

作物

育种学论丛

刘后利 主编

中国农业大学出版社

ZUO WU YU ZHONG XUE LUN CONG

作物育种学论丛

刘后利 主编

中国农业大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

作物育种学论丛/刘后利主编. —北京:中国农业大学出版社,2002.1
ISBN 7-81066-391-7/S·299

I. 作… II. 刘… III. 作物育种 IV. S33

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 052903 号

责任编辑 高 欣 水 清
封面设计 郑 川

出 版 中国农业大学出版社
发 行
经 销 新华书店
印 刷 北京鑫丰华彩印有限公司
版 次 2002 年 1 月第 1 版
印 次 2002 年 1 月第 1 次印刷
开 本 16 印张 18.5 460 千字
规 格 787×1 092
印 数 1~1 050
定 价 50.00 元

图书如有质量问题本社负责调换

社址 北京市海淀区圆明园西路 2 号 **邮政编码** 100094

电话 010-62892633 **网址** www.cau.edu.cn

作者简介

- 刘后利 华中农业大学教授,博士,博士生导师,曾任华中农业大学作物遗传育种研究所所长兼油菜研究室主任。主持和参与油菜遗传育种研究。
- 王象坤 中国农业大学教授,博士生导师,主持和参与中国水稻起源文化遗址的考证和研究。
- 彭仲明 华中农业大学教授,主持和参与水稻育种研究。
- 张爱民 中国农业大学教授,博士,主持和参与小麦复合杂交育种研究。
- 马峙英 河北农业大学教授,博士,现任河北农业大学农学院院长,主持和参与棉花抗病遗传育种研究。
- 张天真 南京农业大学教授,博士,主持和参与棉花杂种优势育种研究。
- 王金陵 东北农业大学教授,博士生导师,曾任黑龙江副省长,现任东北农业大学大豆研究所主任,主持和参与全国大豆种质资源研究的重大项目。
- 盖钧镒 南京农业大学教授,博士生导师,曾任南京农业大学校长,现任南京农业大学大豆研究所所长,农业部国家大豆育种研究中心主任。
- 傅廷栋 华中农业大学教授,博士生导师,中国工程院院士,现任华中农业大学作物遗传育种研究所所长兼油菜研究室主任,并担任农业部国家油菜武汉改良分中心主任。
- 孟金陵 华中农业大学教授,博士,博士生导师,主持和参与油菜现代生物技术研究。

Brief introduction of chief authors

- Liu Houli Professor, Ph. D. and advisor for Ph. D. graduates in Huazhong Agricultural University (HuAU). He had appointed as director of the Institute of Crop Genetics and Breeding and also for the Lab of Rapeseed Genetics and Breeding in HuAU. He lead and attended the research works of rapeseed genetics and breeding in HuAU.
- Wang Xiangkun Professor and advisor for Ph. D. graduates in Chinese Agricultural University (CAU). He lead and attended the investigation and justification on the remains of ancient culture in China on the origin and evolution of Chinese cultivated rice
- Peng Zhongming Professor and advisor of rice breeding in HuAU. He lead and attended on the research works of rice breeding.
- Zhang Aimin Professor, Ph. D. and advisor for Ph. D. graduates in CAU. He lead and attended the research works on the multiple cross breeding of wheat.
- Ma Zhiying Professor, Ph. D. and advisor for graduates in Hebei Agricultural University (HeAU). He has appointed as Dean of the Agriculture College in HeAU. He lead and attended the research works in the resistance of diseases in cotton in HeAU.
- Zhang Tianzhen Professor, Ph. D. and advisor for graduates in Nanking Agricultural University (NAU). He lead and attended the research works on the utilization of hybrid vigor in cotton in NAU.
- Wang Jinling Professor, advisor, and director of the Soybean Research Institute in North East Agricultural University (NEAU). He had appointed as Vice Governor of Heilongjing Province. He lead and attended the key research works on Soybean germplasm resources and their utilization by cross breeding offered by National Nature Science Foundation.
- Gai Junyi Professor and advisor for Ph. D. graduates and had appointed as President of Nanking Agricultural University (NAU). He lead and attended as a director of Soybean Research Institute in NAU. He has appointed as a director of National Soybean Improvement Center offered by the Ministry of Agriculture.
- Fu Tingdong Professor and advisor for Ph. D. graduates. He has elected as academican of Chinese Academy of Engineering and Technology. He appointed as director of the Institute of Crop Genetics and Breeding, and also for the Lab of Rapeseed Genetics and Breeding in HuAU, and also appointed as director of the Subcenter of Rapeseed Improvement Research Center offered by the Ministry of Agriculture. He lead and attended the research works on the utilization of hybrid vigor in rapeseed in HuAU.
- Meng Jinling Professor, Ph. D. and advisor for Ph. D. graduates in HuAU. He lead and attended the research works on the application of modern biotechnology on field crops in HuAU.

