

豇豆属近缘野生种 *Vigna minima* 资源收集 与表型性状初步研究

张志肖, 王宝强, 范保杰, 刘长友, 曹志敏, 王彦, 苏秋竹, 田静

(河北省农林科学院粮油作物研究所/河北省作物遗传育种实验室, 石家庄 050035)

摘要: *Vigna minima* 是豇豆属中的野生种, 国内研究报道较少。本研究对搜集到的 *V. minima* 野生资源的地理分布、原生境主要性状、遗传多样性及其与野生小豆、栽培小豆性状间的差异进行了分析。结果表明: (1) 搜集到的 45 份 *V. minima* 野生资源来源于辽宁、天津、河北、山东和北京等省、直辖市, 资源在粒色、子粒大小、植株形态等方面变异丰富。 (2) 与栽培小豆相比, *V. minima* 株型大, 上胚轴短, 叶片小, 荚果细短, 炸荚性强, 荚色深, 子粒小, 粒色多样。植株和子粒性状与野生小豆相近, 但种脐突出明显, 且种脐长。 (3) *V. minima* 与栽培小豆间亲缘关系较远, 而与野生小豆间亲缘关系较近。 (4) 不同地域间 *V. minima* 遗传多样性丰富, 同一地域内不同材料间也存在遗传差异。

关键词: *V. minima*; 资源搜集; 表型性状

Collection and Phenotypic Traits Analysis of *Vigna minima*

ZHANG Zhi-xiao, WANG Bao-qiang, FAN Bao-jie, LIU Chang-you,

CAO Zhi-min, WANG Yan, SU Qiu-zhu, TIAN Jing

(Institute of Cereal and Oil Crops, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences/Hebei

Laboratory of Crop Genetics and Breeding, Shijiazhuang 050035)

Abstract: *Vigna minima* is one of the important *Vigna* species in legumes. However, there was little research report about it. In this paper, the geographic distribution and characteristics about *V. minima* were elucidated and the differences among *V. minima* with *V. angularis* and *V. angularis* var. *nipponensis* were analysed. The results showed that (1) Forty-five *V. minima* resources were collected from Liaoning, Tianjin, Hebei, Shandong and Beijing. Germplasm collected indicated rich variation in seed color, seed size and plant type, etc. (2) Compared with *V. angularis*, *V. minima* showed such characters as big plant, short epicotyls, small leaves, slim and short pod, strong shattering of pod, blackish brown pod, small seed and colorful seed coat. Compared with *V. angularis* var. *nipponensis*, the traits of plant and seed were similar, but its hilum was prominently protruding and longer. (3) By cluster analysis, *V. minima* was genetically closer to *V. angularis* var. *nipponensis*. (4) The genetic diversity of *V. minima* were rich both between different origins and within the same region.

Key words: *V. minima*; collection; phenotype

豇豆属 (*Vigna*) 食用豆类属于豆科 (Leguminosae) 蝶形花亚科 (Papilionaceae) 菜豆族 (Phaseoleae), 主要分布在热带和亚热带地区^[1]。根据 N. Tomooka 等^[2]的分类结果, 豇豆属中包括 7 种栽培种,

其中包括在我国广泛栽培的绿豆 [*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek]、小豆 [*Vigna angularis* (Willd.) Ohwi & Ohashi] 和豇豆 [*Vigna unguiculata* (L.) Walp], 以及少量种植的黑吉豆 [*Vigna mungo* (L.)

收稿日期: 2015-04-03 修回日期: 2015-04-30 网络出版日期: 2015-12-09

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20151209.0925.048.html>

基金项目: 国家食用豆产业技术体系建设专项 (CARS-09); 国家科技支撑计划课题 (2014BAD07B05); 河北省科技计划项目 (14226303D)

第一作者研究方向为食用豆类资源研究与育种。E-mail: zhixiao445@163.com

通信作者: 田静, 主要从事食用豆类资源研究与育种。E-mail: nkytianjing@163.com

Hepper], 饭豆 [*Vigna umbellata* (Thunb.) Ohwi&Ohashi] 和乌头叶菜豆 [*Vigna aconitifolia* (Jacq.) Marechal] 等。另外, 豇豆属还包括几个重要的野生种, 如 *V. radiata* var. *sublobata*、*V. angularis* var. *nipponensis* 分别是绿豆和小豆的野生种, *V. minima*、*V. nakashimae*、*V. riukiensis*、*V. hirtella* 等是小豆和饭豆的近缘野生植物^[3-5]。

