

中国水稻研究所丛刊之四

【日】岡 彦一 著
徐云碧 译
游修龄 校

水稻进化遗传学

中国水稻研究所



中国水稻研究所丛刊之四

水稻进化遗传学

前 言

日本国立遗传学研究所名誉研究员冈 彦一 (Oka, H.-I.) 博士作为“中国大学发展计划”驻武汉大学生物系专家, 于1984年10月在武大作了题为“水稻进化遗传学”的专题演讲, 内容丰富, 很受欢迎。鉴于“开展国内外学术交流合作研究与人员培训, 编辑出版水稻学术刊物和理论著作”是本所主要任务之一, 我们决定组织翻译刊印冈博士此次演讲1985年2月的修订稿, 形成本书, 以飨读者。

冈 彦一博士是享有国际声誉的稻学专家。他曾长期在我国台湾省高等学校任教, 1957年开始在日本国立遗传研究所从事栽培稻起源的研究。他曾到东南亚和非洲的许多国家进行野生稻的考察、收集和研究工作, 发表有关水稻的进化、遗传和生态方面的研究论文达160多篇之多。

本书分十讲, 主要围绕稻的起源与进化问题展开讨论。第一、二讲介绍了稻属种的分类和栽培稻的祖先; 第三、四、五讲从生态学和群体生物学的角度讨论了与野生稻及其驯化有关的问题; 第六到九讲讨论栽培稻的起源、进化及其对于环境条件的适应性; 第十讲介绍了有关稻种质资源保存的问题。这些内容对水稻科研和教学有较大的参考价值, 不少是不可多得的珍贵资料。为了读者阅读和理解的方便, 译者还作了一些译注(名词解释), 其中涉及面较广的部分放在书后, 连同稻属种别中译名, 作为本书附录。

本书由浙江农业大学农学系徐云碧翻译，浙江农业大学教授游修龄审校。译稿且经著者冈博士本人过目修改。浙江农业大学教授、我所兼职研究员申宗坦，讲座主持人、武汉大学教授汪向明，均曾给译者许多勉励和帮助，谨此致谢。

中国水稻研究所

1985年9月

目 次

前言

作者的话

第一讲 稻属 (<i>Oryza</i>)	(1)
1. 稻属的各个种	(1)
2. 染色体组型分析	(1)
3. 种名的混淆	(4)
4. 数量分类	(7)
5. 两个栽培稻种	(10)
第二讲 栽培稻的祖先	(12)
1. 分类单元之间的亲缘关系的评价	(12)
2. 栽培稻祖先种的确定	(13)
3. 确定栽培稻的野生祖先的尝试	(16)
第三讲 野生稻的生态学与群体生物学	(19)
1. 分布和生境	(19)
2. 繁殖体系的变异	(25)
3. 适应对策	(34)
4. 适应机制	(39)
5. 再生演替	(45)
第四讲 群体结构与进化动力学	(49)
1. 野生稻群体的遗传结构	(49)
2. 群体内分化的证据	(61)

第五讲 驯化的动力学	(66)
1. 杂交	(66)
2. 选择	(69)
3. 稻的杂草类型	(73)
4. 原始栽培种的遗传多样性	(75)
5. 遗传多样性的地理分布	(77)
6. 稻驯化种的特征	(81)
第六讲 亚洲栽培稻的原产地	(85)
1. 农业的起源	(85)
2. 有关水稻起源的考古学和历史	(89)
3. 有关亚洲栽培稻起源的问题	(96)
第七讲 水稻栽培种的籼型和粳型	(99)
1. 分类的历史	(99)
2. 分类标准	(99)
3. 基因差异	(106)
4. 种间杂种的不育性	(109)
5. 籼粳稻的地理分布与中间类型	(112)
6. 分化的动力学	(115)
第八讲 生殖障碍的进化	(118)
1. <i>Oryza</i> 属内的生殖障碍	(118)
2. 水稻不育性障碍的遗传基础	(123)
3. 细胞质基因雄性不育	(129)
4. <i>O. sativa</i> 与 <i>O. glaberima</i> 之间的杂交	(131)
5. 隔离障碍之间的基因渗入	(135)
6. 生殖隔离在进化上的意义	(136)
第九讲 水稻栽培品种对环境的适应性	(140)

