

稻种资源学

罗利军 应存山 汤基祥 主编
湖北科学技术出版社

PRICE 35.00/PLAID RESOURCES

前言

1. 稻与稻种资源

一幅宏巨的历史画卷:约1万年前,我们的祖先——原始氏族,在进行着采取野生植物种子为食的活动。具有良好食味的野生稻引起了他们的强烈兴趣,从野生稻种子自然落粒、萌发生长和成熟的现象中得到启示,他们尝试着收取野生稻谷,重复着播种和收获的粗放过程,开创了水稻的种植业。

原始的栽培稻种经历着一个重要的过程:一方面,随着全球生态、地理和气候的变化,稻种受到广泛的自然选择;另一方面,人类为了满足日益发展的生活需要,不断地进行着有意识的人工选择活动。自然和人工选择的结合形成了稻种的遗传多样性,稻作栽培亦在全球范围内传播开来。从北纬50°至南纬40°,从海平面至海拔2500m以上,约120多个国家和地区种植着各种类型的水稻品种,水稻成为全世界最重要的粮食作物,全球一半以上的人口以稻米为食。在我国,水稻更是第一粮食作物,稻谷产量占粮食总产的44%左右。因此,整个稻作科学,包括稻的起源与演变、稻的遗传与育种、稻的生态与生理生化、稻的耕作与栽培等等,一直并将继续受到广泛的重视,取得了瞩目的成就。

提高水稻生产力是稻作科学研究的核心,稻种资源是一切水稻科学研究的物质基础。历史上水稻生产力的每一次重大突破都是建立在优良稻种资源的发掘、研究和利用之上的。矮秆资源、雄性不育资源、抗性资源、优质资源等有利基因资源在水稻育种和生产上已发挥并继续发挥着重要的作用。

目前,食物、人口、环境和能源成为国际社会面临的四大重要问题,全球粮食库存量减少,7亿人面临饥荒,加上未来30年人口将增加25亿,形势非常严峻。水稻作为最主要的粮食作物之一,肩负重任。优良的水稻品种在增加粮食、提高效益、节约能源和减少环境污染等方面均具有举足轻重的作用。因此,提高水稻产量、改进稻米品种、增加品种抗性是农业科学研究的热点,是重中之重的项目。作为水稻研究物质基础的稻种资源,亦成为人类社会解决人口和粮食问题的希望所在。随着人类社会向21世纪迈进,稻种资源作为一个重要的

科学体系,将发挥愈来愈重要的作用。

2. 稻种资源研究历史与稻种资源学的形成

稻种资源,又称水稻基因资源,广义地讲,是指决定水稻性状的细胞核内基因和核外基因的总和,一般包括栽培稻、野生稻及各类遗传与育种材料。

作为作物品种资源的重要组成部分,稻种资源研究经过了从简单到复杂,从低级到高级的过程,也随着生产力的发展、人类社会的需要和科学技术以及人类文明的进步而进步。从稻种资源的自然存在到人为有意识地进行驯化、搜集,从作为育种的原始材料到作为一项独特的研究体系,稻种资源研究一步步得到全面的发展。

在长期的水稻栽培过程中,人们曾有意识地进行栽培水稻的特征、特性描述,东汉许慎《说文解字》中对粳、粳稻的解释是最早的有关栽培稻类型的记载。18世纪中期,Linnenus(1753)将栽培稻名定为 *O. sativa* L.。随后,不同学者进行了深入的稻属植物分类研究。19世纪末期,De Candolle(1886)最早进行了稻的起源研究。20世纪以后,稻种资源的研究蓬勃发展,以加藤(1928)、Roschevicz(1931)、Chevalier(1932)、Chatterjee(1948)、丁颖(1949,1957)、Tateoka(1963)、Nayar(1973)、张德慈(1976)等为代表的学者围绕着稻的起源、演变、分类进行了大量的研究。20世纪30年代开始,各地陆续进行了大规模的稻种资源的考察和收集活动,并与之相对应地进行了初步的评价保存研究。20世纪60年代末期,第一个具有长、中、短三期贮存功能的现代化种质库在国际水稻研究所建成,并逐步建立了一系列的稻种资源保存与管理方法。20世纪70年代以来,开展了全球范围内的稻种资源考察、收集、评价、创新和利用研究,至目前为止,在四个方面取得重大进展:

(1)除少数地区外,基本上完成了全球范围的稻种资源的考察和收集活动。至1995年底,40.5万份水稻样品保存于国际水稻所,中国、印度、美国 and 泰国的种质库中。目前,我国已鉴定编目稻种资源71970份,入库保存64186份,野生稻入库保存8362份。

(2)建立了稻种资源的保存体系。以国际水稻研究所种质库为代表的一批现代化种质库在全球主要产稻国落成并顺利运行,入库资源得到妥善保存。我国除国家种质库长期保存所有收集样品外,还建立了一些省级种质库。有关种质的保存方法、种子生理和活力监测等方面作了大量的研究,与种质库相应的数据库亦在国际水稻研究所及美国、日本、中国等国家和地区建成。

(3)多学科评价稻种资源方法逐步完善。从形态学、生理学、遗传学诸方面对稻种资源的形态农艺性状、抗性和米质及其他方面的研究已取得一定的成果,有的理论方法如程氏六性状分类、光温反应分类已广泛应用于水稻育种实践。

(4)部分优异稻种资源的利用已发挥巨大的作用。通过系统的研究和评价,发掘出大量的有利基因,如抗病虫、米质、优异农艺性状等。矮秆基因和雄性不育基因的发掘、利用已分别使水稻产量增加20%以上。广亲和基因和两用核不育系基因资源正在发挥重要的作用。