关于豇豆属野生种及近缘野生种的搜集鉴定与评价国外已有报道。W. Tomooka 等^[6-9] 1989–2008 年间分别到日本、马来西亚、泰国、缅甸、印度、斯里兰卡等国家进行了豇豆属栽培种与野生种资源的考察与收集, 先后考察收集到 *V. hirtella*、*V. riukiensis*、*V. marina*、*V. unguiculata*、*V. trinervia*、*V. reflexo-pilosa*、*V. minima* 等 14 个野生种和近缘野生种材料共 426 份; 对豇豆属 17 个野生种 24 份参试材料进行了抗豆象鉴定, 发现野生饭豆对豆象具有完全抗性, 近缘野生种 *V. reflexo-pilosa* 和 *V. minima* 的不同材料间对豆象的抗性存在差异^[10]; 此外, 他们还利用 RAPD 标记分析了豇豆属中野生种及近缘野生植物间的亲缘关系及遗传多样性^[11]。W. Seehalak 等^[12] 应用 AFLP 标记分析了来源于泰国及邻近地区的豇豆属种的遗传多样性。P. Somta^[13]、A. Kaga 等^[14] 利用饭豆、小豆与近缘种植物 *V. nakashimae* 的种间杂交分离群体分别构建了遗传连锁图谱, 并用于豆象抗性分析和比较基因组学研究。我国食用豆豇豆属野生种及近缘野生植物的搜集与研究相对滞后。杨人俊等^[15-16] 对辽宁省境内的野生小豆从形态特征、分布及其生态环境、野生小豆与小豆之间的杂交亲和性等方面进行了阐述, 首次以文字形式论证了野生小豆在中国的存在。金文林等^[17]、陶宛鑫等^[18]、赵波等^[19] 和宗绪晓等^[20] 在小豆种质资源遗传多样性分析中分别利用了 3 份和 5 份来自中国的野生小豆资源。高向阳等^[21]、范可章等^[22] 分别报道了郑州和安徽地区野生贼小豆 (*V. minima*) 的部分农艺性状、主要营养成分及营养特性等。

我国是豇豆属食用豆中小豆、绿豆、饭豆的起源地。自 2008 年起, 国家食用豆产业技术体系组织相关人员组成考察组, 到豇豆属食用豆类主产区进行了种质资源考察与搜集, 除搜集到豇豆属小豆、绿豆、饭豆的野生种外, 还搜集到豇豆属近缘野生植物 *V. minima*。本研究旨在通过对近年来考察搜集的豇豆属近缘野生植物 *V. minima* 进行表型性状鉴定与遗传多样性分析, 为豇豆属野生资源的考察收集与开发利用提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

考察组分别于 2008 年 9 月至 2013 年 9 月到北方豇豆属食用豆主产省区进行野外考察与收集。采集时以 GPS 记录采集地经、纬度。记录采集编号、采集时间、种质名称、粒色、采集生境、伴生植物等信息。2014 年 6–10 月选择其中不同来源地的材料 (表 1), 在河北省农林科学院堤上试验站种植观察。

表 1 试验材料名称及来源地

Table 1 Materials names and origins

序号 No.	种质名称 Accession name	拉丁名 Scientific name	来源地 Origin
1	Minima09-2	<i>V. minima</i>	天津蓟县
2	Minima11-7	<i>V. minima</i>	辽宁大连
3	Minima11-9	<i>V. minima</i>	河北遵化
4	Minima11-10	<i>V. minima</i>	河北遵化
5	Minima11-20	<i>V. minima</i>	山东烟台
6	野生小豆 1	<i>V. angularis</i> var. <i>nipponensis</i>	天津古强裕
7	野生小豆 2	<i>V. angularis</i> var. <i>nipponensis</i>	辽宁大连
8	野生小豆 3	<i>V. angularis</i> var. <i>nipponensis</i>	辽宁大鹿岛
9	冀红 9218	<i>V. angularis</i>	河北农科院粮油所
10	吉红 3 号	<i>V. angularis</i>	吉林省农业科学院

1.2 试验方法

1.2.1 农艺性状调查分析 每份材料种植 2 行, 行长 4 m, 行距 50 cm, 株距 16.7 cm, 采用人工穴播法播种, 每穴 3 粒。待第 3 片三出复叶展开后定苗, 每穴留苗 1 株。生长期间蔓生型材料采用竹竿搭架, 其他管理同常规大田。

生长期间调查的主要农艺性状包括开花期、成熟期、初生叶长、初生叶宽、幼茎色、主茎颜色、叶柄色、上胚轴长、茎节长、生长习性、茎粗、第 1~10 节间最大三出复叶顶叶的长与宽、第一分枝位置等。成熟收获后每个品种选取 5 株进行考种, 考查株高、分枝数、荚长、荚宽、单荚粒数、单株荚数、百粒重、粒长、粒宽、种脐色等。调查标准参考《小豆种质资源描述规范和数据标准》^[23]。

