



華夏英才基金學術文庫

钱前 程式华 主编

水稻遗传学和功能基因组学



科学出版社

www.sciencep.com



华夏英才基金学术文库

水稻遗传学和功能基因组学

钱 前 程式华 主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书系统地阐述了水稻经典遗传学研究、分子遗传学研究和基因组学研究的理论基础、方法、进展以及发展方向,侧重实用性,反映了作者在超级稻育种和水稻重要功能基因克隆等方面获得的突破。全书共6章,各章节既前后呼应,又独立成章,是一本涵盖水稻遗传、基因克隆及品种选育等多方面理论和实践的最新参考书。

本书可供遗传育种、生物学、遗传学、农学和生物工程等专业的教师、学生及相关领域的科研人员及管理工作者参考。

图书在版编目(CIP)数据

水稻遗传学和功能基因组学/钱前,程式华主编. —北京:科学出版社, 2006

(华夏英才基金学术文库)

ISBN 7-03-016261-7

I. 水… II. ①钱…②程… III. ①水稻-遗传育种-研究②水稻-基因组-研究 IV. S511.032

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 106597 号

责任编辑:李 悦 彭克里 席 慧/责任校对:钟 洋

责任印制:钱玉芬/封面设计:陈 敬

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>

双 青 印 刷 厂 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2006年1月第 一 版 开本:B5(720×1000)

2006年1月第一次印刷 印张:34 插页:2

印数:1—3 000 字数:648 000

定价:85.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

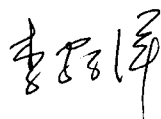
序

水稻不仅是我国重要的粮食作物，而且也是单子叶植物基因组研究的模式植物。应用经典遗传学理论，20 世纪 60 年代以矮化育种为标志的“绿色革命”和 70 年代的水稻杂种优势利用，使水稻产量有了前所未有的突破。然而，近 10 余年来，我国水稻产量出现了停滞不前的状况。随着经济的迅速发展，人口的逐步增加和耕地面积的急剧减少，水稻等主要农作物的生产正面临着越来越大的挑战。基于 DNA 水平的分子遗传学和功能基因组学研究为 21 世纪新的“绿色革命”提供了新的技术平台。目前，水稻基因组的测序已完成，*Science* 和 *Nature* 杂志上分别报道了籼稻和粳稻的序列草图及粳稻第 1、4 和 10 号染色体的全长序列，30 多个水稻突变体基因已被克隆或鉴定，这标志着水稻科学的研究进入了“功能基因组时代”。在此背景下，编写这本概括水稻经典遗传学、分子遗传学和功能基因组学的参考书，具有较大的现实意义。

该书两位主编，钱前研究员和程式华研究员，都是长期与我合作研究的同事。钱前研究员是中国水稻研究所水稻生物学国家重点实验室主任，从事水稻遗传育种和种质创新等研究已有 20 余年，尤其在水稻突变体发掘及重要功能基因的应用方面具有丰富的经验。程式华研究员为中国水稻研究所所长，长期从事水稻遗传育种研究，特别是在超级稻的理论和品种选育方面取得了突出的成绩，以他作为第一完成人的“超级稻协优 9308 的选育、超高产生理研究及生产集成技术示范推广”项目获得了 2004 年国家科技进步奖二等奖。他们积累了丰富的水稻研究第一手资料，而且编写人员多为青年科研骨干，学术思想活跃、敏捷，富有开拓进取的魄力和朝气。该书的出版将为科研工作者提供一本涵盖水稻经典遗传、基因克隆及品种选育等多方面理论和实践的参考书，同时也将填补我国水稻经典遗传学、分子遗传学理论和实践成功结合类参考书的空白。

该书系统地概括了水稻经典遗传学和分子遗传学的基础理论与实验方法，以及水稻功能基因组学研究的方法和进展；记录了许多第一手实验资料和长期积累的科研实践经验。该书侧重实用性，各章节既前后呼应，又独立成章；取材上力求做到理论与实践、一般知识与专业知识相结合，旨在使读者开拓思路、掌握研究方法、了解最新动态和发展方向。通过该书，读者不仅可以了解水稻经典遗传学和现代遗传学的异同，水稻基因组信息、转基因技术和生物信息学技术的进展，还可以全面了解如何从经典遗传分析到基因定位克隆和功能分析，从形态和

