

基于叶绿体基因多样性的中国水稻起源进化研究

王荣升, 魏 鑫, 曹立荣, 乔卫华, 张万霞, 杨庆文

(中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要:选择原产中国的 98 份亚洲栽培稻和 125 份普通野生稻为材料, 对叶绿体中 *atpA* 序列、*rps16* 内含子序列、*trnP-rpl33* 间隔区、*trnG-trnfM* 序列、*trnT-trnL* 间隔区序列的 5 段高突变序列进行测序, 利用生物信息学方法进行比对分析, 绘制 Network 网络图, 构建系统发育树。结果表明, 普通野生稻的 Indel 和 SNP 数目均比亚洲栽培稻多, 序列多样性丰富; 基于单倍型的 Network 网络图和系统发育树可将所有参试材料归为 3 个类群, 类群 I 主要为粳稻与普通野生稻, 类群 II 主要为籼稻, 类群 III 主要为普通野生稻, 而类群 II 和类群 III 亲缘关系较近, 提示粳、籼两个亚种可能由偏粳、偏籼的普通野生稻分别进化而来, 支持二次起源学说; 所有与亚洲栽培稻亲缘关系较近的普通野生稻均来源于华南地区, 支持华南地区为我国亚洲栽培稻起源中心的论点。

关键词:水稻; 叶绿体; 基因多样性; 起源; 籼粳分化

Origin and Evolution of Cultivated Rice (*O. sativa* L.) in China Based on Gene Diversity of Chloroplast Genome

WANG Rong-sheng, WEI Xin, CAO Li-rong, QIAO Wei-hua, ZHANG Wan-xia, YANG Qing-wen

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: To study the origin and evolution of Asian cultivated rice (*Oryza sativa* L.), 98 accessions of Asian cultivated rice and 125 accessions of common wild rice (*Oryza rufipogon*) were selected for sequencing analysis. Through sequencing the *atpA* gene, *rps16* intron, *trnP-rpl33* inter spacer, *trnG-trnfM* inter spacer and *trnT-trnL* inter spacer in chloroplast genome in rice, the haplotype network and phylogenetic tree were made with bio-information software. The results showed that common wild rice had more Indels and SNPs compared with the Asian cultivated rice. Both the haplotype network and phylogenetic tree divided all test materials into three groups. Group I consisted by accessions from the Japonica subspecies and the common wild rice, Group II included mainly accessions of Indica subspecies, while Group III were as the accessions of the common wild rice. Importantly, Group II and Group III had a close relationship, which indicated that the Japonica and Indica Subspecies were originated from Japonica-like and Indica-like common wild rice separately, supporting the Double Domestication Hypotheses of Asia cultivated rice. All the materials of common wild rice with a close relationship to Asian cultivated rice were identified to be collected from South China, implicating South China might be the origin center of Asian cultivated rice.

Key words: Rice; Chloroplast; Gene diversity; Origin; Indica-japonica differentiation

作为亚洲栽培稻(*Oryza sativa* L.)起源地之一的中国, 广泛分布着被认为是亚洲栽培稻祖先种的普通野生稻(*Oryza rufipogon*)。我国先后从国内 7 个省收集整理并登记注册了 3733 份普通野生稻材料, 地理

分布为 100°40' ~ 117°08'E, 18°09' ~ 28°14'N。我国广泛分布的普通野生稻的遗传多样性异常丰富, 研究人员通过各种研究方法研究了其多样性^[1-4]。

随着测序技术的发展, 一些研究者转向通过基

收稿日期: 2011-05-03 修回日期: 2011-06-07

基金项目: 农业部财政专项“农业野生植物保护与可持续利用”; 转基因重大专项“转基因水稻环境安全评价”(2008ZX08011-001)

作者简介: 王荣升, 在读硕士。研究方向: 野生稻保护生物学。E-mail: rongsheng86@qq.com

万方数据 通讯作者: 杨庆文, 研究员。研究方向: 野生稻保护生物学。E-mail: qwyang@mail.caas.net.cn

因序列的单核苷酸多态性来研究基因多样性,进而探讨水稻的起源与演化过程。一些专家曾先后对稻属中不同种的核 DNA 进行了基因多样性研究,并探讨了水稻的籼粳分化及其演化过程^[5-7]。也曾报道叶绿体基因组的碱基替代率约为核 DNA 的 1/10,因而叶绿体基因组具有更缓慢的进化速度,而叶绿体 DNA 的非双亲遗传可以避免分子内重组对遗传进化研究造成的干扰,相对核 DNA 的高突变率而言,叶绿体 DNA 更利于基因多样性和起源进化的研究^[8-9]。

国内学者对亚洲栽培稻的起源中心一直存在分歧,主要表现在多种起源学说并存^[10-13]。而对于亚洲栽培稻的两个亚种——籼亚种和粳亚种的起源分化过程也存在不同的观点,但目前普遍认为普通野生稻具有偏籼、偏粳两种类型,再通过进化产生亚洲栽培稻的籼、粳亚种^[14-15]。通过研究水稻叶绿体 DNA 基因多样性,可以对目前的亚洲栽培稻起源分化过程进行验证,并提供更丰富的证据。

水稻叶绿体 DNA 已经在多个种中完成了全基因组测序:*Oryza sativa japonica cultivar group* (登录号: AY522330.1、AY522331.1、X15901.1), *Oryza sativa indica cultivar group* (登录号: AY522329.1) and *Oryza nivara* (登录号: AP006728.1) 等。通过全基因组比对分析,可以获得水稻叶绿体 DNA 的高突变位点序列。利用这些高变异序列,再根据已知的叶绿体基因组序列可以设计并合成引物。因此叶绿体基因组的测序也为开展这些研究创造了有利的条件。

本研究选取 5 段叶绿体中的高突变序列,通过测序获得 98 份亚洲栽培稻、125 份普通野生稻的序列数据。经过拼接、比对之后进行系统发育树的构建,并利用多种生物信息学软件进行起源进化分析,试图探讨亚洲栽培稻的起源进化过程以及籼、粳亚种的分化过程,分析我国稻种资源演化过程与地理位置间的关系。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用亚洲栽培稻地方品种微核心种质 98 份,分别从全国 25 个省、市搜集而来,其中籼稻 51 份、粳稻 47 份,种植于广西农业科学院内,生长至分蘖期后,取其叶片提取叶绿体 DNA;普通野生稻微核心种质材料 125 份,采集于广东、广西野生稻国家种质保存圃。材料分别来自我国的海南、广东、广西、江

