

普通菜豆的起源、进化和遗传资源

严小龙¹ 卢永根²

(1 华南农业大学植物营养研究室; 2 华南农业大学农学系, 广州, 510642)

摘要 普通菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.)是世界上重要的豆科作物之一。据研究,普通菜豆起源于两个独立的多样性中心,并分别在这两个中心被驯化成栽培植物,然后才逐渐被引入世界各地。在长期的驯化和栽培过程中,进化力促使普通菜豆在形态、生理和遗传特性等方面发生了较大的演变,从而形成了丰富的遗传资源。本文就上述的研究进展作一简要综述,并就今后普通菜豆遗传资源的评价和利用工作提出一些见解。

关键词 普通菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.); 起源; 进化; 遗传资源

中图分类号 S643.102.1

菜豆属(*Phaseolus*)有20多个种,其中栽培种主要有4个,即普通菜豆(*P. vulgaris*)、红花菜豆(*P. coccineus*)、特巴利菜豆(*P. acutifolius*, Tepary bean)和利马菜豆(*P. lunatus*, Lima bean)。其中普通菜豆(以下简称菜豆)尤为常见,是世界上重要的栽培作物之一,很多国家都有一定的种植面积,在我国也较为普遍(龙静宜等,1989; Janssen, 1989)。菜豆富含碳水化合物、蛋白质、矿物质和多种维生素,既可作为粮食(粒用菜豆品种),又可作为蔬菜(食荚菜豆品种),个别品种还有药用价值,因此是人类有价值的食物资源之一(Evans, 1976)。由于菜豆的经济地位较高,人们无论是对该作物的起源、进化等基础研究,还是对其遗传资源的保存利用都较为重视。

1 菜豆的起源

人们很早以前就开始了农作物起源的研究。本世纪初,前苏联的瓦维洛夫首先提出了“作物起源中心学说”,并随后修正成为“多样性中心”的概念(Valilov, 1926; 1951)。后人根据世界上主要作物的分布,并通过形态学、细胞学、遗传学以及物候学等方面的研究,确定了植物品种和类型的集中地区,据此得出了全球有八大作物起源中心的结论(Ford-Lloyd et al, 1976)。根据这个理论,菜豆起源于“南墨西哥及中美中心”。有趣的是,“中国中心”也被认为是菜豆的次级起源中心,尽管在该中心的存在属隐性形式。

近年来关于菜豆起源的研究又有了新的进展。通过考古学、历史学、植物学以及生物化学的更多佐证,人们认为菜豆有两个独立的起源中心,即“南墨西哥及中美中心”和“南美洲中心”(其中南安第斯山脉一带为原始中心,北安第斯山脉一带为次级中心)。对该看法最直接的支持证据来源于对野生种及现代栽培品种的菜豆胚电泳变异分析(Gepts et al, 1988a)。结果表明,南墨西哥及中美中心的纯野生种及栽培品种的菜豆胚均为“S型”(相应的表型为小粒种子,较大的花苞片),而南美洲中心的纯野生种及栽培品种的菜豆胚均为“T型”(相应的表型为大粒种子,较小的花苞片)。这说明,野生菜豆在这两个中心分别被驯化成栽培植物,然后才逐渐被引入世界各地,包括北美、南美、非洲、欧洲和亚洲的一些地区

1993-12-13 收稿

(Gepts et al, 1988 b).

2 菜豆的进化

一般来说,栽培作物都是从野生植物经人类栽培、驯化演变而来的,每种作物都有它自己的祖先(卢永根, 1975)。普通菜豆的祖先可能是菜豆属的一些野生种,其中野生菜豆(*P. aborigineus*)是目前仍存在的一种野生类型(Evans, 1976)。从野生菜豆演变到今天的栽培菜豆至少经历了7 000~8 000年的时间(Gepts et al, 1991)。

如前所述,菜豆具有两个独立的起源中心,其驯化过程也可能分别在这两个中心内进行。这两个中心在地理位置、生态环境等方面均有较大的差异,从而使不同起源中心之间的菜豆类型和品种产生了地理隔离和生态隔离,进而过渡到部分生殖隔离。长期隔离的结果导致了两个独立基因库的形成,即中美基因库和安第斯基因库。在长期的驯化和栽培过程中,进化力(突变、重组、选择、遗传漂移和迁移)促使每个基因库内的菜豆类型和品种在形态、生理和遗传特性等方面均发生了较大的演变。

