

# 抗草甘膦转基因大豆与野大豆杂交 F<sub>3</sub> 代表型性状分析

刘佳丽, 刘金悦, 纪雪勤, 强 胜, 宋小玲<sup>①</sup>

(南京农业大学生命科学院, 江苏 南京 210095)

**摘要:** 为了评估转基因大豆向野大豆 (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) 基因漂移后可能产生的生态风险, 选取抗草甘膦转基因大豆 (携带外源基因 *cp4-epsps*) 与野大豆 (来自内蒙古包头) 杂交 F<sub>2</sub> 代种皮颜色为黑色、褐绿色和褐黄色 (与野大豆种皮颜色相近) 的种子, 对这些种子萌发产生的 F<sub>3</sub> 代植株的 19 个定量性状和 5 个定性性状进行分析, 在此基础上, 将 F<sub>3</sub> 代植株及其亲本进行聚类分析, 并对不同组 F<sub>3</sub> 代的定量和定性性状进行分析。结果显示: F<sub>3</sub> 代幼苗中抗性植株与非抗性植株的分离比符合“5 : 1”的孟德尔遗传定律。定量性状中, 结实率的变异系数最小 (4.65%), 其余 18 个性状的变异系数高于 14%, 其中, 单株种子数的变异系数最大 (55.68%)。不同种皮颜色 F<sub>2</sub> 代种子萌发产生的 F<sub>3</sub> 代植株均以强缠绕型占比最高; F<sub>3</sub> 代植株中, 90.7% 的果荚为弯镰形或弓形, 且 80.0% 的果荚颜色为黑褐色; 黑色种皮 F<sub>2</sub> 代种子萌发产生的 F<sub>3</sub> 代种皮颜色无性状分离, 褐绿色和褐黄色种皮 F<sub>2</sub> 代种子萌发产生的 F<sub>3</sub> 代种皮颜色均出现性状分离; F<sub>3</sub> 代种子中, 82.7% 的种子有泥膜。聚类结果显示 F<sub>3</sub> 代植株被分为 3 组。不同组 F<sub>3</sub> 代中, I 组的多数性状最低, 且株高等 5 个性状显著低于野大豆; II 组的 9 个性状最高, 且单株结荚数等 15 个性状显著高于野大豆, 仅株高显著低于野大豆; III 组的部分性状最高, 且单株结荚数等 12 个性状显著高于野大豆, 株高等 3 个性状显著低于野大豆。综合比较认为, II 组的竞争能力最强, I 组的竞争能力最弱。I 组的不缠绕型植株占比最高, 而 II 和 III 组的强缠绕型植株占比最高。3 组 F<sub>3</sub> 代的种皮颜色均以黑色占比最高。综上所述, 供试的不同组 F<sub>3</sub> 代植株均能完成生活史并产生后代。若抗草甘膦转基因大豆的基因通过花粉漂移到野大豆上并成功杂交, 则会产生不同适应性杂交后代, 增加生态风险。

**关键词:** 抗草甘膦转基因大豆; 野大豆; 杂交 F<sub>3</sub> 代; 表型性状; 性状分离

中图分类号: Q945.3; S565.1 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2023)02-0056-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2023.02.07

**Analysis on phenotypic traits of F<sub>3</sub> hybrids between glyphosate-resistant transgenic soybean and wild soybean** LIU Jiali, LIU Jinyue, JI Xueqin, QIANG Sheng, SONG Xiaoling<sup>①</sup> (College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2023, 32(2): 56-64

**Abstract:** In order to evaluate the potential ecological risk of gene flow from transgenic soybean to wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.), seeds of F<sub>2</sub> hybrids between glyphosate-resistant transgenic soybean (carrying foreign gene *cp4-epsps*) and wild soybean (collected from Baotou of Inner Mongolia) with black, brown green, and brown yellow seed coats (similar to the seed coat color of wild soybean) were selected, and analysis on 19 quantitative traits and 5 qualitative traits of F<sub>3</sub> generation plants germinated from these seeds was performed, on the basis, cluster analysis on F<sub>3</sub> generation plants and their parents was conducted, and analysis on quantitative and qualitative traits of different groups of F<sub>3</sub> generation was carried out. The results show that the segregation ratio of resistant plants and non-resistant plants of F<sub>3</sub> generation seedlings conforms to the Mendel's law of “5 : 1”. Among quantitative traits, the coefficient of variation of seed setting rate is the smallest (4.65%), those of the other 18 traits are higher

收稿日期: 2022-07-19

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32171656); 国家转基因生物新品种培育重大专项 (2016ZX08012005)

作者简介: 刘佳丽 (1999—), 女, 江西高安人, 硕士研究生, 主要从事转基因作物安全研究。

<sup>①</sup>通信作者 E-mail: sxl@njau.edu.cn

引用格式: 刘佳丽, 刘金悦, 纪雪勤, 等. 抗草甘膦转基因大豆与野大豆杂交 F<sub>3</sub> 代表型性状分析 [J]. 植物资源与环境学报, 2023, 32(2): 56-64.

than 14%, in which, that of seed number per plant is the highest (55.68%). Strong winding type accounts for the highest proportion in F<sub>3</sub> generation plants germinated from F<sub>2</sub> generation seeds with different seed coat colors; among F<sub>3</sub> generation plants, 90.7% of the pods are bend sickle-shaped or bow, and 80.0% of the pods are black brown; the seed coat color of F<sub>3</sub> generation germinated from F<sub>2</sub> generation seeds with black seed coat has no trait segregation, while that of F<sub>3</sub> generation germinated from F<sub>2</sub> generation seeds with brown green and brown yellow seed coats all have trait segregation; among F<sub>3</sub> generation seeds, 82.7% of the seeds have seed-bloom. The cluster result shows that the F<sub>3</sub> generation plants can be divided into 3 groups. Among different groups of F<sub>3</sub> generation, most traits of group I are the lowest, and 5 traits such as plant height are significantly lower than those of wild soybean; 9 traits of group II are the highest, and 15 traits such as pod number per plant are significantly higher than those of wild soybean, while only plant height is significantly lower than that of wild soybean; some traits of group III are the highest, and 12 traits such as pod number per plant are significantly higher than those of wild soybean, while 3 traits such as plant height are significantly lower than those of wild soybean. The comprehensive comparison indicates that the competitive ability of group II is the strongest, while that of group I is the weakest. Not winding type accounts for the highest proportion in group I, while strong winding type accounts for the highest proportion in groups II and III. The proportion of black seed coat is the highest in three groups of F<sub>3</sub> generation. In conclusion, different groups of the test F<sub>3</sub> generation plants can all complete their life cycle and produce progenies. If the genes of glyphosate-resistant transgenic soybean flow to wild soybean *via* pollens and successfully hybridize, hybrids with different adaptabilities will be produced, and the ecological risk will be increased.