序 言

作物育种学是古老的而又新兴的一门科学。长期以来,它总是随着人们对品种改良工作认识的深入和新兴科学发展的不断渗透而不断发展的。自有农耕以来,先民由采集到定居后从事农耕开始,就已不自觉地在进行选优去劣的工作,主妇总是选留产蛋多的母鸡留种,田间采种总是选留大的、好吃的和表现某些特异性状的(如黑米、糯米等)。19世纪以前,人们都在无意识地进行品种改良,并不断积累选种和留种的丰富经验,从而创造了各种各样、形形色色的地方品种。到了20世纪初期,遗传学的建立和发展,以及应用量化的科学记载和分析,为育种工作奠定了理论基础。因而作物育种学从建立之日起,就是在两种基础上进行的,一个基础是人们长期实践积累的留种和选种的经验,一个是现代的遗传科学实验和科学分析方法,因而它是实践经验和科学实验紧密结合的一门应用性很强的实验科学。由此看来,这门科学的发展不论是经验判断,或者是思维推理,一刻都离不开育种实践。

作物育种学的发展历史,大致上经历了以下几个阶段:原始的无意识地选、留种,科学育种的开端和科学育种的成长阶段。为了生活和生产的需要,人们自觉或不自觉选留好的,淘汰坏的,自有人类群居生活以来,这个阶段经历了一个漫长的历史过程,在采集中选种和在观察中留种,都是处在一种原始的无意识的育种阶段。在遗传学建立起来以后,私人企业家或小生产者把育种工作当做一种企业,选育新品种作为商品投入市场,在各地赶场集市贸易中,或在定期举行的良种展览竞赛中,展现各种优良的农作物和畜禽新品种。这是欧洲各国长期采用的一种方法,至今发展成为私营的或跨国的种子企业。到了现代,在经营种子公司的同时,发展成为采取国家支持的农业生产部门经营的一项庞大的企业。由国家按区域生态环境设置育种和种子试验网站,同时由国家或者由国家种子工作部门组织全国品种试验或跨国的品种试验网站,有计划地试验和审查育种家或种子企业育成的新品种,然后有计划地组织良种繁育系统,并通过农业推广部门建立种子工程,向农民不断介绍和推广良种。这就是由国家 and 私营种子企业相结合的现代种子企业(或种子工程)。

追溯科学育种工作的发展历史,首先应当追溯到19世纪达尔文(Charles Robert Darwin)提出的物种起源(On the Origin of Species by Means of Natural Selection, 1859)的进化理论,将生物科学建立在唯物论基础之上。1868年他又出版了《家养动物和栽培植物的变异》,首次记载和论证了在人工控制条件下动植物产生变异,为人工选择学说奠定了基础。1900年,由荷兰H de Vries、法国C Correns和奥地利E Tschermak 3位科学家分别在欧洲不同国家采用不同的植物实验材料,都先后取得与奥地利著名学者孟德尔(Gregor Johann Mendel, 1822—1884)在1856—1863年8年间用豌豆杂交试验所取得相同的实验结果,并于1900年同时发表科学论文对孟德尔所发现的遗传规律予以一致肯定,这就是历史上著名的孟德尔遗传规律的重新发现(Rediscovery of Mendel's law of inheritance)。此后,人类开始寻找遗传物质及其发生变异的规律。到20世纪20年代美国著名的遗传学家Morgan T H (1866—1945)和他的学生们采用模式生物果蝇做了大量的遗传实验,首先肯定了孟德尔所发现的遗传规律(显性法则,独立分配和自由组合规律),他把遗传物质(基因)作为一个化学实体假设定位于染色体上,

并发现生物遗传的第三个规律(连锁和互换规律)。这三个遗传规律的发现大大地推动了作物育种学的发展,作为生物性状发育的基础是基因的存在及其功能,而且孟德尔遗传实验的工作原理及其对杂种后代的处理,成为进行作物育种所必须具备的,因而逐步形成了一个特定的育种工作体系。沿着这样一条工作体系做下去,通过一个世代一个世代的观察和选择,从杂交后的分离世代中,按系谱记载其各代表现的遗传行为,并从大量分离世代中选优去劣,这样就形成了一整套的育种工作体系,称为系谱育种法(pidgree method)。尽管因作物种类不同,或者育种目标不一样,而有各种形式修改的工作程序和方法,但在原理上是基本相通的,即通过杂交先创造大量变异,然后从大量变异后代中选优去劣,使之逐代趋于稳定,并通过比较试验测定它们的生产力、抗逆性及其适应性,选择优良群体作为新品种应用于生产。