2.1 形态演变

在形态方面的演变较为明显。生长习性的进化是一个很好的例子。菜豆的野生祖先均为无限花序蔓生型(Debouck, 1991)。这是为了适应起源地所处的生态环境:蔓生型的生长习性使野生菜豆能攀延丛林中的树木以获得支持和截获阳光。被引种驯化为栽培植物之后,新的选择压力(例如生长期的缩短以及方便收获)促成了丛生型生长习性的产生。事实上,菜豆中目前还保留着生长习性的4种过渡类型:无限花序蔓生型(IV型)、无限花序半蔓生型(III型)、无限花序丛生型(II型)和有限花序丛生型(I型)。有趣的是,在两个不同的起源中心均有从蔓生到丛生的相同演变历史,这或许是瓦维洛夫的“同源变异定律”的又一例证。

另一形态演变的例子是生殖器官的改变。野生菜豆的豆荚硬而小,且容易在成熟期自然爆裂,这显然是自然传播种子的需要。在栽培之后的人工选择压力下,豆荚的这种功能逐渐退化甚至丧失,例如当今的一些食荚菜豆品种的豆荚既软(纤维少)又大,也不会自行爆裂。此外,种子的大小也经历了从小变大的演变过程,符合野生植物演变为栽培植物过程中“巨型性”的普遍规律。值得指出的是,虽然在两个不同起源中心的野生菜豆之间种子大小差异不大,但栽培品种却很不相同:安第斯基因库中栽培品种的种子明显大于中美基因库中栽培品种的种子。造成这种差异的原因,可能与两地的栽培方式不同有关。中美地区习惯采用成片混播,而安第斯地区则多用零星种植。对于后者,粒大的种子容易操作,所以人们对大粒种子有所选择。另一种可能是,两地种子大小差异是由气温的差异造成的:安第斯地区海拔高,气候偏凉,在这样条件下的种子发芽较慢,发芽时间长,消耗的养分相对较多。由于大粒种子储存物质较多,因而在这样的气候条件下容易生存。上述例子说明了自然和人工选择在菜豆进化过程中的重要作用。

2.2 生理演变

关于菜豆在进化过程中的生理(或生化)演变的研究还不多。不过象许多其他作物一样,一些生理性状的进化有一定的规律性。例如随着驯化程度的提高,种子休眠期长的特性不断减弱以至消失。另一个例子是光周期敏感性的变化。起源于低纬度热带的菜豆品种原本具有光周期敏感的特性,需要短日照才能开花,属短日性植物;但随着品种的北移,光周期敏感性逐渐减弱。现在种植于高纬度温带地区(如北美)的一些菜豆品种经过长时间的自然选择和人工选择之后,已基本上丧失了光周期反应敏感的特性(Gepts et al, 1991)。

2.3 遗传演变

菜豆属中大部分种的染色体数均为 $2n=2x=22$, 在从野生菜豆进化到栽培菜豆的过程中, 染色体的数目没有发生变化 (Evans, 1976)。野生菜豆与栽培菜豆在表型上有很大的不同, 从表面上看, 栽培菜豆的遗传变异性变大了。然而, 这些改变所涉及的基因位点仅占全套基因组的极少部分。例如一对基因就可以分别决定花序类型、节间长度或蔓生习性等重要表型性状, 即使一些多基因控制的性状 (例如种子颜色、种子大小等), 有关的基因位点与整个基因组比起来还是微不足道的 (Leakey, 1988; Motto et al, 1978)。况且, 在进化过程中发生了变化的性状多数是可见的、经过了人工选择的农艺性状, 而不可见的分子性状 (如菜豆胚类型) 因未受到人工选择而不一定发生明显的改变。所以, 从野生种到栽培品种的进化过程未必会令遗传变异性增加。相反, 有证据指出栽培品种的遗传变异性已大幅度减少。例如, 中美洲地区的野生菜豆的菜豆胚有多种类型, 而现在所有的美洲栽培品种仅存其中的一种菜豆胚类型“S”型 (Gepts et al, 1988b)。这表明中美基因库的形成主要依赖于某一个小地方的野生种, 而其他地方的野生种作出的贡献极少甚至没贡献。这样的例子说明了菜豆在被栽培驯化之后遗传变异性有所减少。换言之, 很多野生类型及其所含的性状未在现有品种中得到体现。

3 菜豆的遗传资源

尽管早在 20 多年前人们就正式提出了“遗传资源”的概念及遗传资源保存的重要性, 并在其后做了大量的工作 (Frankel et al, 1975; Lyman, 1984), 但作物遗传资源保存的重要性和迫切性依然存在。对于很多作物, 由于遗传侵蚀和均一性而导致遗传脆弱性的危险仍未消失。菜豆的情况也不例外, 上面提到的遗传变异性减小就是一个警号。而且, 现代高产、优质、多抗 (耐)、工业化的育种目标也需要有更广泛的遗传资源供应, 因此, 人们越来越重视菜豆遗传资源的收集、保存、评价和利用。

