

国家自然科学基金重点项目

中国栽培稻起源与演化 研究专集

王象坤 孙传清 主编



ZHONG GUO ZAI PEI DAO QI YUAN YU YAN HUA YAN JIU ZHUAN JI

ZHONG GUO ZAI PEI DAO QI YUAN YU YAN HUA YAN JIU ZHUAN JI

中国农业大学出版社

33

3

内 容 提 要

本书为国家自然科学基金委员会资助的重点项目“中国栽培稻的起源与演化”1994~1996年发表和撰写的部分论文汇编而成的研究专集。它们是通过形态学、生态学、分子生物学、遗传学、考古学等多学科,采用植物蛋白石(plant opal)、扫描电镜、同工酶、RFLP等技术,从群体、个体、细胞及分子四个层次对中国栽培稻起源于何处及其野生祖先种——普通野生稻(*Oryza rufipogon* Griff.)的原始型与衍生型(包括一年生野生稻及杂草稻)的确认以及它们如何演化为籼粳两个栽培稻亚种的微进化(microevolution)进行的最新研究进展,全书共计36篇论文,每篇论文既独立成篇,又都围绕中国栽培稻的起源与演化相互补充和论证。读者可对中国的稻作起源与演化的最新研究进展有一个概括了解。

本书对从事农业考古、稻种遗传资源、水稻遗传、育种、栽培的科研人员及高等农业院校与综合性大学有关专业师生都是一本有益的参考书。

前 言

稻作起源是研究了半个多世纪仍未解决的重要理论问题,中国是种稻最早的国家之一,出土的大量新石器时期稻作遗存,广泛分布的野生稻及国内外稻作学者的研究已公认,中国是亚洲栽培稻起源地之一。然而起源于中国何处,则众说纷纭:丁颖主张华南说,渡部忠世认为在云南,严文明提出长江中下游说,迄未统一。

多数学者已认定栽培稻的祖先种是普通野生稻(*Oryza rufipogon* Griff., 简称普野,下同)。然而,普野广泛分布于我国 8 个省,目前我国已收集并正式编目已近 6000 个编号,数量之多居各国首位。在众多的各种形态、生态类型中,谁是原生的?谁是衍生的?它们是怎样由一种或几种原始普野类型衍生而来?又是怎样演化成栽培稻的?迄未定论。

亚洲栽培稻具有籼粳两大亚种,我国是世界上籼粳面积都大,又有南籼北粳,低纬高原上粳下籼垂直分布的国家。籼粳是怎样由普野演化而来?也存在着普野→籼→粳(丁颖),普野引上山地演化为粳,引向洼地演化为籼(王象坤等),粳型普野→粳、籼型普野→籼(周拾禄, Second) 三种不同假说。

本项目是在上述背景下开始中国栽培稻的起源与演化研究的。经过短短的 3 年(1994~1996),在本项目组全体同志及合作者的共同努力下,上述三个方面都取得了明显的进展。

在总结前人研究的基础上,我们提出作为稻作原始起源地必须同时具备四个前提条件,并通过多学科与多种技术手段的比较研究,提出长江中游—淮河上游稻作起源的新观点。此外,还首次提出“原始栽培稻”的概念及其驯化的强化时期。并根据同工酶基因位点研究确定中国栽培稻的三个遗传多样性中心。根据对栽培稻和普野的杂交亲和力、同工酶、核 DNA、线粒体 DNA 及叶绿体 DNA 的比较研究进一步论证了中国与南亚是两个独立的稻种起源与演化系统即起源中心与传播体系(王象坤等, 1993)。

关于祖先种研究所取得的进展,首先提出了原始祖先种的概念并通过形态学、同工酶及三个 DNA(核、线粒体与叶绿体)的研究,并结合普野栖生地的生态考察,认定了原始祖先型普野的形态特征及同工酶与 DNA 指纹特征;其次,通过辐射处理结合普野的实验遗传学研究,为栽培稻的近缘祖先种可能为倾斜型普野提供了初步证据;第三,首次提出并研究论证了中国除多年生普野外还存在一年生普野,根据迄未找到其天然群体及同工酶上多为杂合体,提出中国一年生普野可能主要为野栽天然杂交衍生的杂草稻的观点。

关于籼粳稻的起源与分化,通过对国内外的栽培稻与普野的同工酶、核 DNA、mtDNA、cpDNA 及 DNA 重复序列系统和综合研究可以确认:①绝大多数国内外的普野都已发生了籼粳分化,但与栽培稻的籼粳分化相比,这种籼粳分化是十分微小和初步的;②国内外的普野当中都存在少量的核 DNA 与线粒体 DNA 上尚未分化的原始型普野,它们是研究稻种起源与分化中十分珍贵的材料;③普野的籼粳分化在 3 个 DNA 上少数是一致的,多数是不一致的,而栽培稻多数是一致的。这一方面为普野的遗传多样性远远大于栽培稻提供了分子水平上的理论依据,另一方面也表明,不论栽培稻还是普野的籼粳分化都是十分复杂的,同

时还表明,栽培稻的籼粳分化必然是多途径的。

本研究专集中的 36 篇论文均是独立的,但又是相互联系的。在起源地、普野分类、籼粳分化等方面的结论甚至观点不一致,这是很自然的,也是可以理解的。因为本项目组由许多单位组成,各位作者的研究角度、方法以及供试材料不完全相同,发表和撰写的论文也先后不同,认识上有差异不仅允许而且将为今后的研究提供新的思路和突破口。因此,收入本研究专集的论文尽量遵循作者原意,不要求统一观点、统一结论。专集匆忙,收集编撰不当之处请不吝指正。