理化表型到 DNA 序列以及在水稻品种选育中的应用。该书特别适合从事水稻遗传育种及相关领域研究的科学家与大专院校研究生参考。希望该书的出版能促进最新水稻遗传和功能基因组研究成果尽早应用于生产实践。



中国科学院院士 李家洋

2005 年 5 月

前 言

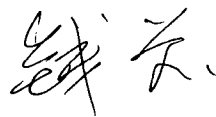
以水稻矮化育种和杂种优势利用为标志的两次“绿色革命”使水稻产量有了前所未有的突破。但是,随着经济的迅速发展、人口的逐步增加和耕地面积的急剧减少,作为主要食物来源的水稻生产正面临着越来越大的压力。2002年,水稻基因组测序的完成,昭示着“功能基因组时代”已经到来,这一切都为第3次“绿色革命”提供了新的技术平台。然而,目前水稻界尚缺乏一本涵盖水稻经典遗传学、基因克隆及品种选育理论和实例相结合的参考书,为此,我们编写了这本概括水稻经典遗传学、分子遗传学和功能基因组学的参考书。

全书共6章。第一章论述了水稻重要性状的遗传规律分析方法及重要基因的遗传特点;第二章介绍了DNA分子标记在基因/QTLs定位和品种改良中的应用;第三章论述了水稻籼、粳两个亚种的全基因组测序和分析结果;第四章从水稻突变体库的创建,论述了当前最热门的基因图位克隆和一些重要基因的克隆;第五章为生物信息学在水稻功能基因组学研究中的重要论述;第六章介绍了水稻转基因方法和应用。

本书编写人员均是长期从事水稻遗传育种、种质创新、分子遗传或基因组学等研究领域的科技骨干。他们了解学科发展前沿,学术思想活跃、敏捷,富有开拓进取的魄力和朝气。作为编著者我期望本书能够开拓读者思路、活跃读者思想,为促进我国水稻生物学的发展,解决我国21世纪粮食供求矛盾尽微薄之力。

本书在编写和出版过程中,科学出版社马学海主编和《中国水稻科学》编辑部李建副编审为此书的出版付出了大量劳动。本书获得了华夏英才出版基金、国家973项目、863项目和国家自然科学基金等资助,在此一并表示衷心感谢。

由于本书涉及水稻经典遗传学、分子遗传学、结构基因组学、功能基因组学、转基因水稻及品种选育等领域,学科范围广,尽管我们尽最大努力对全书进行了仔细的审校,力求保持其科学性和准确性,但限于专业水平,书中错误和疏漏在所难免,敬请广大读者批评指正。



2005年3月于杭州

目 录

序

前言

第一章 水稻经典遗传学 程式华、钱 前、薛大伟、占小登 (1)	
第一节 稻种资源的分类、收集与保存	(1)
一、稻属植物的分类	(1)
二、稻属遗传资源的多样性	(6)
三、稻属遗传资源的考察与收集	(12)
四、稻属遗传资源的保存	(15)
五、稻属遗传资源的发掘与利用	(18)
第二节 水稻的基因及基因组	(24)
一、水稻基因命名规则	(24)
二、水稻染色体组分析	(26)
三、水稻基因组	(30)
第三节 水稻经典遗传连锁图谱	(32)
一、水稻遗传连锁研究历史	(32)
二、连锁群与染色体的对应关系	(33)
三、经典遗传连锁图谱的构建	(34)
第四节 水稻株高的遗传	(44)
一、水稻矮生性的遗传	(44)
二、水稻植株矮化机制	(47)
三、水稻矮源的育种利用	(48)
第五节 水稻抽穗期遗传	(50)
一、抽穗期的遗传特性	(50)
二、抽穗期主效基因定位	(52)
三、早熟性育种	(54)
第六节 水稻穗型及粒型的遗传	(55)
一、穗型组成性状的遗传	(55)
二、水稻粒型的遗传	(59)
三、水稻粒型性状的基因定位	(64)
第七节 稻米品质性状的遗传	(66)
一、稻米品质性状	(66)

