



ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

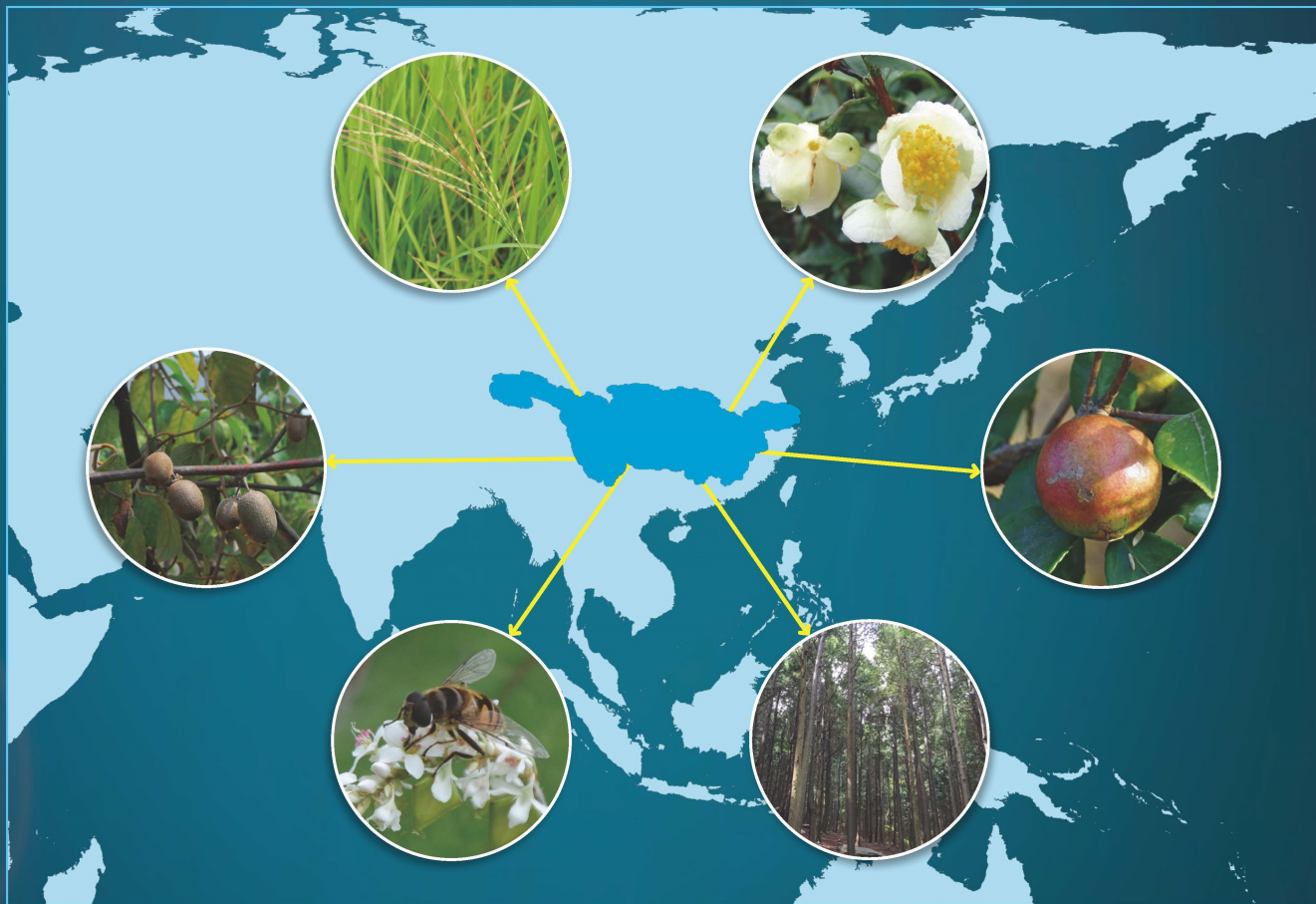
BIODIVERSITY SCIENCE

生物多样性

第26卷 第4期
2018年4月

Vol. 26 No. 4
April 2018

长江大保护与植物遗传多样性专辑



主 办

中国科学院生物多样性委员会

中国植物学会

中国科学院植物研究所

中国科学院动物研究所

中国科学院微生物研究所

Biodiversity Committee, CAS

Botanical Society of China

Institute of Botany, CAS

Institute of Zoology, CAS

Institute of Microbiology, CAS

<http://www.biodiversity-science.net>

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第26卷 第4期 2018年4月

目次

编者按

- 327 长江大保护事业呼吁重视植物遗传多样性的保护和可持续利用
李 琴 陈家宽

综述

- 333 长江流域农作物起源及其与生物多样性特征的关联
赵 耀 陈家宽
- 346 水稻驯化与长江文明
宋志平 陈家宽 赵 耀
- 357 栽培茶树的驯化起源与传播
张文驹 戎 俊 韦朝领 高连明 陈家宽
- 373 长江流域野生猕猴桃遗传资源的潜在价值、现状分析与保护策略
王玉国 杨 洁 陈家宽

- 384 油茶栽培历史与长江流域油茶遗传资源
秦声远 戎 俊 张文驹 陈家宽
- 396 虫媒传粉植物荞麦的生物学特性与研究进展
吴凌云 黄双全
- 406 长江流域林木资源的重要性及种质资源保护
叶俊伟 张云飞 王晓娟 蔡 荔 陈家宽
- 414 栽培植物野生近缘种的保护与利用
赵 耀 李耕耘 杨 继
- 427 南昌大学生命科学研究院流域生态学研究所介绍
- 428 复旦大学生物多样性科学研究所介绍

封面: 我国近一半的特有栽培植物起源于长江流域。本专辑探讨了起源或主要分布于长江流域的代表性作物的驯化和栽培历史、遗传资源现状及其保护策略。封面图示 6 种起源或主要分布于长江流域(背景图中的蓝色区域)的代表性物种或其野生近缘种。从左上角开始, 顺时针依次为野生稻(*Oryza rufipogon*)、茶树(*Camellia sinensis* var. *assamica*)、普通油茶(*Camellia oleifera*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、长花柱的金荞麦(*Fagopyrum dibotrys*) (食蚜蝇在访问, 花序上可见三棱形幼果)和安息香猕猴桃(*Actinidia styracifolia*)。(设计者: 李琴; 照片提供者: 宋志平、张文驹、戎俊、李琴、黄双全和王玉国。)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 26 No. 4 April 2018

CONTENTS

Editorial

- 327 **The primary task of watershed-scale comprehensive conservation of Yangtze River Basin: Conservation and sustainable utilization of plant genetic diversity**

Qin Li and Jiakuan Chen

Reviews

- 333 **The origin of crops in the Yangtze River Basin and its relevance for biodiversity**

Yao Zhao and Jiakuan Chen

- 346 **Rice domestication and the Yangtze River civilization**

Zhiping Song, Jiakuan Chen and Yao Zhao

- 357 **Domestication origin and spread of cultivated tea plants**

Wenju Zhang, Jun Rong, Chaoling Wei, Lianming Gao and Jiakuan Chen

- 373 **Potential value, status analysis, and protection strategy of wild kiwifruit genetic resources in the Yangtze River Basin**

Yuguo Wang, Jie Yang and Jiakuan Chen

- 384 **Cultivation history of *Camellia oleifera* and genetic resources in the Yangtze River Basin**

Shengyuan Qin, Jun Rong, Wenju Zhang and Jiakuan Chen

- 396 **Insect-pollinated cereal buckwheats: Its biological characteristics and research progress**

Lingyun Wu and Shuangquan Huang

- 406 **The significance of forest resources and the conservation of germplasm resources in the Yangtze River Basin**

Junwei Ye, Yunfei Zhang, Xiaojuan Wang, Li Cai and Jiakuan Chen

- 414 **Conservation and utilization of wild relatives of cultivated plants**

Yao Zhao, Gengyun Li and Ji Yang

Cover Illustration: Nearly half of China's endemic cultivated plants originated in the Yangtze River Basin. This special issue reviews domestication and cultivation history, genetic resources, and protection strategies of representative crops and their wild relatives which originated or mainly distributed in the Yangtze River Basin. From the left corner turn clockwise, the cover image shows wild rice (*Oryza rufipogon*), tea plant (*Camellia sinensis* var. *assamica*), *Camellia oleifera*, timber forest tree *Cunninghamia lanceolata*, *Fagopyrum dibotrys* with a hover fly visiting long-style flowers, and kiwifruit (*Actinidia styracifolia*). (Designed by Qin Li. Photo Credit: Zhiping Song, Wenju Zhang, Jun Rong, Qin Li, Shuangquan Huang and Yuguo Wang.)



•编者按•

长江大保护事业呼吁重视植物遗传多样性的保护和可持续利用

李 琴^{1,2,3} 陈家宽^{1,3*}

1 (南昌大学生命科学研究院流域生态研究所, 南昌 330031)

2 (南昌大学鄱阳湖环境与资源利用教育部重点实验室, 南昌 330031)

3 (复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200438)

The primary task of watershed-scale comprehensive conservation of Yangtze River Basin: Conservation and sustainable utilization of plant genetic diversity

Qin Li^{1,2,3}, Jiakuan Chen^{1,3*}

1 Center for Watershed Ecology, Institute of Life Science, Nanchang University, Nanchang 330031

2 Key Laboratory of Poyang Lake Environment and Resource Utilization, Ministry of Education, Nanchang University, Nanchang 330031

3 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200438

1 植物遗传资源应当是今后生物多样性保护的重点

生物多样性是人类赖以生存和发展的物质基础, 具有巨大的生态服务功能。全球生物多样性每年为人类创造的服务价值远高于经济生产总值, 据 Costanza 等(1997, 2014)研究, 1995 年全球生态系统服务功能价值为 33 万亿美元, 当时全球国民生产总值(GNP)为 18 万亿美元; 2011 年全球生态系统服务功能价值达 125 万亿美元, 而全球 GNP 为 68.85 万亿美元。目前, 人类生存与发展主要还依赖于自然生态系统的巨大服务功能, 包括生物多样性提供的良好生态环境, 以及遗传多样性给农林牧渔新品种培育提供的物质基础。中国是世界上生物多样性最丰富的 12 个国家之一, 生物多样性的重要意义已被人们熟知。然而, 遗传多样性(遗传资源)作为生物多样性的重要组成部分及物种多样性和生态系统多样性的重要基础, 其实际和潜在价值尚未得到足够的认识和重视(中国生物多样性国情研究报告编写组,

1998, 2016; Li & Pritchard, 2009)。

本文所指的植物遗传资源包括栽培农作物、野生经济植物、野生和栽培经济林木、野生和栽培药材、花卉观赏植物和能源植物等。其中, 作物和林木遗传资源是维持农林产业可持续发展与竞争力以及粮食安全和能源的基础, 是国家重要的基础和战略资源。作物遗传资源是用于粮食和农业生产的作物及其野生近缘植物变异的综合, 包括物种多样性和遗传多样性, 是生物多样性中具有重要经济价值的部分。它们是农作物育种和技术研究的重要物质基础, 对于改良作物品种, 提高粮食和其他栽培植物的产量和质量具有十分重要的意义(Nass et al, 2012)。野生近缘种(crop wild relatives)是现有栽培植物的祖先或与之遗传关系较近的野生种, 它们含有现代栽培作物所没有的有益基因, 对于提高农业生产量和维持农业生态系统可持续发展越来越重要。林木资源可分为用材、经济林和防护林等树种。其中, 用材树种资源多样性体现在林木的种类多样性和种内遗传多样性两个层面, 丰富的野生林木资

收稿日期: 2018-03-20; 接受日期: 2018-04-16

基金项目: 鄱阳湖环境与资源利用教育部重点实验室开放课题(PYH2015-06)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jkchen@fudan.edu.cn

源为用材林树种培育、良种选育和林业产业发展奠定了坚实基础(郑勇奇, 2014)。栽培植物野生近缘种、野生和栽培林木遗传资源是植物遗传资源的重要组成部分, 有着巨大的直接和潜在经济和社会效益(王兵和鲁绍伟, 2009; Maxted et al, 2010)。

20世纪下半叶开始, 随着人口增长、农业扩张、工业化和城镇化加速推进以及经济、社会持续发展, 植物遗传资源面临了严重的威胁(Heywood et al, 2007)。在对植物遗传资源的保护中, 有建立种质资源库、基因库, 以及迁地、就地保护等形式, 特别是遗传资源库受到广泛关注并取得了重要成效, 迁地保护也有一定进展。但栽培植物与野生近缘种遗传多样性资源持续减少的趋势未得到根本扭转, 部分地区植物遗传资源亟待抢救。植物遗传资源保护面临的主要障碍之一是缺乏对植物遗传多样性的全面认识, 包括栽培植物与野生近缘种各自的分布模式、遗传结构、种群历史、相互关系和丧失情况等, 研究的严重滞后和信息的大量空白制约了对其制定合理有效的保护、保存和利用策略。国内外越来越重视植物遗传资源的研究和保护, 并已在认识上取得重要进展(王述民和张宗文, 2011)。《生物多样性战略计划》(2011–2020)(CBD-COP10)的战略目标B强调“减少生物多样性的直接压力和促进可持续利用”, 目标13强调“到2020年, 保持栽培植物、养殖和驯养动物及野生近缘物种, 包括其他社会经济及文化上宝贵物种的遗传多样性, 同时制定并执行减少遗传侵蚀和保护其遗传多样性的战略”。因此, 可以预见的将来, 植物遗传多样性将是保护重点。

2 长江流域植物遗传资源的战略地位和面临的威胁

中国的植物遗传资源及保存数量位于世界前列。我国是最大的、独立的世界栽培植物形态建成中心和栽培植物起源地(起源中心), 初生和次生起源于中国的作物有136种, 占全世界667种的20.4%(瓦维洛夫, 1982)。在全球约50,000个栽培植物野生近缘种(Maxted et al, 2012)中, 我国达24,000多个(于燕波等, 2013)。我国有作物840种, 栽培作物物种1,251个, 作物野生近缘种3,308个, 隶属176科619属(郑殿生等, 2011)。虽然我国野生近缘种的遗传多样性极为丰富, 但栽培种的遗传多样性却十分贫乏, 作物野生近缘种的研究与保护亟待重视(马

克平, 2012)。

长江流域是生物多样性极为丰富的区域。这是全流域自然地理、地质历史和人类文明史及其相互作用的综合结果(陈家宽等, 1997), 在我国乃至全球的生物多样性中独具特色。因其独特的地理位置和复杂的地质构造过程, 形成了多样的地形地貌, 并有着世界上同纬度地区最大的通江、浅水和草型湖泊群以及密集的支流, 发育了森林、草地、灌丛、湿地、荒漠多种自然生态系统(李琴和陈家宽, 2017), 特别是具有广泛分布的亚热带湿润森林区。流域内物理条件和地质演变历史以及光照、气温和降雨量等生态要素差异极大, 且各要素之间合理配置, 孕育了极为丰富的生物多样性, 包括各种生物类群, 植物或动物, 高等或低等, 原始或进化, 古老或现代分类群中的关键类群; 生态系统、物种、遗传的多样性水平极高(傅萃长, 2003; 于晓东等, 2005; 徐卫华等, 2006); 主要栽培植物、家养动物和淡水鱼类的种质资源丰富。长江及其周围湖群被列为“全球200”优先保护热点生态区之一(Olson & Dinerstein, 1998)。《中国生物多样性国情研究报告》确定的17个具有全球意义的生物多样性保护关键区域中有10个全部或部分位于长江流域(中国生物多样性国情研究报告编写组, 1998)。《中国生物多样性保护战略与行动计划(2011–2030)》确定的35个生物多样性保护优先区域中有11个全部或部分位于长江流域。可见, 长江流域生物多样性具有重要的战略地位。

长江流域与黄河流域同为世界四大农耕文明起源地之一。大量考古资料证明, 中国的原始农业和农耕文明起源于约1万年前的长江流域和黄河流域, 流域内具备生态要素的合理配置, 以及生物多样性提供的农作物野生近缘种、林木资源和家养动物野生种资源(陈家宽和李琴, 2014)。长江流域的作物遗传资源具有明显的地域性, 在流域自然条件演变和近万年农耕文明耕作制度下, 经历了漫长的自然选择和人工选择, 形成了丰富的遗传多样性。H. И. 瓦维洛夫的栽培植物起源中心学说认为, 中国中部和西部山区及其毗邻的低地(主要位于长江流域)是全球第一个最大的独立的世界农业发源地和栽培植物起源地, 是世界八大作物起源中心之一。全流域的栽培植物数量极大, 初生和次生中心植物种群变异大, 异型和野生近缘种多, 遗传多样性丰富, 特别是长江流域亚热带的栽培植物区系极为奇特

和丰富,在组成上与世界其他农业初始起源地有明显不同。在栽培植物种和属的潜力和优势上,也超出了其他起源地(瓦维洛夫,1982)。长江中上游地区是许多中国起源的栽培作物野生近缘种的多样性中心,而现在的长江中下游地区是水稻(*Oryza sativa*)、油菜(*Brassica campestris*)、桑(*Morus alba*)、茶(*Camellia sinensis*)、油茶(*Camellia oleifera*)、柑橘(*Citrus reticulata*)等的集中产区。长江流域亚热带森林生态系统的林木资源大多处于野生状态,分布极为广泛,生境多样,经过长期的适应和进化,也形成了丰富的种内遗传多样性。这一区域的主要用材树种有杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、毛竹(*Phyllostachys edulis*)等几十种,存在显著或极显著的群体内或群体间遗传变异,表现出显著的种源地理变异趋势(顾万春,2001),对育种和遗传改良有较高开发利用价值。

长期以来,由于长江流域具备符合全球经济生产力适宜温度的气候要素条件(Burke et al, 2015),一直是我国经济社会高速发展、人口密集的区域。随着长江经济带建设和长江大保护战略的推进,长江流域更成为我国经济社会发展、自然资源利用和生物多样性保护最具冲突的区域之一。目前,长江流域已建立的生物多样性自然保护体系中,学界和决策部门在物种多样性和生态系统多样性两方面已开展大量科研和保护工作,取得了卓有成效的保护成就。针对重要保护植物物种、哺乳动物、鸟类、两栖类、爬行类、水生生物,草地、荒漠、湿地、森林等生态系统的各类自然保护区约738个,总面积约47.3 km²,占全流域面积的22%(欧阳志云和朱春全,2011)。但是,对中华农耕文明史的生态学解读以及与人类生存和生产密切相关的植物遗传资源的研究和严格保护的战略意义,及其在全世界的重要地位尚没有引起人们足够的重视!

长江流域植物遗传资源保护还面临巨大威胁。目前,随着城镇化进程对土地利用格局的大幅改变、人类活动对湿地和森林生态系统的干扰以及生境片段化,流域内野生近缘种遗传资源丧失严重。主要表现在:(1)野生近缘种因栖息地被破坏、过度采挖、过度放牧等因素而消失;(2)作物种植品种单一化程度突出而导致遗传多样性逐渐丢失;(3)珍稀作物野生近缘植物分布居群或居群系统萎缩或消失,如江西东乡原有的9处野生稻保护居群仅剩2个

(王述民等,2011)。魏伟等(2008)提出9种中国应优先利用却被忽视或未被充分利用的首批植物资源名单,其中猕猴桃(*Actinidia chinensis*)、荞麦(*Fagopyrum esculentum*)、香橼(*Citrus medica*)、枇杷(*Eriobotrya japonica*)起源于长江流域,黄花菜(*Heremacallis citrina*)的主产区位于长江流域。除了主要和次要作物,其他一些具有潜在用途的作物遗传资源由于文化或历史等原因,很少被研究和开发利用,但它们能为社会发展带来巨大机遇(Williams & Haq, 2002)。从2001年至2014年,我国已建立189个物理隔离保护方式和72个主流化保护方式的农业野生植物原生境保护点,约1/3位于长江流域(中国生物多样性国情研究报告编写组,2016),但这种简单围墙式的保护措施缺少生态学原理与方法的科学支撑,其保护有效性如何和所保护种群的生存生长状态亟需开展跟踪和监测(于燕波等,2013)。另外,还有很多重要的作物及其野生近缘种遗传资源没有纳入自然保护区或成为重要的保护对象。而且,部分针对遗传资源的保护小区在管理上存在缺失,对保护对象缺乏科学的认识和研究,使保护工作难以发挥应有的成效。长江流域林木遗传资源在自然保护区、森林公园、风景名胜区等保护地内受到较好的保护,但在其他区域的保护难度较大,尤其是在大面积结构单一的人工林区域,原始天然林片段化、大量减少甚至消失,林木遗传资源原生性和完整性较差,其遗传多样性急剧下降。目前尚没有针对种质资源或遗传资源保护的立法,仅农业部《农作物种质资源管理办法》(2003)对植物种质资源的收集、整理、保存、利用等进行了规范,不足以依法有效保护。

3 长江流域植物遗传资源保护和可持续利用是长江大保护的主要任务之一

2016年,习近平总书记在推动长江经济带发展座谈会上强调:长江、黄河都是中华民族的发源地,都是中华民族的摇篮。当前和今后相当长一个时期,要把修复长江生态环境摆在压倒性位置,共抓大保护,不搞大开发。资源分布的时空格局决定了人类文明起源和经济社会发展的空间格局。历史上,文明的发端和兴衰都是与温度适宜、生态要素优势配置的湿地密切相关,长江流域的生物多样性资源是中华古文明起源、发展和繁荣的最重要物质基础之

一。今后,长江流域的资源不但是长江经济带和生态文明建设最重要的自然资本,而且长江流域和我国海岸带一起成为我国能否实现中国梦最为关键的自然地理区域。作物遗传资源是将来长江流域甚至全国农业可持续发展的命脉。因此,长江流域植物遗传战略资源的整体保护非常紧迫,需加大保护、研究、开发和可持续利用工作的力度,尽快全面系统地开展长江流域作物和林木遗传多样性的调查工作,摸清家底和尚未引起重视的遗传资源的濒危情况,基于它们的调查编目来制定完善和合理有效的遗传资源多样性研究、评估、保护、监测和可持续利用体系。

综上,长江流域植物遗传资源的保护和可持续利用是长江大保护战略的重要切入点和突破点之一。为此,复旦大学和南昌大学设计并组织出版了“长江大保护与植物遗传多样性”专辑,得到主编马克平先生的大力支持。本专辑包括本文在内共9篇文章,首先从长江流域农作物起源、农耕文明形成和发展着手,从历史与生态视角探讨了其与流域尺度上生物多样性的内在逻辑关系;在此基础上,选择了长江流域最有代表性并对全人类生存与发展有重要影响力的粮食作物——水稻和荞麦,经济作物——茶、油茶、猕猴桃,以及与人类生存、生活息息相关的林木资源,分别阐述了它们的发展历史以及遗传多样性现状、保护、可持续利用的紧迫性和策略;进而就长江流域的栽培植物野生近缘种的动态保护与可持续利用进行粗浅的讨论。

首先,赵耀和陈家宽(2018)梳理了长江流域起源的农作物信息,旨在厘清长江流域植物资源利用的动态变化,探讨栽培植物与生物多样性的关联;通过与其他农作物起源中心的比较,发现长江流域具有更优越的生态要素配置,其驯化作物类型表现出典型的亚热带湿润森林植被区特征;分析了长江流域农作物驯化相关的自然与人为因素,有助于更好地理解长江流域农耕文明的起源,推进长江流域的生态文明建设和可持续发展。

宋志平等(2018)综述了有关长江流域的水稻即亚洲栽培稻驯化起源的考古学和遗传学的研究进展,讨论了水稻驯化与稻作文化及长江文明的关系。最新的遗传学分析结果倾向认为栽培水稻(粳稻)最早起源于中国华南地区,考古学证据则表明水稻最先于12,000–10,000年前在中国长江流域被驯化。

水稻驯化和稻作农业的发展催生了长江文明。这些进展促进了我们对水稻驯化、稻作文化和长江文明的认识,对长江流域的重要植物资源的保护也有启示意义。张文驹等(2018)总结了近年茶的栽培类型的驯化起源的相关进展,综述关于栽培茶起源的文献学、语音学、遗传学和考古学证据,推测在茶知识及栽培品种的传播过程中,各地野生近缘植物的基因渗入到栽培类型中,或各地居民直接用当地野生茶培育出新的栽培茶类型,从而导致遗传上的复杂性和语言上的一致性并存。茶树的祖先类型、起源地点、起源时间以及栽培品种的演变历程都需要更为明确的证据,未来应该以整个茶组植物为对象,开展茶文化、群体遗传学、谱系地理、人类学、气候变化、考古等多学科的综合分析。王玉国等(2018)回顾了栽培猕猴桃的驯化简史与猕猴桃属植物系统分类的研究进展,对长江流域野生猕猴桃资源的潜在价值、现状和保护进行了分析,并提出相应的保护策略:建立长效的保护机制、加强遗传资源的基础科研调查和系统评价,以及健全种质资源保存规范和促进可持续利用。秦声远等(2018)梳理了油茶的栽培历史和普通油茶野生近缘种,统计分析了普通油茶野生近缘种——山茶属油茶组和短柱茶组物种的分布地,并与野生普通油茶的潜在分布区进行了比较,发现长江流域与珠江流域分水岭地区是油茶组和短柱茶组物种多样性最高的地区;并对普通油茶及其野生近缘种的保护、挖掘和利用提出建议。吴凌云和黄双全(2018)论述了荞麦的栽培历史、种植现状及经济药用价值;梳理了荞麦属的分类地位、野生种质资源的分布、种间系统关系和栽培荞麦的起源与祖先的研究进展,孢粉学和考古学的证据显示4,500年前在长江流域就有荞麦种植;指出要加强对荞麦属的基础生物学特性研究,进一步来论证荞麦的起源,保护、挖掘和利用这一种质资源。叶俊伟等(2018)在阐述长江流域林木资源现状的基础上,通过对长江流域早期文明孕育和发展以及国内现代木材产业发展历史和未来规划的分析,阐述了林木(种质)资源的重要性,并针对目前林木种质资源保护存在的家底不清和保存体系不完善的问题,提出应尽快完成林木种质资源的全面调查和重要树种的多样性分析,并完善原地、异地和设施保存相结合的保存体系。

最后,赵耀等(2018)总结了国内外对栽培植物

野生近缘种进行原生境保护与迁地保护所取得的进展, 并基于我国实际情况提出了栽培植物野生近缘种的保护建议。对栽培植物野生近缘种利用技术进行了梳理, 探讨了其可持续利用的新思路, 并以长江流域几种代表性栽培植物为案例, 对主要作物类型的保护和利用情况进行了探讨。

对于长江流域生物多样性和植物遗传多样性研究和保护, 本专辑只是管中窥豹。通过本专辑, 我们呼吁决策部门和学界对栽培作物及其野生近缘种的遗传资源给予更多的关注与思考, 高度重视这类战略资源保护、挖掘与利用的科学研究与战略布局, 要在国家重大研发计划与保护地建设上尽快安排, 并率先在长江流域取得突破。长江流域是中国植物遗传资源和作物野生近缘种分布的最重要区域之一, 也是承载中华文明过去和未来的关键地区, 遗传多样性保护、开发和利用任重而道远!

致谢: 本文承蒙叶俊伟博士提出重要修改建议, 特此感谢。

参考文献

- Burke M, Hsiang SM, Miguel E (2015) Global non-linear effect of temperature on economic production. *Nature*, 527, 235–239.
- Chen JK, Li B, Wu QH (1997) Biodiversity of Yangtze River Basin and countermeasure to the coordinated development of economy. *Chinese Biodiversity*, 5, 217–219. (in Chinese with English abstract) [陈家宽, 李博, 吴千红 (1997) 长江流域的生物多样性及其与经济协调发展的对策. *生物多样性*, 5, 217–219.]
- Chen JK, Li Q (2014) *Ecological Civilization: The Inevitable Choice of Human History Development*. Chongqing Publishing Group, Chongqing. (in Chinese) [陈家宽, 李琴 (2014) 生态文明: 人类历史发展的必然选择. 重庆出版社, 重庆.]
- Compilation Group of China's Biodiversity: A Country Study (1998) *China's Biodiversity: A Country Study*. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国生物多样性国情研究报告编写组 (1998) 中国生物多样性国情研究报告. 中国环境科学出版社, 北京.]
- Compilation Group of China's Biodiversity: A Country Study (2016) *China's Biodiversity: A Country Study (II)*. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国生物多样性国情研究报告编写组 (2016) 中国生物多样性国情研究报告(II). 中国环境科学出版社, 北京.]
- Costanza R, D'Arge R, Groot RD, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naem S, O'Neill, RV, Paruelo J (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 3–15.
- Costanza R, Groot RD, Sutton P, Ploeg SVD, Anderson SJ, Kubiszewski I, Farber S, Turner RK (2014) Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change*, 26, 152–158.
- Fu CC (2003) *Spatial Pattern and Resource Analysis of Fish Diversity in Yangtze River Basin*. PhD dissertation, Fudan University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [傅萃长 (2003) 长江流域鱼类多样性空间格局与资源分析——兼论银鱼的生物多样性与系统发育. 博士学位论文, 复旦大学, 上海.]
- Gu WC (2001) *China Planting: Forestry*. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [顾万春 (2001) 中国种植业大观·林业卷. 中国农业科技出版社, 北京.]
- Heywood V, Casas A, Ford-Lloyd B, Kell S, Maxted N (2007) Conservation and sustainable use of crop wild relatives. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 121, 245–255.
- Li DZ, Pritchard HW (2009) The science and economics of *ex situ* plant conservation. *Trends in Plant Science*, 14, 614–621.
- Li Q, Chen JK (2017) Theoretical thinking of the Great Yangtze River Protection: Natural capital, tracing civilization and protection countermeasures of the Yangtze River Basin. *Science*, 69, 29–32. (in Chinese) [李琴, 陈家宽 (2017) 长江大保护的理論思考: 长江流域的自然资本、文明溯源及保护对策. *科学*, 69, 29–32.]
- Ma KP (2012) Studies and conservation of crop wild relatives should be promoted. *Biodiversity Science*, 20, 641–642. (in Chinese) [马克平 (2012) 作物野生近缘种的研究与保护需要重视. *生物多样性*, 20, 641–642.]
- Maxted N, Kell S, Álvaro T, Dulloo E, Heywood V, Hodgkin T, Hunter D, Guarino L, Jarvis A, Ford-Lloyd B (2010) A global approach to crop wild relative conservation: Securing the gene pool for food and agriculture. *Kew Bulletin*, 65, 561–576.
- Maxted N, Kell S, Fordlloyd B, Dulloo E, Álvaro T (2012) Toward the systematic conservation of global crop wild relative diversity. *Crop Science*, 52, 774.
- Nass LL, Sigrist MS, Ribeiro CSDC, Reifschneider FJB (2012) Genetic resources: The basis for sustainable and competitive plant breeding. *Crop Breeding & Applied Biotechnology*, 12, 75–86.
- Olson DM, Dinerstein E (1998) The Global 200: A representation approach to conserving the earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology*, 12, 502–515.
- Ouyang ZY, Zhu CQ (2011) *Atlas of Biodiversity and Conservation in the Yangtze River Basin*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [欧阳志云, 朱春全 (2011) 长江流域生物多样性格局与保护图集. 科学出版社, 北京.]
- Qin SY, Rong J, Zhang WJ, Chen JK (2018) Cultivation history of *Camellia oleifera* and its genetic resources in the Yangtze River Basin. *Biodiversity Science*, 26, 384–395. (in

- Chinese with English abstract) [秦声远, 戎俊, 张文驹, 陈家宽 (2018) 油茶栽培历史与长江流域油茶遗传资源. 生物多样性, 26, 384–395.]
- Song ZP, Chen JK, Zhao Y (2018) Rice domestication and the Yangtze River civilization. *Biodiversity Science*, 26, 346–356. (in Chinese with English abstract) [宋志平, 陈家宽, 赵耀 (2018) 水稻驯化与长江文明. 生物多样性, 26, 346–356.]
- Vavilov NI (translated by Dong YC) (1982) Origin and Geography of Cultivated Plants. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [H. Ё. 瓦维洛夫(董玉琛译) (1982) 主要栽培植物的世界起源中心. 中国农业出版社, 北京.]
- Wang B, Lu SW (2009) Evaluation of economic forest ecosystem services in China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 417–425. (in Chinese with English abstract) [王兵, 鲁绍伟 (2009) 中国经济林生态系统服务价值评估. 应用生态学报, 20, 417–425.]
- Wang SM, Li LH, Li Y, Lu XX, Yang QW, Cao YS, Zhang ZW, Gao WD, Qiu LJ, Wan JM, Liu X (2011) Status of plant genetic resources for food and agriculture in China (I). *Journal of Plant Genetic Resources*, 12, 167–177. (in Chinese with English abstract) [王述民, 李立会, 黎裕, 卢新雄, 杨庆文, 曹永生, 张宗文, 高卫东, 邱丽娟, 万建民, 刘旭 (2011) 中国粮食和农业植物遗传资源状况报告(I). 植物遗传资源学报, 12, 1–12.]
- Wang SM, Zhang ZW (2011) The state of the world's plant genetic resources for food and agriculture. *Journal of Plant Genetic Resources*, 12, 325–338. (in Chinese with English abstract) [王述民, 张宗文 (2011) 世界粮食和农业植物遗传资源保护与利用现状. 植物遗传资源学报, 12, 325–338.]
- Wang YG, Yang J, Chen JK (2018) Potential value, status analysis, and protection strategy of wild kiwifruit genetic resources in the Yangtze River Basin. *Biodiversity Science*, 26, 373–383. (in Chinese with English abstract) [王玉国, 杨洁, 陈家宽 (2018) 长江流域野生猕猴桃遗传资源的潜在价值、现状分析与保护策略. 生物多样性, 26, 373–383.]
- Wei W, Qiu LJ, Zhang ZY, Zhou HF, Li HY (2008) Neglected and underutilized plant species: First recommendation list for China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 9, 406–410. (in Chinese with English abstract) [魏伟, 邱丽娟, 张增艳, 周海飞, 李英慧 (2008) 被忽视和未被充分利用植物物种: 中国首批推荐名单. 植物遗传资源学报, 9, 406–410.]
- Williams JT, Haq N (2002) Global research on underutilized crops. An assessment of current activities and proposals for enhanced activities. International Centre for Underutilised Crops.
- Wu LY, Huang SQ (2018) Insect-pollinated cereal buckwheats: Its biological characteristics and research progress. *Biodiversity Science*, 26, 396–405. (in Chinese with English abstract) [吴凌云, 黄双全 (2018) 虫媒传粉的谷物类作物——荞麦的生物学特性与研究进展. 生物多样性, 26, 396–405.]
- Xu WH, Ouyang ZY, Huang H, Wang XK, Miao H, Zheng H (2006) Priority analysis on conserving China's terrestrial ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 271–280. (in Chinese with English abstract) [徐卫华, 欧阳志云, 黄璜, 王效科, 苗鸿, 郑华 (2006) 中国陆地优先保护生态系统分析. 生态学报, 26, 271–280.]
- Ye JW, Zhang YF, Wang XJ, Cai L, Chen JK (2018) The significance of forest resources and the conservation of germplasm resources in the Yangtze River Basin. *Biodiversity Science*, 26, 406–413. (in Chinese with English abstract) [叶俊伟, 张云飞, 王晓娟, 蔡荔, 陈家宽 (2018) 长江流域林木资源的重要性及种质资源保护. 生物多样性, 26, 406–413.]
- Yu XD, Luo TH, Wu YM, Zhou HZ (2005) A large-scale pattern in species diversity of amphibians in the Yangtze River Basin. *Zoological Research*, 26, 565–579. (in Chinese with English abstract) [于晓东, 罗天宏, 伍玉明, 周红章 (2005) 长江流域两栖动物物种多样性的大尺度格局. 动物学研究, 26, 565–579.]
- Yu YB, Wang QL, Kell S, Maxted N, Ford-Lloyd BV, Wei W, Kang DM, Ma KP (2013) Crop wild relatives and their conservation strategies in China. *Biodiversity Science*, 21, 750–757. (in Chinese with English abstract) [于燕波, 王群亮, Kell S, Maxted N, Ford-Lloyd BV, 魏伟, 康定明, 马克平 (2013) 我国栽培植物野生近缘种及其保护对策. 生物多样性, 21, 750–757.]
- Zhang WJ, Rong J, Wei CL, Gao LM, Chen JK (2018) Domestication origin and spread of cultivated tea plants. *Biodiversity Science*, 26, 357–372. (in Chinese with English abstract) [张文驹, 戎俊, 韦朝领, 高连明, 陈家宽 (2018) 栽培茶树的驯化起源与传播. 生物多样性, 26, 357–372.]
- Zhao Y, Chen JK (2018) The origin of crops in the Yangtze River basin and its relevance for biodiversity. *Biodiversity Science*, 26, 333–345. (in Chinese with English abstract) [赵耀, 陈家宽 (2018) 长江流域农作物起源及其与生物多样性特征的关联. 生物多样性, 26, 333–345.]
- Zhao Y, Li GY, Yang J (2018) Conservation and utilization of wild relatives of cultivated plants. *Biodiversity Science*, 26, 414–426. (in Chinese with English abstract) [赵耀, 李耕耘, 杨继 (2018) 栽培植物野生近缘种的保护与利用. 生物多样性, 26, 414–426.]
- Zheng DS, Yang QW, Liu X (2011) Diversity of crop germplasm resources in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 12, 497–500. (in Chinese with English abstract) [郑殿升, 杨庆文, 刘旭 (2011) 中国作物种质资源多样性. 植物遗传资源学报, 12, 497–500.]
- Zheng YQ (2014) The State of Forest Genetic Resources in China. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [郑勇奇 (2014) 中国林木遗传资源状况报告. 中国农业出版社, 北京.]

(责任编辑: 周玉荣)



•综述•

长江流域农作物起源及其与生物多样性特征的关联

赵 耀¹ 陈家宽^{1,2*}

1 (南昌大学生命科学研究院流域生态研究所, 南昌 330031)

2 (复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200438)

摘要: 长江流域的农耕文明是中华文明的重要组成部分。作为世界著名的农作物起源中心之一, 长江流域拥有丰富的生物多样性, 孕育了大量的栽培植物。本文梳理了起源于长江流域的农作物的资料以及新石器时代文化遗址的植物遗存信息; 结合对长江流域的自然环境特征与全新世以来植被变化的总结, 尝试厘清长江流域对植物资源利用的动态变化, 探讨本地栽培植物与生物多样性的关联。结果表明长江流域农耕文明以稻作为最主要的生产方式, 驯化了大量果树与水生蔬菜, 反映出对本地亚热带常绿阔叶林与湿地的依赖与适应。与其他流域相比, 长江流域具有相对优越的生态要素配置, 其驯化作物类型表现出典型的亚热带湿润森林植被区特征。研究长江流域农作物驯化相关的自然与人类因素, 有助于我们更好地把握长江流域农耕文明的起源。本文不但可为长江流域植物遗传资源的保护与开发提供参考, 而且对于推进长江流域的生态文明建设和可持续发展具有指导作用。

关键词: 长江流域; 农作物; 农耕文明; 植被; 气候; 生物多样性

The origin of crops in the Yangtze River Basin and its relevance for biodiversity

Yao Zhao¹, Jiakuan Chen^{1,2*}

1 Center for Watershed Ecology, Institute of Life Science, Nanchang University, Nanchang 330031

2 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200438

Abstract: The agricultural civilization that originated in the Yangtze River Basin is an important part of Chinese civilization. Being one of the world-famous crop origin centers, the Yangtze River Basin is rich in biodiversity, and has bred many cultivated plants. This review has collected data of crops that originated in the Yangtze River Basin and information of plant remains found in Neolithic archaeological sites. By summarizing the environmental features and tracking the changes of vegetation since the Holocene in the Yangtze River Basin, we attempt to dissect the dynamics of plant use in this area and investigate the relationship between local cultivated plants and biodiversity. Our results indicate the agricultural civilization in the Yangtze River Basin greatly relied on rice production, and domesticated a large amount of fruit and aquatic vegetable crops, which reflects the adaptation and dependence to local subtropical evergreen broad-leaved forests and wetlands. When compared to other basins, the Yangtze River Basin is advantageous in allocation of ecological factors, and the characteristic of domesticated crops shows a typical feature of subtropical humid forest vegetation areas. Studying the natural and human factors related to crop domestication can help us to better understand the origin of agriculture civilization in the Yangtze River Basin. This work not only provides a reference for the conservation and utilization of plant genetic resources, but also plays a guiding role in promoting the construction of ecological civilization and sustainable development in the Yangtze River Basin.

