

№ 15

Консенсусный документ по биологии сои
Glycine max (L.) Merr.

Директорат по охране окружающей среды
Организация Экономического Сотрудничества и Развития

Париж 2000

ПРЕДИСЛОВИЕ

На первом заседании Рабочая группа ОЭСР по гармонизации регуляторного надзора в биотехнологии (в июне 1995 года) приняла решение сосредоточить свою деятельность на разработке консенсусных (согласованных) документов, приемлемых для всех стран-членов ОЭСР. Эти консенсусные документы содержат информацию для использования в регуляторной оценке определенного продукта. В области биобезопасности растений публикуются консенсусные документы по биологии некоторых видов растений, по конкретным свойствам, которые могут быть привнесены в данный вид, и по вопросам биобезопасности, возникающим в связи с генетической модификацией растений.

Данный консенсусный документ посвящен биологии *Glycine max* (L.) Merr. (сои). Он содержит общие сведения о растении, таксономии, центрах происхождения/разнообразия, методах идентификации, биологии размножения, гибридизации и экологии. Однако, экология растения в конкретных географических регионах не представлена, так как она может варьировать в зависимости от региона. При рассмотрении внутривидовых и межвидовых скрещиваний внимание уделяется подробному описанию возможной гибридизации между культурными видами и их близкими родственниками. В этом документе рассматриваются только те случаи гибридизации, которые не требуют вмешательства человека, и не приводится перечень всех успешных скрещиваний, который мог бы быть очень длинным и требующим внесения частых изменений.

Канада выступила в качестве лидера проекта при подготовке этого документа.

На совместном заседании Комитета и Рабочей Группы по химическим соединениям рекомендовано сделать настоящий документ доступным широкой общественности. Документ публикуется по распоряжению Генерального секретаря ОЭСР.

СОДЕРЖАНИЕ

Раздел I. Общие сведения, включая таксономию, морфологию и использование в качестве сельскохозяйственной культуры.....	04
Раздел II. Сельскохозяйственная практика выращивания	04
Раздел III. Центры происхождения вида.....	05
Раздел IV. Биология размножения	05
Раздел V. Культурная соя <i>Glycine max</i> в качестве самосеянного сорняка.....	05
Раздел VI. Скрещивание.....	05
A. Межвидовое/межродовое.....	05
B. Интрогрессия в родственные виды.....	06
B. Взаимодействие с другими организмами.....	06
Раздел VII. Краткое изложение экологии <i>Glycine max</i>	06
Раздел VIII. Ссылки.....	07
Приложение. Примеры возможного взаимодействия <i>G. max</i> с другими организмами в течение жизненного цикла.....	07

Раздел I. Общие сведения, включая таксономию, морфологию и использование в качестве сельскохозяйственной культуры

Культурная соя, *Glycine max* (L.) Merr., – это аутетраплоид ($2n=40$) из семейства бобовых *Leguminosae*, подсемейства *Papilionoideae*, трибы *Phaseoleae*, рода *Glycine* Willd. и подрода *Soja* (Moench). Это травянистое однолетнее растение с прямостоячим стеблем, достигающее до 1,5 метров в высоту. Сортам сои свойственны три типа развития: детерминантный, полудетерминантный и недетерминантный (Bernard и Weiss, 1973). Для детерминантного типа характерна приостановка роста в результате подавления вегетативной активности верхушечной почки, которая наступает с началом цветения. Сорты с детерминантным типом развития культивируются преимущественно на юге Соединенных Штатов Америки (обозначаются как группы развития с V по X). У растений с недетерминантным типом развития вегетативная активность продолжается в течение всего периода цветения. Сорты сои с недетерминантным типом развития культивируются, в основном, в центральных и северных регионах Соединенных Штатов Америки (обозначаются как группы развития с 000 по IV). Полудетерминантные типы имеют промежуточные стебли, рост которых прекращается сразу после периода цветения. Культивируемые сорта сои неустойчивы к заморозкам и погибают в условиях холодной зимы.

Первичные листья однолопастные, овальной формы, расположены на стебле супротивно. Вторичные листья – трехлопастные, расположенные поочередно; иногда на стебле можно встретить сложные листовые пластинки с четырьмя и более листочками. Клубеньковая корневая система состоит из стержневого корня и боковой корневой системы. Листья у большинства сортов опушенные, однако, встречаются и неопушенные. Цветок мотылькового типа состоит из трубчатой чашечки с пятью чашелистиками, венчика с пятью лепестками (один лепесток - парус, два лепестка - лодка и два лепестка - весла), одного пестика и девяти слитых тычинок с одиночной задней тычинкой. Тычинки имеют форму кольца в основании рыльца и удлиняются за день до опыления. В это же время приподнятые пыльники образуют кольцо вокруг рыльца. Боб прямой или немного изогнутый, его длина колеблется от 2 до 7 сантиметров, он состоит из двух половинок одиночного плодолистика, соединенных с помощью спинного и брюшного шва. Форма семени, обычно овальная, может изменяться в зависимости от культуры от почти шарообразной до продолговатой и сплюснутой.