1. 一般适应性·····	(140)
2. 肥料反应·····	(144)
3. 陆稻和深水稻·····	(148)
4. 对病虫害的抗性·····	(152)
5. 再次多样化以求更好的适应性·····	(158)
第十讲 种质保存·····	(168)
1. 概述·····	(168)
2. 种质保存的工作体系·····	(170)
3. 异质群体的保存·····	(176)
4. 未来的展望·····	(182)
参考文献·····	(183)
附录: 稻属种别中译名·····	(210)
译注(名词解释)·····	(210)

第一讲 稻属(*Oryza*)

1. 稻属的各个种

Roschevicz (1937) 把稻属分为 20 个种, Chatterjee (1948) 则分为 23 个种。根据对不同标本和描述的重新考证, Tateoka (1963, 1964) 认为分成 22 个种是合理的(表 1), 其中有两个是栽培种。

该属染色体的基数是 12。有 5 个种, 小粒野生稻 (*O. minuta*)、宽叶野生稻 (*O. latifolia*)、高秆野生稻 (*O. alta*)、长护颖野生稻 (*O. grandiglumis*) 和紧穗野生稻 (*O. eichingeri*) 是四倍体 ($n = 24$), 而其他的种是二倍体 ($n = 12$)。斑点野生稻 (*O. punctata*) 由于生态差异而包括四倍体和二倍体两种类型 (Sano 1980)。

2. 染色体组型分析

根据 F_1 植株的染色体配对情况, 一些种曾采用过不同的基因组 (genome) 符号 (表 2, Morinaga 1940, 1959)。

亲缘关系远的种之间的杂交一般是困难的。在亚洲栽培稻 (*O. sativa*) $\times$ 短药野生稻 (*O. brachyantha*) 的 3000 多个异花授粉小穗中只获得了一个 F_1 植株 (Li 1964)。利用培养方法保留 F_1 胚胎的良好技术以及耐心是远缘杂交所必需的。这一点限制了染色体组型分析。而且远缘种被认为具有不同的染色体组, 因为它们的 F_1 植株染色体不配对并且完全不育。已知栽培种及其野生亲缘都具有染色体组 A。

表1 Tateoka和Chatterjee(1948)关于稻属种分类的比较

(Tateoka 1964)

Chatterjee(1948)	修正的分类(Tateoka)
<i>schlechteri</i> Pilger	<i>schlechteri</i> Pilger
<i>granulata</i> Nees et Arn.ex Watt	} <i>meyeriana</i> (Zoll.et Mor.ex Steud.)Baill.
<i>meyeriana</i> (Zoll.et Mor. ex Steud.)Baill.	
<i>coarctata</i> Roxb.	<i>coarctata</i> Roxb.
<i>ridleyi</i> Hook.f.	<i>ridleyi</i> Hook.f.
	<i>longiglumis</i> Jansen(1953年描述)
<i>sativa</i> L.	<i>sativa</i> L.
<i>sativa</i> L.var. <i>fatua</i> Prain	} <i>rufipogon</i> Griff.
<i>perennis</i> Moench	
亚洲型	
美洲型	} <i>barthii</i> A.Chev.
非洲型	
<i>glaberrima</i> Steud.	
<i>stapfii</i> Roschev.	} <i>breviligulata</i> A.Chev.et Roehr.
<i>breviligulata</i> A.Chev.et Roehr.	
<i>australiensis</i> Domin	<i>australiensis</i> Domin
<i>eichingeri</i> A.Peter	<i>eichingeri</i> A.Peter
<i>punctata</i> Kotschy ex Steud.	<i>punctata</i> Kotschy ex Steud.
<i>minuta</i> J.S.Presl ex C.B.Presl	<i>minuta</i> J.S.Presl ex C.B.Presl
<i>officinalis</i> Wall.ex Watt	<i>officinalis</i> Wall.ex Watt
<i>latifolia</i> Desv.	<i>latifolia</i> Desv.
<i>alia</i> Swallen	<i>alia</i> Swallen
<i>grandiglumis</i> (Doell)Prod.	<i>grandiglumis</i> (Doell)Prod.
<i>brachyantha</i> A.Chev.et Roehr.	<i>brachyantha</i> A.Chev.et Roehr.
	<i>angustifolia</i> C.E.Hubbard (1950年描述)
<i>perrieri</i> A. Camus	<i>perrieri</i> A. Camus
<i>tisseranti</i> A.Chev.	<i>tisseranti</i> A.Chev.
<i>subulata</i> Nees	<i>Rhynchoryza subulata</i> (Nees) Baill.(不属 <i>Oryza</i> 属)