西、福建、湖南等省份。直接取叶片进行 DNA 提取。利用 3 个已测序水稻叶绿体 DNA 序列粳稻日本晴 (AY522330.1)、籼稻 93-11 (AY522329.1)、粳稻 (X15901.1)^[16-17],在 NCBI 核酸数据库中获得序列信息,使用序列比对工具 VISTA (<http://genome.lbl.gov/vista/index.shtml>) 进行全基因组比对分析^[18-19]。根据比对结果筛选、检测,最后选出一段包含 tRNA-Gly 以及 tRNA-fMet 部分序列的高变区域 trnG-trnM。同时在其他文献中通过前人的总结和验证,分别选用了编码叶绿体 α 亚基序列的 atpA^[8,16]、核糖体 S16 亚基内含子序列 rps16^[20]、tRNA-Pro-核糖体蛋白 L33 间隔区 trnP-rpl33^[7]、tRNA-Thr-tRNA-Leu 间隔区 trnT-trnL^[21] 等共 5 段序列,作为本研究的分析序列。

1.2 试验方法

1.2.1 叶绿体 DNA 提取及引物设计 叶绿体 DNA 提取采用改进的低 pH、高盐离子浓度法^[22-23],从大田采集新鲜叶片直接用于 DNA 提取。根据 NCBI 上已公布的基因组序列为模板设计引物,详细引物序列见表 1。

表 1 引物序列及退火温度

Table 1 Primers and their annealing temperature

序列名称 Name	引物序列 Primer Sequence	退火温度 (°C) T _m
rps16	正向 5'-GCTCTTTGCGGAGTCTTT-3'	55
	反向 5'-ATGTTGGATTGGCACCAG-3'	
trnG-trnM	正向 5'-GCCGTTTATTCCGATTGT-3'	55
	反向 5'-ACGGGAGTAGACGACGTTT-3'	
atpA (分两段 拼接)	正向 5'-GAATCAGGTCCGACAACG-3'	48
	反向 5'-ACGGAGCATGCTCTTTGA-3'	
	正向 5'-CTTACTTGGGTCTGTGA-3'	
	反向 5'-GGACGCAATCTTATTTCTAT-3'	
trnT-trnL (分 两段拼接)	正向 5'-CTTCCGATTTAGGTGT-3'	53
	反向 5'-AAATAGATTTCCGAATTAGAG-3'	
	正向 5'-AATGCGATGCTCTAACCT-3'	
	反向 5'-AGCCCTCTTTCCCTAAT-3'	
trnP-rpl33	正向 5'-TCCTCTTTGCCACGCTCTT-3'	49
	反向 5'-GAGCCATCTCATTATCTTTCC-3'	

1.2.2 PCR 扩增及产物检测 PCR 反应使用 Biotech Gradient 96 型扩增仪进行扩增。反应体系为 50 μ l, 2 μ l DNA 模板, 2.5 mmol/L dNTPs, 10 \times Buffer, 5 μ mol/L 引物, TransTag HiFi DNA 聚合酶 2.5 u。

扩增程序为 94℃ 预变性 10min, 94℃ 变性 0.5min, 48~55℃ 退火 1.5min, 72℃ 延伸 0.5min, 循环 35 次, 最后 72℃ 延伸 10min。扩增产物经 1% 琼脂糖凝胶电泳 30min 后, 经 Alpha Innotech 成像仪检测, 条带清晰的可以直接切胶回收测序。PCR 产物回收使用 Axygen 凝胶回收试剂盒, 测序仪为 ABI 公司的 PRISM 3730xl, 试剂为 BigDye terminatorv 3.1。

1.3 序列分析方法

获得的各测序序列利用 Chromas 软件 (<http://www.technelysium.com.au>) 筛选测序结果, 用 seqman 软件 (<http://www.dnastar.com>) 进行拼接、组装, 再使用 BioEdit 软件^[24] 进行修正, 并将 5 段基因序列按照 rps16、trnG-trnM、atpA、trnT-trnL、trnP-rpl33 的顺序连接成一条序列, 以便于后续的数据分析。之后通过 DNAsp 软件统计出序列的插入 (Insert) 和缺失 (Delete) 数据及 π 值、 θ 值等相关统计数据^[25]。利用 MEGA 软件^[26] 以 Neighbor-Joining 法^[27] 构建系统发育树, 分析系统进化过程, 再使用 Network 软件 (<http://www.fluxus-engineering.com/>) 绘制进化网络图, 分析亚洲栽培稻、粳起源和普通野生稻、籼、粳分化情况等。

表 2 亚洲栽培稻、普通野生稻的 SNPs 及 Indels 情况统计

Table 2 The statistics of SNPs and Indels in cultivated rice and wild rice

材料类型 Type of materials	SNP 多样性 SNP Diversity				Indel 多样性 Indel Diversity			
	SNP	π	θ	Tajima's D	Indel site	Indels	π	Tajima's D
亚洲栽培稻	9	0.00085	0.00037	3.30813 **	27	8	0.00067	2.11158 *
普通野生稻	12	0.00105	0.00047	3.21226 **	35	8	0.00041	0.80413 ^{NS}
籼稻	9	0.00051	0.00042	0.58560 ^{NS}	26	8		
粳稻	8	0.00019	0.00038	-1.39060 ^{NS}	27	8		

NS: 不显著; * : 显著, $P < 0.05$; ** 极显著, $P < 0.01$

NS: No significant. * : Significant, $P < 0.05$. ** : Extremely significant, $P < 0.01$