Соя выращивается в качестве коммерческой культуры в 35-ти странах мира. Основные производители сои – США, Китай, Корея, Аргентина и Бразилия. Сою выращивают, главным образом, для получения семян. Она широко используется в пищевой и других отраслях промышленности и является одним из основных источников растительного масла и белка (в том числе для кормления животных).

Из сои, основного продукта питания в Европе и Северной Америке, получают очищенное растительное масло; из него производят маргарины и жиры для приготовления пищи, а также используют для заправки салатов. Кроме того, сою добавляют в различные продукты питания, например, в сухое молоко, соусы и мясные продукты. Соевая мука служит в качестве добавки для корма животным. Более того, сою используют как субстрат для получения дрожжей и антител, а также в производстве мыла и дезинфицирующих средств.

Соя, одна из самых древних культур - уроженка Северного и Центрального Китая (Нумовитц, 1970 г.). Первое упоминание о сое приводится в серии книг Pen Ts'ao Kong Mu, написанных китайским императором Sheng Nung в 2038 году до нашей эры. Исторические и географические сведения позволяют предположить, что соя впервые одомашнена в восточной части Китая между XVII-м и XI-м веками до нашей эры. (Нумовитц, 1970). В США – стране, являющейся в настоящее время крупнейшим производителем сои, она впервые появилась в 1765 году. (Нумовитц и Harlan, 1983).

Раздел II. Сельскохозяйственная практика выращивания

Соя – относительно короткодневное растение, поэтому период цветения наступает быстрее в условиях короткого дня. (Garner и Allard, 1920). Следовательно, фотопериодизм и температурная реакция особенно важны при определении зон адаптации сортов. Регионы для размещения данной культуры, в первую очередь, определяются теми областями, где она может быть оптимально адаптирована, а это, в свою очередь, зависит от географической широты расположения региона и продолжительности дня в период вегетации. В Северной Америке существует тринадцать групп развития (MG), от MG 000 на севере (45° северной широты) до MG X у экватора. В пределах каждой группы развития сорта подразделяются на раннеспелые, среднеспелые и позднеспелые.

Семя прорастает, когда температура почвы достигает 10°C, и при благоприятных условиях всходит

через 5-7 дней. В новых регионах выращивания сои необходимо провести инокуляцию *Bradyrhizium japonicum* для оптимальной эффективности клубеньковой корневой системы. Соя не дает хороших урожаев на кислой почве, поэтому может потребоваться известкование. Соя часто чередуется в севообороте с такими культурами, как кукуруза, озимая пшеница, яровые зерновые и бобы.

Раздел III. Центры происхождения вида

Glycine max принадлежит к подроду *Soja*, который также включает *G. soja* и *G. gracilis*. *Glycine soja*, дикорастущая разновидность сои, растет на полях, лесополосах, около дорог и на берегах рек во многих странах Азии. Дикая соя является эндемичным растением Китая, Кореи, Японии, Тайваня и бывшего СССР, но не произрастает в природных условиях на территории Северной Америки. Цитологический, морфологический и молекулярный анализы показывают, что *G. soja* является предком *G. max*. *Glycine gracilis* считается сорняковой или полудикой формой *G. max* с некоторыми фенотипическими характеристиками, промежуточными между *G. max* и *G. soja*. *Glycine gracilis* может быть промежуточным звеном в видообразовании *G. max* от *G. soja*. (Fekuda, 1933) или гибридом *G. soja* и *G. max*. (Hymowitz, 1970).

Раздел IV. Биология размножения

Соя относится к самоопыляемым видам растений и размножается семенами. Искусственная гибридизация используется для выведения культурных сортов растения.

Рыльце цветка сои восприимчиво к пыльце, примерно, за 24 часа до открытия пыльников и продолжает оставаться таким в течение 48 часов после их открытия. Пыльники формируются в бутоне и опыляют рыльце этого же цветка. В результате соя имеет высокие показатели самооплодотворения и перекрестное опыление составляет обычно менее 1% (Caviness, 1966).