**Key words:** glyphosate-resistant transgenic soybean; wild soybean; F<sub>3</sub> hybrid; phenotypic trait; trait segregation

野大豆 (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) 是栽培大豆 [*G. max* (Linn.) Merr.] 的直接祖先,其染色体数与栽培大豆相同 (2n=40),且同属 G 染色体组,对于研究大豆的起源和进化有重要价值,也是栽培大豆增产和品质改良的重要基因来源<sup>[1-4]</sup>。研究发现,野大豆在种群内和种群间的遗传变异非常丰富<sup>[5-7]</sup>,由于野大豆与栽培大豆没有生殖隔离,因此,栽培大豆能与野大豆进行自然杂交<sup>[8]</sup>。在转基因大豆商业化种植可能引起的生态风险中,通过花粉向野大豆进行基因漂移一直受到研究者的关注<sup>[9-16]</sup>。在自然环境中,某些基因通过花粉从栽培大豆漂移到野大豆中,子代性状基本介于野大豆和栽培大豆之间,子代植株的主茎与分枝明显可辨,植株下部直立,但上部却表现出一定程度的蔓化现象,分枝较发达,叶片、豆荚和籽粒均大于野大豆,单株豆荚数明显多于栽培大豆但少于野大豆<sup>[17-21]</sup>。Wang 等<sup>[20]</sup>发现,栽培大豆与野大豆天然杂交后代的成熟期、株高、主茎粗、地上部干质量、百粒质量、种皮颜色等出现性状分离,特别是 F<sub>2</sub> 和 F<sub>3</sub> 代种子质量 (种子百粒质量分别为 2.41~13.00 和 2.62~10.74 g)。

值得注意的是,虽然野大豆是栽培大豆的祖先,但由于栽培大豆在人工驯化过程中遗失了约 70% 的野大豆基因<sup>[22-23]</sup>,导致其与野大豆的基因组和基因

型出现较大差异,致使转基因大豆抗性基因漂移至野大豆后,杂交后代可能出现复杂的性状分离,引起的生态风险更加复杂。目前,虽然关于野大豆与抗草甘膦转基因大豆杂交后代的研究较多<sup>[16,24-26]</sup>,但尚未见性状分离方面的研究报道。

有研究者测定了内蒙古包头野大豆与抗草甘膦转基因大豆杂交 F<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 代的适合度,发现供试 F<sub>2</sub> 代植株均能够完成生活史<sup>[27-28]</sup>。尽管同一 F<sub>2</sub> 代植株自交产生的种子种皮颜色无明显差异,但不同 F<sub>2</sub> 代植株各自自交后产生的种子种皮颜色及种子硬实性出现了明显的性状分离,而这些种子萌发产生的 F<sub>3</sub> 代植株的性状分离情况尚未可知。为了全面了解抗草甘膦转基因大豆与野大豆杂交 F<sub>3</sub> 代可能引起的生态风险,笔者选取种皮颜色为黑色、褐绿色和褐黄色且硬实率高于 50% 的 F<sub>2</sub> 代种子,对这些种子萌发产生的 F<sub>3</sub> 代植株的 19 个定量性状和 5 个定性性状进行统计分析,在此基础上,对 F<sub>3</sub> 代植株与亲本进行聚类分析,并对不同类型 F<sub>3</sub> 代的定量和定性性状进行分析。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

供试抗草甘膦转基因大豆品系 T14R 1251-70

(携带外源基因 *cp4-epsps*)由南京农业大学国家大豆改良中心提供,供试野大豆种子采自内蒙古自治区包头市(东经 109°54'14"、北纬 40°37'37")。

以抗草甘膦转基因大豆为父本、野大豆为母本通过人工杂交获得  $F_1$ 代<sup>[27]</sup>, $F_1$ 代自交获得的种子萌发产生  $F_2$ 代,不同  $F_2$ 代植株各自自交获得的种子萌发产生  $F_3$ 代。选择种皮颜色为黑色、褐绿色和褐黄色(接近野大豆种子的3种种皮颜色)且硬实率超过50%的  $F_2$ 代种子,每类种皮颜色分别选择5株单株,每株随机选择30粒饱满种子进行萌发。

## 1.2 方法

**1.2.1 播种方法** 在南京农业大学牌楼基地网室中进行播种,试验地概况与 Liu 等<sup>[27]</sup>一致。播种基质为农田土,每天适当浇水。在底部打孔的一次性塑料杯(直径7.0 cm、高7.5 cm)中分别播种抗草甘膦转基因大豆、野大豆及  $F_2$ 代种子,每杯1粒种子。其中,抗草甘膦转基因大豆和野大豆各播种100杯,每20杯视为1个重复;来自同一单株的  $F_2$ 代种子视为1个重复。

**1.2.2 抗性基因鉴定** 待植株上第1个三出复叶完全展开时采集叶片,采用天根植物基因组DNA提取试剂盒(天根生化科技(北京)有限公司)提取叶片总DNA。以抗草甘膦转基因大豆为阳性对照、野大豆为阴性对照,使用引物 *cp4-epsps-F* 和 *cp4-epsps-R* 进行扩增反应,引物序列分别为 5'-GGCACAAGGGATCAAACC-3'和 5'-ACCGCCGAACATGAAGGAC-3'。扩增体系总体积 20  $\mu$ L,包括 10  $\mu$ L MIX (TaKaRa Taq™ Version 2.0)、7  $\mu$ L ddH<sub>2</sub>O、1  $\mu$ L 模板 DNA(约 10 ng)、10  $\mu$ mol  $\cdot$  L<sup>-1</sup>上游和下游引物各 1  $\mu$ L。使用温度梯度 PCR 仪(德国 WhatmanBiometra 公司)进行扩增反应,扩增程序如下:95  $^{\circ}$ C 预变性 5 min;95  $^{\circ}$ C 变性 30 s、58  $^{\circ}$ C 退火 50 s、72  $^{\circ}$ C 延伸 1 min,共 35 个循环;最后 72  $^{\circ}$ C 延伸 10 min。将扩增产物置于质量体积分数 2.5%琼脂糖凝胶中于 120 V 电压下电泳 30 min;经 10 000 $\times$ SolarRed 核酸染料染色后,在紫外灯下观察并拍照。统计携带和不携带抗性基因 *cp4-epsps* 的植株数量,使用卡方检验方法<sup>[27]</sup>验证  $F_3$ 代幼苗中抗性植株与非抗性植株的分离比是否符合“5:1”的孟德尔遗传定律。具体公式为  $\chi^2 = [ |b \cdot A_1 - a \cdot A_2| - (a+b)/2 ]^2 / [ a \cdot (A_1 + A_2) ]$ ,式中, $\chi^2$ 表示卡方值, $A_1$ 为携带抗性基因 *cp4-epsps* 的植株数, $A_2$ 为不携带抗性基因 *cp4-epsps* 的植株数, $a = 5$ , $b = 1$ 。 $\chi^2 < 3.84$ , $P > 0.05$ ,说明抗性基因在  $F_3$ 代中的遗传规律符合孟德尔