王象坤

1996. 12

目 录

中国栽培稻的起源与演化研究取得的最新进展.....	王象坤(1)
中国稻作起源研究中几个主要问题的研究新进展.....	王象坤(2)
中国稻作起源研究上的新发现.....	王象坤 张居中 陈报章 周海鹰(8)
也论中国栽培稻的起源与东传.....	张居中 王象坤 崔宗钧 许文会(14)
舞阳贾湖新石器时代遗址炭化稻米的发现、形态学研究及意义	陈报章 王象坤 张居中(22)
水稻颖花外稃表面双峰乳突扫描电镜观察.....	张文绪(28)
稻属 20 个种外稃乳突的扫描电镜观察.....	张文绪 汤圣祥(33)
河姆渡出土稻谷外稃表面双峰乳突的研究.....	张文绪 汤圣祥(42)
澧县梦溪八十挡出土稻谷的研究.....	张文绪 裴安平(47)
澧阳平原几处遗址出土陶片中稻谷稃面印痕和稃壳残片的研究.....	张文绪 裴安平(54)
高邮龙虬庄遗址的原始稻作.....	汤陵华 张 敏 李民昌 孙加祥(61)
龙虬庄出土稻谷稃面双峰乳突研究.....	张文绪 汤陵华(68)
中国梗稻起源的探讨.....	汤圣祥 闵绍楷 佐藤洋一郎(72)
河姆渡炭化稻中普通野生稻谷粒的发现.....	汤圣祥 佐藤洋一郎 俞为洁(81)
中国栽培稻遗传多样性中心的同工酶研究.....	黄燕红 孙新立 王象坤(85)
亚洲栽培稻分散起源的研究.....	黄燕红 才宏伟 王象坤(92)
中国普通野生稻的原始型及其是否存在籼粳分化的初探	王象坤 才宏伟 孙传清 王振山 庞汉华(101)
中国普通野生稻 (<i>Oryza rufipogon</i> Griff.) 的形态分类研究	庞汉华 才宏伟 王象坤(107)
中国普通野生稻形态分类学研究.....	李道远(115)
普通野生稻和亚洲栽培稻核基因组的遗传分化	孙传清 王象坤 吉村 淳 岩田伸夫(120)
普通野生稻和亚洲栽培稻线粒体 DNA 的遗传分化	孙传清 王象坤 吉村 淳 岩田伸夫(134)
普通野生稻和亚洲栽培稻叶绿体基因组的遗传分化	孙传清 吉村 淳 李自超 周海鹰 王象坤 岩田伸夫(140)
Isozyme studies on the Hsien-Keng differentiation of the common wild rice (<i>Oryza rufipogon</i> Griff.) in China. ...	Cai Hongwei Wang Xiangkun Pang Hanhua(147)
Genetic diversity of Chinese wild rice population	Cai Hongwei Wang Xiangkun Hiroko Morishima(154)

中国普通野生稻(<i>O. rufipogon</i> Griff.)自然群体分化的同工酶研究	黄燕红 王象坤(157)
中国普通野生稻自然群体叶绿体 DNA 籼粳分化研究	黄燕红 孙传清 王象坤(166)
野生稻天然群体限制性酶切片片段长度多态性(RFLP)研究	王振山 朱立煌 刘志勇 王象坤(171)
一个 AA 基因组特异的串联重复序列的克隆及其在中国普通野生稻和栽培稻中的分化特征	王振山 陈 浩 李小兵 梁承志 王象坤 朱立煌(178)
中国栽培稻及其近缘野生种叶绿体 DNA 的限制性片段长度多态性分析	肖 晗 应存山 黄大年(188)
水稻同工酶基因多样性及非随机组合现象的研究.....	孙新立 才宏伟 王象坤(193)
东乡野生稻群体植株形态性状的聚类分析.....	肖 晗 应存山 罗利军(202)
中国普通野生稻资源中一年生类型的研究.....	庞汉华 王象坤(206)
杂草稻的遗传特性与起源.....	汤陵华 森岛启子(211)
从南方梗稻的遗传多样性和原始性探讨籼粳的分化.....	梁耀懋(219)
云南元江普通野生稻分化的研究 I. 形态及酯酶、过氧化氢酶同工酶分析	袁平荣 卢义宣 黄迺威 才宏伟 王象坤(222)
普通野生稻辐射后 M ₁ 代数量性状变异探讨	陈成斌 赖群珍 李道远 陈家裘 林登豪(227)

