

中国栽培稻的起源与演化

张艳红^{1,2}, 赖旭龙^{1,3*}

(1. 中国地质大学, 生物地质与环境地质教育部重点实验室, 武汉 430074; 2. 中国地质大学环境学院, 武汉 430074;

3. 中国地质大学地球科学学院, 武汉 430074)

摘要: 中国栽培稻起源地主要有 4 种假说: 华南起源说、云南起源说、长江中下游说和长江中游-淮河上游说。对其进行了简要概括, 并进行评述: 目前没有一种假说能完全符合水稻起源的 4 个条件, 此外有些学者提出水稻的多起源中心; 从分子生物学角度综述了栽培稻籼粳分化研究进展, 主要有两个起源说: 一源论和二次(或多次)起源论, 大量研究支持籼稻和粳稻多起源论; 从古 DNA、水稻落粒性与驯化、植硅石等方面探讨栽培稻起源演化的研究方法。旨在能为水稻的起源演化研究提供有价值的参考。

关键词: 中国栽培稻; 起源; 籼稻; 粳稻

中图分类号: Q941; S511

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2007)06-0624-07

Origin and Evolution of the Chinese Cultivated Rice

ZHANG Yan-Hong^{1,2}, LAI Xu-Long^{1,3*}

(1. Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology of Ministry of Education, China University of Geoscience, Wuhan 430074, China;

2. School of Environment Studies, China University of Geoscience, Wuhan 430074, China; 3. Faculty of Earth

Sciences, China University of Geoscience, Wuhan 430074, China)

Abstract: Four main hypotheses for the origin of Chinese cultivated rice are summarized and discussed in present paper. There are South China origin, Yunnan origin, middle and lower Yangtze River area origin and middle Yangtze River and upper Huai River area origin, respectively. At present, no hypothesis completely accords with the four conditions as the rice origin region. Some scholars also suggest the multi-regional origin of the cultivated rice; The recent progresses in the study of differentiation of *Indica* and *Japonica* are illustrated in view of molecular biology. The single domestication and the double domestication hypotheses are outlined and the latter hypothesis is accepted widely; Some approaches including ancient DNA, the relationship between shattering and domestication, morphological analysis of phytoliths are introduced for the further research of origin and evolution of rice.

Key words: China cultivated rice; Origin; *Indica*; *Japonica*

稻属隶属于禾本科稻族, 稻属含有多少个种, 学术界一直有不同意见。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。其中遍及全球的普通栽培稻, 即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, 它们是稻属内仅有的两个栽培稻种。

亚洲栽培稻起源于中国还是印度或者东南亚的越南、缅甸、泰国、印尼等国是已经争论了一个多世纪的理论问题。20 世纪 40 年代中国的周拾禄^[1]与丁颖^[2]根据研究提出中国起源说。但到 90 年代初中国作为亚洲栽培稻起源之一的地位才在国际上初

步确立^[3]。然而, 中国地域辽阔, 栽培稻具体起源何处尚未定论。籼稻和粳稻是亚洲栽培稻最主要的两个亚种, 而水稻的籼粳分化是发生在驯化前还是驯化后也不清楚。

水稻的起源演化研究是半个世纪以来尚未解决的重要理论问题, 但对于该问题的研究在高产栽培技术、水稻育种等方面具有重要的指导意义。

1 中国栽培稻起源地研究

1.1 起源地假说

中国栽培稻的起源地研究是很复杂的问题, 在生物学、地理学、考古学、古气候学、历史学等学科研

收稿日期: 2007-04-17, 修回日期: 2007-07-05。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40672006)。

作者简介: 张艳红(1982-), 女, 山西忻州人, 硕士, 从事分子古生物学研究。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: xllai@cug.edu.cn)。

究者的合作与努力下,目前中国栽培稻的起源地主要有以下4种学说。

(1) 华南起源说 丁颖^[2,4]提出栽培稻起源于华南地区。华南稻作起源说根据古籍记载、植物学上的野生种自然繁殖区域、栽培稻种类型的地理分布及其演变过程、各民族语言文字以及栽培稻各类型的生长发育特性与华南的高温和华南现存野生稻特性的关系等方面,认为各类型的栽培稻均来源于华南地区的普通野生种^[5]。有不少学者赞同这一观点,如俞履圻^[6]、童恩正^[7]、李润权^[8]、吴粲妙^[9]、裴安平^[10]等。

(2) 云南起源说 柳子明^[11]根据在西江流域和云贵高原发现野生稻的事实、云贵高原的地理条件和气象条件、云贵高原蕴藏的非常丰富的植物资源等条件,认为稻种的起源地可能是云贵高原。游修龄^[12]、李昆声^[13]持同样的观点。

(3) 长江中下游说 主张此起源说的有闵宗殿^[14]。他根据河姆渡等遗址的考古发现,认为中国栽培稻起源于长江下游。支持这一学说的有严文明^[15,16]、杨式挺^[17]、顾海滨^[18]。

(4) 长江中游—淮河上游说 张居中^[19]在综合研究确定栽培稻起源地的4个前提条件与淮河流域稻作遗存资料后,提出这样一种可能,即整个黄河以南地区,包括淮河、长江和珠江流域,是一个大的稻作农业起源地,即南中国水稻起源中心说。支持者有王象坤^[20]。