利用 DPS9.05 数据分析软件和 Microsoft Excel 进行数据处理。

1.2.2 DNA 提取及 SSR 标记分析 选择 21 份来自不同地域的 *V. minima* 材料, 参照刘长友等^[24] 的方法提取基因组 DNA。

从 196 对小豆 SSR 引物^[25] 中筛选出 16 对扩增

条带清晰、多态性好的引物用于后续分析。PCR 扩增反应参照钟敏等^[26]的方法。

利用 PopGen32 软件包计算遗传多样性指数 (genetic diversity index), 利用 NTSYS-pc2. 10t 作树状聚类图。

2 结果与分析

2.1 *V. minima* 野生资源的地理分布及原生境主要性状

2008 – 2013 年间考察组共搜集到 *V. minima* 野生资源 45 份, 资源的收集地点、粒色、生境及植株形态等信息列于表 2 和图 1。由表 2 可以看出, 我国

V. minima 野生资源广泛分布于北方各省区, 包括河北、北京、天津、辽宁和山东等省市, 分布范围在纬度 37° ~ 40°N, 经度 117° ~ 123°E 之间。由资源原生境的植株性状看, *V. minima* 根系发达, 入土较深; 主茎为蔓生、缠绕, 株高 50.0 ~ 150.0 cm; 托叶披针形, 叶片为三出复叶, 叶色深绿, 小叶大小变化较大, 多为披针形或阔披针形, 无毛; 总状花序, 花为黄色, 较小豆、绿豆花色偏深; 荚果为圆筒型, 荚色为黑色或褐色, 长 3.0 ~ 6.8 cm, 宽 3.5 ~ 4.3 mm, 裂荚性强, 成熟荚皮光滑无毛; 单荚粒数 4 ~ 8 粒, 粒色有黎色、浅黎色、浅绿色、褐色和黑色; 子粒小, 百粒重 1.68 ~ 3.23 g 之间, 种脐线型, 长且凸出明显。

表 2 *V. minima* 野生资源收集信息表

Table 2 Collection information of *V. minima*

收集地	份数	粒色	纬度 (N)	经度 (E)	生境	百粒重 (g)
Collection sites	Numbers	Seed color	Latitude	Longitude	Habitat	100-seed weight
辽宁大连庄河吴炉乡	8	黎、浅绿、浅黎	39°45′	123°04′	小树林内	1.68 ~ 2.64
天津蓟县古强峪村	5	黎	40°17′	117°53′	山坡上、小河沟旁	2.14 ~ 3.23
河北遵化市清东陵	12	黎、黑、浅黎、浅褐	40°08′	117°40′	水库旁、果树林内	2.42 ~ 2.98
山东烟台牟平武宁桥	8	黎、浅黎	37°32′	121°54′	小河边	2.12 ~ 2.56
山东烟台武宁镇心合村	5	黎	37°32′	121°54′	路旁树林	2.08 ~ 2.48
北京平谷峪口镇翟各庄	7	黎、浅绿、浅褐	40°20′	117°05′	杨树林	2.14 ~ 2.67



图 1 收集 *V. minima* 资源的子粒特征

Fig.1 Seed color and shape of *V. minima* collected

2.2 *V. minima* 表型性状变异分析

选择来源于不同地域的 5 份 *V. minima*、3 份野生小豆 (*V. angularis* var. *nipponensis*) 及 2 份栽培小豆 (*V. angularis*) 为试验材料, 统一种植观察, 以了解不同种间表型性状特点及变异差异。对 *V. minima*

野生材料表型性状的变异分析结果显示, *V. minima* 的生育期性状、植株形态性状及产量性状间存在较大差异 (表 3)。在生育期性状中, 花前生育日数材料间变异较大, 变异幅度在 48.00 ~ 61.00 d 之间, 变异系数为 10.77%。在植株形态性状中, 主茎节

长变异最大,变异幅度在 1.09 ~5.24 cm 之间,变异系数为 63.78%。其次为上胚轴长,变幅在 0.46 ~2.16 cm 之间,变异系数为 52.21%。株高变幅在 35.80 ~65.20 cm 之间,变异系数为 28.94%。茎粗变幅在 0.30 ~0.40 cm 之间,变异系数为 13.16%。

初生叶宽、顶叶宽变异幅度及变异系数最小。在产量性状中,单株荚数变异最大,变异幅度为 2.80 ~46.80 个,变异系数为 68.50%。其次为百粒重,变幅为 1.76 ~2.80 g,变异系数为 19.10%,而单荚粒数变异较小。