人类利用的生物变异不外两个方面:一是充分利用自然界已有的变异,并将这些有利变异选择出来和保留下来,使之稳定成为新品种。二是人工创造新的变异,一般是采用人工杂交,从这些人工群体中不断选优去劣,从而形成新的品种。这种工作程序从 20 年代初期起在整个世纪中为全世界育种工作者广泛采用,尽管人工创造变异的途径和方法以及育种途径和方法是多种多样的,如选择育种、杂交育种(单交、双交、复交或复合杂交)、集团育种、诱变育种、抗逆性育种、品质育种、杂种优势育种、无性系育种等等,但都是在宏观的个体或群体基础上进行的。20 世纪 30 年代发展细胞遗传学以后,开始进入到细胞和染色体水平上发现和研究变异,并从而发展了单倍体育种和多倍体育种,近年来发展起来的双单倍体育种(DH)创造纯合群体,以利缩短育种过程;以及从染色体数量和结构变异上发展起来的单体、双体、缺体、易位(或倒转)等创建了许多新的特异种质,有些已经开始应用于育种研究,如抗病性和新的雄性不育系统,从而使育种学研究由宏观阶段转入微观阶段。但只是创建种质的途径和方法不同,育种的工作程序和方法仍是基本一致的;也就是说实验工作体系是基本一致的,而创建新的种质的实验技术方法则是千变万化的。

1953 年 Watson J D 和 F H C Crick 发表染色体结构形式为双螺旋结构模式以来,分子生物学发展十分迅速,从而渗透到生物学、农学、医学和药学各个学科领域,成为推动和改造生命科学的动力,以致各种新兴学科应运而生,其中尤以生物技术的发展,也进入了分子生物学范畴。作物育种学也不例外地受到冲击和推进。作物育种学随着现代生命科学的逐步发展而得到更新和发展,其中影响最大的有以下几个方面:分子标记的发展和应用,有效的检测手段和准确的测试技术,进一步推动了遗传多样性研究,遗传分子间的亲缘关系,基因定位与克隆,以及转基因技术的发展和广泛应用等等方面,使分子生物技术不仅可以成为简易有效的检测手段,而且成为逐步创建“分子育种学”的基础。但是,自从 20 世纪 50 年代发展分子生物学以来,发展势头确实十分迅猛,从而广泛地吸收了各门学科(生物学、物理学、化学等)大量科技力量转向到分子生物学方面来,致使大学和科研部门的各个原有农学和生物学的各个学科,有的是骨干学科(如作物栽培学),有的还是优势学科(如作物育种学),逐步趋于萎缩。因而很自然地提出一些问题,值得我们深思:第一,分子生物学和生物技术科学的迅猛发展,能否迅速取代原有的各门农业学科?或者说这些学科是否真的会衰败或萎缩直至最后消亡?作者的看法是否定的。因为学科的发展和形成是在历史长河中与生产和生活相结合而不断发展的,一门新兴学科的兴起,只能说是学科的扩展和深入,转而再渗透到相关学科,使之获得新的动力和发展因素,这无疑对新兴学科的发展和原有学科的充实和提高,都是十分有益的,而决不是非此即彼、互不相容的。历史上许多学科的发展历史,都确切地证实了这一点。但在商品经济社会里,人

们思想上的急功近利或急于求成,特别是以资金作为“指挥棒”的导向作用,人们有意识或无意识地随着“指挥棒”转,造成了只有此无彼、非此即彼、或有我无你的困境出现,这个与历史上有一些古文字或古语言的消亡是完全不相同的。那些古文字或古语言已经没有人再用它们了,它们的母系先民由于某些历史原因早已消亡,或因战争逃亡,或者迁移异域,文字和语言也就随之消亡。但科学中长期积累的有用的生产知识和科学技能,它们是创造和积累人类财富所必需的,而且在不断参与时空竞争和技能竞争,优胜劣败这个自然规律是在长期起着作用,因而它们是不可能因新兴学科的兴起,迅即趋于消亡,而是在不断吸收新生的有益的事物中不断充实起来、发展下去,这就是自然的辩证法。

