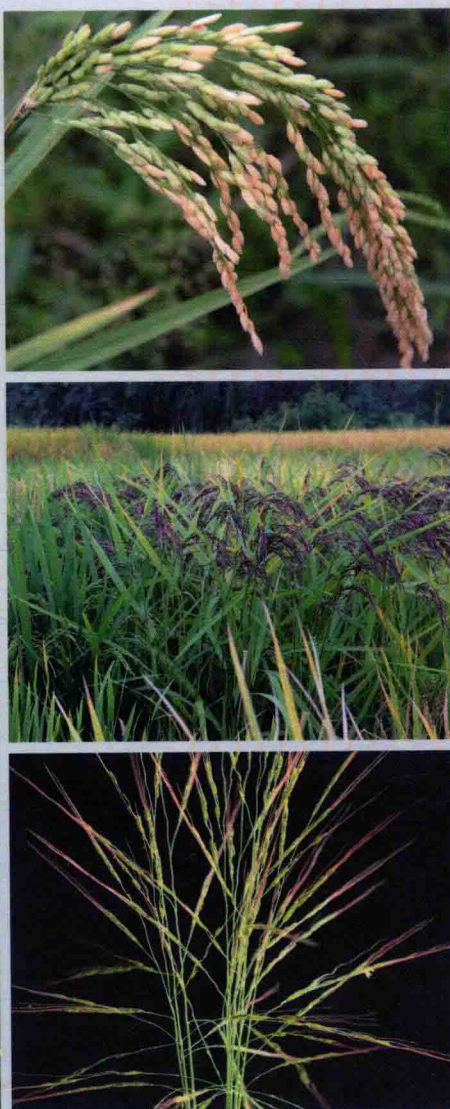


普通野生稻渗入系

构建及其应用

程在全 黄兴奇 主编



科学出版社

普通野生稻渗入系构建 及其应用

程在全 黄兴奇 主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书是系统阐述普通野生稻渗入系构建及其应用的一部专著。全书共分六章,第一章概述普通野生稻的基本特点,论述普通野生稻在稻属中的分类及其在进化中的作用。第二章叙述普通野生稻的相关优良遗传特性和渗入系构建相关知识。第三章和第四章以图谱的形式,展示普通野生稻渗入系在苗期、分蘖期和成熟期的株型特点,以及渗入系稻谷分类和籽粒形态结构。第五章和第六章分别探讨普通野生稻渗入系应用的基础研究和育种实践。

本书可供作物学、遗传育种学和分子生物学等专业高等院校师生,以及相关行业科研人员作为参考书使用。

图书在版编目(CIP)数据

普通野生稻渗入系构建及其应用/程在全,黄兴奇主编.—北京:科学出版社,2018.3

ISBN 978-7-03-056218-0

I.①普… II.①程… ②黄… III.①野生稻—杂交育种—研究 IV.①S511.903.51

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 322975 号

责任编辑:李 迪 / 责任校对:郑金红

责任印制:张 伟 / 封面设计:北京铭轩堂广告设计有限公司

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2018 年 3 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2018 年 3 月第一次印刷 印张:12 3/4

字数:300 000

定价:128.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《普通野生稻渗入系构建及其应用》

编辑委员会

主 编 程在全 黄兴奇

副主编 肖素勤 柯 学 陈 玲 钟巧芳 张敦宇 陈 越

编写人员 (按姓氏拼音排序)

付 坚 蒋 聪 蒋春苗 李定琴 李娥贤

王 波 王玲仙 杨雅云 殷富有 余腾琼

张 云 赵才美

前 言

普通野生稻 (*Oryza rufipogon* Griff.) 在植物分类学上隶属于禾本科 (Gramineae) 稻属 (*Oryza* L.), 是国家Ⅱ级重点保护野生植物。一般认为普通野生稻是栽培稻的直接祖先种。但关于栽培稻的直接起源祖先种, 自研究以来一直存在很大分歧, 到目前为止还没有定论。

普通野生稻分布于世界多地, 生态类型较多, 含有许多优良的遗传特性, 往往通过远缘杂交等技术构建渗入系, 对其进行发掘应用。特别是近 20 年以来, 国内外科研学者纷纷构建了普通野生稻渗入系, 应用渗入系开展了广泛和深入的生物学研究, 关于普通野生稻渗入系的构建及其应用积累了大量的论文和资料。但迄今, 国内外还未见一部比较系统、全面论述这一领域的著作。为了推动今后水稻品种改良事业的发展和更深层次揭示普通野生稻与栽培稻演化关系的真谛, 编者不揣冒昧组织本领域的专家学者, 根据尽可能收集到的分散的重要文献资料, 通过系统整理、分析和概括, 撰写了本书, 旨在抛砖引玉, 共同为我国农业科技献力。

本书综合运用了作物学、遗传育种学和分子生物学等学科的相关知识, 以我国的工作为主, 对普通野生稻的基本特性、系统进化、优良遗传特性, 以及其渗入系的构建与研究应用进行了较系统的论述, 在叙述中注意博取各家之长和不同的论点。全书共分六章, 第一章为普通野生稻在稻属中的分类及其在进化中的作用; 第二章为普通野生稻渗入系构建; 第三章为普通野生稻渗入系苗期、分蘖期和成熟期株型特点; 第四章为普通野生稻渗入系稻谷分类及籽粒形态结构; 第五章为普通野生稻渗入系的应用之一: 基础研究; 第六章为普通野生稻渗入系的应用之二: 育种实践。

本书得以完成并交付出版, 获得了科学技术部、农业部、环境保护部和国家自然科学基金委员会的项目支持, 云南省科学技术厅、农业厅等部门也给予了支持。相关工作得到了云南省农业科学院, 以及一些地、州、市和县农业科学部门的配合和帮助。编辑委员会成员为本书的撰写付出了艰苦的工作。晏慧君、史东燕、杨明挚、罗莉、熊华斌、阿新祥、杨顺发、陈良新、杨和生、张建红、孙涛、林松、唐志敏、周英、封军华、钟丽华、阚东阳、邓磊、邹赛玉等同志虽未列入编写名单, 但是他们参与了许多工作, 在撰写本书过程中付出了劳动, 贡献了智慧, 在此我们一并致谢!

