

大豆花色研究进展

刘晓冬, 王英男, 齐广勋, 赵 勇, 仲晓芳, 董英山, 王玉民*

(吉林省农业科学院, 长春 130033)

摘 要: 本文归纳了大豆花色的种类、数量、分布等基本情况, 总结概述了花色素组成、花色与花色素组成的关系、控制花色的基因型等的最新研究进展, 为大豆花色研究提供参考。

关键词: 大豆; 花色; 研究进展

中图分类号: S565.1

文献标识码: A

文章编号: 1003-8701(2017)06-0053-05

A Review of Researches on Flower Color of Soybean

LIU Xiaodong, WANG Yingnan, QI Guangxun, ZHAO Yong, ZHONG Xiaofang,
DONG Yingshan, WANG Yumin*

(Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China)

Abstract: The flower color is one of the basic biological traits. It is the most common used agronomic traits in accessions descriptions. We reviewed the recently research progresses on soybean flower color including the proportions of different flower color of soybean, composition of petal flavonoids, the relationship between flower color and pigmentation constituents, and the genotypes of flower colors in this article. We hope this article could be a useful reference in this research.

Key words: Soybean; Flower color; Progress

花色是最基本的生物学性状, 也是农业上最常用的农艺性状之一, 被广泛用来描述作物品种特点。在植物学中, 通常所说的植物花色多笼统指花的各组成部分中, 色彩最显眼的花瓣等部分(花瓣、花冠、花被)^[1]。植物花色起源于传粉者亿万年的长期选择, 是植物进化史上最具适应意义的表型, 花色不仅可以引导昆虫取食、授粉^[2], 也可以维持花朵的能量平衡, 保护花器官免受伤害^[3], 具有其存在的生物学意义。近年来大豆花色的相关研究日渐增多, 尤其大豆的色素组成、大豆的花色遗传等都开展了一些研究, 本文归纳了大豆花色的种类、数量、分布等基本情况, 就近年来国内外对大豆花色研究的进展进行概述, 为大豆花色研究提供参考。

1 大豆花色的种类及分类标准

收稿日期: 2017-08-27

基金项目: 吉林省农业科技创新工程项目(CXGC2017ZD014、CXGC2017JQ018、CXGC2017JC001); 吉林省科技发展计划项目(20160203006NY)

作者简介: 刘晓冬(1979-), 男, 副研究员, 硕士, 主要从事野生大豆资源研究。

通讯作者: 王玉民, 男, 博士, 研究员, E-mail: wangym@cjaas.com

大多数的大豆是白花或紫花^[4]。然而, 在大豆种质资源中, 还存在其它稀有花色以及介于白色和紫色之间的中间细分类型。为了性状描述的规范, 中国、美国、俄罗斯等国家均由其国家级的种质资源鉴定保存部门制定了详细的分类标准^[1, 5-6]。美国将其分为9种^[5], 其中包括蓝色、可变化紫色等稀有品种(表1), 俄罗斯也将其分为9种^[6], 其中包括中美均未报道的黄色。中国对花色分类进行的相对简单, 由中国农业科学院1982年主编的《中国大豆品种资源目录》及其后续的《续编一》(1991年)和《续编二》(1996年)^[7-9]收录的资源中出现紫白、白紫以及杂色的描述方式, 但是在书的“目录内容和标准”中并没有把紫白、白紫、杂色作为标准花色单独列出, 仅将花色划分为紫色和白色两种。2008年, 中国农业科学院制定并出版《大豆种质资源描述规范和数据标准》^[1], 依然对花色只划分为紫色和白色两种, 并没有提及其它大豆花色。

除中美俄分类标准定义的颜色外, 在田间和科技论文中, 还曾观察或报道过粉色、紫蓝、斑驳、半紫半白等大豆花色。本文收集并总结出14种大豆花色描述(表1)及图片资料(略)。