上述稻种资源的研究为水稻科学的发展提供了雄厚的物质基础,同时,相关学科亦飞速发展并不断向稻种资源领域渗透。近年来,遗传学、生物化学、现代生物技术、电子显微技

术、计算机等学科更是突飞猛进,为稻种资源的研究提供了更深入、更细致的方法论,促进了稻种资源的发展。稻种资源已成为一门具有独特意义的新兴学科。

3. 稻种资源学的任务及其与其他学科的关系

稻种资源学是研究稻种起源和演变、稻种多样性保存和评价、稻种多样性创新和利用的学科,其具体研究内容包括稻种资源的考察、收集、整理、编目、保存、评价、创新和利用等各个方面。

现代科学技术的发展,导致学科的分化和学科间的综合。一方面,由于生产发展、技术进步、科学发达,促进学科分化和专门化,另一方面,在各部门学科之间,相互依赖,相互渗透,相互促进,从而产生多学科综合研究的边缘学科。稻种资源就是在这种科学发展的趋势下应运而生的,与其他学科有着密切的关系。

遗传学和生物化学为稻种资源学提供了最基本的理论方法。细胞遗传学、分子遗传学以及同工酶技术研究稻的起源、演变和分类得到广泛应用。孟德尔遗传和连锁遗传定律为稻种资源的评价提供了科学的基因分析方法。许多生物技术,如体细胞无性系变异、花药培养、分子标记辅助选择及转基因技术为稻种资源的创新展示了广阔的前景。

稻种资源的考察、收集和鉴定需要有水稻形态解剖学的专门知识,并应掌握水稻生态学、气象学的基本原理。水稻引种规律来自水稻生态学的基本内容,对稻种资源在全球范围的引种具有重要的指导作用。

植物生理学中有关种子生理的原理是稻种资源异地保存的理论基础。种子活力、种子生理代谢是稻种资源保存研究的主要内容。材料物理学、电学的专门知识亦应用于稻种资源种质库的设计、建设和管理之中。

电子计算机技术为有效地管理数以万计的稻种资源提供了科学的手段。稻种资源数据库的建立是稻种资源学的重要内容,而科学的数据系统必需依赖于高效率的电子计算机的合理应用。

作物育种学中有关品种改良的基本方法和原理同样适应于稻种资源的创新。在未来亲本选育、特殊遗传材料构建过程中,需应用系统选择、杂交选育、轮回选择、诱变育种以及生物技术诸方面的方法。

只有多学科的通力协作和知识融汇才能对各类稻种资源进行全面、系统和合理的评价。对水稻抗病性的评价,需要植物病理学、经典和分子遗传学、田间试验与生物统计学等方面的基础知识;而对稻米品质的评价,则还需具有谷物化学方面的理论基础。要全面评价一个水稻种质资源的产量潜力、稻米品质、抗性水平、适应能力和育种价值,应具有田间试验和生物统计学,形态解剖学,经典、数量和分子遗传学,植物保护学,谷物化学,逆境生理及栽培生理学诸方面的专门知识。

4. 稻种资源学的内容及其他

《稻种资源学》是国内外稻种资源多年研究成果积累的结果,亦是稻种资源与其他相关学科基本理论与方法相结合的产物。《稻种资源学》将全面、系统地总结和分析稻种起源和

分化、遗传多样性特征、稻种资源收集、保存、评价、创新和利用的原理和方法,探索稻种资源的研究方向。

《稻种资源学》全书共分为 27 章。第 1~15 章主要介绍稻种资源学涉及的各个方面的研究内容和理论方法,其中,第 1、2 章阐述稻的起源、演变、分类及稻的多样性;第 3 章简要介绍了稻的生长发育和形态特征,作为稻种资源考察、收集、鉴定、评价的基础;第 4 章围绕稻的考察和整理,作为稻种资源的收集的一个重要内容;第 5 章着重介绍稻种资源的引种和检疫;第 6~10 章概述稻种资源保存和管理原理与方法,包括种质库、野生稻圃的设计与管理、种子贮藏的生理生化和稻种资源的数据库;第 11、12 章分别从经典遗传学和现代分子生物学两方面概述稻种资源遗传评价的理论与方法。核心种质是目前稻种资源研究的热点,故特设第 13 章,侧重介绍核心种质建拓的原理和方法以及目前核心种质研究的现状;第 14 章阐述稻种资源创新的基本原理和方法。野生稻含有丰富的遗传多样性,对野生稻有利基因的发掘和转移是稻种资源研究的重点,故亦特设第 15 章,着重介绍野生稻有利基因转移的途径与方法。第 16~22 章分别围绕水稻优异农艺性状、抗病虫、优质米等资源进行专门论述,介绍各类优异资源的发掘、研究、评价和利用。水稻杂种优势利用是稻作科学的重大发展,三系法杂交稻的成功曾使水稻产量大幅度提高,二系法和一系法杂交稻为水稻生产展示了广阔的前景,因此,在第 23~27 章内,就与杂种优势利用有密切关系的各类资源,包括质核互作雄性不育和保持系、两用核不育系、雄性不育恢复系、广亲和系、无融合生殖资源,进行专门的阐述。本书最后列出了所有重要参考文献,以便读者查考并作进一步研究之用。在后记部分,对稻种资源的发展前景,进行了展望,为稻种资源学科的研究描绘了美好的蓝图。

《稻种资源学》的出版标志着稻种资源研究已形成一个独立的学科。这是长期从事稻种资源及有关学科的广大研究者刻苦钻研、不断进取的结果,在此,谨向所有从事过稻种资源研究的科技工作者、本书作者以及支持本书出版的有关单位和人员致以诚挚的感谢。

由于《稻种资源学》是第一部反映稻种资源学科的专著,涉及面广,系统性强,虽然我们尽了最大的努力,但由于知识和经验上的局限性,加上时间紧迫,不当之处,敬请读者批评指正。