鉴于当今科学技术发展迅速, 新知识和新问题不断涌现, 加之编者编著水平有限, 本书难免存在不足之处, 敬请批评指正。

程在全 黄兴奇

2017年9月30日

目 录

第一章 普通野生稻在稻属中的分类及其在进化中的作用	1
第一节 普通野生稻概述	1
一、普通野生稻的形态学特征	1
二、普通野生稻的生物学和生态学特征	3
三、普通野生稻的解剖学特征	4
四、普通野生稻的发现历史与地理分布	5
第二节 普通野生稻在稻属中的分类	7
一、稻属的分类系统	7
二、稻属的分类历程	9
三、普通野生稻的分类学研究	10
第三节 普通野生稻在稻属进化中的作用	12
一、进化研究中几个易混淆的概念	12
二、稻属的系统进化关系研究	14
三、普通野生稻的进化生物学	14
参考文献	18
第二章 普通野生稻渗入系构建	24
第一节 普通野生稻的许多优良遗传特性可以用于改良现代栽培稻	25
一、广东普通野生稻资源蕴藏的主要优良性状	26
二、广西普通野生稻资源蕴藏的主要优良性状	30
三、海南普通野生稻资源蕴藏的主要优良性状	34
四、江西普通野生稻资源蕴藏的主要优良性状	36
五、湖南普通野生稻资源蕴藏的主要优良性状	40
六、福建普通野生稻资源蕴藏的主要优良性状	41
七、云南普通野生稻资源蕴藏的主要优良性状	43
八、其他国家普通野生稻资源蕴藏的主要优良性状	45
第二节 构建普通野生稻渗入系的策略	46
一、渗入系的提出	46
二、渗入系的构建方法	47
三、普通野生稻渗入系构建的关键技术	49
四、普通野生稻渗入系构建进展	57

参考文献	67
第三章 普通野生稻渗入系苗期、分蘖期和成熟期株型特点	76
第一节 元江普通野生稻和合系 35 号的植物学特征	76
一、元江普通野生稻的植物学特征	76
二、合系 35 号的植物学特征	77
第二节 元江普通野生稻渗入系苗期株型	78
第三节 元江普通野生稻渗入系分蘖期株型	81
第四节 元江普通野生稻渗入系成熟期株型	85
参考文献	98
第四章 普通野生稻渗入系稻谷分类及籽粒形态结构	100
第一节 元江普通野生稻渗入系稻谷分类	103
第二节 元江普通野生稻渗入系籽粒形态结构	105
参考文献	111
第五章 普通野生稻渗入系的应用之一：基础研究	113
第一节 普通野生稻资源优异基因的发掘研究进展	113
一、广东普通野生稻资源优异基因的发掘研究	114
二、广西普通野生稻资源优异基因的发掘研究	116
三、海南普通野生稻资源优异基因的发掘研究	120
四、江西普通野生稻资源优异基因的发掘研究	121
五、湖南和福建普通野生稻资源优异基因的发掘研究	128
六、云南普通野生稻资源优异基因的发掘研究	129
七、其他国家普通野生稻资源优异基因的发掘研究	133
第二节 普通野生稻渗入系基因定位应用案例	136
一、抗白叶枯病基因 <i>Xa23</i> 定位的研究案例	136
二、长芒基因 <i>AWN-2</i> 定位的研究案例	140
三、耐冷性 QTL <i>qRC10-2</i> 定位的研究案例	143
参考文献	148
第六章 普通野生稻渗入系的应用之二：育种实践	157
第一节 普通野生稻渗入系育种应用进展	157
一、广东普通野生稻渗入系的育种应用	157
二、广西普通野生稻渗入系的育种应用	158
三、海南普通野生稻渗入系的育种应用	164
四、江西普通野生稻渗入系的育种应用	164
五、湖南和福建普通野生稻渗入系的育种应用	168

六、云南普通野生稻渗入系的育种应用	168
七、其他国家普通野生稻渗入系的育种应用	170
第二节 普通野生稻渗入系育种应用案例	172
一、具有广东普通野生稻血缘品种品系的选育	172
二、具有广西普通野生稻血缘品种桂青野的选育	181
三、具有云南元江普通野生稻血缘品种品系的选育	182
四、具有马来西亚普通野生稻血缘品种远恢 611 的选育	188
参考文献	189

第一章 普通野生稻在稻属中的分类及其在进化中的作用

稻属 (*Oryza* L.) 隶属于禾本科 (Gramineae)、稻亚科 (Oryzoideae)、稻族 (Oryzeae), 多分布于非洲、南亚、中国、南美洲、中美洲及大洋洲的潮湿热带地区。关于稻属的分类研究国际上有不少报道, 积累了丰富的科学资料, 在认识上也有很大的发展, 形成了世界公认的分类系统——Vaughan 分类系统。普通野生稻 (*Oryza rufipogon* Griff.) 在进化上一般作为亚洲栽培稻的祖先种, 但在研究历史上一直存在着很大的争议, 争论的焦点主要集中在祖先种的确定与命名上 (王象坤, 1993)。相关研究人员通过一系列的研究, 取得了新的研究进展, 将普通野生稻命名为 *Oryza rufipogon*, 但关于亚洲栽培稻直接起源祖先种的确定, 自研究以来一直存在较大分歧, 到目前为止还没有定论, 一般认为普通野生稻才是亚洲栽培稻的直接祖先种 (丁颖, 1957; 李道远和陈成斌, 1993; 王象坤, 1996)。这些研究焦点本章将做系统介绍, 并对普通野生稻的形态特征、生长习性、分布范围、表型性状等基本情况进行简略介绍, 作为读者转入本书阅读、探讨和思考各章主题时的先导。