表 1 大豆花色描述及分类标准表

序号	颜色描述	描 述		图 示	代表性种质	基因型
		中文	英文			
1	白 色	白色*	White*	A	ZYD02260, Clark-w1 ^[11]	w1w1 W2W2 w3w3 W4W4 WmWm WpWp TT ^[11]
2	近白色		Near white*	B	Clark-w4 ^[16]	W1W1 W2W2 w3w3 w4w4 WmWm WpWp TT ^[10]
3	浅 紫		Light Purple*	C	B09121 ^[11] , E30-D-1 ^[16]	w1-lpw1-lp W2W2 W3W3 w4w4 WmWm WpWp ^[11]
4	紫 色	紫色*	Purple*	D	ZYD01169, Clark ^[36]	W1W1 w3w3 W4W4 WmWm TT TdTd ^[38]
5	深 紫		Dark purple*	E	PI81766 ^[5] , JY074	W1W1 W3W3 W4W4 ^[10]
6	洋 红		Magenta*	F	PI547718 ^[5] , L72-2181 ^[37] , Harosoy-wm ^[36]	W1W1 w3w3 W4W4 WmWm tt TdTd ^[38]
7	粉 色		Pink	G	LD05-15019 ^[38]	W1W1 W2W2 w3w3 W4W4 WmWm wpwp ^[23]
8	浅 色		Pale	H	T369 ^[16]	W1W1 W2W2 w3w3 w4-pw4-p WmWm WpWp ^[10]
9	蓝 色		Blue*	I	PI423948A ^[5] , PI417457 ^[5] , JY001	
10	紫 蓝		Purple-blue	J	Nezumisaya ^[38]	W1W1 w2w2 w3w3 W4W4 WmWm WpWp ^[23]
11	紫 喉		Dilute purple* (purple throat)	K	T321 ^[16]	W1W1 W2W2 w3w3 w4-dpw4-dp WmWm WpWp tt ^[10] W1W1w3w3W4W4 ^[10]
12	斑驳花色		Variegated	L		
13	半紫半白			M		
14	可变化紫色		Mutable Purple*	N	PI 653109 ^[5] , T322 (PI 540553) ^[5]	

注:标*为中国《大豆种质资源描述规范和数据标准》和美国“国家种质资源库(GRIN)”大豆资源花色分类标准

2 花色在大豆种质资源中的数量

2.1 白花和紫花在栽培大豆种质资源中的数量

美国、中国、俄罗斯是世界上收集大豆种质资源最早、最丰富的三个国家,分别收集有 30 769 份、22 637 份和 6 725 份栽培大豆(表 2)^[5,7-9](俄罗斯种质资源数量由与瓦维洛夫植物研究所学术交流获得,但暂未收集到俄罗斯保存大豆种质资源的性状信息),美国和中国的大部分大豆资源均依据其国家制定的分类标准进行花色的性状调查和描述(表 2)^[5,7-9]。现有数据显示,大豆花色中,紫色和白色所占比例极高,为 99% 左右。美国和中国大豆种质资源中,紫花和白花资源所占比例可达到 99.03% 和 98.98%,其余类型仅占 1% 左右(表 2)。美国编目入库的 30 769 份栽培大豆种质资源中,有 17 768 份具有花色性状的记录(表 2),其中紫花的有 11 479 份,占栽培大豆总数的 64.60%,白花的有 6 117 份,占栽培大豆总数的 34.43%。紫花和白花合计占 99.03%^[5]。

中国编目入库的 22 637 份大豆种质资源中,有 22 612 份栽培大豆具有花色性状的记录(表 2),栽培大豆开紫花的有 12 036 份,占总数的 53.23%,开白花的有 10 346 份,占总数的 45.75%。白花和紫花合计占 98.98%(表 2)^[7-9]。