表2 Tateoka (1963) 修正的稻属各种的染色体数目、基
因组符号和地理分布 (Morishima 1984)

组、种	2n	基因组	地 理 分 布
Oryzae组			
<i>sativa</i> L.	24	AA	世界范围, 栽培种
<i>rufipogon</i> Griff.* (= <i>perennis</i> Moench)	24	AA	亚洲、美洲
<i>barthii</i> A. Chev.* (= <i>longistamintata</i> A. Chev et Roehr)	24	AA	非洲
<i>glaberrima</i> Steud.	24	AA	非洲, 栽培种
<i>breviligulata</i> A. Chev et Roehr.* (= <i>barthii</i> , Clayton, 1968)	24	AA	非洲
<i>australiensis</i> Domin	24	EE	大洋洲
<i>eichingeri</i> A. Peter	24	CC	非洲
<i>punctata</i> Kotschy	24, 48	BB, BBCC	非洲
<i>officinalis</i> Wall.	24	CC	亚洲
<i>minuta</i> J.S. Presl	48	BBCC	亚洲
<i>latifolia</i> Desv.	48	CCDD	美洲
<i>alta</i> Swallen	48	CCDD	美洲
<i>grandiglumis</i> Prod.	48	CCDD	美洲
Schlechterianae组			
<i>schlechteri</i> Pilger			新几内亚
Granulatae组			
<i>meyeri</i> Baill. (= <i>granulata</i> Nees et Arn.)	24		亚洲
Ridleyanae组			
<i>ridleyi</i> Hook. f.	48		亚洲
<i>longiglumis</i> Jansen	48		新几内亚
Angustifoliae组			
<i>brachyantha</i> A. Chev. et Roehr.	24	FF	非洲
<i>angustifolia</i> Hubbard	24		非洲

组、种	2n	基因组	地 理 分 布
<i>perrieri</i> A. Camus	24		马达加斯加
<i>tisseranti</i> A. Chev.	24		非洲
Coarctatae组			
<i>coarctata</i> Roxb.	48		亚洲

*参见正文

3. 种名的混淆

稻属种的命名,尤其是具有染色体组A的那些种,一直是有争议的。目前为止所发表的文献对22个公认合理的种已给予了85个名称(Kew Bulletin 1960)。其中给予普通稻、*O. sativa* L.的有19个。给予分布在亚洲,美洲,大洋洲的普通野生稻的有13个,比如*O. rufipogon* Griff., *O. fatua* Koen. ex Trin., *O. formosana* Masamune et Suzuki, *O. glumaepatula* Steud., *O. paraguayensis* Wedd. ex Franch., *O. perennis* Moench, *O. cubensis* Ekman, *O. sativa* L. var. *bengalensis* Watt., *O. sativa* L. var. *coarctata* Watt., *O. sativa* L. var. *fatua* Prain., *O. sativa* L. var. *rufipogon* (Griff.) Watt., *O. sativa* L. f. *spontanea* Roschev. 和 *O. sativa* L. var. *abuensis* Watt.。最近又增加了两个新的名称, *O. nivara* Sharma et Shastri 和 *O. meridionalis* Ng 分别用于一年生普通野生稻和澳大利亚类型(Ng等 1981 a, b),从而使总数增至15个。