表 3 *V. minima* 农艺性状表现及变异程度

Table 3 Performance and variance of agronomical traits of *V. minima*

性状类型	性状	最小值	最大值	平均数	标准差	变异系数
Class	Trait	Min.	Max.	Mean	SD	(%) CV
生育期性状	花前生育日数(d) DBF	48.00	61.00	52.75	5.68	10.77
Growth period	全生育期(d) GP					
traits		92.00	95.00	93.50	1.73	1.85
植株形态性状	初生叶长(cm) FLL	1.47	1.78	1.67	0.14	8.50
Plant	初生叶宽(cm) FLW	1.20	1.29	1.25	0.05	3.74
morphological	上胚轴长(cm) EL	0.46	2.16	1.33	0.69	52.21
traits	主茎节长(cm) IL	1.09	5.24	2.91	1.86	63.78
	茎粗(cm) MST	0.30	0.40	0.35	0.05	13.16
	顶叶长(cm) TLL	1.58	1.74	1.70	0.09	5.52
	顶叶宽(cm) TLW	2.76	3.26	10.36	0.21	1.99
	株高(cm) PH	35.80	65.20	54.25	15.70	28.94
	主茎分枝(个) BN	4.40	5.40	4.95	0.44	8.96
	荚长(cm) PL	3.50	4.20	3.88	0.33	8.53
	荚宽(cm) PW	0.40	0.50	0.43	0.05	11.76
	粒长(cm) GL	0.39	0.46	0.42	0.03	6.80
	粒宽(cm) GW	0.31	0.34	0.33	0.01	4.29
产量性状	单荚粒数(粒) SNPP	4.40	5.50	4.85	0.51	10.45
Yield	单株荚数(个) PNPP	2.80	46.80	26.45	18.12	68.50
component traits	百粒重(g) 100-SW	1.76	2.80	2.26	0.43	19.10

DBF: Days before flowering, GP: Growth Periods, FLL: First leave length, FLW: First leave width, EL: Epicotyl length, IL: Internode length, MST: Main stem thickness, TLL: Terminal leaflet length, TLW: Terminal leaflet width, PH: Plant height, BN: Branch numbers, PL: Pod length, PW: Pod width, GL: Grain length, GW: Grain width, SNPP: Seed number per pod, PNPP: Pod number per plant, 100-SW: 100-seed weight. The same as below

2.3 *V. minima* 与野生小豆、栽培小豆表型性状比较

试验调查了 *V. minima*、野生小豆及栽培小豆幼苗、成株、叶片、花、荚果及子粒的形态性状。从调查结果和资源搜集地观察发现,所收集到的近缘野生种 *V. minima* 与野生小豆的幼茎色均为紫红色,成株的茎和叶柄绿中带有不同程度的紫红色,而栽培小豆的幼茎和成株的茎和叶柄均为绿色。另外, *V. minima* 花色较栽培种小豆和野生小豆偏深。

植株性状:近缘野生种 *V. minima* 的株高、茎粗、主茎分枝和上胚轴长分别为 74.25 cm、0.35 cm、4.95 个和 1.43 cm。野生小豆分别为 78.13 cm、0.30 cm、6.33 个和 1.29 cm。与栽培小豆相比, *V. minima* 与野生小豆近似,株高偏高(分别高

24.25cm 和 28.13cm),茎粗偏细(分别细 0.30mm 和 0.35mm),主茎分枝显著增多(分别多 2.5 个和 3.88 个),株型偏大,蔓生性状明显。但上胚轴偏短,而主茎节数相差不显著(图 2a,b,c,d)。

子粒性状:与野生小豆和栽培小豆相比,近缘野生种 *V. minima* 子粒的突出特征是种脐突出且种脐占种长比例高,但子粒大小与野生小豆相近,粒长、粒宽及百粒重的平均值分别为 0.44 cm、0.35 cm 和 2.26 g,而栽培种小豆分别为 0.69 cm、0.58 cm 和 13.61 g。栽培小豆子粒显著大于近缘野生种 *V. minima* 和野生小豆(图 2a,b,c)。另外, *V. minima* 和野生小豆种皮颜色以褐色、褐底黑花纹和黑色偏多,尚未发现粒色为红色的种质,而栽培种小豆的种皮颜色以红色偏多。

荚果性状:近缘野生种 *V. minima* 荚果长、宽和单荚粒数的平均值分别为 3.88 mm、0.43 mm 和 4.85 粒,野生小豆分别为 4.44 mm、0.33 mm 和 5.33 粒,而栽培小豆分别为 7.55 cm、0.7 mm 和 7.1 粒。与栽培小豆相比,*V. minima* 和野生小豆表现出荚果细小的显著特征(图 2b,c)。另外,资源考察搜集与性状调查显示,*V. minima* 和野生小豆炸荚性明显且荚色多样(黑色、褐色、黄白色)。栽培小豆荚色则较单一(多为黄白色)、不炸荚。