表 2 指出, 普通野生稻无论是 Indel 还是 SNP 数目均较亚洲栽培稻要多, 其 SNPs 的 $\pi = 0.00105$ 、 $\theta = 0.00047$, 与亚洲栽培稻 $\pi = 0.00085$ 、 $\theta = 0.00037$ 相比较, 而普通野生稻材料的 Tajima's D 值比亚洲栽培稻小, 说明亚洲栽培稻在长期的进化过程中受到的选择因素的影响明显, 而普通野生稻受到的影响较小, 其序列多样性更丰富。对插入缺失序列进行比较发现亚洲栽培稻的 Tajima's D 值显著, 普通野生稻不显著, 且均为正值。也表明亚洲栽培稻受到的正向选择要比普通野生稻大, 与 SNPs 位点的分析结果一致。

2 结果与分析

2.1 序列多样性分析

经过 seqman 等软件拼接后, 得到的 223 份材料的 DNA 序列, 按照 rps16、trnG-trnM、atpA、trnT-trnL、trnP-rpl33 的顺序进行连接, 连接后获得一条完整序列, 序列长度最短 4760bp, 最长 4779bp。经过 BioEdit 软件比对分析, 获得最终长度为 4797bp 的序列, 其中亚洲栽培稻终长度为 4786bp, 普通野生稻为 4795bp。

将 98 份亚洲栽培稻序列利用 ClustalX 软件^[28] 进行比对分析, 统计 SNPs 及 Indels 数量, 其中 SNPs 为 9 个、Indels 为 8 个, 分别占序列全长的 0.19% 和 0.17%。对 125 份普通野生稻序列进行统计得到 SNPs 为 12 个、Indels 为 8 个, 分别占序列全长的 0.25% 和 0.17%。对全部 223 份材料拼接后比对获得 SNPs 为 12 个、Indels 为 10 个, 占全长的 0.25% 和 0.21%。

通过 DNAsp 软件分别统计亚洲栽培稻和普通野生稻的多样性数据, 并将亚洲栽培稻的籼稻、粳稻分别分析。得到反映核酸多样性的 π 值和核酸多态性的 θ 值, 以及中性检验的 Tajima's D 值等^[29] (表 2)。

虽然籼稻和粳稻的 Indels 数量一致, 但通过对 SNP 多样性的比较, 发现籼稻的 $\pi = 0.00051$ 、 $\theta = 0.00042$, 比粳稻的 π 值 (0.00019)、 θ 值 (0.00038) 大很多, 且粳稻的 Tajima's D 为负值 ($D = -1.3906$), 籼稻的 Tajima's D 为正值 (0.5856), 即籼稻受到了正向的选择, 粳稻受到了负向的选择, 这也可能表明籼稻的进化时期更长久或进化过程更复杂。

2.2 序列单倍型分析

对全部 223 份水稻材料进行单倍型分析, 共发现 25 种单倍型, 单倍型多样性值为 0.8119, 各单倍型中材料的个数较多的主要有单倍型 1 (83 份)、单

倍型 5 (38 份)、单倍型 7 (21 份) 和单倍型 20 (18 份)。单倍型 I 包含 27 份粳稻品种、2 份籼稻品种和 54 份普通野生稻,其普通野生稻主要来自广东、

广西。单倍型 5 中有 2 份粳稻、34 份籼稻和 2 份普通野生稻。单倍型 7 包含 2 份籼稻和 19 份普通野生稻(表 3)。

表 3 各单倍型中不同类型材料分布

Table 3 Material number of each haplotype

单倍型编号 Serial of Haplotype	材料类型 Type of materials	数量 Amount	单倍型编号 Serial of Haplotype	材料类型 Type of materials	数量 Amount	单倍型编号 Serial of Haplotype	材料类型 Type of materials	数量 Amount
H_1	粳稻	27	H_7	籼稻	2	H_17	粳稻	1
	籼稻	2		普通野生稻	19	H_18	普通野生稻	11
	普通野生稻	54	H_8	籼稻	2	H_19	普通野生稻	8
H_2	粳稻	3	H_9	籼稻	1	H_20	普通野生稻	18
H_3	粳稻	9	H_10	粳稻	1	H_21	普通野生稻	5
	籼稻	4	H_11	籼稻	1	H_22	普通野生稻	1
H_4	粳稻	1	H_12	籼稻	1	H_23	普通野生稻	1
H_5	粳稻	2	H_13	籼稻	1	H_24	普通野生稻	1
	籼稻	34	H_14	籼稻	1	H_25	普通野生稻	1
	普通野生稻	2	H_15	粳稻	1			
H_6	籼稻	2	H_16	粳稻	2			
	普通野生稻	2		普通野生稻	2			

利用 Network 对所有单倍型进行作图分析(图 1)。从图 1 中看出所有单倍型可划分为 3 个类群,类群 I 主要为粳稻与来源于广东、广西等地的普通野生稻,类群 II 主要为籼稻类群;类群 III 均为普通野生稻,且主要来自海南、广西等地。类群 I 中材料主要集中于单倍型 I 中,粳稻与普通野生稻聚为一类,表明两者之间亲缘关系十分接近,可能其中的粳稻直接由这部分普通野生稻进化而来。而类群 II、类群 III 则分别单独由籼稻和普通野生稻组成,但与类

群 I 相比两者距离较近,说明类群 II 中的籼稻可能由类群 III 进化而来。类群 I 中的普通野生稻与类群 III 的普通野生稻分化较明显,且遗传距离较远,说明在普通野生稻中存在偏籼、偏粳的分化,并分别进化产生了籼稻、粳稻亚种。从类群 I 与类群 III 中普通野生稻分别与粳稻、籼稻的距离可以看出,类群 I 中普通野生稻与粳稻具有直接的进化关系。而类群 III 中的普通野生稻为籼稻的祖先种,可能经过其他途径间接进化而来。