第二,分子生物学的迅猛发展,也为它本身带来了一系列的新问题,这些新问题既是新兴学科本身不可避免地会不断出现的,也是与原有的相关学科存在着千丝万缕相互联系的问题。因而它们的出现,不单纯是新兴学科本身存在的问题,也应当说是原有的学科在发展中也会出现的问题。譬如说:遗传学要解决的中心问题是基因的结构和功能问题,通过分子生物学的测试、基因定位、克隆,一直到将克隆到的目的基因,通过生物学措施成功地转移到另一种生物细胞中去,再通过扩增、检测、遗传学检验,确证被转移的基因确实已经表达,并且具有该基因原有的结构和功能。这样一系列的分子生物学的措施,加上极为复杂的测序工作,这些工作程序远远比一般育种研究通过杂交手段,将控制某些性状的基因或基因体系转移到另一种生物中去,确实复杂得多,但其结果:①不能肯定得到转基因的可靠成功,有的转移不成功,有的基因不表达,甚至有的表达后又告消失。②现代遗传学研究证实生物的任何一性状都不是单一基因支配的,往往是由较为复杂或十分复杂的一个基因体系所支配,那么一个或单个基因甚至少数几个基因或者一个复杂的基因体系转移到另一生物中去,与它们邻近的同源基因,或者一个或几个染色体组里面的非同源基因,发生哪些相互作用?这些相互作用的表达形式是什么?结果又是什么?这些问题现在可以说是一无所知的。也许是实验工作者绕过这些基础性质的问题,或者把这些基础问题暂时搁置起来,留待某些问题解决以后,再回头解决它们。当然由简单到复杂,由一般到特殊,循序渐进地进行研究,是一般从事科学研究所遵循的基本原则,目前对一些基础问题一无所知,或者知之甚少,是完全可以理解的,我们决不强求现代兴起不久的分子生物学能回答所有的疑难问题。此外,生物学中许多复杂的问题,不少是几百年以来或者自有关学科诞生以来,都没有解决的问题比比皆是,如生物界普遍存在杂种优势的来源及其充分利用问题,杂种优势的机理,生物进化和起源,生物种属间的相互关系等等问题,都是生物学中长期存在而得不到妥善解决的问题,现代分子生物学的发展,怎样去解决这些问题?能否妥善地解决这些问题?至今尚无人系统地开展研究。因而当前普遍存在着两种倾向:一是实用主义的全面铺开,普遍开花,大家一窝蜂地去做重复作业,如大量重复的利用分子标记研究遗传多样性,目的是什么?通过聚类分析提出进化关系或亲缘关系,但实质上是否如此?不知道。又如基因定位,一个作物有许多人做了很多遗传图谱,但没有共同标记,研究对象和分析方法也不相同,这些图谱如何相互比较分析?这些图谱与另一些遗传图谱又有什么关系?不知道。因此,现代分子生物学研究,有很大的盲目性,好像是为图谱而图谱,为多样性而多样性;应当回头看看,多问几个为什么这样做?这样做有什么用处?这样做难道是在建立“分子育种学”吗?我认为不是的。一个新兴学科或者分支学科的形成,首先是要开展系统实验研究,大量积累科学实验资料,加以总结分析和概括提高,才能逐步形成完整的理论和实验技术体系。一个基因转移成功了,不是“分子育种”成功了,也不是马上就能加以利用,只是在实验室中创建了一个

新的种质,这个种质是否有用?怎样去利用它?能否长期保存下去?还有一系列的工作要做,并不像一般想像的那么简单!当然也不像有些人看得那么神秘!就农业方面讲,一般种质都不能直接应用于生产,只有少数或个别的可能较快地应用于生产。科学是老老实实的实验工作,一定要接受生产的检验。我们既要充分吸取已有的科学成果,也要有不断地创新精神,把过去作物育种学长期未能妥善解决的问题,通过分子生物技术的有效手段,加以解决,加以推动。如以往杂交育种只要一进入种间关系或属间关系就困难重重,不是杂交困难,就是杂种不育,或者杂种长期稳定不下来,以致长期无法加以利用,如籼粳亚种间杂交就是如此,后来从水稻种质资源中发现了一批广亲和基因,但是种子发育中籽粒不饱满,如同小黑麦八倍体新种早已育成,在中国已在生产上试种和扩种推广多年,但种子不饱满和种子食用品质差等问题,仍是一些现实问题,迄未得到妥善解决。因此某些新兴学科的发展和形成是值得庆幸的,也是值得倡导的,但抛弃原有的长期积累下来而又行之有效的工作体系和实验方法,是科学上的极大浪费,也是组织和领导科学工作应当十分重视的问题。

这是一本作物育种学专著,称为“论丛”,具有两种意义:第一,它不是一本普及性的专业书,而是一种提高性质的专业书,是把遗传育种学融合成为一体而且与其他学科交织在一起的专业书。第二,它是一本汇集了各个作物和各门有关学科融合在一起的专著,既有对某项专门问题的现有成就的叙述,又有尚未解决或尚未成熟的问题的探讨,因而具有探讨、评议、推论和设想的性质。它的目的在于开拓读者的眼界,既要熟悉研究现状,又带来许许多多亟待解决的问题。这些已经解决或尚待解决的问题,读者可以从实际出发作某些科学分析,也可以看到他们提示的工作方向和许多有价值的科学构思。希望广大读者读了这本书以后,既不要满足于已有的成就,也不要困惑于无从着手的疑难问题。科学发展的道路是曲折的,决不能企求于一日速成,也不应看到它们的艰巨性而裹足不前,新兴学科的发展使我们深受鼓舞,但也不要期望它是“万金油”,尤其是农学方面的许多实际问题,都是十分错综复杂的,这可能是与工业科学显著不同之处,至今还不能说哪一种“高科技”能够解决那些农业疑难问题。但只要有正确的世界观和认识论,坚持从实践出发,运用有益的传统技术知识和充分发挥高新技术之所长,使二者相互结合,相得益彰,这些疑难问题是一定能够逐步得到解决的。

本专著的出版,得到中国农业大学出版社的积极赞助和编审,以及参与写作的各方面专家的大力支持,得以在较短时间内编成和出版。但是,很显然,这本专著的出版只是一个开端,在农业科学、生物科学一直到生命科学里,不知道还有多少疑难问题值得我们深入探讨。因此,在很大程度上,这本书的出版,只是起着一个抛砖引玉的作用,切盼有志于发扬祖国农业科技事业的专家学者们,前仆后继地将记载着历史前进步伐的“论丛”持续地出版下去,这是编者和作者们一致的殷切期望。

这本专著的顺利出版,先后得到华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室,华中农业大学作物遗传育种研究所所长,中国工程院院士傅廷栋教授,孟金陵教授,吴江生教授,杨光圣教授,中国农业科学院油料作物研究所所长王汉中研究员、李云昌研究员以及湖北省种子集团总公司总经理袁国宝高级农艺师等单位 and 专家教授的大力赞助,特此致谢!