Key words: Yangtze River Basin; crop; agricultural civilization; vegetation; climate; biodiversity

收稿日期: 2017-09-14; 接受日期: 2018-02-06

基金项目: 国家自然科学基金青年基金(31600293)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jkchen@fudan.edu.cn

农业是现代人类社会生产的重要组成部分。农耕在人类文明进程中的出现,标志着人类开始从采集狩猎的生活方式向定居型农耕生活的转变。经过不同地区人类驯化而产生的多种栽培植物奠定了农耕的物质基础。这些农作物的出现和与之配套的农业生产方式的形成促成了农耕的兴起,进而加速了人类文明的发展(Rindos, 1984; Diamond, 2002; Bowles, 2011; Willcox, 2013)。

早在距今约15,000年前旧石器时代晚期,先民已在进行渔猎采集的过程中对周围环境中可利用的动植物资源积累了充分的认识,不但能够驯化动物辅助狩猎,还出现了原始的人工栽培行为,形成了农耕文明的萌芽(Kislev et al, 2006; Weiss et al, 2006; Liu et al, 2013; Vigne, 2015)。从约12,000年前开始,多个地区的人类文明开始由渔猎采集的生产方式逐渐转为以农耕为主、采集狩猎为补充的复合生产方式,进而发展出较为成熟的农耕文明(Willcox et al, 2008; Zhao, 2011; Vigne, 2015)。基于目前获得的考古证据,学界对农耕起源的动力已形成一些共同认识。比较具有代表性的“标准进化理论(standard evolutionary theory)”认为,农耕的出现源于在人类社会过程中资源的供给-需求平衡的破坏,无论是供给端还是需求端的改变都会打破平衡而促使生产方式发生调整以适应这种变化。从需求端来看,第四纪冰川期结束后全球气候大体稳定并持续转暖,这种相对稳定的气候促进了人口增长与生产工具的进步,从而使得原先富余的环境承载能力逐步达到上限(Richerson et al, 2001);就供给端而言,虽然气候在大部分时间里保持相对稳定的状态,环境承载能力与人类种群大小达到动态平衡,但极端气候变化(如发生在11,500–13,000 BP期间气候急剧冷化的“新仙女木事件”)造成的全球性的环境波动会使一些环境敏感区域的动植物资源发生变更甚至衰退,某些处于环境承载能力相对较低的地区的人群面临持续的生存压力,进而产生了农耕的原初驱动力(Binford, 1971; Cohen, 1977)。生态位构建理论(niche construction theory)对标准进化理论进行了补充,指出驯化行为并非总是由资源短缺驱动;人类活动会改变局部地区的生态环境,间接促进了部分农作物的祖先种产生对人工环境的适应性性状,再演化出早期的农耕活动(潘艳, 2011)。生态位构建理论有效阐述了在资源相对丰富

的地区出现农作物驯化事件的驱动因素(Smith, 2016)。

近一万年来农耕文明的诞生与发展是人类依赖环境、适应环境并逐渐改造环境的渐进过程。尽管农耕文明的萌芽在世界范围内曾广泛出现,但真正发展成为成熟的农耕文明并对人类历史进程产生深远影响的古文明屈指可数。这些文明一般位于20°–40° N之间的大河流域,如两河流域、尼罗河流域、印度河流域以及黄河与长江流域(Fuller, 2007; Purugganan & Fuller, 2009)。农耕的出现是人类文明应对环境变化以及内生需求增长的结果,而它的发展则需要满足一系列生态要素(如土壤、水、光和温度等)的配置。由于不同农耕文明所处地理位置的差异,多样的局域气候与地形地貌塑造出各自不同的生境,导致区域间生态要素的配置式样发生分化,造就特有的生物多样性组成,进而发展出具有地域特色的农耕文明(陈家宽和李琴, 2014)。文明发源地之间生物区系与主要植被类型的差异使得不同农耕文明各自选育出适应本地生态要素配置的代表性农作物,例如稻粟之于中华文明,小麦大麦之于两河文明(Willcox, 2005; Kovach et al, 2007; Barton et al, 2009; Araus et al, 2014)。综合考古学资料与现代生物学方法,通过研究这些农作物的起源与驯化过程,能进一步了解农耕文明的起源与发展历程,以及其与自然环境的关系(Doebley et al, 2006; Zedar et al, 2006; Purugganan & Fuller, 2009)。早在20世纪30年代,前苏联学者瓦维洛夫调查了全球植物资源的分布情况,据此预测了一些农作物的起源地,提出农作物“八大起源中心”学说,并总结了农业起源与古人类文明之间的密切关系。Harlan (1971)结合考古发现提出了农作物起源的“中心”与“非中心”说。后来学者们基于不断积累的由考古发掘得到的植物遗存材料,整理并总结出古代栽培农作物的地理分布及其表型的时空变化信息,共定位了24个农作物起源中心(包括次级起源中心),这些地区中的大部分都发展出了一定规模的农耕文明(Fuller, 2007; Purugganan & Fuller, 2009)。

中华文明是世界上最古老的农耕文明之一,也是持续时间最长且从未中断过的文明。关于中华文明的起源有两种观点:一种主张单起源,认为中华文明最早起源于黄河流域再由此向其他地区扩张,长江流域的农耕文明是对黄河流域文明的继承和

发展; 另一种主张多起源, 即中华文明是黄河农耕文明、长江农耕文明以及其他较小的地域文明在多处相对独立的地理单元内先后起源, 再逐渐融合的结果; 一般认为黄河流域农耕文明起源相对较早, 而越来越多的考古证据则表明长江流域的农耕文明起源并不晚于黄河流域(Jones & Liu, 2009; Cohen, 2011; Qin et al, 2011; Zuo et al, 2017)。不同于黄河流域的农耕以粟(*Setaria italica*)、黍(*Panicum miliaceum*)与大豆(*Glycine max*)等旱生作物为主, 长江流域起源的以稻(*Oryza sativa*)为代表的农耕文明, 是世界上仅有的发源于湿润森林植被区且成功发展壮大并延续下来的案例。追溯长江流域在全新世以来的自然环境变化过程, 厘清该流域起源的农作物的类型与特征, 有助于我们更好地了解长江流域起源的农耕文明的特点, 并为长江流域的保护与开发提供参考资料与建议。

1 长江流域的自然特征

1.1 长江流域的地理特征

长江发源于青海省唐古拉山, 于上海市崇明岛附近汇入东海, 途经青海、西藏、四川、云南、重庆、湖北、湖南、江西、安徽、江苏、上海11个省级行政区。长江流域是指长江干流和支流流经的广大区域, 横跨中国东部、中部和西部, 是世界第三大流域, 面积达180万平方公里, 流域呈现东西向的多级阶梯性地形, 包括山地、高原、盆地、丘陵和平原等。

长江流域的年平均气温呈东高西低、南高北低的分布趋势, 中下游地区高于上游地区, 江南高于江北。中下游大部分地区年平均气温在16–18℃之间。湘、赣南部至南岭以北地区达18℃以上, 为全流域年平均气温最高的地区; 长江三角洲和汉江中下游在16℃左右; 汉江上游地区为14℃左右; 四川盆地大部分地区在16–18℃之间; 云贵高原地区西部高温中心达20℃左右, 东部低温中心在12℃以下, 冷暖差别极大; 金沙江地区高温中心在巴塘附近, 年平均气温达12℃, 低温中心在理塘至稻城之间, 年平均气温仅4℃左右; 江源地区气温极低, 年平均气温在–4℃上下。长江流域为典型的季风气候, 年平均降水量为1,067 mm; 由于地域辽阔外加地形复杂, 降水量的时空分布很不均匀。流域内大部分地区年降水量在800–1,600 mm, 属湿润带; 而江源

地区年降水量小于400 mm, 属于干旱带; 四川盆地西部和东部边缘、江西和湖南、湖北部分地区年降水量大于1,600 mm, 为特别湿润带; 川西高原、青海、甘肃部分地区及汉江中游北部年降水量在400–800 mm, 属于半湿润带。

长江流域具有丰富的生物多样性, 拥有众多具有国际影响力的生物多样性热点地区, 如青藏高原高寒江源湿地、川西高山峡谷地区、两湖平原湿地区域以及长江河口湿地等, 截至2015年, 流域内已建立了150多处国家级自然保护区。长江流域发育了森林、草地、灌丛、湿地、荒漠以及农田、城市等多种生态系统类型, 其中森林在流域生态系统中占有主要地位, 湿地面积占全流域的9%。长江流域有高等植物14,000余种, 高等动物1,300余种, 占我国现有物种总数的70%左右(WWF, 2011)。长江流域的栽培植物和家养动物资源丰富, 瓦维洛夫(1982)曾指出: “中国亚热带地区有极大数量的水生植物和特有的块根和块茎植物, 果树物种(苹果属*Malus*、李属*Prunus*和梨属*Pyrus*)的丰富度为世界第一。”

1.2 长江流域的植被特征以及历史变迁

长江流域的地带性植被在纬向上变化较小, 在经向上由东向西出现森林–草原的规律更替。流域中位于丘陵与山脉的植被带沿山地等高线分布, 依海拔的升高所引起的水热因素变化而出现规律的更迭。中东部地区的主要植被类型为亚热带常绿阔叶林和常绿落叶阔叶混交林, 其常见乔木树种主要为壳斗科中的落叶树种、樟科和山茶科的常绿树种, 以及交让木科、山矾科、桦木科、金缕梅科、胡桃科和漆树科等。西北部地区为针阔叶混交林、山地寒温性针叶林、硬叶常绿阔叶林和高山灌丛。非地带性植被主要为流域内河流、湖泊的水生植被以及亚热带与高寒沼泽植被, 常见的植物种类包括莎草科、禾本科、蓼科、菊科、田葱科和灯心草科等。

目前在长江流域发现的古人类文化遗址主要集中在长江中下游, 提示该地区自古以来就是人类活动的热点区域。该区域当前主要的植被类型为亚热带常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林以及沼泽植被。由于气候因素对植被的构成影响较大, 在长江流域农耕文明起源和发展的时间区间内(约10,000–4,000年前), 长江中下游的植被无疑会随气候变化而发生更迭; 不仅如此, 按照生态位构建理

论, 人类的活动同样可能显著改变本地植被的构成。农耕文明驯化的农作物的祖先种一般来源于文明发源地附近的自然生境。我们在探讨长江流域农耕文明起源的要素时, 不能忽视生态环境的变迁对农耕文明发展的重要影响。因此有必要对本区域自新石器时代以来的生态环境及其植被变迁过程进行复原。

我们对长江中下游地区地层孢粉学相关的文献进行初步调研, 分析了该地区近一万年来的气候和植被的变化情况。江汉平原地区的孢粉样品的研究表明, 约13,000–12,000年前末次冰期结束之后, 气候逐渐转为暖湿, 植被主要为亮针叶以及喜温的落叶阔叶为主的针阔叶混交森林草原; 12,000–7,500年前, 气候出现冷暖、干湿的频繁波动, 针叶与阔叶乔木增多, 部分沼泽开始发育; 7,500–2,500年前, 气候转入全新世大暖期, 雨量充沛, 年均气温比现代高3–6℃, 亚热带常绿与落叶阔叶树比例显著增加; 2,500年前至现代, 气候属亚热带, 四季分明, 较大的湖泊淤塞、解体, 大块冲积平原形成, 植被为常绿落叶阔叶混交森林(张文卿等, 1999; Li et al, 2010; Gu et al, 2012)。鄱阳湖地区的孢粉研究证明, 约12,830–10,500年前, 该地区气候较现代更为凉爽干燥, 植被为亚热带常绿阔叶林为主的阔叶混交森林草原; 到4,000年前, 该区域植被以常绿落叶阔叶林为主; 在2,000年前木本植物孢粉比例开始出现明显的减少, 而草本植物孢粉增加(Jiang & Piperno, 1999)。Chen等(2009)调查了巢湖附近样点共63份样品的孢粉组成变化, 推测当地在约10,000–7,500年前为常绿落叶阔叶混交林; 在7,500–3,750年前, 森林比例略有下降, 陆生草本孢粉比例增加; 3,750年前以后, 则出现了显著的人为扰动迹象。Yi等(2006)对长江三角洲地区多个地点的孢粉研究指出, 该地区自全新世以来其植被演替过程依次为针叶阔叶混交林(10,930–9,000 BP), 常绿落叶阔叶林(9,000–4,800 BP), 常绿落叶阔叶混交森林草原(4,800–1,340 BP), 常绿阔叶为主的阔叶针叶混交林(1,340 BP–现代)。气候由末次冰期结束时的偏凉干燥向温暖潮湿方向变化, 后来又转为温暖干燥, 最后变为与现代相近。

综合以上孢粉学研究结果可知, 长江中下游不同地区近一万年来的气候与植被变化规律大致相同。在全新世早期气候温和干燥时, 广大平原地区

为针阔混交林, 孢粉组合以松、柏、落叶松为主, 也有楠、栗、桦、桑等落叶阔叶成分; 低山丘陵地区则生长以松、柏为主的针叶林。在全新世中期之初, 气候温暖潮湿, 森林植被进一步发育, 常绿阔叶林面积增加, 孢粉组合中出现大量的常绿阔叶林成分, 以栲和栎为主, 也有樟、木兰和冬青等, 混合有一些落叶阔叶种属; 随后气候转为温暖干燥, 落叶阔叶林变为主要植被。全新世晚期, 气候再转为温暖湿润, 植被为常绿落叶阔叶混交林, 与该地区现代的植被组成相似, 但部分地区的森林出现较多人为开垦的迹象。

2 长江流域起源的农作物

2.1 长江流域主要农作物类别与特点

目前, 中国共有农作物840种, 涉及到栽培物种1,251个; 其中起源于中国的农作物有420种(包括共同起源与二次起源), 占中国栽培农作物总数的50%, 涉及到栽培物种553个, 占总数的44.2% (郑殿升等, 2012)。董玉琛和刘旭(2008)按农作物的特点和用途将其分为八大类: 粮食作物、经济作物、蔬菜作物、果树作物、饲用及绿肥作物、花卉作物、药用作物和林木作物; 其中粮食作物、蔬菜作物、果树作物以及经济作物在农耕史上具有相对重要的地位, 经统计我国本土起源的这几类栽培植物的数量在200种以上(卜慕华, 1981; 中国农学会遗传资源学会, 1994; 郑殿升等, 2012)。

我们根据已有的资料(瓦维洛夫, 1982; 董玉琛和刘旭, 2008; 郑殿升等, 2012), 通过中国数字植物标本馆(www.cvh.ac.cn)查询物种地理分布信息, 并结合文献调研, 对长江流域的重要农作物资源进行了统计。在粮食、蔬菜(不包含食用菌类)、果树以及经济作物这四种最重要的农作物类型中, 原产于中国的农作物共计124种, 其中可能由长江流域农耕文明选育与利用的作物为58种(附录1), 占总数的46.8%。进一步计算长江流域起源的某种类型作物数量与我国起源的同类型作物总数的比值, 并在不同类型作物间进行比较发现, 长江流域起源的粮食作物的相对比例最低, 为33.3% (2/6); 而果树作物的相对比例最高, 达到51.4% (18/35); 蔬菜作物占41.9% (18/43), 经济作物占50% (20/40)(图1)。

长江流域起源的农作物的类型和相对数量具有明显的地域特征。粮食作物的种类相对单一, 稻

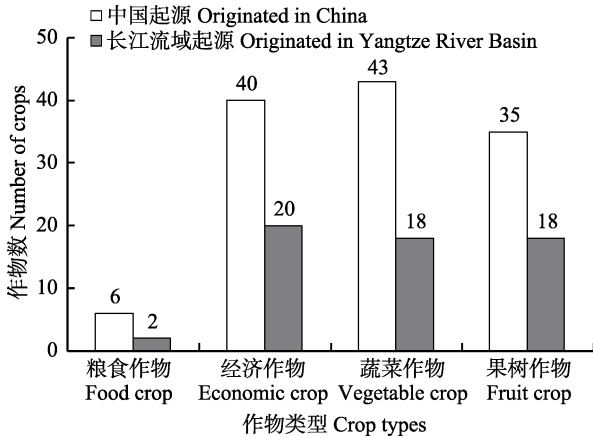


图1 长江流域起源的四种主要类型的作物数量(灰色条)及其与中国起源的同类型作物数量(白色条)的对比

Fig.1 Comparisons between the number of four main crop types originated in Yangtze River Basin (gray bar) and those originated in China (white bar)

作生产在该区域占据了绝对优势;与原产于中国北方的粮食作物粟与黍相比,水稻生产虽然对耕作技术与农业基础设施有一定要求,但更为适合本地温暖湿润的气候,且单位面积产量相对较高,易于食用(Kovach et al, 2007; Fuller & Qin, 2010; Zhao, 2011)。在长江流域被驯化的大部分经济作物为来源于常绿落叶阔叶林的小乔木、灌木或者林下草本植物,包括油料类(如油茶 *Camellia oleifera*、油桐 *Vernicia fordii*等),纤维类(如黄麻 *Corchorus capsularis*、苧麻 *Boehmeria nivea*等)和香料类(如紫苏 *Perilla frutescens*、花椒 *Zanthoxylum bungeanum*、樟

*Cinnamomum camphora*等)。起源于长江流域的蔬菜作物相对数量并不高,但值得注意的是,这些蔬菜作物大部分为水生植物,其野生祖先至今依然广泛分布于本区域的湿地中(Qin et al, 2011)。起源于长江流域的果树类型丰富,且大多是我国的特有物种,如柑橘(*Citrus reticulata*)、猕猴桃(*Actinidia spp.*)、枇杷(*Eriobotrya japonica*)、杨梅(*Myrica rubra*)等,这与瓦维洛夫(1982)的结论一致。总体上来说,长江流域起源的特色农作物大部分源于常绿落叶阔叶林与湿地,反映出先民在利用自然资源的过程中对局域环境的适应。

我们总结了部分长江流域主要作物的驯化时间(表1)。纵观长江流域起源的农作物,除少量极为重要的物种(如水稻)外,大部分作物被驯化的时间相对较晚(< 3,000 BP),驯化程度也不高(刘旭, 2012)。在原始农业时期(10,000–4,070 BP),有确切驯化证据的作物唯有水稻;进入传统农业萌芽期(4,070–2,475 BP)之后,有栽培记载的作物明显增加,仅《诗经》中就有提到韭菜、冬葵、菜瓜、莼菜、竹笋等蔬菜作物,榛、栗、李、樱桃、枣等果树作物,以及桑、花椒、麻等经济作物。西晋之后,政治与经济中心南迁导致长江流域农业有了长足发展(317–1,127 AD),约成书于8世纪初的《食疗本草》记录了160多种粮油蔬果植物,该时期较前一时期有不少新的蔬菜作物被驯化(如茭白、牛蒡等)。长江流域农业的成熟期(1,127–1,911 AD)有明确记录

表1 长江流域起源的代表性作物的驯化时间

Table 1 The domestication time of typical crops originated in the Yangtze River Basin

	驯化时间 Time of domestication (year BP)	参考资料 Reference
水稻 Rice	12,000–7,000	Fuller & Qin, 2010; Huang et al, 2012
荞麦 Buckwheat	7,000–4,000	Konishi et al, 2005
茶 Tea	3,000–2,000	Xia et al, 2017
苧麻 Ramie	4,000–3,000	Zhu et al, 2017
油茶 Oil-tea camellia	< 1,000	Cui et al, 2016
油桐 Tung oil tree	< 1,500	Zhang et al, 2015
莲 Lotus	3,000–2,000	Yang et al, 2013
菱 Water chestnut	3,000–2,500	Dong & Liu, 2008
柑橘 Orange	4,000–3,000	Dong & Liu, 2008
李 Plum	3,000–2,000	Dong & Liu, 2008
枇杷 Loquat	2,000–1,500	Wang et al, 2017
中国樱桃 Chinese cherry	3,000–2,000	Li et al, 2009
猕猴桃 Kiwifruit	< 100	Huang & Liu, 2014

的新驯化植物以经济作物为主(如油桐、油茶等), 伴随耕作技术与制度的极大发展, 传统作物产量到达瓶颈, 同时也面临着新大陆引进的更优秀作物(玉米、花生、红薯等)的挑战。

人类所重视与利用的植物资源总是不断变化的, 历史上对某些植物资源的利用未必会导致对应的驯化作物的产生, 原生起源的作物被外来的作物取代更是频繁发生(Jones et al, 2011; 刘旭, 2012)。Clement (1999)在研究南美亚马孙河流域的作物资源时发现, 该区域曾有上百种植物被人类频繁利用甚至驯化, 但最终均被现代作物所替代。人类的驯化能力也是制约作物驯化的一个因素, 新石器时期长江中下游的部分文明的食物供给曾一度高度依赖橡实和菱角, 然而并未发现这些植物在新石器时代发生驯化的证据(Fuller, 2007; Fuller & Qin, 2010)。

2.2 长江流域新石器文化面貌与植物遗存证据

长江流域农耕文明的形成并非一蹴而就, 由渔猎生产转为农耕生产是一个较为漫长的过程, 在适

应环境变化(如气候与植被)的前提下, 伴随着生产方式的改变、生产工具的改良以及依赖的食物资源的偏好变化等一系列特征。反映在农作物的性状上, 则表现为从野生型(wild), 到早期的半驯化(semi-domestication)类型, 再到完全驯化类型(full-domestication)的转变, 这个过程可能长达数千年(Fuller, 2007; Araus et al, 2014)。通过对长江流域新石器时代文化遗迹的考古资料的梳理, 我们尝试复原该区域农耕文明的演化历程, 并着重考察先民对植物资源的利用与驯化情况。

长江流域的新石器时代文化在地理上可以划分为两个区域: 长江中上游地区(包括三峡地区、江汉平原地区、鄱阳湖与赣江流域地区)与长江下游及杭州湾地区(以太湖平原-杭州湾地区为中心, 包括江苏省、上海市和浙江省北部地区)(游修龄, 2009)。我们收集了长江流域在约10,000-4,000年前这一阶段的主要新石器时代文化遗迹的动植物遗存信息, 并总结了其主要的生产方式(表2)。

表2 长江流域主要古文化遗迹的考古遗存统计与生产方式小结 (据游修龄, 2009; 笪浩波, 2010; 潘艳, 2011)

Table 2 A summary of archaeological remains statistics and production mode speculation for major archaeological sites in Yangtze River Basin (According to You, 2009; Da, 2010; Pan, 2011)

流域 Basin	区域 Region	古文化 遗迹 Archaeo- logical site	年代 Age (year BP)	植物遗存 Plant remains	动物遗存 Animal remains	生产方式 Mode of production
长江中 上游 Middle and upper reaches of the Yangtze River	三峡地区、洞庭 湖以及江汉平原 Three Gorges region, Dongting Lake and Jiang- han Plain	玉蟾岩 Yuchanyan	10,000	稻谷、朴树籽 Rice and nettle tree seed	大量哺乳动物, 鸟类, 水生动物 Mammals, birds, and aquatic ani- mals	采集与渔猎, 水稻种植 Gathering, fishing and hunting; rice cul- tivation
		彭头山 Pengtou- shan	9,100-8,200	稻谷、莲子、菱 角、薏苡 Rice, lotus seed, water chestnut and Job's tears	水牛 Buffalo	采集与渔猎, 水稻种植, 家畜饲养 Gathering, fishing and hunting; rice cul- tivation; livestock breeding
		皂市 Zaoshi	8,000-7,000	稻谷 Rice	水牛, 猪, 鹿 Buffalo, boar and deer	原始农业, 家畜饲养, 采集与渔猎 Primitive farming; livestock breeding; gathering, fishing and hunting
		城背溪 Chengbeixi	8,000-7,000	稻谷、果核 Rice and fruit seeds	水牛, 猪, 鹿 Buffalo, boar and deer	原始农业, 家畜饲养, 采集与渔猎 Primitive farming; livestock breeding; gathering, fishing and hunting
		大溪 Daxi	6,300-5,300	稻谷 Rice	牛, 猪, 狗以及 大量水生动物 Cattle, boar, dog and aquatic ani- mals	水稻种植, 采集与渔猎 Rice cultivation; gathering, hunting and fishing
		屈家岭 Qujialing	5,000-4,000	稻谷、粟、 猕猴桃 Rice, millet and kiwifruit	饲养的猪、 狗、羊 Domesticated pig, dog and goat	稻作农业, 家畜饲养, 采集与渔猎, 纺 织业发达 Rice farming; livestock breeding; fishing and hunting; textiles are developed

表2 (续) Table 2 (continued)

流域 Basin	区域 Region	古文化 遗迹 Archaeo- logical site	年代 Age (year BP)	植物遗存 Plant remains	动物遗存 Animal remains	生产方式 Mode of production
	鄱阳湖区域 The areas around the Poyang Lake	仙人洞 Xianren- dong	12,000	稻谷 Rice	哺乳动物、鱼、 螺、蚌 Mammals, fishes, snails and mus- sels	采集与渔猎 Gathering, fishing and hunting
		山背 Shanbei	5,000–4,500	稻谷、粟 Rice and millet		水稻种植 Rice cultivation
		筑卫城 Zhuwei- cheng	5,000–4,500	稻谷、粟 Rice and millet		水稻种植 Rice cultivation
长江下游 Lower reaches of the Yangtze River	杭州湾以及太湖 区域 The areas around the Hangzhou Bay and Taihu Lake	河姆渡 Hemudu	7,000–5,000	稻谷、橡子、菱 角、芡实、慈姑、 桃、南酸枣、葫 芦、柿、紫苏 Rice, acorn, water chestnut, gorgon fruit, arrowhead, peach, axillary choerospondias fruit, gourd, persimmon and perilla	狗、猪、鹿、象、 犀牛、四不象、 猴和鱼类 Dog, boar, deer, elephant, rhino, Milu-deer, mon- key and fishes	稻作农业, 家畜饲养, 采集与渔猎, 出 现纺织业 Rice farming; livestock breeding; gath- ering, fishing and hunting; textiles oc- curred
		马家浜 Majiabang	7,000–5,000	稻谷、橡子、菱 角、桃、葫芦 Rice, acorn, water chestnut, peach and gourd	水牛、鹿、野猪、 狐狸、麝、龟、 蚌、螺蛳与各种 鱼类 Buffalo, deer, boar, fox, musk, turtle, mussel, snail and fishes	稻作农业, 家畜饲养, 采集与渔猎, 纺 织业发达 Rice farming; livestock breeding; gath- ering, fishing and hunting; textiles were developed
		良渚 Liangzhu	4,000	稻谷、小豆、苕 麻、甜瓜子、南 酸枣、桃、葫芦、 菱角 Rice, legume, ramie, melon, axillary choero- spondias fruit, peach, gourd and water chestnut	水牛、鹿、野猪、 蚌、螺蛳与各种 鱼类 Buffalo, deer, boar, mussel, snail and fishes	稻作农业, 家畜饲养, 采集与渔猎, 纺 织业发达, 出现丝织品 Rice farming, livestock breeding; gath- ering, fishing and hunting; textiles were developed; silks occurred

从空间分布上来看, 长江流域整体上同属亚热带季风气候, 长江的东西走向导致各区域基本处于同纬度, 生态环境的差异主要来源于海拔和地形地貌, 各个地区处于同一时期的新石器文化面貌大体相似, 沿海地区则显著受到海平面变化的影响(Qin et al, 2011)。考古证据表明, 长江流域新石器时代文化广泛存在以水稻为主要植物资源的采集或栽培行为, 最早的稻作发源于中游地区(江西仙人洞), 并逐步向周边地区传播并发展; 文明对稻作的依赖程度也随着农耕的发展逐渐加深(Zhao, 2011)。流域

范围内广泛分布的亚热带常绿阔叶林与密布的水系为渔猎采集提供了丰富的资源(例如在植物遗存中频繁出现的橡实与菱角, 动物遗存中出现的大量兽骨和鱼骨)。在稻作农耕文明发展成熟之前, 这些来源于自然生境的动植物一直是人类主要的食物来源, 也是之后驯化的主要对象。

从时间序列上来看, 长江流域的新石器时代文化表现出生产方式明显的进步: 从最初阶段的主营渔猎采集, 到农耕文化出现萌芽, 进而发展成为后期以农耕为主、渔猎采集为辅的较为成熟的农耕文

明。农耕文化的充分发展带动了整个文明的进步,在稻作农业发展成型之后,畜牧业和纺织业相关的遗存在年代较晚的遗迹中陆续变得普遍(如出现石制纺轮与具有明显驯化性状的兽骨)。Jones等(2011)指出各个农耕文明的粮食作物在完成最初的驯化后都出现了随时间推移向周边地区辐射扩散的现象。我们在长江流域一些年代相对较晚的遗迹中,观察到中国北方旱作代表作物粟遗存的出现(如彭头山遗迹晚期地层、屈家岭文化的部分遗迹、筑卫城遗迹和山背文化遗迹)(Nasu et al, 2007);这些迹象说明在该阶段长江流域起源的文明已经与黄河流域的文明发生了一定程度的交流。

通过观测不同年代考古遗迹出土的植物遗存性状(花序、种子大小与落粒性),可以推测驯化性状出现的时间(Kislev et al, 2006; Fuller, 2007)。在长江流域起源的农作物中,目前仅针对水稻进行了相关研究(Fuller, 2007; Zhao, 2011)。对在长江下游杭州湾地区发现的稻谷遗存的形状和小穗基盘等性状的研究表明,该区域水稻的这些驯化性状在距今8,000–6,000年前这一时间段发生显著改变,表现为逐渐趋近现代栽培稻的表型性状;与此类似,在近东地区考古遗迹发现的距今11,000–9,000年的小麦遗存种子大小发生明显增大;这些表型性状的变化都提示了驯化的发生(Fuller, 2007)。虽然在长江流域的考古遗迹中还频繁发现其他植物的遗存(例如大量的橡实、芡实与菱角),但它们的表型变化却少有研究。在长江流域农耕文明发展早期,大部分植物资源从自然环境中采集获得,暂无直接证据表明它们被大规模栽培或者出现原始的驯化迹象(潘艳, 2011)。通过统计不同年代地层的植物遗存的数量变化还发现,全新世中期因气候变化而导致长江中下游流域降水减少,使得该地区森林中阔叶树种的比例略有下降,造成橡实获取量不足,从而驱使先民加大了对水稻的重视力度,这也是促进农耕发展的重要动力之一(Fuller & Qin, 2010)。

长江流域新石器时代的农耕文明充分利用了周边区域中森林与湿地的植物资源,逐渐形成以稻作农耕为核心的经济体系,始终存在采集渔猎的行为。我们认为长江流域新石器时代的先民在采集行为中对有价值的植物资源产生了一定的认识,可能出现原始的栽培行为,但还未形成驯化物种(Weiss et al, 2006);这些植物资源相关的知识随文明的延

续传承下去,进而为后人进行作物驯化提供了原始经验,最终促成了长江流域特有栽培物种的诞生。

3 长江流域与其他农作物起源中心的比较

3.1 农作物起源中心的生态要素

纵观世界上重要的农耕文明发源地,都有着适合农耕文化起源与发展的必要生态要素。它们一般地处亚热带和暖温带的大河冲积平原或者河口三角洲,不但气候条件适合大部分农作物生长,而且由河流冲积形成的肥沃土地以及充足的水资源为农耕活动提供了优质的基质和理想的灌溉条件。

中华文明无疑是世界历史上最具有生命力的农耕文明,而长江流域的农耕文明又是中华文明极富有特色的组成部分,这些都基于其得天独厚的自然条件。长江流域农耕文明发源地处于湿润森林植被区,属于亚热带季风气候,雨热同期,温暖湿润,光热充足,水源丰富,土地肥沃(陈家宽和李琴, 2014)。河流的东西走向决定了长江流域处于相同的纬度,在这种相近的气候带和土壤带上,同一形态的农耕文明极易发生纬向传播与扩张(Diamond, 2002);地理上邻近的两河流域与尼罗河流域中下游地区也因纬度接近、气候相近而具有类似的农耕形态。

长江流域年平均降水量远高于两河流域(年均降水量约150 mm,西北地区新月沃地“Fertile Crescent”可达400 mm)与尼罗河流域中下游地区(年均降水量50–200 mm),降水量的年中变化也契合本地农作物的生长周期,因此农耕对灌溉的依赖程度较低。温度变化对农耕文明的发展无疑也具有非常重要的影响:有研究认为12,000年前发生的全球气温短期大幅下降(新仙女木事件)是世界范围内农耕文明起源的重要驱动力(Richerson et al, 2001); Zhang等(2008)发现年均温的历史变化趋势与中国历史朝代变更事件显著相关,小冰期时期的气温下降会破坏农业生产与社会稳定,造成政权更迭;Burke等(2015)对近50年来国家生产力的量化研究发现,国家的经济生产力与该地区的年均温呈现非线性的相关关系,在年均温13℃的地区达到峰值,当年均温升至20℃时生产力出现陡然下降,该研究提示温带与亚热带地区是最适合人类文明发展的地理位置,这些区域与历史上重要人类文明的起源地区正好重合。

在新石器时代, 相比当时长江流域的生态要素而言, 黄河流域更有利于文明的发展, 而且地理上更容易与其他文明(尤其是两河流域文明)发生接触, 分享技术的进步(如轮子、冶金等); 然而随着气候变化与人类活动加剧, 黄河流域生态环境恶化, 长江流域生态要素的配置则变得更为合理。在中国北方因战乱陷入衰落之后, 由于黄河流域与长江流域地理上的连续性, 文明重心南移, 中华文明的核心区在近一千年来逐渐转到长江流域, 促使南方已有的农耕文明进一步走向成熟(刘旭, 2012)。反观世界上诞生于其他流域的农耕文明, 各有其无法克服的自然和人为因素导致文明衰落。以两河流域文明为例, 其自然条件与黄河流域部分类似, 十分有利于以禾草类为主粮的旱作农业的开展; 然而, 尽管新月沃地一线的自然环境优美, 但面积狭小, 承载上限低; 两河流域除新月沃地之外地区的生态要素配置并不足以支持大规模农耕, 年降水量的限制使得农业生产极度依赖灌溉, 后来因气候变化导致的整

个地区平均降水量减少又加剧了这一问题(Flannery, 1965; Roberts et al, 2011)。长年累月的灌溉导致大量土地肥力丧失且高度盐碱化(Araus et al, 2014), 而频繁的战乱对灌溉设施造成极大的破坏, 透支了两河流域农耕文明的发展潜力。尼罗河流域和印度河流域所处地理位置使文明的纬向扩张受阻, 偏高的年均温度也阻碍了文明的进一步发展(Diamond, 2002)。

3.2 作物类型与驯化

农作物的起源地一般被认为必须位于其祖先种/野生近缘种的遗传多样性中心附近(Kislev et al, 2006; Willcox et al, 2008; Zhao, 2011)。由于起源地植被构成的差异, 各个农耕文明驯化的农作物不尽相同(表3)。属于湿润森林植被区的中国长江流域驯化出水稻、果树与水生蔬菜, 而黄河流域与两河流域同属温带与亚热带平原/低丘森林草原(Zhao, 2011; Arranz-Otaegui et al, 2017), 驯化作物以禾草和豆类为主。尼罗河流域的农耕文明是由两河流域

表3 不同流域农耕文明的主要农作物(旧大陆)

Table 3 The major crops of agricultural civilizations in different basins (Old World)

	谷类 Grains	豆类 Legumes	蔬菜作物 Vegetable crop	经济作物 Economic crop	果树作物 Fruit crop
中国黄河 流域 The Yellow River Basin, China	粟 <i>Setaria italica</i> 黍 <i>Panicum miliaceum</i>	大豆 <i>Glycine max</i>	白菜 <i>Brassica rapa</i> ssp. <i>pekinensis</i> 韭 <i>Allium tuberosum</i>		杏 <i>Armeniaca vulgaris</i> 海棠 <i>Malus prunifolia</i> 山楂 <i>Crataegua pinnatifida</i>
中国长江 流域 The Yangtze River Basin, China	稻 <i>Oryza sativa</i> 荞麦 <i>Fagopyrum esculentum</i>		菘 <i>Allium chinense</i> 蕹菜 <i>Ipomoea aquatica</i> 慈姑 <i>Sagittaria trifolia</i> 茭白 <i>Zizania latifolia</i>	苧麻 <i>Boehmeria nivea</i> 桑 <i>Morus alba</i> 茶 <i>Camellia sinensis</i>	柑橘 <i>Citrus reticulata</i> 猕猴桃 <i>Actinidia chinensis</i> 李 <i>Prunus salicina</i> 梅 <i>Armeniaca mume</i>
两河流域 Mesopotamia	大麦 <i>Hordeum vulgare</i> 小麦 <i>Triticum aestivum</i> 燕麦 <i>Avena sativa</i>	扁豆 <i>Lablab purpureus</i> 豌豆 <i>Pisum sativum</i> 蚕豆 <i>Vicia faba</i>	洋葱 <i>Allium cepa</i> 大蒜 <i>Allium sativum</i>	芝麻 <i>Sesamum indicum</i> 亚麻 <i>Linum usitatissimum</i> 枣椰 <i>Phoenix dactylifera</i> 油橄榄 <i>Olea europaea</i>	无花果 <i>Ficus carica</i>
尼罗河流域 The Nile Valley	大麦 <i>Hordeum vulgare</i> 小麦 <i>Triticum aestivum</i>	蚕豆 <i>Vicia faba</i>		芝麻 <i>Sesamum indicum</i> 亚麻 <i>Linum usitatissimum</i>	无花果 <i>Ficus carica</i>
印度河流域 The India River Basin	稻 <i>Oryza sativa</i>	绿豆 <i>Vigna radiata</i>	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i> 丝瓜 <i>Luffa cylindrical</i> 茄子 <i>Solanum melongena</i> 菠菜 <i>Spinacia oleracea</i>	木棉 <i>Bombax malabaricum</i> 胡椒 <i>Piper nigrum</i>	甜瓜 <i>Cucumis melo</i>

衍生而来,两者主要栽培作物基本一致。尼罗河流域的农业生产非常依赖尼罗河每年的定期泛滥。处于亚热带-热带季风气候区的印度河流域农耕文明,也培育出了相当多的禾本科、豆科与葫芦科的农作物。

经由农耕文明所培育的驯化作物通常可分为谷类主粮(首要的碳水化合物来源)、豆类(主要的植物蛋白质来源,也可归为粮食作物)、蔬菜与果树(维生素与膳食纤维的植物来源,可直接采集利用的重要辅食)以及经济作物(如油料、香料和纤维)等类型。其中谷类主粮对于人类的重要程度远高于其他类型的作物,因此受到的关注度极高。谷类主粮的驯化历史悠久,驯化的程度最高,是研究作物驯化的模式材料,研究资料也尤为丰富。谷类主粮在其起源地发生最初的驯化之后,逐渐向世界其他地区扩散(附录2),并在此过程中被人类继续驯化,发生“次生起源”以适应新的环境并满足人类的需求(Jones et al, 2011)。豆类因其营养价值较高,是主粮的有效补充,其驯化时间也相对较早,几乎与主粮同时期,而且各农耕文明早期的栽培作物中都有豆类物种(Zohary & Hopf, 1973; Fuller, 2006; Barton et al, 2009)。不同农耕文明所培育的蔬菜、水果与经济作物呈现比较丰富的地区间多样性,这些类型的农作物通常驯化时间较晚,在4,000年前人类农耕文明基本发育成熟后才得到进一步开发,而且它们的驯化程度相较主粮和豆类而言也较低(刘旭, 2012)。

受限于科学技术的发展水平,部分植物资源的充分开发利用直到近现代才得以完成(如番茄、辣椒与猕猴桃)。随着技术的进步,对有些以前难以驯化但具有高经济价值的植物资源的利用可以通过现代分子生物学手段实现。例如橡树作为欧亚大陆历史上最重要的野生木本粮食植物,从未被人类成功驯化。研究发现,与野生杏仁类似,多数野生橡子都含有苦味的有毒物质;两者不同的是,无毒性状在杏仁中由单一显性基因控制,而在橡树中却是由多基因控制的。出现无毒突变的杏树个体的后代一般可以获得稳定的无毒性状,但橡树的无毒变异不能稳定地遗传(Diamond, 2002)。如今,利用分子标记辅助育种则有希望培育出生产无毒橡子的橡树品种。不仅如此,有许多驯化程度不高或是栽培面积有限的优质植物资源还存在很大的改良潜力,

如新兴的粮食作物藜麦(*Chenopodium quinoa*)与美国“野生稻”(*Zizania palustris*),还有木本油料作物油茶和凤丹(*Paeonia ostii*)等。此外,应坚持推进对长江流域栽培作物的野生近缘种的保护与利用,尤其是具有重大经济价值与利用潜力的物种:首先对植物野生资源进行分布点信息调查汇总并建立数据库;然后用分子标记对种群遗传多样性进行检测,根据结果构建核心种质库;最后基于核心种质资源,定位优秀性状的关联基因,用于栽培作物的改良。

4 结语

长江流域是中华文明的发源地之一,同时也是中国生物多样性的热点地区;它不仅在中华文明发源与延续的过程中扮演了不可替代的角色,也是中国今后发展的核心区域,是现代中国的命脉所在。随着“长江大保护”的理念越来越深入人心,对这片区域的自然地理特征与历史文化脉络进行全面的梳理显得尤为必要。本文尝试从农作物起源的角度对长江流域农耕文明起源和发展的特点进行了初步探讨。长江流域具有悠久的农耕历史与丰富的植物资源,而当前该区域的生态环境受到严峻的挑战,植物遗传资源的保护与利用亟需得到重视。

我们应该基于长江流域的自然特征与资源优势,重视植物遗传资源的保护,对本区域特有作物资源进行深度发掘与利用;不仅加强对传统驯化作物的品种改良,也可在新型作物的驯化上开展更多工作,以满足人民群众日益增长的物质需求。

参考文献

- Araus JL, Ferrio JP, Voltat J, Aguilera M, Buxo R (2014) Agronomic conditions and crop evolution in ancient Near East agriculture. *Nature Communications*, 5, 3953.
- Arranz-Otaegui A, Lopez-Saez JA, Araus JL, Portillo M, Balbo A, Iriarte E, Gourichon L, Braemer F, Zapata L, Ibanez JJ (2017) Landscape transformations at the dawn of agriculture in southern Syria (10.7–9.9 ka cal. BP): Plant-specific responses to the impact of human activities and climate change. *Quaternary Science Reviews*, 158, 145–163.
- Barton L, Newsome SD, Che FH, Wang H, Guilderson TP, Bettinger RL (2009) Agricultural origins and the isotopic identity of domestication in northern China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 5523–5528.
- Binford L (1971) Post Pleistocene adaptations. In: *Prehistoric Agriculture* (ed. Struever S), pp. 313–341. Natural History Press, Garden City.

- Bowles S (2011) Cultivation of cereals by the first farmers was not more productive than foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 4760–4765.
- Burke M, Hsiang SM, Miguel E (2015) Global non-linear effect of temperature on economic production. *Nature*, 527, 235–239.
- Chen JK, Li Q (2014) *Ecological Civilization: An Inevitable Choice for the Development of Human History*. Chongqing Publishing Group, Chongqing. (in Chinese) [陈家宽, 李琴 (2014) 生态文明: 人类历史发展的必然选择. 重庆出版社, 重庆.]
- Chen W, Wang WM, Dai XR (2009) Holocene vegetation history with implications of human impact in the Lake Chaohu area, Anhui Province, East China. *Vegetation History and Archaeobotany*, 18, 137–146.
- Clement CR (1999) 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. *Economic Botany*, 53, 188–202.
- Cohen DJ (2011) The beginnings of agriculture in China: A multi-regional view. *Current Anthropology*, 52(S4), S273–S293.
- Cohen M (1977) *The Food Crisis in Prehistory: Overpopulation and the Origins of Agriculture*. Yale University Press, New Haven.
- Cui XY, Wang WJ, Yang XQ, Li S, Qin SY, Rong J (2016) Potential distribution of wild *Camellia oleifera* based on ecological niche modeling. *Biodiversity Science*, 24, 1117–1128. (in Chinese with English abstract) [崔相艳, 王文娟, 杨小强, 李述, 秦声远, 戎俊 (2016) 基于生态位模型预测野生油茶潜在分布. 生物多样性, 24, 1117–1128.]
- Da HB (2009) *The Research on the Relations Between Culture and Ecological Environment of Neolithic Age in the Middle Reaches of Yangtze River*. PhD dissertation, Central China Normal University, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [笪浩波 (2009) 长江中游新石器时代文化与生态环境关系研究. 博士学位论文, 华中师范大学, 武汉.]
- Diamond J (2002) Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, 418, 700–707.
- Doebley JF, Gaut BS, Smith BD (2006) The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 127, 1309–1329.
- Dong YC, Liu X (2008) *Crops and Their Wild Relatives in China*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [董玉琛, 刘旭 (2008) 中国作物及其野生近缘种. 中国农业出版社, 北京.]
- Flannery KV (1965) The ecology of early food production in Mesopotamia. *Science*, 147, 1247–1256.
- Fuller DQ (2006) Agricultural origins and frontiers in South Asia: A working synthesis. *Journal of World Prehistory*, 20, 1–86.
- Fuller DQ (2007) Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: Recent archaeobotanical insights from the Old World. *Annals of Botany*, 100, 903–924.
- Fuller DQ, Qin L (2010) Decline oaks, increasing aristry, and cultivating rice: The environmental and social context of the emergence of farming in the Lower Yangtze Region. *Environmental Archaeology*, 15, 139–159.
- Gu YS, Wang HL, Huang XY, Peng HX, Huang JH (2012) Phytolith records of the climate change since the past 15000 years in the middle reach of the Yangtze River in China. *Frontiers in Earth Science*, 6, 10–17.
- Harlan JR (1971) Agricultural origins: Centers and noncenters. *Science*, 174, 468–474.
- Huang HW, Liu YF (2014) Natural hybridization, introgression breeding, and cultivar improvement in the genus *Actinidia*. *Tree Genetics and Genome*, 10, 1113–1122.
- Huang XH, Kurata N, Wei X, Wang ZX, Wang A, Zhao Q, Zhao Y, Liu KY, Lu HY, Li WJ (2012) A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. *Nature*, 490, 497–501.
- Jiang QH, Piperno DR (1999) Environmental and archaeological implications of a late Quaternary palynological sequence, Poyang Lake, southern China. *Quaternary Research*, 52, 250–258.
- Jones MK, Hunt H, Lightfoot E, Lister D, Liu XY, Motuzaitė-Matuzevičiūtė G (2011) Food globalization in prehistory. *World Archaeology*, 43, 665–675.
- Jones MK, Liu XY (2009) Origins of agriculture in East Asia. *Science*, 324, 730–731.
- Kislev ME, Hartmann A, Bar-Yosef O (2006) Early domesticated fig in the Jordan Valley. *Science*, 312, 1372–1374.
- Konishi T, Yasui Y, Ohnishi O (2005) Original birthplace of cultivated common buckwheat inferred from genetic relationships among cultivated populations and natural populations of wild common buckwheat revealed by AFLP analysis. *Genes and Genetic Systems*, 80, 113–119.
- Kovach MJ, Sweeney MT, McCouch SR (2007) New insights into the history of rice domestication. *Trends in Genetics*, 23, 578–587.
- Li MM, Cai YL, Qian ZQ, Zhao GF (2009) Genetic diversity and differentiation in Chinese sour cherry *Prunus pseudocerasus* Lindl., and its implications for conservation. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 56, 455–464.
- Li YY, Wu J, Hou SF, Shi CX, Mo DW, Liu B, Zhou LP (2010) Palaeoecological records of environmental change and cultural development from the Liangzhu and Qujialing archaeological sites in the middle and lower reaches of the Yangtze River. *Quaternary International*, 227, 29–37.
- Liu L, Bestel S, Shi JM, Song YH, Chen XC (2013) Paleolithic human exploitation of plant foods during the Last Glacial Maximum in North China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 5380–5385.
- Liu X (2012) Stage division of Chinese crop cultivation history and formation of traditional agriculture. *The Agriculture History of China*, (2), 3–16. (in Chinese with English abstract) [刘旭 (2012) 中国作物栽培历史的阶段划分和传

统农业形成与发展. 中国农史, (2), 3–16.]