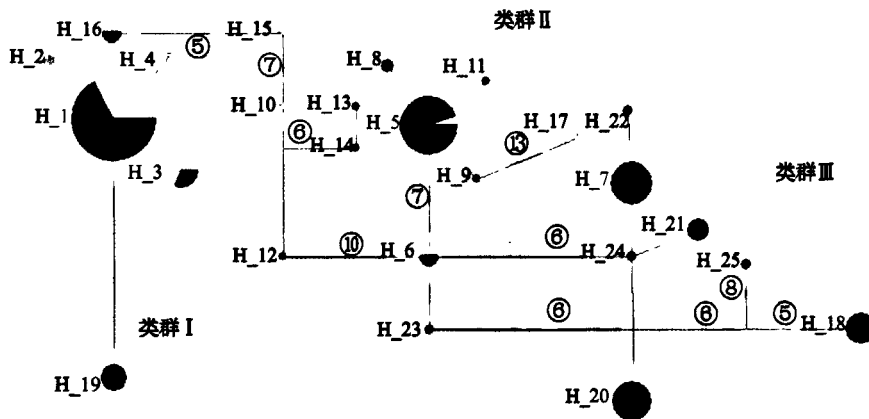


图 1 利用 Network 绘制的单倍型聚类图

Fig. 1 Haplotype clustering scheme drawn by Network

黄色表示粳稻品种,蓝色表示籼稻品种,黑色表示普通野生稻。线上数字表示突变位置个数

Yellow means Japonica, Blue means Indica and Black means common wild rice. The number on lines means amount of mutation sites

2.3 利用单倍型构建系统进化树的分析

使用 MEGA 软件的 Neighbor-Joining 作图法构建 25 种单倍型的系统发育树(图 2),可见其聚类结果与 Network 作图结果基本一致,仅有个别在不同类群连接处的单倍型聚类后发生变化,如单倍型 12、单倍型 23、单倍型 24 等可能属于过渡类型,位于图 1 中各类群的交界点。单倍型 19 与单倍型 25 则与图 1 中有相反的聚类关系,说明这两个单倍型可能为类群 I 和类群 III 中的特异突变类型。另外类群 II 与类群 III 可聚在一类之中,也说明类群 II 中籼稻与类群 III 的普通野生稻可能存在直接的进化关系。

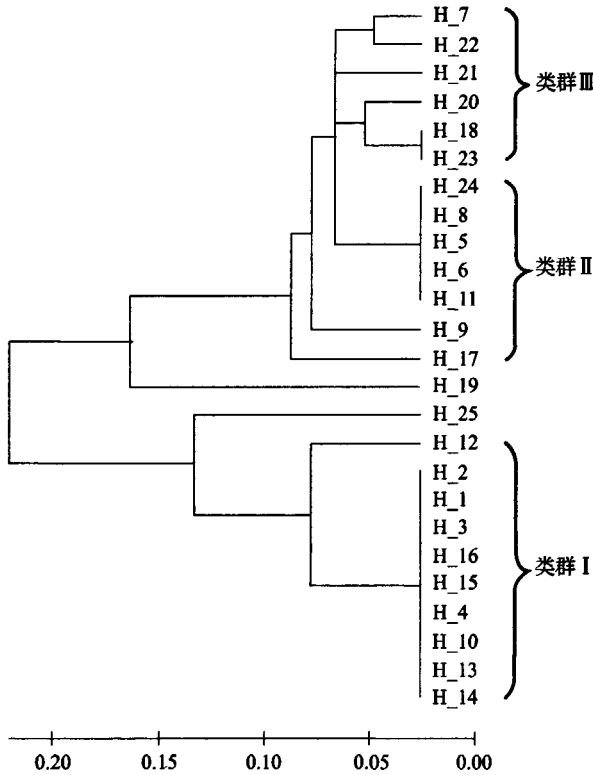


图 2 25 种单倍型数据聚类图

Fig. 2 25 Haplotypes evolutionary tree made by MEGA

图 3 为最小进化法 (ME)^[30] 构建的系统发育树,图 4 为非加权组平均法 (UPDMA)^[31] 构建的系统发育树,比较图 2、图 3、图 4 以及图 1 可发现其中类群 I 中的单倍型 1、单倍型 2、单倍型 3、单倍型 4、单倍型 10、单倍型 12、单倍型 13、单倍型 14、单倍型 15、单倍型 16 在各个图中均聚为一类。类群 II 中的单倍型 5、单倍型 6、单倍型 8、单倍型 11、单倍型 24 在各个图中也均聚为一类。类群 III 中的单倍型 18、单倍型 20、单倍型 23 聚为一类。仅有 7 种单倍型依算法不同而略有变动,且这些单倍型中所含材料较少,也并非各类群中的主要单倍型,说明对这 25 种单倍型的聚类结

果和类群划分基本稳定、可靠。因此可以通过比对分析 Network 图与聚类图的差异和共同点来探讨水稻起源,分析其进化过程和进化方式。

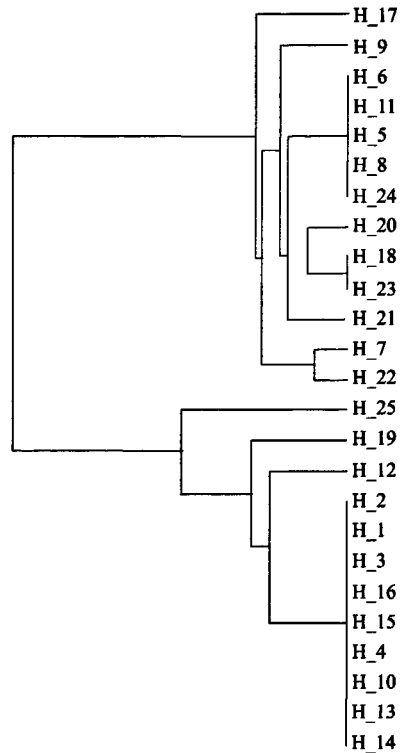


图 3 为根据最小进化法 (ME) 绘制的单倍型聚类图
Fig. 3 Haplotypes evolutionary tree according to minimum evolution method

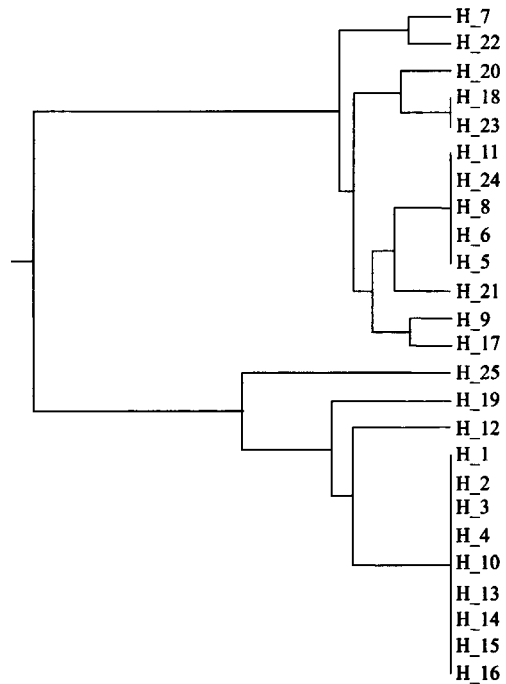


图 4 为根据 UPGMA 方法绘制的聚类图
Fig. 4 Haplotypes evolutionary tree according to UPGMA method