位于南美洲哥伦比亚的国际热带农业中心 (CIAT) 是世界上最大的菜豆种质收集中心, 迄今已收集到了 4 万多个菜豆属的材料, 保存于现代化的种质库中。CIAT 比较重视已收集到的菜豆种质的评价利用工作。除了形态、生物学特性的鉴定评价之外, 还对一些重要的农艺特性优先进行系统鉴定评价。这些特性包括了高产潜力、营养品质、病虫害抗性、耐旱性、耐土壤酸性、耐土壤低磷特性等。其中菜豆耐低磷特性的系统鉴定工作值得一提。

缺磷是目前限制菜豆生产的重要障碍因素之一。据估计世界上有 50% 以上的菜豆种植在严重缺磷的土壤上 (Lynch et al, 1991)。人们一般通过大量施用无机磷肥来对付作物缺磷。但这样做不仅经济、生态效益不高, 而且也不能彻底地解决菜豆缺磷问题。所以, 必须通过遗传育种途径来改良菜豆的耐低磷特性, 才能既经济又有效地解决菜豆缺磷问题。近年来, 应用遗传育种技术来提高菜豆的磷效率已有一些尝试。但这方面的工作进展不大, 主要是因为现有育种材料的遗传变异性不大, 因而基因重组后代未能表现出突出的耐低磷特性。当今世界上应用的菜豆栽培品种多数属于中美基因库的 MA 基因型, 这些品种在经过长期的人工选择之后, 具有高产、生长期短以及丛生等优良农艺特性。然而, 如前所述, 这些品种遗传背景比较单一, 遗传变异性低, 而且在栽培过程中未必经过系统的耐低磷选择, 所以在这些群体内没有突出的耐低磷基因潜力是不足为奇的。因此, 必须拓宽亲本的遗传变异性, 才能使耐低磷育种有所突破。为此, CIAT 的科学工作者几年前开展了菜豆耐低磷遗传资源的系统鉴定工作。他们创造了一个称之为“核心收集” (core collection) 的

办法,即以菜豆起源多样性中心理论、土壤普查资料为依据,结合实地观察结果,通过聚类分析的帮助,从 CIAT 种质库中可用的 26500 多个菜豆材料中选取了 364 个有代表性的材料进行耐低磷特性筛选,从中发现了一些颇具耐低磷潜力的基因型,其中一些来自另一个多样性中心安第斯基因库(Beebe et al, 1992)。这说明在现有的商业品种之外确实还存在耐低磷的遗传资源。接着又精选了其中的一些对比基因型进行系统的耐低磷能力的鉴定,通过田间试验、土壤盆栽、砂培和实验室试验等一系列手段,探讨了菜豆对土壤中不同磷形态的生长反应,阐述了菜豆耐低磷的可能机理,并初步明确了菜豆耐低磷的一些形态和生理指标(Yan, 1992)。这些研究结果可为菜豆耐低磷遗传资源的利用和育种工作提供依据。

4 今后工作的展望

菜豆的种质考察和收集工作已进行了几十年,取得了很大的成就。可以说,目前除了少部分的穷乡僻壤可能还存在一些未收集到的品种之外,大部分的栽培品种和野生种均已被收集起来。而且,象国际热带农业中心这样的机构已建立了现代化的种质贮藏设施和先进的管理系统,种质的长期保存也不会有什么大问题。因此,作者认为,今后菜豆遗传资源工作的重点应是重要特性的鉴定和利用。

需要进行系统鉴定的重要特性不少,例如上述的高产优质潜力、病虫害抗性、耐旱性、耐酸性、耐低磷性等,这些都是育种工作中所急需的。但是对每一个特性的系统鉴定都需要大量的人力物力,也需要高深的专业知识。所以仅靠遗传资源工作者本身的力量是不够的,需要农学、遗传、植保、土壤植物营养等多学科的工作者的协作。只有通过各学科共同努力,才能对遗传资源作出全面而又准确的评价。

在菜豆遗传资源利用方面,除了要充分发挥现有种质的效益之外,还应试图利用相近种属的有用材料(无论是栽培的还是野生的)创造新的种质资源。随着生物技术的日新月异,通过创造新基因来丰富作物遗传资源的构想也将会成为现实。