第一节 普通野生稻概述

一、普通野生稻的形态学特征

普通野生稻分布范围广, 所处的生态环境复杂, 不同类型形态特征各异, 然而, 普通野生稻具有如下典型的形态学特征 (高立志等, 1996, 1998; Cho et al., 1998)。

根, 普通野生稻具有强大的须根系 (图 1-1A), 除地下部分长根外, 地上部分接近地面或水中的节也能长出不定根和不定芽 (图 1-1B), 在原产地冬季能宿根并安全越冬。

茎, 根据生长习性可分为匍匐型 (茎倾斜超过 60° 至完全匍匐于地面, 匍匐形状由风向、水流和与其他混生植物的关系决定) (图 1-1C)、倾斜型 (茎倾斜 $30^\circ \sim 60^\circ$) (图 1-1D)、半直立型 (茎倾斜 $15^\circ \sim 30^\circ$) (图 1-1E) 和直立型 (茎倾斜不超过 15°) (图 1-1F) 4 种类型。茎不具有明显的地下茎, 有随水涨而伸长特性, 具有高节位分支, 接近地面的茎节有须根。株高受环境影响大, 范围为 60~300cm, 一般为 100~250cm。茎地上部有 6~12 个节, 一般为 6~8 个, 近水面的茎节间较长, 最上节长 35~50cm。在深水条件下茎具有浮生特性。茎基部受阳光及其他原因影响, 颜色深浅不一, 有紫色、淡紫色、青绿色。基部节间坚硬, 横切面为椭圆形, 常露节。茎秆粗细不一, 直径为 0.32~0.83cm, 一般为 0.4~0.6cm。茎分蘖能力强, 一般有 30~50 个分蘖并集生为一丛。茎越冬能力也较强。

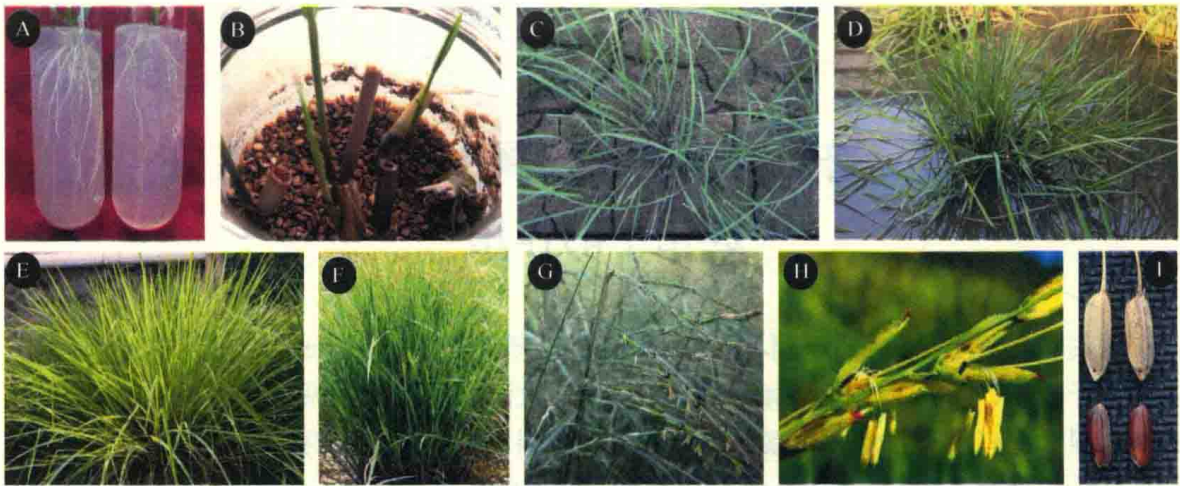


图 1-1 普通野生稻形态特征

Fig. 1-1 The morphological characteristics of *Oryza rufipogon* Griff.

- A. 须根系; B. 不定根和不定芽; C. 匍匐型茎; D. 倾斜型茎; E. 半直立型茎; F. 直立型茎;
G. 散状穗型; H. 羽毛状花药; I. 狭长谷粒
A. The fibrous root system; B. The adventitious roots and adventitious buds; C. Prostrate type; D. Sloping type;
E. Slighting type; F. Erect type; G. Panicle like pattern; H. Feathery anther; I. The narrow grain

叶，狭长，披针状，一般长 15~30cm，宽 0.6~1.0cm。叶耳呈黄绿色或淡紫色，具有长的绒毛。叶舌膜质，顶尖二裂，有紫色条纹，无绒毛，有剑叶，叶舌长 0.4~1.0cm，下部叶舌长 1.3~2.7cm，一般为 1.5~2.0cm。叶枕无色或紫色，基部叶鞘紫色、淡紫色或淡绿色，以淡紫色居多，也会因阳光及环境影响而深浅不一。叶鞘内表面淡紫色或淡绿色。剑叶长 12~25cm，宽 0.4~0.8cm；倒三叶较长（30~50cm），最长的可达 123cm。叶开角度为 90°~135°。在成熟后期，茎叶衰老迟而缓慢。