遗传定律。

**1.2.3 表型性状分析** 待植株上第1个三出复叶完全展开时,将幼苗移栽至底部打孔并装有农田土的钵(直径23 cm、高25 cm)中,每钵1株。来自同一  $F_2$ 代单株的  $F_3$ 代幼苗各移栽10株携带抗性基因 *cp4-epsps* 的长势一致的植株。移栽后3 d,在盆中央竖直插入竹竿(高2 m、直径2 cm)。对所有材料进行正常田间管理,每天浇水,每周1次人工除草。采用阚贵珍等<sup>[26]</sup>的方法检测所有植株的定量和定性性状,并统计所有植株各表型性状的分离情况。

**1.2.3.1 定量性状** 在第1个三出复叶已经形成、叶片皱缩但未完全展开时,利用游标卡尺(精度0.01 mm)测量子叶的长度和宽度以及真叶的长度和宽度,据此计算子叶和真叶长度加和。在第3个三出复叶已经形成、叶片皱缩但未完全展开时,利用直尺(精度0.1 cm)测量植株主茎顶端到子叶环的长度,即株高。统计植株从种植到初花期(50%的植株开始开花)的天数,即营养生长期。在盛花期(50%的植株开花量达到最大),随机采集植株中部完全开放的花蕾3个,测量翼瓣的长度,记为花大小,结果取平均值。在鼓粒期(50%的植株出现鼓粒果荚),随机选取植株倒5叶(三出复叶),将直尺与叶片放于同一平面后拍照,使用 ImageJ 软件分析叶面积、叶长(沿叶中脉的最大长度)和叶宽(垂直叶中脉的最大宽度),并计算叶形指数,计算公式为叶形指数=叶长/叶宽。在成熟期(50%的植株全株95%的果荚变为成熟颜色),每株随机选取20个果荚,利用游标卡尺测量荚长(果荚的最大长度)、荚宽(果荚的最大宽度)和荚厚(果荚最厚部位的厚度),3个指标的乘积记为果荚大小;同时,统计单果荚种子总粒数和饱粒数,计算结实率,计算公式为结实率=(单果荚饱粒数/单果荚种子总粒数) $\times$ 100%。收获后,用游标卡尺测量植株子叶环的直径,即主茎粗;统计单株结荚总数,人工脱粒后,利用电子秤(精度0.01 g)称量单株荚皮总质量;每株随机选取20粒成熟、饱满的种子,利用游标卡尺测量种子的长度(种子的最大长度)、宽度(种子的最大宽度)和厚度(种子的最大厚度),3个指标的乘积记为种子大小;统计单株种子数和单株饱粒数,并称量单株种子质量和单株饱粒质量;随机挑选100粒成熟、饱满的种子,称量种子百粒质量,每个单株重复取样称量3次,结果取平均值;将植株地上部晒干至恒质量后,称量单株地上部干质量。

1.2.3.2 定性性状 在成熟期,观察并统计植株的主茎形态,包括直立型、不缠绕型、弱缠绕型、强缠绕型。植株主茎基本全部缠绕在竹竿上为强缠绕型;植株主茎部分缠绕、部分没有缠绕在竹竿上为弱缠绕型;植株主茎完全没有缠绕在竹竿上,且主茎匍匐生长的为不缠绕型;植株主茎没有缠绕在竹竿上,且主茎笔直的为直立型。收获后,每株随机选取20个果荚,观察并统计果荚形状,分为直线形、弯镰形、弓形;同时,观察并统计果荚颜色,分为深褐色、黑褐色、披棕色、黄色;每株随机选取20粒种子,观察并统计种皮颜色,分为黄色、绿色、褐黄色、褐绿色、黑色。用肉眼观察种子有无泥膜。

### 1.3 数据统计分析

采用SPSS 22.0统计软件对所有实验数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA);计算F<sub>3</sub>代中各定量性状的变异系数,据此分析各性状的变异程度。基于所有表型性状,采用R语言对F<sub>3</sub>代植株及其亲

本进行聚类分析。

## 2 结果和分析

### 2.1 cp4-epsps 基因在 F<sub>3</sub>代中的遗传规律

经分子鉴定,在种子萌发后获得的抗草甘膦转基因大豆与野大豆杂交的188株F<sub>3</sub>代幼苗中,有165株检出抗性基因cp4-epsps的目的条带(扩增片段长度为313 bp), $\chi^2$ 值为2.35,小于3.84,表明供试的F<sub>3</sub>代幼苗中抗性植株与非抗性植株的分离比例符合“5:1”的孟德尔遗传定律。

### 2.2 F<sub>3</sub>代表型性状分析

2.2.1 定量性状分析 抗草甘膦转基因大豆与野大豆杂交F<sub>3</sub>代19个定量性状的统计结果见表1。结果显示:结实率的变异系数最小,仅4.65%,其余18个性状的变异系数高于14%,其中单株种子数的变异系数最大(55.68%)。

表1 抗草甘膦转基因大豆与野大豆杂交F<sub>3</sub>代的定量性状分析<sup>1)</sup>

Table 1 Analysis on quantitative traits of F<sub>3</sub> hybrids between glyphosate-resistant transgenic soybean and wild soybean<sup>1)</sup>

