail: hongwen@wbgcas.cn; yingwang@wbgcas.cn

(责任编辑: 孙冬花)

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-014