穗，属圆锥花序，穗枝散生（图 1-1G），穗颈较长，一般为 6~20cm，穗长 10~30cm，枝梗较少，往往无二次枝梗。着粒疏，一般每穗 20~60 粒种子，多的可达 100 粒以上（多见于直立型且具有二次枝梗）。外颖顶端为红色、褐色等颜色，并有浅色坚硬的长芒（图 1-1G），芒长 2.5~8cm；内外颖开花期淡绿色，带褐斑，成熟期灰褐色或黑褐色。护颖呈披针状，顶端尖，一般长 0.19~0.3cm。正常天气上午十时到下午二时开花，花药较长（0.5~0.6cm），柱头紫色或无色，外露呈羽毛状（图 1-1H）。谷粒狭长（图 1-1I），一般长 0.7~0.9cm，个别长 1.0cm，宽 0.2~0.28cm，千粒重 19~22g。结实率因生境不同而有差异，有高有低，一般为 30%~80%。育性有高不育或半不育，极易落粒，边成熟边落粒。

米，成熟期种皮多呈红色、红褐色或虾肉色（图 1-1I）。米粒无腹白，玻璃质，胚大小为（0.1~0.17）cm×0.1cm，胚乳类型为不黏，米质量优良。

基本类型的许多数量性状如株高、茎秆高低、穗茎长度等都有差异，高节位分支也因环境而存在较大的差异。谷粒形状比较稳定，只是个别点谷粒大而长，个别点谷粒小而短。

除典型的类型外，还存在多种多样的类型，最明显的是半野生型，具有野生稻和栽培稻的特点。茎有直立型、半直立型、匍匐型；叶较宽大，叶开角度大或小；穗型有集、

中、散之分，穗一般较大，粒数较多；育性有可育型、半不育型、不育型；芒有长、中、短3种；谷粒有狭长的，有椭圆的，也有宽卵形的；颖壳颜色更是多种多样，米色、浅红、深红或虾肉色；米粒有的腹白大，但也有优质米；有的植株很高大，直立不倒，而有的则很矮小。

二、普通野生稻的生物学和生态学特征

普通野生稻在我国的南方地区分布广泛，这是由于普通野生稻具有如下生物学和生态学特性（高立志等，1996，1998；Cho et al., 1998）。

普通野生稻是喜温植物，多分布于热带、亚热带地区，我国南方8个省（自治区）都有普通野生稻的分布。年平均气温在20℃以上，年最低气温为-3.4~0.36℃，霜期为0~4d，是普通野生稻生长、发育、结实最合适的气候条件。海南省的乐东、三亚、陵水3县（市）年平均气温为24~25℃，最低气温为6~8℃，无霜期为365d，两广大陆区的年平均气温在20℃以上，所以海南、广东、广西3个省（自治区）是普通野生稻分布最多的地方。而北纬25°以北的湖南和江西年平均气温为18.8~19.1℃，年最低气温为-4.6~3.2℃，无霜期为260~310d，结冰及降雪年份较多，普通野生稻地下部分虽然也能安全越冬，但是分布较少，生长也不茂密。

普通野生稻是喜光、感光性强、短日照植物。各地发现的普通野生稻都生长在阳光充足、无遮蔽的地方。无论由种子萌发或宿根的植株都要在8月下旬以后才能抽穗，抽穗期与所处的纬度有关。

普通野生稻是喜湿植物，水性很强，对水的要求特别严格。最适宜于浅水层生长，在很干或很湿的环境中生长得不好，竞争不过适合干湿生长的杂草，在水深超过1m的环境下则难以繁殖成片。自生地冬季多数无水层，但是土壤湿润，夏、秋季有水层，少部分自生地终年有水层。在流量大、流速急、大的河流边分布较少。静止的浅水层也是普通野生稻繁殖的重要条件。

普通野生稻对土壤有广泛的适应性，对土质要求不严格，一般生长于微酸（pH6~7）的土壤上，既能在酸性土壤上生长，又能在碱性土壤上生长，在重土、壤土、沙壤土、烂泥田、鸭屎土上也能生长。在肥沃的土上生长很茂盛，在极为贫瘠的黏土上也能生长繁殖，只是生长得不太茂盛。

普通野生稻宿根性很强，有性和无性繁殖兼有。无性繁殖是其最重要的繁殖方式，主要通过高效率的营养繁殖（分蘖）来实现。一般冬季地上部分自然枯死或被割去当燃料，开春从宿根地表茎节处长出蘖芽，在旁侧形成后迅速拔节并向四周匍匐伸出，当周围的生境为浅水层或沼泽等时，外露的第一节在适宜的条件下又可生出新的不定根与不定芽，此芽又以同样的方式前伸拓宽空间，周围的生物因子（其他种类的植物）及非生物因子（如风向、水流、潭埂等）决定其匍匐生长的形状：四周匍匐、侧边匍匐或半匍匐等，伸向深水的枝条有漂浮习性并随水深而伸长。有些地下蘖芽也可在冬季前萌芽，冬季长成大苗。

凡是适应于浅水层生长的沼泽植物都能和普通野生稻混生。与普通野生稻伴生的常

见植物有 14 科 27 属 31 种, 如李氏禾 (*Leersia hexandra* Swarts)、莎草 (*Cyperus rotundus* L.)、柳叶箬 [*Isachne globosa* (Thunb.) Kuntze]、水禾 [*Hygroryza aristata* (Retz.) Nees]、水蓼 (*Polygonum hydropiper* L.)、碎米莎草 (*Cyperus iria* L.)、金鱼藻 (*Ceratophyllum demersum* L.) 等。