统计量 Statistic	h/cm	l/mm	t/d	d/mm	LSI	A/mm <sup>2</sup>	FS/mm	PS/mm <sup>3</sup>	n <sub>S1</sub>	n <sub>FS1</sub>
最小值 Minimum value	5.5	52.08	31	2.20	1.29	14.35	3.75	569.04	1.6	1.5
最大值 Maximum value	34.7	116.43	55	10.18	4.39	100.42	7.74	4 750.51	3.4	3.3
极差 Range	29.2	64.36	24	7.98	3.10	86.06	3.99	4 181.47	1.8	1.8
均值 Mean	15.25	90.59	41.4	5.74	2.21	49.96	6.19	960.05	2.68	2.47
标准误 Standard error	0.40	1.12	0.5	0.14	0.04	1.38	0.07	30.52	0.03	0.03
CV/%	32.03	15.14	14.88	28.91	20.28	33.72	14.41	39.94	14.76	15.03
统计量 Statistic	SSR/%	n <sub>P</sub>	SS/mm <sup>3</sup>	n <sub>S2</sub>	n <sub>FS2</sub>	m <sub>S</sub> /g	m <sub>FS</sub> /g	m <sub>AG</sub> /g	m <sub>100</sub> /g	
最小值 Minimum value	0.79	32	58.61	84	80	4.17	3.97	7.99	3.08	
最大值 Maximum value	0.98	602	149.37	1 490	1 353	63.91	57.56	168.79	9.41	
极差 Range	0.19	570	90.77	1 406	1 273	59.74	53.59	160.80	6.33	
均值 Mean	0.93	173.8	95.93	463.4	427.6	26.04	24.87	63.09	6.00	
标准误 Standard error	0.00	7.5	1.73	21.1	19.1	1.05	0.98	2.53	0.11	
CV/%	4.65	52.93	22.08	55.68	54.76	49.27	48.36	49.13	22.37	

<sup>1)</sup> h: 株高 Plant height; l: 子叶和真叶长度加和 Length summation of cotyledon and euphylla; t: 营养生长期 Vegetative growth period; d: 主茎粗 Main stem diameter; LSI: 叶形指数 Leaf shape index; A: 叶面积 Leaf area; FS: 花大小 Flower size; PS: 果荚大小 Pod size; n<sub>S1</sub>: 单果荚种子数 Seed number per pod; n<sub>FS1</sub>: 单果荚饱粒数 Filled seed number per pod; SSR: 结实率 Seed setting rate; n<sub>P</sub>: 单株结荚数 Pod number per plant; SS: 种子大小 Seed size; n<sub>S2</sub>: 单株种子数 Seed number per plant; n<sub>FS2</sub>: 单株饱粒数 Filled seed number per plant; m<sub>S</sub>: 单株种子质量 Seed mass per plant; m<sub>FS</sub>: 单株饱粒质量 Filled seed mass per plant; m<sub>AG</sub>: 单株地上部干质量 Dry mass of above-ground part per plant; m<sub>100</sub>: 种子百粒质量 100-seed mass. CV: 变异系数 Coefficient of variation.

2.2.2 定性性状分析 根据植株主茎形态,所有抗草甘膦转基因大豆植株主茎为直立型,所有野大豆植株主茎为强缠绕型,抗草甘膦转基因大豆和野大豆杂交F<sub>3</sub>代植株主茎形态出现不同类型,总体表现为无直立型,不缠绕型、弱缠绕型、强缠绕型植株占比分别为32.0%、22.0%、46.0%。其中,种皮为黑色的F<sub>2</sub>代

种子萌发产生的F<sub>3</sub>代植株中上述3种主茎类型植株占比分别为30.0%、30.0%、40.0%,种皮为褐绿色的F<sub>2</sub>代种子萌发产生的F<sub>3</sub>代植株中上述3种主茎类型植株占比分别为34.0%、16.0%、50.0%;种皮为褐黄色的F<sub>2</sub>代种子萌发产生的F<sub>3</sub>代植株中上述3种主茎类型植株占比分别为32.0%、20.0%、48.0%。另外,

来自同一  $F_2$  代单株的  $F_3$  代植株多数具有上述 3 种类型主茎。不同种皮颜色  $F_2$  代种子萌发产生的  $F_3$  代植株均以强缠绕型占比最高。

统计结果显示:  $F_3$  代植株中, 90.7% 的果荚为弯镰形或弓形, 总体上偏向于野大豆的果荚形状。另外,  $F_3$  代植株中, 黄色果荚占比为 20.0%, 黑褐色果荚占比为 80.0%, 总体上看,  $F_3$  代的果荚颜色偏向于野大豆的果荚颜色。

统计结果显示: 黑色种皮  $F_2$  代种子萌发产生的  $F_3$  代植株种皮全部为黑色; 褐绿色种皮  $F_2$  代种子萌发产生的  $F_3$  代植株无黄色种皮种子, 黑色、绿色、褐黄色、褐绿色种皮种子占比分别为 34.0%、14.0%、

4.0%、48.0%; 褐黄色种皮  $F_2$  代种子萌发产生的  $F_3$  代植株无绿色和褐绿色种皮种子, 黑色、黄色、褐黄色种皮种子占比分别为 24.0%、16.0%、60.0%。

统计结果显示: 供试的  $F_2$  代种子均有泥膜, 而  $F_3$  代种子中, 无泥膜种子占比为 17.3%, 有泥膜种子占比为 82.7%。其中, 黑色、褐绿色、褐黄色种皮  $F_2$  代种子产生的  $F_3$  代植株的有泥膜种子占比分别为 74.0%、86.0%、88.0%。其中, 有泥膜的黑色种皮种子占比为 42.0%。

### 2.3 $F_3$ 代及其亲本的聚类分析

基于上述 24 个表型性状, 将抗草甘膦转基因大豆和野大豆杂交  $F_3$  代植株及其亲本进行聚类分析, 结果见图 1。由图 1 可见:  $F_3$  代植株被分为 3 组, I 组



WS: 野大豆 Wild soybean; TS: 抗草甘膦转基因大豆 Glyphosate-resistant transgenic soybean; B: 黑色种皮  $F_2$  代种子萌发产生的  $F_3$  代  $F_3$  generation germinated from  $F_2$  generation seeds with black seed coat; G: 褐绿色种皮  $F_2$  代种子萌发产生的  $F_3$  代  $F_3$  generation germinated from  $F_2$  generation seeds with brown green seed coat; Y: 褐黄色种皮  $F_2$  代种子萌发产生的  $F_3$  代  $F_3$  generation germinated from  $F_2$  generation seeds with brown yellow seed coat.