另一方面,正如Baker(1970)所强调的,这对于主修生物学的学生接受生物学上种(biological species)的概念是有益的。某一个种不可能通过一种普通适用的界限来确定。

这主要通过分类学家审慎的识别来进行。根据生物学上物种的概念，种被定义为一类具有潜在的相互交配能力的群体。该群体在生殖上能与其它群体相隔离（Mayr 1942）。由于栽培稻及其野生亲缘的丰富变异和采用各种不同的“形态——分布识别法”（morphological-distributional treatments），它们的分类常常是混淆不清的。但是，利用生物分类上的标准，可以将品种分类成为一系列更便于生物学家理解的分单元（taxa）。在栽培植物及其野生种方面，生物学上种的确定依据以下标准（Baker 1970）：

观测标准：形态变异的详尽描述，生理生化方面的信息，染色体数目与核型分析，天然杂交的证据。

实验标准：在一致和变化的环境中栽培种群样本——观察物种形成的证据，环境忍耐性、可塑性的程度等；通过人工杂交和将鉴定植株种植在隔离小区、施放适当的传粉昆虫的尝试； F_1 杂种、 F_2 等的生活力、育性的估计和染色体结构；以及 F_3 和后续世代的减数分裂分析。

我们已进行的观察和实验表明，虽然象以后将要提到的那样，在各种不同类型的野生稻群体间存在一系列的生殖障碍，但它们可以看成为属于同一个生物物种。虽然我们在早期的文献中也曾采用名称*O. sativa* f. *spontanea*来代表一年生类型，但目前我们已在所发表的文献中采用了名称*O. perennis*来表示。*O. perennis*是一个可以分成四个地理类型(form)或种系(race)；即亚洲(*O. rufipogon*)、美洲、非洲(*O. longistaminata*, 称为*barthii*亚种)和大洋洲类型的复合物(Morishima 1969, 据数量分类研究)。亚洲类型的品种具有多年生和一年生类型的变异，美洲类型虽然

缺乏典型的一年生类型,但也表现出同样的趋势。非洲类型是典型的多年生而大洋洲类型是一年生的。这些类型之间和类型之内都存在一系列的生殖障碍,但这些障碍一般是局部的,在共存(同域)群体(sympatric population)中可能发生基因渗入(Chu等, 1969a; Chu & Oka, 1970a)。

尽管名称*O. rufipogon*在分类学上是正确的,我们还是采用*O. perennis*来代表分布于世界不同地区的普通野生稻复合体,因为命名法的修改和许多科学名称的采用对于我们的读者来说可能是不方便的。名称*O. perennis*由J. R. Swallen博士用于史密桑宁学会(Smithsonian Institution)的标本,并在关于水稻的遗传学与细胞遗传学专题讨论会的议案中得到公认(IRRI, 1963, 参见H. H. Kramer, 第249页, 稻的遗传学与细胞遗传学, 1964, Elsevier, 阿姆斯特丹)。

按照生物物种的概念,我们可以把*O. perennis*和*O. sativa*看成属于同一个种。但是由于一个是野生稻而另一个是栽培稻,我们可以把它们区别开来。非洲稻*O. glaberrima* Steud. 及其野生亲缘种*O. breviligulata* Chev. et Roehr. 可以看成为独立的种,因为它们在一些关键性状上不同于*O. sativa*和*O. perennis*。