二、水稻种子各组成部分的基因型	(68)
三、稻米品质性状的遗传研究	(69)
四、蒸煮食用品质的遗传	(71)
五、营养品质性状的遗传	(74)
六、品质性状的相关性	(75)
第八节 生殖障碍的遗传分析	(78)
一、水稻杂种生殖障碍类型	(78)
二、水稻杂种生殖障碍的遗传分析	(79)
三、水稻杂种生殖障碍研究的意义	(83)
第九节 水稻不育性的遗传分析	(86)
一、核质互作雄性不育	(86)
二、杂种雄性不育	(88)
三、染色体结构差异导致的不育性遗传	(92)
四、水稻育性基因的定位	(93)
第十节 光(温)敏核不育水稻不育性的遗传	(95)
一、水稻的光周期现象	(95)
二、光敏核不育水稻农垦 58S 的发现	(96)
三、光温条件对光敏不育系育性转换的影响	(96)
四、光敏核不育水稻育性转换的光温作用模式	(98)
五、具有性转换特性的核不育材料的命名变化	(99)
六、光敏雄性不育的遗传类型	(100)
七、光敏不育性的育性分离模式	(100)
八、光敏雄性不育基因的等位关系	(105)
九、有关光温敏核不育水稻育性基因遗传研究的问题	(107)
十、光敏雄性不育基因的定位	(108)
十一、光敏不育性与发育感光性的遗传关系	(111)
第十一节 广亲和性的遗传	(115)
一、籼粳杂交亲和性现象	(115)
二、广亲和性品种的鉴定与筛选	(116)
三、籼粳杂种 F_1 不育的遗传理论	(118)
四、广亲和基因的遗传及基因定位	(119)
五、新的广亲和基因的发掘与研究	(122)
六、现有广亲和性品种及遗传分类	(123)
第十二节 水稻抗病性的遗传分析	(124)
一、稻瘟病抗性遗传分析	(124)
二、白叶枯病抗性遗传分析	(133)

三、纹枯病抗性遗传分析	(141)
第十三节 水稻抗虫遗传	(144)
一、水稻抗虫性种类	(144)
二、水稻品种的抗虫机制	(144)
三、水稻抗白背飞虱的遗传	(146)
四、水稻抗褐飞虱的遗传	(148)
五、水稻抗稻瘿蚊的遗传	(149)
六、水稻抗黑尾叶蝉的遗传	(150)
七、水稻抗螟虫的遗传	(151)
第十四节 水稻同工酶研究	(151)
一、同工酶分析的基本原理和研究方法	(152)
二、水稻同工酶的种类	(153)
三、水稻同工酶的应用	(155)
主要参考文献	(160)
第二章 分子遗传学 庄杰云、郑康乐	(184)
第一节 分子标记	(184)
第二节 遗传图谱	(188)
一、DNA 标记构建遗传图谱的原理和方法	(189)
二、水稻基因组遗传图谱	(190)
第三节 主效基因的定位	(192)
第四节 数量性状座位 (QTLs) 的定位	(195)
一、QTL 研究的基本方法	(195)
二、水稻产量性状 QTL 的基本特点	(197)
三、水稻抽穗期 QTL 的精细定位	(205)
四、水稻千粒重 QTL 的精细定位	(210)
第五节 分子遗传学与品种改良	(211)
一、分子标记辅助选择的基本原理	(211)
二、分子标记辅助选择的基本程序	(212)
三、水稻分子标记辅助选择的应用	(214)
主要参考文献	(215)
第三章 水稻基因组测序与分析 郭龙彪、樊龙江	(220)
第一节 基因组测序策略与方法	(220)
一、DNA 测序基本原理	(220)
二、DNA 自动测序仪及其相关技术	(222)
三、基因组测序的两个策略	(225)
四、读序的拼接和组装	(231)