- Nasu H, Momohara A, Yasuda Y, He JJ (2007) The occurrence and identification of *Setaria italic* (L.) P. Beauv, (foxtail millet) grains from the Chengtoushan site (ca. 5800 cal BP) in central China, with reference to the domestication centre in Asia. *Vegetation History and Archaeobotany*, 16, 481–494.
- Pan Y (2011) The Resource Production in Yangtze Delta and Qiantang River Basin during 10000–6000 BP: Palaeoethnobotany and Human Ecology Research. PhD dissertation, Fudan University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [潘艳 (2011) 长江三角洲与钱塘江流域距今 10000–6000 年的资源生产: 植物考古与人类生态学研究. 博士学位论文, 复旦大学, 上海.]
- Pu MH (1981) A brief review of the origin of cultivated plants in China. *Scientica Agricultura Sinica*, 4, 86–96. (in Chinese with English abstract) [卜慕华 (1981) 我国栽培作物来源的探讨. 中国农业科学, 4, 86–96.]
- Purugganan MD, Fuller DQ (2009) The nature of selection during plant domestication. *Nature*, 457, 843–848.
- Qin JG, Taylor D, Atahan P, Zhang XR, Wu GX, Dodson J, Zheng HB, Itzstein-Davey F (2011) Neolithic agriculture, freshwater resources and rapid environmental changes on the lower Yangtze, China. *Quaternary Research*, 75, 55–65.
- Richerson P, Boyd R, Bettinger R (2001) Was agriculture impossible during the Pleistocene but mandatory during the Holocene? A climate change hypothesis. *American Antiquity*, 66, 387–411.
- Rindos D (1984) *The Origins of Agriculture: An Evolutionary Perspective*. Academic Press, San Diego.
- Roberts N, Eastwood WJ, Kuzucuoglu C, Fiorentino G, Caracuta V (2011) Climatic, vegetation and cultural change in the eastern Mediterranean during the mid-Holocene environmental transition. *Holocene*, 21, 147–162.
- Smith BD (2016) Neo-Darwinism, niche construction theory, and the initial domestication of plants and animals. *Evolutionary Ecology*, 30, 307–324.
- Society of Crop Genetic Resources, Chinese Association of Agricultural Science Societies (1994) *Crop Genetic Resources in China*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [中国农学会遗传资源学会 (1994) 中国作物遗传资源. 中国农业出版社, 北京.]
- Vavilov NI (translated by Dong YC) (1982) *Origin and Geography of Cultivated Plants*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [瓦维洛夫 (董玉琛译) (1982) 主要栽培植物的世界起源中心. 中国农业出版社, 北京.]
- Vigne JD (2015) Early domestication and farming: What should we know or do for a better understanding? *Anthropozoologica*, 50, 123–150.
- Wang YS, Shahid MQ, Lin SQ, Chen C, Hu C (2017) Footprints of domestication revealed by RAD-tag resequencing in loquat: SNP data reveals a non-significant domestication bottleneck and a single domestication event. *BMC Genomics*, 18, 354.
- Weiss E, Kislev ME, Hartmann A (2006) Autonomous cultivation before domestication. *Science*, 312, 1608–1610.
- Willcox G (2005) The distribution, natural habitats and availability of wild cereals in relation to their domestication in the Near East: Multiple events, multiple centres. *Vegetation History and Archaeobotany*, 14, 534–541.
- Willcox G (2013) The roots of cultivation in southwestern Asia. *Science*, 341, 39–40.
- Willcox G, Fornite S, Herveux L (2008) Early Holocene cultivation before domestication in northern Syria. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17, 313–325.
- WWF (2011) *Atlas of Biodiversity and Conservation in the Yangtze River Basin*. Science Press, Beijing. [世界自然基金会 (2011) 长江流域生物多样性格局与保护图集. 科学出版社, 北京.]
- Xia EH, Zhang HB, Sheng J, Li K, Zhang QJ, Kim CH, Zhang Y, Liu Y, Zhu T, Li W, Huang H, Tong Y, Nan H, Shi C, Shi C, Jiang JJ, Mao SY, Jiao JY, Zhang D, Zhao Y, Zhao YJ, Zhang LP, Liu YL, Liu BY, Yu Y, Shao SF, Ni DJ, Eichler EE, Gao LZ (2017) The tea tree genome provides insights into tea flavor and independent evolution of caffeine biosynthesis. *Molecular Plant*, 10, 866–877.
- Yang M, Liu F, Han YN, Xu LM, Juntawong N, Liu YL (2013) Genetic diversity and structure in populations of *Nelumbo* from America, Thailand and China: Implications for conservation and breeding. *Aquatic Botany*, 107, 1–7.
- Yi SH, Saito Y, Yang DY (2006) Palynological evidence for Holocene environmental change in the Changjiang (Yangtze River) Delta, China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241, 103–117.
- You XL (2009) Neolithic culture in the Yangtze River Basin. In: *Chinese Agricultural History: Primitive Society* (eds Du YL, Sun ZC), pp. 113–122. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [游修龄 (2009) 长江流域新石器时代文化. 见: 中国农业通史——原始社会卷 (杜言林, 孙政才主编), pp. 113–122. 中国农业出版社, 北京.]
- Zedar MA, Emshwiller E, Smith BD, Bradley DG (2006) Documenting domestication: The intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics*, 22, 139–155.
- Zhang LL, Lu SY, Sun DF, Peng JH (2015) Genetic variation and geographical differentiation revealed using ISSR markers in tung tree, *Vernicia fordii*. *Journal of Genetics*, 94, 5–9.
- Zhang PZ, Cheng H, Edwards RL, Chen FH, Wang YJ, Yang XL, Liu J, Tan M, Wang XF, Liu JH, An CL, Dai ZB, Zhou J, Zhang DZ, Jia JH, Jin LY, Johnson KR (2008) A test of climate, sun and culture relationships from a 1810-year Chinese cave record. *Science*, 322, 940–942.
- Zhang WQ, Jia SQ, Li JX, Zheng J (1999) Palynological assemblages and their environmental significance since Quaternary in Wuhan area. *Acta Geoscientica Sinica*, 20 (Suppl.), 197–202. (in Chinese) [张文卿, 贾淑琴, 李继新,

- 郑军 (1999) 武汉地区第四纪以来的孢粉组合及其环境意义. 地球学报, 20(增刊), 197–202.]
- Zhao ZJ (2011) New archaeobotanic data for the study of the origins of agriculture in China. *Current Anthropology*, 52(S4), S295–S306.
- Zheng DS, Liu X, Li Y (2012) Cultivated plants originated in China. *Journal of Plant Genetic Resource*, 12, 1–10. (in Chinese with English abstract) [郑殿升, 刘旭, 黎裕 (2012) 起源于中国的栽培植物. 植物遗传资源学报, 12, 1–10.]
- Zhu SY, Liu TM, Dai QZ, Wu DQ, Zheng X, Tang SW (2017) Genetic structure and relationships of an associated population in ramie (*Boehmeria nivea* L. Gaud) evaluated by SSR markers. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*, 31, 36–44.
- Zohary D, Hopf M (1973) Domestication of pulses in the Old World. *Science*, 182, 887–894.
- Zuo X, Lu H, Jiang L, Zhang J, Yang X, Huan X, He K, Wang C, Wu N (2017) Dating rice remains through phytolith carbon-14 study reveals domestication at the beginning of the Holocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 6486–6491.

(责任编辑: 杨庆文 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 长江流域的重要植物资源

Appendix 1 The important plant resources in Yangtze River Basin
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017251-1.pdf>

附录2 欧亚大陆三个区域主要驯化作物最早的考古记录

Appendix 2 The earliest archaeobotanical records of major domesticated crops in three regions of Eurasia
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017251-2.pdf>

附录1 长江流域的重要植物资源

Appendix 1 The important plant resources in Yangtze River Basin

作物名称 Crop	物种 Species	相关文献 Related articles
粮食作物 Food crop		
稻*	亚洲栽培稻 <i>Oryza sativa</i>	Huang et al, 2012
荞麦*	甜荞 <i>Fagopyrum esculentum</i>	Konishi et al, 2005
	苦荞 <i>Fagopyrum tataricum</i>	
经济作物 Economic crop		
茶	茶 <i>Camellia sinensis</i>	Xia et al, 2017
桑	白桑 <i>Morus alba</i>	–
油茶	油茶 <i>Camellia oleifera</i>	崔相艳等, 2016
	浙江红山茶 <i>Camellia chekiangoleosa</i>	Wang et al, 2014
花椒	花椒 <i>Zanthoxylum bungeanum</i>	Feng et al, 2015
紫苏*	紫苏 <i>Perilla frutescens</i>	Nitta et al, 2005
油桐	油桐 <i>Vernicia fordii</i>	Zhang et al, 2015
苧麻	苧麻 <i>Boehmeria nivea</i>	Zhu et al, 2017
黄麻*	圆果黄麻 <i>Corchorus capsularis</i>	Kundu et al, 2013
青麻*	青麻 <i>Abutilon theophrasti</i>	Kurokawa et al, 2004
棕榈*	棕榈 <i>Trachycarpus fortunei</i>	–
构树	构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	Liao et al, 2014
香椒子	香椒子 <i>Zanthoxylum schinifolium</i>	Feng et al, 2016
樟	樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	Zhou et al, 2016; Shi et al, 2016
灯心草	灯心草 <i>Juncus effusus</i>	Michalski & Durka, 2012
茜草	茜草 <i>Rubia cordifolia</i>	–
漆树	漆树 <i>Toxicodendron vernicifluum (Rhus verniciflua)</i>	赵喜萍和魏硕南, 2007
皂荚	皂荚 <i>Gleditsia sinensis</i>	Han et al, 2016
肥皂荚	肥皂荚 <i>Gymnocladus chinensis</i>	–
蓝花子*	蓝花子 <i>Raphanus sativus var. oleifera</i>	–
雷公藤	雷公藤 <i>Tripterygium wilfordii</i>	–
蔬菜作物 Vegetable crop		
莲*	莲 <i>Nelumbo nucifera</i>	Yang et al, 2013
芋*	芋 <i>Colocasia esculenta</i>	Chair et al, 2016
慈姑	慈姑 <i>Sagittaria trifolia</i>	Chen et al, 2008
菱*	乌菱 <i>Trapa bicornis</i>	Li et al, 2017
芡实	芡实 <i>Euryale ferox</i>	Imanishi et al, 2014
茭白	菰 <i>Zizania latifolia</i>	Xu et al, 2008
蕹菜*	蕹 <i>Ipomoea aquatica</i>	–
水芹	水芹 <i>Oenanthe javanica</i>	Jiang et al, 2015
莼菜	莼菜 <i>Brasenia schreberi</i>	–
藠头	藠 <i>Allium chinense</i>	–
荠菜*	荠菜 <i>Capsella bursa-pastoris</i>	Ceplitis et al, 2005

牛蒡	牛蒡 <i>Arctium lappa</i>	–
藿香	藿香 <i>Agastache rugosa</i>	–
卷丹百合	卷丹百合 <i>Lilium lancifolium</i>	Wang et al, 2014
百合	龙牙百合 <i>Lilium brownii</i>	Huang et al, 2009
香椿	香椿 <i>Toona sinensis</i>	Xing et al, 2016
蕺菜	蕺菜 <i>Zingiber mioga</i>	–
土人參	土人參 <i>Talinum paniculatum</i>	–
果树作物 Fruit crop		
柑橘	宽皮橘 <i>Citrus reticulata</i>	Coletta et al, 1998
李	中国李 <i>Prunus salicina</i>	Carrasco et al, 2012
梅	梅 <i>Prunus mume</i>	–
櫻桃	中国櫻桃 <i>Prunus pseudocerasus</i>	Li et al, 2009
楊梅	楊梅 <i>Myrica rubra</i>	Jia et al, 2015
枣*	枣 <i>Ziziphus jujuba</i>	Xu et al, 2016
柿*	柿 <i>Diospyros kaki</i>	Luo et al, 2013
	油柿 <i>Diospyros oleifera</i>	–
银杏	银杏 <i>Ginkgo biloba</i>	Zhao et al, 2010
栗*	茅栗 <i>Castanea seguinii</i>	Huang et al, 1994; Lang & Huang, 1999
	板栗 <i>Castanea mollissima</i>	
	锥栗 <i>Castanea henryi</i>	
猕猴桃	中华猕猴桃 <i>Actinidia chinensis</i>	Huang & Liu, 2014
	美味猕猴桃 <i>Actinidia deliciosa</i>	
枇杷	枇杷 <i>Eriobotrya japonica</i>	Wang et al, 2017
山核桃	山核桃 <i>Carya cathayensis</i>	Li et al, 2014
榧	香榧 <i>Torreya grandis</i>	Zeng et al, 2014
刺梨	刺梨 <i>Rosa roxburghii</i>	–
木瓜	木瓜 <i>Chaenomeles sinensis</i>	–
枳	枳 <i>Poncirus trifoliata</i>	–
金柑	圆金柑 <i>Fortunella japonica</i>	–
	金弹 <i>Fortunella crassifolia</i>	–
拐枣	枳椇 <i>Hovenia dulcis</i>	–

*部分野生资源分布于长江流域

参考文献

- Carrasco B, Diaz C, Moya M, Gebauer M, Garcia Gonzalez R (2012) Genetic characterization of Japanese plum cultivars (*Prunus salicina*) using SSR and ISSR molecular markers. *Ciencia E Investigacion Agraria*, 39, 533–543.
- Chair H, Traore RE, Duval MF, Rivallan R, Mukherjee A, Aboagye LM, van Rensburg WJ, Andrianavalona V, Pinheiro de Carvalho MA, Saborio F, Sri Prana M, Komolong B, Lawac F, Lebot V (2016) Genetic diversification and dispersal of taro (*Colocasia esculenta* (L.) Schott). *PLoS ONE*, 11, e0157712.
- Ceplitis A, Su Y, Lascoux M (2005) Bayesian inference of evolutionary history from chloroplast microsatellites in the cosmopolitan weed *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae). *Molecular Ecology*, 14,

4221–4233.

- Chen JM, Liu F, Wang QF, Motley TJ (2008) Phylogeography of a marsh herb *Sagittaria trifolia* (Alismataceae) in China inferred from cpDNA atpB-rbcL intergenic spacers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 168–175.
- Coletta HD, Machado MA, Targon MLPN, Moreira MCPQDG, Pompeu J Jr (1998) Analysis of the genetic diversity among mandarins (*Citrus* spp.) using RAPD markers. *Euphytica*, 102, 133–139.
- Cui XY, Wang WJ, Yang XQ, Li S, Qin SY, Rong J (2016) Potential distribution of wild *Camellia oleifera* based on ecological niche modeling. *Biodiversity Science*, 24, 1117–1128. (in Chinese with English abstract) [崔相艳, 王文娟, 杨小强, 李述, 秦声远, 戎俊 (2016) 基于生态位模型预测野生油茶的潜在分布. 生物多样性, 24, 1117–1128.]
- Feng SJ, Liu ZS, Chen L, Hou N, Yang TX, Wei AZ (2016) Phylogenetic relationships among cultivated *Zanthoxylum* species in China based on cpDNA markers. *Tree Genetics and Genome*, 12, 45.
- Feng SJ, Yang TX, Liu ZS, Chen L, Hou N, Wang Y, Wei AZ (2015) Genetic diversity and relationships of wild and cultivated *Zanthoxylum* germplasms based on sequence-related amplified polymorphism (SRAP) markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 62, 1193–1204.
- Han S, Wu Z, Wang X, Huang K, Jin Y, Yang W, Shi H (2016) De novo assembly and characterization of *Gleditsia sinensis* transcriptome and subsequent gene identification and SSR mining. *Genetics and Molecular Research*, 15, gmr.15017740.
- Huang H, Dane F, Norton JD (1994) Allozyme diversity in Chinese, Seguin and American chestnut (*Castanea* spp.). *Theoretical and Applied Genetics*, 88, 981–985.
- Huang HW, Liu YF (2014) Natural hybridization, introgression breeding, and cultivar improvement in the genus *Actinidia*. *Tree Genetics and Genome*, 10, 1113–1122.
- Huang XH, Kurata N, Wei X, Wang ZX, Wang A, Zhao Q, Zhao Y, Liu KY, Lu HY, Li WJ (2012) A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. *Nature*, 490, 497–501.
- Huang YF, Yang MX, Zhang H, Zhuang XY, Wu XH, Xie W (2009) Genetic diversity and genetic structure analysis of the natural populations of *Lilium brownii* from Guangdong, China. *Biochemical Genetics*, 47, 503–510.
- Imanishi A, Imanishi J (2014) Seed dormancy and germination traits of an endangered aquatic plant species, *Euryale ferox* Salisb. (Nymphaeaceae). *Aquatic Botany*, 119, 80–83.
- Jia HM, Jiao Y, Wang GY, Li YH, Jia HJ, Wu HX, Chai CY, Dong X, Guo Y, Zhang L, Gao QK, Chen W, Song LJ, van de Weq E, Gao ZS (2015) Genetic diversity of male and female Chinese bayberry (*Myrica rubra*) populations and identification of sex-associated markers. *BMC Genomics*, 16, 394.
- Jiang Q, Wang F, Tan HW, Li MY, Xu ZS, Tan GF, Xiong AS (2015) De novo transcriptome assembly, gene annotation, marker development, and miRNA potential target genes validation under abiotic stresses in *Oenanthe javanica*. *Molecular Genetics and Genomics*, 290, 671–683.
- Konishi T, Yasui Y, Ohnishi O (2005) Original birthplace of cultivated common buckwheat inferred from genetic relationships among cultivated populations and natural populations of wild common buckwheat revealed by AFLP analysis. *Genes and Genetic Systems*, 80, 113–119.
- Kundu A, Topdar N, Sarkar D, Sinha MK, Ghosh A, Banerjee S, Das M, Balyan HS, Mahapatra BS, Gupta

- PK (2013) Origins of white (*Corchorus capsularis* L.) and dark (*C. olitorius* L.) jute: A re-evaluation based on nuclear and chloroplast microsatellites. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 22, 372–381.
- Kurokawa S, Shibaike H, Akiyama H, Yoshimura Y (2004) Molecular and morphological differentiation between the crop and weedy types in velvetleaf (*Abutilon theophrasti* Medik.) using a chloroplast DNA marker: Seed source of the present invasive velvetleaf in Japan. *Heredity*, 93, 603–609.
- Lang P, Huang HW (1999) Genetic diversity and geographic variation in natural populations of the endemic *Castanea* species in China. *Acta Botanica Sinica*, 41, 651–657.
- Li J, Zeng YR, Shen DF, Xia G, Huang Y, Chang J, Huang J, Wang Z (2014) Development of SSR markers in hickory (*Carya cathayensis* Sarg.) and their transferability to other species of *Carya*. *Current Genomics*, 15, 357–379.
- Li MM, Cai YL, Qian ZQ, Zhao GF (2009) Genetic diversity and differentiation in Chinese sour cherry *Prunus pseudocerasus* Lindl., and its implications for conservation. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 56, 455–464.
- Li XL, Fan XR, Chu HJ, Li W, Chen YY (2017) Genetic delimitation and population structure of three *Trapa* taxa from the Yangtze River, China. *Aquatic Botany*, 136, 61–70.
- Liao SX, Deng ZH, Cui K, Cui YZ, Zhang CH (2014) Genetic diversity of *Broussonetia papyrifera* populations in southwest China. *Genetics and Molecular Research*, 13, 7553–7563.
- Luo C, Zhang F, Zhang QL, Guo DY, Luo ZR (2013) Characterization and comparison of EST-SSR and TRAP markers for genetic analysis of the Japanese persimmon *Diospyros kaki*. *Genetics and Molecular Research*, 12, 2841–2851.
- Michalski SG, Walter D (2012) Identification and characterization of microsatellite loci in the rush *Juncus effusus* (Juncaceae). *American Journal of Botany*, 99, e53–55.
- Nitta M, Lee JK, Kang CW (2005) The distribution of *Perilla* species. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 52, 797–804.
- Shi XP, Zhang CJ, Liu QH, Zhang Z, Zhang B, Bao MZ (2016) De novo comparative transcriptome analysis provides new insights into sucrose induced somatic embryogenesis in camphor tree (*Cinnamomum camphora* L.). *BMC Genomics*, 17, 26.
- Wang JM, Yang Y, Liu XH, Huang J, Wang Q, Gu J, Lu Y (2014) Transcriptome profiling of the cold response and signaling pathways in *Lilium lancifolium*. *BMC Genomics*, 15, 203.
- Wang YS, Shahid MQ, Lin SQ, Chen C, Hu C (2017) Footprints of domestication revealed by RAD-tag resequencing in loquat: SNP data reveals a non-significant domestication bottleneck and a single domestication event. *BMC Genomics*, 18, 354.
- Wang ZW, Jiang C, Wen Q, Wang N, Tao YY, Xu LA (2014) Deep sequencing of the *Camellia chekiangoleosa* transcriptome revealed candidate genes for anthocyanin biosynthesis. *Gene*, 538, 1–7.
- Xia EH, Zhang HB, Sheng J, Li K, Zhang QJ, Kim CH, Zhang Y, Liu Y, Zhu T, Li W, Huang H, Tong Y, Nan H, Shi C, Shi C, Jiang JJ, Mao SY, Jiao JY, Zhang D, Zhao Y, Zhao YJ, Zhang LP, Liu YL, Liu BY, Yu Y, Shao SF, Ni DJ, Eichler EE, Gao LZ (2017) The tea tree genome provides insights into tea flavor and independent evolution of caffeine biosynthesis. *Molecular Plant*, 10, 866–877.

- Xing PY, Liu T, Song ZQ, Li XF (2016) Genetic diversity of *Toona sinensis* Roem in China revealed by ISSR and SRAP markers. *Genetics and Molecular Research*, 15, 15038387.
- Xu CQ, Gao J, Du ZF, Li D, Wang Z, Li Y, Pang X (2016) Identifying the genetic diversity, genetic structure and a core collection of *Ziziphus jujuba* Mill. var. *jujuba* accessions using microsatellite markers. *Scientific Reports*, 6, 31503.
- Yang M, Liu F, Han YN, Xu LM, Juntawong N, Liu YL (2013) Genetic diversity and structure in populations of *Nelumbo* from America, Thailand and China: Implications for conservation and breeding. *Aquatic Botany*, 107, 1–7.
- Zeng YR, Ye SY, Yu WW, Wu S, Hou W, Wu RL, Dai WS, Chang J (2014) Genetic linkage map construction and QTL identification of juvenile growth traits in *Torreya grandis*. *BMC Genetics*, 15, S2.
- Zhang LL, Lu SY, Sun DF, Peng JH (2015) Genetic variation and geographical differentiation revealed using ISSR markers in tung tree, *Vernicia fordii*. *Journal of Genetics*, 94, 5–9.
- Zhao XP, Wei SN (2007) Genetic evaluation of *Toxicodendron vernicifluum* cultivars using amplified fragment length polymorphism markers. *Journal of Molecular Cell Biology*, 40, 262–266. (in Chinese with English abstract) [赵喜萍, 魏朔南 (2007) 漆树品种的 AFLP 分析及评价(简报). *分子细胞生物学报*, 40, 262–266.]
- Zhao YP, Paule J, Fu CX, Koch MA (2010) Out of China: Distribution history of *Ginkgo biloba* L. *Taxon*, 59, 495–504.
- Zhou Y, Yan WD (2016) Conservation and applications of camphor tree (*Cinnamomum camphora*) in China: Ethnobotany and genetic resources. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 63, 1049–1061.
- Zhu SY, Liu TM, Dai QZ, Wu DQ, Zheng X, Tang SW, Chen JH (2017) Genetic structure and relationships of an associated population in ramie (*Boehmeria nivea* L. Gaud) evaluated by SSR markers. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*, 31, 36–44.

附录 2 欧亚大陆三个区域主要驯化作物最早的考古记录。W: 两河流域; S: 印度河与恒河流域; E: 黄河与长江流域。参考 Jones et al, 2011。

Appendix 2 The earliest archaeobotanical records of major domesticated crops in three regions of Eurasia. W, Mesopotamia; S, Indian River Basin and Ganges River Basin; E, Yellow River Basin and Yangtze River Basin; refer to Jones et al, 2011.

时间 Time (year BP)	黍 <i>Panicum</i>			粟 <i>Setaria</i>			荞麦 <i>Fagopyrum</i>			稻 <i>Oryza</i>			小麦 <i>Triticum</i>			大麦 <i>Hordeum</i>			高粱* <i>Sorghum</i>		
	<i>miliaceum</i>			<i>italica</i>			<i>esculentum</i>			spp.			spp.			spp.			<i>bicolor</i>		
	W	S	E	W	S	E	W	S	E	W	S	E	W	S	E	W	S	E	W	S	E
1,000										•									•		
3,000								•													
5,000		•			•										•			•		•	
6,000					•																•
7,000							•					•									
8,000	•																				
9,000						•															
10,000															•			•			
> 12,000						•							•	•	•			•			

*非洲起源, 作为对照

*Africa origin, as control



•综述•

水稻驯化与长江文明

宋志平^{1*} 陈家宽¹ 赵耀²

1 (生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200438)

2 (南昌大学生命科学研究院流域生态学研究所, 南昌 330031)

摘要: 水稻(即亚洲栽培稻*Oryza sativa*)是世界上最重要的粮食作物之一, 全球有超过半数以上人口以稻米为食。关于水稻是何时、何地、在什么环境下开始驯化等问题一直是学术界关注的热点。得益于分析技术的进步, 近年来考古学和遗传学研究在水稻驯化起源问题上取得了重要进展。本文简要综述了有关长江流域的水稻驯化起源的遗传学和考古学的研究进展, 并讨论了水稻驯化与稻作文化及长江文明的关系。遗传学研究结果认为水稻(粳稻)最早起源于中国长江流域及以南地区(珠江流域), 考古学证据则表明水稻最先于10,000–8,000 BP在中国长江流域被驯化, 水稻驯化和稻作农业的发展催生了长江文明。这些进展促进了我们对水稻驯化、稻作文化和长江文明的认识, 对长江流域重要植物资源的保护也有启示意义。

关键词: 栽培稻; 野生稻; 驯化; 长江文明; 起源

Rice domestication and the Yangtze River civilization

Zhiping Song^{1*}, Jiakuan Chen¹, Yao Zhao²

1 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200438

2 Center for Watershed Ecology, Institute of Life Science and Key Laboratory of Poyang Lake Environment and Resource Utilization, Ministry of Education, Nanchang University, Nanchang 330031

Abstract: Rice (*Oryza sativa*) is one of the most important crops in the world and serves as a staple food source for more than half of the world's population. Research into when, where, and how rice was initially cultivated and eventually domesticated is essential. Research on these questions has been greatly advanced recently, along with nearly continuous research in both genetics and archaeology using newly developed analytical techniques. Here, we review the scientific understanding of rice domestication in the Yangtze River valley from both an archaeological and genetic perspective, and discuss the relationship between rice domestication and the Yangtze River civilization. Recent genetic research suggests that domesticated rice (*O. sativa* ssp. *japonica*) first occurred in southern China, including the Yangtze River valley and the Pearl River Basin. Current findings from archaeology support the view that *O. sativa* ssp. *japonica* was firstly domesticated in the Yangtze River valley ca.10,000–8,000 BP, and rice cultivation and agricultural development triggered the Yangtze River civilization. These findings enhance our understanding of rice domestication and related cultivation culture and also have implications for conservation of plant resources in the Yangtze River valley.

Key words: cultivated rice; wild rice; domestication; the Yangtze River civilization; origin

植物的驯化与利用催生了农耕文明。农耕文明的起源与发展, 促进了工具的运用与不断改良, 转变了人类的生活方式, 促使人类由迁徙转变为定居, 出现聚落、城邦及相应的社会组织结构, 为人类文明的发展奠定了基础。中华文明(或华夏文明)是世

界上唯一一直传承的古老文明。考古证据显示, 长江流域(总体位于24–35° N之间)有着和黄河流域一样辉煌的史前文明, 两者都是中华文明之源; 长江文明以稻作文明为内核, 黄河文明则以粟作文明为其鲜明特征(Barton et al, 2009; Zhao, 2011)。

收稿日期: 2018-01-16; 接受日期: 2018-04-16

基金项目: 国家自然科学基金(31570383)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: songzp@fudan.edu.cn

水稻(即亚洲栽培稻*Oryza sativa*)是世界上最重要的粮食作物之一,目前全球有超过半数以上人口以稻米为食。水稻起源于野生稻。先人从对野生稻的原始照看到有意识的栽培管理,再到有目的的选育,最终驯化出适应栽培环境的栽培稻,并广泛栽培而形成稻作农业,经过了长达数千年的发展历程(赵志军, 2009)。在此过程中,一方面,野生稻原有的一些性状经过人工选择,逐渐发生适应于栽培环境的改变,形成驯化性状(domesticated traits),最终演变为栽培稻;另一方面,因适应水稻栽培管理的需要,人们不断改进生产工具,变革生产方式,从最早的刀耕水耨农业到耜耕农业、再到犁耕农业,逐步确立了长江流域以稻作为主要生产方式的农耕文明。

水稻驯化及稻作农业为长江文明的发展和繁荣提供了重要的物质和文化基础,也是长江文明为人类做出的巨大的开创性贡献(Larson et al, 2014)。关于水稻是何时、何地、在什么环境下开始驯化等问题一直是国际学术界关注的热点。得益于新技术手段的不断运用,越来越多的考古学和遗传学研究表明,中国最早开始利用水稻,长江流域及以南地区是水稻的驯化起源地(Cross & Zhao, 2014)。本文简要评述了近年来有关水稻起源的考古学和遗传学研究进展,特别关注长江流域的相关研究,分析了各种研究的结论不一致的可能原因,并讨论了未来值得深入研究的科学问题。

1 水稻关键驯化性状及相关基因

稻属包含2个栽培种和20多个野生种,栽培种分别为亚洲栽培稻(*O. sativa*)和非洲栽培稻(*O. glaberrima*) (Vaughan et al, 2003, 2008b)。我们通常所称的水稻是指亚洲栽培稻。与水稻遗传关系最近的是普通野生稻(*O. rufipogon*)和尼瓦拉野生稻(*O. nivara*) (Vaughan et al, 2008a),它们广泛分布在南亚和东南亚以及中国部分地区的永久性或季节性湿地中(Fuller et al, 2010)。普通野生稻为多年生,对光周期敏感,异交率较高;尼瓦拉野生稻则是一年生,对光周期不敏感,自交率比较高(Vaughan et al, 2008a)。这两种野生稻虽然有明显的遗传分化(Liu et al, 2015),但它们遗传上都与水稻关系密切,以至于究竟谁是水稻的直接祖先种存在争议。目前广泛支持普通野生稻是水稻的祖先种(Khush, 1997;

Castillo et al, 2016)。

因适应不同栽培区的气候和环境条件,水稻分化形成了不同的亚种或生态型,其中最重要的两个亚种是粳稻(*O. sativa ssp. japonica*)和籼稻(*O. sativa ssp. indica*),其次还有aus稻和香稻(aromatic) (Garris et al, 2005; Caicedo et al, 2007; Vaughan et al, 2008b; McNally et al, 2009)。粳稻主要分布于东亚的亚热带地区、东南亚的高原和南亚高地,而籼稻则主要集中在亚洲的热带地区。水稻驯化起源问题实际上还牵涉到不同栽培亚种,特别是籼稻和粳稻的起源分化(indica-japonica differentiation)问题(王象坤, 1996; Kovach et al, 2007),因而愈发扑朔迷离。

理论上,通过分析野生稻的地理和生态分布格局、历史气候变化对野生稻分布格局的影响以及野生种群与栽培稻的遗传关系,就可以推测栽培稻起源地。水稻最初的驯化事件必然发生在先民能够直接利用野生种群的地区,具有野生稻分布是确定水稻起源地的先决条件(Fuller et al, 2010)。然而,野生稻的现代分布格局是历史气候变化和人类土地利用活动共同影响的结果,与历史分布存在差异。野生稻的自然分布一般集中在热带和亚热带,对温度、湿度均有较高要求。普通野生稻的现代最北缘分布为我国江西省东乡县(28°14' N),但基于古气候、地形学和花粉数据重建古植被的研究结果显示,野生稻可能曾在长江流域和华东地区具有广泛分布,最北到达山东(Huang & Schaal, 2012; Zhao et al, 2013)。谱系地理学研究结果提示,历史上,在更新世冰期干旱气候期间,普通野生稻种群退缩到湿热的避难所,如印度东部、云南和东南亚等区域(Londo et al, 2006)。普通野生稻种群最近的地理扩张发生在大约16,500–15,000 BP的冰后期,当时的气候变得温暖,而且CO₂浓度迅速从18 Pa (atmospheric partial pressure)上升到27 Pa,这对植物特别是C₃植物水稻的光合效率和生物量生产有重要影响(Fuller et al, 2010)。新仙女木时代(Younger Dryas, 13,000–11,500 BP)气候急剧变冷,迫使普通野生稻向南退缩(Kovach et al, 2007)。随后,随着栽培稻的驯化与推广种植,以及唐宋时期(1,200–1,000 BP)的气候又一次变冷,普通野生稻的原生生境进一步减少和向南退缩,最终形成现在的分布格局(Zhao et al, 2013)。此外,考古资料还证实,距今10,000年前(栽培稻开始驯化时间),普通野生稻是长江流域的

习见物种(Fuller, 2007; Zong et al, 2007; Zuo et al, 2017)。因此, 虽然当前长江流域仅在江西东乡县、湖南茶陵县和江永县等地有少量普通野生稻种群, 但栽培稻依然可能起源于此区域(Choi et al, 2017)。

在人类栽培过程中, 植物逐渐发生关键的形态(和遗传)改变, 以适应栽培环境, 在性状上表现出驯化适应性综合征(adaptive syndrome of domestication), 包括更加紧凑的株型、花序增大且小花数目增多、果实或种子变大、落粒性减弱, 以及种子休眠性降低等(Hammer, 1984)。从普通野生稻到栽培稻的转变过程中, 野生稻逐渐失去了多年生、落粒性、长芒、匍匐生长等特征, 成为依赖人工种植的栽培稻。落粒性、休眠性和株型等性状是水稻驯化的关键性状, 种皮颜色、籽粒形态等性状也与水稻驯化密切相关(Fuller et al, 2010; Sakuma et al, 2011; 区树俊等, 2012)。

不落粒作为农作物驯化的关键性状, 是区分栽培种及其野生祖先的最主要依据之一(Jones & Liu, 2009)。普通野生稻的籽粒成熟时, 护颖和小穗轴的接合处(小穗基盘)一般会形成离层, 这使得种子易于脱落与传播, 但不利于种子的收获; 栽培稻小穗基盘的离层发育不完全, 成熟种子需借助外力才能脱粒, 从而有利于稻谷的收获(Li et al, 2006)。因此, 普通野生稻小穗基盘光滑, 而栽培稻粗糙(Fuller, 2007)。小穗轴是植物考古中通过浮选法相对容易获得的水稻实物遗存之一, 因而小穗基盘的形态业已成为判断古稻类型的重要依据之一(如Fuller et al, 2009)。落粒性是数量遗传性状(QTL), 遗传学研究先后确定了多个与此性状有关的QTL位点, 如 $sh-h$ 、 $sh4$ 、 $qsh1$ 等(Konishi et al, 2006; Li et al, 2006)。其中 $sh4$ 和 $qsh1$ 是控制水稻落粒的主要基因(Zhang et al, 2009)。 $sh4$ 为一个隐性突变, 是广泛存在于所有栽培稻(粳稻、籼稻、香稻和aus稻)的4号染色体上的一个基因的SNP, 会导致离层发育不完全(Li et al, 2006)。 $sh4$ 是与栽培稻驯化起源关联的主要突变(Sang & Ge, 2007; Fuller et al, 2009)。分子系统学研究显示, 粳稻和籼稻的 $sh4$ 基因位于同一进化支上, 暗示该基因是通过一次驯化保留到基因组上, 这被认为是水稻单次起源或者籼粳分化出现在水稻驯化之后的最有力证据(Lin et al, 2007; Molina et al, 2011)。 $qsh1$ 主要存在于温带粳稻中(Konishi et al, 2006), 是在促使东亚水稻向温带粳稻分化的遗传

瓶颈过程中或者之后被固定下来的(Zhang et al, 2009)。

粒形是另一个重要驯化性状。古人在栽培植物过程中, 逐渐意识到粒形是产量性状, 开始对大粒形种子进行有意识的选择。水稻粒形(谷粒大小)是重要的产量和品质农艺性状, 是水稻驯化过程中最突出的生物学特征变化之一(Fuller et al, 2008)。一般情况下, 普通野生稻的种子粒形为细长形且附有长芒, 籼稻长圆形或细长形, 而粳稻则为阔卵形或短圆形(图1)。粒形(包括颖壳)可以较好地区别野生种与栽培种, 由于稻谷相对容易保存, 出土稻谷遗存较多, 粒形分析成为研究栽培稻驯化的重要手段(Fuller, 2007)。水稻粒形也是数量遗传性状, 包含粒长、粒宽和粒厚等指标, 其中粒宽更引人注目, 其驯化时间早于粒长(公婷婷, 2017)。水稻全基因组测序的完成促进了粒宽性状的控制基因的发掘, 已有多个粒宽主效基因被克隆, 例如 $qSW5$, 该基因在粳稻群体中受到强烈选择(Shomura et al, 2008)。

水稻株型主要由分蘖数、分蘖角度、株高和穗型所决定(Wang & Li, 2005)。普通野生稻通常分蘖多, 分蘖角度大而匍匐生长, 散穗型; 栽培稻则分蘖少, 分蘖角度小而直立生长, 紧穗型。目前已经发现多个与株型性状相关的基因(区树俊等, 2012), 其中最引人注意的是 $prog1$ 基因(Jin et al, 2008; Tan et al, 2008)。该基因位于水稻第7号染色体上, 编码具有转录活性的锌指蛋白类转录因子, 在叶腋分生组织(分蘖芽的形成部位)、芽茎尖分生组织和幼叶中高表达, 控制分蘖角度和分蘖数, 受到了人工选择, 使水稻的株型由野生型转变成驯化型(Jin et al, 2008)。另外, “绿色革命”基因(矮秆基因) $sd1$ 在水稻驯化过程中也受到人为驯化选择(Asano et al, 2011), 相对于普通野生稻, 栽培稻中 $sd1$ 基因序列的遗传多样性减少了98% (Paterson & Li, 2011)。

普通野生稻种子具有较强休眠性, 这有利于其度过不利的生长季节, 栽培稻则没有明显的休眠性, 这适应于生产上同步发芽的需要(Cohn et al, 1983; Sweeney & McCouch, 2007)。普通野生稻的种皮通常是红色, 而栽培稻多为白色; 野生稻颖壳黑色或褐黑色, 栽培稻多为浅黄色(图1), 这些都与种子休眠性的差异有关(Seshu & Dadlani, 1991)。通过分子遗传学研究, 人们已发现了多个与水稻种子休眠相关的QTL位点(区树俊等, 2012), 其中 $qSD7-1$ 位点通

过母体组织(包括颖壳、果皮和种皮)来控制水稻种子休眠(Gu et al, 2011)。rc基因导致水稻白种皮(Sweeney et al, 2007), 该基因与sh4类似, 起源于粳稻而后扩散到籼稻(Vaughan et al, 2008b; Cross & Zhao, 2014)。

2 水稻起源的分子生物学证据

分子检测技术的进步极大推动了栽培稻驯化起源研究。中性标记检测结果显示, 粳稻和籼稻的遗传分化显著(Garris et al, 2005), 加之它们在形态上也有明显差异(图1), 这导致通常认为粳稻和籼稻有不同的起源(多源论)。较早的等位酶分析结果将普通野生稻分为中国和东南亚两个遗传谱系, 因而推测粳稻和籼稻分别起源于不同地区(Second, 1982)。类似地, Sun等(1997)的RFLP检测结果显示, 中国普通野生稻种群偏粳稻, 而东南亚的普通野生稻种群偏籼稻, 普通野生稻已发生了籼粳分化, 粳稻和籼稻应是独立起源。随后的分子系统学研究将粳稻和籼稻的遗传分歧时间估计在0.4–0.2百万年前(Vitte et al, 2004; Zhu & Ge, 2005; Tang et al, 2006), 这明显早于考古学研究所估计的水稻驯化起源时间(大约10,000 BP), 暗示粳、籼稻分别起源于不同祖先群。进而, Londo等(2006)基于两个核基因和一个叶绿体基因的序列分析, 认为粳稻大约在10,000年前起源于中国南方(泛指长江流域及以南地区), 而籼稻稍晚起源于东印度地区。粳、籼稻分别起源的观点得到了Caicedo等(2007)的111个基因片段分析以及He等(2011)基因组分析的结果的支持。然而, Gao和Innan (2008)的SSR分析结果不支持粳、籼稻分别起源的观点。Molina等(2011)同样支持单起源的观点, 认为栽培稻大约在13,500–8,200 BP起源于中国长江流域。Huang等(2012a)的谱系地理学研究也支持栽培稻起源于中国的单起源假说, 但认为首先起源的是籼稻而非粳稻。通过对大样本(446份普通野生稻和1,083份栽培稻)的基因组分析, Huang等(2012b)也支持单起源的观点, 并认为粳稻最先起源于中国的珠江流域, 这一观点得到Wei等(2012)的研究结果的支持。但后者一方面支持中国珠江流域是栽培稻的驯化中心, 另一方面又认为粳、籼稻为独立起源(Wei et al, 2012)。Civán等(2015)重新分析Huang等(2012b)的基因组数据后认为, 水稻驯化为多起源, 粳稻、籼稻与aus稻分别起源于不

同地区。最近, Choi等(2017)以及Choi和Purugganan (2018)的基因组研究结果也支持多起源的观点, 认为粳稻、籼稻、aus稻分别来自不同祖先群*O. rufipogon*或*O. nivara*, 而且粳稻最先于18.3 ka (24.1–13.1 ka)前从分布于中国长江流域的*O. rufipogon*中驯化出来。

理论上, 对驯化相关基因的进化分析可以解决栽培物种的驯化起源问题, 然而相关研究结果却存在分歧。关键驯化基因, 如落粒性基因sh4, 红种皮基因rc, 株型基因prog1的系统重建都指向栽培稻为中国单起源(Sweeney et al, 2007; Zhang et al, 2009; Choi et al, 2017; Choi & Purugganan, 2018)。但是, Civán和Brown (2017)对这些基因(还包括无芒基因LABA1)及其在基因组上邻近序列进行分析后, 认为这些驯化基因在野生稻中出现的时间远早于栽培稻的驯化, 暗示不同栽培稻亚种有不同起源。Singh等(2017)持类似观点。Choi等(2017)以及Choi和Purugganan (2018)也发现驯化基因起源早于栽培稻的驯化, 并因此提出了“多起源/单驯化”假设(the multiple origin/single domestication model)。

纵观有关栽培稻驯化的遗传学和分子进化生物学研究, 我们初步可以总结如下几点: (1)普通野生稻*O. rufipogon*是栽培稻的直接祖先, 一年生野生稻*O. nivara*也是栽培稻的祖先种; (2)栽培稻亚种粳稻和籼稻遗传分化明显, 分别于不同的时间起源于不同的地区(多起源); (3)栽培稻最早起源于中国长江流域及以南地区(包括珠江流域), 粳稻驯化早于籼稻; (4)关键驯化基因的起源时间早于栽培稻的驯化; (5)杂交及基因流在栽培稻(尤其是籼稻)的驯化起源以及驯化基因的扩散中发挥了重要作用。值得注意的是, 栽培稻自被驯化以来, 就一直与野生稻频繁发生基因交流, 存在共进化关系(Song et al, 2006; Zhao et al, 2010; Ge & Sang, 2011; Choi et al, 2017)。比如, 最近的大规模基因组分析结果表明, 普通野生稻种群广泛受到栽培稻的基因流的影响, 现存普通野生稻实际上是野-栽杂种群(hybrid swarm) (Wang et al, 2017)。这意味着, 用现存普通野生稻为参照进行遗传关系分析时, 很难排除栽培稻基因流的干扰。稻作强度越大地区的野生稻种群受到栽培稻基因渐渗(introgression)的影响越大, 遗传上与栽培稻的关系也更近, 导致可能出现起源地的误判。充分利用考古发现的水稻实物遗存, 结合古

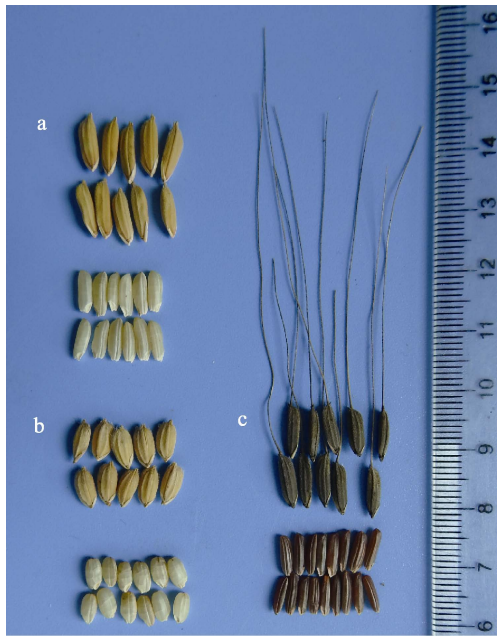


图1 普通野生稻、籼稻、粳稻的谷粒及种子形态。a: 籼稻 9311; b: 粳稻日本晴(Nipponbare); c: 普通野生稻(来自江西东乡)

Fig. 1 Grain and seed of *Oryza rufipogon*, *O. sativa* ssp. *indica* and *japonica*. a, *indica* variety 9311; b, *japonica* variety Nipponbare; c, *O. rufipogon* from Dongxiang population of Jiangxi Province.