如上所述,*O. perennis*的亚洲类型表现出一年生和多年生的变异,并且存在可能是由野生植株和栽培植株杂交而来的杂草类型(Oka & Chang 1959)。虽然变异是连续的,但为方便起见,我们将它们分成为多年生的、中间型的、一年生的和杂草类型的,这样可以与其它学者采用的分类单元作如下比较:

Oka以及他人 Tateoka(1964) Sampath(1964) T.T.Chang(1976)
O. perennis 亚洲类型

多年生类型 *O. rufipogon* *O. perennis* *O. rufipogon*

中间类型 *O. rufipogon* — —

一年生类型 *O. rufipogon* *O. rufipogon* *O. nivara*

杂草类型 — *spontanea* *spontanea*

4. 数量分类

种是由分类学家认为适宜的关键性状所确定的。但是，实际上，通常是由观察者根据对于特征模式的视觉识别来确定的，这正象一个人认识他的朋友一样。这一模式通常是由某些特征特异结合而成的，一般难于进行数量上的处理。一组许多性状的观测值，如果能够适当结合起来的话，可以为分类提供一种客观的依据。如果把所测定的性状作为基因表达的一个随机样本，那么所观察的性状越多，所获得的模式就越可靠。为了定量，通常采用分类距离 (taxonomic distance) 或相关系数 (q 相关) 来表示两个分类单元之间的相似性。然后对分类单元中这些数值的矩阵进行数量分析，以考查分类单元在二维空间的分布或获得系统树排列 (系统树图)。这些是多元变异的一种集中 (integrated) 表现 (Sokal & Sneath 1963)。数量分类方法的一个优点就是能对分类单元之间的相似性进行数量评价。

我们较早就发表过关于稻属种数量分类的文章 (Morishima & Oka 1960)。当时我们认为稻属各种可以分为三个主要类群，*Sativa* (具有染色体组 A)、*Officinalis* (具有染色体组 B、C、D) 以及与前两类群关系较远的另一类群。这在处理属内种的变异方面是一个有用的概念。

在数量分类中，表型（现存状态）的和系统发育（分化过程）的观点必须明确区分(Sokal & Sneath 1963)。两个特定的分类单元在性状上的相似性并不一定说明系统发育上的密切的亲缘关系。对未经任何其它标准处理过的数据进行多元分析，可以获得表型所具有的变异的综合联系。

为了评价两个分类单元之间在系统发育上的亲缘关系，需要一些外来标准，这些标准必须是建立在进化理论或实验

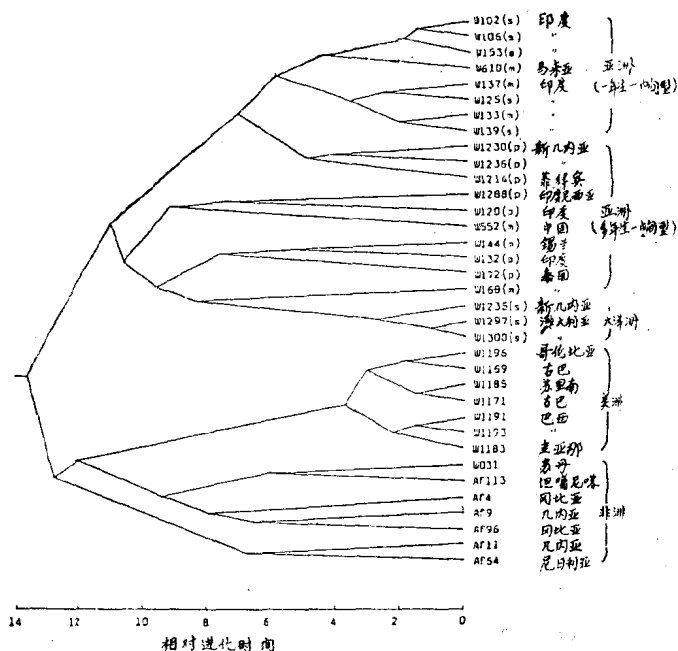


图1 根据24个性状以及F₁不育性关系所确定的不同地方35个品系的进化分枝图，计算的相对时间尺度见原文(据Morishima 1969a)