1.2 起源地的争鸣

以上四种学说都是在适合水稻生长的中国长江流域及其以南地区来寻找中国稻作的发源地。张文绪^[21]认为作为栽培水稻的起源地必须具备4个条件,其中两个为基本要素,即普通野生稻的存在和最原始古栽培稻的发现,二者缺一不可。另外还要具备两个外在条件,即适于水稻生长发育的自然生态环境和人类的稻米文化证据。

华南说从古代气候学和稻作文化的角度分析其成为栽培稻起源地的可能性,特别是近年来在江西万年仙人洞、接近于广西的湖南道县玉蟾岩以及广东英德牛栏洞都发现了距今1万年左右的栽培稻谷遗存(稻谷及水稻植硅石),就使得“华南说”更加具有说服力,重新引起人们的重视。

云南起源说根据云贵(特别是云南)的地理位置、自然条件以及丰富的野生稻资源来论证,但缺乏考古学上的证据。迄今为止,该假说只能停留在生物学上的推论。虽然在分子水平有研究证明普通野

生稻的起源为两广地区^[22],而我国学者对栽培稻的遗传多样性研究大多是以云南为中心而进行,但并未证明云南是遗传多样性中心。此外,云南的野生稻主要是疣粒野生稻和药用野生稻,作为栽培稻直接祖本的普通野生稻仅仅在靠南边的个别地点才有发现,因此云南不是普通野生稻分布的中心。近年来,通过农学家的研究,还发现云南的野生稻和内陆的野生稻遗传基因有些区别,云南的野生稻偏向粳型,内陆的野生稻偏向粳型,与当地的栽培稻的基因更为接近,因而云南的野生稻不大可能是长江流域栽培稻的直接祖本。因此,就是从生物学的角度来看,“云南说”的根据也并非是很充足的。

长江中下游说主要是根据河姆渡遗址发现的、当年是年代最早的大量稻谷遗存而立论,我国发现的稻作遗址大部分在长江中下游,且出土的炭化米形态变化大,有多多样性,如彭头山、玉蟾岩、仙人洞以及淮河流域的贾湖等遗址发现的稻谷遗存。特别是20世纪90年代,在湖南道县玉蟾岩遗址出土了4粒水稻谷壳,经鉴定是12000年前以上的古栽培稻谷粒,2004年又在这里发现了5粒已经炭化了的古稻谷,其中一粒被证明是12000年前的古栽培稻,2000年发现的浙江浦江上山遗址中的古稻谷遗物距今也有万年左右。如果只根据考古发现的早晚来推论稻作起源地,目前“长江中下游说”的根据似乎最充分,但仍然无法成为定论。

遗传多样性是起源中心的一个重要特征,汤圣祥等^[23]对中国的4408份地方材料进行了12个同工酶的基因位点分析,从同工酶等位基因的分析结果看,西南稻区,尤其是云南稻区,应该是一个遗传多样性中心,推测是中国水稻品种与东南亚品种在云南稻区交汇,并在特定复杂生态条件作用下的结果。此外,研究结果还再度证实长江中下游是我国的稻种遗传多样性中心之一。然而黄燕红等^[24]选用分布于中国各稻作区的古老地方品种,采用多种多态性等位酶基因位点对中国栽培稻4个起源学说的地点进行遗传多样性中心的研究,中国栽培稻有云南、淮河上游-长江中下游、华南3个遗传多样性中心。结合考古学资料及前人的工作,认为云南不是中国栽培稻的起源中心,而可能是中国起源中心衍生的一个次生中心并受到南亚中心的强烈影响,长江中游-淮河上游还可能是起源中心。

总之,中国稻作起源于何处,目前还难以得出统一的结论,而且,一时也不可能有定论。长期以来,起源地都是限定在一个狭小的范围,而长江中游—

淮河上游说将整个黄河以南地区都视为起源地,扩大了稻作起源中心的范围。在这个范围内,只要符合稻作起源的几个条件,任何一个地方都有可能独立的或在周围部族的影响下开始进行水稻的栽培^[19],这是较新的一种假说,需要更多的证据。此外,起源地假说有从一源论向多源论发展的趋势。张文绪^[21]根据当前考古成果,野生稻的自然分布,古栽培稻的时位特征异象,以及古气候的变迁等提出中国栽培水稻起源地与繁荣栽培地的异时异地假说。另外,张德慈^[25]提出的稻作起源圈则概括了上述范围,而未指明确切的地点,暗示了稻的分散起源。再者,张锴生^[26]认为稻作可能在华南北部诞生,中国稻作农业起源的中心首先是长江中游,长江下游和淮河也可能是另外的两个中心。一般认为,栽培稻在中国、印度和东南亚是独立驯化的,中国稻作多起源论应是受到这种观点的影响而提出的。中国稻作多起源说的基本理由是:中国各地自然条件差异较大,新石器时代普通野生稻分布范围很广,栽培稻类型不同等。由此可见水稻的起源地仍然需要进一步研究。