Одно растение сои может произвести около 400 бобов, при этом в каждом узле располагается от двух до двадцати бобов. Каждый боб содержит от одного до пяти зерен. Ни боб, ни семя не имеют специфических особенностей, которые способствовали бы переносу семян животными.

Раздел V. Культурная соя *Glycine max* в качестве самосеянного сорняка

Семена культивируемых сортов сои в естественных условиях быстро теряют всхожесть и крайне редко могут находиться в состоянии покоя, поэтому только при определенных условиях они способны к самопроизвольным всходам на следующий сезон после культивации. Даже если семена сои, оставшиеся после уборки на полях, сохраняют всхожесть и прорастут, то такие растения неконкурентоспособны, и их можно уничтожить с помощью механических или химических средств борьбы с сорняками. Растение сои по своим признакам не является сорняком. В Северной Америке *Glycine max* не обнаруживается за пределами мест выращивания. В регулируемых экосистемах соя не выдерживает конкуренции с другими культурными растениями и растущими на пустырях сорняками.

Раздел VI. Скрещивание

А. Межвидовое/межродовое

При рассмотрении потенциального воздействия на состояние окружающей среды в результате неограниченного выпуска генетически модифицированной *Glycine max* важно иметь представление о возможном образовании гибридов, полученных при межвидовом и межродовом скрещивании с родственными видами. Образование гибридов может привести к интрогрессии новых признаков в эти родственные виды и в результате:

- родственные виды становятся более опасными сорняками;
- введение нового признака в родственные виды может повлечь за собой нарушение экосистемы.

Для того, чтобы признак был закреплен в геноме данного вида, необходимо проведение серий возвратных скрещиваний гибридов с растениями этого вида, а также важны высокая жизнеспособность и плодовитость потомства.

Подрод *Soja*, к которому принадлежит *G. max*, включает в себя *G. soja* Sieb. и Zucc. (2n=40), а также *G. gracilis* Skvortz. (2n=40), дикорастущие и полукультурные однолетние виды из Азии. *Glycine soja* (2n=40) – дикорастущее вьющееся однолетнее растение с маленькими, узкими, трехлопастными листьями, сиреневыми цветами и маленькими, круглыми, коричнево-черными семенами. Оно произрастает в диком виде в Корее, на Тайване, в Японии, в долине реки Янцзы, в Китае, а также на территории, граничащей с бывшим СССР. *Glycine gracilis*, промежуточная форма между *G. soja* и *G. max*, была найдена на северо-востоке

Китая (Skvortzow, 1927). Сравнительно просто были получены межвидовые, фертильные гибриды между *G. max* и *G. soja* (Sieb и Zucc.) (Ahmad и др., 1977, Hadley и Hymowitz, 1973; Broich, 1978) и между *G. max* и *G. gracilis* (Karasawa, 1952).

Кроме подрода *Soja*, род *Glycine* содержит подрод *Glycine*. Подрод *Glycine* состоит из двенадцати дикорастущих многолетних видов, в том числе *G. clandestina* Wendl., *G. falcata* Benth., *G. latifolia* Benth., *G. latrobeana* Meissn. Benth., *G. canescens* F.J. Herm., *G. tabacina* Labill. Benth., и *G. tomentella* Hayata. Эти виды являются местными для Австралии, Южно-Тихоокеанских островов, Китая, Папуа Новой Гвинеи, Филиппин и Тайваня (Hymowitz и Newell, 1981; Hermann, 1962; Newell и Hymowitz, 1978; Grant, 1984, Tindale, 1984, 1986). Гибриды диплоидных многолетних растений рода *Glycine* демонстрируют нормальный мейоз и являются фертильными.

Первые попытки гибридизации однолетних (подрод *Soja*) и многолетних (подрод *Glycine*) видов были неудачными. Хотя после опыления наблюдался рост боба, он вскоре засыхал и отпадал. (Palmer, 1965; Hood и Allen, 1980; Ladizinsky, 1979). Позже с помощью эмбриоспасения были получены *in vitro* межродовые гибриды между *G. max* и *G. clandestina* Wendl; *G.* между *max* и *G. tomentella* Hayata (Singh и Hymowitz, 1985; Singh и др., 1987); между *G. max* и *G. canescens* с использованием трансплантированного эндосперма в качестве питательного слоя (Broue, 1982). Во всех случаях потомки таких межродовых гибридов были стерильны.