CONTENTS

- The new advances in studies on origin and differentiation of cultivated rice in China
..... Wang Xiangkun(1)
- New research progresses relating to several main problems about the origin of rice cultivation in China
..... Wang Xiangkun(2)
- A new discovery about the origin of rice cultivation in China
..... Wang Xiangkun, Zhang Juzhong, Chen Baozhang and Zhou Haiying(8)
- The discussion on origin and dissemination to East Asia of Chinese cultivated rice
..... Zhang Juzhong, Wang Xiangkun, Chui Zongjun and Xu Wenhui(14)
- The finds and morphological study of carbonized rice in the neolithic site at Jiahui in Wuyang
County, Henan Province Chen Baozhang, Wang Xiangkun and Zhang Juzhong(22)
- The scanning-electric-microscope observation of structure of bi-peak-tubercle on lemma of rice
..... Zhang Wenxu(28)
- Study on the tubercles of lemma in 20 species of *Oryza* with scanning-electric-microscope
..... Zhang Wenxu and Tang Shengxiang(33)
- The study on bi-peak-tubercle of lemma in Hemudu ancient rice
..... Zhang Wenxu and Tang Shengxiang(42)
- The study on the ancient rice of Bashidang of Mengxi in Lixian County
..... Zhang Wenxu and Pei Anping(47)
- The study on trace and wreckage of lemma of rice in the pottery in Liyang flatlands
..... Zhang Wenxu and Pei Anping(54)
- The primitive rice cultivation at Longqiuzhuang site of Gaoyou
..... Tang Linghua, Zhang Min, Li Minchang and Sun Jiaxiang(61)
- The study on the bi-peak-tubercle of lemma in Longqiuzhuang ancient rice
..... Zhang Wenxu and Tang Linghua(68)
- Exploration on origin of *Keng* rice (*Japonica*) in China
..... Tang Shengxiang, Min Shaokai and Y. I. Sato(72)
- Discovery of wild rice grains (*O. rufipogon*) from Hemudu ancient carbonated rice
..... Tang Shengxiang, Sato, Y. I. and Yu Weijie(81)
- Study on the center of genetic diversity of Chinese cultivated rice
..... Huang Yanhong, Sun Xinli and Wang Xiangkun(85)
- Study on different centers of origin of Asian cultivated rice
..... Huang Yanhong, Cai Hongwei and Wang Xiangkun(92)
- The preliminary study on the primitive type of *Oryza rufipogon* Griff. in China and its *Hsien-Keng*
Differentiation
..... Wang Xiangkun, Cai Hongwei, Sun Chuanqing, Wang Zhenshan and Pang Hanhua(101)
- Morphological classification of common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) in China
..... Pang Hanhua, Cai Hongwei and Wang Xiangkun(107)

The studies on morphological classification of Chinese common wild rice	Li Daoyuan(115)
Genetic differentiation of nuclear genome in common wild rice (<i>O. rufipogon</i> Griff.) and cultivated rice (<i>O. sativa</i> L.)	Sun Chuanqing, Wang Xiangkun, Atsushi Yoshimura and Nobuo Iwata(120)
Genetic differentiation of mitochondrial DNA in common wild rice (<i>O. rufipogon</i> Griff.) and cultivated rice (<i>O. sativa</i> L.)	Sun Chuanqing, Wang Xiangkun, Atsushi Yoshimura and Nobuo Iwata(134)
Genetic differentiation of chloroplast genome in <i>O. rufipogon</i> Griff. and <i>O. sativa</i> L.	Sun Chuanqing, Atsushi Yoshimura, Li Zichao, Zhou Haiying, Wang Xiangkun and Nobuo Iwata(140)
Isozyme studies on the Hsien-Keng differentiation of the common wild rice (<i>Oryza rufipogon</i> Griff.) in China	Cai Hongwei, Wang Xiangkun and Pang Hanhua(147)
Genetic Diversity of Chinese wild rice populations	Cai Hongwei, Wang Xiangkun and Hiroko Morishima(154)
Genetic differentiation of natural population of Chinese common wild rice based on isozyme	Huang Yanhong and Wang Xiangkun(157)
Indica-Japonica differentiation of chloroplast DNA in Chinese common wild rice populations	Huang Yanhong, Sun Chuanqing and Wang Xiangkun(166)
Gene diversity of natural wild rice populations detected by RFLP markers	Wang Zhenshan, Zhu Lihuang, Liu Zhiyong and Wang Xiangkun(171)
Distribution and organization of a AA genome-specific and tandemly repetitive sequences in Chinese common wild rice and cultivated rice	Wang Zhenshan, Chen Hao, Li Xiaobing, Liang Chengzhi, Wang Xiangkun and Zhu Lihuang(178)
RFLP analysis of chloroplast DNA from Chinese Cultivated rice and its closely wild relative	Xiao Han, Ying Cunshan and Huang Danian(188)
Diversity and nonrandom association of rice isozyme genes	Sun Xinli, Cai Hongwei and Wang Xiangkun(193)
Cluster analysis of plant characters of Dongxiang wild rice population	Xiao Han, Ying Cunshan and Luo Lijun(202)
Studies on annual type of common wild rice in China	Pang Hanhua and Wang Xiangkun(206)
Genetic characteristics and origin of weedy rice	Tang L. H. and H. Morishima(211)
Probe into the evolution of <i>Hsien</i> and <i>Keng</i> rice based on the genetic diversity and primitiveness of <i>Keng</i> rice in South China	Liang Yaomao(219)
Studies on differentiation of common wild rice in Yuanjiang Yunnan	Yuan Pingrong, Lu Yixuan, Huang Naiwei, Cai Hongwei and Wang Xiangkun(222)
Study on the quantitative character variation of M ₁ generation of radiated common wild rice	Chen Chengbin, Lai Qunzhen, Li Daoyuan, Chen Jiaqiu and Lin Denghao(227)

中国栽培稻的起源与演化研究取得的最新进展

王象坤

(中国农业大学,北京 100094)