证据的基础上的。根据“进化的最小步骤”（minimum steps in evolution）假说和一些其它假定，Morishima（1969）估计了不同来源的*O. perennis*品系之间的系统发育关系，并与变异的表型模式进行了结果比较（图1、2）。根据上述两种观点，资料表明，在这种复合体中，存在四个地理类型，如亚洲的、非洲的、美洲的和大洋洲的，虽然没有一个可供区别的关键性状。

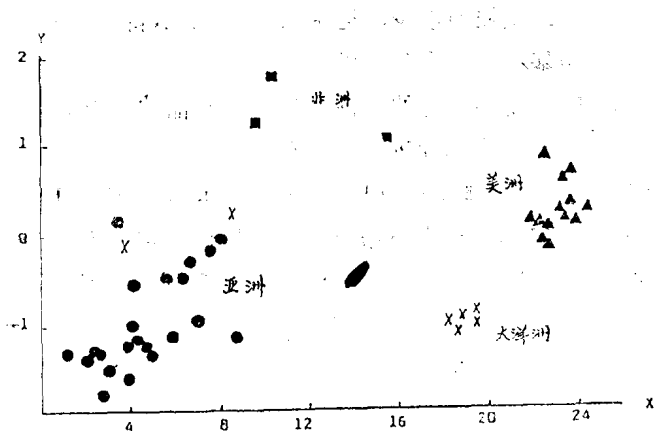


图2 由 F_1 不育性关系的第一主成分（X）和24个性状模式分析的第一向量（Y）所确定的品系的分布图

该模式说明，海洋造成的大陆分隔可能在*O. perennis*复合体的分化上起过重要作用。四个地理种系的共同祖先可能在5000多万年前产生于“冈瓦纳大陆”（“Gondwanaland”）。进化分枝表示的系统发育（图2）说明非洲种系（*O. long-sitaminata*）和美洲种系在很早的时候可能就已从亚洲和大

洋洲种系中分化出来。在亚洲种系中，印度的一年生品系形成了一类相对较近的起源。

5. 两个栽培稻种

普通稻 *O. sativa* 已经传遍了全世界。它从亚洲传播到不同的地区是有史可查的。非洲稻 *O. glaberrima* 种植在西非部分地区，主要是撒哈拉沙漠的南缘。这两个种通过一些性状可以明显区别开来：与 *O. sativa* 相比，*O. glaberrima* 叶舌短而坚硬，二次枝梗极少，穗轴粗、稃毛短，都是一年生的，而 *O. sativa* 基本上是多年生的。

正如以后将要讨论的，许多 *O. sativa* 品种可以分成籼、粳两种类型。*O. glaberrima* 中也有许多不同的品种，它们大略可以分成深水稻和陆稻类型（图 3，Chu & Oka 1972）。Porteres (1956) 认为根据粒型的变异可以将 *glaberrima* 品种分成“类籼”（Indicoides）和“类粳”（Japonicoides）的类型。但是 Morishima 等 (1962 a) 研究了用于区别 *O. sativa* 籼粳类型的各种性状的变异，认为 *glaberrima* 不能成为类籼类粳两种类型。

glaberrima 品种未曾受到现代技术的改良，大多数品种具有红色果皮，感光，但已从杂种后代中获得了具有白色籽粒的不感光的基因型。利用 EMS 处理种子诱导了许多遗传变化，它们大部分分别与 *O. sativa* 的变化相当 (Oka, 1977b; Sano 1977, 1979)。因此，尚不知 *O. glaberrima* 的产量潜力。估计 *glaberrima* 的品种具有特异的农艺性状使之适应于西非的条件。后面将要提及 *O. sativa* 和 *O. glaberrima* 之间的杂交。

西非人一般喜欢吃 *glaberrima* 米，但种植商和现代农场