3 讨论

3.1 叶绿体基因多样性及其进化关系

1993年,Chase等^[32]首次对种子植物叶绿体基因组的 *rbcL* 基因序列进行了多样性研究。随着对叶绿体基因研究的逐渐加深,越来越多的叶绿体基因序列被用于起源、进化方面的研究。但基因序列中的突变较少,用于这方面研究的位点有限。Shaw等^[33]归纳出21个用于叶绿体基因多样性研究的非编码区序列。John等^[34]基于DNA条形码总结出了多个叶绿体基因间隔区序列。近年,通过叶绿体基因多样性研究物种起源、进化的报道逐渐增多,Wolf等^[35]曾对多种蕨类植物的叶绿体基因进行多样性研究,分析蕨类植物的系统进化关系,通过对蕨类植物和种子植物叶绿体基因的同义突变率和非同义突变率进行比较,预测了质体进化历史。Masood等^[36]对普通野生稻和亚洲栽培稻的叶绿体编码区和内含子区的 Indels 进行比较分析,并对叶绿体基因组中的反向重复区域、大单拷贝区域、小单拷贝区域进行了分别统计,发现多数 Indels 均为单碱基插入缺失,且插入缺失常发生在反向重复序列中的编码区,而碱基替代在编码区的发生频率比较小。

本研究通过比较亚洲栽培稻与普通野生稻之间、籼稻与粳稻之间的基因序列,证实普通野生稻比亚洲栽培稻的多样性丰富。虽然籼稻比粳稻的基因多样性丰富,但由于 SNP 位点较少,仍需进一步证实。此外,通过统计得出整条序列的 SNPs 和 Indels 比率(SNP 或 Indel 个数/序列全长)为 0.25% 和 0.21%,与 Tang 等^[16]报道的叶绿体基因组 SNPs 和 Indels 比率 0.05% 和 0.02% 差距较大,主要由于本研究所选用的均为突变频率较高的序列,因此会有较大的变异率,并不能代表整个叶绿体基因组的平均水平。但通过叶绿体基因序列的分析,仍可发现我国普通野生稻的基因多样性十分丰富,可以用于水稻起源进化研究。且无论从多样性保护,还是从优异基因挖掘来讲,普通野生稻都具有较高的研究价值,也更应当加强保护。

3.2 籼稻、粳稻的起源与分化

关于籼稻、粳稻的起源主要有两种说法:其一,籼粳稻一源论。这种观点认为水稻籼粳亚种的分化是由普通野生稻祖先种进化成原始籼稻,而原始籼稻通过逐渐对栽培环境特别是高纬度、高海拔的适应逐渐进化产生了原始粳稻,即普通野生稻中并不存在籼、粳亚种的分化。这一观点首先是由丁颖^[37]

提出的。蔡星星等^[38]通过对10个亚洲国家的野生稻和亚洲栽培稻进行的 Indels 引物检测,认为普通野生稻与籼稻的亲缘关系更近,支持了籼稻是由普通野生稻进化而来,粳稻是由籼稻驯化产生这一论断。其二,籼粳稻二源论。该观点认为在普通野生稻中已经分化出了偏粳、偏籼类型,再由这两种类型的普通野生稻分别进化产生了粳稻和籼稻。这种学说目前得到了普遍的认可,也获得了较多分子证据^[5,39],但在承认二源论的同时,对于籼、粳稻的起源地又产生了争论:Yi等^[40]利用 RAPD 法对不同地区的普通野生稻和亚洲栽培稻进行了聚类分析,发现了分别与籼稻、粳稻遗传距离较近的普通野生稻种质,且籼稻与印度普通野生稻遗传距离较近,粳稻与中国的普通野生稻遗传距离较近,从而认为粳稻起源于中国的普通野生稻,而籼稻可能来源于印度地区;另外一种与其类似的观点认为籼稻起源于印度,粳稻起源于中国云南和东南亚地区^[41];Li^[42]利用同工酶法分析了从世界各地收集的共511份水稻品种,认为目前亚洲栽培稻有两个起源中心:中国广东、广西等华南地区和以印度为中心的南亚地区,而粳稻起源于我国华南地区,籼稻则起源于中国和南亚。目前这一观点得到了较多的证明,但除此之外仍有很多关于籼、粳起源的学说,只是没有得到多数研究人员的认同和证实。

在本研究中粳稻品种与普通野生稻材料聚在一类,籼稻类群Ⅱ与普通野生稻类群Ⅲ的遗传距离较近。结合之前的分析,支持中国的普通野生稻大部分偏粳,粳稻起源于中国,而籼稻起源于中国及南亚地区这一说法。但本试验中没有涉及南亚、东南亚地区的普通野生稻,因此这一部分仅为根据目前研究结果进行的推论,具体籼稻的起源还需要有相应的验证。但这些结果支持了籼粳亚种的独立起源学说,这也与前人的研究结论一致^[43-44]。

3.3 亚洲栽培稻的起源地探讨

目前,关于亚洲栽培稻的起源主要有4种争论:(1)华南起源学说,丁颖^[10]通过考证广东、广西等西江流域广泛分布着的普通野生稻,翻阅相关古籍并比较普通野生稻与这一地区栽培稻的形态、遗传等特征首先提出的。随后也有多位学者对此表示支持,但分子方面研究较少。本实验室曾通过对来自6个省(区)的20个居群的628份普通野生稻,分析其12条染色体28个位点的 SSR 标记,认为我国海南省北部和广东、广西北回归线以南的地区为普通野生稻的遗传多样性中心,推测这一地区为我国栽