2 籼稻和粳稻的分化

籼稻和粳稻是普通栽培稻分化最深刻和最主要的两个方向,因此籼粳分化是水稻起源研究的一个重要方面。关于籼粳稻的起源主要有两种假说。

2.1 籼粳稻一源论

一源论认为水稻2个亚种(粳稻和籼稻)的差异在野生稻中并不存在,是在人工驯化过程中逐步分化的,或者是籼稻由其祖先种驯化而来,而粳稻则是由籼稻分化出的一种适应高海拔高纬度地区的栽培类型^[27-29]。Sano和Morishima^[30]为了评估亚洲栽培稻多样性中籼稻和粳稻的分化,根据区分粳稻和籼稻的4个主要特征和6个同工酶位点分析了南亚几个国家的栽培稻,并与亚洲其他地方的栽培稻进行比对,表明高山栽培稻有很大的多样性,但是却没有明显的籼粳稻的分化。庄杰云等^[31]用分布于10条染色体的20个DNA探针检测了14份亚洲普通野生稻和19份亚洲栽培稻的RFLP,表明现代亚洲普通野生稻、籼稻与粳稻三者之间的遗传距离基本一致,从而认为籼粳稻是几乎同时从古老野生稻分化而来的。另外,所有普通野生稻材料在籼粳分化方向基本都属于中间类型。同样的,王象坤^[32]总结多年来的研究认为,尽管中国普通野生稻在同工酶上已发生了籼粳分化,但这种分化与栽培稻的籼

粳分化相比是非常微小和初步的。另外,蔡星星等^[33]采用45对碱基的插入/缺失引物对来自亚洲10个国家的49份籼稻、43份粳稻品种和24份野生稻进行了检验,结果表明,籼稻与粳稻存在明显的遗传分化;含AA基因组的野生稻物种与籼稻品种存在较近的亲缘关系;非AA基因组的野生稻物种不存在明显的籼粳分化。这一结果很好地支持了籼稻是由含AA基因组的野生稻(普通野生稻)直接驯化而形成,而粳稻可能是由籼稻经人工筛选和适应不同生态环境分化出来的假说。再者,Zhu等^[34]研究表明,栽培稻的遗传多样性比野生稻低很多,籼稻保持了野生稻20%的遗传多样性,粳稻保持了野生稻10%的遗传多样性,而且表明一年生野生稻和多年生野生稻有很近的遗传关系和模糊的分类界限而支持把它们看成一个种中的两个生态类型。

2.2 籼粳稻多次(或二次)起源论

多起源论则认为水稻2个亚种各自独立起源于普通野生稻的不同群体,因为它们有明显的分化,而且它们分别与不同的野生稻有近的同源^[35-39]。近10多年来分子生物学证据的广泛利用为探讨栽培稻起源提供了重要手段,多次(或二次)起源说得到越来越多证据的支持。

2.2.1 籼粳是否是独立驯化而来

籼粳稻多起源涉及的第一个问题就是籼粳是否是独立驯化而来。Vitte等^[40]根据籼稻‘93-11’和粳稻‘日本晴’的全基因组序列,比较了它们的反转录转座子110 LTR的转座历史,用分子钟方法,估算出这两种基因组至少在20万年前分歧,而作物的驯化时间是大约1万年前的新石器晚期,另外,对籼稻和粳稻的插入多态性研究表明,它们是亚洲两种不同的进化路线。同样地Zhu和Ge^[41]根据含AA基因组的37种栽培稻和27种野生稻的核基因和MITE插入子重建了系统发育树,不同染色体上的4个核基因的单拷贝基因的内含子序列被测定并构建系统发育树,籼稻和粳稻分别聚为一类暗示了它们的多源起源演化,根据分子钟理论AA基因组大约在200万年分歧,两个亚种籼稻和粳稻在40万年前分歧。根据这些时间推算,两亚种是独立驯化的。

2.2.2 籼稻和粳稻是从哪里驯化的

目前主要有三种不同看法:①认为籼稻起源于印度,而粳稻起源于中国南部,Yi等^[42]用随机引物PCR扩增方法对来自不同地区的野生稻和栽培稻构建进化树研究表明,粳稻和籼稻分别与野生稻的遗传距离较近,且粳稻和中国野生稻遗传距离近而