刘后利

2000年3月25日

于武汉

目 录

第1讲 中国栽培稻的起源与进化.....	王象坤 孙传清 李自超(1)
1 中国是亚洲栽培稻的起源地之一	(2)
2 中国栽培稻的祖先种	(6)
3 普通野生稻的驯化与籼粳稻分化	(8)
4 稻属与普通栽培稻的分类	(12)
第2讲 水稻杂交育种.....	彭仲明(25)
1 水稻杂交育种的历史、现状和展望.....	(26)
2 育种目标	(27)
3 亲本选配与配组方式	(31)
4 水稻杂交技术	(36)
5 杂交后代的选育	(37)
6 杂交育种操作程序和加速育种进程的方法	(42)
7 回交育种与轮回选择	(44)
8 水稻良种繁育	(48)
第3讲 小麦复合杂交育种.....	张爱民 张树榛(55)
1 引言	(56)
2 复合杂交的概念及范畴	(58)
3 复合杂交的育种成就	(60)
4 复合杂交的亲本选配	(61)
5 复交组合的后代选择	(75)
6 复交与单交及不同复交方式的比较	(75)
7 复合杂交的遗传分析和遗传模型	(78)
8 复合杂交应用的展望	(78)
第4讲 棉花抗枯、黄萎病育种	马峙英(83)
1 病原菌分化研究的历史与现况	(84)
2 棉花抗性遗传研究的历史与现况	(87)
3 抗病种质资源鉴定研究历史与现况	(91)
4 抗病品种培育和利用的历史与现况	(95)
5 棉花抗枯、黄萎病育种的展望.....	(102)
第5讲 棉花杂种优势的遗传育种研究.....	张天真 袁有禄 潘家驹(111)
1 棉花杂种优势利用的历史	(112)
2 世界各国棉花杂种优势的研究和利用概况	(113)
3 棉花杂种优势表现	(117)
4 棉花杂种优势形成的遗传机制研究	(123)

5 杂种优势利用途径和制种方法的研究	(125)
6 棉花杂种优势利用展望	(131)
第 6 讲 栽培大豆和近缘野生半野生大豆杂交遗传育种研究的历史、 现状和展望.....	王金陵(139)
1 大豆属内的种	(140)
2 野生大豆(<i>Glycine soja</i>)、半野生大豆(<i>G. gracilis</i>)、栽培大豆(<i>G. max</i>) 之间的关系	(141)
3 大豆种间杂交质量性状的遗传	(143)
4 大豆种间杂交数量性状的遗传	(144)
5 大豆种间杂交生化性状的遗传	(148)
6 大豆种间杂交抗病虫性的遗传	(149)
7 大豆种间杂交的回交研究与利用	(150)
8 大豆种间杂交的正确亲本选用	(152)
9 大豆种间杂交材料的选择技术	(153)
10 大豆种间杂交育种研究成果.....	(153)
11 大豆种间杂交育种研究的潜力与展望.....	(155)
第 7 讲 中国大豆遗传育种研究进展.....	盖钧镒 赵团结(161)
1 中国大豆品种生态区域和品种熟期组类型	(163)
2 大豆育成品种及其遗传基础	(166)
3 大豆种质资源的遗传变异与育种潜势	(169)
4 大豆育种目标性状的鉴定、遗传和种质创新.....	(172)
5 大豆育种的理论、方法和技术.....	(179)
第 8 讲 油菜杂交育种.....	刘后利(193)
1 中国油菜的杂交育种概述	(194)
2 油菜的品种间和种间杂交	(195)
3 油菜的品种间杂交及其亲本选择的示例	(196)
4 油菜种间杂交育种及其示例	(199)
5 甘蓝型油菜复式杂交育种成果示例	(203)
6 各种修改的杂交育种法	(205)
第 9 讲 油菜品质育种.....	刘后利(213)
1 油菜品质育种的历史概述	(214)
2 油菜品质育种的主要育种目标	(216)
3 通过杂交育种法将低芥酸和低硫苷两种特性结合一起的育种程序和方法	(219)
4 通过诱变育种选育低亚麻酸新品种	(222)
5 提高油和蛋白质产量的遗传改良	(224)
第 10 讲 油菜杂种优势利用的现状与展望	傅廷栋 涂金星(235)
1 概述	(236)
2 当前油菜杂种优势利用的主要途径和方法	(238)
3 发展趋势	(244)
2	

