

稻的生物学

BIOLOGY OF RICE

〔日〕角田重三郎 编著
高 桥 成 人

冈绍楷 等译
杨守仁 等校



农 业 出 版 社

封面设计 马 逸

ISBN 7-109-00373-6/S·271

定 价：6.90 元

稻 的 生 物 学

〔日〕角田重三郎 编著
高桥成人

冈绍楷等译
杨守仁等校

BIOLOGY OF RICE

Edited by Shigesaburo Tsunoda and Norindo Takahashi
Copublished by Japan Scientific Societies Press and Elsevier
Science Publishers
Copyright© 1984 by Japan Scientific Societies Press
ISBN 4-7622-7396-1 (Japan)

稻 的 生 物 学

〔日〕角田重三郎 高桥成人 编著
闵绍楷等译
杨守仁等校

* * *

责任编辑 刘洋河

农业出版社出版 (北京朝阳区枣营路)
新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

850×1168mm 32 开本 12.25 印张 320 千字
1989 年12月第1版 1989 年12月北京第1次印刷
印数 1—1,080 册 定价 6.90 元
ISBN 7-109-00373-6/S·271

译 校 说 明

日本东北大学教授角田重三郎和高桥成人编著的《Biology of Rice》一书是当代作物科学中的名著之一。1984年在我访日期间，角田教授曾表示希望能由我主译为中文。奈以年迈力衰，只好托望海内中英文都好的有关专家。不意我所邀约的人士又多忙碌异常，多数只能校译把关。一年易过，辗转寄退修正，最后校改后的书稿现已陆续寄到，我从字里行间看到了大家的负责精神。在某种意义上说来，翻译也是一种创造性劳动。本书许多难译之处，经过反复推敲和磋商，也终于译得达意和通顺，说明了本书的翻译在“信、达、雅”三方面都达到了一定的水平。这都令人异常感动和衷心感激。这是大家合作、各尽所长的一次尝试，也可见本书译校者在百忙中完成所承担任务的可贵精神。在文责自负的原则下，本书在原文难解或有误之处都分别加了译者注或校者注。总校完事之日，正值“七五”计划开始。相信此书的迅速译好和出版，必将受到各方面的欢迎，有助于扩大我国水稻工作者的视野，并从生物学的角度提高对这个重要作物的认识。

沈阳农业大学 杨守仁

1986年3月

前 言

稻米是世界半数以上人口的主食，而稻在热带和温带地区广泛种植。虽然热带地区生产大量稻米，但随着人口的迅速增加，仍须寻求一个更高的生产水平。

在日本，从本世纪初开始，对稻这样一个主要作物已进行了深入的生物学研究，并为改进栽培技术提供了有用的知识。然而，这些资料在其他国家的稻的生产中尚未能直接应用，主要是因为其中绝大部分是以日文阐述的。

本书的主编东北大学名誉教授角田重三郎博士是日本首要的水稻研究工作者之一，他在东京大学毕业后已从事这项研究近40年之久。

副主编东北大学农业研究所高桥成人博士也已研究稻的生理遗传学多年。为本书撰稿的所有作者都是日本各大学及研究所非常有权威的专家。

角田重三郎从东北大学农学院退休之际，确是《稻的生物学》这本书出版的适当时机。

本书包括三个部分，即进化论、形态生理学和遗传学，将提供水稻一般的和专门的知识，如生态型分化和与水稻高产潜力有关的生理和遗传。

本书以英文出版，有权威性、有充分论证，而且范围是国际性的，对稻的研究者、学生及推广人员将直接提供有用的和新的信息，并对全世界的作物生理学家、农艺学家、植物生理学家和植物育种家也有益处。

松尾孝嶺 日本东京大学

高佩文译 沈阳农业大学

杨守仁校 沈阳农业大学

序 言

稻与小麦和玉米一样是世界上最重要的作物之一。地球上40亿人口的一半以上以稻米为主食。稻在世界上分布很广，从北纬50°到南纬40°，从海平面到海拔2500m以上的地区都有广泛种植。它在湿润的热带演化为半水生性植物(semi-aquatic plant)。稻对于炎热、湿润环境的独特的适应特性，与很多主要作物如小麦、玉米等不同。小麦在近东公认为适应温和的冬季和干燥的夏季，而在美洲种植的玉米因具有C₄光合途径则能忍耐酷热和少雨的夏季。