籼稻和印度野生稻遗传距离近,即籼稻和粳稻在栽培稻之前分化。同样的,Londo 等^[43]用谱系地理学方法研究了一个叶绿体基因和一个核基因序列,结果表明印度和中印交界是野生稻多样性的中心,研究还表明栽培稻至少被驯化了两次,而且是从不同的野生稻驯化为栽培稻的两个主要亚种,根据地理分析,籼稻是在喜马拉雅山脉以南驯化而来,而粳稻是在中国南部从野生稻驯化而来。②认为籼稻起源于印度,而粳稻起源于中国及东南亚。早在 1989 年,张尧忠等^[44]根据酯酶谱变异估计值的分析,认为籼稻的起源与分化中心主要为印度,粳稻的起源与分化中心主要为云南及东南亚。③认为籼稻起源于中国和南亚,而粳稻起源于中国。孙传清等^[45]研究了普通野生稻核 DNA 的籼粳分化,来自亚洲 10 个国家 122 份普通野生稻和亚洲 11 个国家的 76 份栽培稻用于 RFLP 分析,结果表明不论是在中国的普通野生稻还是南亚、东南亚的普通野生稻中,既有与栽培稻亲缘关系较远的,也有与栽培稻亲缘关系较近的,也就是说籼稻和粳稻能与普通野生稻区分开来,另外中国的普通野生稻与南亚、东南亚的普通野生稻是两个明显不同的类群,他们都有各自的原始普通野生稻群,中国普通野生稻偏粳,只有广西、广东普通野生稻偏籼,但他们较印度等南亚的普通野生稻与籼稻的关系相对较远,而印度等南亚、东南亚的普通野生稻与籼亲缘关系相对较近,所以从核遗传分化来看中国和南亚(以印度为中心)是栽培稻起源演化的两个原始中心,粳稻起源于中国,籼稻起源于中国和南亚,且普通野生稻叶绿体也有籼粳分化。Li^[46]对 511 份来自世界各地的水稻材料的同工酶分析支持上述观点。

不管这三种观点哪种是正确的,从目前的大量生物学上的研究来看,籼粳的两起源说得到越来越多的证据支持,似乎更值得认可。

2.3 中国水稻的籼粳分化

根据中国科学院北京基因组研究所 2005 年发表的水稻全基因组“精细图”研究结果^[47],两个水稻亚种在基因上差异很小。李亚莉等^[48]利用经测验可区分籼粳品种的 19 对 SSR 特异引物,对来自云南元江普通野生稻自然居群的 56 个个体进行了 SSR 分析,表明云南元江普通野生稻主体比较纯而原始,但已开始了籼粳的分化。刘克德等^[49]拷贝探针针对采自云南 5 个稻作区的地方品种的总 DNA 进行了 RFLP 分析,表明云南的栽培稻具有高水平的遗传变异,其中粳稻的遗传变异高于籼稻;而 Zhang

等^[50] RFLP 研究却表明籼稻的遗传多样性大于粳稻。孙传清等^[51]对中国普通野生稻进行了 RAPD 分析,结果表明多数中国普通野生稻偏粳,但也存在偏籼的普通野生稻。另外,黄燕红等^[52]对普通野生稻的 12 个等位酶位点分析认为,中国普通野生稻是偏粳型,中国粳稻基因多样性大于中国籼稻。

3 对中国栽培稻起源研究方法的探讨

水稻起源演化的研究方法有很多,比如分子生物学方面的同工酶分析、REPL 分析、RAPD 分析,考古学中的粒形判别法,稻作文化研究,古气象学,生态学的研究等。在此,仅从古 DNA 研究、水稻脱粒性状、植硅石研究等几个方面进行探讨。

3.1 古 DNA 研究技术在水稻起源演化研究中的应用前景

虽然近几年来,随着水稻基因组的测序,对于栽培稻起源问题有了更进一步的认识^[53],但是只专注于对现代水稻材料的研究会导致我们缺乏对农作物起源的系统认识。在中国许多地方都发现了炭化稻遗存,但对其分析研究多限于用传统的形态、大小、表面结构及年代测定来追寻起源演化轨迹,由于材料保存的不完整性,导致这些方法的应用受到很大的局限。而古 DNA 分子却不受这些限制,并且载有重要的生物遗传信息和物种特征信息,从而为我们研究稻作起源和传播途径提供了新的有效工具。

古 DNA 是指从地下埋藏的、或以其它形式保存下来的石化、半石化和干化生物学材料中提取的遗传物质——脱氧核糖核酸,作为遗传信息的载体保存有生物遗传变异和生长发育的全部信息。所谓古 DNA 技术就是采用分子生物学方法提取出蕴藏在古生物遗骸之中的 DNA 片段,接下来进一步扩增、测序,最后对结果进行分析研究,通过与现代生物相应的 DNA 比较,不但可以从序列上确定古代材料的系统位置,有效地补充利用现代 DNA 建立起来的谱系,还能用所得到的古 DNA 信息来鉴别和确定祖先性状,从而提高谱系的精度,同时古 DNA 信息还可以为研究动植物的起源及进化提供直接和极有价值的分子资料。它不仅是对形态学的必要补充,而且为进化和系统学家提供从形态学中难以获得的生物演化式样和机理方面的信息^[54]。古 DNA 的研究历史至今虽然只有二十几年,但它的重要性在许多研究领域,特别是在家养动物和栽培植物的起源研究方面日益明显,目前,古 DNA 研究已成为探索历史时期生物系统的分类、演化和谱系发生的重要学科