70年代浙江河姆渡遗址出土了大量距今7000年的古稻谷与稻作生产工具以及长江中下游其它许多5000~6000年前的稻作遗址,在国际上确立了中国是亚洲栽培稻的主要起源地之一的地位。长江下游说顺理成章地取代了华南说与云南说而成为当前中国稻作起源地的主流说。本项目根据最近湖南彭头山遗址与河南贾湖遗址出土的8000年前的古稻谷(米)及其生产与生活用具的比较研究,1995年首次提出长江中游—淮河上游最有可能是中国稻作发祥地的新观点^[1],引起国内外同行的瞩目。

普通野生稻(*Oryza rufipogon*,简称普野)是公认的栽培稻的祖先种。然而在拥有5000多份中国普野编号中谁是中国栽培稻的原始祖先?众多的其它普野编号又是怎样演变而来的?根据综合研究作者首次提出了隔离好、同工酶与DNA上纯合并具有10个典型的普野形态性状的类型为原始型普野祖先种^[2,3]。普野自然群体中存在着等位基因的突变与分化,这是野生稻演化及栽培稻起源与分化的基础,但大多数现存的普野类型与编号是栽培稻基因渗入杂交的后裔衍生出来的,并通过分化-杂交环的反复作用产生越来越多的形态、同工酶与DNA类型,这就是现存普野的庞大多样性产生的基本原因。本研究还指出,中国普野主要为多年生类型,但也存在着一年生类型,其中多数可能为野、栽天然渗交衍生的杂草稻。

普通野生稻在驯化为栽培稻之前是否已发生籼粳分化是当前国内外稻种起源研究中的一个热点问题。本项目通过对普野自然群体的RFLP分析及核RAPD、叶绿体DNA、DNA重复序列分析以及谷粒外稃双峰乳突的扫描电镜等比较研究初步表明:①多数中国普野是偏粳的,少数含有普野DNA特异片段的古老地方粳稻品种可能是偏粳普野演化为粳稻的过渡类型;②整个基因组总体上偏粳的中国普野的部分位点可能是偏籼的(如POS139DAN重复序列上),从而首次在DNA水平上表明,中国普野存在着向粳稻和籼稻两个方向演化的可能性^[1,4,5]。

本研究开展了3个国际合作项目,1994~1995两年本项目组有10人(次)应邀在3个国际会议上有12篇论文宣读与展示墙报,在国内外刊物上发表论文30余篇,在国内外显示了一定的影响。

参 考 文 献

- 1 Wang Xiangkun, Zhang Juzhong, et al. 日中稻种起源与进化研究学术研讨会论文, 日本: 三岛国立遗传研究所, 1995, 6
- 2 王象坤, 才宏伟, 孙传清等. 中国水稻科学, 1994, 8(4): 205~210
- 3 庞汉华, 才宏伟, 王象坤. 作物学报, 1995, 21(1): 17~24
- 4 Cai Hongwei, Wang Xiangkun, Pang Hanhua. Genetic and archaeological investigation on the origin and ancient rice cultivation in East Asia, 日本昭和堂; 1995, 92~97
- 5 Cai Hongwei, Wang Xiangkun, Hiroko Morishima. Proceedings of Third International Rice Genetics Symposium. Poster 87 Manila, 1995

(本文原载《中国学术期刊文摘》, 1996, 6, 123~124)

中国稻作起源研究中几个主要问题的研究新进展

王象坤

(中国农业大学,北京 100094)

摘要: 本文对稻作起源研究中的三个主要问题, 起源地、祖先种及籼粳稻起源中取得的下述新进展进行了综述和讨论: ①长江中下游—淮河流域上游稻作起源新说; ②“原始栽培稻”及其驯化的强化时期; ③中国栽培稻的遗传多样性中心; ④中国与南亚的亚洲栽培稻的两个独立的稻种起源与演化系统; ⑤中国普野的形态分类; ⑥原始祖先种普野; ⑦近缘祖先型普野; ⑧中国是否存在一年生普野; ⑨普野是否存在籼粳分化; ⑩栽培稻籼粳起源与分化途径。

关键词: 中国稻作; 起源地; 祖先种; 籼粳起源

中国栽培稻的起源主要涉及三方面的问题。①中国栽培稻最初起源于何处? ②栽培稻的祖先种是哪一种普通野生稻类型? ③栽培稻籼粳两个亚种是怎样由普通野生稻演化而来? 本文是我们承担的国家自然科学基金重点项目“中国栽培稻的起源与演化”1994~1996三年来在上述三方面的主要研究进展。

1 关于起源地的确定

1973年和1977年我国考古工作者在浙江省余姚县河姆渡遗址先后进行了两次发掘出土了距今6000~7000年的古稻谷与稻作生产工具。随后80年代末和90年代初, 湖南省澧县彭头山遗址又出土了丰富的距今7000~8000年的稻谷遗痕, 加上长江中下游其它许多4000~6000年前的稻作遗址的发现与报道, 从80年代中后期在国际上才确立了中国是亚洲栽培稻起源地之一的地位, 长江中下游说顺理成章地继华南说和云南说之后逐渐成为当前国内外中国稻作起源的主流说。

然而1994年以来国内农业考古界新取得的三项突破性进展引起了我们的关注。①1994年淮河下游江苏高邮龙虬庄遗址出土了距今6000~7000年的大量炭化稻; ②1994年淮河上游河南舞阳贾湖遗址发现了大量距今7000~8000年以上的炭化稻米; ③1996年长江中游湖南澧县八十垱遗址继彭头山之后也出土了大量距今8000年以上的炭化稻, 我们敏锐地认识到这三项发现的重要意义, 及时地投入了合作研究, 特别是当我们认识到云南是稻种遗传上的多样性中心, 但不是稻作最早的起源中心, 解决起源地主要应依靠去寻找与发现中国最古老的稻作遗存上, 就将主要注意力集中到与考古工作者的合作, 研究三个新发现的稻作遗存上。