三、普通野生稻的解剖学特征

叶解剖特征: 普通野生稻叶表呈现明显的峰和沟, 表皮均由一层细胞组成, 表皮上有绒毛和气孔器, 上表皮的泡状细胞与维管束相间排列, 泡状细胞中间为一个大型薄壁细胞, 两侧各排着一至多个小型薄壁细胞, 着生深度一般都没有达到叶肉细胞组织厚度的一半, 叶肉细胞排列十分紧密, 壁向内皱折程度发达。叶片主脉被薄壁细胞隔为两个大气腔。叶片维管束上下机械组织延伸较发达, 大维管束在原生木质部导管处破裂产生破生通气道, 大小维管束均有两层维管束鞘, 外层为薄壁维管束鞘, 内层为厚壁维管束鞘。电镜观察发现, 普通野生稻叶表上气孔口处于叶表面, 乳头状突起排列在气孔口两边, 甚至还遮在气孔口上面; 叶表上乳头状突起呈不规则的零散分布; 在叶脉的上下表皮处有 1~2 列哑铃形的硅化/木栓细胞, 硅化/木栓细胞列两旁各分布 2~3 排气孔, 气孔是相间排列的, 气孔边缘有几个长形的乳头状突起, 在正对泡状细胞的下表皮部位有 1~2 列大型瘤状突起。叶绿体基粒数和基粒片层数少, 基粒密度低, 但基质片层数较多, 直立型嗜锲颗粒积累较多, 匍匐型没有淀粉积累 (陈志强和黄超武, 1987)。

茎解剖特征: 普通野生稻茎的节间横切面可见到表皮、基本组织和维管束 3 部分。表皮由一层细胞组成, 表皮下方为两层厚壁细胞带 (厚壁组织发育在外环维管束的厚壁维管束鞘内, 后延伸出“人”或“八”字形的厚壁组织带), 接着是薄壁组织、维管束和气腔, 中部是一大髓腔。维管束分内外两轮, 排列很有规律, 与气腔 (除穗颈节外, 所有伸长节间都有气腔, 气腔内光滑无物) 相间排列; 外环维管束较小, 下方的维管束鞘有 4~5 层细胞, 原生木质部无气隙; 内环维管束较大, 下方的维管束鞘有 2~3 层细胞, 一般有气隙; 外环维管束与内环维管束的数量之比为 1:2 (陈志强和黄超武, 1987; 陈飞鹏和吴万春, 1994)。

根解剖特征: 普通野生稻根的导管数为 5~6 个; 导管直径为 61~68 μm ; 中柱面积大多为 110~140 mm^2 ; 中柱鞘细胞狭长, 近似长方形, 排列紧密; 中柱鞘外的内皮层细胞短小致密。根的皮肤厚, 通气组织发达; 表皮与外皮层之间的细胞机械化程度高, 细胞径向壁明显加厚, 形成凯氏点 (将春苗等, 2012)。

花药解剖特征: 普通野生稻花药属于长宽饱满型, 细胞长度与栽培稻的一致 (王国昌和卢永根, 1991)。

谷粒解剖特征: 普通野生稻谷粒呈椭圆形。谷粒稃表面整齐, 均匀分布有乳头状突起, 内外稃钩接处外稃缘呈波浪形; 稃毛分布密而多, 具有粗刺毛和纤细毛两种 (王国昌和卢永根, 1991)。谷粒中胚的解剖结构与栽培稻相似 (韩惠珍和徐雪宾, 1994)。

四、普通野生稻的发现历史与地理分布

普通野生稻在世界范围内的分布区主要局限于亚洲和大洋洲的热带和亚热带地区，北至中国江西东乡，南至澳大利亚北部，西至印度东部，最东到达巴布亚新几内亚。

中国处于普通野生稻全球分布区的最北缘，最早于 1917 年由 Merrill 在广东罗浮山麓至石龙平原一带发现 (Merrill, 1917)。丁颖于 1926 年在广州郊区犀牛尾的沼泽地也发现了普通野生稻 (丁颖, 1957, 1961)，随后于广东的惠阳、增城、清远、三水西南经开平、阳江、吴川至合浦、钦县，南经雷州半岛至海南岛，西至广西西江流域均有发现。1935 年在台湾也发现有普通野生稻 (Tateoka, 1963)。1963 年，原中国农业科学院水稻生态研究室对广东、广西、云南 3 个省 (自治区) 部分地区进行了野生稻的种类和地理分布调查。1978~1982 年，由中国农业科学院主持，广东、广西、云南、江西、福建、湖南、湖北、安徽等省 (自治区) 农业科学院，贵州省黔西南州农业科学研究所和江西省樟树市农业学校参与协作，对野生稻进行了全国性的普查与考察。1994 年 9 月至 1995 年 1 月及 1995 年 9~11 月，中国科学院植物研究所同云南省农业科学院、云南省思茅地区农业科学研究所、广西科学院、广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所、广西农业科学院、广西壮族自治区南宁市江西乡农业技术推广站等单位两次考察了野生稻分布集中的广西、云南、广东、海南和湖南 5 个省 (自治区)，对中国野生稻的种类和地理分布有了较清楚的了解。考察发现：中国有 3 种野生稻，即普通野生稻、药用野生稻 (*Oryza officinalis* Wall.)、疣粒野生稻 (*Oryza meyeriana* Baill.)。