叶片性状:初生叶片和第 1~10 节间最大三出

复叶顶叶的长度和宽度反映了品种本身叶片的大小。近缘野生种 *V. minima* 初生叶片长度与宽度平均为 1.67 cm 和 1.25 cm,野生小豆分别为 1.64 cm 和 1.4 cm,栽培小豆分别为 2.94 cm 和 2.79 cm。野生小豆的最大复叶顶叶的长/宽为 2.33/3.75,近缘野生种 *V. minima* 为 1.7/2.86,栽培小豆则显著大于以上两者,为 7.95/6.61。可见,*V. minima* 与野生小豆的初生叶片和最大复叶顶叶的长宽均小于栽培种(图 2d)。显示了栽培小豆在进化过程中叶片变大的趋势。

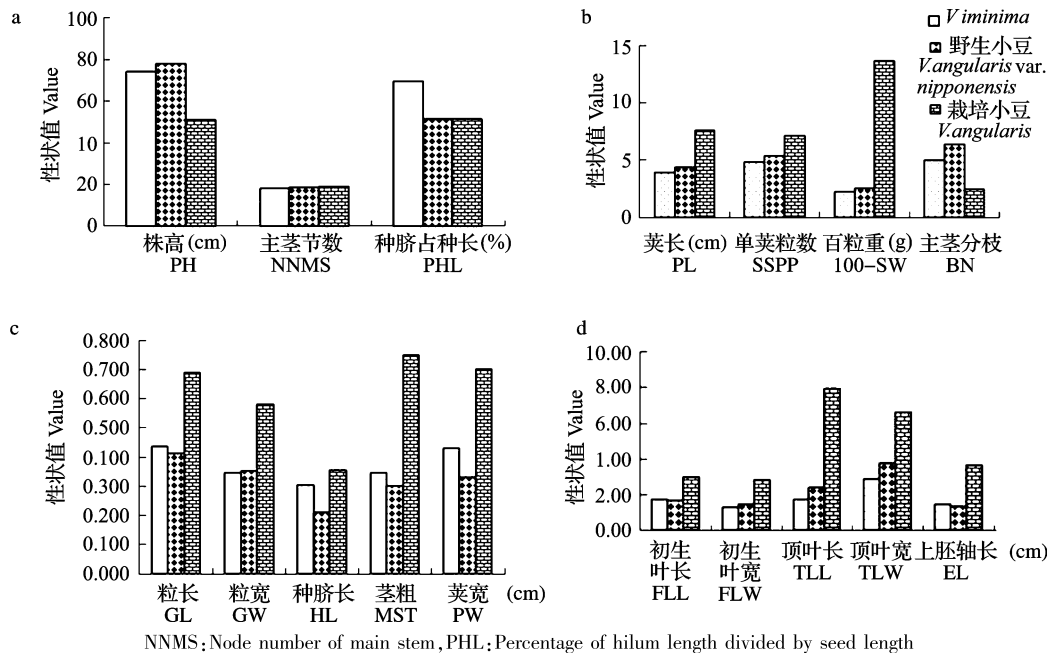


图 2 *V. minima* 与野生小豆、栽培小豆间性状比较

Fig. 2 Comparation of phenotypic traits among *V. minima*, *V. angularis* var. *nipponensis* and *V. angularis*

2.4 *V. minima* 与野生小豆、栽培小豆的亲缘关系分析

以调查的表型性状为指标,通过计算材料间的相似系数,对鉴定的种质材料进行聚类分析,以了解材料间的亲缘关系,为资源利用提供参考信息。如图 3 所示,当遗传距离为 0.52 时,可将材料分为 2 大类群,第 I 大类群由 *V. minima* 和野生小豆组成,第 II 大类群由栽培小豆组成。表明 *V. minima* 与栽培小豆间亲缘关系较远,而与野生小豆间亲缘关系较近。

2.5 *V. minima* 遗传多样性初步分析

利用筛选出的 16 个多态性 SSR 位点,在 21 份 *V. minima* 资源中共检测到 50 个等位变异,每个位点检测到的等位变异数目为 2~6 个,平均每个 SSR 位点 3.13 个等位变异(表 4)。其中等位变异最丰富(6 个)的 SSR 位点为 CEDG134(连锁群 10);