DNA分析(如Castillo et al, 2016), 能够降低栽培稻基因流的干扰, 从而获得更加可信的结果。

3 水稻起源于长江流域的考古证据

据Silva等(2015)统计, 世界各地已发现的涉及亚洲栽培稻的水稻遗址共有470多处, 其中约1/3分布在中国。Gong等(2007)认为中国共有280处水稻文物遗址。公婷婷(2017)对我国水稻考古遗址重新进行了较全面的梳理, 认为有明确的实物遗存的水稻遗址为219处。通过对上述资料进行比对和重新统计相关资料, 我们共获得了328处中国的水稻考古遗址信息, 按照年代进行等级划分, 制作了中国古稻分布图(图2)。这些水稻遗址空间分布格局、出土的植物遗存和其他文物类型的变迁, 大致反映了水稻驯化起源与扩散的历史脉络, 以及稻作农业的形成与稻作文明的发展与传播历程。

在中国, 早于8,000年的水稻遗址共有16处, 除了广东的牛栏洞遗址(113.45° E, 24.33° N)和河南的贾湖遗址(113.70° E, 33.62° N)外, 其余14处遗址全部位于长江流域(图2), 其中包括了世界上最古老的三个水稻遗址, 即江西省万年县的仙人洞遗址(117.179° E, 28.721° N)和吊桶环遗址(117.178° E, 28.721° N)、湖南省道县的玉蟾岩遗址(115.00° E, 25.50° N)。这三处遗址都处于长江中游, 均是洞穴遗址, 年代为旧石器时代晚期向新石器时代早期的

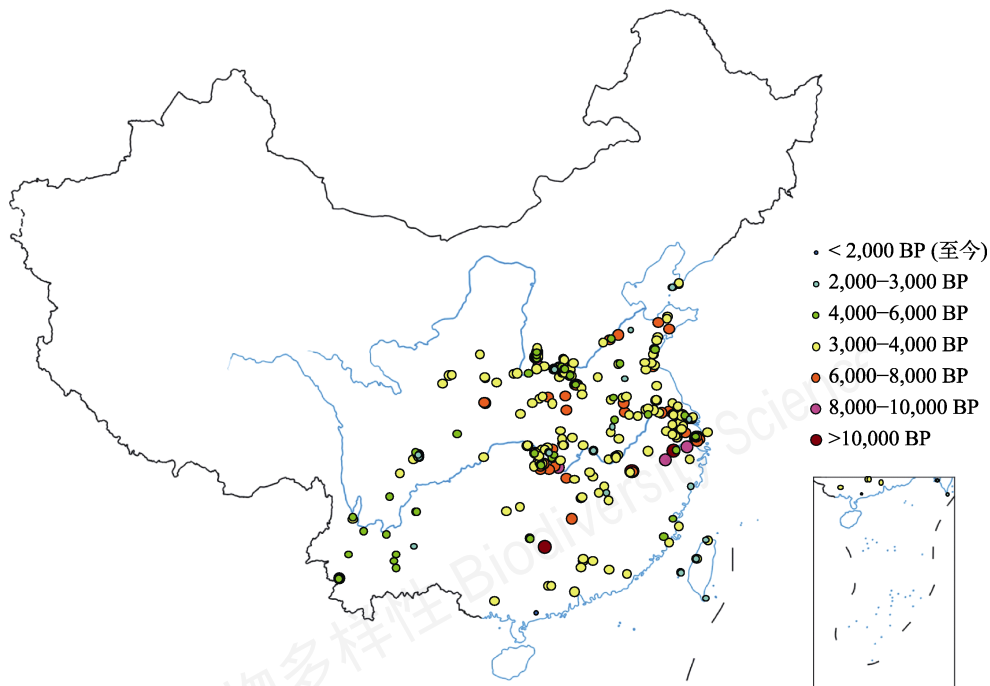


图2 中国水稻遗址时空分布图

Fig. 2 The temporal and spatial distribution of ancient rice relics in China

过渡时期(约13,000–11,000 BP) (赵志军, 2009; Wu et al, 2012)。仙人洞与吊桶环相邻, 遗址内旧石器时代晚期的地层中发现了野生稻的植硅石(phytolith), 而在新石器时代初期的地层中则发现了栽培稻的植硅石, 年代距今1万年以前(Zhao, 1998)。植硅石是指细胞组织中的蛋白石体($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), 可以在土壤中保留相当长的一段时间。不同植物的植硅石形态上存在差异, 比如粳稻的扇形植硅石为“厚而尖”的 β 型, 籼稻则是“薄而圆”的 α 型, 而普通野生稻植硅石的特征介于粳稻、籼稻之间, 因而常常被用于水稻考古研究(Zuo et al, 2017)。玉蟾岩遗址不仅出土了一粒极为珍贵的、形态与普通野生稻相似但无芒的稻壳, 而且还出土了掺有稻秆和谷壳的贴塑法成型的夹炭陶(张文续和袁家荣, 1998)。在稻作农业地区, 夹炭陶常常与古稻伴生出土, 而不从事稻作农业生产的地方往往只有夹砂陶。玉蟾岩的贴塑法成型工艺, 被认为是后代贴塑法工艺的开山鼻祖, 也是稻作农业发祥的重要佐证材料之一(赵志军, 2009)。

接下来较古老的水稻遗址是上山遗址(11,000–9,000 BP) (119.89° E, 29.52° N)和荷花山遗址(10,000–9,000 BP) (119.30° E, 29.06° N)。上山遗址出土了结构比较完整的木构建筑基址、灰坑、石器、陶器、骨器等文物, 特别引人注目的是出土了几十粒炭化稻米和少量稻穗基盘, 以及含有稻谷颖壳的碎陶片和烧制土残块。这些水稻遗存从稻谷的大小、小穗基盘的形态和植硅石类型上来看, 属于早期的栽培稻(Jiang & Liu, 2006; 郑云飞和蒋乐平, 2007; 赵志军和蒋乐平, 2016)。对上山考古点出土的植物遗存的植硅石和淀粉微化石的进一步分析显示, 除了水稻之外, 稗草在当地大量出现, 其次还有橡实和菱角, 这说明当时的先人最初管理湿地环境是为了收获包括水稻和稗子在内的禾草植物的籽粒, 同时也暗示水稻是更容易栽培的禾草而逐渐被驯化利用(Yang et al, 2015)。Zuo等(2017)对上山遗址和荷花山遗址的古稻的植硅石进行了比较分析, 发现从9,400–8,600 BP, 古稻的驯化程度在逐步加强, 但驯化速度缓慢, 进一步确认水稻开始驯化的年代大致在距今约1万年前后的全新世早期, 也表明我国长江流域水稻驯化与世界上其他主要农作物(西亚的小麦、中美洲的玉米)驯化基本上是同步的, 都发生在更新世末向全新世初过渡的时期,

这与当时逐渐变暖、变湿的全球气候格局转变有密切的关系。

从距今9,000年开始, 稻作遗址逐渐增多(图2), 遗址中稻作遗存所处年代也更为确切, 比如长江中游地区的属于彭头山文化(9,000–8,300 BP)的八十垵(111.85° E, 29.76° N)、彭头山(111.65° E, 29.66° N)和宋家岗遗址(111.78° E, 29.72° N), 长江下游地区的小黄山遗址(120.73° E, 29.55° N)等。八十垵遗址出土了距今8,500–7,500年的数万粒完整形态的炭化稻谷、稻米, 还有环绕聚落的围墙、挡水坝, 以及大量的墓葬和以杆栏式建筑为主的居住房址, 还有大量的陶器、石器、骨器、木器、百余种植物杆茎与果核等。这些古稻从形态上具有原始性和过渡性的特征, 属于未经人工选择的原始栽培稻类型(赵笃乐等, 2000)。最近的植物考古分析显示, 在人类定居之前(大约8,600年前), 八十垵所在地区为泛滥平原, 随后因全新世季风降水增多, 水位上升, 逐渐变成湿地, 辅以火烧和简单清理, 这些都有利于水稻栽培, 使得水稻驯化在该地区持续兴盛了数百年(Liu et al, 2017)。宋家岗遗址出土了距今约9,000年的100多粒炭化稻米, 这些稻米集中分布在一处面积约4–5 m²的生活区, 紧邻一处灶坑, 同时伴出大量夹有谷粒与稻壳的陶片, 少量石制品等生活用器, 人类食用水稻的痕迹明显(赵志军, 2009)。彭头山遗址出土的陶器制造古朴简单, 全部为原始的贴塑法制成, 大部分陶器的胎泥中夹有炭屑, 部分含有稻壳与谷粒或稗壳印痕。张文绪等(2003)用扫描电镜对这些陶片中的水稻稗壳印痕进行分析后认为, 这些古稻形态上已向粳稻演化。同样, 植硅石和颖壳双峰乳突的形态分析结果表明, 小黄山古稻属于原始栽培稻, 而且有向粳稻演化的趋势(郑云飞等, 2013)。以上这些考古证据表明, 一方面我国长江流域在更新世晚期至全新世早期有野生稻分布, 另一方面栽培稻在10,000 BP左右开始出现, 尽管当时的生计形态仍处在采集狩猎阶段(赵志军, 2009; 公婷婷, 2017)。

随着时间推移, 中国的古稻遗址迅速增多, 8,000–6,000 BP的水稻遗址有62处, 其中35处位于长江流域, 例如, 8,000–7,000 BP的位于长江下游的跨湖桥遗址(120.26° E, 30.18° N)等。跨湖桥遗址位于浙江省萧山, 出土的植物遗存包括水稻、菱角、芡实等。该遗址出土的稻谷经过鉴定, 60%为野生稻,

40%属于栽培稻(郑云飞等, 2004; 郑云飞和蒋乐平, 2007)。跨湖桥遗址还出现了专门用于煮米饭的蒸锅“罍”, 显示米饭在食物中的地位开始提升。到了7,000–6,000 BP, 遗址古稻以栽培型为主, 既有粳型或向粳稻方向发展, 又有偏粳、偏籼混合或者偏粳、偏籼和中间型混合。河姆渡遗址(121.30° E, 29.98° N)距今7,000–5,800年间, 位于浙江余姚市, 出土了丰富的植物遗存, 包括稻谷、栎果、菱角、芡实等可食用植物遗存, 特别是大量的稻谷遗存, 显示河姆渡文化已经发展到了较发达的稻作农业生产阶段(刘军, 2006; 赵志军, 2009)。田螺山遗址(121.40° E, 30.04° N)也位于浙江省余姚市, 距今年代约为7,000–5,500年间, 出土的食用植物包括稻谷、菱角、芡实、橡实, 还出土了木质和骨质的锄和锹等农业用具。Fuller等(2009)分析了田螺山6,900–6,600年前的土层中的植物遗存类型及水稻小穗基盘形态, 发现在此300年间, 植物遗存中水稻遗存的比例从8%上升到24%, 不落粒的栽培稻小穗基盘的比例从27%上升到39%, 稻田杂草如一年生的禾草、莎草和其他草本植物呈现聚集趋势, 这些都说明水稻的消费比例上升, 稻谷驯化正在不断加强, 出现了水稻种植。此外, 田螺山还发现了距今约7,000–4,500年的稻田。以上这些考古发现充分说明, 即使当时种植水稻的水平可能很低, 食物还大量依赖于采集和狩猎, 但稻作农业开始形成(赵志军, 2009)。

到了6,000–4,000 BP, 水稻遗址进一步增多, 共有178处, 其中近80处在长江流域。这些遗址出土了大量的水稻实物遗存, 以及生产、生活用具等文物, 充分反映了当时水稻广泛栽培与稻作农业快速发展的情景。这一时期, 长江流域的各遗址古稻基本上都表现为偏粳型, 比如城头山古稻。城头山遗址(6,000–5,000 BP) (111.60° E, 29.82° N)位于湖南省常德市澧县, 以出土时代最早、保存最完整的古城和灌溉设施完备的稻田而闻名。该遗址出土了稻、瓜等170多种人工种植和野生植物的籽粒, 以及猪、羊、狗、鹿等20多种家养和野生动物骨骸。稻谷粒形分析显示, 城头山古稻种群中含有类似野生稻粒形的个体仅占5.59%, 94%以上为栽培稻粒形(张文绪和顾海滨, 2005)。这些证据表明, 在当时水稻驯化业已完成, 稻作农业体系已经建立, 稻作文明已经形成(赵志军, 2009; Fuller et al, 2010; Gross & Zhao, 2015)。

到了新石器时代后期(5,000–4,000 BP), 长江流域的水稻考古遗址数量剧增, 反映出稻作农业生产体系的发展与传播与当时人口大幅度增长的密切关系。例如, 在长江下游的杭州湾地区和太湖流域, 距今5,200–4,300年间的良渚文化时期的遗址的分布异常密集(图2)。同样, 在长江中游地区也发现了大量距今5,300–4,600年间的屈家岭(113.12° E, 31.02° N)文化时期和距今4,600–4,000年间的石家河(113.09° E, 30.76° N)文化时期的稻作遗址群。这些遗址出土的文物和动植物遗存充分说明, 稻作农业已经取代采集狩猎成为当地经济的主体。同一时期, 在邻近长江流域的淮河流域、黄河流域甚至更北地区也涌现出大量的水稻遗址(图2), 反映了水稻自驯化起源之地——长江流域向外辐射与传播, 标志着稻作文明的快速发展。

4,000 BP以后, 古稻遗址以长江中下游为中心, 向北、向西、向南辐射, 展示了稻作文明繁荣与传播的图景。这些遗址古稻(包括来自长江流域的)基本上属于粳型, 而且与现代粳稻类型基本一致(公婷婷, 2017)。

4 稻作的起源与发展催生了长江文明

遗传学研究关于水稻(粳稻)的最早起源的地点是长江流域还是珠江流域尚存在争议, 但可以概括为: 水稻最先起源于长江流域及以南地区(珠江流域)。同时, 大量的考古学证据表明水稻于10,000–8,000 BP在长江流域开始驯化(Cross & Zhao, 2014)。长江流域考古遗址中的古稻类型随年代下降逐渐转变为栽培稻类型(粳稻类型)。伴随着此过程, 长江流域出现了一脉相承但有其特色的史前文明, 尤其是长江中游的农耕发展, 自彭头山以降, 经过皂市下层(111.40° E, 29.65° N)、汤家岗(112.17° E, 29.41° N)、大溪(109.63° E, 30.98° N)、屈家岭、石家河等连续发展出来的文化, 表现出了完整的进步过程, 到新石器中期的汤家岗文化, 已表现出相当成熟的农业文明形态(郭静云和郭立新, 2014)。这个发展过程体现在诸多方面。首先, 出土文物中盛物用具和耕作工具逐渐增多, 而且越来越高级。从玉蟾岩遗址的最原始的夹炭陶, 到河姆渡文化时期(罗家角遗址)的白陶, 再到大溪文化(7,500–5,000 BP)与屈家岭文化(5,000–4,000 BP)时期的黑陶; 从原始粗糙的旧石器, 到精小石器, 发展到石质、骨

质与木质器具(如河姆渡文化时期),再到耒耜出现,最后出现铜器、铁器;从最早的刀耕水耨农业到耜耕农业、再到犁耕农业(刘军, 2006; Fuller, 2011)。其次,生活方式变迁。居住点从洞穴,到台地,再到聚落,发展至城邦;活动方式从迁徙,到季节性迁徙,到定居(郭静云和郭立新, 2014)。第三,生业经济从狩猎-采集,到照顾植物与狩猎采集并重,再到栽培植物为主,进而养殖动植物的农业(赵志军, 2009)。第四,从直接利用湿地到雨浇地,发展到具有排灌设施的稻田系统,如城头山遗址(张文绪和顾海滨, 2005)。制陶技艺、犁耕农业、排灌系统、城邦、古老的宗教与艺术(如高庙文化, 7,800-6,800 BP)等都是长江文明的重要符号,它们的发展或出现无疑都是稻作农业发展的必然产物。因此,可以说是稻作的起源与发展催生了长江文明,长江文明以稻作文明为核心。

5 研究展望

尽管关于水稻起源问题,考古学和遗传学研究得出的结论总体趋于一致,但仍有争议。第一,考古学证据明确显示长江流域是水稻的最早起源地(Silva et al, 2015),而且考古学研究结果还显示,农业大约在2,700 BP才开始进入珠江流域(Hu et al, 2013),但部分遗传学研究结果则倾向于水稻起源于珠江流域(如Huang et al, 2012b; Wei et al, 2012)。第二,考古学估计的水稻起源时间(~10,000 BP)明显近于遗传学研究基于分子钟估算的时间(一般>13,000 BP)(Jones & Liu, 2009)。未来采用更加灵敏的分析技术,比如建立水稻遗存物的古DNA高效提取与分析技术体系,或者是单粒古孢粉测序技术,有望消除栽培稻基因流对分析结果的干扰,从而追溯水稻驯化过程中的遗传变化。

当前,长江流域的野生稻分布点很少,但大量的古稻遗址位于长江流域及以北地区。这种格局暗示,历史气候变化和长期的生境利用引起野生稻分布区向南收缩。当前,长江流域是人类活动强度最大的地区之一。这种高强度的人类活动如何影响以野生稻为代表的重要资源植物的进化过程,依然知之甚少。进行古气候、古植被、土壤地层学和考古学等资料的整合分析,将有助于探讨此问题,其结果对于植物遗传资源的保护也有启示意义。

参考文献

- Asano K, Yamasaki M, Takuno S, Miura K, Katagiri S, Ito T, Doi K, Wu JZ, Ebana K, Matsumoto T, Innan H, Kitano H, Ashikari M, Matsuoka M (2011) Artificial selection for a green revolution gene during japonica rice domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 11034-11039.
- Barton L, Newsome SD, Che FH, Wang H, Guilderson TP, Bettinger RL (2009) Agricultural origins and the isotopic identity of domestication in northern China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 5523-5528.
- Caicedo AL, Williamson SH, Hernandez RD, Boyko A, Fledel-Alon A, York TL, Polato NR, Olsen KM, Nielsen R, McCouch SR (2007) Genome-wide patterns of nucleotide polymorphism in domesticated rice. *PLoS Genetics*, 3, 1745-1756.
- Castillo CC, Tanaka K, Sato YI, Ishikawa R, Bellina B, Higham C, Chang N, Mohanty R, Kajale M, Fuller DQ (2016) Archaeogenetic study of prehistoric rice remains from Thailand and India: Evidence of early japonica in South and Southeast Asia. *Archaeological and Anthropological Science*, 8, 523-543.
- Choi JY, Platts AE, Fuller DQ, Hsing YL, Wing RA, Purugganan MD (2017) The rice paradox: Multiple origins but single domestication in Asian rice. *Molecular Biology and Evolution*. 34, 969-979.
- Choi JY, Purugganan MD (2018) Multiple origin but single domestication led to *Oryza sativa*. *G3-Genes Genomes Genetics*, 8, 797-803.
- Civán P, Brown TA (2017) Origin of rice (*Oryza sativa* L.) domestication genes. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 64, 1125-1132.
- Civán P, Craig H, Cox CJ, Brown TA (2015) Three geographically separate domestications of Asian rice. *Nature Plants*, 1, 15164.
- Cohn MA, Butera DL, Hughes JA (1983) Seed dormancy in red rice. III. Response to nitrite, nitrate, and ammonium ions. *Plant Physiology*, 73, 381-384.
- Cross BL, Zhao ZJ (2014) Archaeological and genetic insights into the origins of domesticated rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 6190-6197.
- Fuller DQ (2007) Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: Recent archaeobotanical insights from the Old World. *Annals of Botany (London)*, 100, 903-924.
- Fuller DQ (2011) Pathways to Asian civilizations: Tracing the origins and spread of rice and rice cultures. *Rice*, 4, 78-92.
- Fuller DQ, Qin L, Harvey E (2008) Rice archaeobotany revisited. *Antiquity*, 82, 315.
- Fuller DQ, Qin L, Zheng YF, Zhao ZJ, Chen XG, Hosoya LA, Sun GP (2009) The domestication process and domestication rate in rice: Spikelet bases from the Lower Yangtze.

- Science, 323, 1607–1610.
- Fuller DQ, Sato YI, Castillo C, Qin L, Weisskopf AR, Kingwell-Banham EJ, Song JX, Ahn SM, van Etten J (2010) Consilience of genetics and archaeobotany in the entangled history of rice. *Archaeological and Anthropological Science*, 2, 115–131.
- Gao LZ, Innan H (2008) Nonindependent domestication of the two rice subspecies, *Oryza sativa* ssp. *indica* and ssp. *japonica*, demonstrated by multilocus microsatellites. *Genetics*, 179, 965–976.
- Garris AJ, Tai TH, Coburn J, Kresovich S, McCouch S (2005) Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. *Genetics*, 169, 1631–1638.
- Ge S, Sang T (2011) In appropriate model rejects independent domestications of *indica* and *japonica* rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, E755.
- Gong TT (2017) Origin, domestication and dispersal of Chinese Cultivated Rice. PhD dissertation, Minzu University of China, Beijing. (in Chinese with English abstract) [公婷婷 (2017) 中国水稻的起源、驯化及传播研究. 博士学位论文, 中央民族大学, 北京.]
- Gong ZT, Chen HZ, Yuan DG, Zhao YG, Wu YJ, Zhang GL (2007) The temporal and spatial distribution of ancient rice in China and its implications. *Chinese Science Bulletin*, 52, 1071–1079.
- Gross BL, Zhao ZJ (2014) Archaeological and genetic insights into the origins of domesticated rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 6190–6197.
- Gu XY, Foley ME, Horvath DP, Anderson JV, Feng JH, Zhang LH, Mowry CR, Ye H, Suttle JC, Kadowaki K, Chen ZX (2011) Association between seed dormancy and pericarp color is controlled by a pleiotropic gene that regulates abscisic acid and flavonoid synthesis in weedy red rice. *Genetics*, 189, 1515–1524.
- Guo JY, Guo LX (2014) The origin and formation of rice cultivation: Spatio-temporal parameters. *Agricultural History of China*, 5, 3–13. (in Chinese) [郭静云, 郭立新 (2014) 论稻作萌生与成熟的时空问题. *中国农史*, 5, 3–13.]
- Hammer K (1984) The domestication syndrome. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 32, 11–34.
- He ZW, Zhai WW, Wen HJ, Tang T, Wang Y, Lu XM, Greenberg AJ, Hudson RR (2011) Two evolutionary histories in the genome of rice: The roles of domestication genes. *PLoS Genetics*, 7, e1002100.
- Hu DK, Clift PD, Böning P, Hannigan R, Hillier S, Blusztajn J, Wan SM, Fuller DQ (2013) Holocene evolution in weathering and erosion patterns in the Pearl River delta. *Geochemistry Geophysics Geosystems*, 14, 2349–2368.
- Huang P, Molina J, Flowers JM, Rubinstein S, Jackson SA, Purugganan MD, Schaal BA (2012a) Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*: A genome-wide view. *Molecular Ecology*, 21, 4593–4604.
- Huang P, Schaal BA (2012) Association between the geographic distribution during the last glacial maximum of Asian wild rice, *Oryza rufipogon* (Poaceae), and its current genetic variation. *American Journal of Botany*, 99, 1866–1874.
- Huang XH, Kurata N, Wei X, Wang ZX, Wang A, Zhao Q, Zhao Y, Liu KY, Lu HY, Li WJ (2012b) A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. *Nature*, 490, 497–501.
- Jiang LP, Liu L (2006) New evidence for the origins of sedentism and rice domestication in the Lower Yangtze River, China. *Antiquity*, 80, 355–361.
- Jin J, Huang W, Gao JP, Yang J, Shi M, Zhu MZ, Luo D, Lin HX (2008) Genetic control of rice plant architecture under domestication. *Nature Genetics*, 40, 1365–1369.
- Jones MK, Liu XY (2009) Archaeology: Origins of agriculture in East Asia. *Science*, 324, 730–731.
- Khush GS (1997) Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. *Plant Molecular Biology*, 35, 25–34.
- Konishi S, Izawa T, Lin SY, Ebana K, Fukuta Y, Sasaki T, Yano M (2006) An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science*, 312, 1392–1396.
- Kovach MJ, Sweeney MT, McCouch SR (2007) New insights into the history of rice domestication. *Trends in Genetics*, 23, 578–587.
- Larson G, Piperno DR, Allaby RG, Purugganan MD, Anderson L, Arroyo-Kalin M, Barton L, Vigueira CC, Denham T, Dobney K (2014) Current perspectives and the future of domestication studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 6139–6146.
- Li CB, Zhou AL, Sang T (2006) Rice domestication by reducing shattering. *Science*, 311, 1936–1939.
- Lin ZW, Griffith ME, Li XR, Zhu ZF, Tan LB, Fu YC, Zhang WX, Wang XK, Xie DX, Sun CQ (2007) Origin of seed shattering in rice (*Oryza sativa* L.). *Planta*, 226, 11–20.
- Liu J (2006) Hemudu Culture. Cultural Relics Press, Beijing (in Chinese) [刘军 (2006) 河姆渡文化. 文物出版社, 北京.]
- Liu R, Zheng XM, Zhou L, Zhou HF, Ge S (2015) Population genetic structure of *Oryza rufipogon* and *Oryza nivara*: Implications for the origin of *O. nivara*. *Molecular Ecology*, 24, 5211–5228.
- Liu T, Liu Y, Sun QL, Zong YQ, Finlayson B, Chen ZY (2017) Early Holocene groundwater table fluctuations in relation to rice domestication in the middle Yangtze River basin, China. *Quaternary Science Reviews*, 155, 79–85.
- Londo JP, Chiang YC, Hung KH, Chiang TY, Schaal BA (2006) Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*, reveals multiple independent domestications of cultivated rice, *Oryza sativa*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103, 9578–9583.
- McNally KL, Childs KL, Bohnert R, Davidson RM, Zhao K, Ulat VJ, Zeller G, Clark RM, Hoen DR, Bureau TE (2009) Genomewide SNP variation reveals relationships among landraces and modern varieties of rice. *Proceedings of the*

- National Academy of Sciences, USA, 106, 12273–12278.
- Molina J, Sikora M, Garud N, Flowers JM, Rubinstein S, Reynolds A, Huang P, Jackson S, Schaal BA, Bustamante CD, Boyko AR, Purugganan MD (2011) Molecular evidence for a single evolutionary origin of domesticated rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 8351–8356.
- Ou SJ, Wang HR, Chu CC (2012) Major domestication traits in Asian rice. *Hereditas (Beijing)*, 34, 1379–1389. (in Chinese with English abstract) [区树俊, 汪鸿儒, 储成才 (2012) 亚洲栽培稻主要驯化性状研究进展. *遗传*, 34, 1379–1389.]
- Paterson AH, Li ZK (2011) Paleo-green revolution for rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 10931–10932.
- Sakuma S, Salomon B, Komatsuda T (2011) The domestication syndrome genes responsible for the major changes in plant form in the Triticeae crops. *Plant Cell Physiology*, 52, 738–749.
- Sang T, Ge S (2007) Genetics and phylogenetics of rice domestication. *Current Opinion in Genetics & Development*, 17, 533–538.
- Second G (1982) Origin of the genetic diversity of cultivated (*Oryza* spp.) study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci. *Japan Journal of Genetics*, 57, 25–37.
- Seshu DV, Dadlani M (1991) Mechanism of seed dormancy in rice. *Seed Science Research*, 1, 187–194.
- Shomura A, Izawa T, Ebana K, Ebitani T, Kanegae H, Konishi S, Yano M (2008) Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication. *Nature Genetics*, 40, 1023–1028.
- Silva F, Stevens CJ, Weisskopf A, Castillo C, Qin L, Bevan A, Fuller DQ (2015) Modelling the geographical origin of rice cultivation in Asia using the rice archaeological database. *PLoS ONE*, 10, e0137024.
- Singh N, Singh B, Rai V, Sidhu S, Singh AK, Singh NC (2017) Evolutionary insights based on SNP haplotypes of red pericarp, grain size and starch synthase genes in wild and cultivated rice. *Frontiers in Plant Science*, 8, 972.
- Song ZP, Zhu WY, Rong J, Xu X, Chen JK, Lu BR (2006) Evidences of introgression from cultivated rice to *Oryza rufipogon* (Poaceae) populations based on SSR fingerprinting: Implications for wild rice differentiation and conservation. *Evolutionary Ecology*, 20, 501–522.
- Sun CQ, Wang XK, Yoshimura A, Iwata N (1997) RFLP analysis of nuclear DNA in common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) and cultivated rice (*Oryza sativa* L.). *Scientia Agricultura Sinica*, 30, 37–44.
- Sweeney M, McCouch S (2007) The complex history of the domestication of rice. *Annals of Botany*, 100, 951–957.
- Sweeney MT, Thomson MJ, Cho YG, Park YJ, Williamson SH, Bustamante CD, McCouch SR (2007) Global dissemination of a single mutation conferring white pericarp in rice. *PLoS Genetics*, 3, e133.
- Tan LB, Li XR, Liu FX, Sun XY, Li CG, Zhu ZF, Fu CY, Cai HW, Wang XK, Xie DX, Sun CQ (2008) Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication. *Nature Genetics*, 40, 1360–1364.
- Tang T, Lu J, Huang JZ, He JH, McCouch SR, Shen Y, Kai Z, Purugganan MD, Shi SH, Wu CI (2006) Genomic variation in rice: genesis of highly polymorphic linkage blocks during domestication. *PLoS Genetics*, 2, 1824–1833.
- Vaughan DA, Ge S, Kaga A, Tomooka N (2008a) Phylogeny and biogeography of the genus *Oryza*. In: *Rice Biology in the Genomics Era* (eds Hirano HY, Hirai A, Sano Y, Sasaki T), pp 219–231. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Vaughan DA, Lu BR, Tomooka N (2008b) Was Asian rice (*Oryza sativa*) domesticated more than once? *Rice*, 1, 16–24.
- Vaughan DA, Morishima H, Kadowaki K (2003) Diversity in the *Oryza* genus. *Current Opinion in Plant Biology*, 6, 139–146.
- Vitte C, Ishii T, Lamy F, Brar D, Panaud O (2004) Genomic paleontology provides evidence for two distinct origins of Asian rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular Genetics and Genomics*, 272, 504–511.
- Wang H, Vieira FG, Crawford JE, Chu CC, Nielsen R (2017) Asian wild rice is a 477 hybrid swarm with extensive gene flow and feralization from domesticated rice. *Genome Research*, 27, 1029–1038.
- Wang XK (1996) New research progresses relating to several main problems about the origin of rice cultivation in China. In: *Origin and Differentiation of Chinese Cultivated Rice* (eds Wang XK, Sun CQ), pp. 2–7. China Agricultural University Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [王象坤 (1996) 中国稻作起源研究中几个主要问题的研究新进展. 见: 中国栽培稻起源与演化研究专集(王象坤, 孙传清编), 2–7页. 中国农业大学出版社, 北京.]
- Wang YH, Li JY (2005) The plant architecture of rice (*Oryza sativa*). *Plant Molecular Biology*, 59, 75–84.
- Wei X, Qiao WH, Chen YT, Wang RS, Cao LR, Zhang WX, Yuan NN, Li ZC, Zeng HL, Yang QW (2012) Domestication and geographic origin of *Oryza sativa* in China: Insights from multilocus analysis of nucleotide variation of *O. sativa* and *O. rufipogon*. *Molecular Ecology*, 21, 5073–5087.
- Wu XH, Zhang C, Goldberg P, Cohen D, Pan Y, Arpin T, Bar-Yosef O (2012) Early pottery at 20,000 years ago in Xianrendong Cave, China. *Science*, 336, 1696–1700.
- Yang XY, Fuller DQ, Huan XJ, Perry L, Li Q, Li Z, Zhang JP, Ma ZK, Zhuang YJ, Jiang LP, Ge Y, Lu HY (2015) Barnyard grasses were processed with rice around 10000 years ago. *Scientific Reports*, 5, 16251.
- Zhang LB, Zhu QH, Wu ZQ, Ross-Ibarra J, Gaut BS, Ge S, Sang T (2009) Selection on grain shattering genes and rates of rice domestication. *New Phytologist*, 184, 708–720.
- Zhang WX, Gu HB (2005) Study of ancient rice from Cheng-

- toushan site in Lixian County, Hunan Province. *Acta Agronomica Sinica*, 31, 736–741. (in Chinese with English abstract) [张文绪, 顾海滨 (2005) 湖南澧县城头山遗址古稻研究. *作物学报*, 31, 736–741.]
- Zhang WX, Pei AP, Mao TL (2003) Studies on the printings of bi-peaked tubercles on lemmas of rice kernels in broken pottery pieces unearthed from Pengtoushan excavation site in Li County, Hunan. *Acta Agronomica Sinica*, 29, 263–267. (in Chinese with English abstract) [张文绪, 裴安平, 毛同林 (2003) 湖南澧县彭头山遗址陶片中水稻稃壳双峰乳突印痕的研究. *作物学报*, 29, 263–267.]
- Zhang WX, Yuan JR (1998) Primary study of ancient rice from Yuchanyan site in Daoxian County, Hunan Province. *Acta Agronomica Sinica*, 24, 416–420. (in Chinese with English abstract) [张文绪, 袁家荣 (1998) 湖南道县玉蟾岩古栽培稻的初步研究. *作物学报*, 24, 416–420.]
- Zhao DL, Pei AP, Zhang WX (2000) Restudy of ancient cultivated rice from Bashidang site in Lixian County, Hunan Province. *Chinese Journal of Rice Science*, 14(3), 139–143. (in Chinese with English abstract) [赵笃乐, 裴安平, 张文绪 (2000) 湖南澧县八十垱遗址古栽培稻的再研究. *中国水稻科学*, 14(3), 139–143.]
- Zhao KY, Wright M, Kimball J, Eizenga G, McClung A, Kovach M, Tyagi W, Ali ML, Tung CW, Reynolds A, Bustamante CD, McCouch SR (2010) Genomic diversity and introgression in *O. sativa* reveal the impact of domestication and breeding on the rice genome. *PLoS ONE*, 5, e10780.
- Zhao Y, Vrieling K, Liao H, Xiao MQ, Zhu YQ, Rong J, Zhang WJ, Wang YG, Yang J, Chen JK, Song ZP (2013) Are habitat fragmentation, local adaptation and isolation-by-distance driving population divergence in wild rice *Oryza rufipogon*? *Molecular Ecology*, 22, 5531–5547.
- Zhao ZJ (1998) The middle Yangtze region in China is one place where rice was domesticated: Phytolith evidence from the Diaotonghuan cave, northern Jiangxi. *Antiquity*, 278, 885–897.
- Zhao ZJ (2009) New informations and research advances about the origin of cultivated rice and rice agriculture. *Southern Relics*, 3, 59–63. (in Chinese) [赵志军 (2009) 栽培稻与稻作农业起源研究的新资料和新进展. *南方文物*, 3, 59–63.]
- Zhao ZJ (2011) New archaeobotanic data for the study of the origins of agriculture in China. *Current Anthropology*, 52(S4), S295–S306.
- Zhao ZJ, Jiang LP (2016) Analysis of plant relics from Shangshan site in Pujiang of Zhejiang. *Southern Relics*, 3, 109–116. (in Chinese with English abstract) [赵志军, 蒋乐平 (2016) 浙江浦江上山遗址浮选出土植物遗存分析. *南方文物*, 3, 109–116.]
- Zheng YF, Chen XG, Wang HM (2013) Rice cultivation from Xiaohuangshan site in Shengzhou of Zhejiang Province, based on phytoliths analysis. *Agricultural Archaeology*, 4, 11–17. (in Chinese with English abstract) [郑云飞, 陈旭高, 王海明 (2013) 浙江嵊州小黄山遗址的稻作生产——来自植物硅酸体的证据. *农业考古*, 4, 11–17.]
- Zheng YF, Jiang LP (2007) Rice relics from Shangshan site and its implications. *Archaeology*, 9, 19–25. (in Chinese with English abstract) [郑云飞, 蒋乐平 (2007) 上山遗址出土的古稻遗存及其意义. *考古*, 9, 19–25.]
- Zheng YF, Jiang LP, Zheng JM (2004) Study on the remains of ancient rice from Kuahuqiao site in Zhejiang Province. *Chinese Journal of Rice Science*, 18(2), 119–124. (in Chinese with English abstract) [郑云飞, 蒋乐平, 郑建明 (2004) 浙江跨湖桥遗址的古稻遗存研究. *中国水稻科学*, 18(2), 119–124.]
- Zhu QH, Ge S (2005) Phylogenetic relationships among A-genome species of the genus *Oryza* revealed by intron sequences of four nuclear genes. *New Phytologist*, 167, 249–265.
- Zong Y, Chen Z, Innes JB, Chen C, Wang Z, Wang H (2007) Fire and flood management of coastal swamp enabled first rice paddy cultivation in East China. *Nature*, 449, 459–462.
- Zuo XX, Lu HY, Jiang LP, Zhang JP, Yang XY, Huan XJ, He KY, Wang W, Wu NQ (2017) Dating rice remains through phytolith carbon-14 study reveals domestication at the beginning of the Holocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 6486–6491.

(责任编辑: 杨庆文 责任编辑: 时意专)



•综述•

栽培茶树的驯化起源与传播

张文驹^{1*} 戎俊² 韦朝领³ 高连明⁴ 陈家宽^{1,2}

1 (复旦大学生物多样性和生态工程教育部重点实验室, 上海 200438)

2 (南昌大学生命科学研究院流域生态研究所, 南昌大学生命科学学院, 南昌 330031)

3 (安徽农业大学省部共建茶树生物学与资源利用国家重点实验室, 合肥 230036)

4 (中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201)

摘要: 茶作为世界上最重要的饮品之一, 其栽培类型的驯化起源一直是人们关注的热点。本文总结了近年相关研究的进展, 讨论了存在的问题, 并对未来的研究方向提出建议。长江流域及以南地区分布有众多栽培茶树的野生近缘种, 特别集中于云南、贵州、广西等地; 一方面南方各族语言中“茶”发音的相似, 暗示了茶知识起源的单一性, 最可能起源于古代的巴蜀或云南, 另一方面遗传分析揭示栽培的茶存在多个起源中心, 即使 *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze 的几个栽培变种也可能起源于不同的地区; 文献记载, 茶的栽培中心曾经从西向东再向南迁移, 遗传多样性的变化也揭示了这一可能性, 但考古发现却提示最早的栽培茶可能出现在长江流域的最东部。我们推测在茶知识及栽培品种的传播过程中, 各地野生近缘植物的基因渗入栽培类型中, 或各地居民直接用当地野生茶培育出新的栽培茶类型, 从而导致遗传上的复杂性和语言上的一致性并存。茶树的祖先类型、起源地点、起源时间以及栽培品种的演变历程都还需要更为明确的证据, 未来应该以整个茶组植物为对象, 将茶文化、群体遗传学、谱系地理、人类学、气候变化、考古等多学科研究进行整合分析。

关键词: 栽培茶; 茶组植物; 驯化起源; 茶文化; 遗传多样性

Domestication origin and spread of cultivated tea plants

Wenju Zhang^{1*}, Jun Rong², Chaoling Wei³, Lianming Gao⁴, Jiakuan Chen^{1,2}

1 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Fudan University, Shanghai 200438

2 Center for Watershed Ecology, Institute of Life Science, Nanchang University and School of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031

3 State Key Laboratory of Tea Plant Biology and Utilization, Anhui Agricultural University, Hefei 230036

4 Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

Abstract: Tea is the most popular non-alcoholic beverage in the world. The domestication origin of cultivated tea plants has always been a focus of ecological research. This article summarizes the recent research progress, discusses remaining questions and makes suggestions for future research directions. Many wild relatives of cultivated tea plants are distributed in the Yangtze River Basin and its southern reaches, particularly in Yunnan, Guizhou, and Guangxi provinces. The pronunciation of “cha” is similar in the languages of southern ethnic groups, implying a single domestication origin of cultivated tea plants, most likely from ancient Bashu or Yunnan. However, studies on genetic structure reveal that multiple centers occur in the domestication origin of cultivated tea plants. For example, cultivated *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze, including some varieties, may have multiple domestication events. According to research from historical text, the cultivation center of tea plants migrated from west to east and then to south, which is supported by changes in genetic diversity. However, the first cultivated tea plant might have arisen in the most eastern region of the Yangtze River Basin based on a recent archaeological finding. We speculate that during the spread of tea knowledge, cultivated varieties introgression occurred from wild relatives to cultivars, or new cultivated tea plants were directly domesticated from local wild tea plants, leading to the genetic complexity and the

收稿日期: 2018-01-08; 接受日期: 2018-03-01

基金项目: 国家自然科学基金(31670223)和国家重点基础研究计划(2014CB954103)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wjzhang@fudan.edu.cn

language consistency of cultivated tea plants. More evidence is needed to confirm the ancestral types, origin sites and time, and domestication processes of cultivated tea plants, and the integration analysis of multiple disciplines such as tea culture, population genetics, phylogeography, anthropology, climate change, and archaeology should be more encouraged.