前沿。

研究古 DNA 可以帮助我们了解古代农业,通过古 DNA 的研究已经对解释小麦和玉米的栽培历史和起源起着重要的推动作用,英国曼彻斯特大学科技学院的 Brown 等^[55]一直从事古代农业发展的研究,他们对小麦的研究表明,小麦在驯化过程中涉及到3种不同的染色体倍数以及类群,在其栽培历史的前8000年中基因表现出很高的多样性,但在最近1500年中,小麦基因已经有很大部分遗失,逐步地形成一个种,大约在100多年前这个种的基因库基本稳定下来。通过对小麦驯化过程的分析,他们希望能够从中了解早期农业社会的发展以及人类利用植物思路的变化。Goloubinoff 等^[56]从4700年的古代玉米样品中获得乙醇脱氢酶2基因(*ADH2*)的部分片段,并与现代玉米相关基因片段进行比较,发现两者的多样性相当,相关数据表明玉米基因有几百万年的历史,而且玉米是从几种野生种驯化而来的。而在栽培历史中,玉米的遗传多样性都有很大部分遗失,可能主要是由于人工选择作用的影响^[57,58]。

亚洲栽培稻中籼粳两亚种的起源一直存在争议,而凭现行的一些遗传学、分子遗传学和形态学等方法很难有大的突破。最近几年农学研究工作通过分析遗址中出土的炭化米和稻叶片中残留的古 DNA,获得了一些新的认识。但生物死亡后,由于水解和氧化的作用,DNA 大量的降解,使得古代样本中只含有少量高度片段化的 DNA,大小一般仅约50~500 bp 大小,并且遭受了严重损伤和降解,另外在实验操作过程中,由于采用了极为灵敏的 PCR (聚合酶链式反应) 技术来扩增古代样品中微量的 DNA 片段,如果在实验操作过程中稍有不慎,极易受到污染,实践证明上述因素会降低古 DNA 的提取成功率,从而大大地增加了古 DNA 研究的难度。所以对栽培稻古 DNA 的研究在世界上只有日本科学家在此方面做过一些初步的研究工作。如距今7000年以前的浙江余姚河姆渡遗址、江苏高邮龙虬遗址出土的炭化稻中具有长粒型和短圆型两种粒型,根据籼稻粒型长而窄、粳稻粒型短而圆的特征来看,似乎以上两个遗址均具有两种类型的栽培稻,但佐藤^[59]从炭化稻中提取的古 DNA 分析结果显示,遗址中栽培稻为粳稻类型。日本的栽培稻一直认为是从中国大陆传入的,但通过对绳纹文化时期(9000~2500 B. P.)遗址中出土的炭化米和稻叶的古 DNA 研究结果表明,当时的栽培稻中有热带粳稻,这一结果对认识日本稻作农耕文化起源和发展

可能会产生一定的影响^[60]。动植物在家养和栽培过程中,某些性状经过了严格的人工选择,而像线粒体 DNA 或者叶绿体 DNA 这些细胞器遗传物质,在家养和栽培过程中则不受人工选择影响,通过这些遗传标记的变异的研究则可以帮助我们较准确地推测农作物和家养动物的起源问题。本研究小组最近已经从采自云南的距今3000年左右的炭化稻米中成功提取出古 DNA,以这些 DNA 作为模板,得到部分45S rRNA 基因序列和部分叶绿体 *rbcL* 基因序列,将来除了单独对 *rbcL* 序列和 rDNA 序列分别与水稻核酸序列数据库中已有的相关序列作分析外,通过收集同一地点的不同现有野生稻,提取相关基因序列,结合这些新的基因序列数据甚至形态学等方面的性状构建更大的数据集进行分析,以有说服力的序列长度、结合基因库中已有的同源序列构建系统发育树,探索稻属植物的分子进化以及栽培稻的起源和驯化,可望更好地为水稻的起源演化提供古分子生物学证据。

但与玉米和小麦等作物相比,对稻作物的古 DNA 研究十分缺乏。我国许多地区,如华南、长江中下游和淮河流域发现有新石器时代以来的不同时期(距今2000~10000年)的稻作遗存和炭化稻粒,从年代上考虑,这些都是适于古 DNA 研究的理想材料,总体上,我国目前在此领域的研究处于初始阶段,充分利用我国特有的资源优势,积极开展多方面的合作研究是很有必要的,而古 DNA 分析对进一步研究水稻的起源、演化乃至驯化起源等将提供有价值的分子资料。

3.2 水稻脱粒性状的研究与水稻驯化

从普通野生稻向栽培稻驯化的过程是起源演化研究应该注意的问题^[61]。人类早期农业活动使栽培稻具有人工选择的特点,水稻驯化的一个重要特征就是从种子满地散发的野草变成了能夹住成熟的颗粒直到被收获,也就是不落粒等位基因代替落粒等位基因的过程,这确保了水稻能够集中收割得以储藏。水稻被驯化的分子机理仍然不清楚,从遗传学角度分析作物驯化特别是分析与驯化过程相关联的基因为研究植物演化与进化提供了新思路,如 Li 等^[62]通过对籼稻和一年生野生稻的研究结果,鉴定出3个数量性状位点 *sh3*、*sh4* 和 *sh8*,其中 *sh4* 在野生稻落粒性状中起主要作用。而且推测 *sh4* 在栽培稻中表达水平提高的速度比野生稻中较慢是水稻栽培过程中为更好地控制落粒而对调节区选择的结果,为水稻如何驯化提供了重要基因信息。对不同