主要研究进展:

1.1 首先提出稻作起源地必须具备的四个前提条件^[1,2]

- (1) 该地发现我国最古老的原始栽培稻;
- (2) 该地同时发现栽培稻的野生祖先种——普通野生稻;
- (3) 该地或其附近有驯化栽培稻的古人类群体及稻作生产工具;

(4)该地当时具备野生稻生存的气候与环境条件。

有了上述四项标准才便于对几种起源说进行比较研究。

1.2 长江中游—淮河上游是中国稻作发祥地的新观点^[2] 云南出土的最古老的炭化稻不过距今4000年,不具备起源地的第1、2条,因而在1993与1994年两次国际会上云南说被否定,华南不仅第1、2条不具备,而且迄今仍具有稳定的热带与亚热带气候,从起源地的边缘理论来看,华南的古人类缺乏将普通野生稻驯化为栽培稻的原始动力和选择压力,河姆渡与龙虬庄两遗址都只有7000年的稻作历史,比起彭头山与贾湖遗址还有1000年以上的差距。目前我国出土的一百多处新石器时代的稻作遗存中同时具备起源地四条标准的只有彭头山与贾湖两个遗址,这两地地域相连(相距只4个纬度约400多公里),气候虽有差别但比较相近,新石器时代文化又有诸多相似之处,通过初步的比较研究之后我们认为长江中游与淮河上游可能是中国栽培稻的发祥地。

(1)两地都出土了迄今国内最古老而年代又相近的原始栽培稻(其中皆含有少量的野生稻),均为以稻作为主的农业经济形态,且渔猎采集都占有一定的比重,表明其稻作农业的原始性与过渡性。

(2)出土的大量古人类群体都已过着定居生活和相似的聚落布局、居住方式(半地穴式为主)、墓葬习俗(二次葬占较大比例)、陶器制作及生产工具等。

(3)贾湖与彭头山遗址距今7000~8000年前后的古气候与环境虽有某些差别,但其共同特点是,两地都既能满足野生稻生长与繁衍的条件,同时由于采集和渔猎资源减少(不如华南丰富),从而严峻地感受到寒冷冬季食物供应不足的生存压力,迫使两地古人最终发现并首先走上将野生稻驯化为栽培稻的里程碑式道路,从而成为中国栽培稻的最初发祥地。

1.3 “原始栽培稻”及其驯化的强化时期 彭头山古稻和贾湖古稻与其野生祖先都发生了显著变异,根据其粒形的长、宽、长/宽比、硅酸体及稃面双峰乳突的综合研究可以肯定,它们基本上已近似现代栽培稻,但又与现代栽培稻有不同的特点,即它们是籼粳分化不太明显或不彻底,并带有某些野生稻特征的栽培稻,它们是人类驯化野生稻的初期产物,故称之为“原始栽培稻”,并分别命名为“贾湖古稻”、“彭头山古稻”等。

如八十垱古稻的粒长偏梗,宽偏野,长/宽比偏籼^[3],而贾湖古稻长/宽比偏籼,硅酸体偏梗^[2];河姆渡古稻粒形偏籼,双峰乳突偏梗^[4]。

根据彭头山、贾湖、河姆渡及龙虬庄几处遗址不同文化层的炭化古稻粒形比较来看,距今8000~6000年期间粒形的长、宽的变化不明显,6000~5000年期间较前显著变长、变宽而大粒化,说明这时期人类的选择压力明显加大^[5]。

1.4 中国栽培稻的遗传多样性中心 根据800~1000份国内不同地区地方稻种的多同工酶研究,确定云南、长江—淮河流域及华南为我国栽培稻的三个遗传多样性中心^[6]。

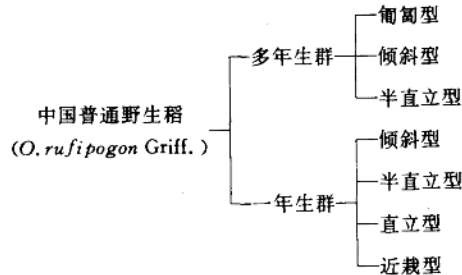
1.5 中国与南亚为亚洲栽培稻的两个独立的稻种起源与演化系统 杂交亲和力上两地许多地方品种出现了亲和力低于20%的低育现象^[7],同工酶^[8]与三个DNA^[9,10]的比较研究都表明两地稻种(包括地方品种、广亲和品种及普通野生稻)在遗传上有较大的差异,表明中国与南亚是两个独立的稻种起源与演化系统即两个起源中心与扩散体系。

2 关于祖先种

普通野生稻为栽培稻的野生祖先种已属公认,中国普通野生稻目前已有6000多个编

号,在如此众多之形形色色的普野当中,谁是原始的祖先类型?谁是直接演化为栽培稻的近缘祖先类型?它们又是怎样衍生出如此丰富多彩的普野类型?为此首先应对众多的中国普野编号进行整理分类然后从中找到其原始祖先型、近缘祖先型,并对现今中国普野的多样性是怎样产生的作出回答。