Key words: cultivated tea plant; Sect. *Thea*; domestication origin; tea culture; genetic diversity

人类对重要栽培植物的驯化历史总是充满好奇。长期以来,研究者利用各种技术和方法千方百计地追溯它们的进化历史,获得了丰硕的成果(Doebley et al, 2006; Hancock, 2012)。这些研究不仅加深了我们对这些物种进化历史的理解,从而能更好地保护和利用这些重要物种的遗传资源,而且也使我们更加全面地理解人类文明的发展历史。同时,研究栽培植物驯化起源与进化建立起来的理论和方法也极大地推动了进化生物学的发展(Marcussen et al, 2014)。

茶是最为古老和全球最受欢迎的无酒精类饮料,它不仅对中国人的文化、健康、医药、贸易等产生了深远的影响,而且在亚洲乃至整个世界众多人的日常生活中也发挥着重要作用,茶树已成为许多地区有重要价值的栽培植物。100多年来,栽培茶树的起源和进化同样吸引了众多研究者的关注(Baildon, 1877; Wright, 1959; 吴觉农等, 1979; 朱自振, 1982; 陈进和裴盛基, 2003; Huang et al, 2014; Meegahakumbura et al, 2016; Yang et al, 2016), 尽管已获得一些重要进展,但远不能与人类对小麦(*Triticum aestivum*)、玉米(*Zea mays*)等作物的栽培历史的认识相比,依然存在许多争议和谜团。本文回顾和总结了有关栽培茶树驯化起源与进化的成果,特别是近年有关茶遗传多样性研究的相关成果,讨论了尚存在的问题,并对未来的研究方向提出了建议。

1 野生茶资源的调查及新物种的发现

任何栽培植物都有其野生祖先,寻找栽培植物的野生类型或野生近缘种是追寻其进化足迹最好和最常用的方法。茶树是我国最早栽培的木本作物之一,有悠久的栽培历史和广阔的栽培区域,因此,长久以来几乎无人会怀疑栽培茶树起源于中国。但自19世纪30年代英国人在印度东北部阿萨姆地区发现疑似野生茶树后,就有人提出印度阿萨姆是茶树原产地的假说。可见野生资源调查在确认栽培植

物驯化起源中的重要性。

中国古代文献对野生茶树已有很多记载(陈宗懋, 1992),但系统、全面的调查还是在中华人民共和国成立后才进行,各地的茶科所、林业局、农业及林业院校等部门都参与了野生茶树资源的调查。经过数十年的努力,获得了中国野生茶树资源极为详细的信息,相关成果见《中国古茶树》(中国茶人联合会和中国茶叶学会, 1994)一书及一系列文献(陈兴琰等, 1979; 虞富莲, 1989; 郭远安, 1990; 王平盛和虞富莲, 2002; 田永辉等, 2008; 何青元等, 2009; 李苑菱等, 2017)。这些研究发现,在我国不仅西南地区(包括云南、四川、重庆、贵州)分布有较多的野生茶树,而且在广西、广东、福建、湖南、湖北、江西等地也有野生茶树的分布。尽管大多数工作并未论证这些野生茶树的分类学地位及其与栽培茶的关系,多以野生型、过渡型和栽培型进行划分,但大规模野外考察获得的标本与信息推动了栽培茶近缘种或者说茶组植物的分类学研究,其中张宏达和闵天禄两位先生为此做出了最为杰出的贡献(张宏达, 1981; 张宏达和任善湘, 1998; 闵天禄, 1992, 2000)。

1958年英国学者J. H. Sealy在他的山茶属专著*A Revision of the Genus Camellia*一书中,只记录了5种2变种茶组植物,包括茶[*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze]、大理茶[*C. taliensis* (W. W. Smith) Melch.]、依洛瓦底茶(*C. irrawadiensis* Burua)、细柄茶(*C. gracilipes* Merrill ex Sealy)和毛肋茶(*C. pubicosta* Merrill),其中,茶又分中国茶变种[*C. sinensis* var. *sinensis* (C. B. Clarke) Ridley]和阿萨姆变种[*C. sinensis* var. *assamica* (Masters) Kitamura]。《山茶属植物的系统研究》一书出版时,茶组植物已增至17种(张宏达, 1981),到1998年《中国植物志》49卷(3)出版时,茶组植物增至32种。其中,张宏达及合作者发表新种26个,其模式产地全部位于中国,特别是中国西南地区(表1)。尽管有些新种可能是已知种类的同物异名,并在实际工作中也很难区分,但张

表1 茶组植物的分类及栽培状况

Table 1 Taxonomy and cultivation of Sect. *Thea*

种及变种 Species & variety	异名 Synonym	模式产地 Type locality	生境* Habitat*
1. 大厂茶 <i>Camellia tachangensis</i> Zhang		云南师宗 Shizong, Yunnan, China	W
1a 大厂茶 var. <i>tachangensis</i> F. C. Zhang		云南师宗 Shizong, Yunnan, China	W
	<i>C. quinquelocularis</i> Chang	广西隆林 Longlin, Guangxi, China	—
	<i>C. tetracocca</i> Chang	贵州普安 Pu'an, Guizhou, China	—
1b 梳齿茶 var. <i>remotiserrata</i> (Chang et B. H. Wang) Ming		云南威信 Weixin, Yunnan, China	W
	<i>C. remotiserrata</i> Chang, F. L. Yu et P. S. Wang	云南威信 Weixin, Yunnan, China	—
	<i>C. jymnogynoides</i> Chang, F. L. Yu et P. S. Wang	云南盐津 Yanjin, Yunnan, China	—
	<i>C. nanchuanica</i> Chang et Xiong	重庆南川 Nanchuan, Chongqing, China	—
	<i>C. jingyunshanica</i> Chang et J. H. Xiong	重庆北碚 Beibei, Chongqing, China	—
2. 大苞茶 <i>Camellia grandibracteata</i> Chang et Yu		云南云县 Yunxian, Yunnan, China	C
3. 广西茶 <i>Camellia kwangsiensis</i> Chang		广西田林 Tianlin, Guangxi, China	W
3a 广西茶 var. <i>kwangsiensis</i> Chang		广西田林 Tianlin, Guangxi, China	W
3b 广南茶 var. <i>kwangnanica</i> (Chang et Chen) Ming		云南广南 Guangnan, Yunnan, China	W
4. 大理茶 <i>Camellia taliensis</i> (W. W. Smith) Melch		云南大理 Dali, Yunnan, China	W & C
	<i>C. changningensis</i> F. C. Zhang, W. R. Ding et Y. Huang	云南昌宁 Changning, Yunnan, China	—
	<i>C. irrawadiensis</i> Burua	缅甸依洛瓦底 Irrawaddy, Burma	—
	<i>C. pentastyla</i> Chang	云南凤庆 Fengqing, Yunnan, China	—
	<i>C. quinquebracteata</i> Chang & C. X. Ye	云南梁河 Lianghe, Yunnan, China	—
	<i>Polyspora yunnanensis</i> Hu	云南潞西 Luxi, Yunnan, China	—
	<i>Gordonia yunnanensis</i> (Hu) H. L. Li	云南潞西 Luxi, Yunnan, China	—
5. 厚轴茶 <i>Camellia crassicolumna</i> Chang		云南西畴 Xichou, Yunnan, China	W
5a 厚轴茶 var. <i>crassicolumna</i> (C. B. Clarke) Ridley		云南西畴 Xichou, Yunnan, China	W
	<i>C. atrothea</i> Chang & H. S. Wang	云南屏边 Pingbian, Yunnan, China	—
	<i>C. crassicolumna</i> var. <i>shangbaensis</i> F. C. Zhang	云南镇元 Zhenyuan, Yunnan, China	—
	<i>C. crispula</i> Chang	云南金平 Jinping, Yunnan, China	—
	<i>C. haaniensis</i> Chang & F. L. Yu	云南金平 Jinping, Yunnan, China	—
	<i>C. makuanica</i> Chang & Y. J. Tang	云南马关 Maguan, Yunnan, China	—
	<i>C. purpurea</i> Chang & B. H. Chen	云南屏边 Pingbian, Yunnan, China	—
	<i>C. rotundata</i> Chang & F. L. Yu	云南红河 Honghe, Yunnan, China	—
5b 多萼茶 var. <i>multiplex</i> (Chang & Y. J. Tang) Ming		云南文山 Wenshan, Yunnan, China	W
6. 老挝茶 <i>Camellia sealyama</i> Ming		老挝沙拉湾省 Salavan, Laos	U
7. 秃房茶 <i>Camellia gymnogyna</i> Chang		广西凌云 Lingyun, Guangxi, China	W
	<i>C. glaberrima</i> Chang	云南屏边 Pingbian, Yunnan, China	—
8. 突肋茶 <i>Camellia costata</i> Hu et S.Y.Liang		广西昭平 Zhaoping, Guangxi, China	W
	<i>C. danzaiensis</i> K. M. Lan	贵州丹寨 Danzhai, Guizhou, China	—
	<i>C. kwangtungensis</i> Chang	广东阳山 Yangshan, Guangdong, China	—
	<i>C. yungkiangensis</i> Chang	贵州榕江 Rongjiang, Guizhou, China	—
9. 膜叶茶 <i>Camellia leptophylla</i> S. Y. Liang et Chang		广西龙州 Longzhou, Guangxi, China	W
10. 防城茶 <i>Camellia fengchengensis</i> Liang et Zhong		广西防城 Fangcheng, Guangxi, China	W
11. 毛叶茶 <i>Camellia ptilophylla</i> Chang		广东龙门 Longmen, Guangdong, China	W & C
	<i>C. pubescens</i> Chang et C. X. Ye	湖南汝城 Rucheng, Hunan, China	—
12. 茶 <i>Camellia sinensis</i> (L.) O. Kuntze		中国福建 Fujian, China	W & C
12a 茶(小叶茶) var. <i>sinensis</i> (C. B. Clarke) Ridley		中国福建 Fujian, China	W & C

表 1 (续) Table 1 (continued)

种及变种 Species & variety	异名 Synonym	模式产地 Type locality	生境* Habitat*
	<i>Thea sinensis</i> L.	中国福建 Fujian, China	-
	<i>C. arborescens</i> Chang & F. L. Yu	云南威信 Weixin, Yunnan, China	-
	<i>C. longlingensis</i> F. C. Zhang et al	云南龙陵 Longling, Yunnan, China	-
	<i>C. oleosa</i> (Loureiro) Rehder	未知 Unknow	-
	<i>C. sinensis</i> f. <i>formosensis</i> Kitamura	中国台湾 Taiwan, China	-
	<i>C. waldenae</i> S. Y. Hu	中国香港 Hong Kong, China	-
	<i>C. thea</i> Link	未知 Unknow	-
	<i>T. bohea</i> L.	福建武夷 Wuyi, Fujian, China	-
	<i>T. cantonensis</i> Loureiro	未知 Unknow	-
	<i>T. chinensis</i> Sims	未知 Unknow	-
	<i>T. cochinchinensis</i> Loureiro	未知 Unknow	-
	<i>T. grandifolia</i> Salisbury	未知 Unknow	-
	<i>T. olearia</i> Loureiro ex Gomes	未知 Unknow	-
	<i>T. oleosa</i> Loureiro	未知 Unknow	-
	<i>T. parvifolia</i> Salisbury, not Hayata	未知 Unknow	-
	<i>T. sinensis</i> var. <i>macrophylla</i> Siebold	台湾 Taiwan	-
	<i>T. sinensis</i> var. <i>parvifolia</i> Miquel	未知 Unknow	-
	<i>T. viridis</i> L.	未知 Unknow	-
	<i>Theaphylla cantonensis</i> (Loureiro) Rafinesque	未知 Unknow	-
12b 大叶茶 var. <i>assamica</i> (Masters) Kitamura	<i>Thea assamica</i> Masters	印度阿萨姆 Assam, India	W & C
	<i>C. multisejala</i> Chang & Y. J. Tang	云南勐腊 Mengla, Yunnan, China	-
	<i>C. polyneura</i> Chang & Y. J. Tang	云南绿春 Lüchun, Yunnan, China	-
	<i>C. sinensis</i> var. <i>kucha</i> Chang & H. S. Wang	云南金平 Jinping, Yunnan, China	-
12c 德宏茶 var. <i>dehungensis</i> (Chang & B. H. Chen) Ming	<i>C. dehungensis</i> Chang & B. H. Chen	云南德宏 Dehong, Yunnan, China	W & C
	<i>C. manglaensis</i> Chang, Tan et wang	云南勐腊 Mengla, Yunnan, China	-
	<i>C. parvisepaloides</i> Chang & H. S. Wang	云南潞西 Luxi, Yunnan, China	-
	<i>C. gymnogynoides</i> Chang et Chen	云南勐腊 Mengla, Yunnan, China	-
12d 白毛茶 var. <i>pubilimba</i> Chang	<i>C. angustifolia</i> Chang	广西凌云 Lingyun, Guangxi, China	W & C
	<i>C. dishiensis</i> F. C. Zhang, X. Y. Chen et G. B. Chen	广西金秀 Jinxiu, Guangxi, China	-
	<i>C. parvisepala</i> Chang	云南广南 Guangnan, Yunnan, China	-
		广西凌云 Lingyun, Guangxi, China	-
12e 高棉茶 var. <i>lasiocalyx</i> (G. Watt) A.P. Das & C. Ghosh**		柬埔寨 Cambodia	C

* 生境类型: W表示野生, C表示栽培, U表示未知, -表示与合法分类群相似; ** 闵天禄系统中并未对这一名称进行处理。

* Habitats: W indicates wild, C indicates cultivated, U indicates unknow, - indicates similar to the accepted taxon; ** This variety was not listed in Ming's taxonomy on the section *Thea*, *Camellia*.

宏达等的工作还是极大地推动了我们对于栽培茶野生近缘种的认识, 成为研究栽培茶起源的重要基础。

在上述工作基础上, 闵天禄(1992, 2000)先后两次对茶组植物进行修订, 根据花柱离生、苞片宿存将毛肋短蕊茶(*C. pubicosta* Merr.)从茶组分出, 并将其他茶组植物归并为12种10变种(表1), 其中老挝茶(*C. sealyama* Ming)为新种。闵天禄先生的修订一定程度上澄清了茶组植物种类划分过细的问题,

*Flora of China*采用了闵天禄的系统。按照这一分类系统, 广泛栽培的茶树属于 *C. sinensis* (L.) O. Kuntze 下的两个变种: 阿萨姆变种(俗称大叶茶, 下同)和中国茶变种(俗称小叶茶, 下同); 除此之外, 还有多个种或变种也被少量栽培, 包括大理茶、大苞茶(*C. grandibracteata* Chang et Yu)、德宏茶[*C. sinensis* var. *dehungensis* (Chang & B. H. Chen) Ming]、白毛茶(*C. sinensis* var. *pubilimba* Chang)、

毛叶茶(*C. ptilophylla* Chang)等。值得注意的是在中南半岛和南亚还栽培一种特殊类型的茶,即高棉茶或柬埔寨茶(Cambod tea), Wight (1962)将其视为大叶茶的一个亚种[*C. assamica* ssp. *lasiocalyx* (Watt) Wight], 其形态特征介于大叶茶和小叶茶之间,但这一名称在张宏达先生和闵天禄先生的系统中都未进行处理。最近Das和Ghosh (2016)对这一类型进行了分类修订,将其定为 *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze var. *lasiocalyx* (G. Watt) A. P. Das & C. Ghosh。但是,基于遗传结构的分析证明这一类型的茶实际上是小叶茶和大叶茶之间的杂交品种,并不是一个自然的分类群(Meegahakumbura et al, 2016; Wambulwa et al, 2016a)。值得注意的是在那些少量栽培的种类中,大苞茶和大理茶的模式标本就采自村寨附近的栽培个体,毛叶茶则是近年才开始被有规模地栽培。除上述类群外,野外调查中还见到民间采集多种野生茶树的叶制成茶,但规模都不大,包括大厂茶(*C. tachangensis* F. C. Zhang)、厚轴茶(*C. crassicolumna* Chang)以及广西茶(*C. kwangsiensis* Chang)等。近年随着市场上鼓吹大树茶的品质更好,从野生或半野生乔木型茶树上采集叶片来加工成茶的现象明显增多,对茶树资源造成了巨大破坏(Zhao et al, 2014; 李苗苗等, 2015)。因此,当我们讨论栽培茶的起源时,首先需厘清到底讨论的是哪一类茶,同时也需厘清所涉及的野生茶树到底属于哪个物种。

2 栽培茶的起源

祖先类型、起源地点、起源时间以及驯化历程是研究栽培作物起源的4个关键问题,解决这些问题往往需要多个学科共同努力。有关茶起源的研究很多,但限于篇幅,本文仅讨论文献学、语音学、遗传学和考古学4个方面的进展。

2.1 有关栽培茶起源的文献学证据

尽管中国存在最丰富的古代茶文献,然而汉代以前的相关文献还是很少,更没有栽培茶在何地何时起源的记载。众多学者已对这些文献做了全面的论述(参见姚国坤和程启坤, 1992),认为秦汉时期涉及茶的可靠而又明确的记载只有以下4则:《尔雅》、司马相如的《凡将篇》、王褒的《僮约》以及杨雄的《方言》。至于“神农尝百草”发现茶的药用效果目前还属于传说,《华阳国志·巴志》提到巴国向周

武王进贡的“茶”以及《尚书·顾命》中的“王三宿,三祭,三咤”中的“咤”是否就是茶也还有待确认。

古代文献常常充满争议,但以下几个事实应该是明确无误的:(1)“茶”这一植物或物品在古代汉字中存在多种多样的写法,包括茶(cha, tu)、苦茶、檟(cha, jia, gu)、茗、莽、葭(she)、薹、莽咤,但肯定不写作“茶”,“茶”字出现在唐朝,在陆羽的《茶经》出版后方广为使用;(2)最早三条有关茶的可靠记载都发生在蜀地;(3)在汉字体系中,“茶”和“檟”这一草一木两种植物最早肯定不是指茶这种植物,在西汉或更早才开始用来表示茶。正是根据上述文献以及其他明确记载巴蜀之地有野生乔木型茶树的古代文献,有学者推测巴蜀之地是栽培茶的起源地(朱自振, 1982)。我们认为这些文献记载或许还无法确凿地证明上述结论,但无疑可证巴蜀之地是最早规模化栽培和饮用(食用)茶的地区之一。现代考古也证实上述文献记载所言非虚,西汉确已有茶(Lu et al, 2016),这将在后文论述。

汉以后,有关茶的记载越来越多,其中详细记录了巴蜀是第一个茶生产中心,自三国、两晋至唐,茶的栽培中心从西向东移,至宋、元再向东南移动的过程。对此,已有学者做过较为全面的综述(见朱自振, 1992),这里不再赘述。

2.2 栽培茶起源和传播的语音学证据

古代许多族群缺乏文字,因而记载茶的古老文献很少,但所有族群都有语言,而且不同族群通常语言不同,即使同一族群也会有不同的方言。因此,从不同区域的人们如何说茶这一植物或物品的信息中,可以追溯茶文化的起源、传播与发展,众多学者已经做出了有益的尝试(高晓山, 1984; 周靖民, 1985; 李锦芳, 2005; 薛德炳, 2015)。这不仅涉及茶本身的使用、栽培和制茶知识的传播,还涉及民族的迁移、融合等。近代茶在欧洲、非洲等地区的传播及茶发音的演变为追溯古代茶在国内及附近地区的传播提供了重要的参考和启示,因为近代的传播过程有详细的文献记载可以确证。如在中国以外的地区,特别是几乎包括印度的所有地区,“茶”存在两类不同的发音:tea类和cha类。前者可从福州、潮州方言追溯至厦门方言(te/tay),后者可追溯至广州一带的方言(cha) (高晓山, 1984; 马晓俐, 2010),这是中国最早对外开放的两个重要口岸,显然也是中国最早向西方输出茶叶的地区。

那么厦门的te/tay和广州的cha的音又来自何处呢?各自独立出现还是存在关联涉及茶在中国的起源。“cha”的音分布很广,哪里的人最先说这一音的呢?有学者推测最早的cha音来自古代巴人(薛德炳,2015),认为巴蜀地区至今有多种发音,包括cha、she、jiang、chuan cha等,且与古老方国的“菑”(多音,发ba, cha等)相关联,至今川东、渝东的居民饮浓茶时,仍有ba chu, ba sha, ba che等语音(薛德炳,2015)。

但也存在另一种可能,这一发音来自南方的其他族群,其中之一就是云南南部的孟高棉民族(被称为北方孟高棉族)。现阶段属于孟高棉语系的族群主要分布于中南半岛,在我国云南分布有佤、德昂(崩龙)和布朗3个民族(马曜,1978),后两个民族被认为是最早使用和栽培茶的民族之一。这3个民族都没有文字,其中佤族将茶说成cha或la,布朗族把茶说成la,德昂族则说成jaju(李锦芳,2005;李全敏,2013;王仲黎,2016)。特别值得注意的是后两个民族的发音和意义,德昂族中ja意为祖母和外祖母,而ju意为眼睛亮了,传说是茶治好了古代德昂族王子母亲的眼疾(李全敏,2013);而布朗族语言中茶的发音la³³(中平调)与普通叶子的发音la⁵¹(高降调)很近。这表明德昂族的ja以及布朗族的la³³(中平调)的发音很可能并不是来源于茶(cha)的直接转用,甚至可能其他地区茶“cha”的发音最早就来自这两个民族。布朗族的另一个发音似乎支持这样的猜测,布朗族将茶还用作食材,是布朗族先民的“野菜”之一,这种野菜常用作佐料,布朗族称之为“得责”[tx⁵⁵ teiat³¹],与其他地区的任何一种有关茶的发音都不相似,暗示了这些民族或许是独立获得这些知识。德昂族与茶的密切联系还可以从该族的史诗《达古达楞格莱标》得以印证:在这部长达558行的史诗中,德昂族以茶为万物之源,把茶树当作万物的始祖,人类的祖先,祖祖辈辈都把茶树视作具有生命、意志和伟大能力的对象而加以崇拜(赵腊林和陈志鹏,1981;周灿和赵燕梅,2013),这在使用茶各民族中独一无二。尽管上述史诗描绘了德昂族与茶的密切联系,但目前还不知道这一史诗产生于何时、何地,因而也就不能明确判断德昂族何时与茶建立如此密切的联系,相信随着对该史诗的深入研究,会得到更为清晰而明确的信息。

我国华南地区一些讲侗台语的民族对茶还有

一些十分不同的称谓,如“过罗”、“拘罗”、“瓜卢”等,这些发音听起来与“cha”十分不同,但据李锦芳(2005)研究,它们实际上与茶的早期发音“𪗇”、“皋卢”密切相关,认为后者就来自古代南方百越(侗台)语。这样看来,国内所有茶的发音都存在高度的相似性和相关性。这一结果暗示了早期茶知识来源的单一性及茶知识传播的方向。

根据上述信息,我们虽不能确定是华南(古代侗台族群)还是云南南部(古代北方孟高棉族等)或是古代巴蜀中的哪一地最先获得使用和栽培茶的知识,但可以断定的是无论哪一个族群最先获得茶的知识,相互之间肯定存在非常早的交流。现有的考古发现表明巴蜀之地不仅与长江中下游地区存在密切的交流,与云南以及中南半岛北部地区也存在久远和频繁的交流,现在生活于中国南方以及中南半岛北部的多个民族就是原生活于长江流域的两个古老族群百濮和百越南迁的直接后裔或混血后代。如上文所述的云南孟高棉族群(佤、德昂和布朗),他们的起源虽还众说纷纭,但研究表明即使他们不是濮人的直接后裔,也肯定受到南迁濮人部落的影响(何平,2003;李晓斌等,2007)。从巴蜀至云南南部的广大地区都分布有多种多样的茶组植物,只要拥有栽培和使用茶的知识,有理由相信这些知识将随族群的迁移而流传,并在族群迁移中就地取材当地的野生茶树加以利用。大理茶的栽培很有可能就是获得茶知识的当地民族独立开展的。如果没有茶的知识,很难想象大理茶分布地的民族也会将这一物种发与茶相似的音(如白族将茶发成tso)。

景颇族对茶的发音也是值得研究的,英国人Robert Bruce于1823年在印度阿萨姆地区得到的茶树就是当地景颇族所种植(Taknet,2002)。景颇族不是当地的土著民族,该民族的记忆及考证表明他们来自北方青藏高原的东部地区,几经迁移到达现在的云南、缅甸和印度东北部。可能早在汉代这一民族就进入云南境内,至宋代,西进的景颇语支系可能沿独龙江南下到恩梅开江流域与缅语支等汇合,成为现代景颇族分布的雏形(李怀宇,2003)。如果说这一民族没有在南迁过程中学会利用、栽培茶的知识是很难令人相信的,因为他们迁移所经过的地区早已有大量茶栽培。但景颇族称茶为pha lap(李锦芳,2005),这听起来与cha、tsa等发音差别很大,为何如此,还有待研究。

2.3 有关栽培茶起源的遗传学证据

遗传物质是追溯一个分类群谱系发生最直接的证据。随着分子标记技术的发展,自20世纪末,中国、印度、日本等国的学者利用多种分子标记技术分析不同区域、不同栽培茶的遗传多样性和遗传结构,本文列举了其中最主要的28项研究(表2)。这些研究收集的样品来源不同、数量不一、使用的分子标记也各不相同,因而结果很难一一比较。尽管如此,分析这些研究,我们至少可以得到如下重要信息,有助于更深入地认识茶树的驯化起源和传播。

(1)在人类作用下,茶品种间的杂交、基因渐渗以及栽培茶与野生近缘种杂交和渐渗十分普遍。例如,高棉茶很可能就来自大叶茶与小叶茶的杂交(Meegahakumbura et al, 2016);而印度栽培茶的品种十分混杂,Raina等(2012)对印度1,644份栽培茶样品的遗传多样性的研究也表明,其杂交类型十分丰富,并且发现遗传类型与基于形态特征的分类型并不一致,印度很多栽培茶为印度产大叶茶和中国产小叶茶之间的杂交品种(Meegahakumbura et al, 2016);非洲栽培茶的历史不到200年,但其栽培茶群体中存在多个类型且品种间遗传差异大,主要包括来自中国的小叶茶和印度的大叶茶以及它们间的杂交品种,且多以大叶茶为母本的F₁代和回交后代的杂交品种为主(Wambulwa et al, 2016a, b, 2017);对大理茶(包括*C. irrawadiensis* Burua)和中国大叶茶居群的遗传结构分析则发现大理茶的遗传物质渗入到大叶茶中,暗示了大理茶很可能参与了大叶茶的驯化过程(刘阳等, 2010; 李苗苗等, 2015)。

(2) Meegahakumbura等(2016)利用SSR标记,通过分析来自中国和印度的392份茶树种质资源(不仅包括了大量古茶树和近似野生茶树的样品,还包括了两个国家主要产茶区的茶树品种资源)的遗传组成与结构,结果表明,栽培茶树可分为3个遗传谱系,代表了3种不同的茶树类型,即小叶茶、中国产大叶茶(主要产云南南部和西部)和印度产大叶茶,后两者虽同属大叶茶,但代表不同的遗传谱系,进而推测小叶茶、中国大叶茶和印度大叶茶很可能各自独立起源,中国大叶茶很可能起源于云南西南(南部及西部地区)及相邻区域(如缅甸),而印度大叶茶则可能起源于印度阿萨姆地区。对叶绿体DNA片段的分析也表明印度阿萨姆地区确实栽培着一

类谱系上与中国大叶茶十分不同的茶树(Meegahakumbura, 2016)。

(3)悠久的茶树栽培区存在众多地域性类型,这些地方品种的遗传组成与其他区域的品种十分不同。除了上文所述的中南半岛的高棉茶和印度的大叶茶外,日本的栽培茶也十分不同,Taniguchi等(2014)利用SSR标记分析了日本从亚洲各国范围内收集的788份茶种质资源的遗传组成,结果发现可以将这些茶分为3类。其中,日本栽培的品系构成独立的一类,但遗传多样性低,来自其他区域的茶构成另外两类,分别对应大叶茶和小叶茶;中南半岛各国及孟加拉、斯里兰卡以及印度的部分品种似乎属于前者,而中国、韩国、印度的很多品种属于小叶茶。日本的栽培茶叶无疑最早是从中国引入的(Matsumoto et al, 2002),但上述结果表明长期的人工选择使日本的栽培茶与中国小叶茶发生了遗传分化,两者间的遗传差异甚至比大叶茶与小叶茶的遗传差异还要大。而根据Katoh等(2003)的分析,缅甸栽培的茶树遗传类型也十分丰富,不仅包括大叶茶、小叶茶,还有些来源于大理茶(包括*C. irrawadiensis* Burua)等。

(4)中国的栽培茶拥有十分丰富的遗传多样性和栽培类型,除了上文所述的小叶茶、大叶茶外,在云南西南地区,长期以来当地居民也栽培大理茶、大苞茶和德宏茶(Zhao et al, 2014)。Yao等(2012)分析了采自中国各茶区的450份茶树样品的遗传结构,这是到目前为止对中国栽培茶遗传多样性最全面的研究,不仅包括的样品多和广(包括331份采自中国各茶区的品种,87份引入品种以及大理茶、大厂茶、厚轴茶、白毛茶等32个野生、半野生类型),而且所检测的EST-SSR位点多达96个。结果发现:①地域性的分化十分明显,从遗传结构上看可以分成明确的5类,湖南以东(包括湖南)的长江下游各省以及福建的栽培茶遗传上高度一致,分为一类,广东与广西、贵州与重庆、湖北与四川相邻两省的栽培茶品种除少数个体外,各有十分相似的遗传组成而分别分成3类,云南的地方品种独成一类;②云南、贵州、广西三省的茶有较高的遗传多样性;③按遗传组成区分的5类茶,并不与分类学上的种或亚种对应,小叶茶和大叶茶与野生种类的关系并未得出结论,尽管湖北、四川、重庆、贵州4省栽种的品种都属于小叶茶,但其遗传组成上

表2 栽培茶的遗传多样性与分化的研究
Table 2 List of studies on genetic diversity of cultivated tea and its wild related species

编号 No.	茶的类型和样品数量 Type of tea and number of samples			样品总数 Total samples	样品来源地 Locality	分子标记 Molecular markers	近缘种 Related species	参考文献 References
	大叶茶 Assam tea	小叶茶 China tea	高棉茶 Cambod tea					
1	47	185	32	1,400	印度 India	AFLP		Raina et al, 2012
2	788 (包括前3类)			788	亚洲 Asia	SSR		Taniguchi et al, 2014
3	35	335	33	47	中国 China	SSR	tal, tac, cra, pub	Yao et al, 2012
4	178	208	6	392	中国、印度 China, India	SSR		Meegahakumbura et al, 2016
5	22	146	15	280	非洲 Africa	SSR, cpDNA	pub	Wambulwa et al, 2016a
6	85	38	8	195	亚洲 Asia	rbcL, rDNA	tal, chr, irr	Katoh et al, 2015
7	23	106	24	193	肯尼亚 Kenya	SSR		Wambulwa et al, 2016b.
8	185 (包括前2类)			185	中国 China	SSR		Fang et al, 2012
9	15	47	26	32	印度, 斯里兰卡 India, Sri Lanka	AFLP	jap	Sharma et al, 2010
10	60	21	2	35	亚洲 Asia	matK	tal, irr	Katoh et al, 2003
11	69		25	94	中国云南 Yunnan, China	cp DNA	tal	Liu et al, 2010
12	10	64	13	87	中国云南 Yunnan, China	Allozyme	tal, cra, deh	Chen et al, 2005
13	9	34	14	60	中国西南 Southwest China	SSR	nit, tac, tal, cra, gym, pub	Liu et al, 2008
14		59		59	中国浙江 Zhejiang, China	SSR		Qiao et al, 2010
15		20		51	中国广西 Guangxi, China	SSR	pub	Zhou et al, 2011
16	22		16	10	中国云南 Yunnan, China	RAPD	Sect. <i>Thea</i>	Duan et al, 2004
17	7	26	13	46	印度, 斯里兰卡 India, Sri Lanka	AFLP		Balasaravanan et al, 2003
18		42	1	43	中国福建, 云南 Fujian, Yunnan, China	SSR	gym	Liu et al, 2009
19	11	23	4	38	肯尼亚, 英国 Kenya, Britain	RAPD		Wachira et al, 1995
20	17	13	2	32	印度, 肯尼亚 India, Kenya	AFLP		Paul et al, 1997
21	9	4	6	26	肯尼亚 Kenya	Isozyme	ira, japo	Magoma et al, 2003
22	45			104	中国云南 Yunnan, China	SSR	tal	Li et al, 2015
23	3	6	9	18	中国云南, 安徽 Yunnan, Anhui, China	RAD	tal, tac, cra, ban	Yang et al, 2016
24	1	9	4	14	中国四川 Sichuan, China	ISSR		Hou et al, 2007
25	10	10	5	25	印度 India	ISSR		Mondal 2002
26	24 (包括前4类)			24	中国 China	RAPD	Sect. <i>Thea</i>	Chen et al, 2002
27	18 (包括前4类)			18	中国 China	cpDNA-genome	Sect. <i>Thea</i> , imp, pit, ret, pet, dan	Huang et al, 2014
28	587 (只包括C. daliensis)			587	中国云南 Yunnan, China	SSR	tal	Zhao et al, 2014

chr: *Camellia chrysantha*; deh: *C. sinensis* var. *dehungensis*; cra: *C. crassicolumna*; dan: *C. danzaiensis*; gym: *C. gymnogyna*; imp: *C. impressinervis*; irr: *C. irrawadiensis*; jap: *C. japonica*; pit: *C. pitardii*; pet: *C. petelotii*; ret: *C. reticulata*; pub: *C. sinensis* var. *pubilimba*; tac: *C. tachangensis*; tal: *C. taliensis*; ban: *C. taliensis* var. *bangwei*

与长江下游的小叶茶并不一致(Yao et al, 2012)。

(5)利用RAD-seq技术, Yang等(2016)分析了包括大叶茶、小叶茶、大理茶、厚轴茶等18个茶组植物个体的遗传关系, 研究材料中包括从形态特征上被认为是介于野生与栽培的中间过渡类型的邦威大树茶。结果表明邦威个体确实不同于大叶茶与小叶茶, 也不同于大理茶等其他种类, 是前两类栽培茶最近的姐妹群, 这一结果支持栽培的大叶茶和小叶茶都来自云南南部的假说, 但还需要更多的材料和数据进行证实(Yang et al, 2016)。

实际上, 表2所示的研究结果彼此之间的不一致更为突出, 限于篇幅不能一一讨论。这里只举一个突出的例子。Huang等(2014)测定了13种(含亚种)的叶绿体基因组序列, 根据其结果得出如下结论: (1)大叶茶和小叶茶不仅是独立的起源, 而且是完全不同的种, 前者的祖先与毛肋茶是姐妹种, 后者则与膜叶茶(*C. leptophylla* S. Y. Liang et Chang)关系密切, 而白毛茶也为独立的种; (2)从叶绿体谱系上看大理茶甚至不属于茶组。这一结果无疑是令人吃惊的, 从形态特征上看, 大理茶无疑是茶组植物, 毛肋茶、膜叶茶与小叶茶也区别明显, 特别是毛肋茶因有离生的花柱和宿存的小苞片甚至被归入离蕊茶组(闵天禄, 2000)。上述结果与根据等位酶和部分叶绿体基因进行的群体遗传分析获得的结果也相矛盾, 例如有研究表明大理茶与大叶茶十分相似, 谱系上甚至不能分开(Chen et al, 2005; 刘阳等, 2010; 李苗苗等, 2015)(表2)。

根据DNA信息研究茶组植物的遗传多样性及分类系统, 结果为什么会有如此大的差异? 一方面, 我们认为利用不同的分子标记可能会带来不同的结果: 早期使用RAPD与ISSR进行研究, 其结果的重复性可能会存在问题; 利用叶绿体DNA (cpDNA, 母性遗传)与利用SSR位点(绝大多数位于核基因组内)得到的结果也会出现差异; 而同样是利用SSR位点, 如果不是利用严格遵从Hardy-Weinberg平衡的SSR位点来分析, 不同的SSR位点也会得到不同的结果。另一方面, 我们认为更重要的原因在于不同研究使用的样品的准确性、采集范围及数量存在较大差异(表2)。实际工作中发现, 即使按照闵天禄分类系统(闵天禄, 2000), 整个茶组植物种间差异都很小, 不容易识别, 而且无论是种间还是同种不同品种间杂交亲和性都很高(Raina et al, 2012), 正如表1

所述, 人类栽培的茶树包括多个种, 广泛的引种给原来分布区不重叠的种或变种提供了众多的杂交机会, 加上人工杂交育种等活动, 使得目前栽培茶的杂交类型十分常见, 这给样品的确定带来困难, 那些形态上看起来十分相似的品种遗传组成上很可能明显不同(Raina et al, 2012), 可想而知在取样的范围和数量有限的情况下, 如果样品的准确性再存在问题, 结果必然会发生偏离。

2.4 有关栽培茶起源的考古学证据

对于栽培作物的起源, 考古发掘的遗物是最直接的证据。有关栽培茶的化石和遗存发现很少, 到目前为止, 明确或较为明确的考古证据仅有2例。最为明确的考古发现来自西汉西安古墓和西藏阿里古墓的随葬品。Lu等(2016)在上述两个埋藏中发现了显然是加工过的茶, 特别是西安古墓中的茶为幼芽所制, 与现代茶十分类似。这一发现不仅证明早在2,100多年前, 在西汉的中心地带已有饮茶的习惯, 而且远在西藏阿里的人们也在食用茶叶, 证实司马相如等对蜀地有关茶的记载应该是可靠的。这一发现使我们有理由推断南方栽培茶及饮茶习惯一定比2,100年前早得多。这些发现还引发了十分有趣的问题: 茶是如何传到偏远而海拔很高(平均4,000 m以上)的阿里呢? 是从张骞刚开通的丝绸之路传播还是通过传说中更早的身毒(印度)之路流传呢? 如果是后者, 茶在印度的流传就要比现在人们的认识早得多。

另一项有关栽培茶起源的发现出自新石器时代的浙江余姚田螺山遗址, 考古学家们在这一古村落距今约6,000年前的堆积层中发现多个保存完好、疑似山茶的根, 通过木材解剖断定这些根是山茶属植物的根(浙江省文物考古研究所, 2011; 铃木一郎等, 2011), 并通过分析比较遗存根及分布于浙江的多个山茶属植物根的茶氨酸含量, 推测这些遗存的根就属于茶这一物种(虞富莲, 2010; 程启坤, 2016)。根据这些根靠近干栏式建筑的一些带垫板柱坑并生活于人工挖掘的熟土浅坑内, 考古学家们断定这些根应为人工栽培而非野生。尽管上述植物根是人工栽培还是野生遗留依然存在争议(竺济法, 2015), 而且也不知道当时人们是如何利用它们的, 但这一发现还是暗示, 即使今天没有野生茶组植物分布, 这一区域也可能是栽培茶的起源地。如果这一结果被确认是真的, 那将引出一系列有趣的问

题。从遗传多样性的研究来看,现代长江下游各省,包括福建等地栽培的茶树品种无疑都是西部或西南部传播过来的结果(Yao et al, 2012),田螺山悠久的栽培驯化活动为什么没有像栽培水稻一样在这一区域流传下来?历史上存在百越诸族多次南迁的事件,是否这一区域的古人南迁时将有关茶的知识传播到南方?这些问题还有待于更多的研究。

3 未来的工作展望

正如前文所述,任何一种栽培植物的起源都涉及祖先类型、起源地点、起源时间以及驯化历程等问题。就栽培茶的起源来说,尽管已经取得了可喜的成果,提出了多个有意义的假说,这些假说虽彼此间存在矛盾却各有证据支持。但严格说来,上述4个问题没有一个得到明白无误的证明,还需要更多的证据。笔者看来,未来的工作应该特别加强如下方面的研究:

(1)茶组植物的分类和谱系重建。所有栽培植物追根溯源都来自野生种,尽管我们探求的问题是栽培茶树甚至只是*C. sinensis* (L.) O. Kuntze中栽培类型的起源,但也依赖于整个茶组植物清晰的分类界定及明确的谱系关系。正如上文所述(表1),栽培茶的野生近缘种分布广泛且种类众多,而且物种的界定仍存在很大争议。例如,闵天禄(2010)的系统将所有大规模栽培的茶树类型如*C. arborescens* Chang & F. L. Yu、*C. assamica* (Mast.) Chang以及*C. dehungensis* Chang & B. H. Chen等都归入*C. sinensis* (L.) O. Kuntze这一名称之下,而张宏达和任善湘(1998)则将栽培的茶划分为至少6个种:包括:茶[*C. sinensis* (L.) Kuntze]、普洱茶[*C. assamica* (Mast.) Chang]、狭叶茶(*C. angustifolia* Chang)、多萼茶(*C. multisejala* Chang)、大树茶(*C. arborescens* Chang et Yu)和细萼茶(*C. parvisepala* Chang)。前两个种又分别各包括3个变种。上述两个系统的分类都只根据部分形态特征进行,而很多形态特征的变异常常不是间断的,这给分类群的识别带来困难。在我们厘清物种的界限问题之前,只选其中一个种来研究很难获得正确的结论。

另外一个问题更为突出,山茶属植物种间杂交比较普遍,同组的种类更容易杂交,由于栽培茶树与其野生近缘种(茶组物种)通常同域分布(特别在我国西南地区),而在我国茶的栽培历史又是如此

悠久,从野生种类向栽培类型的基因渗入是可以预见的(如大理茶的基因就可能渗入到大叶茶之中,刘阳等,2010;李苗苗等,2015),而人为有意的杂交就更为常见(Raina et al, 2012),这导致茶的遗传来源复杂,形态变异多样,因此基于形态的分类非常困难。另一方面,从栽培向野生的回归也很常见,一些被界定为野生型的古茶树可能是从茶园中逃逸到野外,而并非真正的野生茶树,这给研究茶树栽培类型的起源带来困难。因此,要揭示这一问题需要将更多的种类考虑进来一起研究。目前大多数研究还只是包括栽培品种(表2),没有或很少有野生近缘种的材料,因而还不能进行真正的谱系分析。已有一些工作注意到这一问题并做了十分有益的尝试(陈亮等,2002; Yao et al, 2012; Huang et al, 2014; Yang et al, 2016),但涉及野生近缘种的类型和数量太少或获得的分子信息有限,结论的可靠性还需确认。鉴于茶组植物种边界的模糊性以及栽培茶起源问题的复杂性,未来的研究应该将茶组植物作为一个整体严格按谱系地理学要求取样,构建茶组植物的谱系发生关系,在此基础上再讨论栽培茶的起源。

(2)构建谱系的分子标记的选择。Avise (2000)指出真实的谱系发生应该不仅需要来自细胞质基因组的信息,也需要来自核基因组的信息,对于像茶组植物这样容易杂交的植物来说更是如此。以往的研究发现山茶属植物的叶绿体基因组片段与其他类群相比变异位点很少,常用的片段(如*matK*, *rbcL*等)难以用于研究山茶属物种的谱系发生,但近来随着众多山茶属植物(包括多个茶组植物)的叶绿体基因组被测定,发现了一些变异较快的DNA片段。如Wambulwa等(2016a)利用3个进化速率较快的叶绿体DNA片段对非洲8个国家的栽培茶开展了研究,结果促进了对非洲栽培茶来源的认识。同样,山茶属植物的基因组数据也有报道(Xia et al, 2017),而转录组数据就更多,这提供了机会筛选单拷贝或低拷贝的核基因来进行双亲谱系关系的研究。SSR位点被广泛用来研究茶的遗传多样性和遗传结构(表2),但若使用非中性的SSR位点,则可能会使结果偏离真实的历史(Taniguchi et al, 2014),而且检测的位点也常常有限,不能反映整个基因组的分化。此外,众多SSR位点变化十分快,用来揭示现阶段群体的遗传结果十分有效,但要根据其结果来推测