培稻的起源地^[45]。(2)云南起源学说,柳子明^[11]根据本地区的植物资源现状和地理环境因素提出了这一观点。李昆声^[46]通过对云南地区的稻种进行同工酶谱分析也认为普通野生稻为云南栽培稻的祖先种。(3)长江中下游起源学说,闵宗殿^[47]根据考古中搜集到的证据认为我国栽培稻起源于长江中下游。严文明^[12]也根据在浙江省出土的古栽培稻遗存证据,认为这一地区是我国栽培稻的起源地。(4)长江中游-淮河上游起源学说,张居中^[13]根据稻作历史资料首先提出这一说法。如汤圣祥等^[48]通过分析4408份中国栽培稻种资源的12个同工酶基因位点的多样性情况后,认为西南稻区即云南稻区为遗传多样性中心,但这一中心并不等同于起源中心,长江中游-淮河上游可能为我国栽培稻的起源中心,而云南仅为我国稻种的次生起源中心。

张文绪等^[49]总结出了作为栽培稻起源地的4个基本要素:普通野生稻的多样性、原始古栽培稻的存在、适合水稻生长的自然环境条件、具有与稻米有关的历史文化证据。虽然暂时没有发现华南地区亚洲栽培稻进化初期的古栽培稻种出土,根据纳耶^[50]的观点这也可能与当地气候条件不利于稻种保存有关。在本研究中粳稻在类群I中与广东、广西的大部分普通野生稻品种聚在一类,与籼稻亲缘关系较近的类群III中的普通野生稻也主要为广西、海南的普通野生稻(H_7, H_18, H_20),另外图1中处于类群II和类群III连接处几种单倍型中的普通野生稻材料均来自海南、广西(H_6, H_23, H_24)。由此可以在分子水平上推测我国广东、广西、海南等地的普通野生稻为亚洲栽培稻的祖先种,即华南地区为我国亚洲栽培稻的起源地,支持华南起源学说。

参考文献

- [1] 李亚非,陈成斌,张万霞,等.我国回归线区域普通野生稻遗传多样性和遗传结构研究[J].植物遗传资源学报,2007,8(3):280-284
- [2] Nakagahra M. The differentiation, classification and center of genetic diversity of cultivated rice (*Oryza sativa* L.) by isozyme analysis[J]. Trop Agri Res Ser, 1978, 11: 77-82
- [3] Pental D, Barnes S R. Interrelationship of cultivated rices *Oryza sativa* and *O. glaberrima* with wild *O. perennis* complex[J]. Theor Appl Genet, 1985, 70: 185-191
- [4] Ishii T, Toru T, Tsune K, et al. Restriction endonuclease analysis of chloroplast DNA from A-genome diploid species of rice[J]. Jpn J Genet, 1988, 63: 523-536
- [5] 李丹婷,夏秀忠,农保选,等.地中海地区稻种资源的籼粳分类及遗传多样性[J].植物遗传资源学报,2011,12(1):25-30,36
- [6] Kwon S J, Park K C, Son J H, et al. Sequence diversity of a domesticated transposase gene, *MUG1*, in *Oryza* species[J]. Mol Cells, 2009, 27: 459-465
- [7] Zheng X M, Ge S. Ecological divergence in the presence of gene flow in two closely related *Oryza* species (*Oryza rufipogon* and *O. nivara*) [J]. Molecular Ecology, 2010, 19: 2439-2454
- [8] Wolfe K H, Li W H, Paul M S. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs[J]. Proc Natl Acad Sci. USA, 1987, 84: 9054-9058
- [9] Tian X J, Zheng J, Hu S N, et al. The rice mitochondrial genomes and their variations[J]. Genome Analysis 2006, 140: 401-410
- [10] 丁颖. 中国栽培稻种的起源问题[A]//丁颖. 丁颖稻作论文集[C]. 北京: 农业出版社, 1961
- [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] 严文明. 中国稻作农业的起源[J]. 农业考古, 1982(1): 19-83
- [13] 张居中. 贾湖史前稻作遗存与黄淮地区史前农业[J]. 农业考古, 1994(1): 68-75
- [14] 孙传清, 王象坤, 吉村淳, 等. 普通野生稻和亚洲栽培稻叶绿体基因组的遗传分化[A]//王象坤. 中国栽培稻起源与演化研究专集[C]. 北京: 中国农业大学出版社, 1996: 120-133
- [15] 王象坤. 中国稻作起源研究上的新发现[A]//王象坤. 中国栽培稻起源与演化研究专集[C]. 北京: 中国农业大学出版社, 1996: 8-14
- [16] Tang J B, Xia H A, Cao M L, et al. A comparison of rice chloroplast genomes[J]. Plant Physiology, 2004, 135: 412-420
- [17] Hiroaki J, Hiroaki S, Robert W, et al. The complete sequence of the rice (*Oryza sativa*) chloroplast genome; intermolecular recombination between distant tRNA genes accounts for a major plastid DNA inversion during the evolution of the cereals[J]. Mol Gen Genet, 1989, 217: 185-194
- [18] Frazer K A, Pachter L, Poliakov A, et al. VISTA: computational tools for comparative genomics[J]. Nucleic Acids Res, 2004, 32(S2): 273-279
- [19] Dubchak I, Brudno M, Loots G G, et al. Active conservation of noncoding sequences revealed by 3-way species comparisons[J]. Genome Research, 2000, 10: 1304
- [20] Charles H L, Melvin R D. The complete chloroplast genome of *coix lacryma-jobi* and a comparative molecular evolutionary analysis of plastomes in cereals[J]. J Mol Evol, 2009, 69: 311-318.
- [21] Ou L J, Huang G W, Li W J. Chloroplast DNA polymorphism in different types of cytoplasmic male sterile rice[J]. Biologia Plantarum, 2009, 53(3): 593-596
- [22] Bookjans G, Stummann B M, Henningsen K W. Preparation of chloroplast DNA from pea plastids isolated in a medium of high ionic strength[J]. Anal Biochem, 1984, 141: 244-247
- [23] 龚小松, 陶隆飞. 高等植物叶绿体 DNA 提纯方法的改进[J]. 科学通报, 1991, 6: 467-469
- [24] Hall T A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. 1999
- [25] Librado P, Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data[J]. Bioinformatics 2009, 25: 1451-1452
- [26] Tamura K, Dudley J, Nei M, et al. MEGA4: Molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0[J]. Mol Biol Evol, 2007, 24: 1596-1599
- [27] Saitou N, Nei M. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees[J]. Mol Biol Evol, 1987, 4: 406-425
- [28] Thompson J D, Gibson T J, Plewniak F, et al. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools[J]. Nucleic Acids Res, 1997, 24: 4876-4882
- [29] Tajima F. Statistical methods to test for nucleotide mutation hypothesis by DNA polymorphism[J]. Genetics, 1989, 123: 585-595
- [30] Rzhetsky A, Nei M. A simple method for estimating and testing minimum evolution trees[J]. Mol Biol Evol, 1992, 9: 945-967