2.2 其它花色在栽培大豆种质资源中的数量

表 2 花色在美国、中国栽培大豆种质资源中的数量

颜色		美国	中国
有花色描述	紫 色	11 479(64.6%)	12 036(53.23%)
	白 色	6 117(34.43%)	10 346(45.75%)
	蓝 色	13(0.07%)	N/A
	深 紫	121(0.68%)	N/A
	浅 紫	14(0.08%)	N/A
	洋 红	5(0.03%)	N/A
	近白色	6(0.03%)	N/A
	可变紫色	2(0.01%)	N/A
	紫 喉	11(0.06%)	N/A
	紫 白	N/A	102(0.45%)
	白 紫	N/A	122(0.54%)
	杂 色	N/A	6(0.03%)
	小计	17 768(100%)	22 612(100%)
无花色描述		13 001	25
合计		30 769	22 637

美国大豆数据来源:美国国家种质资源库(GRIN)^[5];中国大豆数据来源:中国大豆品种资源目录^[7]、中国大豆品种资源目录(续编一)^[8]、中国大豆品种资源目录(续编二)^[9];N/A:花色没有以此标准进行描述

大豆花色除白花、紫花外,还存在浅紫、深紫、近白等“中间类型”,斑驳、紫喉、半紫半白等花瓣着色部分不均的“斑驳类型”,以及洋红、蓝色、黄色等“稀有类型”(表 1)。紫色和白色的“中间类

型”,美国将其细分为浅紫、深紫、近白等几种,中国在分类标准中没有明确的细分和定义,但在资源目录里使用紫白、白紫进行过描述。对于“斑驳类型”,紫喉仅在美国资源目录中记录有11份(表2),其中4份资源的原始采集地为中国^[5],1975年由俄罗斯瓦维洛夫植物遗传研究所转赠美国。可能是我国没有进行详细的分类和明确的紫喉定义,栽培大豆种质资源目录中描述的紫白、白紫、杂色中已经包括紫喉花色的大豆资源。斑驳、半紫半白等花色均是见于文献报道或田间偶然观测到的类型,未见重复报道。对于“稀有类型”,洋红和蓝色在美国资源目录中分别有5份和13份的记录(表2)^[5],中国资源目录中虽未有记录,但笔者在野生大豆资源繁殖圃中拍摄过蓝色的花。值得关注的是,中美均没有报道过开黄色花的大豆,但俄罗斯在制定花色分类标准时,将黄色单分一类,却没有相关细节或照片,是否有开黄色花的大豆有待于进一步证实。

3 大豆其他花色的来源

在美国和中国大豆种质资源中,紫花和白花资源所占的比例达到99.03%和98.98%,其余类型只占1%左右。在其它颜色中,浅紫、近白等“中间类型”所占比重最大,因此推测大豆其它类型的颜色很可能是由紫色和白色两个主色变异而来,近年报道的花色变异主要有自然变异、诱变处理和人工杂交等三条途径。

3.1 来自自然变异

栽培大豆和野生大豆自然变异的花色变异因发生频率低而不容易被发现,相关研究较少。有限的报道包括:1998年,Nelson等^[10]从紫花野生大豆(PI 424008A)的后代中发现一株白花野生大豆,运用DNA标记对它的起源进行研究,结果表明此野生大豆与PI424008A非常相似,并取名为PI 424008C。2002年,Yasuda在日本唐津一处稻田与沟渠的斜坡处发现一株开浅紫色花的野生大豆B09121^[11]。我国作为大豆的起源地,蕴藏丰富的大豆种质资源,1979年在全国范围内进行野生大豆资源考察和收集,在吉林省延吉,辽宁省彰武、凌源等多地均发现珍惜的白花野生大豆。吉林省农业科学院赵丽梅研究员曾在田间观察到同一大豆植株既开紫花也开白花的可变紫花类型和同一朵花一半花瓣为紫色、一半为白色的半紫半白类型,但后代花色性状均发生分离,特殊的花色性状没有稳定遗传下去,仅留下图片资料。