罗利军

2000 年 10 月

1 稻的起源与遗传多样性	汤陵华 (1)
1.1 稻的起源	(1)
1.2 稻的演化	(3)
1.3 研究方法	(5)
1.4 遗传多样性	(8)
2 稻种资源的分类	罗利军 应存山 (12)
2.1 分类方法	(12)
2.2 稻属种的分类与检索	(14)
2.3 栽培稻的分类	(21)
2.4 稻种资源的分类	(32)
3 稻的生长发育和形态结构	罗利军 应存山 (36)
3.1 稻的生长发育过程	(36)
3.2 稻的形态特征与结构	(45)
3.3 稻种资源的性状描述	(49)
4 稻种资源的考察与收集	应存山 罗利军 (51)
4.1 考察收集的技术和物质贮备	(51)
4.2 系统考察和收集的方法	(54)
4.3 稻种资源考察和收集概况	(60)
5 稻种资源的引种与检疫	汤圣祥 应存山 (69)
5.1 我国稻种资源的引种概况	(69)
5.2 INGER(国际水稻遗传评价网)种质引种	(74)
5.3 引种规律	(78)
5.4 引种方法	(82)
5.5 引种检疫	(84)
5.6 引进品种的译名和命名	(85)

6 稻种资源的鉴定与编目	应存山 罗利军 (89)
6.1 稻种资源的登记和整理	(89)
6.2 稻种资源的繁种和鉴定	(91)
6.3 稻种资源的编目	(100)
7 种质资源库的设计与管理	陈叔平 (107)
7.1 稻种资源保存特点和方法	(107)
7.2 种质库的设计	(109)
7.3 种质库管理	(115)
7.4 科研管理	(122)
8 野生稻圃的设计与管理	吴惟瑞 潘大建 梁 能 (125)
8.1 野生稻资源保存战略	(125)
8.2 野生稻圃的设计	(127)
8.3 野生稻圃的管理	(130)
8.4 野生稻种质保存的生物学特性	(135)
9 水稻种子贮存的生理生化	林榕辉 (144)
9.1 水稻种子的休眠	(144)
9.2 水稻种子的生活力和活力	(145)
9.3 水稻种子的贮藏寿命	(146)
9.4 水稻种子衰老的生理生化	(153)
9.5 水稻种子生活力及活力的测定	(156)
10 稻种资源数据库	张贤珍 曹永生 (160)
10.1 中国稻种资源数据采集网及数据规范化	(161)
10.2 中国稻种资源数据库系统设计	(164)
10.3 中国稻种资源数据库管理系统的程序设计	(170)
10.4 数据库管理系统的应用软件	(172)
11 稻种资源遗传评价的理论与方法	罗利军 (193)
11.1 遗传评价的生物统计学基础	(193)
11.2 质量性状的遗传评价	(198)
11.3 数量性状的遗传评价	(211)
11.4 水稻遗传测验材料	(222)
12 生物技术在稻种资源研究中的应用	徐云碧 罗利军 (229)
12.1 种质资源研究中的新概念	(229)
12.2 组织培养与种质资源研究	(232)
12.3 分子标记技术与稻种资源研究	(234)
12.4 基因克隆和转化与种质资源研究	(246)
13 稻属核心种质的建拓	汤圣祥 (251)
13.1 核心种质的概念	(251)

13.2 建立核心种质的基本步骤	(253)
13.3 生物技术在核心种质中的应用	(255)
13.4 稻属核心种质的构建	(256)
13.5 核心种质的未来重要研究热点	(260)
14 稻种资源创新的理论与方法	罗利军 (261)
14.1 稻种资源创新的概念和目标	(261)
14.2 稻种资源创新的基本方法	(264)
14.3 生物技术在稻种资源创新中的应用	(270)
14.4 田间基因库的建拓	(274)
15 野生稻有利基因的发掘与转移	何光存 (277)
15.1 野生稻有利基因的鉴定和发掘	(278)
15.2 野生稻基因的转移与利用	(286)
15.3 生物技术在野生稻有利基因转移中的应用	(294)
16 优良农艺性状稻种资源	梅捍卫 (298)
16.1 矮秆稻种资源	(299)
16.2 不同熟期的稻种资源	(301)
16.3 大穗大粒稻种资源	(304)
16.4 理想株型与高光效稻种资源	(306)
16.5 少蘖大穗稻种资源与“超级稻”	(309)
16.6 抗倒性稻种资源	(310)
16.7 再生稻资源	(313)
17 水稻抗病性基因资源	罗利军 (315)
17.1 抗稻瘟病基因资源	(315)
17.2 抗白叶枯病基因资源	(332)
18 水稻抗虫资源	胡国文 (351)
18.1 水稻主要害虫及分类	(352)
18.2 水稻抗虫资源筛选、鉴定及抗源分布	(355)
18.3 水稻抗虫基因分析	(368)
18.4 水稻抗虫新种质的创造	(375)
19 稻耐逆性资源	朱德峰 李太贵 郭望模 (382)
19.1 稻种资源耐冷性鉴定研究	(382)
19.2 稻种资源耐旱性鉴定研究	(387)
19.3 稻种资源耐盐性鉴定研究	(391)
20 稻耐低营养元素的种质资源	朱德峰 (395)
20.1 稻耐低钾种质的研究	(395)
20.2 稻耐低氮种质的研究	(399)
21 稻种优质米资源	罗玉坤 (403)