致谢 本文第一作者在哥伦比亚国际热带农业中心(CIAT)开展合作科研期间,承蒙该中心的 S. Beebe 博士在各方面的热情帮助,谨此致谢。

参 考 文 献

- 卢永根. 1975. 栽培植物的起源和农作物品种资源. 植物学杂志, 2(3): 24 ~ 26
- 龙静宜, 林黎奋, 侯修身, 等. 1989. 食用豆类作物. 北京: 科学出版社, 209 ~ 244
- Beebe S, Lynch J, Tohme J, et al. 1992. Genetic diversity for phosphorus efficiency in landraces of *Phaseolus vulgaris* L. Abstracts of the First International Crop Science Congress. Ames: Iowa State Uni Press, 48
- Debouck D. 1991. Systematics and morphology. In: Schoonhoven A, Voysest O eds. Common Beans: Research for Crop Improvement. Wiltshire: Redwood Press Ltd, 55 ~ 118
- Evans A M. 1976. Beans. In: Simmonds N W, ed. Evolution of Crop Plants. London: Longman Group, 168 ~ 172
- Ford-Lloyd B, Jackson M. 1986. Plant Genetics and Resources: An Introduction to Their Conservation and Use. London: Edward Arnold Ltd, 1 ~ 46

- Frankel O H, Hawkes J G. 1975. Genetic resources—the past ten years and next. In: Frankel O H, Hawkes J G, eds. *Crop Genetic Resources for Today and Tomorrow*. London: Cambridge Uni Press, 1 ~ 14
- Gepts P, Bliss F A. 1988 a. Dissemination pathways of common beans (*Phaseolus vulgaris* Fabaceae) deduced from phaseolin electrophoretic variability: II Europe and Africa. *Econ Bot*, 42(1): 86 ~ 104
- Gepts P, Kmiecik K, Pereira P, et al. 1988 b. Dissemination pathways of common beans (*Phaseolus vulgaris* Fabaceae) deduced from phaseolin electrophoretic variability: I the Americas. *Econ Bot*, 42(1): 73 ~ 85
- Gepts P, Debouck D. 1991. Origin, domestication, and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: Schoonhoven A, Voysest O, eds. *Common Beans: Research for Crop Improvement*. Wiltshire: Redwood Press Ltd, 7 ~ 53
- Janssen W. 1989. A socio-economic perspective on earliness in beans. In: S. Beebe S, ed. *Current Topics in Breeding of Common Bean*. Cali: CIAT Publications, 135 ~ 155
- Leakey C L A. 1988. Genotypic and phenotypic markers in common bean. In: Gepts P, ed. *Genetic Resources of Phaseolus Beans: Their Maintenance, Domestication, Evolution, and Utilization*. Dordrecht: Kluwer Press, 245 ~ 327
- Lyman J L. 1984. Progress and planning for germplasm conservation of major food crops. *Plant Genet Resour Newsl*, 60: 3 ~ 21
- Lynch J, Lauchli A, Epstein E. 1991. Vegetative growth of the common bean in response to phosphorus nutrition. *Crop Sci*, 31: 380 ~ 387
- Motto M, Soressi G P, Salamini F. 1978. Seed size inheritance in a cross between wild and cultivated common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Genetica*, 49: 31 ~ 36
- Valilov N I. 1926. Studies on the origins of cultivated plants. *Bulletin of Applied Botany and Plant Breeding*, 16: 1 ~ 245
- Valilov N I. 1951. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Chronica Botanica*, 13: 1 ~ 366
- Yan X. 1992. Characterization of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) germplasm for tolerance of low phosphorus availability in tropical soils. [Ph. D. Thesis]. Guangzhou: Agronomy Dept., South China Agr Univ; University Park: The Pennsylvania State Univ; Cail: International Center for Tropical Agriculture (CIAT)

ORIGIN, EVOLUTION AND GENETIC RESOURCES OF THE COMMON BEAN

Yan Xiaolong¹ Lu Yonggen²

(1 Lab. of Plant Nutrition, 2 Dept. of Agronomy, South China Agr. Univ.,
Guangzhou, 510642)

Abstract

Common bean is one of the most important leguminous crops in the world. Studies indicated that common bean originated from two independent centers of diversity, and had respectively been domesticated and cultivated in the two centers before they were introduced to the rest of the world. During the long process of domestication and cultivation, evolutionary forces have brought about morphological, physiological and genetic changes in the common bean, hence forming abundant genetic resources for this species. This article gives a brief review of the research progress on the above subjects and proposes future perspectives for the evaluation and utilization of the common bean genetic resources.

Key words common bean(*Phaseolus vulgaris* L.); origin; evolution; genetic resources