第 11 讲	现代生物技术在作物遗传改良中的应用	孟金陵(251)
1	生物技术与作物的遗传改良	(252)
2	转基因技术与作物的遗传改良	(255)
3	分子标记技术与作物的遗传改良	(270)

第 1 讲

中国栽培稻的起源与进化

提要: 中国是世界上种稻最早的国家之一。国内外学者近年的大量稻作研究确认,中国是亚洲栽培稻的起源地之一。但栽培稻起源于中国何处还存在华南说、云南说、长江中游-淮河流域等不同观点。

普通野生稻是亚洲栽培稻的祖先种已属公认。普通野生稻分布于中国的 8 个省,已收集编目 6 000 个以上编号。形态分类可划分为多年生与一年生 2 个普野群及群下 7 个普野型,DNA 聚类分析还可分为原始普野型、偏梗普野型与偏粳普野型及型下的 10 个亚型。

栽培稻主要分为粳、梗 2 个大亚种。栽培稻的起源也就是粳、梗亚种是怎样由普野种演化而来的。研究表明,中国栽培稻的粳、梗演化既可能是普通野生稻演化为粳,再由粳演化为梗,也可能是从普野种平行演化为梗稻和粳稻,还可能由梗型普野演化为梗稻和粳型普野演化为粳稻等多种途径。本文还概括了稻属及亚洲栽培稻的亚种分类的近年研究成果。

1 中国是亚洲栽培稻的起源地之一

1.1 中国栽培稻起源于何处

中国是世界上种稻最早的国家之一。据从湖南彭头山与河南贾湖出土古稻谷¹⁴C 测定研究,我国至少已有 9 000 年以上的稻作历史。

出土的大量古稻遗物及悠久而丰富的稻作文献记载,广泛分布的野生稻,从热带、亚热带跨及温带,国内外学者近年的大量稻作研究确认,中国是亚洲栽培稻的起源地之一。De Candolle(1884)也认为“印度的稻作起源在中国之后”。然而,栽培稻起源于中国何处则众说纷纭,迄未统一,概括起来主要有以下几种假说。

1.1.1 华南说 丁颖根据野生稻广泛分布于广东、广西等西江流域的事实,通过中国丰富的稻作历史文献以及普通野生稻与栽培稻的形态、生态和细胞遗传等方面的比较研究提出,我国栽培稻起源于华南。华南说在 20 世纪五六十年代是我国关于稻作起源说的主流。20 世纪七八十年代云南说兴起,江浙等不断出现 6 000 年前的古稻谷后,华南因出土的稻作文化历史比较短,支持此说者渐少。最近湖南南部玉蟾岩万年以上古稻的出土和研究使华南说重新引起学者们的瞩目。

1.1.2 云南说 20 世纪 70 年代中期国内外连续出现几篇有影响的论文,从不同研究角度提出,云南为亚洲栽培稻的起源地。

柳子明根据云贵高原这个丰富的种质资源宝库是一系列热带与亚热带作物的起源地,第四纪冰川后期中国大陆大部分皆被浅海淹没,中华各族人民的祖先皆住在云贵高原与黄土高原,又根据植物地理学规律柳子明(1975)首先推断,栽培稻最初起源于云南的野生稻,然后沿着西江、长江及其他发源于云贵高原的河流传播于中国大陆各地和印度支那、泰国及缅甸各国。

中川原捷洋通过酯酶同工酶分析、酚反应、授精竞争基因的地理分布等研究发现,印度的阿萨姆、缅甸北部、老挝与泰国北部及中国云南是稻种的多样性与变异中心,在其《稻与稻作故乡》(1985)一书中进一步指出,云南是稻作起源地之一。程侃声则认为云南属泰缅起源中心的北界。

渡部忠世经过十几年对东南亚与南亚的古庙宇、宫殿等建筑物的土基(adobe)中的稻壳研

究提出,亚洲栽培稻起源于印度的阿萨姆和中国云南。渡部忠世 1982 年到云南考察后认定,云南是稻作起源地,起源于云南普通野生稻(*Oryza rufipogon* Griff)的栽培稻通过“湄公系列”、“孟加拉系列”及“扬子江系列”传播到世界各地。

王象坤等对云南稻种资源经过多年的考察与综合系统研究后认为,云南的确是亚洲栽培稻的一个重要的多样性中心与变异中心。鉴于栽培稻的祖先种 *O. rufipogon* 在云南的分布面积与范围不大,迄今出土的古稻谷不过距今三四千年,面对已经大量出土距今 5 000~7 000 年(彭头山古稻与贾湖古稻距今约 8 500 年)的古稻谷的长江中下游与淮河上游地区,目前称云南为栽培稻的次生起源中心较为适宜。