3.2 来自人工诱变处理

在栽培大豆诱变育种等实践中,曾经偶然获得过花色变异的资源材料。1990年,余章清等^[12]用钴60 γ 射线照射开紫花的徐豆4号风干种子,在后代90Ba-129株系中获得一株白花材料(90Ba-129-18),并最后形成纯系。2003~2005年,韩锁义等^[13]利用叠氮化钠-钴60 γ 射线复合诱变(NaN_3 - $^{60}\text{Co}\gamma$)及0.4%甲基磺酸乙酯(EMS)诱变处理“南农94-16”分别获得2份和8份花色突变体,其中一株是介于对照紫花与白花间的淡紫色突变株,这些突变体在 M_3 代仍能够稳定遗传。2008年,张力伟等^[14]利用EMS诱变处理白花大豆品种“冀黄13”的种子,在 M_2 代出现1株紫色花瓣的突变体,经 M_3 、 M_4 代验证,该突变性状能够稳定遗传。2012年,Anai报道^[15]运用X射线和EMS分别处理开紫花的大豆株系Bay,得到近白色花的大豆株系222-A-3和浅紫色花的大豆株系E30-D-1。在后续研究中,这些特殊花色的株系被应用于大豆花色的基因研究工作^[16]。

3.3 来自人工杂交

人工杂交是获得新花色的有效途径,1926年,Nagai^[17]用白花cv.Shakujou与紫花cv.Nakaide杂交,在12株 F_2 代中出现3株紫蓝色花。2008年,Takahashi^[18]重复了Nagai的杂交试验,在77株后代中获得20株紫蓝色花植株。2010年,Takahashi等^[11]将浅紫色花野生大豆B09121与白花栽培大豆Clark-w1杂交,在124株 F_2 后代中,出现1株紫花后代。1990年,Palmer^[19]和Weigelt^[20]报道了“w4-mutable line”株系(PI 540553),该株系是Asgrow种子子公司从开紫花(X2717)和开白花(X1878)育种材料杂交后的 F_7 代中获得的,大部分“w4-mutable line”株系开紫色花和近白色花,由于转座子的作用^[21],该株系花色并不稳定,与其它材料杂交后会分离出淡紫色(T321)、浅色花(T369)等^[16, 21-23]。

4 大豆花色素的组成

花青素是决定植物花色的主要色素,使植物大多数花呈现出从红到蓝的系列变化^[24]。大豆花色差异主要体现在花瓣中花青素的组成不同,大豆花青素属于类黄酮化合物,目前通过HPLC分离鉴定出大豆花瓣中主要有4种花青苷、8种黄酮醇苷和1种二氢黄酮醇苷(表3)^[25-26]。

5 花色与花青素组成的关系

花青素在不同大豆花色中含量有很大差异^[25]。Takahashi 等^[11]研究发现,栽培大豆 Clark(紫花)与野生大豆 PI 424008C(白花)和 PI 424008A

表3 大豆花青素组成

花青素	名 称
花青苷	锦葵色素-3,5-二葡萄糖苷
	3-甲花翠素-3,5-二葡萄糖苷
	花翠素-3,5-二葡萄糖苷
	花翠素-3-葡萄糖苷
黄酮醇苷	山奈酚-3-龙胆二糖苷
	山奈酚-3-芸香糖苷
	山奈酚-3-葡萄糖苷
	山奈酚-3-糖苷
	山奈酚-3-鼠李糖龙胆二糖苷
	山奈酚-7-葡萄糖苷
	山奈酚-7-二糖苷
	槲皮素-3-龙胆二糖苷
二氢黄酮醇苷	香橙素-3-葡萄糖苷