其历史就十分困难和不可靠。基于第二代测序技术开发的新分子标记技术,如RAD、重测序等,已经被广泛用于其他栽培作物的研究(Huang et al, 2012; Marcussen et al, 2014)。Yang等(2016)使用RAD技术对18份栽培茶树和野生近缘种进行了研究,对小叶茶与大茶树的亲缘关系及与茶叶品质相关的基因进行了分析,获得重要的结果。然而,由于使用的材料十分有限,这一方法的应用及其所得出的结论还有待进一步验证,而且目前这一方法几乎还没有用于栽培茶的群体遗传研究。相信随着这些技术的应用,将会极大地推动我们对栽培茶进化历史的认识,特别是随着对更多茶及近缘种全基因组序列的测定,栽培茶驯化种发生的谜团将会逐步被揭开。

(3)语音学及民族植物学研究。语言是人类文明在时空中传播最为重要的工具。尽管不同地区、不同民族对茶这一物品发音的相似性和相关性暗示了茶文化起源的单一性,然而,很多研究还只是基于推测,未来需要扩大至与茶相关的更多词汇,使用更为科学的方式来追溯相关语音的变化,特别是应该结合民族植物学的研究。目前有关茶的民族植物学的研究还非常有限(陈进, 2003; 李昶罕和秦莹, 2015),且缺乏更大范围内和更多民族的比较。语音学和民族植物学的整合比较研究不仅能帮助我们揭开茶文化的起源、传播及演变,也将有助于我们认识茶的栽培类型的起源。例如,在我国云南及附近地区的一些少数民族还保留多种多样的利用茶树的方式,而在越南南部的一些山区至今还保留最原始的喝茶方式,即从茶树上直接采取新鲜枝叶煮水即喝,这些信息对于研究茶文化的传播都具有重要的意义。近年有关栽培的香蕉起源和传播的研究方法值得借鉴(Perrier et al, 2011),特别是有关语音学的部分。该文作者收集了1,100个与香蕉相关的词汇,利用标准的语言分析比较方法(Joseph & Janda, 2003),构建词汇的邻接树(neighbor-joining tree),获得了与香蕉相关的词汇语音变化的信息。与茶相关的词汇十分丰富,而且地域性很强,值得用相似的方法深入研究。

此外,越来越多的证据表明,早在3,000–4,000年前的三星堆文化时期,巴蜀地区的文明不仅与长江中下游的文明密切相关,而且与中南半岛甚至印度都存在远比以往认识要密切得多的联系,如越南北部发现与三星堆高度相似的牙璋,而三星堆则发

现了众多海贝等南海甚至印度洋的物品(段渝, 1993, 2015; 张弘, 2009; 彭长林, 2015)。对于后一条路线,云南就是最重要的通道,因此,在考虑茶文化的传播时,必须基于民族的迁移以及不同地区漫长的交往历史这一重要的背景。

(4)缅甸、越南、印度东北部的野生茶组植物。中南半岛的许多区域(包括越南、老挝、缅甸等的北部地区)以至印度东北部的阿萨姆地区也有野生茶组植物分布,但缺乏详细的调查。已有研究中来自上述地区的野生样品很少,而且分类学归属也有待确认。根据目前的研究,我们可以看出这些地区的样品对于阐明栽培茶的起源十分关键。例如,有研究推测小叶茶、印度大叶茶、中国大叶茶3类栽培茶很可能独立起源(Meegahakumbura et al, 2016),这无疑需要更多的野生茶树样品来进一步确认;而根据叶绿体全基因组的研究,小叶茶和德宏茶的祖先与膜叶茶最近,大叶茶的祖先则与毛肋茶构成姐妹群(Huang et al, 2014),前一个野生种目前只在广西、越南交界的很小区域有采集记录,在越南的分布一无所知,而后一个野生种只在越南的巴维山有记录,国内所获样品的可靠性有待确认,需要更多的样品才有说服力。因此,无论从发现新的野生茶组植物资源的角度,还是从研究栽培茶起源的角度都需要对这些地区开展更为深入的调查。

(5)近万年以来的全球气候变化与茶分布区的波动。在化石缺乏的情况下,常常根据野生近缘种及栽培类型的谱系地理关系来推断栽培作物的起源地。但这样推理的前提条件是在栽培作物起源后野生近缘种的分布格局没有重大变化,否则很可能得出错误的结论。然而,上述前提条件常常是不成立的,越来越多的研究表明近1万年来,由于全球气候的波动及人类活动的影响,许多动植物的分布区都发生过重大变化(竺可桢, 1972; 黄璜等, 1998; 文焕然, 2006)。最典型的例子就是野生稻(*Oryza rufipogon*)的分布,大量化石证明在6,000–7,000年前,野生稻分布至黄河流域,长江下游地区很可能是栽培水稻的起源地,但现在野生稻在这一地区已经消失殆尽(黄璜等, 1998),根据现存群体来推断栽培稻的起源地必然会引发争议(Fuller et al, 2009; Huang et al, 2012)。茶组植物的分布也发生了变化,唐代的陆羽在《茶经》中曾记载“茶者,南方之嘉木,一尺、二尺,遁至数十尺,其巴山峡川,有两人合抱

者,伐而掇之”,现阶段在此区域两人合抱的野生大茶树已十分罕见。而长江下游地区尤其是在浙江余姚,已经没有野生茶树了,在田螺山遗址发现山茶植物的根,说明6,000多年以前,这里完全有可能分布有野生茶树。实际上,近在20世纪40年代,在山东省还发现一株粗有三抱、高约5丈的大茶树(陈兴琰等, 1979),尽管不知道这一孤立的乔木型茶树的来源,但至少说明在近代大茶树还能在那里生存。鉴于上述原因,未来在研究栽培茶的起源时,必须考虑近万年来野生茶分布区的可能变化,还需考虑在漫长栽培历史过程中各地区栽培品种的更替对区域遗传多样性造成的影响。

综上所述,中国长江流域及以南地区分布有众多茶组植物,包括各类栽培茶的野生近缘种;南方各民族语言中“茶”发音的相似性及相关性暗示了茶知识起源的单一性,最可能的地区在古代的巴蜀之地或云南南部,而遗传结构上的特征揭示出栽培茶的起源涉及茶组植物的多个物种,即使就*C. sinensis* (L.) O. Kuntze (包括多个亚种)这一物种的栽培类型而言,也可能有多个起源;历史文献显示了茶文化在长江流域从西向东的传播和发展,遗传信息也揭示出从古巴蜀之地至长江中下游遗传多样性的减少,但考古发现却指出很可能最早的栽培茶就出现在长江下游;在茶的栽培品种、特别是在茶知识的传播过程中,当地野生茶组植物的基因渗入至栽培类型中,或直接用当地野生资源培育不同的栽培类型以及人为的杂交等导致遗传上的复杂性。未来的研究需要从整个茶组植物出发,利用文化、遗传、地质环境变化、考古等多种方法提供明确的证据。

致谢:感谢陶乃奇帮助整理参考文献。

参考文献

- Avice JC (2000) *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge.
- Baildon S (1877) *Tea in Assam: A Pamphlet on the Origin, Culture, and Manufacture of Tea in Assam*. W Newman & Co Ltd., Calcutta, India.
- Balasaravanan T, Pius PK, Kumar RR, Muraleedharan N, Shasany AK (2003) Genetic diversity among south Indian tea germplasm (*Camellia sinensis*, *C. assamica* and *C. assamica* spp. *lasiocalyx*) using AFLP markers. *Plant Science*, 165, 365–372.
- Chang HT (1981) Systematic study of the genus *Camellia*. *Journal of Sun Yatsen University (Natural Science Edition) Forum*, (1), pp. 108–125. *Journal of Sun Yatsen University Editorial Office, Guangzhou*. (in Chinese) [张宏达 (1981) 山茶属植物的系统研究. 中山大学学报(自然科学)论丛, (1), 108–125页. 中山大学学报编辑部, 广州.]
- Chang HT, Ren SX (1998) *Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 49(3), Theaceae (1): Theoideae*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张宏达, 任善湘 (1998) 中国植物志第四十九卷第三分册, 山茶科(一): 山茶亚科. 科学出版社, 北京.]
- Chen J (2003) *Genetic Diversity and Ethnobotany of Cultivated Tea and Wild Relatives in Yunnan Province of China*. PhD dissertation, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract) [陈进 (2003) 中国云南栽培茶及野生近缘种的遗传多样性与民族植物学研究. 博士学位论文, 中国科学院昆明植物研究所, 昆明.]
- Chen J, Pei SJ (2003) Studies on the origin of tea cultivation. *Acta Botanica Yunnanica, Suppl. XIV*, 33–40. (in Chinese with English abstract) [陈进, 裴盛基 (2003) 茶树栽培起源的探讨. 云南植物研究, 增刊 XIV, 33–40.]
- Chen J, Wang PS, Xia YM, Xu M, Pei SJ (2005) Genetic diversity and differentiation of *Camellia sinensis* L. (cultivated tea) and its wild relatives in Yunnan Province of China, revealed by morphology, biochemistry and allozyme studies. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 52, 41–52.
- Chen L, Yamaguchi S, Wang PS, Xu M, Song WX, Tong QQ (2002) Genetic polymorphism and molecular phylogeny analysis of section *Thea* based on RAPD markers. *Journal of Tea Science*, 22, 19–24. (in Chinese with English abstract) [陈亮, 山口聪, 王平盛, 许玫, 宋维希, 童启庆 (2002b) 利用RAPD进行茶组植物遗传多样性和分子系统学分析, 茶叶科学, 22, 19–24.]
- Chen XY, Chen GB, Zhang FC, Liu ZS, Zhao XR, Chen ZG, Yang WS, Zhan ZJ (1979) Big tea tree in China. *Journal of Hunan Agricultural College*, (3), 55–63. (in Chinese) [陈兴琰, 陈国本, 张芳赐, 刘祖生, 赵学仁, 陈震古, 杨维时, 詹梓金 (1979) 我国的大茶树. 湖南农学院学报, (3), 55–63.]
- Chen ZM (1992) *China Tea Classic*, pp. 1–29. Shanghai Culture Press, Shanghai. (in Chinese) [陈宗懋 (1992) 中国茶经, 1–29页. 上海文化出版社, 上海.]
- Cheng QK (2016) Understanding of 6000-year-old human planted tea tree roots discovered in Tianluoshan Site. *China Tea*, (2), 30–33. (in Chinese) [程启坤 (2016) 对田螺山遗址中发现六千年前人为种植的茶树根的认识. 中国茶叶, (2), 30–33.]
- Chinese Teaman Friendship Association, China Tea Science Society (1994) *Ancient Tea Trees in China*, pp. 6–118. Shanghai Culture Press, Shanghai. (in Chinese) [中华茶人联谊会, 中国茶叶学会 (1994) 中国古茶树, 6–118页. 上

- 海文化出版社,上海.]
- Das AP, Ghosh C (2016) *Camellia sinensis* var. *lasiocalyx* (G. Watt) A. P. Das & C. Ghosh: New combination name for the Cambod variety of tea. *Pleione*, 10, 167–168.
- Doebley JF, Gaut BS, Smith BD (2006) The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 127, 1309–1321.
- Duan HX, Shao WF, Wang PS, Xu M, Pang RH, Zhang YP, Cui WR (2004) Study on the genetic diversity of peculiar tea germplasm resource in Yunnan by RAPD. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 19, 246–254. (in Chinese with English abstract) [段红星, 邵宛芳, 王平盛, 许玫, 庞瑞华, 张亚萍, 崔文锐 (2004) 云南特有茶树种质资源遗传多样性的RAPD研究. *云南农业大学学报*, 19, 246–254.]
- Duan Y (1993) Relationships between Shang Dynasty bronze culture of western Sichuan plain in the upper reaches of Yangtze River and North China and world civilizations. *Southeast Culture*, (2), 1–22. (in Chinese) [段渝 (1993) 论商代长江上游川西平原青铜文化与华北和世界文明的关系. *东南文化*, (2), 1–22.]
- Duan Y (2015) Southern Silk Roads: China-India traffic and culture corridor. *Thinking*, 41(6), 91–97. (in Chinese) [段渝 (2015) 南方丝绸之路: 中-印交通与文化走廊. *思想战线*, 41(6), 91–97.]
- Fang W, Cheng H, Duan Y, Jiang X, Li X (2012) Genetic diversity and relationship of clonal tea (*Camellia sinensis*) cultivars in China as revealed by SSR markers. *Plant Systematics and Evolution*, 298, 469–483.
- Fuller DQ, Qin L, Zheng YF, Zhao ZJ, Chen XG, Hosoya LA, Sun GP (2009) The domestication process and domestication rate in rice: Spikelet bases from the lower Yangtze. *Science*, 323, 1607–1610.
- Gao XS (1984) Investigations on the origin of tea and tea drinking according to names and voices of tea. *China Tea*, (4), 34–35. (in Chinese) [高晓山 (1984) 从茶的名称和语音探讨茶和饮茶源流. *中国茶叶*, (4), 34–35.]
- Guo YA (1990) Preliminary investigations on wild tea trees in Hainan Island. *Guangdong Tea*, (2), 36–40. (in Chinese) [郭远安 (1990) 海南岛野生茶树初步调查. *广东茶业*, (2), 36–40.]
- Hancock JF (2012) *Plant Evolution and the Origin of Crop Species*, 3rd edn. CABI Publishing, Cambridge.
- He P (2003) On the origin of ethnic groups speaking Austronesian languages and their historical relationship with the ethnic groups in South China. *Journal of Yunnan University for Nationalities (Social Sciences)*, 20(5), 45–48. (in Chinese with English abstract) [何平 (2003) 南岛语民族的起源及其与中国南方民族的历史关系. *云南民族学院学报(哲学社会科学版)*, 20(5), 45–48.]
- He QY, Wang PS, Jiang HB, Wu G (2009) Investigation on wild tea resources in some areas of Yunnan Province. *Modern Agricultural Science and Technology*, (24), 80–81. (in Chinese with English abstract) [何青元, 王平盛, 蒋会兵, 伍岗 (2009) 云南部分地区野生茶树资源调查研究. *现代农业科技*, (24), 80–81.]
- Hou YJ, He Q, Li PW, Liang GL, Peng P, Deng M (2007) Genetic diversity of tea camellias germplasm by ISSR molecular marker. *Southwest China Journal of Agricultural Science*, 20, 462–465. (in Chinese with English abstract) [侯渝嘉, 何桥, 李品武, 梁国鲁, 彭萍, 邓敏 (2007) 应用ISSR分子标记研究茶树种质资源遗传多样性. *西南农业学报*, 20, 462–465.]
- Huang H, Liao XL, Wang SM, Huang GQ (1998) Process and driving forces of adverse separation of the distributing area of wild rice and rice (*O. sativa* L.) during past 2000 years. I. Relationship between the distribution area of wild rice and rice (*O. sativa* L.) and population distribution in ancient and modern times. *Acta Ecologica Sinica*, 18, 119–126. (in Chinese with English abstract) [黄璜, 廖晓兰, 王思明, 黄国勤 (1998) 2000年间野生稻和栽培稻(*O. sativa* L.)分布区逆向分离的过程及动力. I. 古今野生稻和栽培稻(*O. sativa* L.)的分布与人口分布的关系. *生态学报*, 18, 119–126.]
- Huang H, Shi C, Liu Y, Mao SY, Gao LZ (2014) Thirteen *Camellia* chloroplast genome sequences determined by high-throughput sequencing: Genome structure and phylogenetic relationships. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 151–168.
- Huang X, Kurata N, Wei X, Wang ZX, Wang A, Zhao Q, Zhao Y, Liu K, Lu H, Li W, Guo Y, Lu Y, Zhou C, Fan D, Weng Q, Zhu C, Huang T, Zhang L, Wang Y, Feng L, Furuumi H, Kubo T, Miyabayashi T, Yuan X, Xu Q, Dong G, Zhan Q, Li C, Fujiyama A, Toyoda A, Lu T, Feng Q, Qian Q, Li J, Han B (2012) A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. *Nature*, 490, 497–501.
- Joseph BD, Janda RD (2003) *Handbook of Historical Linguistics*. Blackwell, London.
- Katoh Y, Katoh M, Takeda Y, Omori M (2003) Genetic diversity within cultivated teas based on nucleotide sequence comparison of ribosomal RNA maturase in chloroplast DNA. *Euphytica*, 134, 287–295.
- Katoh Y, Katoh M, Omori M (2015) Identification of teas cultivated in Eastern, Southeastern and Southern Asia based on nucleotide sequence comparison of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase large-subunit of chloroplast DNA and 18S ribosomal RNA of nuclear DNA. *Food Science and Technology Research*, 21, 381–389.
- Li CH, Qin Y (2015) Investigation on the De'ang nationality acid tea from the perspective of the anthropology of science and technology. *Journal of Yunnan Agricultural University (Social Science)*, 9(1), 116–122. (in Chinese with English abstract) [李昶罕, 秦莹 (2015) 德昂族酸茶的科技人类学考察. *云南农业大学学报(社会科学)*, 9(1), 116–122.]
- Li HY (2003) The influences of migration on the social development of the Jingpo ethnic group. *Journal of Baoshan Teachers' College*, 22(1), 16–19. (in Chinese with English abstract) [李怀宇 (2003) 试论迁徙对景颇族社会发展的影响. *保山师专学报*, 22(1), 16–19.]

- Li JF (2005) Etymological studies on Jia and Gaolu, the early words for tea in Chinese. *Research in Ancient Chinese Language*, (3), 75–80. (in Chinese) [李锦芳 (2005) 茶称“檟”、“皋卢”语源考. *古汉语研究*, (3), 75–80.]
- Li MM, Meegahakumbura MK, Yan LJ, Liu J, Gao LM (2015) Genetic involvement of *Camellia taliensis* in the domestication of *Camellia sinensis* var. *assamica* (Assamica Tea) revealed by nuclear microsatellite markers. *Plant Diversity and Resources*, 37, 29–37. [李苗苗, Meegahakumbura MK, 严丽君, 刘杰, 高连明 (2015) 核基因组微卫星标记揭示大理茶参与了普洱茶的驯化过程. *植物分类与资源学报*, 37, 29–37.]
- Li QM (2013) Linguistic collection and the tea world of the De'ang ethnic group. *Journal of Guangxi University for Nationalities (Philosophy and Social Science Edition)*, (2), 102–106. (in Chinese with English abstract) [李全敏 (2013) 语言采集与德昂族的茶叶世界. *广西民族大学学报(哲学社会科学版)*, (2), 102–106.]
- Li XB, Long XY, Duan LB (2007) Ancient Yunnan's ethnic relations centered on the Pu and the Menggaomian ethnic people—also a multi-disciplinary study in relation to ethnic genes. *Academic Exploration*, (4), 104–111. (in Chinese with English abstract) [李晓斌, 龙晓燕, 段丽波 (2007) 以濮人、孟高棉民族为中心的云南古代族际关系考释——结合少数民族遗传基因的多学科研究. *学术探索*, (4), 104–111.]
- Li YL, Zhang L, Yang XB, Li DH, Zhang K, Wu TT (2017) Study on spatial distribution and population dynamics of wild Tea in Hainan Island. *Forest Resources Management*, (2), 81–87. (in Chinese with English abstract) [李苑菱, 张丽, 杨小波, 李东海, 张凯, 吴庭天 (2017) 海南岛野生茶树空间分布及种群动态研究. *林业资源管理*, (2), 81–87.]
- Liu Y, Yang SX, Gao LZ (2010) Comparative study on the chloroplast RPL32-TRNL nucleotide variation within and genetic differentiation among ancient tea plantations of *Camellia sinensis* var. *assamica* and *C. taliensis* (Theaceae) from Yunnan, China. *Acta Botanica Yunnanica*, 32, 427–434. (in Chinese with English abstract) [刘阳, 杨世雄, 高立志 (2010) 云南古茶园栽培大叶茶和大理茶群体的叶绿体RPL32-TRNL核苷酸变异和遗传分化. *云南植物研究*, 32, 427–434.]
- Liu Z, Wang XC, Zhao LP, Yao MZ, Wang PS, Xu M, Tang YC, Chen L (2008) Genetic diversity and relationship analysis of tea germplasms originated from south western China based on EST-SSR. *Molecular Plant Breeding*, 6(1), 100–110. (in Chinese with English abstract) [刘振, 王新超, 赵丽萍, 姚明哲, 王平盛, 许玫, 唐一春, 陈亮 (2008) 基于EST-SSR的西南茶区茶树资源遗传多样性和亲缘关系分析. *分子植物育种*, 6(1), 100–110.]
- Liu Z, Yao MZ, Wang XC, Chen L (2009) Analysis of genetic diversity and relationship of tea germplasms originated from Fujian Province based on EST-SSR markers. *Scientia Agricultura Sinica*, 42, 1720–1727. (in Chinese with English abstract) [刘振, 姚明哲, 王新超, 陈亮 (2009) 基于EST-SSR的福建地区茶树资源遗传多样性和亲缘关系. *中国农业科学*, 42, 1720–1727.]
- Lu H, Zhang J, Yang Y, Yang X, Xu B, Yang W, Tong T, Jin S, Shen C, Rao H, Li X, Lu H, Fuller DQ, Wang L, Wang C, Xu D, Wu N (2016) Earliest tea as evidence for one branch of the Silk Road across the Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 6, 1–6.
- Ma Y (1978) Brief ancient histories of nationalities in Yunnan. People's Publishing Press of Yunnan, Kunming. [马曜 (1978) 云南各族古代史略. 云南人民出版社, 昆明.]
- Ma XL (2010) A glimpse of China tea appellation, pronunciation and spelling in linguistics. *China Tea*, (3), 38–40. (in Chinese) [马晓俐 (2010) 语言学中的中国茶称谓、发音及拼写之管窥. *中国茶叶*, (3), 38–40.]
- Magoma GN, Wachira FN, Imbuga MO, Agong SG (2003) Biochemical differentiation in *Camellia sinensis* and its wild relatives as revealed by isozyme and catechin patterns. *Biochemical Systematics and Ecology*, 31, 995–1010.
- Marcussen T, Sandve SR, Heier L, Spannagl M, Pfeifer M, The International Wheat Genome Sequencing Consortium, Jakobsen KS, Wulff BBH, Steuernagel B, Mayer KFX, Olsen OA (2014) Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. *Science*, 345, 1250092.
- Matsumoto S, Kiriiwa Y, Takeda Y (2002) Differentiation of Japanese green tea cultivars as revealed by RFLP analysis of phenylalanine ammonia-lyase DNA. *Theoretical and Applied Genetics*, 104, 998–1002.
- Meegahakumbura MK (2016) Genetic Assessment of Asian Tea Germplasm and the Domestication History of the Tea Plant (*Camellia sinensis*). PhD dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing.
- Meegahakumbura MK, Wambulwa MC, Thapa KK, Li MM, Möller M, Xu JC, Yang JB, Liu BY, Ranjitar S, Liu J, Li DZ, Gao LM (2016) Indications for three independent domestication events for the tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) and new insights into the origin of tea germplasm in China and India revealed by nuclear microsatellites. *PLoS ONE*, 11, e155369.
- Ming TL (1992) A revision of *Camellia* Sect. *Thea*. *Acta Botanica Yunnanica*, 14, 115–132. (in Chinese with English abstract) [闵天禄 (1992) 山茶属茶组植物的订正. *云南植物研究*, 14, 115–132.]
- Ming TL (2000) Monograph of the Genus *Camellia*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. [闵天禄 (2000) 世界山茶属的研究. 云南科学技术出版社, 昆明.]
- Mondal TK (2002) Assessment of genetic diversity of tea (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) by inter-simple sequence repeat polymerase chain reaction. *Euphytica*, 128, 307–315.
- Paul S, Wachira FN, Powell W, Waugh R (1997) Diversity and genetic differentiation among populations of Indian and Kenyan tea (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) revealed by

- AFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 94, 255–263.
- Peng CL (2015) Study of the serrated Zhang tablets from North Vietnam. *Huaxia Archaeology*, (1), 63–71. (in Chinese with English abstract) [彭长林 (2015) 越南北部牙璋研究. *华夏考古*, (1), 63–71.]
- Perrier X, De Langhe E, Donohue M, Lentfer C, Vrydaghs L, Bakry F, Carreel F, Hippolyte I, Horry JP, Jenny C, Lebot V, Risterucci AM, Tomekpe K, Doutrelepont H, Ball T, Manwaring J, de Maret P, Denham T (2011) Multidisciplinary perspectives on banana (*Musa* spp.) domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 11311–11318.
- Qiao TT, Ma CL, Zhou YH, Yao MZ, Liu R, Chen L (2010) EST-SSR genetic diversity and population structure of tea landraces and developed cultivars (lines) in Zhejiang Province, China. *Acta Agronomica Sinica*, 36, 744–753. (in Chinese with English abstract) [乔婷婷, 马春雷, 周炎花, 姚明哲, 刘饶, 陈亮 (2010) 浙江省茶树地方品种与选育品种遗传多样性和群体结构的EST-SSR分析. *作物学报*, 36, 744–753.]
- Raina SN, Ahuja PS, Sharma RK, Das SC, Bhardwaj P, Negi R, Sharma V, Singh SS, Sud RK, Kalia RK, Pandey V, Banik J, Razdan V, Sehgal D, Dar TH, Kumar A, Bali S, Bhat V, Sharma S, Prasanna BM, Goel S, Negi MS, Vijayan P, Tripathi SB, Bera B, Hazarika M, Mandal AKA, Kumar RR, Vijayan D, Ramkumar S, Chowdhury BR, Mandi SS (2012) Genetic structure and diversity of India hybrid tea. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59, 1527–1541.
- Sealy JH (1958) A Revision of the Genus *Camellia*. Edward Arnold Ltd., London.
- Sharma RK, Negi MS, Sharma S, Bhardwaj P, Kumar R, Bhattacharya E, Tripathi SB, Vijayan D, Baruah AR, Das SC, Bera B, Rajkumar R, Thomas J, Sud RK, Muraleedharan N, Hazarika M, Lakshmikumaran M, Raina SN, Ahuja PS (2010) AFLP-based genetic diversity assessment of commercially important tea germplasm in India. *Biochemical Genetics*, 48, 549–564.
- Suzuki S, Zheng YF, Noshiro S, Oyama M, Nakamura S, Murakami Y (2011) Identification of tree species of archaeological woods from Tianluoshan Site in Zhejiang Province. In: *Integrated Studies on Natural Remains from Tianluoshan* (eds Center for the Study of Chinese Archaeology, Peking University, Zhejiang Province Institute of Archaeology and Cultural Heritage), pp. 108–117. Cultural Relics Press, Beijing. (in Chinese) [铃木木三郎, 郑云飞, 能城修一, 大山干成, 中村慎一, 村上由美子 (2011) 浙江省田螺山出土木材的树种鉴定. 见: 田螺山遗址自然遗存综合研究(北京大学中国考古学研究中心, 浙江省文物考古研究所编), 108–117页. 文物出版社, 北京.]
- Taknet DK (2002) *The Heritage of Indian Tea*. Jaipur, IIME.
- Taniguchi F, Kimura K, Saba T, Ogino A, Yamaguchi S, Tanaka J (2014) Worldwide core collections of tea (*Camellia sinensis*) based on SSR markers. *Tree Genetics & Genomes*, 10, 1555–1565.
- Tian YH, Liang YF, Yan DH, Luo XY, Zhou GL (2008) Geography distribution and ecotypes of wild tea resources in Guizhou. *Guizhou Agricultural Sciences*, (2), 160–161. (in Chinese with English abstract) [田永辉, 梁远发, 鄢东海, 罗显扬, 周国兰 (2008) 贵州野生茶树资源的地理分布与生态型. *贵州农业科学*, (2), 160–161.]
- Wachira FN, Waugh R, Hackett CA, Powell W (1995) Detection of genetic diversity in tea (*Camellia sinensis*) using RAPD markers. *Genome*, 38, 201–210.
- Wambulwa MC, Meegahakumbura MK, Kamunya S, Muchugi A, Moller M, Liu J, Xu JC, Ranjitkar S, Li DZ, Gao LM (2016a) Insights into the genetic relationships and breeding patterns of the African tea germplasm based on nSSR markers and cpDNA sequences. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1244–1255.
- Wambulwa MC, Meegahakumbura MK, Chalo R, Kamunya S, Muchugi A, Xu JC, Liu J, Li DZ, Gao LM (2016b) Nuclear microsatellites reveal the genetic architecture and breeding history of tea germplasm of East Africa. *Tree Genetics & Genomes*, 12, 11–22.
- Wambulwa MC, Meegahakumbura MK, Kamunya S, Muchugi A, Möller M, Xu JC, Liu J, Li DZ, Gao LM (2017) Multiple origins and a narrow genepool characterise the African tea germplasm: Concordant patterns revealed by nuclear and plastid DNA markers. *Scientific Reports*, 7, 4053–4061.
- Wang PS, Yu FL (2002) The geographic distribution, diversity and utilization of wild tea camellias in China. *Journal of Tea Science*, 22(2), 105–108, 134. (in Chinese with English abstract) [王平盛, 虞富莲 (2002) 中国野生大茶树的地理分布、多样性及其利用价值. *茶叶科学*, 22, 105–108, 134.]
- Wang ZL (2016) The Blang people's vocabulary and historical changes of tea culture. *Agricultural Archaeology*, (5), 171–175. (in Chinese) [王仲黎 (2016) 布朗族茶文化词汇与茶文化历史变迁. *农业考古*, (5), 171–175.]
- Wen HR (2006) *Researches on changes of plants and animals in historical periods of China*. Chongqing Publishing House, Chongqing. (in Chinese) [文焕然 (2006) 中国历史时期植物与动物变迁研究. 重庆出版社, 重庆.]
- Wright W (1959) Nomenclature and classification of the tea plant. *Nature*, 183, 1726–1728.
- Wright W (1962) Tea classification revised. *Current Science*, 7, 298–299.
- Wu JN, Lü YF, Zhang CC (1979) Southwest China is the origin place of tea tree in the world. *Journal of Tea*, (1), 5–11. (in Chinese) [吴觉农, 吕允福, 张承春 (1979) 我国西南地区是世界茶树的原产地. *茶叶*, (1), 5–11.]
- Xia E, Zhang H, Sheng J, Li K, Zhang Q, Kim C, Zhang Y, Liu Y, Zhu T, Li W, Huang H, Tong Y, Nan H, Shi C, Shi C, Jiang J, Mao S, Jiao J, Zhang D, Zhao Y, Zhao YJ, Zhang L, Liu Y, Liu B, Yu Y, Shao S, Ni D, Eichler EE, Gao L (2017) The tea tree genome provides insights into tea flavor

- and independent evolution of caffeine biosynthesis. *Molecular Plant*, 10, 866–877.
- Xue DB (2015) Original voice of tea and spread of tea in China. *Journal of Guizhou Tea*, (4), 34–36. (in Chinese) [薛德炳 (2015) 茶的原始语音与茶在国内的传播. *贵州茶叶*, (4), 34–36.]
- Yang H, Wei CL, Liu HW, Wu JL, Li ZG, Zhang L, Jian JB, Li YY, Tai YL, Zhang J, Zhang ZZ, Jiang CJ, Xia T, Wan XC (2016) Genetic divergence between *Camellia sinensis* and its wild relatives revealed via genome wide SNPs from RAD sequencing. *PLoS ONE*, 11, e0151424.
- Yao GK, Cheng QK (1992) Investigating again the etymology of “tea”. *China Tea*, (5), 30–32. (in Chinese) [姚国坤, 程启坤 (1992) “茶”字源再考. *中国茶叶*, (5), 30–32.]
- Yao M, Ma C, Qiao T, Jin J, Chen L (2012) Diversity distribution and population structure of tea germplasms in China revealed by EST-SSR markers. *Tree Genetics & Genomes*, 8, 205–220.
- Yu FL (1989) Wild arbor tea in China. *China Tea*, (2), 6–7. (in Chinese) [虞富莲 (1989) 中国的野生大茶树. *中国茶叶*, (2), 6–7.]
- Yu FL (2010) Discussion on the root which excavated in Tianluoshan Site. In: *Proceedings of the 11th China International Tea Culture Forum and the 4th China, Chongqing (Yongchuan) International Tea Culture and Tourism Festival* (ed. Yao GK), pp. 328–334. Central Party Literature Publisher, Beijing. (in Chinese) [虞富莲 (2010) 田螺山遗址出土树根树种的探讨. 见: 中国第十一届国际茶文化研讨会暨第四届中国重庆永川国际茶文化旅游节论文集(姚国坤主编), 328–334页. 中央文献出版社, 北京.]
- Zhang H (2009) Economic and cultural exchanges between ancient Shu and Southeast and South Asia in pre-Qin period. *Forum on Chinese Culture*, (1), 129–134. (in Chinese) [张弘 (2009) 先秦时期古蜀与东南亚、南亚的经济文化交流. *中华文化论坛*, (1), 129–134.]
- Zhao LL, Chen ZP (1981) The De Ang Epic: Dagu and Daleng. *National Geographic*, (2), 48–53. (in Chinese) [赵腊林, 陈志鹏 (1981) 达古达楞格莱标. *华夏地理*, (2), 48–53.]
- Zhao DW, Yang JB, Yang SX, Kato K, Luo JP (2014) Genetic diversity and domestication origin of tea plant *Camellia taliensis* (Theaceae) as revealed by microsatellite markers. *BMC Plant Biology*, 14, 14–25.
- Zhejiang Province Institute of Archaeology and Cultural Heritage (2011) Overview of the first stage of archaeological studies (2004–2008) on Tianluoshan. In: *Integrated Studies on Natural Remains from Tianluoshan* (eds Center for the Study of Chinese Archaeology, Peking University, Zhejiang Province Institute of Archaeology and Cultural Heritage), pp 7–26. Cultural Relics Press, Beijing. (in Chinese) [浙江省文物考古研究所 (2011) 田螺山遗址第一阶段(2004–2008)考古工作概述. 见: 田螺山遗址自然遗存综合研究(北京大学中国考古学研究中心, 浙江省文物考古研究所编), 7–26页. 文物出版社, 北京.]
- Zhou C, Zhao YM (2013) Epic of the genesis Dagu and Daleng and its tea culture. *Academic Exploration*, (8), 68–71. (in Chinese with English abstract) [周灿, 赵燕梅 (2013) 《达古达楞格莱标》的茶文化内涵. *学术探索*, (8), 68–71.]
- Zhou JM (1985) Discussion on the tea names and language origin. *China Tea*, (3), 36–38. (in Chinese) [周靖民 (1985) 试论茶名和语言渊源. *中国茶叶*, (3), 36–38.]
- Zhou YH, Qiao XY, Ma CL, Qiao TT, Jin JQ, Yao MZ, Chen L (2011) Genetic diversity and structure of tea landraces from Guangxi based on EST-SSR analysis. *Scientia Silvae Sinicae*, 47(3), 59–67. (in Chinese with English abstract) [周炎花, 乔小燕, 马春雷, 乔婷婷, 金基强, 姚明哲, 陈亮 (2011) 广西茶树地方品种遗传多样性和遗传结构的 EST-SSR分析. *林业科学*, 47(3), 59–67.]
- Zhu JF (2015) Are the 6000-year-old tea tree roots wild or cultivated? Questioning and thinking about identification of cultivated tree roots of the genus *Camellia* from the Tianluoshan Site. *Agricultural Archaeology*, (5), 196–202. (in Chinese) [竺济法 (2015) 六千年茶树根是自然野生还是人工栽培的? 关于田螺山出土山茶属树根被确认为人工栽培的几点质疑和思考. *农业考古*, (5), 196–202.]
- Zhu KZ (1972) A preliminary study on the climatic fluctuations during the last 5,000 years in China. *The Chinese Journal of Archaeology*, (1), 15–38. (in Chinese) [竺可桢 (1972) 中国近五千年来气候变迁的初步研究. *考古学报*, (1), 15–38.]
- Zhu ZZ (1982) Tea origin time and region. *Journal of Tea*, (3), 42–44. (in Chinese) [朱自振 (1982) 茶的起源时间和地区. *茶叶*, (3), 42–44.]
- Zhu ZZ (1992) Ancient tea matter. In: *China Tea Classic* (ed. Chen ZM), pp. 1–29. Shanghai Culture Press, Shanghai. (in Chinese) [朱自振 (1992) 古代茶事. 见: 中国茶经(陈宗懋主编), 1–29页. 上海文化出版社, 上海.]

(责任编辑: 葛学军 责任编辑: 黄祥忠)



•综述•

长江流域野生猕猴桃遗传资源的潜在价值、现状分析与保护策略

王玉国^{1,2*} 杨洁^{1,2} 陈家宽^{1,2}

1 (生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200438)

2 (复旦大学生命科学学院生态与进化生物学系, 上海 200438)

摘要: 长江流域是猕猴桃属(*Actinidia*)植物起源和演化的关键分布区, 富集了全世界重要的猕猴桃属野生物种资源和中华-美味猕猴桃物种复合体(*Actinidia chinensis*-*A. deliciosa* species complex)的种群遗传资源。作为水果作物, 猕猴桃在100多年前从长江流域经上海到新西兰, 通过栽培、驯化, 逐渐发展成新兴果树产业。目前, 猕猴桃植物的研究已在二倍体“红阳”中华猕猴桃(*Actinidia chinensis* cv. Hongyang)的基因组测序、种间关系的重测序分析和基础的分子系统发育、种群遗传结构等方面取得长足进步, 但基于最新研究成果的基本资源评价还相当匮乏, 对猕猴桃野生资源的保护与可持续利用亟待加强。本文回顾了栽培猕猴桃的驯化简史与猕猴桃属植物系统分类的研究进展, 通过与其他流域的比较, 对长江流域野生猕猴桃资源的潜在价值和现状进行分析, 阐述了该流域猕猴桃属植物的分布特点和受威胁的状况, 并针对目前存在的问题提出建立长效的保护机制、加强遗传资源的基础科调查和系统评价, 以及健全种质资源保存规范和促进可持续利用等相应保护的策略。

关键词: 猕猴桃; 遗传资源; 潜在价值; 现状分析; 保护策略

Potential value, status analysis, and protection strategy of wild kiwifruit genetic resources in the Yangtze River Basin

Yuguo Wang^{1,2*}, Jie Yang^{1,2}, Jiakuan Chen^{1,2}

1 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200438

2 Department of Ecology and Evolutionary Biology, School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200438

Abstract: The Yangtze River Basin is key distribution area involved in the origin and evolution of kiwifruit as it possesses more important resources of wild kiwifruit species and populations of *Actinidia chinensis*-*A. deliciosa* species complex in the world. The seeds of kiwifruit were brought from Yichang, Hubei to Shanghai along the Yangtze River and reached New Zealand more than 100 years ago. Through cultivation and domestication, the initial seedlings gradually developed as a new fruit crop industry. In recent decades, great progress has been made on kiwifruit studies in China including genomic sequencing for diploid *Actinidia chinensis* cv. Hongyang, resequencing for interspecific relationships among the *Actinidia* species, molecular phylogeny and infrageneric classification of the genus *Actinidia*, and population genetic structure of certain species. However, more results are still needed to understand the origin, domestication and speciation of the kiwifruit species. Resource assessment on the base of the latest research is still lacking. It is of great importance to strengthen the protection and sustainable utilization of wild kiwifruit resources. Here we review the domestication history of cultivated kiwifruit, advances of systematics and classification in *Actinidia*, analyze the potential value and the present situation of wild kiwifruit resources in the Yangtze River Basin, and summarize distribution characteristics and threats to the endangered species of *Actinidia* in the basin. Finally, corresponding protection strategies for the existing problems are suggested, including the establishment of long-term protection mechanisms, the enhancement of basic scientific research and systematic evaluation of

收稿日期: 2017-12-25; 接受日期: 2018-03-08

基金项目: 国家自然科学基金(30970199, 31370248)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangyg@fudan.edu.cn

genetic resources, and the improvement of conservation standards of the germplasm resources for the sustainable utilization of wild kiwifruit resources.

