

中国普通野生稻优异基因的研究与利用

韩飞^{1,2}, 候立恒¹ (1. 海南大学热带生物资源教育部重点实验室, 海南海口 570228; 2. 海南大学生命科学与农学院, 海南海口 570228)

摘要 [目的] 普通野生稻是栽培稻遗传改良的重要种质资源。该研究旨在为中国普通野生稻的进一步研究、开发和利用提供参考。[方法] 简要回顾我国近年来普通野生稻优异基因的研究与利用。[结果] 回顾了普通野生稻的命名、分类与形态学特征, 综述了中国普通野生稻抗病性、抗虫性、产量性状、稻米品质、胞质雄性不育性及其它优异基因的研究与利用, 展望中国普通野生稻普野的利用潜力。[结论] 普通野生稻中广泛存在着可用于栽培品种改良的优异基因, 但需要创建一套切实可行的优异基因转移方法和建立一套快速准确的水稻 DNA 标记辅助育种体系。

关键词 普通野生稻; 形态学特征; 优异基因; 利用

中图分类号 S511 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2007)25-07794-03

Research on Excellent Gene in Common Wild Rice in China

HAN Fei et al (Key Laboratory of Tropical Biological Resources of Ministry of Education, Hainan University, Haikou, Hainan 570228)

Abstract [Objective] Common wild rice was important germplasm resource for hereditary improvement of cultivated rice. The research aimed to provide references for further research, development and utilization of common wild rice in China. [Method] Researches and utilization of excellent genes in common wild rice in China in recent years were reviewed briefly. [Result] Denomination, classification and morphological characteristics common wild rice in China were reviewed, researches and utilization of disease-resistance, insect resistance, yield traits, rice quality, cytoplasmic male sterility and other excellent genes were sum up and the utilization potential of common wild rice in China was prospected. [Conclusion] Excellent genes that could be used for hereditary improvement of cultivated rice existed widely in common wild rice in China. It was necessary to create a set of feasible transform method for excellent genes and establish a set of rapid and exact DNA marker assisted breeding system for rice.

Key words Common wild rice; Morphological characteristics; Excellent characteristics; Utilization

普通野生稻(*Oryza rufipogon* Griff.) (简称“普野”)是亚洲栽培稻(*Oryza sativa* L.)的最近缘祖先^[1], 属国家级保护植物。由于受漫长的自然进化选择和复杂的生态环境等因素的影响, 普野形成了极其丰富的遗传多样性, 蕴含大量的优异基因。普野是解决目前水稻生产中诸多难题的重要物质基础和遗传资源宝库, 也是研究水稻起源和演化的珍贵材料。我国是世界上原产普野的主要国家之一。普野在我国海南、云南、湖南、广西、广东、江西、福建、台湾8个省区都有分布, 主要分布于东经100°40'~121°15'、北纬18°09'~28°14'、海拔25~700 m的地区。

自1917年 Merrill 在广东东江中下游地区罗浮山麓至石龙平原发现普野^[2]以来, 许多科学家都以普野为研究材料, 既研究其特征特性、优异基因, 又研究其有利基因的转化^[3]。早期主要研究普野的收集、整理、野栽杂交育种, 后期主要研究普野的种间关系及居群遗传多样性、资源保存、优异基因的挖掘利用等。我国自20世纪20年代开始进行野生稻研究, 先后两次进行野生稻资源普查, 现已基本查清我国野生稻的分布情况, 并且在普野资源保护和利用方面取得了较大进展。

1 命名、分类与形态特征

普野是禾本科稻属中居群最多, 数量最大, 分布最广的种。由于野栽自然杂交类型的多样性, 在分类学上仍存在有待解决的问题^[4]。国际上普野的命名和分类十分混乱, 迄今已有15个命名^[5]。国际上常用的普野学名有 *Oryza sativa* L. f. *spontanea* (指一年生)、*O. perennis* Mench (指多年生)、*O. rufipogon* Griff (包括一年生、多年生和中间类型)、*O. rufipogon* Griff (指多年生)。近年来, *O. rufipogon* 已被分类学家广泛接受。普野在种内分化成两个生态型, 通常在 *O. rufipogon* 的名称下作为一个种来看待。有人将其分成两个种, 即一年