本书编者的首要意图是揭示稻的适应于淹水地湿热气候的生物特点(biological uniqueness)。栽培稻已分化为印度(*indica*)、爪哇(*javanica*)、日本(*japonica*)三个生态种，并各包括几个生态型。随着它在地理上的扩展，稻又变得能适应于较早和较寒的气候。耐寒和耐旱育种是稻栽培上持续的需要。对这些条件过去是怎样适应，将来又将如何呢？这是要讨论的第二点。因为全球性的粮食不足，增加稻谷生产是迫切的需要。本书主编在50年代所提出的株型育种理论，对60年代和70年代的绿色革命曾起到了推动作用。遗传工程将在下一步为这个目标做出很大的贡献，虽然在这方面的技术至今还处于开始时期。本书的第三个意图是对稻的遗传结构和遗传工程提供有关的基础数据。

本书分三部分：进化论(Evolution)、形态生理学(Morpho-Physiology)和遗传学(Genetics)。在进化论部分，对不同类型稻的分布和相互间的关系方面着重概述了野生稻和栽培稻的适应对策(第一章)，以及生态型分化同它们适应低温、不同日长和不同湿度之间的关系(第二章)。在关于形态生理学的第二部分，

稻的特性与旱作物相比较以及稻的生态型之间的比较, 将就种子休眠和发芽方面的问题进行讨论 (第三章); 光合作用结构演变的重要步骤, 即很好适应于其原初生境的基础结构的形成, 由于栽培地区的扩展而引起的变更以及在适应于养分充足的集约栽培下现代品种所随之发生的这种结构上的激烈变化 (第四章); 根的氧化能力和养分吸收 (第五章); 陆生植物及包括水稻在内的水生植物对激素的反应 (第六章)。稻的繁殖性能是联系它对环境胁迫 (environmental stress) 的忍耐力来讨论的, 如低温和高温, 干旱和涝害 (第七章)。鉴于稻同小麦、大麦穗和玉米穗的比较形态生理学 (comparative morpho-physiology) 上的不同, 特将稻穗另列一题目。在穗形和籽粒灌浆方面不同稻生态型之间的变异也将论及 (第八章)。最后关于遗传部分, 除综述稻的遗传特性外, 还将介绍新发现的各种引人注目的特性和重要的农艺性状的基因分析 (第九章和第十章), 在胚和胚乳方面所诱发的基因突变可能进一步提高这个作物的利用 (第十一章), 用改进的方法进行染色体分析 (第十二章) 和细胞质分析, 主要是细胞质雄性不育和结实性的恢复而为杂交稻育种提供基础 (第十三章)。在稻的组织培养和遗传工程方面的最新成就也将加以综述 (第十四章)。

本书14章均系由日本各大学和国家研究所的专家们执笔, 他们已提供了他们的知识和经验的结晶。对作者们友好的协作兹表示诚挚的谢意。本书能够出版有赖于东北大学 K. Hinata 教授的热情支持, 特对他致以衷心的感谢。

1984年3月

日本 仙台

角田重三郎 日本东北大学

高桥成人 日本东北大学

高佩文译 沈阳农业大学

杨守仁校 沈阳农业大学

目 次

前言

序言

进 化 论

野生植物与驯化.....	1
<i>Oryza sativa</i> L. 生态型的分化.....	29

形 态 生 理 学

种子萌发与幼苗生长.....	63
在稻进化的三个阶段中光合结构的调节.....	80
与氧化力和养分吸收有关的稻根生理特性	105
生长与发育的激素控制	119
气候对花粉形成和受精的影响	137
穗部特性与成熟	154

遗 传 学

基因分析和连锁图	165
农艺性状的基因分析	252
稻籽粒特性的突变	267
染色体分析	278
含 <i>A</i> 基因组稻属胞质雄性不育系及育性恢复	294
稻的组织培养与遗传工程	312

提 要

综述与展望	329
参考文献	343

进 化 论

野生植物与驯化

森岛启子著 日本国立遗传研究所

韩惠珍译 华南农业大学

卢永根校 华南农业大学

I. 种间的亲缘关系和祖先的搜寻

1. 分类学

栽培稻中有两个种，即 *Oryza sativa* L. 和 *O. glaberrima* Steud. 前者是广泛分布于热带和温带的普通稻，而后者仅原产于西非。除这些栽培种以外，稻属 (*Oryza*) 还包含有大约 20 个野生种。这个属的分类主要是根据 Roschevicz (1931)、Chevalier (1932) 和 Chatterjee (1948)。但是，野生稻的命名是有争论的。表 1 列举了 Tateoka (1963) 确定的 22 个种以及它们的染色体数目、基因组 (genome, 即染色体组) 符号和地理分布。他根据某些主要性状，把稻属分为六个组，其中 *Coarctatae* 组后来被移入另一属中 (Tateoka, 1964a)。 *Oryzae* 组是包含两个栽培种以及大约 10 个野生种的一群，他们彼此间是杂交亲和的。