Key words: kiwifruit; genetic resources; potential value; status analysis; protection strategy

“一个基因影响一个国家的兴衰；一个物种决定一个国家的经济命脉”。猕猴桃的栽培驯化历史能更好地体现后者的重要性。长江流域作为野生猕猴桃属(*Actinidia*)植物的主要分布区，具有丰富的遗传资源。对它们的潜在价值、现状进行评估与分析，可为其合理的保护与利用提供科学依据。

1 奇异果的环球旅行：栽培猕猴桃驯化简史

我国对于猕猴桃的早期文献记录可以追溯到《诗经》的“棗楚”、《山海经》的“羊桃”。考古资料显示，西汉时期人们即可利用猕猴桃来酿酒。唐代岑参的诗句“中庭井阑上，一架猕猴桃”应是1,200年前明确的栽培记录。而唐代以来历代编撰的《本草》中多有猕猴桃的记述。虽然我国很早就已经认识到猕猴桃的食用与药用价值，但直到近代都没有形成规模化产业(崔致学, 1993)。19世纪末，大批欧美探险家来中国采集猕猴桃标本和种质资源，其中威尔逊(Ernest H. Wilson)就曾多次采集到猕猴桃，并拍摄过实物照片。猕猴桃的种子被多批次地运到美国和欧洲去栽培繁殖，但有的因缺乏雄株而无法产生果实，有的虽可繁育但由于战争导致公司倒闭，因此无疾而终。现代猕猴桃产业的肇始，来自1904年旅居中国湖北宜昌的新西兰女教师Mary Isabel Fraser经长江到上海带到新西兰的一些种子，这些种子很可能直接或间接来自威尔逊，再经Thomas Allison交给他的兄弟——园艺学家Alexander Allison，最终培育出果实，经过几十年的发展，逐渐形成风靡全球的产业(Ferguson, 2004)，并以新西兰的国鸟kiwi来命名这一“新兴”水果——kiwifruit (中译名“奇异果”)。

猕猴桃作为栽培驯化时间只有百余年的果树作物，其主要的来源是中华-美味猕猴桃物种复合体(*Actinidia chinensis*-*A. deliciosa* species complex)。美味猕猴桃(*A. deliciosa*)是Liang和Ferguson (1984)从中华猕猴桃(*A. chinensis*)的变种硬毛猕猴桃*A. chinensis* var. *hispida*提升而成的新种。两者在形态特征、染色体倍性、地理分布等方面存在明显差异，

它们与台湾产的刺毛猕猴桃(*A. setosa*)为近缘关系。*Flora of China* 将三者均归并在中华猕猴桃之下，为3个变种(Li JQ et al, 2007)。虽然很多野生猕猴桃物种都可以食用，但考虑到产量、风味、储存等方面的综合因素，目前只有中华猕猴桃、美味猕猴桃、毛花猕猴桃(*A. eriantha*)、软枣猕猴桃(*A. arguta*)等少数物种用于栽培目的。就栽培驯化而言，我国从1978年起在全国范围组织的猕猴桃科学研究协作，先后对不同地区野生中华猕猴桃、美味猕猴桃、软枣猕猴桃、毛花猕猴桃进行了优良单株选育，经嫁接栽培、系统观察、区域试验以及大面积栽培，选育了超过1,400余个单株，为培育优良品种奠定了基础。仅《中国猕猴桃》(崔致学, 1993)一书就记录了美味猕猴桃雌性品种16个，配套授粉雄株3个；中华猕猴桃雌性品种44个，配套授粉雄株8个；代表株系包括：美味猕猴桃68个、中华猕猴桃109个、软枣猕猴桃13个、毛花猕猴桃12个。此外，各科研单位还进行人工有性杂交试验，成功培育了大量的种间杂交材料。新品种培育也不断获得成功，取得重要经济效益。

2 猕猴桃属植物种间杂交、基因渐渗与混乱的分类

猕猴桃属隶属于猕猴桃科，与藤山柳属(*Clematoclethra*)、水东哥属(*Saurauia*)近缘(Dunn, 1911; 汤彦承和向秋云, 1989)。不同学者认定的种数有所不同(如梁畴芬, 1984; 崔致学, 1993; 黄宏文等, 2000; 李瑞高等, 2003)。该属是典型的东亚分布类群，其分布南北跨度大，从俄罗斯的西伯利亚地区、韩国、日本经中国达中南半岛、泰国、马来西亚和印度尼西亚，即从50° N到赤道附近的广大地区均有该属植物的分布，但绝大多数集中在秦岭以南、横断山脉以东的地区(梁畴芬, 1984)。中国不仅是猕猴桃属的现代分布中心，而且还是该属植物的起源中心，包括全部原始的种类(王玉国, 2003)。只有尼泊尔猕猴桃(*A. strigosa*)和白背叶猕猴桃(*A. hypoleuca*)这两个种为境外分布的特有种(黄宏文, 2009)。

2.1 属下分类系统与物种数量

自Lindley 1836年建立猕猴桃属以来, 该属一直是分类学和系统学的疑难类群。Gilg (1893)根据花是单生还是花序将猕猴桃属植物分为单花群(monanthae)和多花群(pleianthae)两组。Dunn (1911)首次对该属进行了系统的分类学研究, 依据子房的性状、毛被的程度和果实上皮孔的有无, 将猕猴桃属植物分为4组, 即被毛组(Sect. *Vestitae*)、斑果组(Sect. *Maculatae*)、瓶形果组(Sect. *Ampulliferae*)和净果组(Sect. *Leiocarpae*)。随着对猕猴桃属植物研究的深入, 该属的种类不断增多, 出现了命名混乱, 如同种异名和同名异种的情况。Li (1952)修订了Dunn (1911)的分类系统, 认为Dunn忽略了叶片毛被的结构, 并据此将猕猴桃属植物修订为4个新组, 将被毛组分为星毛组(Sect. *Stellate*)和糙毛组(Sect. *Strigosae*); 保留了斑果组; 将瓶形果组归并入净果组。梁畴芬(1982, 1984)研究该属分类和编写《中国植物志》时, 沿用了Li (1952)的猕猴桃属分类系统, 但认为应充分考虑茎髓部结构和叶背毛形态, 因而分别将净果组分为片髓系(Series *Lamellatae*)和实髓系(Series *Solidae*), 星毛组分为完全星毛系(Series *Perfectae*)和不完全星毛系(Series *Imperfectae*), 构成了猕猴桃属4组4系的分类体系。崔致学(1993)、黄宏文等(2000)均曾沿用梁畴芬(1984)的分类体系, 但这个体系并没有获得后来的分子系统发育研究支持。

关于属下分类系统的合理性, 何子灿等(2000)根据叶表皮毛的分支分析认可了2个单系, 即净果组和(斑果组 + 糙毛组 + 星毛组)。李建强等(2000)的分支分析结果也支持在猕猴桃属建立两大类群, 即净果群和斑果群, 并认为应该给予亚属一级分类地位, 其中净果亚属[Subgenus *Leiocarpae* (Dunn) J. Q. Li, stat. nov.]仅包括净果组, 而斑果亚属[Subgenus *Maculatae* (Dunn) J. Q. Li, stat. nov.]则包括了斑果组、糙毛组、星毛组的全部种类。但他们在选择性状时将海拔分布也列在其中, 似不可取。Li等(2002)利用ITS和*matK*基因对23种猕猴桃属植物的27个样品进行了系统发育研究, 得出了除净果组为并系外, 其余3个组均为复系的结论, 这一点和同工酶的证据(Testolin & Ferguson, 1997)比较相似。但是两个基因树在基部类群和若干分支上并不一致。综合40种猕猴桃属植物和外类群

及来自其他基因的分子系统发育数据, 经典的4组4系的系统中没有任何一个组或系是单系的。王玉国(2003)认为对于猕猴桃属的属下分类, 不划分亚属、组、系是最为简捷的选择。由于净果组为并系, 而所有其他组的种类可以认为是一个单系。从进化的角度考虑, 后者来源于前者的原始种类。因此, 如果按照性状进化的特点, 采用进化学派的观点(承认并系为自然的类群), 并借鉴被子植物系统发育小组分类体系(Angiosperm Phylogeny Group, 1998)和Judd等(2002)的方案, 将猕猴桃属划分为两类: 一类是净果类(*Leiocarpae*), 即原经典分类的净果组, 不包括山梨猕猴桃(*A. rufa*); 另一类是斑果类(*Maculatae*), 包括山梨猕猴桃、原经典分类的斑果组、糙毛组和星毛组。后者可以进一步划分为: (1)基出斑果群(*Basal Maculatae*), 含中越猕猴桃(*A. indochinensis*)、小叶猕猴桃(*A. lanceolata*)和金花猕猴桃(*A. chrysantha*)等; (2)中华-长叶猕猴桃分支(*The A. chinensis-A. hemsleyana clade*), 含中华猕猴桃、长叶猕猴桃(*A. hemsleyana*)、山梨猕猴桃等; (3)阔叶-毛花猕猴桃分支(*The A. eriantha-A. latifolia clade*), 含阔叶猕猴桃(*A. latifolia*)、毛花猕猴桃、桂林猕猴桃(*A. guilinensis*)等; (4)美丽-华南猕猴桃分支(*The A. melliiana-A. glaucophylla clade*, 含美丽猕猴桃(*A. melliiana*)、华南猕猴桃(*A. glaucophylla*)、柱果猕猴桃(*A. cylindrica*)等。这些物种构成了猕猴桃属物种的基本框架。

关于猕猴桃属植物的物种数, 历来都有争议。Dunn (1911)认可24种。Li (1952)修订该属时认为有36种14变种1变型和1个杂交种。梁畴芬(1984)编写《中国植物志》猕猴桃属时, 记录该属植物54种, 中国有51种35变种6变型。随后陆续有学者发表新种或新分类群(如梁畴芬, 1988; 施胜德等, 1994; 孙华美和黄仁煌, 1994; 蒋华曾, 1995)。至2000年, 该属已被确认的分类群有66种118个种下分类单位(变种和变型)(黄宏文等, 2000)。Cui等(2002)出版的《中国猕猴桃》英文版的种类数量与此一致。事实上, 这一数字主要是依据崔致学(1993)的《中国猕猴桃》和后续发表的新种或分类群所确定的。李瑞高等(2002, 2003)随后又发表了9个新种和3个变种, 至此, 猕猴桃属植物的物种数达到75种, 代表了该属植物被认可物种数量的上限。但这些物种包括了一些已经被其他学者合并的种或变种, 如阿里山猕猴

桃(*A. arisanensis*)、台湾猕猴桃(*A. formosana*), 已被归并入硬齿猕猴桃(*A. callosa*)(Li, 1976)。还有, 无论是从标本形态看, 还是从文献记录看, 日本特有的白背叶猕猴桃均在软枣猕猴桃的变异范围之内, 应作为该种的变种处理(Satake et al, 1989)。同工酶的结果也支持白背叶猕猴桃与软枣猕猴桃近缘。因此, 猕猴桃属植物的实际数目应远低于75种。在 *Flora of China* 的最新分类修订中, 猕猴桃属植物被认为有55种, 其中, 52种在中国有分布, 44种为中国特有(Li JQ et al, 2007)。但因猕猴桃属植物种间自然杂交的普遍存在, 这一修订在种类数量的认定上存在明显的问题。

2.2 种间杂交与物种界限

猕猴桃属植物的分类主要依据少数一些形态性状, 而它们本身易受环境影响, 加之频繁的种间杂交和基因渐渗, 且染色体倍性复杂, 致使一些物种很难确定系统位置, 因而物种界限非常模糊。

叶绿体DNA和线粒体DNA研究表明猕猴桃属植物是严格的叶绿体父系遗传, 而线粒体为母系遗传(Cipriani et al, 1995; Testolin & Cipriani, 1997; Chat et al, 1999)。这一点与一般的被子植物不同, 但却和裸子植物松科的情况非常相似。叶绿体DNA分析表明该属植物的进化可能是网状进化(Cipriani et al, 1998)。Li等(2002)根据ITS和*matK*基因推断有一些物种可能来源于种间杂交或基因渐渗, 因此有必要选择另外的基因对进化树进行检验, 确定各类群之间的系统关系。Chat等(2004)利用更多来自叶绿体的基因和DNA片段, 如*matK*、*psbC-trnS*、*rbcL*和*trnL-trnF*, 和来自线粒体的*nad1-2/3*、*nad4-1/2*基因分别构建系统发育树。结果发现叶绿体基因树和线粒体基因树之间存在不一致性, 证明了猕猴桃属中存在网状进化现象。Li ZZ等(2007)通过核基因分子标记AFLP和质体DNA序列的研究也支持在猕猴桃属的进化过程中存在种间杂交与渐渗事件。Liu等(2017)采用重测序方法的结果同样支持种间杂交的普遍发生。

对于种间自然杂交, 在野外种群的系统发育分析中已经获得来自不同亲本组合的大量证据(刘亚令等, 2006, 2008)。我们曾开展猕猴桃属植物自然种间杂交的亲本鉴定, 并在野外发现一批同倍体杂交带, 多个单拷贝核基因的序列分析显示, 这些材料是研究杂交物种形成的好材料(王玉国, 2017)。但是,

在猕猴桃属植物的最新系统修订中, 对这些显而易见的种间杂交现象并没有给予任何考虑(Li XW et al, 2006, 2007; Li JQ et al, 2007)。他们的分类有大量的物种合并, 但在处理涉及杂交起源和存在基因渐渗的物种时, 却出现明显的不一致, 以 *Flora of China* 的新分类体系为例, 就出现了有的种名被取消, 有的被鉴定为亲本物种或另一物种的变种, 而有的作为独立的种保留的现象。因此, 虽然该分类体系对不少猕猴桃属植物物种进行的归并是可取的, 但整体上, 它并不是接近真实系统发育关系的“自然分类”。因而, 尚需开展更多的系统发育研究, 特别是来自大量单拷贝核基因序列的分析。

3 长江流域猕猴桃植物遗传资源的潜在价值、现状与保护

在长江流域的众多作物遗传资源中, 猕猴桃属是典型的木质藤本、雌雄异株植物, 而且种间频繁发生杂交渐渗, 物种关系非常复杂。作为中华-美味猕猴桃复合体的主要原产地, 长江流域是猕猴桃产业真正的故乡, 更是大多数猕猴桃属植物起源和演化的关键分布区。

3.1 长江流域猕猴桃植物分布特点与遗传资源评价

从流域的角度考虑, 长江流域山地无疑是猕猴桃属植物的主要来源地。该流域特有成分高; 物种丰富度大; 涵盖系统发育所有关键分支和中华-美味猕猴桃物种复合体的主要资源。

因大多数猕猴桃属植物适于温暖湿润的气候, 即亚热带或暖温带湿润和半湿润气候。而长江流域恰好处于24–35° N之间, 大部分区域与猕猴桃适宜年平均气温11.3–16.9℃相符。年降水量平均在1,067 mm, 对于大多喜半阴湿环境的猕猴桃植物来说, 能很好地满足其生长发育过程对水分和湿度的需求。相比较而言, 有猕猴桃分布的三大流域(长江流域、珠江流域和黄河流域)中, 以长江流域的物种数、特有种最多, 其次是珠江流域, 黄河流域物种最少且几乎没有特有种。长江流域各省区的物种数量统计见表1。这些物种基本涵盖猕猴桃属植物系统发育的各主要关键分支, 其中, 云南、四川、湖南、湖北、江西等省对猕猴桃属野生种质资源的保存贡献最大。就经济价值较大的中华-美味猕猴桃物种复合体而言, 长江流域山地富集了该复合体的主要遗传单倍型, 是研究这类猕猴桃起源最为关键

表1 长江流域主要省区猕猴桃属植物的分布。种名采用Li JQ等(2007)的分类处理, 受威胁等级采用覃海宁等(2017)的划分。
Table 1 Distribution of the species of *Actinidia* in main provinces of the Yangtze River Basin. Species names follows Li JQ et al (2007). The categories of threatened species of Qin et al (2017) are adopted.

	云南 Yunnan	四川 Sichuan	重庆 Chongqing	贵州 Guizhou	湖南 Hunan	江西 Jiangxi	湖北 Hubei	安徽 Anhui	浙江 Zhejiang	甘肃 Gansu	陕西 Shaanxi	西藏 Tibet	濒危等级 Category
软枣猕猴桃 <i>A. arguta</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		
黑蕊猕猴桃 <i>A. melanandra</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		
狗枣猕猴桃 <i>A. kolomikta</i>	+	+	+		+		+					+	
四萼猕猴桃 <i>A. tetramera</i>	+	+	+				+			+	+		
对萼猕猴桃 <i>A. valvata</i>					+	+	+	+	+				
葛枣猕猴桃 <i>A. polygama</i>		+	+				+			+	+		
大籽猕猴桃 <i>A. macrosperma</i>						+	+	+	+				
伞花猕猴桃 <i>A. umbelloides</i>	+												极危 CR
红茎猕猴桃 <i>A. rubricaulis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	
硬齿猕猴桃 <i>A. callosa</i>	+	+	+	+	+	+	+			+	+		
显脉猕猴桃 <i>A. venosa</i>	+	+	+		+							+	
粉叶猕猴桃 <i>A. glaucocallosa</i>	+												易危 VU
全毛猕猴桃 <i>A. holotricha</i>	+												
昭通猕猴桃 <i>A. rubus</i>	+	+	+										
葡萄叶猕猴桃 <i>A. vitifolia</i>	+												易危 VU
红毛猕猴桃 <i>A. rufotricha</i>	+												濒危 EN
黄毛猕猴桃 <i>A. fulvicoma</i>	+			+	+	+							糙毛猕猴桃变种 <i>A. fulvicoma</i> var. <i>hirsute</i> , 易危 VU
毛花猕猴桃 <i>A. eriantha</i>	+				+	+			+				
中华猕猴桃 <i>A. chinensis</i> (含美味猕猴桃 <i>A. deliciosa</i>)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
贡山猕猴桃 <i>A. pilosula</i>	+												易危 VU
大花猕猴桃 <i>A. grandiflora</i>	+	+											易危 VU
倒卵叶猕猴桃 <i>A. obovata</i>	+												濒危 EN
花楸猕猴桃 <i>A. sorbifolia</i>	+				+								易危 VU
城口猕猴桃 <i>A. chengkouensis</i>			+				+						濒危 EN

表1 (续) Table 1 (continued)

	云南 Yunnan	四川 Sichuan	重庆 Chongqing	贵州 Guizhou	湖南 Hunan	江西 Jiangxi	湖北 Hubei	安徽 Anhui	浙江 Zhejiang	甘肃 Gansu	陕西 Shaanxi	西藏 Tibet	濒危等级 Category
榆叶猕猴桃 <i>A. ulmifolia</i>		+	+										濒危 EN
阔叶猕猴桃 <i>A. latifolia</i>			+		+	+	+		+				长绒猕猴桃变种 <i>A. latifolia</i> var. <i>mollis</i> 易危 VU
星毛猕猴桃 <i>A. stellato-pilosa</i>			+										极危 CR
毛蕊猕猴桃 <i>A. trichogyna</i>			+			+	+						易危 VU
金花猕猴桃 <i>A. chrysantha</i>					+	+							
安息香猕猴桃 <i>A. styracifolia</i>					+	+	+						易危 VU
小叶猕猴桃 <i>A. lanceolata</i>					+	+		+	+				易危 VU
两广猕猴桃 <i>A. lianguangensis</i>					+								
条叶猕猴桃 <i>A. fortunatii</i>					+								
美丽猕猴桃 <i>A. melliana</i>					+	+							
肉叶猕猴桃 <i>A. carnosifolia</i>					+								
滑叶猕猴桃 <i>A. laevisissima</i>				+			+						易危 VU
清风藤猕猴桃 <i>A. sabiifolia</i>					+	+							易危 VU
长叶猕猴桃 <i>A. hemsleyana</i>						+		+	+				易危 VU
浙江猕猴桃 <i>A. zhejiangensis</i>						+			+				极危 CR
湖北猕猴桃 <i>A. hubeiensis</i>							+						极危 CR

CR, Critically Endangered; EN, Endangered; VU, Vulnerable

的地区,也是栽培猕猴桃品种和株系及种间杂交亲本材料最为重要的来源地。猕猴桃属植物染色体基数 $n = 29$,其倍性复杂。很多物种兼有不同倍性,如软枣猕猴桃中有二倍体、四倍体、六倍体;紫果猕猴桃(*A. arguta* var. *purpurea*)则有四倍体和八倍体;此外,该属植物中还发现有非整倍体的现象(黄宏文, 2009)。以中华-美味猕猴桃物种复合体为例,美味猕猴桃为六倍体,近期研究发现它也有四倍体,分布于 110° E以西的山地;而中华猕猴桃则有二倍体和四倍体之分,分布于 110° E以西的区域。在中华-美味猕猴桃物种复合体的分布区中,还发现有三倍体、五倍体或非整倍体个体(刘亚令等, 2008; 黄宏文, 2009),这些复杂的倍性变异是探讨中华-

美味猕猴桃物种复合体的起源必须了解的细胞学基础,但目前针对确切倍性的种群样本开展的分子研究还比较缺乏。在猕猴桃产业发展的贡献中,先前培育的品种和品系逐渐发展为15%的中华猕猴桃品种,85%的美味猕猴桃品种,而且绝大多数都来自于长江流域,适合本区域栽培。也有长江流域以外的栽培品种,如二倍体中华猕猴桃“红阳”品种,其果实解剖结构具有太阳般放射状鲜红色图案,因其独特性状、极佳口味、稳定遗传性和品质优良等特点,引种栽培到长江流域的四川苍溪等地,随后扩种到贵州、云南、广西、浙江、湖北等省区,甚至成为地方的支柱产业。

尽管猕猴桃属植物的海拔分布范围在100-

3,500 m, 但绝大多数的种类在500–2,000 m之间。由于人类活动, 其自然分布的低海拔点已很少见, 很多物种的分布呈现出陆地岛屿的特征, 比较适合探讨其生物地理起源与扩散途径, 分布于四川的狗枣猕猴桃甚至可以与中国东北–远东地区的同种植物形成特殊的间断分布格局。虽然不同猕猴桃属植物有不同的海拔梯度范围, 但很多物种会在同一个区域有重叠分布, 因而在野外易于发生种间杂交和基因渐渗。

长江流域山地不仅猕猴桃属植物物种丰富, 特有种繁多, 而且一些物种仅有极少的个体曾在野外发现, 处于濒危的状态。具体而言, 长江流域属于极危物种的就有大花猕猴桃(*A. grandiflora*)、湖北猕猴桃(*A. hubeiensis*)、浙江猕猴桃(*A. zhejiangensis*)、星毛猕猴桃(*A. stellato-pilosa*)等, 它们的分布区域小于100 km², 严重分割或只有极少地点(不超过10个)有分布, 持续衰退; 濒危物种包括城口猕猴桃(*A. chengkouensis*)、倒卵叶猕猴桃(*A. obovata*)、榆叶猕猴桃(*A. ulmifolia*)、红毛猕猴桃(*A. rufotricha*)等, 大多种群个体数小于250, 在较短时间可能极度濒临绝灭甚至绝灭; 易危物种包括糙毛猕猴桃(*A. fulvica* var. *hirsuta*)、粉叶猕猴桃(*A. glauco-callosa*)、长叶猕猴桃、滑叶猕猴桃(*A. laevis*)、小叶猕猴桃、长绒猕猴桃(*A. latifolia* var. *mollis*)、贡山猕猴桃(*A. pilosula*)、清风藤猕猴桃(*A. sabiifolia*)、花楸猕猴桃(*A. sorbifolia*)、安息香猕猴桃(*A. styracifolia*)、毛蕊猕猴桃(*A. trichogyna*)、伞花猕猴桃(*A. umbeloides*)、葡萄叶猕猴桃(*A. vitifolia*)等众多类群, 它们的种群成熟个体数不超过1,000, 各种群面积小于20 km²或不超过5个种群, 估计10年或三代内种群降低比例会超过30%。

在遗传资源研究方面, 不同学者从不同方面对猕猴桃属植物进行了广泛的研究, 如: 一般形态学和营养成分(崔致学, 1993)、染色体数目及倍性(如熊治庭和黄仁煌, 1988; McNeilage & Considine, 1989; Ferguson et al, 1997; Yan et al, 1997)、性别遗传(Fraser et al, 1997, 2009; Harvey et al, 1997; Scaglione et al, 2015)、种间杂交(安和祥等, 1995; 李瑞高等, 2000; 王圣梅等, 2000)等; 各种分子标记方法用于物种界限和分类方面的研究。以往的研究开展了同工酶(Huang et al, 1996; Testolin & Ferguson, 1997)、RAPD(Chat & Dumoulin, 1997; Huang et al,

2002)、AFLP(Li ZZ et al, 2007)、RFLP(Cipriani et al, 1998)、SSR(Korkovelos et al, 2008)等不同的DNA分子标记和基因序列分析(Li et al, 2002; Chat et al, 2004; Li ZZ et al, 2007)等方面的研究, 对猕猴桃属下分类单位的划分及某些种的界定、系统发育等方面提出了不同的意见。作为重要的遗传资源, 二倍体中华猕猴桃栽培品种“红阳”的基因组测序(Huang et al, 2013), 为研究同倍体重组、种间渐渗杂交提供参考基因组数据, 可以用大量的单拷贝基因的连锁关系研究种间杂交带的物种形成的遗传基础。猕猴桃属植物的基因组学数据(Huang et al, 2013; Liu et al, 2017), 连同先前的表达序列标签库(EST)数据(Fraser et al, 2004, 2009; Crowhurst et al, 2008)和正在进行的大量转录组数据, 为猕猴桃属植物的种群遗传、自然杂交与物种形成、分子辅助育种等研究提供了基础的基因组学参考。虽然猕猴桃植物的研究已在基因组测序、探讨种间关系的分子系统发育、种群遗传结构等方面取得长足进步, 但基于最新研究成果的基本资源评价还相当匮乏, 对猕猴桃野生资源的保护与可持续利用亟待加强。

3.2 长江流域内外野生猕猴桃资源现状与保护策略

长江流域的猕猴桃资源丰富, 蓄藏量大, 有潜在的遗传价值。但近年的野外调查显示, 整个猕猴桃属植物野生种群, 无论是长江流域内部山地还是外部山地的现状都不容乐观, 很多物种处于濒危状态。事实上有些物种发表后, 除了标本, 就几乎再没有采到活体材料。由于有些物种来源于杂交与渐渗, 原生境的破坏导致难以保存和重新获得, 已有的种群也由于经济开发和经济作物的扩种而不断缩小。按照以往的标本记录, 很多物种在原产地都无法采集到, 一些重要的遗传资源甚至未来得及研究就已消亡。野生猕猴桃常分布于森林边缘或沟谷两岸, 但由于经济发展, 很多地区交通道路改善, 原来人迹罕至的山区的树木遭到更多的人为因素破坏, 而使得大量原先记录的猕猴桃产地已难觅踪影。我们在湖南南部野外调研时, 曾遇到整座山的树木全被拔掉种植经济植物厚朴(*Magnolia officinalis*)的情况; 能够种植栽培猕猴桃的地区, 野生猕猴桃均不同程度地面临种群缩小和破坏的问题。野生猕猴桃种群数量和很多种群内个体数量均大幅度削减。如今经济发展与脱贫的现实需求, 给野生猕猴桃植物的生存带来无形的压力, 然而对这类极

小种群植物遗传资源的抢救性保护还没有得到足够的重视。一些原有种质资源的保存园,因缺少专项经费支持,导致多年积累的极难获得的、不易重现的遗传资源丧失,甚为可惜。很多有潜力的基础种间杂交育种实践得不到规模化开展。

1987年国家环境保护局和中国科学院植物研究所编著的《中国珍稀濒危保护植物名录》(第一册)收录了388种植物,其中并没有猕猴桃属植物;与此相对应的《中国植物红皮书》(傅立国,1991)也没有收录。同样,在国家重点保护野生植物名录(第一批)中也未收录猕猴桃属植物,直到第二批名录公布,才把几乎全部的猕猴桃属植物都列为二级保护植物。汪松和解焱(2004)主编的《中国物种红色名录》中的植物部分,收录了这些物种,并给出其IUCN濒危等级;由环境保护部和中国科学院(2013)联合编制的《中国生物多样性红色名录(高等植物卷)》(http://www.mep.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm),基本沿袭上述处理,但名称采用了*Flora of China*所确定的物种范围。在该名录中,受威胁物种被划分为极危(CR)、濒危(EN)和易危(VU)等类别,猕猴桃属56种中有41种受到威胁(长江流域有不少于20种,详见表1),仅有9种属于无危(LC),其余的近危(NT)物种正遭受着不同因素的威胁。虽然这些近危物种所受威胁的程度还未达到极危、濒危和易危三个等级的标准,但如果它们继续遭受外界的负面影响,在不久的将来极有可能成为受威胁物种。因此在进行该属植物的保护策略的制定时也应予以高度关注。最近发表的《中国被子植物濒危等级评估》结果显示,受威胁的被子植物中,猕猴桃科植物受威胁的种的比例高达63.2%,其受威胁程度仅次于排名第一的木兰科(覃海宁等,2017)。在这种受威胁程度如此高的情况下,猕猴桃属植物野生资源的保护行动已迫在眉睫,亟待全方位的实施。

鉴于目前猕猴桃属植物的生存现状和研究基础,在制订合理的保护策略时应注意以下几个方面:

(1)建立长效的保护机制。重要遗传资源是可持续发展的物质基础,建立长效的保护机制的目标是协调经济发展与资源合理利用,避免短视效应。由于公众甚至地方保护部门缺乏保护意识,应加大科学普及宣传,提高对猕猴桃属植物及其他遗传资源保护的整体认识,防止再次出现如野生大豆那样资

源大量流失到国外,高产基因标记国际专利反向侵害我国农作物生产经济利益,给国家造成战略安全隐患。特别要避免因保护不力而造成的小种群遗传资源流失。保护机制的确立应为加强遗传资源原产地的本底调查、加大基础科研投入、加快重要技术研发和相应知识产权保护提供保障。

(2)加强遗传资源的基础科研调查和系统评价。建立健全的DNA barcoding数据库,便于新鲜样品(特别是种间杂交样品)的快速物种鉴定。开展猕猴桃属分类学疑难类群物种复合体研究,调查隐存种的存在与系统发育分布式样,澄清近缘类群的物种关系。采用系统发育基因组学与种群遗传学方法,对栽培猕猴桃所在的关键类群——中华-美味猕猴桃物种复合体开展谱系地理研究,揭示其起源、扩散和现代分布格局的历史成因。针对猕猴桃属植物种间杂交频繁的特点,全面调研该属植物全基因组复制(whole genome duplication, WGD)和古多倍化的关系,对不同类型的杂交带进行来自染色体倍性、适合度性状和分子遗传的本底调查。基于杂交带种群的亲本基因型分型分析,明确其杂交来源和是否脱离F1代,是否涉及罕见物种与广布物种的杂交,从而加强杂交物种形成机制和进化过程的基础研究。

加强重要物种复合体和极小种群的本底调查和保护遗传学的抢救性挖掘研究(马永鹏和孙卫邦,2015;孙卫邦和韩春艳,2015)。通过定点观察和动态监测和实验分析,确定珍稀濒危物种种群和生境的变化规律,保护其原生境的安全、实施就地保护与人工管护下的近地保护,待条件成熟后开展回归自然与种群重建,以切实保护猕猴桃属植物中的特殊遗传资源。

(3)健全种质资源保存规范、促进可持续利用。目前猕猴桃属的引种栽培,很多还是延续先前的栽培技术,未考虑该属植物容易发生杂交与渐渗的特点,未来的引种栽培在加强该属植物物种种群材料的广泛收集基础上,还要健全种质资源的保存规范,对于活体植物的保存,特别要注意种植规范,避免受到近缘类群的基因“污染”(Huang & Liu, 2014)。要加强基础种间杂交育种工作,关注其他资源植物相关研究的最新进展,结合基因组学和表型组学研究,定向寻找优质、高产性状连锁基因区,用于加快筛选、培育猕猴桃新品种进程的可持续利用实践之中。

参考文献

- An HX, Cai DR, Mu XJ, Zheng B, Shen QG (1995) New germplasm of interspecific hybridization in *Actinidia*. *Acta Horticulturae Sinica*, 22, 133–137. (in Chinese with English abstract) [安和祥, 蔡达荣, 母锡金, 郑波, 沈全光 (1995) 猕猴桃种间杂交的新种质. *园艺学报*, 22, 133–137.]
- Angiosperm Phylogeny Group (1998) An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85, 531–553.
- Chat J, Chalak L, Petit JR (1999) Strict paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in intraspecific crosses of kiwifruit. *Theoretical and Applied Genetics*, 99, 314–322.
- Chat J, Dumoulin PY (1997) Flow cytometry and RAPD markers applied to parentage analysis within *Actinidia* genus. *Acta Horticulturae*, 444, 109–111.
- Chat J, Jauregui B, Petit RJ, Nadot S (2004) Reticulate evolution in kiwifruit (*Actinidia*, Actinidiaceae) identified by comparing their maternal and paternal phylogenies. *American Journal of Botany*, 91, 736–747.
- Cipriani G, Testolin R, Morgante M (1995) Paternal inheritance of plastids in interspecific hybrids of the genus *Actinidia* revealed by PCR-amplification of chloroplast DNA fragments. *Molecular and General Genetics*, 247, 693–697.
- Cipriani G, Testolin R, Gardner R (1998) Restriction-site variation of PCR-amplified chloroplast DNA regions and its implication for the evolution and taxonomy of *Actinidia*. *Theoretical and Applied Genetics*, 96, 389–396.
- Crowhurst RN, Gleave AP, MacRae EA, Ampomah-Dwamena C, Atkinson RG, Beuning LL, Bulley SM, Chagne D, Marsh KB, Matich AJ, Montefiori M, Newcomb RD, Schaffer RJ, Usadel B, Allan AC, Boldingh HL, Bowen JH, Davy MW, Eckloff R, Ferguson AR, Fraser LG, Gera E, Hellens RP, Janssen BJ, Klages K, Lo KR, MacDiarmid RM, Nain B, McNeilage MA, Rassam M, Richardson AC, Rikkerink EH, Ross GS, Schröder R, Snowden KC, Souleyre EJ, Templeton MD, Walton EF, Wang D, Wang MY, Wang YY, Wood M, Wu R, Yauk YK, Laing WA (2008) Analysis of expressed sequence tags from *Actinidia*: Applications of a cross species EST database for gene discovery in the areas of flavor, health, color and ripening. *BMC Genomics*, 9, 351.
- Cui ZX (1993) *Actinidia* in China. Shandong Science & Technology Press, Ji'nan. (in Chinese) [崔致学 (1993) 中国猕猴桃. 山东科学技术出版社, 济南.]
- Cui ZX, Huang HW, Xiao XG (2002) *Actinidia* in China. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing.
- Dunn ST (1911) A revision of the genus *Actinidia* Lindl. *Journal of Linnean Society of London, Botany*, 39, 391–410.
- Ferguson AR (2004) 1904—The year that kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) came to New Zealand. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 32, 3–27.
- Ferguson AR, O'Brien IEW, Yan GJ (1997) Ploidy in *Actinidia*. *Acta Horticulturae*, 444, 67–71.
- Fraser LG, Harvey CF, Gill GP (1997) Molecular investigations into dioecy in *Actinidia chinensis*. *Acta Horticulturae*, 444, 79–83.
- Fraser LG, Harvey CF, Crowhurst RN, de Silva HN (2004) EST-derived microsatellites from *Actinidia* species and their potential for mapping. *Theoretical and Applied Genetics*, 108, 1010–1016.
- Fraser LG, Tsang GK, Datson PM, De Silva HN, Harvey CF, Gill GP, Crowhurst RN, McNeilage MA (2009) A gene-rich linkage map in the dioecious species *Actinidia chinensis* (kiwifruit) reveals putative X/Y sex-determining chromosomes. *BMC Genomics*, 10, 102.
- Fu LK (1991) China Plant Red Data Book: Rare and Endangered Plants. Science Press, Beijing. (in Chinese) [傅立国 (1991) 中国植物红皮书: 稀有濒危植物. 科学出版社, 北京.]
- Gilg E (1893) Dilleniaceae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (eds Engler A, Prantl K), pp. 100–128. Verlag Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Harvey CF, Fraser LG, Gill GP (1997) Sex determination in *Actinidia*. 1. Sex-linked markers and progeny sex ratio in diploid *A. chinensis*. *Sex Plant Report*, 10, 149–154.
- He ZC, Zhong Y, Liu HT, Tang XH, Ye L, Huang DS, Xu LM (2000) Quantitative taxonomic analyses of *Actinidia* (Actinidiaceae) in China based on micromorphological characters of foliar trichomes. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 38, 121–136. (in Chinese with English abstract) [何子灿, 钟扬, 刘洪涛, 唐先华, 叶力, 黄德世, 徐立铭 (2000) 中国猕猴桃属植物叶表皮毛微形态特征及数量分类分析. *植物分类学报*, 38, 121–136.]
- Huang HW (2009) History of 100 years of domestication and improvement of kiwifruit and gene discovery from genetic introgressed populations in the wild. *Chinese Bulletin of Botany*, 44, 127–142. (in Chinese with English abstract) [黄宏文 (2009) 猕猴桃驯化改良百年启示及天然居群遗传渐渗的基因发掘. *植物学报*, 44, 127–142.]
- Huang HW, Dane F, Wang ZR, Jiang ZW, Huang RH, Wang SM (1996) Isozyme inheritance and variation in *Actinidia*. *Heredity*, 78, 328–336.
- Huang HW, Gong JJ, Wang SM, He ZC, Zhang ZH, Li JQ, Jiang ZW (2000) Genetic diversity in genus *Actinidia*. In: *Advances in Actinidia Research* (ed. Huang HW), pp. 65–79. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [黄宏文, 龚俊杰, 王圣梅, 何子灿, 张忠惠, 李建强, 姜正旺 (2000) 猕猴桃属植物的遗传多样性. 见: 猕猴桃研究进展 (黄宏文主编), 65–79页. 科学出版社, 北京.]
- Huang HW, Li ZZ, Li JJ, Kubisiak LT, Layne DR (2002) Phylogenetic relationships in *Actinidia* as revealed by RAPD analysis. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 127, 759–766.

- Huang HW, Liu YF (2014) Natural hybridization, introgression breeding, and cultivar improvement in the genus *Actinidia*. *Tree Genetics & Genomes*, 10, 1113–1122.
- Huang SX, Ding J, Deng DJ, Tang W, Sun HH, Liu DY, Zhang L, Niu XL, Zhang X, Meng M, Yu JD, Liu J, Han Y, Shi W, Zhang DF, Cao SQ, Wei ZJ, Cui YL, Xia YH, Zeng HP, Bao K, Lin L, Min Y, Zhang H, Miao M, Tang XF, Zhu YY, Sui Y, Li GW, Sun HJ, Yue JY, Sun JQ, Liu FF, Zhou LQ, Lei L, Zheng XQ, Liu M, Huang L, Song J, Xu CH, Li JW, Ye KY, Zhong SL, Lu BR, He GH, Xiao FM, Wang HL, Zheng HK, Fei ZJ, Liu YS (2013) Draft genome of the kiwifruit *Actinidia chinensis*. *Nature Communications*, 4, 2640.
- Jiang HZ (1995) Two new species of *Actinidia* from Yunnan. *Journal of Southwest Agriculture University*, 17, 93–96. (in Chinese with English abstract) [蒋华曾 (1995) 云南猕猴桃两新种. *西南农业大学学报*, 17, 93–96.]
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF, Donoghue MJ (2002) *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*, 2nd edn. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA.
- Korkovelos AE, Mavromatis AG, Huang WG, Hagidimitriou M, Giakoundis A, Goulas CK (2008) Effectiveness of SSR molecular markers in evaluating the phylogenetic relationships among eight *Actinidia* species. *Scientia Horticulturae*, 116, 305–310.
- Li HL (1952) A taxonomic review of the genus *Actinidia*. *Journal of Arnold Arboretum*, 33, 1–61.
- Li HL (1976) Actinidiaceae. In: *Flora of Taiwan* (ed. Huang TC), Vol. 2, pp. 585–591. Tah Jinn Printing Company, Ltd., Taipei.
- Li JQ, Cai Q, Huang HW (2000) On the phylogeny of the genus *Actinidia* Lindley. In: *Advances in Actinidia Research* (ed. Huang HW), pp. 80–86. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [李建强, 蔡清, 黄宏文 (2000) 猕猴桃属的系统发育. 见: 猕猴桃研究进展 (黄宏文主编), 80–86页. 科学出版社, 北京.]
- Li JQ, Huang HW, Sang T (2002) Molecular phylogeny and infrageneric classification of *Actinidia* (Actinidiaceae). *Systematic Botany*, 27, 408–415.
- Li JQ, Li XW, Soejarto DD (2007) Actinidiaceae. In: *Flora of China*, Vol. 12 (Hippocastanaceae through Theaceae) (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 334–360. Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Li XW, Li JQ, Soejarto DD (2006) New combinations in Actinidiaceae from China. *Novon*, 16, 362–363.
- Li XW, Li JQ, Soejarto DD (2007) New synonyms in Actinidiaceae from China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 45, 633–660.
- Li RG, Li JW, Wang XG, Mo L, Liang MY (2003) Nine new species of *Actinidia* Lindl. *Guihaia*, 23, 193–202. (in Chinese with English abstract) [李瑞高, 李洁维, 王新桂, 莫凌, 梁木源 (2003) 猕猴桃属植物九个新种. *广西植物*, 23, 193–202.]
- Li RG, Li JW, Wang XG, Mo L, Liang MY (2002) Three new varieties of *Actinidia* Lindl. from Guangxi. *Guihaia*, 22, 385–387. (in Chinese with English abstract) [李瑞高, 李洁维, 王新桂, 莫凌, 梁木源 (2002) 广西猕猴桃三个新变种. *广西植物*, 22, 385–387.]
- Li RG, Liang MY, Li JW (2000) The collection and conservation of germplasm of genus *Actinidia*. In: *Advances in Actinidia Research* (ed. Huang HW), pp. 87–89. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [李瑞高, 梁木源, 李洁维 (2000) 猕猴桃属植物种质收集保护. 见: 猕猴桃研究进展 (黄宏文主编), 87–89页. 科学出版社, 北京.]
- Li ZZ, Kang M, Huang HW, Testolin R, Jiang ZW, Li JQ, Wang Y, Cipriani G (2007) Phylogenetic relationships in *Actinidia* as revealed by nuclear DNA genetic markers and cytoplasmic DNA sequence analysis. *Acta Horticulturae*, 753, 45–58.
- Liang CF (1982) New taxa of the genus *Actinidia* Lindl. *Guihaia*, 2, 1–6. (in Chinese with English abstract) [梁畴芬 (1982) 猕猴桃属新的分类群. *广西植物*, 2, 1–6.]
- Liang CF (1984) Actinidiaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 49(2) (ed. Fang KM), pp. 195–269. Science Press, Beijing. (in Chinese) [梁畴芬 (1984) 猕猴桃科. 见: 中国植物志, 49卷第2册 (方克明主编), 195–269页. 科学出版社, 北京.]
- Liang CF, Ferguson AR (1984) Emendation of Latin name of *Actinidia chinensis* Planch. var. *hispida* C. F. Liang. *Guihaia*, 4, 181–182.
- Liang CF (1988) New species *Actinidia guilinensis*. *Guihaia*, 8, 129–131. (in Chinese with English abstract) [梁畴芬 (1988) 新种桂林猕猴桃. *广西植物*, 8, 129–131.]
- Liu Y, Li D, Zhang Q, Song C, Zhong C, Zhang X, Wang Y, Yao X, Wang Z, Zeng S, Wang Y, Guo Y, Wang S, Li X, Li L, Liu C, McCann HC, He W, Niu Y, Chen M, Du L, Gong J, Datson PM, Hilario E, Huang H (2017) Rapid radiations of both kiwifruit hybrid lineages and their parents shed light on a two-layer mode of species diversification. *New Phytologist*, 215, 877–890.
- Liu YL, Li ZZ, Jiang ZW, Liu YF, Huang HW (2008) The genetic structure and hybridization introgression in natural populations of two closely related *Actinidia* species *A. chinensis* and *A. deliciosa* (Actinidiaceae). *Journal of Plant Ecology* (Chinese version), 32, 704–718. (in Chinese with English abstract) [刘亚令, 李作洲, 姜正旺, 刘义飞, 黄宏文 (2008) 中华猕猴桃和美味猕猴桃自然居群遗传结构及其种间杂交渐渗. *植物生态学报*, 32, 704–718.]
- Liu YL, Li ZZ, Zhang PF, Jiang ZW, Huang HW (2006) Spatial genetic structure in natural populations of two closely related *Actinidia* species (Actinidiaceae) as revealed by SSR analysis. *Biodiversity Science*, 14, 421–434. (in Chinese with English abstract) [刘亚令, 李作洲, 张鹏飞, 姜正旺, 黄宏文 (2006) 猕猴桃自然居群SSR遗传变异的空间自相关分析. *生物多样性*, 14, 421–434.]