(紫花)的花青素总量没有显著差异,但不同花青素的含量不同。在紫花大豆中四种花青苷含量较

高,浅紫色的 B09121 四种花青苷含量较低,而 PI 424008C(白花)花瓣中缺少花青苷,但有相当数量的黄酮醇苷和二氢黄酮醇苷^[11]。开浅紫色花的 B09121 花瓣中包含少量野生大豆和栽培大豆没有的花青苷^[11]。Iwashina 等报道,大豆 LD05-15019(粉色)黄酮醇苷总体含量仅为 Clark(紫花)的 9%,缺少山奈酚-3-葡糖糖苷,香橙素-3-葡糖糖苷含量也仅为 Clark(紫花)的 28%^[25]。Fan Yan 等报道,浅色花瓣(T369)黄酮醇苷含量仅为 Clark(紫花)的 16%,但含有两种新的二氢黄酮醇,这在其余野生大豆和栽培大豆中未曾检测出^[16]。

6 控制大豆花色的基因

迄今已发现 6 个基因(W_1 、 W_2 、 W_3 、 W_4 、 W_m 、 W_p)参与调控大豆花色性状的形成^[18,27]。 W_1 、 W_3 、 W_4 、 W_m 和 W_p 分别编码二氢黄酮醇 3',5'羟化酶(F3'5'H)、二氢黄酮醇还原酶(DFR1)、DFR2,黄酮醇合成酶和黄烷酮-3-羟化酶, W_2 编码 MYB 转录因子^[27-34]。它们在花青素和黄酮醇生物合成中起重要作用^[35](图 1),直接或间接调控大豆花色(表 1)。

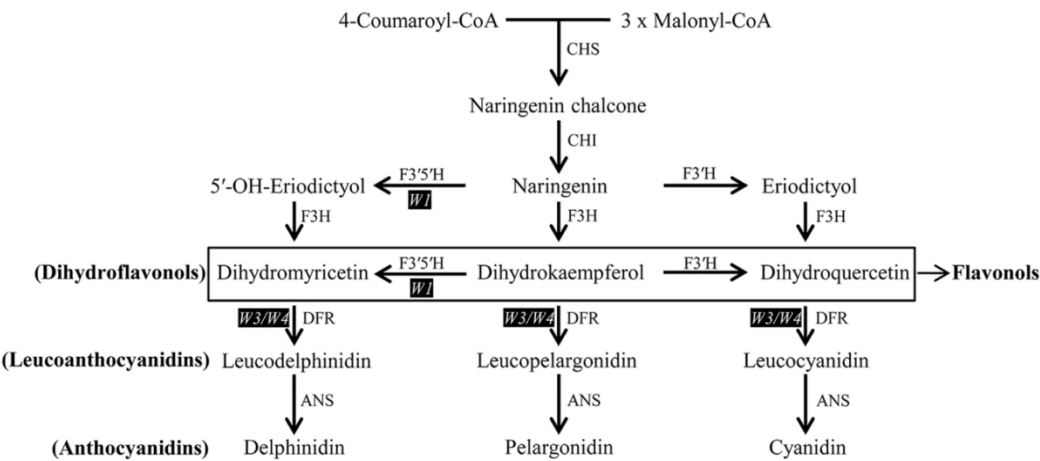


图1 花青素和黄酮醇的生物合成途径

7 结语与展望

本文共收集到 14 种大豆花色,基本上包括前人研究报道过的全部大豆花色。控制这些特殊类型花色主效基因 W_1 、 W_3 、 W_4 、 W_m 、 W_p 等均已成功定位或克隆,在部分突变体材料中还克隆到 w4-dp^[16] 等等位基因。除这些编码结构基因以外,MYB 类调控因子、黄酮类化合物转运途径的相关酶类等在大豆花色形成中也起了非常重要的作用^[27-34]。