这几次的调查表明，中国普通野生稻是我国野生稻中分布最广、面积最大、资源最丰富的一种，自然分布于广东、广西、海南、云南、江西、湖南、福建、台湾 8 个省 (自治区) 的 113 个县 (市)，大致可分为 5 个自然区，即海南岛区、两广大陆区 (包括两广大陆、湖南的江永和福建的漳浦)、云南区 (景洪和元江)、湘赣区 (湖南的茶陵和江西的东乡)、台湾区 (桃园和新竹)，5 区之间普通野生稻的分布并不连续。分布区域南至海南三亚 (北纬 18°09′)，北至江西东乡 (北纬 28°14′)，东至台湾桃园 (东经 121°24′)，西至东经 100°40′ (云南景洪) 到东经 117°08′ (福建漳浦)，南北约跨 10 个纬度，东西约跨 21 个经度。最高海拔为 700m (云南元江)，最低海拔为 2.5m (广西合浦公馆)，最适海拔小于 130m，分布点随着海拔的下降而增多 (高立志等, 1996; 范树国等, 2000a; 庞汉华和陈成斌, 2002; Wang et al., 2008)。

广东普通野生稻主要分布在东部沿海地区和西南部，群体为粤东普通野生稻和高州普通野生稻。粤东普通野生稻分布区北回归线横贯其中，地理位置特殊。西南部的高州普通野生稻分布区 (地理位置为北纬 21°42′34″~22°18′49″，东经 110°36′46″~111°22′44″) 地处亚热带和北热带的过渡地带，属亚热带季风暖湿气候，地形属低山丘陵型，是目前广东分布面积最大的野生稻，面积达 17.3hm² (卢永根等, 2008; 练子贤等, 2008; 李杜娟等, 2012)。根据广东省农业科学院在 2005~2016 年对广东普通野生稻实地调查发现，目前，广东共有 25 个县 (市) 尚存普通野生稻，尚有分布点 118 个，其中 103 个有历史资料记载，15 个为本次调查新发现。根据历史资料统计，广东原有普通野生稻

分布点 1083 个,但截至目前野生稻已全部消失的分布点有 980 个,分布点丧失率为 90.49%,呈现严重濒危的趋势(范芝兰等,2017)。

广西普通野生稻,根据 1978~1981 年全国野生稻普查,在 8 个市的 42 个县有分布,其中在北回归线穿越的 16 个县分布最密集、类型最丰富。分布区地形种类包括喀斯特溶岩地貌区(南宁、柳州、桂林)、河谷(百色)、丘陵(邕宁)和沼泽(广西东南地区)。但根据 2002~2007 年广西全自治区普通野生稻现状调查数据,目前已有 80% 的广西普通野生稻原生地消失,尤其是贵港、桂平、南宁等地原来有普通野生稻连片分布,现已大面积消失。根据地理地形,广西普通野生稻分布区可划分为 4 个特征区:红水河—柳江—郁江—浔江野生稻特征区、南流江野生稻特征区、百色独立特征区和北部山区特征区,其中红水河—柳江—郁江—浔江野生稻特征区地域宽广,是广西普通野生稻分布最密集的地段(黄娟等,2009)。

海南普通野生稻的主要分布区在三亚和琼海,但在其他绝大部分县(市),如海口、文昌、万宁、东方均有分布。三亚是海南岛典型的热带地区,是海南普通野生稻主要的分布区,也是中国普通野生稻分布区的最南端(北纬 $18^{\circ}09'$),琼海位于海南岛北部距三亚约 200km 处,最近在其区域内发现的琼海居群是一个普通野生稻原生境居群(陈良兵等,2006)。

江西普通野生稻指的是东乡普通野生稻,是迄今全世界分布最北(北纬 $28^{\circ}14'$)的野生稻。1978 年发现时有 3 处 9 个居群,分布面积约为 3hm^2 。后来由于野生稻的原生境遭受破坏,原始居群数从 9 个急剧下降到 2 个。为了防止东乡普通野生稻灭绝,中国水稻研究所和江西省农业科学院水稻研究所于 1985 年为庵家山和水桃树 2 个保存相对较好的居群建立了高 2m 的围墙,实施了原位保护,保护面积分别为 0.08hm^2 和 0.02hm^2 。目前,除已保护的 2 个居群外,其他 7 个居群均已消失(杨庆文等,2005;胡标林等,2007)。

湖南普通野生稻于 1982 年 11 月下旬由湖南农业科学院野生稻考察组首次发现,共有两个类群,一类为茶陵普通野生稻,分布于湖南省茶陵县尧水乡湖里沼泽地,另一类群为江永普通野生稻,分布于湖南省江永县桃川镇山间盆地中的荒唐里(康公平等,2007)。

福建普通野生稻于 1982 年 10 月初由福建省农业科学院水稻研究所野生稻考察组首次发现,目前主要分布在东南沿海水域,位于漳浦县的有 2 个自然居群,群体 I 位于距离湖西畬族乡赵家堡村约 100m 的石湖潭,群体 II 位于湖西畬族乡岭脚自然村的古塘,是我国大陆普通野生稻分布最东端的普通野生稻(杨庆文等,2005)。

台湾普通野生稻在桃园县和新竹县发现,但于 1978 年消失(Kiang, 1979; Oka, 1998)。

云南普通野生稻分布零散,覆盖面积小,主要分布于澜沧江流域和元江流域。云南省原有 26 个普通野生稻居群,目前已经消失了 24 个,仅存元江和景洪两个类群。元江普通野生稻分布在云南省元江县曼来乡嘉禾村的一个山头上,是目前发现的海拔最高的普通野生稻分布点,该山头离最近的村寨至少也有 1km 之遥。山头上种满了甘蔗和少量的果树,野生稻生长在山头上的 4 个水塘中及周围,最大的一个水塘面积也不超过 0.13hm^2 ,其余 3 个面积均在 330m^2 左右。在这些水塘的周围根本没有栽培稻,没有栽