2.1 普野的形态分类 根据能较好区分栽培稻与野生稻的10个形态性状:生长习性、茎基部鞘色、剑叶长宽、花药长、柱头颜色、芒性、落粒性、颖色、谷粒长宽比和米色,对广西、广东、海南、江西、湖南、福建和云南七省(区)的普野材料571份及国外普野27份总计598份进行了聚类分析,将中国普野划分为多年生与一年生普野群及群下共7个普野型^[11]:



2.2 原始祖先型的认定^[12,9,10,11]

(1)形态上是栽培稻性状极少的典型普通野生稻:植株呈匍匐状、紫色叶鞘、剑叶较短、花药长(>5mm)、紫色柱头外露、红长芒、极易落粒、谷粒细长(长/宽>3.5)、黑(或褐色)颖壳、红米。

(2)栖生地与栽培稻隔离好(地理隔离或抽穗开花期隔离),自然群体一般比较大,但形态比较单一,套袋自交后代不分离,酯酶同工酶 Est-10 位点上为 Est-10⁴,核 DNA 与线粒体 DNA 上都有特异的指纹图谱,是纯合的典型普野。

(3)栖生地为常年积水的沼泽地、山塘、小溪两岸水分条件比较稳定的生境,它们以植株或宿根越冬并以无性繁殖方式繁衍群体为主,异花授粉率高,可以种子繁殖但单株种子生产力低,是典型的多年生普野。东乡普野、元江普野是原始型普野的代表。

2.3 近缘祖先型的研究^[13,14,15] 直接演化为栽培稻的普野型称为近缘祖先型,它们是从原始祖先型演化而来,与原始型基本相似但已发生了一些变异,植株呈倾斜型,剑叶较细长,穗部较大,出现一定数量的二次枝梗等,在我们的⁶⁰Co- γ 射线辐射处理纯合、倾斜型普野的 M₁代出现了7株株高变矮、穗形变稍紧、比较接近栽培稻的直立型单株,匍匐型普野中未出现这种直立型,似乎说明倾斜型普野直接演变为栽培稻的可能性大些。

2.4 中国是否存在一年生普野^[12,11,16]

(1)问题的提出:北京温室内越冬期间直立型普野植株死亡,匍匐型普野植株能越冬再生。

(2)实验研究:种子发芽势、发芽率、休眠性、高位分蘖率及切茎再生试验等比较研究表明,匍匐型为以无性繁殖为主的多年生普野,多数直立型为以种子繁殖为主的一年生普野类型,它在中国普野编号中占有一定数量。这表明中国存在一年生普野。

(3)关于一年生普野的来源:经两年近20个普野点的考察未能找到一年生普野的自然群体,

而一年生普野的种子后代多出现多样性分离,同工酶分析表明,一年生直立型普野多数为杂合体,因此,可以认为多数中国一年生普野可能是多年生普野与栽培稻天然杂交衍生的杂草稻。

3 关于籼粳稻的起源与分化

3.1 当前三种主要假设

(1) 普野→籼→粳

(2) 普野 $\begin{cases} \leftarrow \text{粳} \\ \leftarrow \text{籼} \end{cases}$

(3) 粳野→粳

 籼野→籼

3.2 普野是否存在籼粳分化

(1) 不存在说(Oka,1981)

(2) 存在(Second,1982,1983,1985,1988,1991;Morishima,1987;Sato,1992)

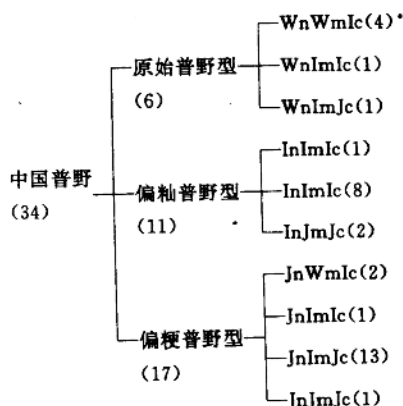
我们的研究:

(1) 同工酶(才宏伟,1993,1995;黄燕红,1995;孙新立,1995,1996)^[17,18,19]

(2) 核 DNA, 线粒体 DNA, 叶绿体 DNA(孙传清,1995,1996;才宏伟,1995;王振山,1995,1996)^[20,9,10,21,19,22], DNA 重复序列(王振山,1996)^[23];

同工酶与 DNA 大量多次研究表明,除少量的原始型普野外多数普野存在籼粳分化而且在核 DNA、线粒体 DNA 及叶绿体 DNA 以及 DNA 重复序列中的籼粳分化有一致的,多数是不一致的。中国普野的核 DNA 多数偏粳,但也有不少偏籼的;中国普野的 mtDNA,多数偏籼,少数偏粳;中国普野的 cpDNA,籼粳比例大体上为 1:1。耐人寻味的是 29 份中国普野的重复 DNA 序列皆偏籼。

因此中国普野以及南亚与东南亚的普野的籼粳分化都是十分复杂多样的,孙传清对 34 份中国普野的 DNA 综合分类图示如下:



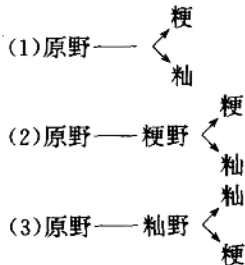
* n: 核 DNA, m: 线粒体 DNA, c: 叶绿体, W: 普野, I: 籼, J: 粳, 括号内数字为份数。