- [31] Nei M, Kumar S. Molecular evolution and phylogenetics[M]. New York, Oxford University Press, 2000
- [32] Chase M W, Soltis D E, Olmstead R G, et al. Phylogenetics of seed plant: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL* [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1993, 80: 528-580
- [33] Shaw J, Edgar B L, John T B, et al. The tortoise and the hare ii: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis[J]. *Am J Botany*, 2005, 92(1): 142-166
- [34] John W K, Kenneth J W, Elizabeth A Z, et al. Use of DNA barcodes to identify flowering plants[J]. *PNAS* 2005, 102(23): 8369-8374
- [35] Wolf P G, Joshua P D, Duffy A M. The evolution of chloroplast genes and genomes in ferns[J/OL]. *Plant Mol Biol*, 2010, doi: 10.1007/s11103-010-9706-4
- [36] Masood M S, Tomotaro N, Fukuok S, et al. The complete nucleotide sequence of wild rice (*Oryza nivara*) chloroplast genome: first genome wide comparative sequence analysis of wild and cultivated rice[J]. *Gene*, 2004, 340: 133-139
- [37] 丁颖. 中国稻作之起源[J]. 中山大学农学院农艺专刊, 1949
- [38] 蔡星星, 刘晶, 仇吟秋, 等. 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
- [39] Vitte C, Ishii T, Lamy F, et al. Genomic paleontology provides evidence for two distinct origins of Asian rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Mol Genet Genomics*, 2004, 272: 504-511
- [40] Yi Q M, Deng W G, Xia Z P, et al. Polymorphism and genetic relatedness among wild and cultivated rice species determined by AP-PCR analysis[J]. *Hereditas*, 1995, 122: 135-141
- [41] 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
- [42] Li Z. Geographic distribution and multilocus organization of isozyme variation of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 101: 379-387.
- [43] 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
- [44] Mochizuki K, Ohtsubo H, Hirano H, et al. 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
- [45] 韩东飞. 中国普通野生稻 (*Oryza rufipogon* Griff.) 的遗传多样性研究及栽培稻起源探讨[D]. 北京: 中国农业科学院, 2006
- [46] 李昆声. 亚洲稻作文化的起源[J]. 社会科学战线, 1984(4): 122-130
- [47] 闵宗殿. 我国栽培稻起源的探讨[J]. 江苏农业科学, 1979(1): 54-58
- [48] 汤圣祥, 江云珠, 魏兴华, 等. 中国栽培稻同工酶的遗传多样性[J]. 作物学报, 2002, 28(2): 203-207
- [49] 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
- [50] 纳耶. 水稻的起源和细胞遗传[M]. 顾铭洪译. 北京: 中国农业出版社, 1981

欢迎订阅 2012 年《植物资源与环境学报》

《植物资源与环境学报》系江苏省·中国科学院植物研究所、江苏省植物学会及中国环境科学学会植物园保护分会联合主办的学术刊物。本刊为中国科技核心期刊、中国科学引文数据库核心期刊和 RCCSE 中国核心学术期刊 A。本刊围绕植物资源与环境两个中心命题, 报道我国植物资源的考察、开发利用和植物物种多样性保护, 自然保护区与植物园的建设和管理, 植物在保护和美化环境中的作用, 环境对植物的影响以及与植物资源和植物环境有关学科领域的原始研究论文、研究简报和综述等。凡从事植物学、生态学、自然地理学以及农、林、园艺、医药、食品、轻化工和环境保护等领域的科研、教学、技术人员及决策者, 可以从本刊获得相关学科领域的研究进展和信息。

从 2012 年起本刊每期页码增加至 120 页, 每期定价 20 元, 全年 80 元。邮发代号 28-213。地址: (210014) 南京中山门外江苏省中国科学院植物研究所内

电话: 025-84347016, 025-84347014; Fax: 025-84432074

E-mail: zwzy@mail.cnbg.net 或 nbgrx@jlonline.com

投稿系统网址: <http://www.cnbg.net/Tg/Contribute/Login.aspx>

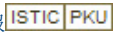
欢迎订阅 2012 年《园艺学报》

《园艺学报》是中国园艺学会和中国农业科学院蔬菜花卉研究所主办的学术刊物, 刊载有关果树、蔬菜、观赏植物、茶及药用植物等方面的学术论文、研究报告、专题文献综述、问题与讨论、新技术新品种以及园艺研究动态与信息, 适合园艺科研人员、大专院校师生及农业技术推广部门专业技术人员阅读参考。

月刊, 每月 25 日出版。2012 定价 40 元, 全年 480 元。国内外公开发行, 邮发代号 82-471, 漏订者可直接寄款至本编辑部订购。

地址: (100081) 北京市海淀区中关村南大街 12 号 中国农业科学院蔬菜花卉研究所《园艺学报》编辑部

电话: 010-82109523 E-mail: yuanyixuebao@126.com 网址: <http://www.ahs.ac.cn>

作者: 王荣升, 魏鑫, 曹立荣, 乔卫华, 张万霞, 杨庆文, WANG Rong-sheng, WEI Xin, CAO Li-rong, QIAO Wei-hua, ZHANG Wan-xia, YANG Qing-wen
作者单位: 中国农业科学院作物科学研究所, 北京, 100081
刊名: 植物遗传资源学报 
英文刊名: Journal of Plant Genetic Resources
年, 卷(期): 2011(5)

参考文献(50条)