培稻与野生稻渐渗杂交的可能,是原始性最好的野生稻,因而在研究稻种起源与演化等方面具有很高的学术价值(戴陆园等,2001)。现已在该处建立了云南省元江普通野生稻原生境湿地国家级保护点,相比早些年,资源得到了较好的保护。景洪普通野生稻分布于云南省西双版纳傣族自治州,具体位置在景洪市嘎洒镇曼景罕村。引用戴陆园等(2001)的原文:“在西双版纳州农业科学研究所王文华所长陪同下,在景洪市嘎洒镇曼景罕村的稻田水沟边寻找普通野生稻。我们10人花了近1小时才在水田边的水沟中发现了一株野生稻的稻桩(野生稻的上半部分已被割掉)。这株稻桩匍匐型、根系发达、叶耳紫色、叶舌顶尖二裂。而与之相邻的水沟沟底已被翻土开沟,可以预料到再过几日这株野生稻也会随着翻土开沟被消灭。在曾经发现过景洪普通野生稻的其他地点,因修路、盖房子等原因,景洪普通野生稻早已不存在了。可以预料,景洪普通野生稻在其原生境中也将很快不复存在。”目前由云南省农业科学院的程在全团队在昆明建有异位保护圃,现保存有直立型和红芒型景洪普通野生稻。直立型强而广谱抗稻瘟病,叶片厚,茎秆直立,分蘖能力强,大穗,实粒数多,品质优,花药大,长势旺;红芒型与直立型的主要性状区别是具红芒、中抗稻瘟病和白叶枯病。

根据考古资料证实,10 000年前,栽培稻在长江中下游地区被成功驯化,当时普通野生稻是当地的习见物种(Fuller et al., 2007; Zong et al., 2007)。游修龄(2007)考证普通野生稻有历史文献记载的分布区最北可到达黄河流域。然而,现在只有两个高度隔离的种群位于长江流域,更多的普通野生稻种群分布于华南地区的珠江流域,提示10 000年来普通野生稻的分布区已极大缩小。

对于普通野生稻分布区的缩减,目前认为有以下三个原因。第一,栽培稻的驯化与推广种植侵占了野生稻的原生生境。第二,历史上的如末次冰期及新仙女木(Younger Dryas)等全球气候变化事件,使普通野生稻北缘种群灭绝(Kovach et al., 2007)。对普通野生稻进行的生态位模拟分析,清晰地展示了气候变化下分布区面积的波动(Huang and Schaal, 2012)。第三,工业时代之后逐渐增强的人类活动破坏了部分野生稻的生境(Gao, 2004)。随着人类活动对自然环境的扰动不断加剧,普通野生稻的自然生境受到极大的破坏,自然种群缩小,表现出严重的生境破碎化,甚至有些分布点已经消失。台湾的桃园和新竹普通野生稻于1978年消失;云南曾经有26个普通野生稻分布点,现已消失24个,仅余景洪和元江两个点,而景洪普通野生稻的原生分布点因2011年机场扩建,也基本绝迹;福建漳浦的原生分布区被漳汕高速公路所取代;广东、广西和海南3个省(自治区)是我国普通野生稻分布最为丰富的地区,同样难逃厄运,约80%的普通野生稻原生分布点已经不复存在(高立志等,1996;陈成斌,2005;Song et al., 2005;周雯,2013)。

第二节 普通野生稻在稻属中的分类

一、稻属的分类系统

稻属(*Oryza* L.)隶属于禾本科,对于稻属的分类,存在很大争议,Vaughan(1989,

1994) 考证了大量稻属植物标本和资料, 并结合染色体组资料, 建立起一套稻属植物分类系统——Vaughan 分类系统, 该分类系统得到了绝大多数分类工作者, 特别是细胞遗传学家、分子生物学家和育种学家的认可, 是目前世界公认的分类系统。Vaughan (1989, 1994) 将稻属划分为 22 个种, 其中包括 2 个栽培种和 20 个野生种, 并分为 5 个组, 即马来野生稻 (*O. ridleyi*) 组、疣粒野生稻 (*O. meyeriana*) 组、药用野生稻 (*O. officinalis*) 组、栽培稻 (*O. sativa*) 组和未归组 (表 1-1)。马来野生稻组包括两个四倍体种, 即马来野生稻

表 1-1 稻属的 Vaughan 分类系统、基因型及地理分布[据卢宝荣等 (2001) 和 Zhu 等 (2014) 资料整理]

Tab.1-1 Vaughan classification system, genotype and geographical distribution of *Oryza*
[Summarized from Lu et al (2001) ; Zhu et al (2014)]