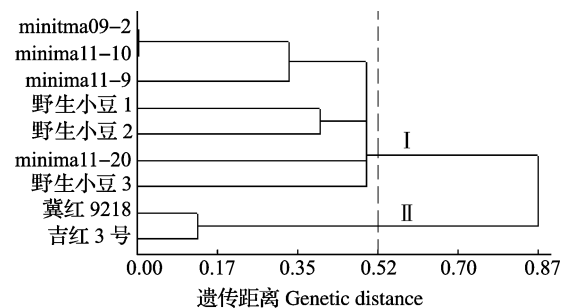


图 3 *V. minima*、野生小豆与栽培小豆间的聚类图

Fig. 3 Dendrogram analysis based on phenotypic traits

CEDG037(连锁群 6)和 CEDG254(连锁群 1)次之,各检测到 5 个等位变异;多态性信息含量的变异为 0.19~1.52,平均为 0.77,其中多态性信息含量最高的位点是 CEDG134,最低的是 CEDG189,分别位于第 10 和第 1 连锁群。

表 4 不同 SSR 位点检测的等位变异数及遗传多样性指数

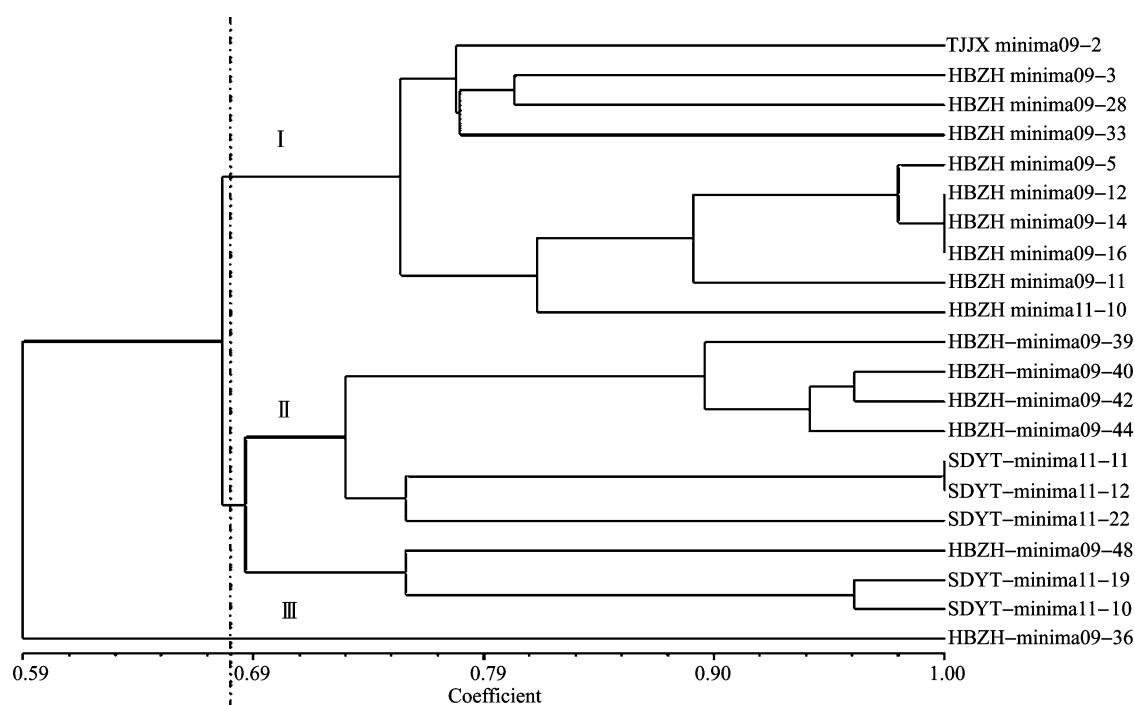
Table 4 Number of alleles and genetic diversity index for each SSR loci

SSR 位点 SSR locus	连锁群 Linkage group	等位变异数 Number of alleles	遗传多样性指数 Genetic diversity index
CEDG048	1	3	0.80
CEDG149	1	2	0.49
CEDG189	1	2	0.19
CEDG254	1	5	1.48
CEDG043	3	4	1.12
CEDG084	3	3	0.77
CEDG268	5	3	0.50
CEDG037	6	5	1.49
CEDG156	8	2	0.31
CEDG265	8	3	0.94
CEDG024	9	3	0.84
CEDG068	10	2	0.31
CEDG280	10	2	0.41
CEDG010	3	3	0.56
CEDG041	7	2	0.55
CEDG134	10	6	1.52
平均 Average		3.13	0.77

基于 UPGMA 的聚类分析显示(图 4),利用 16 对 SSR 标记的等位变异信息,可以在遗传相似系数 0.68 处将 21 份 *V. minima* 划分为 3 个类群。其中第 I 类群除天津蓟县和山东烟台各 1 份材料外,其余均为来自河北遵化的材料;第 II 类群包含来自山东烟台和河北遵化的各 5 份材料;来自河北遵化的 Minima09-36 单独构成一个类群。