俄罗斯种质资源描述规范中单独记载了黄色花^[6],由于中美 5 万余份的大豆种质资源收集量都没有黄色花的描述,俄罗斯规范中也没有给出

详细的解释或图例,是否研究人员将外形类似的其它植物误识别为大豆?例如蔓草虫豆(*Cajanus scarabaeoides* (L.) Thouars),它的形态非常接近野生大豆,花为黄色蝶形花,还是真实存在开黄花的大豆?如果真实存在开黄色花的大豆,发现它并加以研究,相信更多调控大豆花色基因会被挖掘出来,从这个角度讲,更加精细的大豆花色分类和发现更多的大豆花色突变体,对于深入研究大豆花色形成的调控机制就显得尤为重要。

参考文献:

[1] 邱丽娟,常汝镇,刘章雄,等.大豆种质资源描述规范和数

- 据标准[M].北京:中国农业出版社,2006:4-13.
- [2] 李宏志,周建波,刘云江.粘虫板在害虫防治中的应用研究[J].河北林业科技,2007(7):198-199.
- [3] 田露申.甘蓝型油菜异源白花性状的遗传及相关基因的克隆与分析[D].雅安:四川农业大学,2011.
- [4] Woodworth C M. Inheritance of Growth Habit, Pod Color, and Flower Color in Soybeans[J]. J. Am. Soc. Agron, 1923, 15: 481-495.
- [5] 美国国家种质资源库 (GRIN) (<http://www.ars-grin.gov/npgs/index.html>).
- [6] Л. ШЕЛКО, Т. СЕДОВА, В. КОРНЕЙЧУК, И. МЕЖДУНАРОДНЫЙ КЛАССИФИКАТОР СЭВ РОДА GLYCINE WILLD[M]. Ленинград: Редакционно – издательский отдел ВИР, 1990: 13.
- [7] 翁秀英,李秀兰,张子金,等.中国大豆品种资源目录[M].北京:农业出版社,1982:1-2.
- [8] 中国科学院作物科学研究所.中国大豆品种资源目录(续编一)[M].北京:农业出版社,1991:1-2.
- [9] 中国科学院作物科学研究所.中国大豆品种资源目录(续编二)[M].北京:中国农业出版社,1996:1-2.
- [10] Yiwu Chen, Randall L, Nelson. Identification and characterization of a white-flowered wild soybean plant.[J]Crop Sci, 2004, 44: 339-342.
- [11] Takahashi R, Dubouzet J G, Matsumura H, et al. A new allele of flower color gene W1 encoding flavonoid 3'5'-hydroxylase is responsible for light purple flowers in wild soybean *Glycine soja* [J]. BMC Plant Biol, 2010, 10:155.
- [12] 余章清,张富厚,范占标,等.钴⁶⁰射线对大豆辐射后代性状变异的研究及应用[J].河南农业科学,1997(1):6-8.
- [13] 韩锁义,杨玛丽,陈远东,等.大豆“南农94-16”突变体库的构建及部分性状分析[J].核农学报,2008,22(2):131-135.
- [14] 张力伟,樊颖伦,牛腾飞,等.大豆“冀黄13”突变体筛选及突变体库的建立[J].大豆科学,2013,32(1):33-42.
- [15] Anai T. Potential of a mutant-based reverse genetic approach for Functionalgenomics and molecular breeding in soybean[J]. Breeding Sci, 2012, 61: 462-467.
- [16] Yan F, Di S, Rojas R F, et al. Allelic variation of soybean flower color gene W4 encoding dihydroflavonol 4-reductase 2[J]. BMC Plant Biology, 2014, 14: 58-69.
- [17] Nagai I. On the genetics of soybean (In Japanese)[J]. Agriculture and Horticulture, 1926, 1:1-14.
- [18] Takahashi R, Matsumura H, Oyoo M E, et al. Genetic and linkage analysis of purple-blue flower in soybean[J]. Journal of Heredity, 2008, 99: 593-597.
- [19] Palmer R G, Groose R W, Weigelt H D, et al. registration of a genetic stock (w4-mw4-m) for unstable anthocyanin pigmentation in soybean[J]. Crop Sci, 1990, 30:1376-1377.
- [20] Weigelt H D, Palmer R G, Groose R W. Origin of the w4-m allele[J]. Soybean Genetics Newsletter, 1990, 17: 81-84.
- [21] Palmer R G, Hedges B R, Benavente R S, et al. w4-mutable line in soybean[J]. Dev Genet, 1989, 10: 542-551.
- [22] Palmer R G and Groose R W. A new allele at the W4 locus derived from the w4-m mutable allele in soybean [J]. Journal of Heredity, 1993, 84:297-300.