基因组分析的基础工作是由 Morinaga 和他的同事们 (Morinaga 和 Kuriyama, 1960; Morinaga, 1964) 以及后来的 Katayama (1967a, b)、Watanabe、Ono (1965, 1966, 1967, 1968)、Li (1964)、Hu (1970)，以及其他许多人进行的。Nayar (1973) 写了细胞遗传学方面的综述。最近的论著多在运用人工获得的异源多倍体 (allopoliploids) 以确定不同基因组之

间的相互关系。一般认为：栽培种和它们的近缘植物所具有的A和C是基本基因组，因为它们是随机交配的，而B、C和D基因组彼此间表现出一些亲和力。

表1 由Tateoka(1963)修订的Oryza种和它们的染色体数、基因组型代号和地理分布

组, 种	2n	基因组	地理分布
Oryzae 组			
<i>sativa</i> L.	24	AA	全世界, 栽培的
<i>rufipogon</i> Griff. *	24	AA	亚洲, 美洲
(= <i>pereennis</i> Moench)			
<i>barthii</i> A.Chev.*	24	AA	非洲
(= <i>longistaminata</i> A.Chev. et Roehr.)			非洲, 栽培的
<i>glaberrima</i> Steud.	24	AA	非洲
<i>breviligulata</i> A. Chev et Roehr. *	24	AA	
(= <i>barthii</i> in the sense of Clayton, 1968)			
<i>australiensis</i> Domin	24	EE	澳大利亚
<i>ciachingeri</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>meyeriana</i> Baill.	24		亚洲
(= <i>granulata</i> Nees et Arn.)			
Ridleyanae 组			
<i>ridleyi</i> Hook. f.	48		亚洲
<i>longiglumis</i> Jansen	48		新几内亚

(续)

组, 种	2n	基因组	地理分布
Angustifoliae 组			
<i>brachyantha</i> A. Chev. et Roehr.	24	FF	非洲
<i>angustifolia</i> Hubbard	24		非洲
<i>perrieri</i> A. Camus	24		马尔加什
<i>tisseranti</i> A. Chev.	24		非洲
Coarctatae 组			
<i>coarctata</i> Roxb.	48		亚洲

a 见正文

为了用数量来表示种间的变异方式, Morishima 和 Oka (1960) 采取数值分类学的方法。他们的工作表明, 两个栽培种 *sativa* 和 *glaberrima* 以及两个野生种 *perennis* (包括表 1 中的 *rufipogon* 和 *barthii*, 容后述及) 和 *breviligulata* 形成共同具有 A 基因组的簇 (cluster); 而 *officinalis* 和它的近缘植物 (B、C 和 D 基因组) 构成了另一簇。其他的种则似已 从上面两簇独立出来。

具 AA 基因组的野生稻的分类和命名是混乱的, 因为它们的变化性较大。在本文中, *O. perennis* Moench 用以表示一个具长叶舌的随机交配的野生稻分类群 (普通野生稻), 而对具短圆叶舌的非洲野生稻分类群则命名为 *O. breviligulata* A. Chev. et Roehr. 虽然从分类学的观点来论证这两个种名被认为无效, 但本文作者出于下列理由仍使用这些名称。

普通野生稻广泛分布于整个湿润的热带, 并分化成各种类型。到目前为止, 有 20 个名称记载这个物种复合体 (species complex)。其中 *O. rufipogon* Griff. 对于亚洲和美洲的分类群 (Tateoka, 1964b) 以及 *O. longistaminata* A. Chev. et Roehr. 对于非洲的分类群 (Clayton, 1968) 被认为是符合分类学常规的名称。另一方面, 象 Baker (1970) 曾经强调的, 采