21.1 稻种优质米资源评价的重要性	(403)
21.2 稻种优质米资源的内容及测定方法	(404)
21.3 稻种优质米的分级与评价标准	(409)
21.4 稻种优质米资源的评价与筛选	(414)
22 有色米资源	钟代彬 (423)
22.1 有色米资源的类型	(423)
22.2 有色米资源的发掘	(424)
22.3 有色米资源的研究	(426)
22.4 有色米资源的改良和开发利用	(430)
23 稻雄性不育系资源和保持系资源	罗利军 (432)
23.1 质核互作雄性不育系和保持系的发掘和创新	(432)
23.2 质核互作雄性不育系的标准与分类	(440)
23.3 质核互作雄性不育系和保持系资源的研究和评价	(443)
24 稻两用核不育系资源	罗利军 (449)
24.1 两用核不育系资源的发掘、选育和创新	(449)
24.2 两用核不育系的光温反应与分类	(458)
24.3 两用核不育系的遗传研究	(461)
25 雄性不育恢复系基因资源	应存山 罗利军 (467)
25.1 恢复系基因资源的发掘、创新和选育	(467)
25.2 恢复系的类型和恢复基因分布	(475)
25.3 恢复系基因资源的遗传研究	(480)
26 水稻广亲和基因资源	罗利军 应存山 (485)
26.1 亚种间杂交与广亲和资源	(485)
26.2 广亲和基因资源的发掘	(488)
26.3 广亲和资源的研究和评价	(494)
26.4 广亲和资源的创新和利用	(502)
27 稻无融合生殖资源	蔡得田 (507)
27.1 植物无融合生殖与水稻育种策略	(507)
27.2 水稻无融合生殖材料的筛选与鉴定	(516)
27.3 水稻无融合生殖资源的评价	(519)
27.4 水稻无融合生殖资源的发掘与利用展望	罗利军 应存山 (536)
参考文献	(540)
稻种资源学科的展望(后记)	(570)

1 稻的起源与遗传多样性

1.1 稻的起源

关于稻的起源,研究焦点着重于祖先种、起源地及初始栽培时间三个方面,也就是栽培稻何时、在何处由何种野生稻进化而来的问题。

1.1.1 亚洲栽培稻的祖先种

栽培稻属禾本科稻属,稻属中有 20 余个种,其中大部分是野生种,栽培种只有 *Oryza sativa* L. 和 *O. glaberrima* Steud. 两个种。*O. glaberrima* Steud. 的种植范围局限在非洲的中西部,因而也被称为非洲栽培稻。其起源是由野生稻 *O. togistaminata* Chev. 于公元前 1 500 年前后演化而成,亲缘关系和演化途径都已比较清楚。*O. sativa* L. 起源于亚洲,栽培范围几乎遍及世界各地,通常称为亚洲栽培稻。

关于亚洲栽培稻的祖先种,盛永等(1968)从细胞遗传学的角度研究了野生稻和栽培稻杂种的染色体行为后,认为亚洲栽培稻的祖先种应是具有 AA 染色体组、 $2n = 24$ 的野生稻。此外,冈彦一等比较了野生稻的群体遗传学,究明了野生型和栽培型间变异的连续性,认为栽培稻的祖先应当是多年生野生稻类型。森岛(1973)对分布于亚洲的主要野生稻进行了生理生化及生态学多方面的研究后,认为亚洲栽培稻的祖先是分布于印度以东的亚热带到热带这一广阔地区的 *O. rufipogon*。这一结论已基本形成共识。

1.1.2 亚洲栽培稻的起源地

关于亚洲栽培稻的起源地,主要有印度说、中国说、云南·阿萨姆说和多元起源说等。对于稻作起源地的确定,通常需要有四个条件:①有栽培稻的直接野生稻祖先存在;②在考古学上有过稻作的遗存;③有原始的栽培种;④有稻种资源的多样性变异。可是目前上述几个起源地还不完全符合这 4 个条件。

印度起源说的主要根据是:①De Candolle(1883)在公元前 400 年亚历山大远征的记录中记载了印度的野生稻;②Vavilov(1926)提出的 8 个遗传变异中心中把印度列为栽培稻的起源地之一;③Sampath(1958)通过印度栽培稻的变异多样性及当地野生稻与栽培稻之间有密切的相关性,提出水稻是原产于印度的观点;④考古学上最初只在西部地区有古稻作遗址,年

代多在公元前2 500年左右。后来在中部及东部也发现了稻作遗址,但年代也只是公元前1 700~公元前2 000年前后。20世纪80年代在Mahagara发现了公元前6 570±210至公元前4 530±185年间的炭化米,长宽比为2.15,被认为是炭化了的栽培稻米。据此可以说印度北部有悠久的稻作历史,有较大可能是亚洲稻作起源的中心。

中国起源说是在中国的史书记载、稻种资源的遗传多样性、野生稻的分布及古稻作遗址的发掘等各方面都可以看到作为稻种起源中心的证据。①早在1883年,De Candolle就根据神农祭奠活动中对稻的重视程度,认为中国有极为远久的稻作历史。②中国有许多史前的稻作遗址,Anderson(1934)就在河南仰韶遗址公元前3 000年前的陶器上发现了稻的印痕,这在当时是世界上最古老的稻作遗址。在此之后中国又发现了许多新石器时代的稻作遗址,出土了稻谷、米、稻谷的印痕及红烧土中的稻壳、叶、茎等。分布地域南自广东、福建,北到山东、河南,东从台湾,西至云南。遗址分布最多的是长江中下游的浙江、江苏、安徽、江西、湖北、湖南等省,特别是太湖周围更为集中。稻作文化发展从距今6 000~7 000年的河姆渡文化,到距今5 000~6 000年的马家浜文化,继以距今4 000~5 000年的良渚文化,贯穿整个新石器时代。

云南·阿萨姆起源说的根据是:①阿萨姆、缅甸北部和云南南部都有野生稻分布。②从老挝北部到云南、泰国北部、缅甸及越南,构成了一个共同的糯米栽培圈。③山峰峡谷参差不齐,是地形非常复杂的地区,栽种着籼型、粳型和中间型等具有多种遗传变异性的品种。④有被认为是未完全分化的水陆稻中间品种。因此,渡部(1977)提出云南·阿萨姆起源说。