图 1 基于 24 个表型性状的抗草甘膦转基因大豆与野大豆杂交  $F_3$  代及其亲本的聚类分析  
Fig. 1 Cluster analysis on  $F_3$  hybrids between glyphosate-resistant transgenic soybean and wild soybean and their parents based on 24 phenotypic traits

含 60 株 F<sub>3</sub> 代植株, 并与野大豆聚在同一分支; II 和 III 组分别含 39 和 51 株 F<sub>3</sub> 代植株, 并与抗草甘膦转基因大豆聚在同一分支。

根据聚类结果, 比较不同组 F<sub>3</sub> 代与其亲本抗草甘膦转基因大豆和野大豆各定量性状的差异, 结果见表 2。结果显示: 与抗草甘膦转基因大豆相比, 3 组 F<sub>3</sub> 代植株的株高、子叶和真叶长度加和、主茎粗、叶面

积、花大小、果荚大小、种子大小、种子百粒质量均显著下降, 结实率、单株结荚数、单株种子数、单株饱粒数均显著升高。与野大豆相比, 3 组 F<sub>3</sub> 代植株的株高显著降低, 而子叶和真叶长度加和、营养生长期、主茎粗、叶面积、花大小、果荚大小、种子大小、单株种子质量、单株饱粒质量、单株地上部干质量、种子百粒质量均显著升高。

表 2 抗草甘膦转基因大豆与野大豆杂交 F<sub>3</sub> 代及其亲本定量性状的比较 ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

Table 2 Comparison on quantitative traits of F<sub>3</sub> hybrids between glyphosate-resistant transgenic soybean and wild soybean and their parents ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

样本 <sup>2)</sup> Sample <sup>2)</sup>	<i>h</i> /cm	<i>l</i> /mm	<i>t</i> /d	<i>d</i> /mm	LSI	<i>A</i> /mm <sup>2</sup>	FS/mm	PS/mm <sup>3</sup>	<i>n</i> <sub>SI</sub>	<i>n</i> <sub>FSI</sub>
TS	23.75±0.47a	124.54±1.50a	44.0±0.0a	9.14±0.39a	2.00±0.07b	97.58±1.11a	26.40±0.15a	59.58±0.27a	2.7±0.0b	2.2±0.0c
WS	22.05±0.74a	72.44±1.24d	31.0±0.0c	2.37±0.12d	2.06±0.10b	22.58±0.49d	16.54±0.14d	32.09±0.91d	2.9±0.0a	2.6±0.1ab
I	13.35±0.45c	88.31±1.79c	37.8±0.6b	4.53±0.17c	2.32±0.06a	42.06±1.82c	20.81±0.21c	41.21±0.44c	2.8±0.1b	2.5±0.1b
II	14.95±0.77c	87.77±2.13c	42.8±0.9a	6.37±0.23b	2.17±0.08ab	56.34±2.41b	22.03±0.25b	43.35±0.48b	2.9±0.0a	2.7±0.0a
III	17.71±0.75b	96.41±2.11b	44.6±0.8a	6.67±0.18b	2.12±0.05ab	54.37±2.48b	22.18±0.21b	43.96±0.61b	2.5±0.1c	2.2±0.0c

  

样本 <sup>2)</sup> Sample <sup>2)</sup>	SSR/%	<i>n</i> <sub>P</sub>	SS/mm <sup>3</sup>	<i>n</i> <sub>S2</sub>	<i>n</i> <sub>FS2</sub>	<i>m</i> <sub>S</sub> /g	<i>m</i> <sub>FS</sub> /g	<i>m</i> <sub>AG</sub> /g	<i>m</i> <sub>100</sub> /g
TS	83.89±1.41d	71.0±3.6d	20.14±0.05a	173.9±8.8d	146.2±8.1d	28.03±1.50b	26.57±1.41b	88.49±3.72a	18.14±0.07a
WS	88.83±1.46c	157.6±6.3c	10.02±0.03d	415.1±19.4b	369.1±18.5b	8.43±0.37d	7.65±0.40d	23.36±1.01d	2.04±0.03d
I	94.57±0.36a	97.9±5.0d	13.61±0.12c	264.1±15.1c	249.2±14.1c	14.00±0.74c	13.55±0.72c	34.16±1.86c	5.63±0.15c
II	92.53±0.63ab	270.6±14.7a	13.54±0.13c	781.0±38.7a	720.7±34.3a	40.01±1.52a	38.01±1.32a	92.88±4.08a	5.43±0.17c
III	91.14±0.74bc	188.9±7.2b	14.75±0.13b	454.9±15.1b	413.2±13.2b	29.51±0.93b	28.15±0.92b	74.35±2.42b	6.87±0.18b

<sup>1)</sup> *h*: 株高 Plant height; *l*: 子叶和真叶长度加和 Length summation of cotyledon and euphylla; *t*: 营养生长期 Vegetative growth period; *d*: 主茎粗 Main stem diameter; LSI: 叶形指数 Leaf shape index; *A*: 叶面积 Leaf area; FS: 花大小 Flower size; PS: 果荚大小 Pod size; *n*<sub>SI</sub>: 单果荚种子数 Seed number per pod; *n*<sub>FSI</sub>: 单果荚饱粒数 Filled seed number per pod; SSR: 结实率 Seed setting rate; *n*<sub>P</sub>: 单株结荚数 Pod number per plant; SS: 种子大小 Seed size; *n*<sub>S2</sub>: 单株种子数 Seed number per plant; *n*<sub>FS2</sub>: 单株饱粒数 Filled seed number per plant; *m*<sub>S</sub>: 单株种子质量 Seed mass per plant; *m*<sub>FS</sub>: 单株饱粒质量 Filled seed mass per plant; *m*<sub>AG</sub>: 单株地上部干质量 Dry mass of above-ground part per plant; *m*<sub>100</sub>: 种子百粒质量 100-seed mass. 同列中不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant ( $P < 0.05$ ) difference.

<sup>2)</sup> TS: 抗草甘膦转基因大豆 Glyphosate-resistant transgenic soybean; WS: 野大豆 Wild soybean; I, II, III: 不同组杂交 F<sub>3</sub> 代 Different groups of F<sub>3</sub> hybrids.