纳生物学上种的概念对于学习生物学的学生是有益的。可以给物种下个定义，物种是一个基本上能够相互杂交的群体，这一群和其他同样的群在生殖上是隔离的 (Mayr, 1942)。按照 Baker (1970) 提出的生物分类学的标准，本文作者和她的同事们，到目前为止所做的观察和试验，业已表明普通野生稻的各种类型以及普通栽培稻，均可以认为同属于一个生物学的种。但是，我们将野生种和栽培种区别开来，在我们的著作中，分别用 *O. perennis* Moench 和 *O. sativa* L. 命名野生种和栽培种。由于我们用的 *O. perennis* 物种复合体包括了所有的地理类型，而一个命名的改变，可能给我们文章的读者引起混乱，所以本文仍沿用 *O. perennis*。在进行数值分类研究之后 (Morishima, 1969)，把这个物种复合体分成为四个地理型，即亚洲型、非洲型、美洲型和大洋洲型。

由于非洲的野生种是具短叶舌的，Clayton (1968) 认为 *O. barthii* A. Chev. 在分类学上是正确的名称，但本文作者采用 *O. breviligulata*，因为它已经被普遍地用于这一分类群，而且 *O. barthii* 曾一度被用于具长叶舌的非洲野生种 (*O. perennis* 的非洲型)。

O. perennis 的亚洲型有多年生与一年生类型之间的变异。虽然变异是连续的，为了方便起见，本文作者将它们分为多年生型、中间型和一年生型。Sharma 和 Shastri (1965) 认为亚洲的一年生型是一个不同的种 *O. nivara*，Ng 等 (1981) 则认为澳洲分类群是另外一个种 *O. meridionalis*。本文作者及其同事所采用的命名法可以同 Chang (1976a, 1976b, 等) 的文章中的命名法进行比较。

种是分类学上一个自然单位，不可能定出种差别的严格标准。种的相互关系可以按不同的基础加以评定，那就是：1) 从蛋白质结构到外表的各种性状的比较；2) 杂交能力，减数分裂行为，能育性和杂种的其他特点；3) 生态学及分布方面的特点；4) 在自然生境中的遗传关系。此外，涉及分类问题时，应该区分“表

本文作者	Chang
及其同事	(1976a, b, etc.)
<i>O. perennis</i> Moench	
亚洲型	
多年生型.....	<i>O. rufipogon</i> Griff.
中间型	
一年生型.....	<i>O. nivara</i> Sharma et Shastry
非洲型.....	<i>O. longistaminata</i> A. Chev. et Roehr.
美洲型.....	<i>O. rufipogon</i> Griff.
大洋洲型.....	<i>O. meridionalis</i> Ng
<i>O. breviligulata</i> A. Chev. et Roehr.....	<i>O. barthii</i> A. Chev.

型性的”和“系统发育的”两种观点。根据前者，应调查有机体多样性的现状，而根据后者则应考虑已知组群的系统发育等级。

2. 栽培稻的两条进化途径

由于表现出性状的相似性，两个栽培种 *O. sativa* 和 *O. glaberrima* 各自与 *O. perennis* 和 *O. breviligulata* 有密切的关系。*O. glaberrima* 和 *O. breviligulata* 原产于非洲，而 *O. sativa* 和 *O. perennis* 却是世界各地都有的。前二者具有短而略圆和坚韧的叶舌，穗的第二次枝梗数目少，成熟后死亡，以及其他一些特征，可以同后二者区别开来，而且 *perennissativa* 和 *breviligulata-glaberrima* 这两个系列 (series) 是系列间不育和系列内能育的。因此，这 4 个种可再分为 *sativa-perennis* 和 *glaberrima-breviligulata* 两个种系系列 (phyletic series)。表现出与栽培种如此密切的关系，这是其他野生种所没有的。

如上所述，*O. perennis* 广泛分布在亚洲、非洲、美洲和大洋洲的热带和亚热带地区。关于 *O. sativa* 的起源，我们有详尽的证据表明，它起源于 *perennis* 的亚洲系统，即除了那些用以区别野生和栽培类型的性状之外，它们具有相似的性状 (Morishima 等, 1961)，它们常常分布在亚洲的热带，常常产生自然杂种，而且杂种后代易于繁殖。基于与上述同样详尽的证据，*glaberrima* 似产生于西非的 *breviligulata*。这是 Porteres (1956) 根据

性状变异的相似性早就作出的假设。因此，有两条栽培稻的进化途径，一条在亚洲而另一条在非洲，如图 1 所示。虽然这两个系列涉及它们的遥远起源理应有一个共同的祖先，但我们还没有这方面的证据。