多元起源说是由周拾禄(1949)最先提出的:粳稻起源于中国,籼稻起源于南亚。后来,Chang(1976)概括先人的论述,提出亚洲栽培稻是在从喜马拉雅山东南麓印度的阿萨姆地区到缅甸北部、泰国东北部、老挝及越南北部和中国的西南这样一个大范围内以及周围的多处分别独立起源的。冈(1985)认为如果以印度、泰国北部和中国长江下游作为栽培稻的起源地,那么这些地区相距很远,且有高山峻岭相隔,古代人不易交流,所以是分别独立起源的。Harlan(1971)也提出栽培植物的起源是无中心论(non-center theory)。

近年来,不断有支持严文明(1988)、佐藤洋一郎(1996)等人关于粳型栽培稻起源于长江中下游观点的新论据的报道。其中具有新意的研究有:①Sato(1992)通过谷粒形态的比较,发现野生稻与栽培稻有两个差异:a.野生稻的芒基部有大量刚毛着生,栽培稻芒上的刚毛少甚至没有。b.野生稻小穗与小枝梗连接的着生点小,栽培稻的着生点大。据此,中国水稻所、江苏省农业科学院和日本国立遗传学研究所对杭州博物馆提供的25粒河姆渡炭化稻进行了调查。电镜扫描观察10粒有长芒的炭化稻,发现其中4粒芒上的刚毛长而密集,小穗着生点脱落斑很小,与普通野生稻相仿。有可能是野生稻或是野生稻向栽培稻进化过程中的杂草稻。②稻作遗迹的遗存是一个地区曾经有过稻作栽培的最直接的证据。以往稻作遗址的确定是根据遗址是否出土炭化米。但在原始栽培的初期,栽培与采集是共存的,因此,如何判断出土的炭化米是原始栽培稻,还是采集的野生稻,应当结合是否有稻作农具及农田水利设置出土来考虑,结果才具有完整性。1992~1996年间南京博物院、江苏省农业科学院和日本宫崎大学在江苏省苏州市草鞋山遗址,挖掘出20余面6000年前的水稻田^{[3][5]},证实在6000年前就确实开始了稻作行为。③经DNA分析和植物蛋白石分析,太湖流域新石器时代的炭化米无一例外都是粳型稻^{[13][32]},并不存在籼粳混杂的情况,说明在开始稻作之初,栽培的就是粳型稻。

1.1.3 稻作栽培的初始时间

稻作起源地当然也就是最早开始进行稻作栽培的地方,目前,考古发掘出土的炭化稻米是古代有无稻作栽培的依据。严文明根据迄今为止的考古资料,将中国稻作栽培划分为三个波,一是以浙江桐乡罗家角、余姚河姆渡、吴兴钱山漾、江苏苏州草鞋山遗址为中心的长江下游地区,年代约在距今5 000~7 000年以前。据以往的结论这一时期多为籼粳混合存在,因籼粳类型是依据炭化稻谷的粒型来划分的,因此也可以说在这一时期的炭化稻谷中既有细长型,也有椭圆型的。第二波扩展至长江中游,年代多在4 000~5 000年前后,长江中游也有一些距今7 000~8 000年以前,甚至1万年前后的炭化稻谷。但多数是夹杂在陶片之中的稻壳或稻谷印痕,没有足够的证据来判断这些炭化稻谷是栽培稻还是野生稻。而从粒型来看,这一地区的炭化稻多为椭圆型,因而也被定为粳稻。再其次就是长江上游,出土炭化稻的年代多在距今2 000~3 000年左右,粒型也多是椭圆型。

从出土炭化稻谷的遗址来看,严文明把长江下游定为稻作栽培的起源地是有一定道理的,当然,在考古发掘中炭化稻谷的出土有一定的偶然性,在目前暂无炭化稻谷出土的地区,在今后的考古发掘中也有可能出现炭化稻。不过现在已有在无须进行考古发掘的情况下,即可预知稻谷生长时间和范围的科学检测方法,如植物蛋白石分析法就是一例。另外,稻谷粒型的变化也说明长江下游是最早开始稻作的地区,过去许多学者认为,这一地区炭化稻的粒型变异是野生稻向籼—粳分化的过程,但把这一现象解释为野生稻被人类栽培后,经选择粒型发生的分化,更符合栽培种的进化规律。

1.2 稻的演化

1.2.1 稻种的分类

中国虽然在历史上早就有了稻种的划分,但栽培稻被正式命名、划分为两个不同的亚种,却是加藤茂苞(1928)从理论上加以论证的。他除从形态学上对亚洲栽培稻进行研究之外,还根据血清学方法认定栽培稻中有两种类型。其后又根据这两个类型间杂交 F_1 的育性,将稻种分为 *Indica Kato* 和 *Japonica Kato*。其后又有许多学者从各个不同的角度进行了大量的研究,对于栽培稻亚种的命名也作了深入探讨。

分类是人们根据某种目的,将对象区分开来的一种结果,因此分类的合理与否取决于分类标准的制定。前人对栽培稻的分类作了大量工作,从分类方法来看,主要根据有:①性状或基因组合;②杂种的不育性;③同工酶基因型的差异和分子水平的DNA差异。由于采用的方法不同,得到的结果也有所不同。

加藤(1928)在将栽培稻划分为印度型和日本型的时候,采用:①叶片的形状和颜色;②剑叶与穗轴的角度;③种子的形状三个性状的组合。由于供试品种的数目及地理分布的局限,分析结果将供试品种分成两大类,一类原产于印度,另一类多数是日本品种,于是根据它们的产地定名为印度型和日本型。

松尾孝岭(1952)以全世界各地的大量水稻品种为供试对象,调查了多个生理的和形态的性状后,指出这些性状多数总是以某些特定的组合出现,按这些特定的组合可把供试品种划分为A、B、C3个群。在这些性状中粒型的差异可充分代表这3个群的划分。于是,将根据粒型划分的类群定义为a、b和c群。松尾孝岭认为这3个类群是3个生态类型,它们的形成