生普野(*O. nivara*)和多年生普野(*O. rufipogon*)。随着对野生稻研究的不断深入, 目前对普野有一个比较统一的单位学分类和命名, 即一年生普通野生稻(*O. nivara*)和多年生普通野生稻(*O. rufipogon*)。中国普野以往沿用以栽培稻命名的学名 *Oryza sativa* L. f. *spontanea*, 现用 *Oryza rufipogon*, 而将 *Oryza sativa* L. f. *spontanea* 作为野生稻与栽培稻间自然杂交产生的杂草型种系。

中国普野的形态特征可以描述为: 具有强大的须根系, 有不定根, 能宿根越冬; 株高60~300 cm, 有6~12个地上茎节, 分蘖能力强; 叶披针形且狭长, 叶耳黄绿色或淡紫色, 有茸毛; 叶舌膜质, 顶部尖二裂, 无茸毛; 叶枕无色或紫色; 基部叶鞘紫, 淡紫或绿色; 穗枝散生; 穗颈较长; 枝梗少, 一般无第2枝梗; 着粒稀疏, 每穗20~60粒; 谷粒细长或狭长形, 长7.0~9.0 mm, 宽2.0~2.7 mm, L/W>3.1, 千粒重18~22 g; 内外颖开花时淡绿色, 成熟时灰褐色或黑褐色; 外稃表面具有中间型双峰乳突; 芒淡红色, 坚硬, 或者无芒; 花药较长, 约5.0~6.0 mm; 柱头紫色或者无色, 外露; 结实率低; 极易脱粒; 米粒红色或红褐色。

2 优异基因的研究及利用

普野具有许多可供水稻育种利用的优异基因。普野中已鉴定出的优良性状多达20余种, 主要有抗病虫害、抗不良环境、米质优、胞质雄性不育、根系发达、分蘖力强、柱头外露率高、蛋白质含量高、功能叶耐衰老、再生能力强等^[3]。普野的研究与利用已成为水稻遗传育种、抗逆生物学研究的热点。

2.1 抗病性及利用 抗病育种成败的关键在于稳定抗源的选用。普野具有抗病性强, 抗谱广等特性, 是丰富的稻作病害抗源。广东农业科学院“七五”期间鉴定2064份普野对白叶枯病抗性, 属高抗4份、抗病58份、中抗332份; 鉴定普野1626份抗稻瘟病, 结果选出0级17份、1级5份、2级1份、3级4份。“八五”期间鉴定493份普野, 获高抗白叶枯病1份、

基金项目 国家863计划项目(2002AA212091)。

作者简介 韩飞(1984-), 男, 安徽肥东人, 硕士研究生, 研究方向: 作物遗传育种。

收稿日期 2007-05-06

抗病84份、中抗257份;鉴定2 000余份普野抗性,得到一批单抗或多抗材料,如高抗稻瘟病兼抗白叶枯病材料S1011、S1153和S2159等,中抗纹枯病兼抗稻瘟病、细菌性条斑病材料S1001和S3192,中抗纹枯病兼抗稻瘟病材料S1031、S3304和S8153,抗细菌性条斑病材料S7164和S7609^[6]。李友荣等对湖南茶陵和江永普野的白叶枯和稻瘟病抗性进行评价,发掘出全生育期抗白叶枯病的普野种质4份,抗白叶枯、抗稻瘟病的普野种质2份,并育成含普野白叶枯抗性基因、质优的栽培稻新种质6个^[7]。

章崎等从广西普野中筛选出显性、全生育期高抗侵染所有栽培稻白叶枯病抗性基因的菲律宾小种6(P6)的新抗源RBB16,并育成纯合抗病系H4和近等基因系CBB23^[8]。2000年育成第2对携Xa23的近等基因系CBB23(B),并将Xa23定位于水稻第11号染色体OSR06和RM24标记附近,便于杂交水稻的抗性改良。IRRI从*O. nivara*中鉴定出惟一抗草丛矮缩病的抗源,并成功地把抗性基因Gv导入栽培稻。此后,IRRI育成的IR系列品种都具有该基因而抗草丛矮缩病^[9]。