比较这两个系列，我们便可发现，它们既有相似性又有差异性。两个栽培种均以相同的性状与相应的野生种区别开来。而且，在两个系列中均发现了野生型和栽培型之间的中间等级的连续系列。这两个系列之间的主要区别是：1) *perennis* 的繁殖方式变异大，从多年生到一年生均有，而 *breviligulata* 是真正的一年生植物；2) 与 *breviligulata* 相比，*perennis* 的群体，特别是它的多年生类型包含有大量的遗传变异；3) *sativa* 的品种多样性较 *glaberrima* 的为大，并已分化成 *indica* 和 *japonica* 两个主要类型。但未发现 *glaberrima* 有这种趋向 (Morishima 等, 1962)。可以这样认为，作为祖先的野生种在遗传系统上的某种差别可以引起栽培种的不相同进化方式。

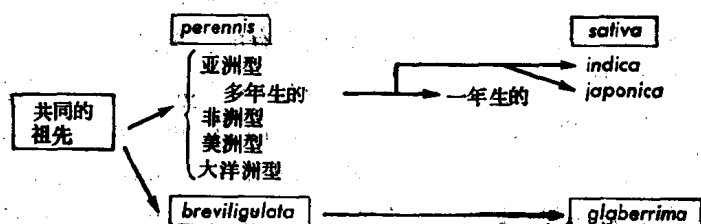


图 1 栽培稻及其野生近缘植物中种的相互关系的图解说明

3. 野生类型和栽培类型之间的变异

像其他作物那样，栽培稻和野生稻的区别在于栽培稻的生存依赖于人类。在另一方面，野生植物由于种子具有自然落粒和强的休眠习性，能够延迟它的萌芽，直到有利条件到来。这一特性有助于它们靠自身进行繁殖。虽然种子的生产能力的大小是野生和栽培类型之间的一个重要差别，但对高产植物的有意识选择，很可能是在文明社会的较晚期进行的。

野生型和栽培型之间的另一个重要区别是授粉系统的不同 (Oka和Morishima, 1967)。栽培种是以自花授粉为主, 而它们的野生祖先是部分的以至完全的异花授粉。野生植物的花有各种有利于异花授粉的机制 (图2), 即大的花药, 大而外伸的柱头以及开花后散粉的时间长。所有这些性状均有助于植物异株杂交。从不同的基础进行估计, 亚洲多年生类型的异交率是30—60%, 而亚洲一年生型和 *O. breviligulata* 是5—30%。非洲型则似乎是部分自交不亲和, 以异花授粉为主 (Chu等, 1969b)。

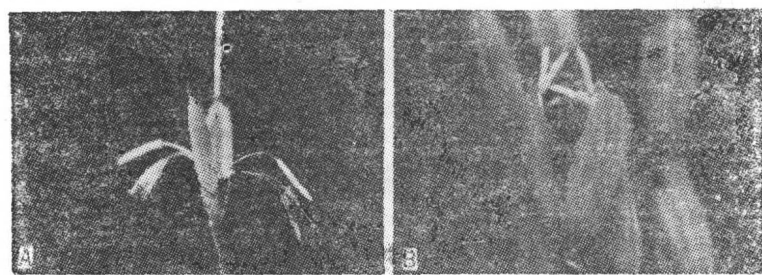


图2 *O. perennis* 的花(A: 大花药和外伸柱头) 和 *O. sativa* 的花(B: 小花药和不外伸的柱头)

在野生型和栽培型之间存在着许多中间类型。我们认为在亚洲和非洲发现的野生与栽培型之间有一个连续的中间等级系列。在印度奥里萨邦 (Orissa) 东部山区的 Jeypore 地带发现 *sativa* 和 *perennis* 之间的中间类型。直至相当近期的现代化渗进这一地区之前, 当地的居民仍沿着山谷的梯田用移动垦殖的耕种方法种稻。这一地区的野生和栽培型均富于多样性 (Govindaswami 等, 1966)。Oka 和 Chang (1962) 观察了从这一地区收集的品系, 分析它们的各种性状与 F_1 不育性的关系, 发现 Jeypore 品系 (strain) 形成了一座连接 *perennis* 的多年生型和 *sativa* 品种的桥梁, 当它们被驯化时, 似乎已经逐渐分化成 *indica* 型与 *japonica* 型。

在西非, *breviligulata* 经常生长在栽培 *glaberrima* 的深水