上图充分表明了中国普野多样性的复杂性。

3.3 栽培稻籼粳起源与分化途径 贾湖与彭头山的籼粳演化途径还需作具体的研究和分

析。

从上述的中国普野的综合分类图可见,下述的演化途径是可能的。



本项目延伸出3个国际合作项目,1994~1996三年本项目组有14人(次)应邀在5个国际会议上有18篇论文宣读与展示墙报,在国内外刊物上发表论文70余篇,在国内外显示出一定的影响。

参 考 文 献

- 1 张居中、王象坤. 试论中国栽培稻起源与东传及其文化生态学背景. 中国环境考古学术讨论会论文. 河南洛阳. 1994
- 2 Wang Xiangkun, Zhang Juzhong, Chen Baozhang & Zhou Haiying, A new discovery about the origin of Rice cultivation in China, 日中稻种起源与进化学术研讨会. 日本三岛, 1995
- 3 张文绪、裴安平. 澧县梦溪八十垱出土稻谷的研究. 1996
- 4 张文绪、汤圣祥. 河姆渡出土稻谷外稃表面双峰乳突的研究. 1996
- 5 汤陵华、张敏、李民昌、孙加祥. 高邮龙虬庄遗址的原始稻作. 1996
- 6 黄燕红、王象坤. 中国栽培稻遗传多样性中心的同工酶研究. 1996
- 7 王象坤等. 论水稻广亲和基因的地理分布与系统发生, 中国科技出版社, 1992, pp70~73
- 8 黄燕红、王象坤. 亚洲栽培稻分散起源的研究. 1996
- 9 孙传清、王象坤、吉村淳、岩田伸夫. 普通野生稻和亚洲栽培稻核基因组的遗传分化. 1996
- 10 孙传清、王象坤、吉村淳、岩田伸夫. 普通野生稻和亚洲栽培稻线粒体 DNA RFLP 分析. 1996
- 11 庞汉华、才宏伟、王象坤. 中国普通野生稻的形态分类研究. 作物学报. 1995, 21(1): 17~24
- 12 王象坤、才宏伟、孙传清、王振山、庞汉华. 中国普通野生稻的原始型及其是否存在籼粳分化的初探. 中国水稻科学. 1994, 8(4): 205~210
- 13 李道远. 中国普通野生稻形态分类研究. 1996
- 14 李道远、林登豪、陈成斌. 中国栽培稻的近缘祖先及其演化的初步探讨. 西南农业学报, 1996
- 15 陈成斌、赖群珍、李道远、陈家葵、林登豪. 普通野生稻辐射后 M₁ 代数量性状变异探讨. 广西农学报, 1996, 2: 1~7
- 16 庞汉华、王象坤. 中国普通野生稻资源一年生类型的研究. 作物品种资源. 1996, 3: 8~11
- 17 Cai Hongwei, Wang Xiangkun & Hiroko Morishima. Isozyme variation in Asian common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). RGN, 1995, 12: 178~180
- 18 黄燕红、王象坤. Genetic differentiation of wild-rice population in China, RGN, 1995, 12: 174~176
- 19 孙新立、才宏伟、王象坤. 水稻同工酶基因多样性及非随机组合现象, 遗传学报, 1996

- 20 孙传清、毛龙、王振山、朱立煌、王象坤. 栽培稻和普通野生稻基因组的随机扩增多态性 DNA (RAPD) 初步分析. 中国水稻科学, 1995, 9(1): 1~6
- 21 孙传清、王象坤、吉村淳、岩田伸夫. 普通野生稻和亚洲栽培稻叶绿体基因组的遗传分化. 1996
- 22 王振山、朱立煌、刘志勇、王象坤. 野生稻天然群体限制性酶切片段长度多态性 (RFLP) 研究. 农业生物技术学报, 1996, 4(2): 111~117
- 23 王振山、陈浩、李小兵、梁承志、王象坤、朱立煌. 一个 AA 基因组特异的串联重复序列的克隆及其中国普通野生稻和栽培稻中的分化特征. 1996

New Research Progresses Relating to Several Main Problems about the Origin of Rice Cultivation in China

Wang Xiangkun

(China Agricultural University, Beijing 100094)

Abstracts: The present paper is the summary and discussion of the following new research progresses related to three main problems in origin of rice cultivation in China: 1. new hypothesis of rice cultivation in China-middle Yangtze River and upper Huai River region; 2. primitive cultivated rice and their strengthen period of domestication; 3. genetic diversity centers of cultivated rice in China; 4. China and South Asia might be two independent systems of origin and differentiation of Asian cultivated rice; 5. morphological classification of common wild rice of China; 6. primitive progenitor of common wild rice; 7. direct progenitor of cultivated rice; 8. present or not the annual wild rice in China? 9. differentiation or not the common wild rice into Indica and Japonica? 10. origin and differentiation of Indica and Japonica.