2.2 抗虫性及利用 对普野抗虫性的鉴定主要是褐稻虱、白背虱、稻瘿蚊、三化螟等。广西农业科学院在“七五”期间鉴定1 412份普野对褐稻虱的抗性,选出免疫3份、高抗83份、中抗96份。广东农业科学院选出抗褐稻飞虱抗源有S3026、S7468、S7536等7份,抗白背飞虱的有S324、S9004等6份,抗稻瘿蚊的有S1112、S7553、S1192等7份,抗三化螟的有S2136、S2023等7份。谭玉娟等发现,广东澄海普野对三化螟、褐稻虱有明显的抗性,分蘖期三化螟幼虫、褐稻虱对其危害小,其苗期对褐稻虱的危害反应小^[10]。姜文正等发现,东乡野生稻高抗倒纵卷叶螟,高抗二、三化螟和大螟,原因是普野的茎秆相对较厚,维管束发达,厚壁组织结实,茎秆细而硬,剑叶特窄,主脉较粗硬,与栽培稻叶片虽同为革质,但难以纵卷^[11]。秦学毅等发现,普野所具有的特异广谱高抗褐稻虱基因受2对隐性基因控制,并成功地将抗性基因导入栽培稻中,获得一批含抗性的育种中间材料和一个优质高产新品系^[12]。李容柏等利用普野稻褐飞虱抗源,培育出5个优质高产抗稻褐飞虱育种品系和杂交稻组合^[13]。

2.3 耐逆基因及利用 水稻低温冷害是世界性难题。我国每年因低温冷害而损失稻谷30~50万t。普野中具有很强的抗逆特性,如耐寒性、耐旱性、耐盐碱性等。通过对普野耐寒性的鉴定,广西农业科学院筛选出在高寒山区自然条件下正常越冬(低于4℃,连续20~30d)的材料700余份。这些材料可在人工气候箱内三叶期时经受6℃连续6d和抽穗期时经受15℃连续6d的低温处理,得到表现耐寒性强的材料4份、较强的20余份^[14]。江西东乡普野是迄今分布最北的一种普野。研究发现,东乡普野能耐1月份平均气温5.2℃、极端最低气温-8.5℃。萍乡市农科所发现,不仅东乡普野宿根能安全渡过冬季半个多月低于0℃的低温,而且在幼苗、抽穗期都能抗长期低温寒潮^[15]。

陈大洲等研究表明,东乡普野的耐寒性是由多个基因控制的数量遗传性状,在第4、8染色体上有与耐寒性连锁的SSR标记——RM280、RM37,但这2个标记的贡献率分别仅为36%和27%^[16]。为了获得更精确的标记,他们又定位了2

个源于东乡普野的耐寒基因。一个基因位于第4染色体,在标记RM27和RC620之间,距RM27 4.0 cm,距RC620 1.2 cm,该基因可降低死苗率16.7%;另一基因位于第8染色体,在标记RM210和RM256之间,距RM210 7.0 cm,距RM256 0.8 cm,该基因可降低死苗率17.3%。刘凤霞等对东乡普野孕穗开花期耐冷性进行了分析,在第1、6、11染色体上定位了3个影响孕穗开花期耐冷性基因QTL,其中2个QTL位点来自普野的等位基因,能提供回交群体孕穗开花期的耐冷性^[17]。陈大洲等采用“双重低温加压选择法”进行耐冷性筛选与鉴定,获得一批耐冷性较强的东乡普野杂交后代材料,选育出能越冬的水稻品系“4913-1”等14个,其中除2个长芒外,其他形状近似栽培稻,是优良的耐冷性育种材料^[18]。