1.1.3 长江中下游学说 20 世纪 70 年代末 80 年代初,浙江省余姚县河姆渡与桐乡县罗家角两处 7 000 年左右的古稻谷的出土经鉴定基本属栽培稻后,联系江苏、江西、上海、湖北等省出土众多五六千年的古稻谷事实,严文明(1982)发现,长江上、中、下游出土的古稻谷的年代呈递增趋势,从而提出栽培稻起源于长江下游而向中游与上游传播扩散的观点。20 世纪 80 年代中后期至 90 年代中期湖南省澧县、湖北省宜都与枝城两县相继出土了新石器早期的“彭头山文化”稻作遗存(^{14}C 测定距今 7 000~8 500 年),裴安平认为稻作起源于长江中下游。对彭头山河姆渡文化的古气候、古植物、古地理等研究表明,新石器中后期长江中下游的温度比现在要高 2~3℃,即与现在的华南气候相似,说明当时有可能存在普通野生稻。1991 年 Sato 等经扫描电镜观察认为,河姆渡古稻谷中有普通野生稻,而江西省东乡县普通野生稻的发现则为栽培稻起源于长江中下游提供了祖先种的有力证据。此外,江苏省连云港市有野生的稻稻,安徽省巢湖有野生的浮稻都有利于此说。因此,20 世纪 80 年代中后期以来支持长江中下游起源说的国内外学者呈明显增多趋势。

1.1.4 长江中游-淮河上游说 王象坤等(1998)在总结前人工作的基础上提出稻作起源地必须同时具备 4 个条件,而在我国目前出土的 100 多处新石器时代的稻作遗址中,同时具备上述 4 个条件的只有彭头山和贾湖两遗址。这两地地域相连(相距约 400 km),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。通过比较研究认为,长江中游与淮河上游可能是同一历史阶段发生并发展的中国栽培稻的最初发祥地(图 1-1),主要依据为:

(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,而且其中皆含有少量的野生稻(图 1-2,表 1-1),均为以稻作为主的农业经济形态,且采集和渔猎都占有较大的比重,表明其稻作的原始性与过渡性。

(2)出土的大量古人类群体都已进入定居生活,并具有相似的聚落布局、居住方式、墓葬习俗(二次葬占一定比例)及陶器制作工艺。

(3)贾湖与彭头山两遗址距今 7 000~8 500 年前后的古气候与环境虽有某些差别,但其共同特点是两遗址的初始年限(距今 8 500 年左右),当时的气候都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(远不

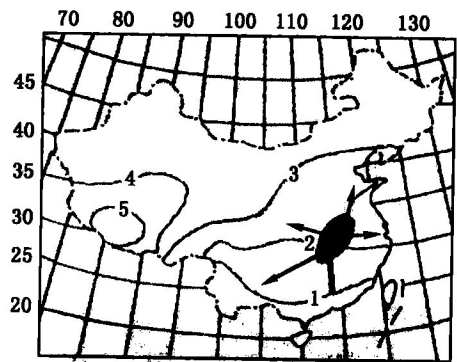


图 1-1 长江中游-淮河上游
稻作起源中心示意图

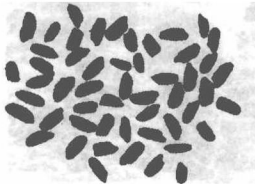


图 1-2 河南舞阳县贾湖
出土的炭化稻

如华南地区丰富),从而严峻地感受到寒冷的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道路,从而成为中国栽培稻的最初发源地。

表 1-1 贾湖遗址各期炭化稻米粒形分布

文化层 分 期	年代 (BP)	炭化米长/宽比 ⁽²⁾ L/W								共计
		<2.3		2.31~2.5		2.51~3.5		>3.5		
		a ⁽¹⁾	b	a	b	a	b	a	b	
Ⅲ	7825—7450	40	36.0	35	31.5	21	18.9	15	13.5	111
Ⅱ	8090—7825	5	7.1	11	15.7	44	52.9	10	13.5	70
I	8285—8090	1	6.3	3	18.6	8	50.0	4	25.0	16
总计		46	23.4	49	24.9	73	37.0	29	14.7	197

注:(1)a,粒数;b,占百分率。

(2)<2.3 为粳型;2.31~2.5 为籼粳中间型;2.51~3.5 为籼型(3.0~3.5 中含部分不典型的野生稻型);>3.5 为典型的野生稻型。

中国是否会存在几个稻作起源中心? 杂交亲和性试验、同工酶分析比较、稻作语言地理与历史以及农史等研究表明,中国栽培稻的原生起源中心可能是一个。根据王象坤等初步研究,中国与印度可能是两个独立的起源与演化的稻作系统。

1.2 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——普通野生稻相比都发生了显著变异,根据其粒形的长、宽、长宽比、硅酸体及谷粒外稃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,但又具有与现代栽培稻明显不同的一些特点,如它们不仅谷(米)明显比现代栽培稻小(图 1-3),而且籼粳分化不太明显或不彻底并带有某些野生稻特征,如贾湖古稻的炭化米,其长宽比主要偏籼,其硅酸体主要偏粳,河姆渡古稻多数粒长偏籼,谷粒稃面双峰乳突偏粳(图 1-4)。它们是人类驯化野生稻并使之发生了显著倾向于现代栽培稻变异的初期栽培稻,故称之为“原始栽培稻”,它们有些类似于古猿演化为现代人之间的中间类型,因此应该像“北京猿人”、“爪哇猿人”那样命名为“彭头山古稻”、“贾湖古稻”、“河姆渡古稻”。