Key words: rice cultivation of China; homeland of cultivated rice; progenitor of cultivated rice; origin of Indica and Japonica

中国稻作起源研究上的新发现*

王象坤¹ 张居中² 陈报章³ 周海鹰¹

(1 中国农业大学,北京 100094;2 河南省文物考古研究所,郑州 450004;
3 徐州师范学院,徐州 221009)

摘要: 河南省舞阳县贾湖遗址最近发现数百粒距今 8050 年的炭化稻与稻作生产工具等遗物,植物硅酸体和炭化稻米形态学分析表明,贾湖古稻以栽培稻为主,还有少量可能为野生稻的炭化稻米。这一发现将中国稻作起源时间比河姆渡时期提前了 1000 年,并将最早的稻作地点从长江流域扩展到淮河流域,作者提出中国稻作起源地为长江中游—淮河流域的新观点。

关键词: 河南; 贾湖新石器遗址; 稻作起源

河南省舞阳县距今 8000 年的贾湖稻作遗存的发现是中国农业考古上的一次重大突破,也是中国稻作起源研究上的一次重大突破。

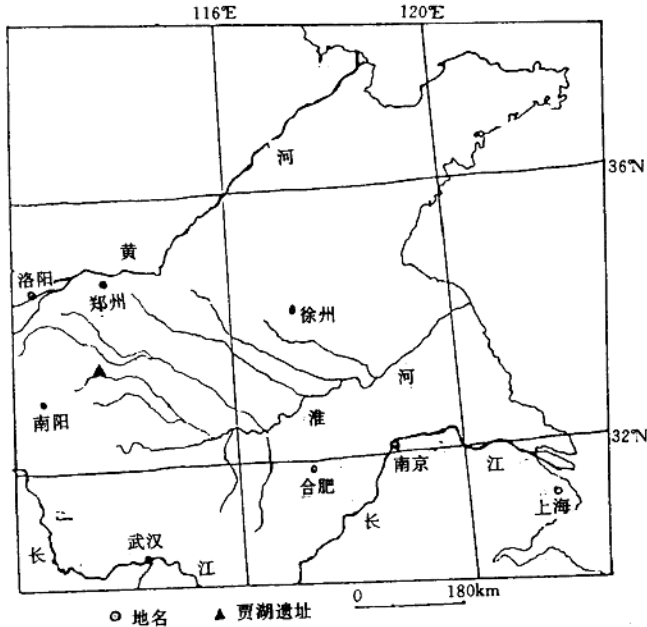


图 1 贾湖新石器时代遗址位置图

Fig.1 Location of the neolithic site at Jiahu

* 中日稻种起源与进化学术研讨会宣读论文(日本三岛,1995)。

贾湖遗址位于河南省中部,伏牛山以东,淮河上游冲积平原上,地理坐标为 33°37'N、113°E。遗址分布范围约 55000m²,文化层最薄处仅几十厘米,最厚处不超过 2m,经过整理分析可划分为三期,分别相当于图 2 的第 4 层、3C 层与 3B 层。

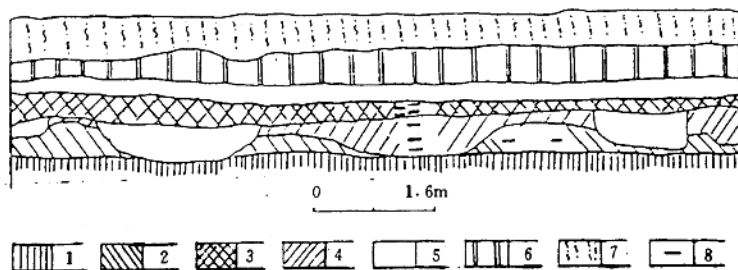


图 2 贾湖新石器时代遗址 T104 探方西壁剖面与相应取样层位示意图

Fig. 2 Section T104 and sampling position from neolithic site at Jiahu

1. 生土层 noncultivated soil; 2. 第 4 层(贾湖一期) fourth layer (first stage, Jiahu); 3. 3B 层(贾湖三期) layer 3B (third stage, Jiahu); 4. 3C 层(贾湖二期) layer 3C (second stage, Jiahu); 5. 3A 层 layer 3A; 6. 第 2 层(扰土) second layer (disturbed soil); 7. 第 1 层(耕土层) first layer (cultivated soil); 8. 取样层位 sampling position.

经国家地震局、国家文物局及北京大学 3 个¹⁴C 室进行¹⁴C 测年的结果(表 1)表明,贾湖古稻的最可信校正插入值为 7800~8800aBP,它比浙江的河姆渡与罗家角的古稻要早 1000 年,与湖南澧县彭头山古稻的年代相仿或稍晚。

表 1 贾湖遗址¹⁴C 测年原始值与校正值^{*}

Table 1 Original and calibrated date of radiocarbon ages of neolithic site at Jiahu

文化期	层位与位置	材料	原始测年数据 aBP	最可信校正 插入值 aBP	最小变化 范围 ¹⁾ aBP	最大变化 范围 ²⁾ aBP	测定实验室
贾湖三期	T18 内 H55 开口 3A 层下	黑色含炭屑 粉砂质粘土	7017±131	7801	7927~7655	8069~7547	国家地震局 ¹⁴ C 室
				7868 7870			
贾湖二期	T11 内 H29 开口 3B 层下	同上	7105±122	7907	7989~7755	8127~7637	同上
				7919			
贾湖一期	T11 内 H39 开口 3B 层下	同上	7137±128	7919	8062~7793	8138~7649	同上
				7919			
贾湖一期	T104 内 H82 开口 3C 层下	同上	7561±125	8338	8415~8168	8553~8011	同上
				8655			
	T104 内 H1 开口 3C 层下	木炭	7920±150	8698	8985~8495	9213~8317	国家文物局 ¹⁴ C 室
				8700			
				8720, 8795			
	T104 内 H82 开口 3C 层下	炭化果核	7960±150	8810, 8912 8942	8991~9545	9250~8405	北京大学 ¹⁴ C 室

注: * T: 探方编号, H: 炭坑编号(以下同);

1) 最小变化范围(minimum of cal age ranges)可信度为 68.5%; 2) 最大变化范围(maximum of cal age ranges)可信度为 95.5%。