栽培稻的 *sh4* 调节区序列的比较,基因表达水平高低以及不同栽培稻的形态差异的比较,应该能更加了解水稻栽培历史中人工选择的遗传学基础。Konishi 等^[63]对中国粳稻 *qSH-1* 基因的单核苷酸多态性分析,推断大约 7000 年左右在水稻驯化过程中应用了水稻的脱粒性质。在稻属中,一般粳稻难脱粒,籼稻居中,野生稻极易落粒,这一性质与落粒性基因有着直接关系。但是目前水稻落粒性所涉及的基因对数以及作用方式还不清楚,而且许多研究者对水稻落粒性进行过研究,但是很少将脱粒性与水稻的起源演化联系起来。水稻是从一年生野生稻还是从多年生野生稻,或者是从两种野生稻驯化而来尚不清楚,对落粒性基因深入研究后,对不同野生稻、栽培稻落粒基因的进化演变过程进行研究,构建系统发育树,必定会在水稻祖先种的确认、栽培稻的籼粳分化、确定驯化次数等方面提供重要信息。

3.3 植硅石分析在籼粳分化中的应用

植硅石分析是古植物学的分支学科。植硅石的分析研究对象是植物的硅化细胞——植硅石,植硅石又称为植物蛋白石,是填充于高等植物细胞组织中的具有各种形态和大小的含水晶质蛋白石矿物颗粒,在植物死亡后可在土壤中保存很长的时间,并且数量很多,在很多遗址中大量发现。植硅石分析尽管在 20 世纪 20 年代就被德国植物学家用于鉴定陶片碎屑中的水稻遗存,但 80 年代才得到较大发展,在研究稻作农业的起源和扩散过程中,如果能够在考古遗址同一层中采集各种样品(如土壤、灰堆、陶器碎片等)进行植硅石分析,其中大量典型的扇形植硅石的存在将证明当时人类已开始种植水稻。当然,要真正鉴定出水稻植硅石的存在,还必须系统地研究来自各地现代水稻的所有品种(包括叶和颖片),详细描述它们的植硅石形态和度量大小。如陈报章等^[64]对河南贾湖遗址发现的水稻植硅石形态分析,鉴定出栽培水稻的存在。Zheng 等^[65]研究了水稻遗址中植硅石和亚种分类性状两者之间数量性状座位的遗传关系,证明利用考古遗址植硅石的形状在亚种水平上对水稻进行分类的可行性。目前植硅石已经成为稻作起源和传播演化研究中的非常有效的工具^[66,67]。就考古发现来说,要探求稻作的起源,仅有稻谷标本还不够,仅靠稻谷标本本身无法了解当时水稻的种植情况,所以植硅石研究是很值得采用的方法。

4 结语

很显然,目前关于水稻起源的种种学说之所以

没有得到一致认可,主要因为目前的各种假说均不能完全符合水稻起源的各种条件,以至于用不同的方法就得到了不同的结论。所以水稻起源的研究应从考古学、年代学、矿物学、古植物学、农学、动物考古学、地质地貌学、植硅石分析、微形态学、语言学、民俗文化等多学科去探讨,加强学科之间的合作。只有得到一致认可的结论,才能最终解决问题。而随着分子生物学的迅猛发展,生物学在解决水稻起源演化问题上一定会发挥重要作用。

参考文献:

- [1] 周拾禄. 中国是稻之起源[J]. 中国稻作, 1948, 5(5): 53-54.
- [2] 丁颖. 中国稻作之起源[J]. 中山大学农学院农艺专刊, 1949, 7: 11-24.
- [3] 王象坤. 中国栽培稻的起源、演化与分类[A]. 见: 应存山编. 中国稻种资源[M]. 北京: 中国农业出版社, 1993. 1-16.
- [4] 丁颖. 中国栽培稻种的起源及其演变[A]. 见: 中国农业科学院编. 稻作科学论文选集[C]. 北京: 农业出版社, 1959. 5-27.
- [5] 丁颖. 中国栽培稻种的起源问题[A]. 见: 丁颖编. 丁颖稻作论文集[C]. 北京: 农业出版社, 1961.
- [6] 俞履圻. 中国栽培稻种的起源[J]. 农业考古, 1982(2): 50-55.
- [7] 童恩正. 略述东南亚及中国南部农业起源的若干问题[J]. 农业考古, 1984(2): 21-30.
- [8] 李润权. 试论我国稻作的起源[J]. 农史研究, 1985(5): 161-169.
- [9] 吴桑妙. 从广西野生稻资源试谈稻种起源[A]. 见: 吴桑妙编. 野生稻资源研究论文选编[C]. 北京: 中国科学技术出版社, 1990. 181-184.
- [10] 裴安平. 彭头山文化的稻作遗存与中国史前稻作农业再论[J]. 农业考古, 1998(1): 193-203.
- [11] 柳子明. 中国栽培稻的起源及其发展[J]. 遗传学报, 1975, 2(1): 23-29.
- [12] 游修龄. 从河姆渡出土稻谷试论栽培稻的起源分化与传播[J]. 作物学报, 1975(5): 1-10.
- [13] 李昆声. 云南在亚洲栽培稻起源研究中的地位[J]. 云南社会科学, 1981(1): 69-72.
- [14] 闵宗殿. 我国栽培稻起源的探讨[J]. 江苏农业科学, 1979(1): 54-58.
- [15] 严文明. 中国稻作农业的起源[J]. 农业考古, 1982(1): 19-83.
- [16] 严文明. 略论中国栽培稻的起源与传播[J]. 北京大学学报(哲学社会科学版), 1989(2): 51-54.
- [17] 杨式挺. 从考古发现试探我国水稻的起源演变及其传播[J]. 农史研究, 1982(2): 64-77.
- [18] 顾海滨. 从水稻遗传学性质论其起源[J]. 湖南考古辑刊, 1999(0): 165-170.
- [19] 张居中, 孔昭宸, 刘长江. 舞阳史前稻作遗存与黄淮地区史前农业[J]. 农业考古, 1994(1): 68-75.
- [20] Wang X K, Sun C Q, Cai H W, Zhang J Z. Origin of Chinese cultivated rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Chinese Sci Bull*, 1999, 44(2): 295-303.
- [21] 张文绪. 中国古稻性状的时位异象与栽培水稻的起源演化轨迹[J]. 农业考古, 2000(1): 23-26.
- [22] 王艳红, 王辉, 高立志. 普通野生稻 (*Oryza rufipogon* Griff.) 的 SSR 遗传多样性研究[J]. 西北植物学报, 2003, 23(10): 1750-1754.
- [23] 汤圣祥, 江云珠, 魏兴华, 李自超, 余汉勇. 中国栽培稻同工酶的遗传多样性[J]. 作物学报, 2002, 28(2): 203-207.
- [24] 黄燕红, 孙新立, 王象坤. 中国栽培稻遗传多样性中心和起源