五、基因组序列的注释	(234)
第二节 水稻基因组测序	(236)
一、国际水稻基因组测序计划及其他	(236)
二、全基因组鸟枪法获得的水稻基因组草图	(238)
三、逐步克隆法获得的水稻(日本晴)基因组精细图	(259)
四、水稻大规模测序	(274)
五、水稻基因组测序研究大事记	(277)
第三节 水稻基因组分析研究	(277)
一、现代的二倍体,古老的多倍体	(278)
二、最小的核基因组;基因组在扩增还是在缩小	(279)
三、籼粳稻分化时间比原来估计的要迟得多	(281)
四、高 GC 含量基因与 GC 负梯度现象	(283)
第四节 水稻基因组研究的展望	(284)
一、基因组测序的最终完成及其后基因组研究	(284)
二、禾谷类作物比较基因组学研究	(285)
三、水稻基因组研究成果在水稻遗传改良中的应用	(285)
主要参考文献	(286)
第四章 水稻功能基因组研究 曾大力、曹立勇、高振宇、张光恒	(290)
第一节 水稻突变体库的构建	(290)
一、研究水稻突变体的重要性	(290)
二、突变体库的分类	(291)
三、水稻突变体库的构建策略	(291)
四、物理、化学诱变产生突变体	(292)
五、插入突变法	(294)
六、插入突变在功能基因研究中的应用	(300)
第二节 基因克隆的一般方法	(300)
一、功能克隆法	(301)
二、同源序列法	(301)
三、转座子或 T-DNA 标签法	(302)
四、表达序列标签法	(304)
五、差异表达基因分离技术	(307)
第三节 基因的图位克隆	(319)
一、图位克隆的技术环节	(320)
二、图位克隆技术在水稻中的应用	(326)
三、质量性状基因的图位克隆实例:水稻脆秆控制基因 <i>BC1</i> 和单蘖基因 <i>MOC1</i> 的克隆	(327)

四、主效基因的图位克隆实例：水稻糊化温度控制基因（ALK）的克隆	（ 334 ）
五、数量性状基因的图位克隆实例：Hd1 基因的克隆	（ 338 ）
第四节 基因的功能分析	（ 340 ）
一、Northern 印迹	（ 341 ）
二、RT-PCR	（ 342 ）
三、基因芯片	（ 344 ）
四、基因表达系列分析	（ 347 ）
五、蛋白瞬时表达分析	（ 350 ）
六、酵母双杂体系	（ 351 ）
七、蛋白质组研究与功能分析	（ 354 ）
第五节 基因表达及其调控	（ 357 ）
一、水稻基因表达谱的研究	（ 357 ）
二、水稻脱落酸调控的基因表达	（ 367 ）
三、水稻 α -淀粉酶基因的表达式调控	（ 374 ）
四、水稻种子储藏蛋白基因的结构和表达	（ 380 ）
五、应用前景	（ 388 ）
第六节 功能基因组研究与品种改良	（ 390 ）
一、水稻品种改良的优质化	（ 391 ）
二、抗病和抗虫基因工程	（ 394 ）
三、水稻超高产品种的改良	（ 395 ）
四、抗除草剂的水稻选育	（ 398 ）
五、耐盐转基因的水稻选育	（ 398 ）
主要参考文献	（ 399 ）
第五章 生物信息学	滕 胜、郭龙彪（ 422 ）
第一节 生物信息学概论	（ 422 ）
一、生物信息学的内涵	（ 422 ）
二、生物信息学的特征	（ 424 ）
三、生物信息学的分支学科	（ 424 ）
四、生物信息学的产生和发展历程	（ 425 ）
五、生物信息学的主要研究领域和内容	（ 426 ）
六、生物信息学的国内外现状	（ 436 ）
七、生物信息学的前景	（ 438 ）
第二节 生物信息学的计算机及网络基础	（ 439 ）
一、操作系统	（ 439 ）
二、计算机语言和数据库	（ 441 ）

三、数据库工具	(448)
四、计算机网络与 Internet	(453)
第三节 生物信息学的数据库及其分析	(466)
一、基本数据库	(467)
二、水稻生物信息学常用数据库	(474)
三、数据库和序列的格式	(481)
四、生物信息学分析的算法	(485)
五、工具软件资源	(489)
第四节 生物信息学分析	(489)
一、信息检索系统	(489)
二、核酸和蛋白质序列相似性比对分析	(491)
三、DNA 序列分析	(494)
四、蛋白质序列分析实践	(506)
主要参考文献	(516)
第六章 水稻转基因途径 黄大年、钱 前	(518)
第一节 水稻遗传转化技术的发展	(518)
第二节 基因枪轰击法及其操作	(519)
一、基因枪法转化的优越性	(519)
二、影响基因枪法转化频率的生物学因素	(520)
三、影响基因枪法转化频率的物理参数	(521)
四、基因枪轰击法操作程序	(522)
第三节 农杆菌介导法及其操作	(524)
一、农杆菌介导法转化的新进展	(524)
二、农杆菌介导法转化机制	(524)
三、农杆菌介导法转化操作程序	(525)
第四节 其他水稻转基因方法	(526)
第五节 水稻转基因技术的新策略	(527)
主要参考文献	(527)