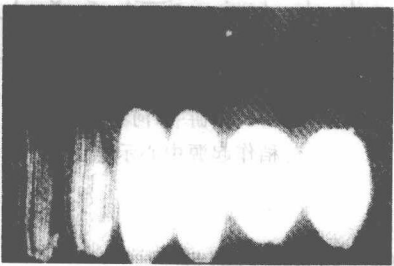


图 1-3 贾湖炭化稻米与现代稻米比较

A1. 偏粳炭化米;A2. 现代稻米;B1. 偏籼炭化米;B2. 现代籼米;C1. 偏野生炭化米;C2. 现代野生稻米

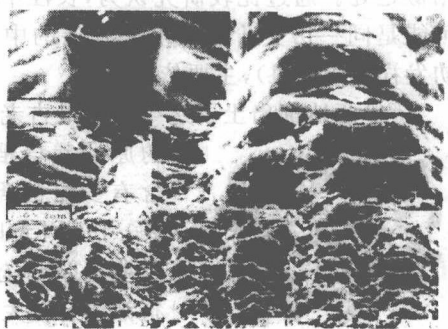


图 1-4 河姆渡出土稻谷外稃的双峰乳突(张文绪等,1996)

A. 马尾籼(籼稻);B. 白壳稻(粳稻);1-A,2-A. 河姆渡出土稻谷 1 号;3-A,1-B. 河姆渡出土稻谷 2 号;2-B,3-B. 河姆渡出土稻谷 3 号

根据彭头山、贾湖、河姆渡、龙虬庄几处遗址不同文化层古稻粒形的比较研究以及 100 多处新石器时代稻谷遗存分析,中国栽培稻在距今 8 000 年前,首先在长江中游与淮河上游被人类驯化成功,在距今 6 000~7 000 年扩展到长江下游与淮河中下游,但在最初 2 000 多年期间原始栽培稻谷粒的长宽变化不明显,而在距今 5 000~6 000 年期间,谷粒较前显著变长、变宽、变厚而大粒化,表 1-2 说明这一时期人类的选择压力明显加大。

表 1-2 龙虬庄遗址各文化层中炭化稻米的粒形特征值

层 位		4	6	7	8
检测数		118	48	65	14
粒长	平均数 $X(mm)$	5.08	4.58	4.72	4.84
	标准差 $S.D$	0.69	0.51	0.56	0.47
	变异系数 $C.V.(%)$	11.87	11.13	11.90	9.65
粒宽	平均数 $X(mm)$	2.57	2.28	2.32	2.24
	标准差 $S.D$	0.45	0.30	0.31	0.23
	变异系数 $C.V.(%)$	17.86	13.09	13.61	10.17
粒厚	平均数 $X(mm)$	1.78	1.65	1.69	1.65
	标准差 $S.D$	0.41	0.29	0.23	0.21
	变异系数 $C.V.(%)$	23.03	17.64	13.67	12.74

1.3 中国稻种资源的遗传多样性中心

根据 700 多份国内不同地区稻种的 9 个多态性同工酶基因位点的遗传多样性分析,云南、长江-淮河流域及华南为我国稻种资源的 3 个遗传多样性中心(图 1-5),而起源中心位于长江中游与淮河上游表明,遗传多样性中心并不一定是起源中心。

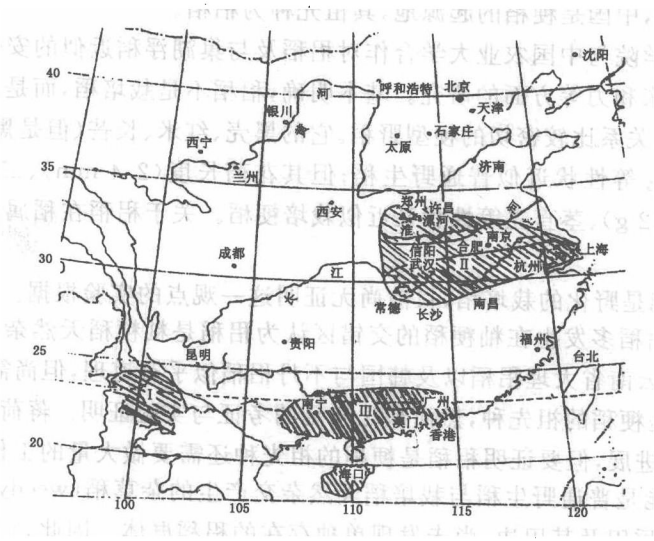


图 1-5 中国栽培稻 3 个遗传多样性中心

I. 云南; II. 长江中下游-淮河上游; III. 华南