Б. Интрогрессия в родственные виды

Соя может скрещиваться только с другими представителями *Glycine* подрода *Soja*. Возможность для такой передачи генов ограничена зоной произрастания дикорастущей сои. Дикая соя растет на территории Китая, Кореи, Японии, Тайваня и бывшего СССР. В Северной Америке соя в естественных условиях не встречается, и, хотя ее можно выращивать на опытных участках, не было сообщений ни об одном случае её несанкционированного распространения.

В. Взаимодействие с другими организмами

Таблица в Приложении предназначена для определения категорий организмов, взаимодействующих с *Glycine max*. Эта таблица, характерная для Северной Америки, служит одним из примеров. Эксперты в области биобезопасности должны составить сходные таблицы для своих стран. Они станут руководством для оценки возможного влияния выпуска генетически модифицированных растений на взаимодействующие с ними организмы.

От заявителя не требуется сравнение характера всех взаимодействий с другими организмами, возникающих у традиционной сои и её трансгенных аналогов. В зависимости от новых признаков заявитель может сообщить данные только для некоторых типов взаимодействий. Однако, в таких случаях заявителю необходимо представить научное объяснение того, что другие типы взаимодействий не имеют значения. Например, заявитель может не представлять данные о потенциальной возможности превращения в сорняк растения с новыми признаками в случае, если есть доказательства, что новые признаки не повлияют на репродуктивные характеристики и характеристики выживаемости *G. Max*, как напрямую, так и опосредованно. Некоторые организмы выделены в таблице в отдельные категории (насекомые-опылители, микоризы, животные, птицы, почвенные микробы и почвенные насекомые). От заявителя требуется предоставление подробной информации о взаимодействиях с индикаторными видами в каждой категории. Если воздействие растения с новыми признаками на другие организмы (целевые или не целевые организмы) значительно, необходимо рассмотреть вторичные эффекты.

Этот раздел будет регулярно обновляться с включением соответствующих новых данных по мере их появления.

Раздел VII. Краткое изложение экологии *Glycine max*

1. *Glycine max* (L.) Merr., культурная соя – однолетнее растение, которое не найдено в естественных условиях произрастания (Hymowitz, 1970). Это одомашненное растение является на самом деле чрезвычайно вариабельным, что определило разнообразие местных сортов сои в Восточной Азии. Подрод *Soja* содер-

жит дополнительно *G. max*, *G. Soja* и форму, известную как *G. gracilis*, по морфологическим признакам занимающую промежуточное положение между *G. max* и *G. Soja*. Это полукультурная или сорняковая форма известна только на северо-востоке Китая.

2. *Glycine soja* - предполагаемый прародитель культурной сои. Это однолетнее стелющееся или тонкое вьющееся растение, распространенное в Китае, на территориях, граничащих с бывшим СССР, в Корее, Японии и на Тайване. Оно растет на полях, вдоль живых изгородей и дорог и по берегам рек.