图版

第一章 水稻经典遗传学

1856年,孟德尔在修道院的小花园里进行的豌豆试验,开创了生物的经典遗传学研究,奠定了现代遗传学的基础。一个多世纪以来,作物尤其是水稻的遗传研究取得了突飞猛进的进展,分子遗传学已成为遗传学的重要分支,分子技术已开始在育种中显效。但万变不离其宗,所有这些学科的突破、发展和应用,都离不开经典遗传学这一基础。本章着重介绍水稻的遗传资源、经典遗传学研究进展及其与分子遗传学的结合。

第一节 稻种资源的分类、收集与保存

稻属(*Oryza* L.)隶属于禾本科稻族(*Oryzae* Dumort.),目前公认的约有19个野生种和2个栽培种,广布于全球热带与亚热带地区,是禾本科中最重要的属之一。自20世纪初开始稻属遗传资源的考察与收集以来,世界各国科学家的努力已取得重要成果,特别是近20多年来,我国科学家通过广泛的调查与深入的研究,收集了大量的稻属资源,发现并利用了矮秆基因、野败细胞质雄性不育基因和许多抗病虫基因等,为我国的水稻育种与生产做出了巨大贡献;而且在我国稻属的资源调查、分类、进化和遗传多样性的研究与保护等各方面也取得了明显的进展。

一、稻属植物的分类

(一) 稻属种及染色体组分类

对稻属含有多少个种(species),学术界一直有不同意见。据Chang(1985)的考证和修订,并参照国际水稻研究所(1993)的《年鉴》和Aggarwal等(1997)关于两个新基因组的研究结果,较为公认的5个相似群和23个种的名称及其简要信息综合列于表1-1。对于稻属的染色体组分析,日本科学家开展最早(1935)。将某一物种与一个或多个近缘种杂交,通过观察其 F_1 杂种的染色体配对及植株形态的异同,来确定该物种的遗传组成及进化关系,称为染色体组分析。日本科学家最早(1935)开展稻属染色体组分析,国际上至今仍沿用盛永俊太郎1943年所定的染色体组命名的ABC系列(胡兆华 1993)。据研究,稻属种的染色体可分为A、B、C、D、E、F 6组,各组的染色体又可分为亚组,例如,A组又可分为 A 、 A^g 、 A^b 和 A^{cu} 4个亚组。稻属种依植物形态的相似程度及

染色体分析结果可以分为三大类，包括 *O. sativa* 相似群的染色体为 AA 的共 8 种；*O. officinalis* 相似群的染色体组为 CC、BBCC 及 BB 的共 8 种；其他种染色体组为 EE、FF 及未分析的共 7 种（表 1-1）。稻属的染色体组分类是研究稻属进化的重要依据，也是远缘杂交难易的指标。