1. 闵宗殿 [我国栽培稻起源的探讨](#) 1979(01)
2. 张尧忠 [从酯酶同工酶看亚洲稻的地理起源及亚种演化](#) 1989(04)
3. Yi Q M;Deng W G;Xia Z P [Polymorphism and genetic relatedness among wild and cultivated rice species determined by AP-PCR analysis](#) 1995
4. Vitte C;lshii T;Lamy F [Genomic paleontology provides evidence for two distinct origins of Asian rice \(Oryza sativa L.\)](#) 2004
5. 蔡星星;刘晶;仇吟秋 [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](#) 2006(03)
6. Mochizuki K;Ohtsubo H;Hirano H [Classification and relationship s of rice accessions with AA genome by identification of transposable elements at nine loci](#) 1993
7. Second G [Origin of the genetic diversity of cultivated rice:study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci](#) [外文期刊] 1982
8. 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](#) 2000(01)
9. 汤圣祥;江云珠;魏兴华 [中国栽培稻同工酶的遗传多样性](#) 2002(02)
10. Li Z [Geographic distribution and multilocus organization of isozyme variation of rice \(Oryza sativa L.\)](#) 2001
11. Hall T A [BioEdit:a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT](#) 1999
12. 龚小松;阎隆飞 [高等植物叶绿体DNA提纯方法的改进](#) 1991
13. Bookjans G;Stummann B M;Henningsen K W [Preparation of chloroplast DNA from pea plastids isolated in a medium of high ionic strenth](#)[外文期刊] 1984
14. Ou L J;Huang G W;Li W J [Choloroplast DNA polymorphism in different types of cytoplasmic male sterile rice](#)[外文期刊] 2009(03)
15. Charles H L;Melvin R D [The complete chloroplast genome of coix lacryma-jobi and a comparative molecular evolutionary analysis of plastomes in cereals](#) 2009
16. Tajima F [Statistical methods to test for nucleotide mutation hypothesis by DNA polymorphism](#) 1989
17. Masood M S;Tomotaro N;Fukuok S [The complete nucleotide sequence of wild rice \(Oryza nivara\) chloroplast genome:first genome wide comparative sequence analysis of wild and cultivated rice](#) 2004
18. Wolf P G;Joshua P D;Duffy A M [The evolution of chloroplast genes and genomes in ferns](#) 2010
19. John W K;Kenneth J W;Elizabeth A Z [Use of DNA barcodes to identify flowering plants](#) 2005(23)
20. Shaw J;Edgar B L;John T B [The tortoise and the hare ii:relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis](#)[外文期刊] 2005(01)
21. 李昆声 [亚洲稻作文化的起源](#) 1984(04)
22. 韩东飞 [中国普通野生稻\(Oryza rufipogon Griff.\)的遗传多样性研究及栽培稻起源探讨](#) 2006
23. Thompson J D;Gibson T J;Plewniak F [The ClustalX windows interface:flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools](#)[外文期刊] 1997
24. Saitou N;Nei M [The neighbor-joining method:A new method for reconstructing phylogenetic trees](#) 1987

25. [Tamura K;Dudley J;Nei M MEGA4:Molecular evolutionary genetics analysis \(MEGA\) software version 4.0](#)[外文期刊] 2007
26. [Librado P;Rozas J DnaSP v5:A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data](#)[外文期刊] 2009
27. [孙传清;王象坤;吉村淳 普通野生稻和亚洲栽培稻叶绿体基因组的遗传分化](#) 1996
28. [张居中 贾湖史前稻作遗存与黄淮地区史前农业](#) 1994(01)
29. [丁颖 中国栽培稻种的起源问题](#) 1961
30. [Tian X J;Zheng J;Hu S N The rice mitochondrial genomes and their variations](#)[外文期刊] 2006
31. [Wolfe K H;Li W H;Paul M S Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs](#) 1987
32. [丁颖 中国稻作之起源](#) 1949
33. [纳耶;顾铭洪 水稻的起源和细胞遗传](#) 1981
34. [Chase M W;Sohis D E;Olmstead R G Phylogenetics of seed plant:An analysis of necleotide sequences from the plastid gene rbcL](#)[外文期刊] 1993
35. [Nei M;Kumar S Molecular evolution and phylogenetics](#) 2000
36. [Rzhetsky A;Nei M A simple method for estimating and testing minimum evolution trees](#) 1992
37. [Zheng X M;Ge S Ecological divergence in the presence of gene flow in two closely related Oryza species \(Oryza rufipogon and O. nivara\)](#)[外文期刊] 2010
38. [Dubehak I;Brudno M;Loots G G Active conservation of noncoding sequences revealed by 3-way species comparisons](#)[外文期刊] 2000
39. [Frazer K A;Pachter L;Poliakov A VISTA:computational tools for comparative genomics](#) 2004(z2)
40. [Tang J B;Xia H A;Cao M L A comparison of rice chloroplast genomes](#)[外文期刊] 2004
41. [王象坤 中国稻作起源研究上的新发现](#) 1996
42. [Kwon S J;Park K C;Son J H Sequence diversity of a domesticated transposase gene, MUGI, in Oryza Species](#) 2009
43. [李丹婷;夏秀忠;农保选 地中海地区稻种资源的籼粳分类及遗传多样性](#) 2011(01)
44. [Ishii T;Toru T;Tsune K Restriction endonuclease analysis of chloroplast DNA from A-genome diploid species of ricer](#) 1988
45. [Pental D;Barnes S R Interrelationship of cultivated rices Oryza sativa and O. glaberrima with wild O. perennis complex](#) 1985
46. [李亚非;陈成斌;张万霞 我国回归线区域普通野生稻遗传多样性和遗传结构研究](#) 2007(03)
47. [Nakagahra M The differentiation, classification and center of genetic diversity of cultivated rice \(Oryza sativa L.\) by isozyme analysis](#) 1978
48. [严文明 中国稻作农业的起源](#) 1982(01)
49. [柳子明 中国栽培稻的起源及其发展](#) 1975(01)
50. [Hiroaki J;Hiroaki S;Robert W The complete sequence of the rice \(Oryza sativa\) chloroplast genome:intermolecular recombination between distince tRNA genes accounts for a major plastid DNA inversion during the evolution of the creals](#) 1989

本文链接: http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201105004.aspx