- 研究[J]. 植物遗传资源学报, 2005, 6(2): 125-129.
- [25] 张德慈. 水稻的起源、进化与演变[J]. 世界科学译刊, 1980(5): 1-3.
- [26] 张镭生. 中国最早的稻作与稻作农业起源中心[J]. 中原文物, 2000(2): 16-21.
- [27] Chang T T. The origin, evolution, cultivation, dissemination, and diversification of Asian and African rice[J]. *Euphytica*, 1976, 25: 435-441.
- [28] Wang Z Y, Second G, Tanksley S D. Polymorphism and phylogenetic relationships among species in the genus *Oryza* as determined by analysis of nuclear RFLPs[J]. *Theor Appl Genet*, 1992, 83: 565-581.
- [29] Lu B R, Zheng K L, Qian H R, Zhuang J Y. Genetic differentiation of wild relatives of rice as referred by the RFLP analysis[J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 106: 101-106.
- [30] Sano R, Morishima H. *Indica-Japonica* differentiation of rice cultivars viewed from variations in key characters and isozymes, with special reference to landraces from the Himalayan hilly areas[J]. *Theor Appl Genet*, 1992, 84: 266-274.
- [31] 庄杰云, 钱蕙荣, 林鸿宣, 陆军, 程式华, 应存山, 罗利军, 朱旭东, 董凤高, 闵绍楷, 孙宗修, 郑康乐. 应用 RFLP 标记研究亚洲栽培稻的起源和分化[J]. 中国水稻科学, 1995, 9(3): 135-140.
- [32] 王象坤, 孙传清主编. 中国栽培稻起源与演化专集[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 1997.
- [33] 蔡星星, 刘晶, 仇吟秋, 赵伟, 宋志平, 卢宝荣. 籼稻‘93-11’和粳稻‘日本晴’DNA 插入缺失差异片段揭示的水稻籼-粳分化[J]. 复旦学报(自然科学版), 2006, 45(3): 309-315.
- [34] Zhu Q H, Zheng X M, Luo J C, Gaut B S, Ge S. Multilocus analysis of nucleotide variation of *Oryza sativa* and its wild relatives: Severe bottleneck during domestication of rice[J]. *Mol Biol Evol*, 2007, 24(3): 875-888.
- [35] Second G. Origin of the genetic diversity of cultivated rice: study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci[J]. *Jpn J Genet*, 1982, 57: 25-57.
- [36] Mochizuki K, Ohtsubo H, Hirano H, Sano Y, Ohtsubo E. Classification and relationships of rice accessions with AA genome by identification of transposable elements at nine loci [J]. *Jpn J Genet*, 1993, 68: 205-217.
- [37] Cheng C Y, Tsuchimoto S, Ohtsubo H, Ohtsubo E. Evolutionary relationships among rice species with AA genome based on SINE insertion analysis[J]. *Genes Genet Syst*, 2002, 77: 323-334.
- [38] Ren F G, Lu B R, Li S Q, Huang J Y, Zhu Y G. A comparative study of genetic relationships among the AA-genome *Oryza* species using RAPD and SSR markers[J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 108: 113-120.
- [39] Yamanaka S, Nakamura I, Nakai H, Sato Y I. Dual origin of the cultivated rice based on molecular markers of newly collected annual and perennial accessions of wild rice species, *Oryza nivara* and *O. rufipogon*[J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2003, 50: 529-538.
- [40] Vitte C, Ishii T, Lamy F, Brar D, Panaud O. Genomic paleontology provides evidence for two distinct origins of Asian rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Mol Genet Genomics*, 2004, 272: 504-511.
- [41] Zhu Q H, Ge S. Phylogenetic relationships among A-genome species of the genus *Oryza* revealed by intron sequences of four nuclear genes[J]. *New Phytologist*, 2005, 167: 249-265.
- [42] Yi Q M, Deng W G, Xia Z P, Pang H H. Polymorphism and genetic relatedness among wild and cultivated rice species determined by AP-PCR analysis[J]. *Hereditas*, 1995, 122: 135-141.