3 讨论

中国是小豆起源地之一,其中小豆近缘野生种 *Vigna minima* 是栽培小豆品种改良和进化研究所需优异外源基因的主要来源,然而对其在生长环境和地理分布方面的研究却很少。为此本课题组在河北、天津、北京、辽宁、山东等小豆资源丰富的省及直辖市对野生小豆和小豆近缘野生植物 *Vigna minima* 进行了搜集,并对其分布及其生态环境做了相应了解。野生小豆和小豆近缘野生植物 *Vigna minima* 常散落生长在乔木或灌木林中潮湿的草丛内、沟渠边,适度耐荫,比较耐干旱瘠薄,杂草丛生的路边也能生长。据《中国植物志》记载,我国的云南、安徽、湖北、海南、台湾等地也有 *Vigna minima* 的分布,但近年来随着农业耕作制度的改变和城市化进程加快,



TJXX:天津蓟县;HBZH:河北遵化;SDYT:山东烟台

TJXX:Ji County of Tianjin, HBZH: Zunhua County of Hebei, SDYT: Yantai City of Shandong

图 4 基于遗传相似系数的聚类图

Fig. 4 Dendrogram based on coefficient of similarity

导致野生种栖息地遭到破坏,许多农作物近缘野生种的种群面临着严重的威胁。加强对 *Vigna minima* 等野生资源的搜集、评价和保护迫在眉睫。

种质资源是育种工作的基础,其中野生资源及近缘野生种在作物育种中发挥着重要的作用^[27]。如小豆近缘植物 *Vigna riukiensis* 较抗大豆胞囊线虫^[28]。利用这些野生种和近缘野生植物同栽培食用豆进行远缘杂交,可以将这些抗性基因引入栽培豆种中^[29-30]。本研究初步表明不同地域间 *V. minima* 遗传多样性丰富,同一地域内不同材料间也存在遗传差异,加强对这些资源的鉴定和评价有利于其育种应用。

根据本研究杂交试验证明, *Vigna minima* 与栽培小豆、野生小豆之间均可以正常杂交结实,且 *Vigna minima* 还可以作为小豆与饭豆间的桥梁亲本,用于小豆与饭豆间遗传物质的融合^[31]。因此,充分发掘利用 *Vigna minima* 等近缘野生资源,加强其遗传多样性、遗传特性、营养品质等研究,对小豆育种具有重要意义。