2.4 产量性状及利用 选育高产优质、抗病性强的水稻品种是育种家们的共同理想。Xiao等研究表明,在水稻中存在影响产量性状的两个正效QTL,即yld1.1和yld2.1,分别位于第1染色体和第2染色体上,与标记RM5、RC256连锁^[19]。这两个位点的表型效应估计值分别为1.2和1.1 t/hm²,与杂交水稻品种威优64相比,yld1.1可以提高产量18%,yld2.1可提高产量17%。另外,yld1.1和yld2.1还能明显提高每穗粒数,但与千粒重、株高以及生育期等性状无相关性。Martinez等在对220~300个栽培稻与普野杂交的BC₂F₂代家系进行多点重复试验时发现,产量性状有超亲分离现象,若干BC9022/普野的家系比BC9022增产5%~15%^[20]。这表明从普野渗入的一些基因对提高产量的品种改良十分有益。李德军等对株高、产量等6个性状进行QTL定位,测得52个QTL,其中在水稻第2、11染色体上发现来自普野的两个高产QTL,可提高栽培稻桂朝2号单株产量25.9%和23.2%,其中第2染色体上的高产QTL贡献率高达16%^[21]。Yuan等培育了一个带有普野高产QTL的恢复系Q611,以它配成杂种J23A/Q611在2001年晚季重复实验中的产量比对照高35%^[22]。

2.5 优良稻米品质及利用 普野中存在许多优良稻米品质,主要表现为米粒细长、无腹白、玻璃质、米粒坚硬不易破碎且蛋白质、赖氨酸含量较高。普野蛋白质含量一般在10%以上,比栽培稻高,甚至高出2倍多。广东农业科学院分析528份普野,蛋白质含量变幅为8.53%~17.42%,平均达11.9%,蛋白质含量15%以上的综合性状好的有S1067、S3022、S3356等10余份^[23]。广西农业科学院分析1 256份普野,蛋白质含量变幅为8.05%~17.08%,并获得一批蛋白质含量15%以上、性状较好的YD2-0391、YD2-0127、YD2-1500等20多份。江西农业科学院分析173份普野外观品质优的材料有168份,占97.19%,测定普野每100g干稻米19种氨基酸总量达11.23~11.28g,蛋白质总含量达12.2%,缬氨酸含量达1.08~1.13g,赖氨酸含量达0.431~0.436g^[24]。碾磨品质、蒸煮品质和食味品质都优良的材料也能在广西普野中找到。李子先等从东乡普野中将具有育种价值的基因转移到栽培稻品种中,育成优质早籼稻^[24]。庞汉华等利用中作190/RBB16杂交组合F₁花培出稳定株系96-23,其株型紧凑,株高115~130cm,茎秆粗壮,分蘖力强,有效穗6~11个,粒密、穗大、粒多(182~281粒),后期青枝立秆结实率高,偏梗,难脱粒,米质优,蛋白质含量13.37%,全生育期138~145

d^[25]。另外,广东农业科学院、广西农业科学院采用野栽杂交后代花药培养方法,获得了一批具有稳定优良性状米质的品系,现已扩大试种推广。

2.6 胞质雄性不育性及利用 胞质雄性不育性在普野中普遍存在。它是水稻杂种优势利用的基础。袁隆平利用花粉败育型的普野育成野败型不育系,实现了杂交水稻“三系”配套。目前水稻生产上使用的杂交组合95%以上是由野败型或与野败型相类似的胞质不育系配出的^[26]。广东农业科学院从不同地区生态各异的1 050份普野选出全不育的有S8045、S7002等24份,近全不育的有S2049、S1179等12份,高不育的有S1039、S1112等35份,综合性状好、全不育的有S1167、S2050、S2051等18份。这些都是培育杂交稻不育系较好的资源。由它们育成了S8045 珍汕97A、S7002 梅春A、S1102 莲塘早A、S9028 东A等不育系^[27]。江西萍乡市农业科学院利用野败与栽培稻杂交,经多代核置换,培育成珍汕97A和二九矮四号A,此后培育出献党A、691A、75785A、75784A、77AB A和献改A。这些不育系材料的不育性稳定,柱头外露率高,且具有优质、抗病虫等优良性状的特点,其恢复谱较广,较容易配置出早熟、米质优、抗性好、产量高的强优势组合,是杂交稻开发利用中有较好前景的新质源材料。