- [43] Londo J P, Chiang Y C, Hung K H, Chiang T Y, Schaal B A. Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*, reveals multiple independent domestications of cultivated rice, *Oryza sativa* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(25): 9578-9583.
- [44] 张尧忠. 从酯酶同工酶看亚洲稻的地理起源及亚种演化[J]. 西南农业学报, 1989, 2(4): 1-6.
- [45] 孙传清, 王象坤, 李自超. 从普通野生稻 DNA 的籼粳分化看亚洲栽培稻的起源和演化[J]. 农业考古, 1998(1): 21-29.
- [46] Li Z. Geographic distribution and multilocus organization of isozyme variation of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 101: 379-387.
- [47] International Rice Genome Sequencing Project. The map-based sequence of the rice genome[J]. *Science*, 2005, 436: 793-800.
- [48] 李亚莉, 杨晓曦, 赵丰萍, 许明辉. 南元江普通野生稻 (*Oryza rufipogon*) 群体籼粳分化的 SSR 分析[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(2): 137-140.
- [49] 刘克德, 张启发, 张端品, 谢岳峰. 云南地方稻种的遗传变异和籼粳分化[J]. 植物学报, 1995, 37(9): 718-724.
- [50] Zhang Q F, Saghai Maroof M A, Lu T A, Shen B Z. Genetic diversity and differentiation of *indica* and *japonica* rice detected by RFLP analysis[J]. *Theor Appl Genet*, 1992, 83: 495-499.
- [51] 孙传清, 毛龙, 王振山, 朱立煌, 王象坤. 中国普通野生稻和栽培稻基因组的随机扩增多态性 DNA (RAPD) 初步分析[J]. 中国水稻科学, 1995, 9(1): 1-6.
- [52] 黄燕红, 才宏伟, 王象坤. 亚洲栽培稻分散起源的研究[J]. 植物遗传资源学报, 2003, 4(3): 185-190.
- [53] Goff S A, Ricke D, Lan T H, et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*) [J]. *Science*, 2002, 296: 92-100.
- [54] 俞国琴, 郑云飞, 石春海, 葛颂. 古 DNA 及其在生物系统与进化研究中的应用[J]. 植物学通报, 2005, 22(3): 267-275.
- [55] Brown T, Allaby R, Brown K. Biomolecular archaeology of wheat: past, present and future[J]. *World Archaeology*, 1994, 25: 64-73.
- [56] Golubinioff P, Pääbo S, Wilson A C. Evolution of maize inferred from sequence diversity of an *adh2* gene segment from archaeological specimens[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, 90: 1997-2001.
- [57] Wang R L, Stec A, Hey J, Lukens L, Doebley J. The limits of selection during maize domestication [J]. *Nature*, 1999, 398: 236-239.
- [58] Whitt S R, Wilson L M, Tenailon M I, Gaut B S, Buckler E S. Genetic diversity and selection in the maize starch pathway[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 12959-12962.
- [59] 佐藤洋一郎. 青森县三内丸山遗址, および遺跡出土の熱帯 *japonica* 品種の炭化米および薹状遺物 [A]. 日本文化財科学会第15回大会研究発表要旨集 [C]. 东京: 国土社, 1998. 60-61.
- [60] 佐藤洋一郎. DNA 分析法 [A]. 见: 平尾良光·山岸良二编. 文化財を語る科学の眼 [M]. 东京: 国土社, 1998. 1: 38-44.
- [61] 刘志一. 关于野生稻向栽培稻进化过程中驯化方式的思考[J]. 农业考古, 2001(1): 122-128.
- [62] Li C B, Zhou A L, Sang T. Rice domestication by reducing shattering[J]. *Science*, 2006, 311: 1936-1939.
- [63] Konishi S, Izawa T, Lin S Y, Ebana K, Fukuta Y, Sasaki T, Yan M. An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication[J]. *Science*, 2006, 312: 1392-1396.
- [64] 陈报章. 植硅石分析与栽培稻起源研究[J]. 作物学报, 1997, 23(1): 114-118.
- [65] Zheng Y, Dong Y, Matsui A, Udatu T, Fujiwara H. Molecular genetic basis of determining subspecies of ancient rice using the shape of phytoliths[J]. *J Archaeol Sci*, 2003, 30: 1215-1221.
- [66] 吕厚远, 吴乃琴, 王永吉. 水稻扇形硅酸体的鉴定及在考古学中的应用[J]. 考古, 1996(4): 82-86.
- [67] Lu H, Liu Z, Wu N, Berne S, Saito Y, Liu B, Wang L. Rice domestication and climatic change: phytolith evidence from East China [J]. *Boreas*, 2002, 31: 378-385.