对 3 组 F<sub>3</sub> 代植株主茎类型进行统计, 结果见表 3。由表 3 可见: 在 I 组植株中, 不缠绕型占比最高 (41.7%), 强缠绕型占比次之 (31.7%), 弱缠绕型占比最低 (26.7%)。在 II 组植株中, 强缠绕型占比最高 (71.8%), 且明显高于另 2 种主茎类型; 而不缠绕型和弱缠绕型占比较接近, 分别为 15.4% 和 12.8%。在

III 组植株中, 强缠绕型占比也最高 (43.1%), 不缠绕型占比次之 (33.3%), 弱缠绕型占比最低 (23.5%)。

对不同颜色种皮 F<sub>3</sub> 代种子占比进行统计, 结果见表 4。由表 4 可见: 在 I 组种子中, 黑色种皮种子占比最高, 达 45.0%; 褐黄色种皮种子占比次之, 为 35.0%; 黄色种皮种子占比最低, 仅 1.7%。在 II 组种

表 3 抗草甘膦转基因大豆与野大豆杂交 F<sub>3</sub> 代不同主茎类型的占比  
Table 3 Proportion of different types of main stem of F<sub>3</sub> hybrids between glyphosate-resistant transgenic soybean and wild soybean

组 Group	不同主茎类型占比/% Proportion of different main stem type		
	不缠绕型 Not winding type	弱缠绕型 Weak winding type	强缠绕型 Strong winding type
	I	41.7	26.7
II	15.4	12.8	71.8
III	33.3	23.5	43.1

表 4 抗草甘膦转基因大豆与野大豆杂交 F<sub>3</sub> 代不同颜色种皮种子的占比  
Table 4 Proportion of different colors of seed coat of F<sub>3</sub> hybrids between glyphosate-resistant transgenic soybean and wild soybean

组 Group	不同颜色种皮种子占比/% Proportion of seeds with different colors of seed coat				
	黄色 Yellow	绿色 Green	褐黄色 Brown yellow	褐绿色 Brown green	黑色 Black
	I	1.7	5.0	35.0	13.3
II	7.7	2.6	20.5	28.2	41.0
III	7.8	5.9	5.9	9.8	70.6

子中,黑色种皮种子占比也最高,达41.0%;褐绿色和褐黄色种皮种子占比相对较高(均在20%以上);黄色种皮种子占比较低,为7.7%;绿色种皮种子占比最低,仅2.6%。在Ⅲ组种子中,黑色种皮种子占比也最高(70.6%),且明显高于其余颜色种皮种子;褐绿色、黄色、绿色和褐黄色种皮种子占比均较低,为5.9%~9.8%。

### 3 讨论和结论

Liu等<sup>[27]</sup>发现,抗草甘膦转基因大豆与野大豆的杂交 $F_1$ 代自交后产生的种子种皮颜色未出现性状分离且介于2个亲本种皮颜色之间,种子百粒质量为5.52 g;而抗草甘膦转基因大豆与野大豆的杂交 $F_2$ 代不同植株各自自交后产生的种子的百粒质量为3.54~6.89 g,且分离出5种种皮颜色<sup>[28]</sup>。本研究种皮颜色为黑色、褐黄色和褐绿色的 $F_2$ 代种子萌发产生的 $F_3$ 代植株的种子百粒质量为3.08~9.41 g,较 $F_2$ 代种子百粒质量的变化范围增大,并且 $F_3$ 代种子的种皮颜色出现性状分离。除结实率外, $F_3$ 代的株高、子叶和真叶长度加和、营养生长期等6个营养性状及12个生殖性状共18个定量性状均存在明显性状分离。其中,与植株产量和繁殖能力密切相关的单株结荚数、单株种子数和单株饱粒数的变异系数很高(均在50%以上)。统计结果显示:抗草甘膦转基因大豆与野大豆的杂交 $F_3$ 代植株的主茎形态、种子种皮颜色及有无泥膜均出现明显的性状分离。这些杂交后代上述表型性状的变化范围如此之大,说明其在自然环境中的生存能力存在明显差异,造成的生态风险可能较为复杂。

经对比,抗草甘膦转基因大豆与野大豆的杂交 $F_3$ 代的19个定量性状和5个定性性状均较野大豆发生了明显变化。基于这些性状的聚类分析结果表明:供试的 $F_3$ 代植株被分为3组。统计结果显示:Ⅰ、Ⅱ和Ⅲ组的株高均显著低于2个亲本,且Ⅲ组的株高显著高于Ⅰ和Ⅱ组,鉴于在植物营养生长期,高植物比矮植物能够获得更多的光照,具有较强的竞争能力<sup>[29-31]</sup>,判定抗草甘膦转基因大豆与野大豆的杂交 $F_3$ 代在苗期对光的竞争能力弱于2个亲本,且Ⅲ组在早期建立种群方面较Ⅰ和Ⅱ组更具优势。在生殖生长期,强缠绕型植株可占据较大的生存空间,能够获取更多的光能,提高植株的光合效率<sup>[32-34]</sup>;不缠绕型

植株可匍匐生长,占领更大的生存空间<sup>[35]</sup>;弱缠绕型植株既有缠绕能力又有延展能力,在阳光充足时可节省能量产生更多的后代,在阳光不足时可向上缠绕,从而获取更多的光照。本研究在3组 $F_3$ 代中均未发现直立型植株,并且强缠绕型、弱缠绕型和不缠绕型植株各占有一定比例,但占比存在明显差异,例如强缠绕型植株占比在Ⅱ和Ⅲ组中最高,但在Ⅰ组中居中,由此认为,不同组杂交 $F_3$ 代的生存策略可能不同。3组 $F_3$ 代的子叶和真叶长度加和、主茎粗、叶面积、花大小、果荚大小、种子大小、单株地上部干质量和种子百粒质量均显著高于野大豆,但基本上显著低于抗草甘膦转基因大豆,推测这可能是因为这些指标受父本抗草甘膦转基因大豆的影响更大。据此认为,抗草甘膦转基因大豆与野大豆的杂交 $F_3$ 代在获得抗草甘膦转基因大豆基因后,其在自然环境中的生存能力可能提高,具体情况有待后续研究。