表 1-1 稻属分类-相似群、种的基因组及地理分布

相似群、种的名称	染色体 数目/条	基因组	地理分布	生长习性
<i>O. schlechteri</i> (极短粒野生稻)	48	未明	新几内亚 (已绝种或极罕见)	多年生
<i>O. brachyantha</i> (短药野生稻)	24	FF	非洲	一年生
<i>O. ridleyi</i> 相似群				
<i>O. longiglumis</i> (长护颖野生稻)	48	HHJJ	新几内亚	多年生
<i>O. ridleyi</i> (马来野生稻)	48	HHJJ	东南亚	多年生
<i>O. meyeriana</i> 相似群				
<i>O. granulata</i> (颗粒野生稻)	24	GG	南亚、东南亚、中国南部	多年生
<i>O. meyeriana</i> (疣粒野生稻)	24	GG	东南亚、中国南部	多年生
<i>O. officinalis</i> 相似群				
<i>O. officinalis</i> (药用野生稻)	24	CC	亚洲热带到新几内亚、中国南部	多年生
<i>O. minuta</i> (小粒野生稻)	48	BBCC	菲律宾、巴布亚新几内亚	多年生
<i>O. rhizomatis</i> (根茎野生稻)	24	CC	斯里兰卡	多年生
<i>O. eichingeri</i> (紧穗野生稻)	24	CC	东非和西非	多年生
<i>O. punctata</i> (斑点野生稻)	48	BBCC	非洲	多年生或
	24	BB		一年生
<i>O. latifolia</i> (宽叶野生稻)	48	CCDD	拉丁美洲	多年生
<i>O. alta</i> (高秆野生稻)	48	CCDD	拉丁美洲	多年生
<i>O. grandiglumis</i> (重颖野生稻)	48	CCDD	南美洲	多年生
<i>O. australiensis</i> (大洋洲野生稻)	24	EE	大洋洲	多年生
<i>O. sativa</i> 相似群				
<i>O. sativa</i> (普通栽培稻)	24	AA	全球	一年生
<i>O. nivara</i> (尼瓦拉野生稻)	24	AA	亚洲热带	一年生
<i>O. rufipogon</i> (普通野生稻)	24	AA	亚洲热带、中国南部	多年生
<i>O. glumaepatula</i> (展颖野生稻)	24	A ^{ap} A ^{ap}	南美	多年生
<i>O. meridionalis</i> (南方野生稻)	24	A ^m A ^m	大洋洲热带	通常为一年生
<i>O. glaberrima</i> (非洲栽培稻)	24	A ^g A ^g	西非	一年生
<i>O. barthii</i> (巴蒂野生稻)	24	A ^g A ^g	非洲	一年生
<i>O. longistaminata</i> (长雄蕊野生稻)	24	A ^l A ^l	非洲	多年生

(二) 主要野生稻的分类

Oryza ridleyi 相似群中包含长护颖野生稻和马来野生稻，均分布于河、溪或水塘边的遮荫生境下，主要区别是前者护颖特长，为小穗长度的 0.8~1.3 倍，

而后者为 0.3~0.8 倍。在 *Oryza meyeriana* 相似群中包含亚洲独有的颗粒野生稻和疣粒野生稻，其共同特征是颖壳表面无稃毛而有瘤状突起，前者小穗长度在 6.4 mm 以下，而后者在 6.4 mm 以上。由于两者间仅因小穗长度不同而划分，对是否可作为两个独立的种尚有异议。在我国，该相似群野生稻收集物的小穗长度为 4.5~7.0 mm，表现为植株矮小，穗短粒少，一般生长于坡地树（竹）林的遮荫或部分遮荫处，具有耐旱、耐阴的特点，其分布的海拔高于其他野生稻种，甚至可达 1000 m 处。

Oryza officinalis 相似群包含有 8 个种，其中以亚洲的药用野生稻分布范围最广，适应湿生寡照的生态环境，植株较高大，小穗较短圆，芒短于 2 cm 或无芒。小粒野生稻通常生长在荫蔽或部分荫蔽的河溪旁，性状与药用野生稻区别不大，但植株和穗、粒较小。根茎野生稻根茎发达，是在国际水稻研究所（International Rice Research Institute, IRRI）《年鉴》（1993）中新列的种。斑点野生稻和紧穗野生稻在性状上不易区分，但前者的四倍体植株表现为剑叶略宽、花药较长且抽穗较迟。该相似群中分布于美洲的 3 个野生稻种间的主要区别是，宽叶野生稻的叶片宽度一般小于 5 cm，小穗短于 7 mm；而高秆野生稻则叶宽大于 5 cm 而小穗长于 7 mm；重颖野生稻则是护颖长度大致相当于内外颖的长度，显示出颖壳多重现象。大洋洲野生稻的性状为根茎特性强，穗轴的糙硬毛由基部向顶部渐增，且在一次枝梗基部略有羊毛状茸毛，易于区别。