2.7 其他优异特性及利用 除上述特性外,普野还有许多栽培稻不具有或已消失的优良特性。广西普野中有大批功能叶耐衰老的材料,有的材料在抽穗后3个月进入严冬季节尚有2~3片青叶^[28]。广西合浦有些普野分布于海水倒流的盐碱地上,耐盐碱性很强,是理想的耐盐育种资源^[29]。王明全等对稻属不同种及部分普野的光周期反应进行比较,发现供试材料在短日下能提早抽穗,它们对短日诱导的敏感程度与染色体组有一定关系,AA染色体组的稻种光周期反应呈明显的多样性^[30]。江西、湖南农业科学院对普野光周期反应特性有过报道,认为普野都属于敏感类型。普野的感光性可以在两系杂交稻育种上发挥重大作用。

3 展望

水稻是世界上最重要的粮食作物之一,全球近一半的人口以稻米为主食。面对21世纪中国13亿人口粮食安全的重大问题,提高稻谷产量仍占有举足轻重的地位。而在当今全球人口继续增长而耕地面积、水资源逐渐减少的严峻挑战下,只有提高水稻的单位面积产量才能满足人类不断增加的粮食需求。在增加稻谷单位产量的诸多因素中,选育优良品种是首要因素。要在水稻育种上再次实现突破,关键在于进一步开发和利用稻种基因源丰富的遗传多样性。通过不断扩大栽培稻改良品种的遗传基础,获得适应生产需要的新品种。

研究表明,普野是水稻育种宝贵的遗传种质资源。普野中广泛存在着可用于栽培品种改良的优异基因,特别是育种急需而栽培稻缺乏的关键性基因。但迄今可利用的基因还很少。所以,首先今后应不断地收集、整理、鉴定普野特性,探讨稻属系统发育关系,不断研究其抗病虫害机理和其他优异基因的转育机理,以提高栽培稻的产量潜力、改良稻米品质、增强其对不良环境因子的抗性和耐性。第二,要创建一套切实可行的优异基因转移方法,深入研究花粉管通道法、基因枪轰击法和农杆菌介导法的分子原理,加强花药培养、

幼穗培养、胚培养和原生质融合等相关的生物技术研究。第三,要建立一套快速、准确的水稻DNA标记辅助育种体系。育种是一项耗时、费力的工作,而选择是育种工作中难度最大、最关键的环节。DNA标记技术的出现使得在育种工作中对复杂性状进行标记辅助选择的设想成为现实。而鉴定普野中与重要目标性状紧密连锁的DNA标记和构建精细的分子连锁图谱是DNA标记辅助育种工作的重点。可以预见,随着野生稻中各种优异基因的明了清晰和现代生物技术的迅速发展及其广泛地应用于栽培稻育种实践,普野将在未来水稻品种的改良中发挥更大的作用。