杂交后代的生殖能力是判断其生存能力的重要指标,植物产生的后代越多,意味着其生存能力越强<sup>[36]</sup>。就单株饱粒数来说,野大豆为369.1,抗草甘膦转基因大豆为146.2;在3组 $F_3$ 代中,Ⅰ组的单株饱粒数最小(249.2),介于2个亲本之间,并与2个亲本存在显著差异;Ⅱ组的单株饱粒数最大(720.7),且显著高于2个亲本及Ⅰ和Ⅱ组;Ⅲ组的单株饱粒数介于Ⅰ和Ⅱ组之间,并高于2个亲本,但与野大豆的差异不显著。值得注意的是,供试 $F_3$ 代的单株饱粒数均显著高于抗草甘膦转基因大豆,说明杂交 $F_3$ 代受野大豆单株饱粒数的影响更大,野大豆的产量相关基因可能遗传给其与栽培大豆的杂交后代,使后代产量更偏向母本<sup>[37-38]</sup>。

超亲分离指在杂种的分离世代中,出现某种性状超越双亲的个体现象。已有研究表明:栽培大豆与野大豆的杂交后代会出现大量的性状分离,且在后代中会出现超亲本植株<sup>[39]</sup>;以野大豆为母本产生的杂交后代能够较双亲产生更多的种子<sup>[40]</sup>。因此,若转基因大豆的花粉成功漂移至野大豆中并产生杂交后代,由于杂交后代性状分离,可能会产生更复杂多样的生态效应。本研究中Ⅱ组的单株种子数显著高于2个亲本,这可能是由于2个亲本具有不同的遗传基础,通过性状内基因位点重组,可以积累更多的增效基因,得到更多的增效位点,致使后代变异更为丰富,甚至出现超亲个体<sup>[41]</sup>。

综合分析来看,3组 $F_3$ 代中,Ⅰ组的多数性状最

低,且株高、单果荚种子数、单株结荚数、单株种子数和单株饱粒数显著低于野大豆,可见,Ⅰ组的竞争能力最弱。但是,从单株饱粒数看,其在自然环境中仍有繁殖后代的能力。Ⅱ组的叶面积及多数与繁殖相关的性状最高,且单株结荚数等15个性状显著高于野大豆,仅株高显著低于野大豆;Ⅱ组的强缠绕型植株占比最高,种子百粒质量最小。初步分析认为,Ⅱ组可能通过主茎的强缠绕能力占据更大的生存空间,从而有利于植株产生更多的种子,发挥更强的竞争优势。Ⅲ组的株高、子叶和真叶长度加和、营养生长期、主茎粗、花大小、果荚大小、单株地上部干质量和种子大小均最高,种子百粒质量最大,且单株结荚数等12个性状显著高于野大豆,株高等3个性状显著低于野大豆;Ⅲ组的强缠绕型植株占比也最高。由此认为,Ⅲ组的早期营养生长能力较强,为其繁殖后代奠定了一定的物质基础,竞争能力介于Ⅰ和Ⅱ组之间。

综上所述,不同类型抗草甘膦转基因大豆与野大豆的杂交F<sub>3</sub>代植株均能够完成生活史并产生后代,因此,一旦抗草甘膦转基因大豆的基因通过花粉漂移到野生大豆上并成功杂交,则会产生适应性不同的杂交后代,增加生态风险。

#### 参考文献:

- [1] LI X H, WANG K J, JIA J Z. Genetic diversity and differentiation of Chinese wild soybean germplasm (*G. soja* Sieb. & Zucc.) in geographical scale revealed by SSR markers[J]. *Plant Breeding*, 2009, 128: 658-664.
- [2] LI Y H, LI W, ZHANG C, et al. Genetic diversity in domesticated soybean (*Glycine max*) and its wild progenitor (*Glycine soja*) for simple sequence repeat and single-nucleotide polymorphism loci[J]. *New Phytologist*, 2010, 188: 242-253.
- [3] STUPAR R M. Into the wild: the soybean genome meets its undomesticated relative[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107: 21947-21948.
- [4] AKPERTEY A, BELAFFIF M, GRAEF G L, et al. Effects of selective genetic introgression from wild soybean to soybean[J]. *Crop Science*, 2014, 54: 2683-2695.
- [5] LI Y H, ZHOU G Y, MA J X, et al. *De novo* assembly of soybean wild relatives for pan-genome analysis of diversity and agronomic traits[J]. *Nature Biotechnology*, 2014, 32(10): 1045-1052.
- [6] 齐广勋,王英男,袁翠平,等.基于SSR标记的不同地理生态型野生大豆遗传多样性分析[J]. *大豆科学*, 2021, 40(3): 334-343.
- [7] HE S L, WANG Y S, VOLIS S, et al. Genetic diversity and population structure: implications for conservation of wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) based on nuclear and chloroplast microsatellite variation [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13: 12608-12628.
- [8] NAKAYAMA Y, YAMAGUCHI H. Natural hybridization in wild soybean (*Glycine max* ssp. *soja*) by pollen flow from cultivated soybean (*Glycine max* ssp. *max*) in a designed population [J]. *Weed Biology and Management*, 2002, 2: 25-30.
- [9] CHEN X, YAN G J, GAO B, et al. Gene flow from transgenic roundup-ready soybean to wild soybean[J]. *Agricultural Science and Technology*, 2006, 7(1): 8-13.
- [10] 刘琦,李希臣,刘昭军,等.抗草甘膦转基因大豆基因漂移的研究Ⅰ大豆风媒介传粉的基因漂移研究[J]. *黑龙江农业科学*, 2008(1): 14-16.
- [11] MIZUGUTI A, YOSHIMURA Y, MATSUO K. Flowering phenologies and natural hybridization of genetically modified and wild soybeans under field conditions [J]. *Weed Biology and Management*, 2009, 9: 93-96.
- [12] MIZUGUTI A, OHIGASHI K, YOSHIMURA Y, et al. Hybridization between GM soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) and wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) under field conditions in Japan [J]. *Environmental Biosafety Research*, 2010, 9(1): 13-23.
- [13] 刘杰,周波,杨春燕,等.抗草甘膦转EPSPS大豆的基因漂移研究[J]. *大豆科学*, 2012, 31(4): 517-521.
- [14] 刘标,薛堃,刘来盘,等.转EPSPS+PAT基因大豆向非转基因大豆的基因漂移研究[J]. *生态与农村环境学报*, 2020, 36(3): 367-373.
- [15] KIM D Y, HEO J H, PACK I S, et al. Natural hybridization between transgenic and wild soybean genotypes [J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2021, 15: 299-308.
- [16] YOON M J, PARK H R, ZHANG C J, et al. Environmental risk assessment of glufosinate-resistant soybean by pollen-mediated gene flow under field conditions in the region of the genetic origin[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 762: 143073.
- [17] WANG K J, LI X H. Interspecific gene flow and the origin of semi-wild soybean revealed by capturing the natural occurrence of introgression between wild and cultivated soybean populations[J]. *Plant Breeding*, 2011, 130: 117-127.
- [18] WANG K J, LI X H, LIU Y. Fine-scale phylogenetic structure and major events in the history of the current wild soybean (*Glycine soja*) and taxonomic assignment of semi-wild type (*Glycine gracilis* Skvortz.) within the Chinese subgenus *Soja* [J]. *Journal of Heredity*, 2012, 103(1): 13-27.
- [19] WANG K J, LI X H, YAN M F. Genetic differentiation in relation to seed weights in wild soybean species (*Glycine soja* Sieb. & Zucc.) [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2014, 300: 1729-1739.
- [20] WANG K J, LI X H. Synchronous evidence from both phenotypic and molecular signatures for the natural occurrence of sympatric hybridization between cultivated soybean (*Glycine max*) and its