Oryza sativa 相似群中有 8 个种，其中遍及全球的普通栽培稻（以往称亚洲栽培稻）是林奈于 1753 年命名的，非洲栽培稻是 Steudel 于 1954 年命名的，是稻属内仅有的两个栽培稻种。非洲栽培稻因叶舌短圆、穗二次枝梗无或极少，以及叶片和内外颖光滑无毛而易与普通栽培稻区分。非洲栽培稻的变异类型不似普通栽培稻那样丰富，也没有类似籼粳的分化，仅有深水稻和陆稻之分，且栽培稻面积仅局限于西非，又正在日益减少。非洲栽培稻与普通栽培稻的基因组均为 AA 型，彼此易于交配，但其 F_1 存在着减数分裂期染色体配对不规则及花粉高度不育等情况，故将前者标明为 A^sA^s 。普通野生稻、尼瓦拉野生稻与普通栽培稻之间关系密切，相互间能进行天然杂交，并分化出杂草型种系 *Oryza sativa* f. *spontanea*。普通野生稻的分布最为广泛，主要生长于江河溪两岸和湖泊沼泽地及深水生境中，匍匐生长或浮生，有根茎，且具有不定根和高节位分支；而尼瓦拉野生稻则生长在沟渠和水塘边等季节性干旱的生境下，无根茎形成。该相似群内有 2 个分布于南美和大洋洲的野生稻种，其中的展颖野生稻和普通野生稻近似，但呈半直立生长习性，无额外的叶鞘分支；南方野生稻则与尼瓦拉野生稻近似，但芒较长、小穗较狭、稻穗较为紧集。因此，这 2 个野生稻种可能是分别由普通野生稻和尼瓦拉野生稻衍化或地理隔离而形成的。分布在非洲的长雄蕊野生稻、巴蒂野生稻与非洲栽培稻密切相关，相互间能进行天然杂交并分化成杂草型种系 *Oryza sativa* f. *stapfii*，前者在非洲分布较广，花药特长，具根茎，是难治

的稻田杂草。

(三) 中国野生稻的种类与稻属遗传资源

在我国分布有3种野生稻,即普通野生稻、药用野生稻和疣粒(颗粒)野生稻,至于尼瓦拉野生稻的存在则难以肯定。普通野生稻在我国分布最广,在云南、海南、广东、广西、台湾、福建、湖南、江西等省(区)均有发现;药用野生稻分布于云南、海南、广西、广东;而疣粒(颗粒)野生稻则分布于云南、广东、海南和台湾。特别值得提出的是,1979年在江西省东乡县的东南部($28^{\circ}04' \sim 28^{\circ}10' \text{N}$, $116^{\circ}36' \text{E}$, 海拔50 m左右)发现的东乡野生稻,是目前世界上分布最北的普通野生稻。

中国野生稻的种类与整个稻属的分类现状有关。按 Tateoka (1963) 的观点,中国有3种野生稻,即普通野生稻 *Oryza rufipogon* Griff., 药用野生稻 *Oryza officinalis* Wall. ex Watt 和疣粒野生稻(颗粒亚种) *Oryza meyeriana* (Zoll. et Merr. ex Steud.). 按 Chang (1985) 的观点,则应有4种,除上述3种外,另外一种为尼瓦拉野生稻 *Oryza nivara* Sharma et Shastri. Vaughan (1989) 也认为中国有4种野生稻,但他认为分布于中国的是颗粒野生稻 *Oryza granulata* Nees et Arn. ex Watt., 而非疣粒野生稻。我国学者经考察、鉴定与初步分类研究后认为中国有3个种,分别叙述如下:

1) 普通野生稻

我国以前对其学名的使用十分混乱。Merrill 最初发现时以栽培稻学名 *Oryza sativa* L. 命名之,此后多沿用 *Oryza sativa* f. *spontanea* 或 *Oryza perennis* Moench. 根据国际植物命名法规,亚洲的多年生种最先发表的合法名称是 *Oryza perennis* Moench, 但由于模式标本遗失,加之该种主要指美洲的类群,故被亚洲多年生野生稻的模式命名的 *Oryza rufipogon* Griff. 所取代。庞汉华 (1995)、许聪 (1996) 等认为,中国的普通野生稻一年生种可能是多年生普通野生稻和栽培稻天然杂交形成的杂草稻。由于至今未能确认天然居群,一年生种在中国的确立依据尚不充足(高立志 1997)。