除气候、土壤等自然环境因素外,还受到人为、社会等环境因素影响。

冈彦一(1953)调查了大量品种的酚反应、氯酸钾抗性、稃毛长等 10 多个性状后,看到大多数品种可以被这 3 个性状的组合分为两个类群,两个类群的分别具有酚反应(+)、氯酸钾抗性(弱)、稃毛长(短),及酚反应(-)、氯酸钾抗性(强)、稃毛长(长)绝然相反的性状特点。当时冈彦一把这两个类群称着大陆型和海岛型。后来经 Morishima 与 Oka(1981)确定,大陆型为 Indica(印度型),海岛型为 Japonica(日本型)。

丁颖认为,加藤定名为日本型的品种是在史前由中国传播到日本去的,而且中国自古以来就有与印度型及日本型相对应的籼型及粳型品种。认为由加藤命名的 Indica Kato 和 Japonica Kato 应当命名为 Hsien Ting 和 Keng Ting。

中川原(1976)根据 3 个酯酶同工酶基因位点上基因型的不同,将数百个水稻品种分为 5 个类型。从这 5 个类型在地理上的分布来看,印度的阿萨姆到中国的云南一带比其他地区有较大的变异。从而认为这一地区是栽培稻的起源地。并且根据中国和南亚籼稻的同工酶基因型上的不同,提出将南亚的籼稻称之为 Indica,而将中国的籼稻称之为 Sinica。

张德慈(1976)曾对国际水稻所(IRRI)的数万份品种作了数十种性状的分析,结果认为水稻可分为 Indica、Sinica、Javanica 和中间型 4 类。其中的 Sinica 与中川原所说的 Sinica 不同,而与加藤定为 Japonica Kato 是一致的。

Glaszmann(1986)对千余水稻品种多种同工酶的基因型进行多变量分析,供试品种包含了冈彦一(1953)所使用的籼、粳、aman、aus 等各种类型的典型品种,分析结果与代表品种的生态类型相符。

综合前人工作中分类名称不同,但有一定对应关系的分类列于表 1-1。

表 1-1 亚洲栽培稻不同分类的对应关系

类 型		研究者(年份)
籼	粳	丁 颖(1961)
印度型(Indica)	日本型(Japonica)	加藤茂苞(1928)
C	B A	松尾孝岭(1952)
大陆型	热带海岛型 温带海岛型	冈 彦一(1953)
印度型	爪哇型 日本型	Morinaga(1968)
Indica, Sincia	Javanica 1,2 Japonica	Nakagahra(1978)

1.2.2 稻种的演化

尽管对栽培稻有各种各样的分类方法,但最终可以说只有籼稻和粳稻两个亚种。至于籼、粳亚种分化过程,中国主要有两种观点:一是丁颖(1957, 1961)就中国野生稻的分布、语言学、民族学及其籼稻与野生稻在叶毛、粒型和对生态环境适应性等方面的相似程度,提出野生稻被栽培后首先是分化出籼稻,然后再从籼稻中分化出粳稻。第二则是周拾禄(1949, 1981)在对安徽巢湖的浮稻及江苏连云港的稻稻进行了研究后,认为这些就是粳型野生稻。提出的粳稻起源于中国的野生稻,籼稻在宋代才从越南传来中国,并非中国原产,而是起源于印度。另外,王象坤等(1984)根据粳稻与陆稻的有较为相似同工酶的关系,提出籼稻产生于低湿地带的野生稻,粳稻产生于旱地里的野生稻。如果把这种差异看做是在栽培化初期,尚未完全分化的栽培型在环境压力下的反应,则与第一种观点是一致的。

虽然栽培稻种可分为籼和粳两个亚种,栽培稻的祖先普通野生稻是否也已有了籼、粳分化,则是两个亚种究竟是一元起源还是多元起源的关键问题。

1.3 研究方法

对遗传变异的多样性,过去通常是根据形态上的差异进行分析的,近年来,由于生物分子学的飞跃发展,分子水平的遗传变异如同工酶、DNA 的多样性正更多的受到关注。其实,无论是形态性状、同工酶或是 DNA 分子,都有其独特的、不能被其他特性所替代的地方。森岛(1993)比较了它们在分析遗传变异的作用时指出:对遗传基因解析能力高的是 DNA,低的是形态性状;在种内群体间同工酶和形态性状都可看到明显的多样性,DNA 则不是在所有的场合都可以看到多样性;大多数同工酶基因和 DNA 是中性基因,在进化过程中不受人工选择和环境因素的影响。

无论是形态性状、同工酶或是 DNA 的分析方法,各实验室都有各自的分析方法,不同的方法得到的结果并不完全一样。20 世纪 80 年代我国有许多实验室做了同工酶分析,因为方法不同,结果很难相互比较。在此,介绍几种常用的分析方法。

1.3.1 同工酶谱带分析

同工酶的多样性及其的中性特点,可用于起源研究、种和亚种的区分以及品种的纯合性等工作。Morishima(1990)归纳了国际上统一的水稻主要同工酶基因位点,确定这些位点的分析方法简单介绍如下:

用在黑暗中萌发的嫩芽为材料,在淀粉胶板上电泳。电泳分连续电泳和非连续电泳两种。

(1)胶板缓冲液:

连续电泳胶板缓冲液: 0.05M pH 值 8.1 Tris 11.64g/3l Citric Acid 3.90g/3l

非连续电泳胶板缓冲液:pH 值 7.6 H₂ist - HCl 9.435g/3l Tris 6.3 g/3l

(2)电泳缓冲液:

连续电泳: 0.19M pH 值 8.1 Boric Acid 35.25g/3l NaOH 3.90g/3l

非连续电泳: pH 值 7.6 Tris 145.368g/3l

Citric Acid 6.9 g/3l $\text{COOHCH}_2\text{C}(\text{OH})(\text{COOH})\text{CH}_2\text{COOH} \cdot \text{H}_2\text{O} = 210.14$