- [23] Xu M, Palmer R G. Genetic analysis and molecular mapping of a pale flower allele at the W4 locus in soybean[J]. Genome, 2005, 48: 334-340.
- [24] 石少川,高亦珂,张秀海.植物花青素生物合成相关基因的研究及应用[J].植物研究,2011,31(5):633-640.
- [25] Tsukasa I, Maurice O, Nisara K, et al. Analysis of Flavonoids in Flower Petals of Soybean Flower Color Variants[J]. Crop Science, 2008, 48(5): 1918-1924.
- [26] Palmer R G, Pfeiffer T W, Buss G R, et al. Qualitative genetics. In Soybeans: Improvement, Production, and Uses, Agronomy Monograph 16, 3rd ed. ed.; American Society of Agronomy[M]. Inc.: Madison, WI, USA, 2004: 137-233.
- [27] Fasoula D A, Stephens P A, Nickell C D, et al. Cosegregation of purple-throat flower color with dihydroflavonol reductase polymorphism in soybean[J]. Crop Sci, 1995, 35: 1028-1031.
- [28] Xu M, Brar H K, Grosic S, et al. Excision of an active CACTA-like transposable element from DFR2 causes variegated flowers in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.][J]. Genetics, 2010, 184: 53-63.
- [29] Yang K, Jeong N, Moon J K, et al. Genetic analysis of genes controlling natural variation of seed coat and flower colors in soybean[J]. Journal of Heredity, 2010, 101: 757-768.
- [30] Takahashi R, Benitez E R, Oyoo M E, et al. Nonsense mutation of an MYB transcription factor is associated with purple-blue flower color in soybean[J]. Journal of Heredity, 2011, 102: 458-463.
- [31] Takahashi R, Githiri S M, Hatayama K, et al. A single-base deletion in soybean flavonol synthase gene is associated with magenta flower color[J]. Plant Mol Biol, 2007, 63:125 - 135.
- [32] Takahashi R, Yamagishi N, Yoshikawa NA. MYB transcription factor controls flower color in soybean[J]. Journal of Heredity, 2013, 104: 149-153.
- [33] Zabala G and Vodkin L O. The wp mutation of *Glycine max* carries a gene-fragment-rich transposon of the CACTA superfamily [J]. Plant Cell, 2005, 17: 2619-2632.
- [34] Zabala G and Vodkin L O. A rearrangement resulting in small tandem repeats in the F3'5'H gene of white flower genotypes is associated with the soybean W1 locus[J]. Crop Sci, 2007, 47(S2): 113-124.
- [35] Sundaramoorthy J, Park G T, Chang J H, et al. Identification and Molecular Analysis of Four New Alleles at the W1 Locus Associated with Flower Color in Soybean[J]. Plos One, 2016, 11(7):e0159865.
- [36] Iwashina T, Githiri S M, Benitez E R, et al. Analysis of flavonoids in flower petals of soybean near-isogenic lines for flower and pubescence color genes[J]. Journal of Heredity, 2007, 98(3): 250-257.
- [37] Stephens P A, Nickell C D. Inheritance of Pink Flower in Soybean[J]. Crop Science, 1992, 32(5): 1131-1132.
- [38] Iwashina T, Oyoo ME, Khan NA, et al. Analysis of flavonoids in flower petals of soybean flower color variants[J]. Crop Science, 2008, 48(5):1918-1924.

(责任编辑:王 昱)