种类 Taxa & Species	中文名称 Chinese name	染色体数量 Chromosome NO.	基因组类型 Karyotype	分布区域 Geographic distribution
<i>Oryza sativa</i> complex	栽培稻组			
<i>O. sativa</i> L.	亚洲栽培稻	24	AA	世界各地
<i>O. rufipogon</i> Griff.	普通野生稻	24	AA	亚洲热带、亚热带, 澳大利亚亚热带
<i>O. nivara</i> Sharma et Shastry.	尼瓦拉野生稻	24	AA	亚洲热带、亚热带
<i>O. breviligulata</i> A. Chev. et Roehr. (<i>O. barthii</i> A. Chev.)	短叶舌野生稻 (巴蒂野生稻)	24	A ^g A ^g	非洲
<i>O. glaberrima</i> Steud.	非洲栽培稻	24	A ^g A ^g	西非
<i>O. longistaminata</i> A. Chev. et Roehr.	长雄野生稻	24	A ^g A ^g	非洲
<i>O. meridionalis</i> Ng.	南方野生稻	24	A ^m A ^m	澳大利亚亚热带
<i>Oryza officinalis</i> complex	药用野生稻组			
<i>O. punctata</i> Kotschy ex Steud.	斑点野生稻	24, 48	BB	非洲
<i>O. officinalis</i> Wall. ex Watt.	药用野生稻	24	CC	亚洲热带、亚热带, 澳大利亚亚热带
<i>O. rhizomatis</i> Vaughan	根状茎野生稻	24	CC	斯里兰卡
<i>O. eichingeri</i> A. Peter	紧穗野生稻	24	CC	南亚、东非、中非
<i>O. minuta</i> J S Presl. ex C B Presl.	小粒野生稻	48	BBCC	东南亚、巴布亚新几内亚
<i>O. latifolia</i> Desv.	宽叶野生稻	48	CCDD	拉丁美洲
<i>O. alta</i> Swallen	高秆野生稻	48	CCDD	拉丁美洲
<i>O. gradiglumis</i> Prod	大颖野生稻	48	CCDD	拉丁美洲
<i>O. australiensis</i> Domin	澳洲野生稻	24	EE	澳大利亚热带
<i>Oryza meyeriana</i> complex	疣粒野生稻组			
<i>O. meyeriana</i> Baill.	疣粒野生稻	24	GG	中国、南亚、东南亚
<i>O. granulata</i> Nees et Arn ex Watt	颗粒野生稻	24	GG	南亚、东南亚
<i>Oryza ridleyi</i> complex	马来野生稻组			
<i>O. ridleyi</i> Hook. f.	马来野生稻	48	HHJJ	东南亚、巴布亚新几内亚
<i>O. longiglumis</i> P. Jansen	长护颖野生稻	48	HHJJ	印度尼西亚、巴布亚新几内亚
Not classified	未归组			
<i>O. brachyantha</i> A. Chev.	短药野生稻	24	FF	非洲
<i>O. schlechteri</i> Pilger	极短粒野生稻	48	HHKK	东南亚、巴布亚新几内亚

(*O. ridleyi* Hook. f.) 和长护颖野生稻 (*O. longiglumis* P. Jansen), 它们分布于东南亚、巴布亚新几内亚和印度尼西亚; 疣粒野生稻组包括两个二倍体种, 即疣粒野生稻 (*O. meyeriana* Baill.) 和颗粒野生稻 (*O. granulata* Nees et Arn ex Watt), 它们被发现于南亚和东南亚 (包括中国南部); 药用野生稻组是一个在遗传和地理分布上高度分化的种复合体, 它既包括二倍体种 (B、C 和 E 基因组), 又包括四倍体种 (CD 基因组和 BC 基因组); 栽培稻组包括所有 A 基因组的种, 并含有两个栽培稻种 (亚洲栽培稻和非洲栽培稻); 未归组中, 极短粒野生稻 (*O. schlechteri* Pilger) 过去只知道存在于标本馆中, 后被重新发现, 另一个生长于非洲的 *O. brachyantha* A. Chev. 是唯一携带 F 基因组的种。

二、稻属的分类历程

稻属最早由林奈在《植物种志》(*Species Plantarum*) 中定义 (Linnaeus, 1753)。染色体作为遗传物质的载体, 在分类上有重要的参考价值。1910 年, Kuwada 首先确定了栽培稻 (*Oryza sativa* L.) 的染色体数 $2n=24$, 但此后一段时期水稻的染色体研究曾一度停滞不前, 原因是稻属植物染色体小, 染色反应不好 (Lu, 1999)。直到 20 世纪 70 年代 Kurata 和 Omura (1978) 创立了“标准法”, 人们才开始对稻属所有种的染色体进行研究, 大部分稻属植物的染色体组型到 20 世纪 80 年代已经清楚。Aggarwal 等 (1997) 根据 DNA 杂交结果, 将马来野生稻 (*O. ridleyi* Hook. f.) 和疣粒野生稻 (*O. meyeriana* Baill.) 的基因组命名为 HHJJ 和 GG。Ge 等 (1999) 在研究稻属分子系统发育时, 发现极短粒野生稻 (*O. schlechteri* Pilger) 为 HHKK 基因组。至此, 稻属各种的基因组已经全部清楚, 共有 10 个基因组, 其中 6 种 (AA、BB、CC、EE、FF、GG) 为二倍体, 4 种 (BBCC、CCDD、HHJJ、HHKK) 为异源四倍体 (Ge et al., 1999; Fu et al., 2008; Lu et al., 2008; Zhu et al., 2014)。

作为系统分类依据的染色体组型虽然已清楚了, 但是稻属植物的系统分类还存在很大争议。在稻属建立之后的两个多世纪中, 不同的学者对稻属植物进行了大量的研究。19 世纪以前所描述的与稻属有关的物种已超过了 100 个 (Vaughan, 1989), 后来又对属以下种以上的分类等级及属的分类界限做过多次修订。在众多的稻属分类研究中, 有几位重要分类学家的工作对稻属现代分类系统的建立起到了关键性的作用。

19 世纪末, 在稻属大量物种被描述且分类混乱、物种间关系不清的状况下, Baillion (1894) 对稻属植物进行了详细研究, 并第一次对稻属进行了系统的分类处理。他将当时的稻属界定为 5 个种, 并将其划分在 4 个组中。Prodoehl (1922) 将稻属中的种增至 17 个。1931 年苏联学者 Roschevicz 对稻属的分类做出了奠基性的贡献, 他整理了过去的许多种名, 建立了一个稻属分类系统, 该系统包含了 20 个种, 归于 4 个组。随着细胞遗传学、生物化学和分子生物学的发展, 继 Sampath (1962) 首次运用细胞遗传学资料对稻属作了补充和修改后, Hu (1970)、Nayar (1973)、Katayama (1982) 等利用核型分析技术, Second (1982) 等利用同工酶分析技术, Dally 和 Second (1990)、Wang 等 (1992) 利用分子标记技术先后对稻属进行了分类研究。虽然大多数学者利用不同技