Hist - HCl L - Histidine Monohydrochloride, monohydrate. $\text{C}_6\text{H}_5\text{N}_3\text{O}_2 \cdot \text{HCl} \cdot \text{H}_2\text{O} = 209.63$

Tric 2 - Amino - 2 - hydroxymethyl - 1,3 - propanediol

$[\text{Tris}(\text{hydroxymethyl}) \text{ aminomethane}] \text{N}_2\text{NC}(\text{CH}_2\text{OH})_3 = 121.14$

染色液:同工酶 缓冲液 染色液

Acp 0.1M CH_3COONa + Acetre acid (pH 值 5.0) 100mg Fast Gamet CBC

SALT 36mg 1 - Naphthyl phosphate Na_2

Amp 0.1M Tris + Maleic acid (pH 值 6.0) 12.5mg Fast Black K salt 50mg DL

- Alanine - B - naphthylamide 10mg L - Leucyl - B - naphthylamide

Cat 1ml H_2O_2 5ml FeCl_3 (8%) 5ml $\text{K}_3\text{Fe}(\text{CN})_6$ (8%)

Est A: 0.20M NaH_2PO_4 B: 0.38M Na_2HPH_4 9A + 1B 2.5ml N - propanol 50mg

Fast Blue RR 15mg 1 - Naphthylacetate 20mg 2 - Naphthylacetate

Pgd 0.05M Tris + HCl (pH 值 8.0) 10mg 6 - Posph ogluconicacid Na3 5mg

NADP 5mg MTT 1.5mg PMS

Pgi	0.05M Tris + HCl	(pH 值 8.0)	40mg D - Fructose - 6 - phosphate	5mg
NADP	5mg	MTT	1.5mg	PMS
Pox	0.05M CH ₃ COOK + Acetic acid	(pH 值 5.0)	10mg 3 - Amino - 9 - ethylkarbazide	10ml Acetone 2 滴 Eugenol
Sdh	0.1M Tris + HCl	(pH 值 8.5)	5mg Shikimic acid	5mg NADP 5mg MTT 1.5mg PMS

1.3.2 DNA 分析

植物体的细胞核和细胞质中都存在 DNA,一般,对植物体的生存至关重要的部分是保守的、不易变化的,而不十分重要的部分则相对比较容易发生改变。变异很小的部分对研究远缘生物有较好的分辨能力,但是在同一种内也许就完全没有差异。极易发生变异的部位,在个体间都会有差异,这样的部位在研究品种间差异时可能非常有用,对于研究系统分化,就显得变异过于复杂而难以分析。

在细胞质中的叶绿体 DNA 呈环状,变异比细胞核 DNA 小,但能表现出种和亚种间的差异。Nakamura and Sato(1991)已对籼粳稻间在叶绿体 DNA 的 Pst - R 片段上有明显差异作了报导。该方法不仅可研究现有品种的差异,分析不同时代的炭化米中差异,可对稻种演化加以推论。其方法是提取炭化米的 DNA,用 ORF(5' - TCT TTA GTA CTA CCA AG - 3')和 ORG - 2(5' - TCG CAA CCC CTT TCC GCT ACA C - 3')作引物进行扩增,扩增温度为 94℃(30 秒)、51℃(30 秒)、72℃(60 秒)。

扩增后在聚丙烯酰胺凝胶板上进行电泳,染色,在紫外光灯上观察 DNA 带,由于在炭化米中只有极微量的 DNA 残留,电泳胶板上可能看不到 DNA 的带。但可清晰地看到籼粳对照的 DNA 带。从籼、粳对照显示出 DNA 带的相应位置上,切取各炭化米的胶板块。按图 1-1 所示流程提取胶板块中的 DNA。

精制后的样品的 DNA 液与对照的 DNA 提取液再次进行扩增后,电泳、染色、观看 DNA 带的位置,确定籼粳类型。

1.3.3 植物蛋白石(Plant opal)分析

禾本科植物在生长过程中,会将硅元素沉积在某些细胞之中,形成植株体的骨架。水稻叶片中的机动细胞就属于这类细胞。机动细胞是控制气孔开闭的细胞,在生长过程中逐渐硅化,形成与机动细胞形状完全一致的硅酸体。根据藤原宏志(1976)的研究,禾本科植物不同种之间机动细胞硅酸体的形状不同。植株体消亡后,硅酸体以其水合硅化物(SiO₂)所特有的耐腐蚀性,遗留在土壤中,成为来源于植物体的土壤粒子,被称之为植物蛋白石。检测土壤中的植物蛋白石,根据它们形态上的差异,可以判定是由何种植物所遗留。通过植物蛋白石分析,可对不同时代生长的植物类型加以推定。还可通过对水稻植物蛋白石形状分析,判断稻种类型。

样品的简单处理方法为:在年代清楚的地层上采集土样,高温烘干后,取少许土样溶于纯净水中,用超声波去除粘附在植物蛋白石上的土壤胶体,用沉淀法去除土壤胶体。每个样品在光学显微镜下检测 50 个水稻植物蛋白的上长(A)、下长(B)、宽(C)、厚(D)。根据 Sato(1990)的公式判断稻种类型。