- wild progenitor (*G. soja*) [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2014, 61: 235-246.
- [21] 王克晶, 李向华. 中国野大豆 (*Glycine soja*) 遗传资源主要形态、遗传变异和结构[J]. *植物遗传资源学报*, 2012, 13(6): 917-928.
- [22] ZHUANG Y B, WANG X T, LI X C, et al. Phylogenomics of the genus *Glycine* sheds light on polyploid evolution and life-strategy transition[J]. *Nature Plants*, 2022, 8: 233-244.
- [23] ZHUANG Y B, LI X M, HU J M, et al. Expanding the gene pool for soybean improvement with its wild relatives[J]. *aBIOTECH*, 2022, 3(2): 115-125.
- [24] KUBO A, AONO M, NAKAJIMA N, et al. Characterization of hybrids between wild and genetically modified glyphosate-tolerant soybeans[J]. *Plant Biotechnology*, 2013, 30: 335-345.
- [25] GUAN Z J, ZHANG P F, WEI W, et al. Performance of hybrid progeny formed between genetically modified herbicide-tolerant soybean and its wild ancestor[J]. *AoB Plants*, 2015, 7: plv121.
- [26] 阙贵珍, 童振峰, 胡振宾, 等. 野大豆和抗草甘膦转基因大豆杂交后代的适合度分析[J]. *大豆科学*, 2015, 34(2): 177-184.
- [27] LIU J Y, SHENG Z W, HU Y Q, et al. Fitness of F<sub>1</sub> hybrids between 10 maternal wild soybean populations and transgenic soybean[J]. *Transgenic Research*, 2021, 30(1): 105-119.
- [28] 刘金悦. 抗草甘膦转基因大豆与野生大豆杂交后代的适合度及表型性状[D]. 南京: 南京农业大学, 2022: 8-9.
- [29] DEN DUBBELDEN K C, VERBURG R W. Inherent allocation patterns and potential growth rates of herbaceous climbing plants [J]. *Plant and Soil*, 1996, 184(2): 341-347.
- [30] COUSENS R D, BARNETT A G, BARRY G C. Dynamics of competition between wheat and oat: I. Effects of changing the timing of phenological events[J]. *Agronomy Journal*, 2003, 95: 1295-1304.
- [31] WEST A M, RICHARDSON R J, ARELLANO C, et al. Bushkiller (*Cayratia japonica*) growth in interspecific and intraspecific competition[J]. *Weed Science*, 2010, 58(3): 195-198.
- [32] HU L, LI M G, LI Z. Geographical and environmental gradients of lianas and vines in China[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19: 554-561.
- [33] 许海武, 任 隐, 柳向娟, 等. 热带森林10种藤本植物根尖直径与解剖性状间的关联分析[J]. *分子植物育种*, 2022, 20(3): 987-995.
- [34] LIU B H, FUJITA T, YAN Z H, et al. QTL mapping of domestication-related traits in soybean (*Glycine max*) [J]. *Annals of Botany*, 2007, 100: 1027-1038.
- [35] 刘 莉. 野生大豆茎叶性状 QTL 定位及蔓生性主效 QTL *qVGH-G* 候选基因分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2015: 58-59.
- [36] LIU S N, SONG X L, HU Y H, et al. Fitness of hybrids between two types of transgenic rice and six *Japonica* and *Indica* weed rice accessions[J]. *Crop Science*, 2016, 56: 2751-2765.
- [37] LU X, XIONG Q, CHENG T, et al. A *PP2C-1* allele underlying a quantitative trait locus enhances soybean 100-seed weight [J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(5): 670-684.
- [38] GU Y Z, LI W, JIANG H W, et al. Differential expression of a *WRKY* gene between wild and cultivated soybeans correlates to seed size [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(11): 2717-2729.
- [39] 张开旺, 尹光初. 大豆属种间杂交研究的某些新进展[J]. *黑龙江农业科学*, 1987(6): 8-12.
- [40] WANG K J, LI X H. Genetic differentiation and diversity of phenotypic characters in Chinese wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) revealed by nuclear SSR markers and the implication for intraspecific phylogenetic relationship of characters [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2011, 58: 209-223.
- [41] 李盛有, 宋书宏. 不同遗传背景大豆杂交 F<sub>2</sub> 代脂肪含量遗传分析[J]. *大豆科学*, 2011, 30(6): 916-920.

(责任编辑: 佟金凤)

## 《植物资源与环境学报》启事

为了扩大科技期刊的信息交流、充分实现信息资源共享,《植物资源与环境学报》已先后加入“中国学术期刊(光盘版)”、“万方数据——数字化期刊群”和“中文科技期刊数据库”等网络文献资源数据库,凡在本刊发表的论文将编入数据库供上网交流、查阅及检索,作者的著作权使用费与本刊稿酬一次性给付,不再另付。如作者不同意将文章收编入数据库,请在来稿时声明,本刊将做适当处理。

《植物资源与环境学报》的投稿网址为 <http://zwzy.cnbg.net>; 联系电话: 025-84347014; E-mail: zwzybjb@163.com; QQ: 2219161478。

《植物资源与环境学报》编辑部  
2023-03