Раздел VIII. Ссылки

- Ahmad, Q.N., E.J. Britten and D.E. Byth 1977 Inversion bridges and meiotic behavior in species hybrids of soybeans. J. Hered. 68: 360-364.
- Bernard, R.L. and M.G. Weiss 1973 Qualitative Genetics. Soybeans, Production and Uses. B.E. Caldwell (ed.). Agronomy Series, American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA. pp. 117-154.
- Broich, S.L. 1978 The systematic relationships within the genus *Glycine* Willd. subgenus *Soja* (Moench) F.J. Hermann. M.S. thesis. Iowa State University, Ames.
- Brou, P., J. Douglass, J.P. Grace and D.R. Marshall 1982 Interspecific hybridisation of soybeans and perennial *Glycine* species indigenous to Australia via embryo culture. Euphytica 31: 715-724.
- Caviness, C.E. 1966 Estimates of natural cross-pollination in Jackson soybeans in Arkansas. Crop Sci. 6:211.
- Fekuda, Y. 1933 Cytological studies on the wild and cultivated Manchurian soybeans (*Glycine* L.). Jap. J. Bot. 6: 489-506.
- Garner, W. W. and H. A. Allard 1920 Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction of plants. J. Agric. Res. 18: 553-606.
- Grant, J.E. 1984 Interspecific hybridization in *Glycine* Willd. Subgenus *Glycine* (*Leguminosae*), Aust. J. Bot. 32: 655-663.
- Hadley, H.H. and T. Hymowitz 1973 Speciation and cytogenetics. Soybeans, Production and Uses. B.E. Caldwell (ed.). Agronomy Series, American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA. pp. 97-116.
- Hermann, F. J. 1962 A revision of the genus *Glycine* and its immediate allies, USDA Tech. Bull. 1268: 1-79.
- Hood, M.J. and F.L. Allen. 1980 Interspecific hybridization studies between cultivated soybean, *Glycine max* and a perennial wild relative, *G. falcata*. Agron. Abst. American Society of Agronomy, Madison, WI. pp.58.
- Hymowitz, T. 1970 On the domestication of the soybean. Econ. Bot. 24: 408-421.
- Hymowitz, T. and C.A. Newell 1981 Taxonomy of the genus *Glycine*, domestication and uses of soybeans. Econ. Bot. 37: 371-379.
- Hymowitz, T. and J.R. Harlan 1983 Introduction of soybeans to North America by Samuel Bowen in 1765. Econ. Bot. 37: 371-379.
- Karasawa, K. 1952 Crossing Experiments with *Glycine soja* and *G. gracilis*. Genetica 26:357-358.
- Ladizinsky G., Newell C.A. and T. Hymowitz 1979 Wild Crosses in soybeans: prospects and limitations. Euphytica 28:421-423.
- Newell, C. A. and T. Hymowitz 1978 A reappraisal of the subgenus *Glycine*. Am. J. Bot. 65: 168-179.
- Palmer, R.G. 1965 Interspecific hybridization in the genus *Glycine*. M.S. thesis. University of Illinois, Urbana, IL.
- Singh, R. J. and T. Hymowitz 1985 An intersubgeneric hybrid between *Glycine tomentella* Hayata and the soybean, *G. max*. (L.) Merr. Euphytica 34: 187-192.
- Singh, R. J., K.P. Kollipara and T. Hymowitz 1987 Intersubgeneric hybridization of soybeans with a wild perennial species, *Glycine clandestina* Wendl. Theor. Appl. Genet. 74: 391-396.
- Skvortzow, B.V. 1927 The soybean - wild and cultivated in Eastern Asia. Proc. Manchurian Res. Soc. Publ. Ser. A. Natural History. History Sect. No. 22:1-8.
- Tindale, M.D. 1984 Two eastern Australian species of *Glycine* Willd. (*Fabaceae*). Brunonia 7: 207-213.
- Tindale, M.D. 1986 Taxonomic notes in three Australian and Norfolk island species of *Glycine* Willd. (*Fabacea: Phaseolae*) including the choice of a neotype of *G. clandestina* Wendl. Brunonia 9: 179-191.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Примеры потенциального взаимодействия *G. max* с другими организмами в течение жизненного цикла

Другие организмы	Взаимодействие с <i>G. max</i>
Традиционное название	Патоген; Симбионт или полезный организм; Консумент; Передача гена
Бурая пятнистость (<i>Septoria glycines</i>)	Патоген
Ложная мучнистая роса (<i>Peronospora trifoliorum</i> var. <i>manshurica</i>)	Патоген
Стеблевая гниль (<i>Phialophora gregata</i> или <i>Acremonium strictum</i>)	Патоген
Фитофтороз корней и стебля (<i>Phytophthora megasperma</i>)	Патоген
Стеблевой рак (<i>Diaporthe phaseolorum</i> var. <i>caulivora</i>)	Патоген
Стеблевая и корневая гниль (ризоктониоз) (<i>Rhizoctonia solani</i>)	Патоген
Черная ножка (<i>Pythium</i> spp.)	Патоген
Фузариозное увядание (<i>Fusarium</i> spp.)	Патоген
Склеротинеоз (<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>)	Патоген
Стручковая и стеблевая гниль (<i>Diaporthe phaseolorum</i> var. <i>sojae</i>)	Патоген
Бактериальный ожог (<i>Pseudomonas syringae</i>)	Патоген
Мозаичный вирус сои (SMV)	Патоген
Антракноз (<i>Colletotrichum truncatum</i>)	Патоген
Розовая плесень семян (<i>Cercospora kikuchii</i>)	Патоген
Настоящая мучнистая роса (<i>Microsphaera diffusa</i>)	Патоген
Галловая нематода (<i>Meloidogyne</i> spp.)	Патоген
Клещ паутинный (<i>Acari: Tetranychidae</i>)	Консумент
Соевая нематода (<i>Heterodera glycines</i>)	Консумент
Соевая пяденица, белокрылка (<i>Lepidoptera</i> s)	Консумент
Почвенные насекомые	Консумент
Птицы	Консумент
Травоядные животные	Консумент
Насекомые-опылители	Симбионт или Полезный организм; Консумент
Микоризные грибы	Симбионт или Полезный организм
Почвенные микробы	Симбионт или Полезный организм
Земляные черви	Симбионт или Полезный организм
Другие <i>G. max</i>	Передача гена
Прочие	-