参考文献

- [1] 丁颖. 中国栽培稻种的起源及其演变[J]. 农业学报, 1957, 8(3): 243-260.
- [2] MERRILL E D. *Oryza sativa* L [J]. *Philipp Journ Sci*, 1917, 12(2): 2.
- [3] 应存山, 颜辉煌. 野生稻有利基因转移技术[J]. 世界农业, 1993(8): 22-23.
- [4] 李道远, 陈成斌. 中国普通野生稻的分类学问题探讨[J]. 西南农业学报, 1993, 6(1): 1-6.
- [5] 卢宝荣, 葛颂, 桑涛, 等. 稻属分类的现状及其存在问题[J]. 植物分类学报, 2001, 39(4): 373-388.
- [6] 熊振民. 中国水稻科学[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1990: 22-27.
- [7] 李友荣, 候小华. 湖南野生稻抗病性评价与种质创新[J]. 湖南农业科学, 2001(6): 14-18.
- [8] 章琦, 赵炳宇, 赵开军, 等. 普通野生稻的抗水稻白叶枯病 *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae* 新基因 Xa 23 的鉴定和分子标记定位[J]. 作物学报, 2000, 26(5): 536-542.
- [9] 钟代彬, 罗利军, 应存山. 野生稻有利基因转移研究进展[J]. 中国水稻科学, 2000, 14(2): 103-106.
- [10] 谭玉娟, 张扬, 潘项, 等. 一个普通野生稻资源对三化螟、褐稻虱的抗性研究[J]. 中国水稻科学, 1993, 7(4): 246.
- [11] 姜文正, 涂英文, 丁忠华, 等. 东乡野生稻研究[J]. 作物品种资源, 1988(3): 1-4.
- [12] 秦学毅, 韦素美. 普通野生稻抗褐稻虱基因导入栽培稻研究[J]. 广西农业科学, 2002(2): 57-59.
- [13] 李容柏, 秦学毅, 韦素美, 等. 普通野生稻稻褐飞虱抗性在水稻改良中的利用研究[J]. 广西农业生物科学, 2003, 22(2): 75-83.
- [14] 秦学毅. 广西野生稻品质鉴定初报[C]// 吴妙. 野生稻资源研究论文选编. 北京: 中国科学技术出版社, 1990: 46-49.
- [15] 吴妙. 野生稻资源研究的主要进展和初步体会[C]// 吴妙. 野生稻资源研究论文选编. 北京: 中国科学技术出版社, 1990: 69-75.
- [16] 陈大洲, 钟平安, 肖叶青, 等. 利用SSR标记定位东乡野生稻苗期耐冷性基因[J]. 江西农业大学学报, 2002, 24(6): 754-756.
- [17] 刘凤霞, 孙传清, 谭禄宾, 等. 江西东乡野生稻孕穗开花期耐冷基因定位[J]. 科学通报, 2003, 48(17): 1864-1867.
- [18] 陈大洲, 邓仁根, 肖叶青, 等. 东乡野生稻抗寒基因的利用与前景展望[J]. 江西农业学报, 1998, 10(1): 65-68.
- [19] XIAO J, GRANILLO S, AHNS N, et al. *Ceres* from wild rice improve yield [J]. *Nature*, 1996, 384: 223-224.
- [20] MARIÑEZ C P, TOHMEJ, LOPEZ J, et al. *Genetic status of rice improvement through use of wild rice species at CAT* [J]. *Agronomia Mesoamericana*, 1998, 9(1): 10-17.
- [21] 李德军, 孙传清, 付永彩, 等. 利用AB QIL法定位江西东乡野生稻中的高产基因[J]. 科学通报, 2002, 47(11): 854-858.
- [22] YUAN L P. *Recent progress in breeding super hybrid rice in China* [M]. Beijing: Science and Technology Press, 2002.
- [23] 庞汉华. 普通野生稻优异种质资源主要特点与利用展望[J]. 种子, 1998(3): 31-32.
- [24] 李子先, 刘国平, 陈忠友. 中国东乡野生稻遗传因子转移的研究[J]. 遗传学报, 1994, 21(2): 133-146.
- [25] 庞汉华. 栽培稻与野生稻杂交花培创新种质的研究[J]. 作物品种资源, 1999(2): 10-12.
- [26] 范树国, 张再君. 中国野生稻遗传资源的保护及其在育种的应用[J]. 生物多样性, 2000(2): 198-204.
- [27] 刘雪贞, 潘大建, 吴维瑞, 等. 广东野生稻雄性不育性的利用研究[J]. 广东农业科学, 2001(3): 7-9.
- [28] 秦前锦, 李桂菊, 宋发菊, 等. 野生稻资源的特异性状与超高产育种[J]. 湖北农业科学, 2000(6): 16-18.
- [29] 庞汉华, 杨庆文, 赵江. 中国野生稻资源考察、鉴定和保存概况[J]. 植物遗传资源科学, 2000, 1(4): 52-56.
- [30] 王明全, 唐明. 野生稻光周期反应研究[J]. 武汉植物学研究, 1998, 16(3): 213-218.