2) 药用野生稻

除《海南植物志》等仍沿用 *Oryza minuta* Presl. 外,在其分类与学名的使用上目前国内已基本无争议。

3) 疣粒野生稻

在分类学处理和学名的使用上一直没有定论。*Oryza meyeriana* 与 *Oryza granulata* 的分类处理是稻属中典型的分类学问题,它们实质为一个复合种(Vaughan 1989)。IRRI (1964) 将两种合并为 *Oryza meyeriana*, 但多数学者主张将其分开并给予了不同的等级,区分的主要依据为小穗长度。由于分类学处理上的困难导致我国学者在学名使用上颇为混乱。耿以礼 (1959) 沿用丁颖

(1949) 的命名 *Oryza meyeriana*, 多数文献如《中国稻作学》等多采用此学名, 仅有《中国高等植物图鉴》及少数植物志采用 *Oryza meyeriana* subsp. *granulata*。吴万春等 (1990) 将中国产的疣粒野稻与典型的 *Oryza meyeriana* 与 *Oryza granulata* 进行比较, 根据内、外稃表皮电镜扫描的结果及地理分布的差异将中国“疣粒野稻”另立一新亚种——瘤粒野稻 *Oryza meyeriana* subsp. *tuberculata*, 但证据尚嫌不足。缺乏广泛的取样研究是分类上的分歧乃至混乱的主要原因, 目前的大多数工作仅凭少数性状 (如小穗长度) 作出处理, 无论给予何种等级, 不仅难以令人信服, 也无益于自然的分类。因此, 中国野生稻的种类并未完全明晰, 多数学者认为有 3 种, 但中国是否有尼瓦拉野生稻? 疣粒野生稻的学名应如何使用? 迄今未有定论。

(四) 普通栽培稻的分类

对于普通栽培稻的祖先种曾有过各种推论, 主要有两种观点: 一是 Chang (1976) 提出的, 认为普通栽培稻的祖先是广泛分布于亚洲的多年生普通野生稻, 其演化途径是普通野生稻到尼瓦拉野生稻 (一年生) 到普通栽培稻; 二是 Sano 等 (1980) 提出的, 认为普通野生稻表现出多年生到一年生的连续变异, 其中间型具有较高的种子生产力和遗传多型性, 且能适应被扰乱的生境, 比典型的多年生或一年生类型似乎更可能是普通栽培稻的直接祖先。其演化途径为:

多年生类型野生稻 → 中间型 → 一年生类型野生稻 → 栽培稻和杂草型种系

尽管面对着普通栽培稻种对不同环境的广泛适应性和遗传多样性是任何栽培作物所不及的复杂性, 而且在分类上曾经存在着可分为 2 个“亚种”——籼、粳, 3 个“亚种”——籼、粳和爪哇稻及 4 个“亚种”——籼、粳、Bulu、Aus 之争, 但经过半个多世纪众多学者的先后研究, 已分别从形态学、生理学、生态学、血清学、杂种亲和性、同工酶和 DNA 分析着手, 最终确认籼稻和粳稻是普通栽培稻分化最为深刻和最为主要的两个方向, 即籼稻和粳稻应为亚种水平上的分类单位。冈彦一 (1988) 始终坚持籼与粳不是亚种水平上的分化, 认为在热带亚洲的丘陵地区可发现多种多样的非典型的籼粳品种或中间型品种, 而且籼粳杂种在染色体配对上不存在显著干扰, 再鉴于籼粳间有性状互叠的变异幅度, 所以把籼稻和粳稻作为不同类型或不同品种群为宜。

一般而言, 籼稻耐湿耐热、茎秆柔软、分蘖力强、叶片较阔、叶色淡绿、粒形细长、颖毛短少、易落粒、米质不黏等, 适于在热带和亚热带生长; 粳稻则耐旱耐寒、茎秆坚硬、分蘖力弱、叶片较狭、叶色浓绿、粒形短圆、颖毛长密、不易落粒、米质黏性, 适于在温带和热带、亚热带的高海拔地区生长。而且籼稻和粳稻间的杂种一代结实率明显低于双亲本身, 通常在 30% 以下, 反映出相当程度的生殖隔离。籼亚种的学名在国际上通用 *Oryza sativa* L. subsp. *indica* Kato, 简称印度型; 在国内通用 *Oryza sativa* L. subsp. *hsien* Ting, 简称籼型。粳亚种