参考文献

- [1] 郑卓杰. 中国食用豆类学[M]. 北京:中国农业出版社,1997: 3-6
- [2] Tomooka N, Vaughan D A, Moss H. The Asian *Vigna* [M]// Genus *Vigna* subgenus *Ceratotropis* genetic resources. London: Kluwer Academic Publishers, 2002: 9-76
- [3] Tomooka N, Vaughan D A, Xu R Q, et al. Japanese native *Vigna* genetics resources[J]. Jpn Agr Res Quarterly, 2001, 35(1): 1-9
- [4] Tomooka N, Kaga A, Vaughan D A. The Asian *Vigna* (*Vigna* subgenus *Ceratotropis*) biodiversity and evolution [M]// Plant genome: biodiversity and evolution. Florida: CRC Press, 2006: 87-126
- [5] Tomooka N, Bujang I B, Anthonysamm S, et al. Exploration and collection of wild *Ceratotropis* Species in Peninsular Malaysia, Annual report on exploration and introduction of plant genetic resources [M]. Tsukuba: National Institute of Agrobiological Science, 1994: 127-142
- [6] Tomooka N, Srinives P, Boonmalison D, et al. Field survey of high temperature tolerant asian *Vigna* species in Thailand, Annual report on exploration and introduction of plant genetic resources [M]. Tsukuba: National Institute of Agrobiological Science, 2000: 171-186
- [7] Tomooka N, Kenichi A B E, Min S T, et al. Collaborative exploration and collection of cultivated and wild legume species in Myanmar, Annual report on exploration and introduction of plant genetic resources [M]. Tsukuba: National Institute of Agrobiological Science, 2003: 67-83
- [8] Tomooka N, Thadavong S, Boonphanousay C, et al. Field survey of *Vigna* genetic resources in Laos. Annual report on exploration and introduction of plant genetic resources [M]. Tsukuba: National Institute of Agrobiological Science, 2004: 77-91
- [9] Tomooka N, Senthil N, Pandiyan M, et al. Collection and Conservation of leguminous crops and their wild relatives in Tamil Nadu, India. Annual report on exploration and introduction of plant genetic resources [M]. Tsukuba: National Institute of Agrobiological Science, 2008: 113-125
- [10] Tomooka N, Kashiwaba K, Vaughan D A, et al. The effectiveness of evaluating wild species: Searching for sources of resistance to bruchid beetles in the genus *Vigna* subgenus *Ceratotropis* [J]. Euphytica, 2000, 115(1): 27-41
- [11] Kaga A, Tomooka N, Egawa Y, et al. Species relationships in the subgenus *Ceratotropis* (Genus *Vigna*) as revealed by RAPD analysis [J]. Euphytica, 1996, 88: 17-24
- [12] Seehalak W, Tomooka N, Waranyuwat A, et al. Genetic diversity of the *Vigna* germplasm from Thailand and neighboring regions revealed by AFLP analysis [J]. Genet Resour Crop Evol, 2006, 53: 1043-1059
- [13] Somta P, Kaga A, Tomooka N, et al. Development of an interspecific *Vigna* linkage map between *Vigna umbellata* (Thunb.) and *V. nakashimae* (Ohwi) and its use in analysis of bruchid resistance and comparative genomics [J]. Plant Breeding, 2006, 125: 77-84
- [14] Kaga A, Ohnishi M, Ishii T, et al. A genetic linkage map of azuki bean constructed with molecular and morphological markers using an interspecific population (*Vigna angularis* × *V. nakashimae*) [J]. Theor Appl Genet, 1996, 93: 658-663
- [15] 杨人俊, 韩亚光. 野赤豆在辽宁省的地理分布及其与赤豆间的杂交试验 [J]. 作物学报, 1994, 20(5): 607-613
- [16] 杨人俊. 野赤豆在我国的地理分布 [J]. 作物学报, 2001, 27(6): 905-907
- [17] 金文林, 文自翔, 濮绍京, 等. 应用 RAPD 分析小豆种质资源遗传多样性及遗传演化趋势 [J]. 中国农业科学, 2005, 38(2): 241-249
- [18] 陶宛鑫, 濮绍京, 金文林, 等. 野生小豆种质资源植株形态性状多样性分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2007, 8(2): 174-178
- [19] 赵波, 叶剑, 金文林, 等. 不同类型小豆种质 SSR 标记遗传多样性及性状关联分析 [J]. 中国农业科学, 2011, 44(4): 673-682
- [20] 宗绪晓, Vaughan D, Tomooka N, 等. AFLP 初析小豆栽培和野生变种 (*Vigna angularis* var. *angularis* and var. *nipponensis*) 间演化与地理分布关系 [J]. 中国农业科学, 2003, 36(4): 367-374
- [21] 高向阳, 韩帅, 马荣坤, 等. 郑州地区野生贼小豆资源特性研究初报 [J]. 广东农业科学, 2013(12): 164-166
- [22] 范可章, 杨家新, 王荣, 等. 贼小豆基本生物学特性及其饲用价值探索—与赤小豆和家绿豆比较研究 [J]. 广西植物, 2013, 33(3): 410-415
- [23] 程须珍, 王素华, 王丽侠. 绿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: 13-43
- [24] 刘长友, 程须珍, 王素华, 等. 用于绿豆种质资源遗传多样性分析的 SSR 及 STS 引物的筛选 [J]. 植物遗传资源学报, 2007, 8(3): 298-302
- [25] Han O K, Kaga A, Isemura T, et al. A genetic linkage map for adzuki bean [*Vigna angularis* (Willd.) Ohwi and Ohashi] [J]. Theor Appl Genet, 2005, 111: 1278-1287
- [26] 钟敏, 程须珍, 王丽侠, 等. 绿豆基因组 SSR 引物在豇豆属作物中的通用性 [J]. 作物学报, 2012, 38(2): 223-230
- [27] 侯向阳. 作物野生近缘种的保护和利用 [J]. 生物多样性, 1999, 7(4): 327-331
- [28] Satoshi A, Kushida A. Breeding soybean cyst nematode resistant azuki bean using wild *Vigna* germplasm, 14th MAFF International Workshop on Genetic Resources [M]. Tsukuba: National Institute of Agrobiological Science, 2009: 103-108
- [29] Tomooka N, Egawa Y, Kashiwaba K, et al. Incorporation of bruchid resistance factors from rice bean (*Vigna umbellata*) to azuki bean (*V. angularis*) [J]. Jpn J Trop Agric, 2003, 47: 75-76
- [30] Tanapon C, Prakrit S, Peerasak S, et al. Development of tetraploid plants from an interspecific hybrid between mungbean (*Vigna radiata*) and rice bean (*Vigna umbellata*) [J]. J Crop Sci Biotech, 2013, 16(1): 45-51
- [31] 刘长友, 范保杰, 曹志敏, 等. 豇豆属食用豆类间的远缘杂交 [J]. 中国农业科学, 2015, 48(3): 426-435