$$Z = 0.049(A + B) - 0.019C + 0.197D - 4.792(B/A) - 2.614$$

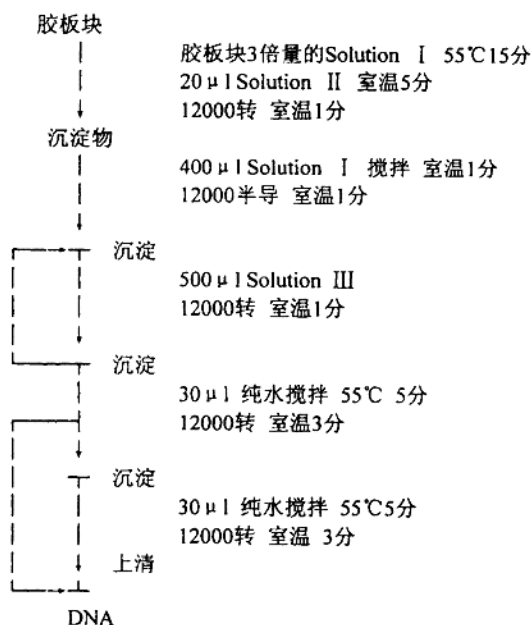


图 1-1 电泳胶板中 DNA 的精制

1.3.4 炭化稻米分析

程侃声等认为,栽培稻最原始的野生祖先是纯合的群体,这种情况只能维持在无人类活动的状态下。人类社会发展到采集时代时,将收获的一部分进行种植,形成自然选择后,非落粒性首先被筛选出。逐渐从便于传播的长芒野生稻到便于收获的无芒栽培稻;从野生稻自生自灭所必需的落粒性到人类采集时所希望的非落粒性;从小粒型野生稻的低生产力到大粒栽培稻的高生产力,产生一系列的变异(森岛,1992)。分析不同时代的炭化米粒型,应当可以了解野生稻向栽培稻演化的过程。

在 20 世纪 80 年代以前,虽然有许多遗址出土了炭化稻米,但是炭化稻米所能提供的信息只是长、宽、厚等外部形态,加之对水稻品种资源的多样性认识不足,许多学者认为细长粒型的就是籼稻,短圆粒型的就是粳稻。因此,由于罗家角、河姆渡等史前稻作遗址出土的炭化稻米中有细长粒型的,也有短圆粒型的,游修龄(1986)鉴定为主要是籼型的籼粳混杂群体。除此之外,其他许多遗址出土的炭化米也有相似的结果,这一结果与一元起源说相辅相成。但是,冈彦一(1988)认为用长宽比来区分籼粳的误判率高达 47%。用长宽比划分的籼粳类型的可信度太低,因此需要慎重考虑如何利用炭化米提供的粒形信息,来分析稻作起源。和佐野(1994)用长宽比估量炭化米粒的形态,用长宽乘积的平方估量粒型大小,用长宽厚乘积的立方估量粒重,对中国和日本主要稻作遗址的炭化米进行了比较,以此对栽培稻种的传播给予分析。

1.4 遗传多样性

1.4.1 籼稻中同工酶多样性

一般, 粳稻在形态上的多样性要比籼稻大得多, 无论是株型、粒形、穗形, 还是颖壳色等都有多种变异类型。但是分析了同工酶后就会发现, 粳稻的酶带类型出乎意料的简单, 而籼稻却有复杂的变异类型。其实这一点在育种工作的实践中早已有所反映, 如在杂交稻育种中, 杂交粳稻很难找到强优势组合, 就说明粳稻中的遗传差异较小。杂交籼稻的强优势组合中保持系和恢复系又有一定的地区性差异, 保持系多数带有中国籼稻的血统, 而强优势恢复系多数有南亚品种的血统, 这表明中国栽培稻与南亚栽培稻在遗传上有血缘上的差异。这一差异可以从汤陵华(1992)的实验中得到解释。以亚洲主要稻作国家的品种为实验材料, 用淀粉胶调查了 8 个酶的 12 个位点后, 用数量化理论Ⅲ对呈非连续的质量性状——酶带进行多元分析。结果看到在第一向量正方向的材料是粳稻, 分布范围较为集中, 分布在负方向上的材料是籼稻, 分布范围大而散。籼、粳稻在第二向量上的分布都有两个重心, 粳稻的两个重心中, 一个以中国、日本的品种为主, 一个以菲律宾、印度尼西亚的品种为主。这一结果与将粳稻分为热带型粳稻和温带型粳稻两个生态型完全符合。籼稻的两个重心中, 一个以中国的品种为主, 一个以印度等南亚品种为主。这一现象说明第 2 向量反映了温带地区和热带地区的品种在同工酶上的差异。据此可以说, 不仅粳稻有热带型和温带型之分, 籼稻也同样存在热带型和温带型的区别。

同工酶基因是中性基因, 在进化过程中不受自然选择和人工选择的影响, 而是依一定的频率发生突变。因此, 由同工酶的差异显示出的籼粳稻中热带型与温带型之分, 可以认定并非由人为因素和生态环境所造成, 而是它们的分化可能发生在不同的地方。

此结果支持中川原(1976)将籼稻分为 Indica(热带籼稻)和 Sinica(温带籼稻), 及 Oka 将粳稻分为热带型粳稻(Javanica)和温带型粳稻(Japonica)。也就是说在籼粳两亚种下再分热带和温带两个生态型。

1.4.2 杂草稻的多样性

许多作物都有伴随栽培型共同生长的杂草型, 水稻也不例外, 在多数稻作国家都发现有杂草型稻存在。所谓杂草稻, 根据杂草型的生物学定义, 杂草稻与野生稻在繁殖方式上相同, 不依靠人类的耕作而是以自生自灭的形式繁衍生息。在适应性方面又与栽培稻共存于有人类活动的地方。杂草稻虽然有与野生稻相同的生活习性, 但所处的生态环境并非真正的野生状态。而是在田间、路旁或村落的周围这样或多或少与人类有某种关连的生态环境之下。

一般来说杂草稻有四种来源: ①野生稻向栽培稻进化途中的中间过渡产物; ②杂草稻与栽培稻从野生稻中平行进化而来; ③野生稻侵入栽培稻田后与栽培稻之间发生基因交换而形成; ④废弃的栽培稻野性化而形成。

通过研究杂草稻的多样性, 分析其形成的起因, 则可究明杂草稻野生特性基因的来源, 对阐明稻作起源有着重要的研究价值。