- Ma YP, Sun WB (2015) Rescuing conservation of plant species with extremely small populations (PSESP): Opportunities and challenges. *Biodiversity Science*, 23, 430–432. (in Chinese) [马永鹏, 孙卫邦 (2015) 极小种群野生植物抢救性保护面临的机遇与挑战. *生物多样性*, 23, 430–432.]
- McNeillage MA, Considine JA (1989) Chromosome studies in some *Actinidia* taxa and implications for breeding. *New Zealand Journal of Botany*, 27, 71–81.
- Qin HN, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Liu B, Lin QW, Xue NX (2017) Evaluating the endangerment status of China's angiosperms through the red list assessment. *Biodiversity Science*, 25, 745–757. (in Chinese with English abstract) [覃海宁, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新 (2017) 中国被子植物濒危等级的评估. *生物多样性*, 25, 745–757.]
- Satake Y, Hara H, Watari S, Tominari T (1989) *Wild Flowers of Japan: Woody Plants*, pp. 135–137. Heibonsha, Tokyo.
- Scaglione D, Fornasiero A, Pinto C, Cattonaro F, Spadotto A, Infante R, Meneses C, Messina R, Lain O, Cipriani G, Testolin R (2015) A RAD-based linkage map of kiwifruit (*Actinidia chinensis* Pl.) as a tool to improve the genome assembly and to scan the genomic region of the gender determinant for the marker-assisted breeding. *Tree Genetics and Genomes*, 11, 115.
- Shi SD, Wang QB, Zhang ZS (1994) New taxa of genus *Actinidia* from Guizhou. *Acta Botanica Yunnanica*, 16, 345–347. (in Chinese with English abstract) [施胜德, 王庆斌, 张宗师 (1994) 贵州猕猴桃属新分类群. *云南植物研究*, 16, 345–347.]
- Sun HM, Huang RH (1994) *Actinidia hubeiensis*—A new species of *Actinidia*. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 12, 321–323. (in Chinese with English abstract) [孙华美, 黄仁煌 (1994) 猕猴桃属一新种——湖北猕猴桃. *武汉植物学研究*, 12, 321–323.]
- Sun WB, Han CY (2015) Researches and conservation for plant species with extremely small populations (PSESP). *Biodiversity Science*, 23, 426–429. (in Chinese) [孙卫邦, 韩春艳 (2015) 论极小种群野生植物的研究及科学保护. *生物多样性*, 23, 426–429.]
- Tang YC, Xiang QY (1989) A reclassification of the genus *Clematoclethra* (Actinidaceae) and further note on the methodology of plant taxonomy. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 27, 81–95. (in Chinese with English abstract) [汤彦承, 向秋云 (1989) 重订藤山柳属的分类——续谈植物分类学工作方法. *植物分类学报*, 27, 81–95.]
- Testolin R, Cipriani G (1997) Paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in intraspecific crosses of kiwifruit. *Theoretical and Applied Genetics*, 94, 897–903.
- Testolin R, Ferguson AR (1997) Isozyme polymorphism in the genus *Actinidia* and the origin of the kiwifruit genome. *Systematic Botany*, 22, 685–700.
- Wang S, Xie Y (2004) *China Species Red List, Vol. 1*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [汪松, 解焱 (2004) 中国物种红色名录第一卷. 高等教育出版社, 北京.]
- Wang SM, Huang HW, Zhang ZH, Jiang ZW, Zhang SR, Huang HQ (2000) Studies on *Actinidia* breeding by species hybridization between *A. chinensis* and *A. eriantha* and their hybrids' progenies. In: *Advances in Actinidia Research* (ed. Huang HW), pp. 123–127. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [王圣梅, 黄宏文, 张忠惠, 姜正旺, 张素茹, 黄汉全 (2000) “中华”与“毛花”猕猴桃的种间杂交及其杂种后代的研究. 见: 猕猴桃研究进展 (黄宏文主编), 123–127页. 科学出版社, 北京.]
- Wang YG (2003) *Molecular Phylogeny and Biogeography of Symplocos* (Symplocaceae) and *Actinidia* (Actinidiaceae). PhD dissertation, Zhongshan (Sun Yat-sen) University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [王玉国 (2003) 山矾科和猕猴桃科的分子系统发育与生物地理学研究. 博士学位论文, 中山大学, 广州.]
- Wang YG (2017) Natural hybridization and speciation. *Biodiversity Science*, 25, 565–576. (in Chinese with English abstract) [王玉国 (2017) 自然杂交与物种形成. *生物多样性*, 25, 565–576.]
- Xiong ZT, Huang RH (1988) Chromosome numbers of 10 species and 3 varieties in *Actinidia* Lindl. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 26, 245–247. (in Chinese with English abstract) [熊治庭, 黄仁煌 (1988) 猕猴桃属十种三变种的染色体数目. *植物分类学报*, 26, 245–247.]
- Yan GJ, Yao J, Ferguson AR, McNeillage MA, Seal AG, Murray BG (1997) New reports of chromosome numbers in *Actinidia* (Actinidiaceae). *New Zealand Journal of Botany*, 35, 181–186.

(责任编辑: 郭亚龙 责任编辑: 闫文杰)



•综述•

油茶栽培历史与长江流域油茶遗传资源

秦声远¹ 戎俊^{1,2*} 张文驹³ 陈家宽^{1,2,3}

1 (南昌大学生命科学研究院流域生态研究所, 南昌大学生命科学学院, 南昌 330031)

2 (南昌大学鄱阳湖环境与资源利用教育部重点实验室, 南昌 330031)

3 (复旦大学生物多样性和生态工程教育部重点实验室, 上海 200438)

摘要: 普通油茶(*Camellia oleifera*)是我国第一大木本油料作物。普通油茶作为油料作物的栽培历史, 现存确切记载不到1,000年, 长江流域可能是最早栽培油茶的地带之一。普通油茶的野生近缘种是油茶育种宝贵的遗传资源。普通油茶属于山茶科山茶属(*Camellia*)油茶组(Sect. *Oleifera*), 其野生近缘种应包括山茶属油茶组和短柱茶组(Sect. *Paracamellia*)的物种, 但油茶组和短柱茶组的划分仍有争议, 物种间的系统发育关系仍不清楚。油茶组和短柱茶组是山茶属中多倍体出现频率最高的类群, 而且存在突出的种内多倍性现象, 人工选择和种间杂交可能在其中起到促进作用。长江流域是普通油茶的主产区, 也是最主要的野生普通油茶分布区, 拥有丰富的野生普通油茶遗传资源。本研究统计了山茶属油茶组和短柱茶组物种的分布地, 并与野生普通油茶的潜在分布区进行了比较。分析结果显示, 长江流域与珠江流域的分水岭——南岭、苗岭及附近地区是油茶组和短柱茶组物种多样性最高的地区, 同时也是野生普通油茶潜在的高适生区, 可能是普通油茶及其野生近缘种潜在的种间杂交带。物种多样性从南向北呈下降趋势, 可能反映了从南向北的扩散方向。普通油茶及其野生近缘种间的潜在杂交带可能蕴含着丰富的遗传多样性, 为选择育种提供了天然的育种场, 应对这些地区优先开展研究和保护, 挖掘与利用有重要经济价值的遗传资源。

关键词: 油茶; 栽培历史; 遗传多样性; 遗传资源; 地理分布; 长江流域

Cultivation history of *Camellia oleifera* and genetic resources in the Yangtze River Basin

Shengyuan Qin¹, Jun Rong^{1,2*}, Wenju Zhang³, Jiakuan Chen^{1,2,3}

1 Center for Watershed Ecology, Institute of Life Science, Nanchang University and School of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031

2 Key Laboratory of Poyang Lake Environment and Resource Utilization, Ministry of Education, Nanchang University, Nanchang 330031

3 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Fudan University, Shanghai 200438

Abstract: *Camellia oleifera* is the dominant woody oil crop in China. According to current records, the cultivation history of *C. oleifera* as an oil crop may be less than 1,000 years, and the Yangtze River Basin may be one of the earliest cultivation areas. Wild relatives of *C. oleifera* are valuable genetic resources for breeding. *Camellia oleifera* belongs to Sect. *Oleifera* of the genus *Camellia* in the family Theaceae. Wild relatives of *C. oleifera* may include species in Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia*. However, the division of Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia* is still under debate, and the phylogenetic relationships among species remain unresolved. Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia* have the highest frequency of polyploids in the genus *Camellia*, and the same species may have various ploidies, which may be promoted by artificial selection and interspecies hybridization. The Yangtze River Basin is the main production area of *C. oleifera*, and the main distribution area of wild *C. oleifera*, thus containing rich genetic resources of wild *C. oleifera*. This study analyzed the distribution of species in Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia* of the genus *Camellia* and

收稿日期: 2017-09-20; 接受日期: 2017-12-20

基金项目: 国家自然科学基金(31460072)和江西省“赣鄱英才 555 工程”创新创业人才引进计划

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: rong_jun@hotmail.com

compared the results with the potential distribution areas of wild *C. oleifera*. Results show that drainage divides between the Yangtze River Basin and Pearl River Basin (Nanling Mountain, Miaoling Mountain, and adjacent regions) have the highest diversity of species in Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia*. Meanwhile, these regions are also potential highly suitable growing regions for wild *C. oleifera*, where there may be potential interspecies hybrid zones between *C. oleifera* and its wild relative species. Species diversity decreases from the south to the north, likely representing the dispersal direction from south to north. The potential interspecies hybrid zones between *C. oleifera* and its wild relative species may contain rich genetic diversity and provide natural breeding stations for selective breeding. These regions should be priority areas for research and conservation in order to explore and utilize genetic resources with important economic values.

Key words: *Camellia oleifera*; cultivation history; genetic diversity; genetic resource; geographic distribution; Yangtze River Basin

油茶(*Camellia* spp.)泛指山茶属(*Camellia*)中种子含油率较高,具有生产价值的油用物种(陈永忠, 2008)。茶油富含油酸和亚油酸为主的不饱和脂肪酸,其营养价值可以和橄榄油媲美,是一种优质健康的食用植物油(国家林业局国有林场和林木种苗工作总站, 2016)。在我国具有一定栽培面积和栽培历史的油茶物种主要有:普通油茶(*C. oleifera*)、小果油茶(*C. oleifera* var. *monosperma*)、越南油茶(*C. vietnamensis*)、攸县油茶(*C. yuhsienensis*)等(国家林业局国有林场和林木种苗工作总站, 2016)。其中,普通油茶是分布最广、栽培历史最长的油茶物种,广泛分布于我国长江流域及其以南各省、自治区和直辖市,栽培面积和总产油量均占我国木本油料作物首位(国家林业局国有林场和林木种苗工作总站, 2016)。其他油茶物种的栽培面积和产油量有限,只在局部地区有生产应用,因此本文论述的重点是普通油茶及其近缘种。

1 油茶栽培历史

油茶文献一般认为采油茶果榨油食用已有2,300多年的历史(庄瑞林, 2008),因为清代张宗法在《三农纪》中认为《山海经》已经记载油茶果可以榨油食用(邹介正等, 1989)。杨抑先生经仔细考据后认为,不仅《山海经》中没有明确记载油茶果可以榨油食用,自秦汉至宋元间有名的农书都没有相关记载,明代的农书才开始有相关记载,取油茶果榨油可能始于元代后期(约1310–1360年间),而油茶作为油料作物栽培则始于明代后期,发展于清代中后期(杨抑, 1992)。因此,油茶作为油料作物的栽培历史,现存确切记载不到1,000年。

明初俞宗本的《种树书》最先记载了对野生油茶的利用,包括人工移栽野生油茶(“移山茶”)和采

摘野生油茶果(“收茶子”)。首次较全面反映油茶生产应用的是明末徐光启的《农政全书》(杨抑, 1992)。据《农政全书》记载(石声汉, 1979):“植木生闽广江右山谷间,橡栗之属也。其树易成,材亦坚韧。若修治令劲挺者,中为杠。实如橡斗,斗无刺为异耳。斗中函子,或一或二或三四,甚似栗而壳甚薄。壳中仁皮色如榧,瓤肉亦如栗,味甚苦,而多膏油。江右闽广人,多用此油。燃灯甚明,胜于诸油,亦可食”。其中“植”指油茶,从果实中种子数1–4的描述,推断可能主要包括普通油茶和小果油茶。当时油茶在江西、福建、广东和广西应有广泛分布,当地人用种仁榨油,可作灯油也可食用。此外,茶油还有药用价值,“能疗一切疮疥,涂数次即愈。其性寒,能退湿热”;茶油还可用于印染和涂发;榨油后的茶麸可以用来烧火(石声汉, 1979)。《农政全书》中已经记载油茶种子的保存和种植方法(石声汉, 1979):“秋间收子时,简取大者,掘地作一小窖,勿令及泉,用沙土和子置窖中。至次年春分取出畦种。秋分后分栽。三年结实”。其中油茶种子的沙藏法到今天仍广泛应用。《农政全书》还描述了采油茶果榨油的方法(石声汉, 1979):“每岁于寒露前三日,收取楂子,则多油,迟则油干……碾细,蒸熟榨油如常法”。在《农政全书》之后,明末宋应星在《天工开物》中对当时可供榨油食用的植物种子进行了排名,上品是芝麻、萝卜子、黄豆和白菜子,其次是苏麻和油菜子,然后是油茶子,再次是苋菜子,下品是大麻仁,并特别指出茶油“味似猪脂,甚美”(潘吉星, 2008)。榨油后的茶麸可以引火及毒鱼(潘吉星, 2008)。

明代自然灾害频繁,对食用植物资源的挖掘与利用非常重视。明太祖朱元璋的第五子朱橚就组织编写了《救荒本草》,详细记录了明代中原地区可

食用野生植物的食用部位、加工方法和食用方法(王锦秀和汤彦承, 2015)。明代对植物资源的认识与利用达到了新高度, 李时珍的《本草纲目》巨著就是在这一历史背景下编写的。明代对野生植物资源的调查可能促进了野生油茶的认识与利用。但是, 油茶籽富含茶皂素, 直接食用极其苦涩且有剧毒性, 因此最初茶油多用作灯油和药物等, 需要合适的加工技术去除大量的茶皂素才可食用。明代后期生产技术的进步, 包括铁制农具的发展、农作物栽培以及农产品加工技术的逐步完善(明末的《天工开物》有较详细的记载), 为开垦荒山种植油茶以及榨取茶油提供了有利的技术条件, 从而促进了油茶作为油料作物的栽培与利用(杨抑, 1992; 潘吉星, 2008)。长江流域和珠江流域等地区可能是最早栽培油茶的地带。

到了清初, 随着油茶生产的发展, 在一些油茶产区(如江西宜春)开始出现了茶油贸易(杨抑, 1992)。据清代《三农纪》(出版于1760年)记载茶油“百越产者味甘, 可入蔬; 荆楚产者味苦, 可燃灯, 润发”(邹介正等, 1989), 推测当时茶油作为食用油生产主要还是在江西、浙江、福建、广东和广西等地的丘陵山区, 湖北和湖南等地的茶油由于“味苦”主要用于灯油和润发(也可能源于不同油茶物种)。根据地方志, 清代中后期南方丘陵山区才开始大面积种植油茶(杨抑, 1992)。

新中国成立以后, 为了增加油料作物生产和食用油供应, 中央人民政府政务院于1954年发出了《关于发动农民增加油料作物生产》的指示, 特别提出在广大的山区可以因地制宜发展木本油料作物, 大量种植核桃、油茶等。随后, 油茶生产得到了快速发展, 主要是对大面积荒芜的油茶林进行了垦复, 提高其产量(国家林业局国有林场和林木种苗工作总站, 2016)。1952年全国茶油产量为5万吨, 到1956年达8万吨, 比建国初增加了一倍(国家林业局, 2009)。当时的油茶生产还是以传统的实生苗为主, 栽培管理方式粗放(人种天养), 平均亩产茶油仅2.5 kg (国家林业局, 2009)。我国从20世纪50年代开始进行油茶遗传资源的大范围调查工作, 系统研究与良种选育工作始于60年代。但是, 油茶良种选育一直没有取得突破性进展, 且良种的生产推广和应用缓慢(国家林业局, 2009)。据《全国油茶产业发展规划(2009–2020年)》统计数据显示, 我国2009年

有油茶林面积约4,500万亩, 以普通油茶为主, 主要分布在长江流域及其以南的14个省、自治区和直辖市, 年产茶油约26万吨, 平均亩产茶油仅5.8 kg左右。长江流域是最主要的油茶产区, 其油茶面积约占全国总面积的70%。江西、湖南和广西是最主要的油茶生产省份, 其油茶面积约占全国总面积的76%。

长期以来, 国内食用油生产注重产量的增加, 油茶生产因为亩产低且不稳定、成本高, 经营上无利可图, 一度出现面积缩减、产量停滞的趋势(闵天禄, 2000)。过去10年, 随着人民生活水平的提高, 我国的食用植物油年消费量增加超过50%, 对不饱和脂肪酸含量较高的优质健康食用植物油的需求明显增长(USDA-FAS, 2017)。茶油作为营养价值高的优质食用植物油的市场需求逐步增加。目前, 我国是世界上最大的植物油消费国, 年消费量超过3,000万吨, 但是其中约7成依赖进口(USDA-FAS, 2017)。为了提高食用植物油特别是优质健康植物油的自给率, 2009年国家发展改革委、财政部和国家林业局联合印发《全国油茶产业发展规划(2009–2020年)》, 提出要大力发展油茶产业, 力争到2020年使油茶种植面积达到7,000万亩, 年产茶油250万吨。2015年国务院办公厅发布了《关于加快木本油料产业发展的意见》, 进一步强调要加快油茶等木本油料产业发展, 大力增加健康优质食用植物油供给, 切实维护国家粮油安全。大力发展油茶等木本油料产业, 还可以充分利用我国的山地丘陵土地资源, 有助于贫困山区的农民脱贫致富, 具有重要的战略意义。

目前, 我国的油茶林主要为自然林或传统农家品种人工林, 单位面积产油量较低(王瑞和陈永忠, 2015)。据最新统计数据显示(2017年11月3日《经济日报》), 2016年全国油茶的种植面积已经突破6,400万亩, 但年产茶油只有50余万吨, 平均亩产茶油不到10 kg, 距离年产茶油250万吨的目标仍有较大差距。栽培的油茶良种多为20世纪70年代从各地的自然林中通过优树选择培育的优良无性系或家系, 高产高抗新品种少, 广适性品种少, 在选育的局部区域表现良好但引种至其他区域则表现不良, 还不能满足不同区域油茶生产的需求, 因此不断选育和推广优良新品种是加快油茶产业发展的核心(王瑞和陈永忠, 2015)。油茶的野生近缘种是油茶育种宝贵

的遗传资源,了解栽培油茶与其野生近缘种的系统发育关系、野生近缘种地理分布和遗传多样性,研究重要农艺性状的变异及其分子基础,有助于挖掘与利用有价值的遗传资源,促进优良油茶品种的选育。

2 普通油茶野生近缘种系统发育及染色体倍性

普通油茶的野生近缘种可能包括山茶属油茶组(Sect. *Oleifera*)和短柱茶组(Sect. *Paracamellia*)的多个物种,但目前这两个组的划分尚存在较大争议。基于形态学特征的差异,张宏达先生从Sealy建立的短柱茶组中分离出油茶组,包括了普通油茶等

重要油茶物种(表1)(张宏达和任善湘,1998)。闵天禄先生则认为油茶组与短柱茶组的基本形态学特征一致,统一归并为油茶组(Sect. *Paracamellia*),去除了褐枝短柱茶(*C. phaeoclada*) (移入山茶组Sect. *Camellia*)、大姚短柱茶(*C. tenii*) (移入离蕊茶组Sect. *Heterogenea*)和樱花短柱茶(*C. maliflora*) (认为是园艺杂交种)(表1)(闵天禄,2000)。林秀艳等(2008)基于叶解剖特征的分析结果支持张宏达先生关于油茶组和短柱茶组的划分,同时也支持闵天禄先生去除大姚短柱茶,把狭叶油茶(*C. lanceoleosa*)作为窄叶短柱茶(*C. fluviatilis*)变种,合并短柱茶(*C.*

表1 山茶属油茶组与短柱茶组物种(张宏达和任善湘,1998; Ming & Bartholomew, 2007)

Table 1 Species in Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia* of Genus *Camellia* (Chang & Ren, 1998; Ming & Bartholomew, 2007)

张宏达系统 Taxonomy of Chang	闵天禄系统 Taxonomy of Ming
油茶组 Sect. <i>Oleifera</i>	油茶组 Sect. <i>Paracamellia</i>
高州油茶 <i>C. gauchowensis</i>	长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i>
狭叶油茶 <i>C. lanceoleosa</i>	——攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i>
茶梅 <i>C. sasanqua</i>	——芳香短柱茶 <i>C. odorata</i>
越南油茶 <i>C. vietnamensis</i>	小叶短柱茶 <i>C. grijsii</i> var. <i>shensiensis</i>
油茶(普通油茶) <i>C. oleifera</i>	——陕西短柱茶 <i>C. shensiensis</i>
单籽油茶 <i>C. oleifera</i> var. <i>monosperma</i>	窄叶油茶 <i>C. fluviatilis</i>
——小果油茶 <i>C. meiocarpa</i>	大花窄叶油茶 <i>C. fluviatilis</i> var. <i>megalantha</i>
	——大花短柱茶 <i>C. kissi</i> var. <i>megalantha</i>
	——狭叶油茶 <i>C. lanceoleosa</i>
短柱茶组 Sect. <i>Paracamellia</i>	越南油茶 <i>C. drupifera</i>
长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i>	——高州油茶 <i>C. gauchowensis</i>
——攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i>	——越南油茶 <i>C. vietnamensis</i>
——芳香短柱茶 <i>C. odorata</i>	油茶(普通油茶) <i>C. oleifera</i>
小果短柱茶 <i>C. confusa</i>	——单籽油茶 <i>C. oleifera</i> var. <i>monosperma</i>
落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i>	——小果油茶 <i>C. meiocarpa</i>
大花短柱茶 <i>C. kissi</i> var. <i>megalantha</i>	茶梅 <i>C. sasanqua</i> *
窄叶短柱茶 <i>C. fluviatilis</i>	——琉球短柱茶 <i>C. miyagii</i>
短柱茶 <i>C. brevistyla</i>	——冬红短柱茶 <i>C. hiemalis</i>
冬红短柱茶 <i>C. hiemalis</i>	落瓣油茶 <i>C. kissi</i>
钝叶短柱茶 <i>C. obtusifolia</i>	大叶落瓣油茶 <i>C. kissi</i> var. <i>confusa</i>
樱花短柱茶 <i>C. maliflora</i>	——小果短柱茶 <i>C. confusa</i>
陕西短柱茶 <i>C. shensiensis</i>	短柱油茶 <i>C. brevistyla</i>
粉红短柱茶 <i>C. puniceiflora</i>	——钝叶短柱茶 <i>C. obtusifolia</i>
大姚短柱茶 <i>C. tenii</i>	——粉红短柱茶 <i>C. puniceiflora</i>
细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i>	细叶短柱油茶 <i>C. brevistyla</i> var. <i>microphylla</i>
褐枝短柱茶 <i>C. phaeoclada</i>	——细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i>

* 茶梅应属于油茶组,但茶梅主要分布于日本,在中国仅为栽培植物,因此*Flora of China*没有把茶梅放在油茶组中描述。

* *C. sasanqua* belongs to Sect. *Paracamellia*. However, *C. sasanqua* is mainly distributed in Japan and occurs in China only as cultivated plants. Thus, *Flora of China* does not treat *C. sasanqua* in Sect. *Paracamellia*.

brevistyla)、钝叶短柱茶(*C. obtusifolia*)以及粉红短柱茶(*C. puniceiflora*), 合并长瓣短柱茶(*C. grijsii*)和陕西短柱茶(*C. shensiensis*)。但是, 该研究认为芳香短柱茶(*C. odorata*)和攸县油茶间差异较大, 不应合并, 且与其他油茶组和短柱茶组物种也相差较远, 不应归入任何一组(林秀艳等, 2008)。基于核糖体内转录间隔区(nrITS)序列的山茶属分子系统学分析也支持油茶组独立, 同时支持闵天禄先生把攸县油茶和落瓣短柱茶(*C. kissi*)合并到油茶组(表1); 但是其他短柱茶组物种与油茶组物种间的亲缘关系较远, 且短柱茶组物种没有聚成单系分支, 因此不支持划分独立的短柱茶组(Vijayan et al, 2009)。但是, 该分子系统学分析的争议也较大, 如油茶组和形态差异较大的瘤果茶组聚在一起, 油茶组物种间的系统发育关系还不清楚, 仅基于nrITS序列可能不足以解析近缘物种间的系统发育关系。综上所述, 还需要开展进一步的分子系统学研究, 阐明油茶组与短柱茶组不同物种间的系统发育关系, 为油茶遗传资源的发掘与利用提供参考。

油茶组和短柱茶组是山茶属中多倍体出现频率最高的类群, 而且存在突出的种内多倍性现象, 即同一物种存在不同的染色体倍性(表2) (张文驹和闵天禄, 1999)。山茶属植物的染色体基数是稳定的, 都是 $x = 15$ (张文驹和闵天禄, 1999)。以此推算, 油茶组物种有 $2x$ 、 $3x$ 、 $4x$ 、 $5x$ 、 $6x$ 、 $7x$ 和 $8x$, 短柱茶组物种有 $2x$ 、 $4x$ 、 $5x$ 和 $6x$ (表2), 其中奇数多倍体为栽培品种(张文驹和闵天禄, 1999)。油茶组和短柱茶组染色体数均为 $m > sm > st$ (或没有 st), 随体2-3, 核型主要是2A或2B型, 这在山茶属中是常见的(张文驹和闵天禄, 1999), 但多倍体比二倍体的核型更不对称(表2)。山茶属的核型进化趋势可能是从对称到不对称(张文驹和闵天禄, 1999), 因此同组的二倍体物种可能更为原始。山茶属的野生种主要是二倍体, 栽培种倍性变异较大, 如山茶组(Sect. *Camellia*)的许多物种用作栽培茶花, 有较多的多倍体, 也存在种内多倍性现象。由于倍性变异会影响个体、花朵和果实大小等农艺性状, 受到人工选择, 因此人工选择可能在山茶属物种的倍性变异中起到促进作用(李光涛和梁涛, 1990; 张文驹和闵天禄, 1999)。主要的栽培油茶普通油茶、小果油茶、越南油茶和攸县油茶都是多倍体, 除小果油茶外其余物种均存在种内多倍性现象(表2)。栽培的小果油茶是

四倍体, 栽培的普通油茶主要是六倍体, 栽培的越南油茶主要是八倍体, 小果油茶的果实最小而越南油茶的果实最大。果实大小是重要的农艺性状, 受到较强的人工选择, 可能由于不同倍性亲本的人工杂交导致了更多不同倍性的产生。明代《农政全书》中就记载选取大果保存以取种栽培(石声汉, 1979)。栽培油茶驯化与倍性变化间的关系值得进一步研究。此外, 山茶属每个组都有二倍体, 多倍化可能发生在组的分化之后, 同组物种间的杂交很普遍, 多倍体常是异源多倍体, 种间杂交可能在多倍化的过程中起关键作用(张文驹和闵天禄, 1999)。油茶组物种间杂交亲和力较高(Ackerman, 1971; 周盛等, 2001; 庄瑞林, 2008), 可能存在频繁的种间杂交, 因此种间杂交也可能是油茶组物种倍性多变的主要驱动力之一, 影响油茶组物种的形成与分化。种间杂交和多倍化也可能是导致油茶组和短柱茶组物种系统发育关系复杂的主要原因。

与普通油茶有较近亲缘关系的物种应属于油茶组, 主要有小果油茶、越南油茶和高州油茶(*C. gauchowensis*), 其中普通油茶与小果油茶的亲缘关系最近。小果油茶最初由胡先骕先生命名为*C. meiocarpa*, 在张宏达系统中作为普通油茶的变种单籽油茶(*C. oleifera* var. *monosperma*), 闵天禄系统则认为其小枝、叶、花和果的基本特征与普通油茶相似, 仅叶、花及果较小, 可能是普通油茶在栽培条件下的变异。但油茶育种工作者普遍认为小果油茶在形态特征上与普通油茶有明显区别: 小果油茶果实种子数主要是1-3, 普通油茶主要是4以上; 小果油茶是四倍体而栽培的普通油茶主要是六倍体。因此把小果油茶作为单独的物种, 沿用胡先骕先生的命名*C. meiocarpa* (庄瑞林, 2008; 姚小华和黄勇, 2013)。基于微卫星分子标记的分析显示, 小果油茶与普通油茶间的遗传分化较低, 可能存在频繁的种间杂交和基因渐渗; 同域分布的小果油茶与普通油茶间的亲缘关系很近, 超过异域分布的小果油茶间的亲缘关系; 推测小果油茶与普通油茶极有可能是同一物种, 支持张宏达系统把小果油茶作为普通油茶的变种(姚小华和黄勇, 2013)。四倍体的小果油茶也有可能是普通油茶的祖先种之一, 通过与另外的二倍体野生种杂交, 然后多倍化形成异源六倍体的普通油茶。关于普通油茶的起源和驯化还需要进一步的研究。

表2 山茶属油茶组和短柱茶组物种核型

Table 2 Karyotypes of species in Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia* of Genus *Camellia*

物种 Species	核型 Karyotype								参考文献 Reference
	2n	m	sm	st	sat	L/S	AR	Type	
油茶组 Sect. <i>Oleifera</i>									
高州油茶 <i>C. gauchowensis</i>	30	17	12	1		1.46	1.72	2A	Gu & Sun, 1997
茶梅 <i>C. sasanqua</i>	45								Zhang & Ming, 1999
	60								Zhang & Ming, 1999
	75								Zhang & Ming, 1999
	90								Zhang & Ming, 1999
	105								Zhang & Ming, 1999
	120								Zhang & Ming, 1999
越南油茶 <i>C. vietnamensis</i>	105	61	37	7	2	1.87	1.76	2A	Zhang & Ming, 1999
	120	86	26	8	2	2.89	1.56	2B	Zhang & Ming, 1999
	120	56	48	16		1.70	2.01	2A	Mo, 1990
普通油茶 <i>C. oleifera</i>	30	24	4	2	2	2.00	1.44	2A	Li, 1981
	60								Zhang & Ming, 1999
	90	60	29	1	3				Zhang & Ming, 1999
	90	60	22	8		2.38	1.70	2B	Zhang & Ming, 1999
单籽油茶 <i>C. oleifera</i> var. <i>monosperma</i> ——小果油茶 <i>C. meiocarpa</i>	60								Zhuang, 2008
短柱茶组 Sect. <i>Paracamellia</i>									
长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i>	30	22	6	2	2	1.83	1.55	2A	Zhang & Ming, 1999
	30	25	5						Zhang & Ming, 1999
	30	20	7	3		1.78	1.85	2A	Lü et al, 1993
	60								Zhang & Ming, 1999
	75								Zhang & Ming, 1999
——攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i>	60								Zhuang, 2008
	75								Zhuang, 2008
	90								Zhuang, 2008
	90	61	23	6		2.01	1.72	2B	Zhang & Ming, 1999
90	60	24	6	2	2.12	1.61	2B	Zhang & Ming, 1999	
落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i>	30	22	4	4		1.48	1.73	2A	Huang & Xu, 1985
	30								Zhang & Ming, 1999
	60								Zhang & Ming, 1999
	75								Zhang & Ming, 1999
窄叶短柱茶 <i>C. fluvialtilis</i>	30	16	14		2	1.30	1.67	2A	Qi et al, 1986
短柱茶 <i>C. brevistyla</i>	30	18	10	2		2.06	1.71	2B	Zhang & Ming, 1999

2n: 染色体数; m: 中部着丝点区; sm: 近中部着丝点区; st: 近端部着丝点区; sat: 随体; L/S: 最长染色体长度/最短染色体长度; AR: 平均臂比; Type: 核型类型。

2n, Number of chromosomes; m, Median region; sm, Submedian region; st, Subterminal region; sat, Satellite; L/S, Longest chromosome/shortest chromosome; AR, Average arm ratio; Type, Karyotype type.

3 普通油茶野生近缘种的分布与多样性

崔相艳等(2016)基于生态位模型预测了野生普

通油茶的潜在分布。根据最大熵(MaxEnt)模型的预测结果, 野生普通油茶的潜在分布区大部分位于中国, 与我国亚热带常绿阔叶林的分布区基本吻合,

高适生区主要可以分为三大区域: (1)东北-西南走向的武夷山脉及附近的群山区域; (2)东西走向的南岭山脉及附近的群山区域; (3)东北-西南走向的武陵山脉及附近的群山区域(崔相艳等, 2016)。野生普通油茶的潜在分布区主要位于长江流域及其以南的低山丘陵地区, 中高适生区的面积约56%位于长江流域, 占长江流域总面积约46%。因此, 长江流域是野生普通油茶最主要的分布区域, 可能拥有丰富的野生普通油茶遗传资源。长江流域也是普通油茶作为油料植物最早利用、驯化和栽培的地区, 是目前普通油茶的主产区, 也可能与该地区丰富的野生普通油茶遗传资源有关。

为了解普通油茶野生近缘种的分布, 依据张宏达分类(表1), 对中国数字植物标本馆(CVH, <http://www.cvh.org.cn/>)中山茶属油茶组和短柱茶组相关物种的分布数据进行了分析。为反映物种的自然分布, 参照崔相艳等(2016)的处理, 对于小果油茶、越南油茶、高州油茶和短柱茶, 筛选了油茶大规模栽培以前的数据(早于1960年)。小果油茶的分布点还参考了姚小华和黄勇(2013)的研究数据。攸县油茶和粉红短柱茶的分布点还参考了《山茶属植物主要原种彩色图集》(高继银等, 2005)。茶梅、琉

球短柱茶和冬红短柱茶在我国是栽培品种, 樱花短柱茶可能是园艺杂交种, 褐枝短柱茶和大姚短柱茶可能不属于油茶组与短柱茶组, 因此不考虑这些物种的分布数据。去除重复的标本数据以及没有地理位置信息的数据, 删除有栽培记录的数据。根据《中国植物志》中描述的相关物种的地理分布范围(张宏达和任善湘, 1998), 对在分布范围以外的标本进行仔细鉴别, 去除错误鉴定的标本。分布区域的物种多样性采用辛普森指数近似估计, 即: $D_s = 1 / \sum_{i=1}^s p_i^2$, 其中S是物种数, p_i 是第*i*个物种的分布点数占所有物种分布点总数的比例。物种的染色体倍性根据表2的数据计算。结果如表3所示。

油茶组和短柱茶组物种多样性最高的区域是南岭山脉及其附近的群山区域, 其次是苗岭地区(表3), 这些区域也是野生普通油茶主要的高适生区(崔相艳等, 2016)。南岭是长江流域与珠江流域的分水岭, 是南亚热带与中亚热带的分界线, 是华南地区阻挡北方寒潮的重要屏障, 具有较高的生物多样性, 可能是第四纪冰期潜在的植物避难所(陈冬梅等, 2011; 邢福武等, 2011; 吴雪琴等, 2013; 叶俊伟等, 2017)。本研究结果也提示南岭地区可能是第

表3 普通油茶野生近缘种的分布与多样性(中国数字植物标本馆; 高继银等, 2005; 姚小华和黄勇, 2013)

Table 3 Distributions and diversity of wild relative species of *Camellia oleifera* (Chinese Virtual Herbarium; Gao et al, 2005; Yao & Huang, 2013)

分布区域 Distribution	物种数 No. species	物种(分布点数) Species (No. distribution sites)	物种多样性 Species diversity	染色体倍性 Ploidy
南岭地区(粤北、桂北、赣南和湘南交界地带, 包括南岭、越城岭、都庞岭、大庾岭、骑田岭、大瑶山、九连山及附近地区) Nanling Mountains regions (Boundary regions of North Guangdong, North Guangxi, South Jiangxi and South Hunan, including Nanling, Yuechengling, Dupangling, Dayuling, Qitianling, Dayaoshan, Jiulianshan mountains and adjacent regions)	7	短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (12) 落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (11) 小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> (9) 窄叶短柱茶 <i>C. fluviatilis</i> (9) 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (5) 攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> (3) 细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i> (1)	0.815	2, 4, 6
苗岭地区(黔中南部和黔东南地区, 包括苗岭及九万大山附近区域) Miaoling Mountains regions (Central and South-east Guizhou, including Miaoling and Jiuan-dashan mountains and adjacent regions)	5	小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> (3) 钝叶短柱茶 <i>C. obtusifolia</i> (2) 越南油茶 <i>C. vietnamensis</i> (1) 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (1) 短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (1)	0.750	2, 4, 8
岭南山地(南岭以南的粤中南部和桂东部山区) South of Nanling Mountains regions (South of Nanling Mountains, including Central and South Guangdong and East Guangxi mountains regions)	5	落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (12) 越南油茶 <i>C. vietnamensis</i> (7) 窄叶短柱茶 <i>C. fluviatilis</i> (4) 短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (4) 高州油茶 <i>C. gauchowensis</i> (2)	0.728	2, 4, 8

表3 (续) Table 3 (continued)

分布区域 Distribution	物种数 No. species	物种(分布点数) Species (No. distribution sites)	物种多样性 Species diversity	染色体倍性 Ploidy
南海地区(雷州半岛、十万大山、北部湾地区和海南岛) South China Sea regions (Leizhou Peninsula, Shiwandashan Mountains, Beibu Gulf regions and Hainan Island)	4	越南油茶 <i>C. vietnamensis</i> (8) 落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (7) 窄叶短柱茶 <i>C. fluviatilis</i> (7) 小果短柱茶 <i>C. confusa</i> (2)	0.712	2, 4, 8
武夷山地区(赣东和闽中南区域, 包括武夷山、戴云山及附近区域) Wuyi Mountains regions (East Jiangxi, Central and South Fujian, including Wuyi Mountains, Daiyun Mountain and adjacent regions)	6	短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (21) 小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> (12) 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (5) 攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> (1) 落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (1) 细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i> (1)	0.635	2, 4, 6
武陵山地区(鄂、湘、渝、黔交界地带, 包括武陵山、大娄山、方斗山、明月山及附近区域) Wuling Mountains regions (Boundary regions of Hubei, Hunan, Chongqing and Guizhou, including Wuling Mountains, Daloushan, Fangdoushan, Mingyue Mountains and adjacent regions)	7	长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (15) 陕西短柱茶 <i>C. shensiensis</i> (3) 细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i> (2) 攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> (2) 落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (1) 窄叶短柱茶 <i>C. fluviatilis</i> (1) 短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (1)	0.608	2, 4, 6
罗霄山地区(湘东部和赣西部的山区, 包括罗霄山、武功山、九岭山及附近区域) Luoxiao Mountains regions (East Hunan and West Jiangxi mountains, including Luoxiao Mountains, Wugong Mountains, Jiuling Mountains and adjacent regions)	4	短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (7) 小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> (2) 攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> (2) 粉红短柱茶 <i>C. puniceiflora</i> (1)	0.597	2, 4, 6
秦岭-巴山地区(秦岭、大巴山、米仓山、巫山及附近区域) Qinling-Bashan Mountains regions (Qinling, Dabashan, Micangshan, Wushan Mountains and adjacent regions)	3	陕西短柱茶 <i>C. shensiensis</i> (9) 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (4) 攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> (3)	0.586	2, 4, 6
湖南中西部山地(湘中西部山地, 包括雪峰山、衡山及附近地区) Central and West Hunan Mountains regions (Central and West Hunan Mountains, including Xuefeng Mountains, Hengshan Mountains and adjacent regions)	4	细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i> (6) 攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> (2) 落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (1) 短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (1)	0.580	2, 4, 6
西南山地(滇、川为主的西南群山区域, 包括无量山、拱王山、点苍山、六昭山、乌蒙山、峨眉山及附近区域) Southwest Mountains regions (Southwest Mountains Regions mainly located in Yunnan and Sichuan, including Wuliangshan, Gongwangshan, Diancangshan, Liuzhaoshan, Wumengshan, Emei Mountains and adjacent regions)	5	落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (20) 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (11) 小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> (1) 小果短柱茶 <i>C. confusa</i> (1) 短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (1)	0.547	2, 4
浙南山地(浙南、皖南和赣东北的山地, 包括天目山、黄山、仙霞岭、括苍山、怀玉山、雁荡山及附近区域) South Zhejiang Mountains regions (South Zhejiang, South Anhui and Northeast Jiangxi Mountains, including Tianmu, Huangshan, Xianxialing, Kuocang, Huaiyu, Yandang Mountains and adjacent regions)	6	短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (19) 粉红短柱茶 <i>C. puniceiflora</i> (4) 小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> (1) 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (1) 窄叶短柱茶 <i>C. fluviatilis</i> (1) 细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i> (1)	0.477	2, 4
台湾地区(台湾岛内地区) Taiwan regions (Taiwan Island regions)	1	短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (2)	0.000	2

四纪冰期山茶属物种重要的避难所,保存着较高的山茶属物种多样性和遗传多样性。山茶属内,同组物种间甚至不同组物种间的杂交较普遍,种间杂交和多倍化是推动山茶属物种进化的重要因素(闵天禄, 2000)。南岭地区具有较高的油茶组和短柱茶组物种多样性,而且具有不同染色体倍性的物种(表3),暗示该地区可能是普通油茶及其野生近缘种的种间杂交带。苗岭地区也是长江流域与珠江流域的分水岭,生物多样性丰富,也是潜在的植物避难所之一(张华海和张旋, 2007; 赵富伟等, 2014)。苗岭地区也具有较高的油茶组和短柱茶组物种多样性(表3),可能是普通油茶及其野生近缘种的种间杂交带。岭南山地和南海地区也具有较高的油茶组和短柱茶组物种多样性(表3),但主要位于野生普通油茶的中低适生区(崔相艳等, 2016)。武夷山是长江流域与东南沿海诸河流域的分水岭,生物多样性水平高,也可能是第四纪冰期潜在的植物避难所(陈冬梅等, 2011)。武夷山地区油茶组和短柱茶组物种多样性较高(表3),而且位于野生普通油茶的高适生区(崔相艳等, 2016),可能也是普通油茶及其野生近缘种的种间杂交带。

油茶组和短柱茶组物种也是山茶属中分布最北的类群(张文驹和闵天禄, 1999)。山茶属中分布中心靠西、西北和北部的组比靠南的组拥有更多的多倍体,可能与第四纪西部和北部地区较大的地质气候变化有关(叶俊伟等, 2017),多倍体可能更能适应生境的变化;此外,山茶属扩散的方向也可能是从南向北(张文驹和闵天禄, 1999)。根据油茶组和短柱茶组物种多样性从南向北的下降趋势(表3),南岭地区可能是油茶组和短柱茶组物种第四纪冰期避难所,冰期后向北的扩散路线可能是:(1)南岭地区-苗岭地区-武陵山地区;(2)南岭地区-武夷山地区;(3)南岭地区-罗霄山地区,这也与亚热带地区其他一些阔叶林植物的谱系地理历史类似(叶俊伟等, 2017)。野生普通油茶潜在的高适生区主要也是在这三条可能的扩散路线上(崔相艳等, 2016)。普通油茶是山茶属中分布最广的物种之一,这可能与人为广泛的引种驯化和栽培有关。但分布区北部的六倍体普通油茶具有较强的低温耐受性,也可能是适应气候变化的结果(庄瑞林, 2008; Chen et al, 2017)。普通油茶及其野生近缘种的潜在种间杂交带也可能是普通油茶的遗传多样性中心和起源中心,值得开展深入研究。

4 普通油茶野生近缘种的保护与利用

栽培普通油茶源自野生普通油茶,野生普通油茶是普通油茶育种宝贵的遗传资源。目前,油茶遗传资源的采集、研究和利用主要集中于栽培品种,主要包括农家品种、优良无性系、家系和杂交组合,对野生油茶的关注不多(陈永忠, 2008; 庄瑞林, 2008)。这可能是因为,在重要农艺性状上,特别是与产量密切相关的主要经济性状方面,栽培油茶要明显优于野生油茶。但是,野生油茶的遗传多样性可能显著高于栽培油茶,可能拥有更丰富的农艺性状变异,例如病虫害抗性、特殊脂肪酸组成等,挖掘与利用这些优质野生遗传资源,有助于选育优良的栽培油茶品种。野生普通油茶主要分布在亚热带低山丘陵地区,生长于低海拔的疏林、林缘和路边,受人为活动影响较大。由于各地大量砍伐和过度开发森林资源,野生普通油茶资源遭受严重破坏。据笔者实地考察,原有大量标本采集记录的不少调查点,现已很难找到野生普通油茶(如浙江天目山、广西猫儿山)。因此,应尽快制定相应的管理与保护措施,加强野生普通油茶资源的保护与合理利用。针对野生普通油茶潜在分布的高适生区(崔相艳等, 2016),以及油茶组和短柱茶组物种多样性较高的区域(表3),应优先开展研究与保护工作。

了解普通油茶野生近缘种遗传多样性的地理格局有助于遗传资源的挖掘与利用,但相关报道较少。崔相艳等(2017)^①基于35对微卫星分子标记分析了我国纬度梯度分布的7个野生普通油茶居群的遗传结构,发现野生普通油茶具有明显的纬度梯度遗传分化,遗传多样性随着纬度的升高有下降的趋势,这也提示可能存在从南向北的扩散。姚小华等(2011)对我国普通油茶主产区的栽培普通油茶籽的粗脂肪含量及脂肪酸组成进行了分析,发现粗脂肪含量与地理经度和纬度均有显著的负相关,硬脂酸含量与纬度呈显著负相关。笔者对庐山和井冈山不同海拔的野生普通油茶籽的分析也显示,粗脂肪含量与纬度呈显著负相关;此外,多不饱和脂肪酸含量与纬度呈显著正相关,维生素E和茶皂素含量与纬度呈显著正相关,野生普通油茶籽茶皂素含量显著高于栽培普通油茶籽(未发表数据)。野生普通

^① 崔相艳 (2017) 野生油茶潜在分布及纬度梯度遗传分化格局. 硕士学位论文, 南昌大学, 南昌.

油茶籽脂肪酸等化学成分变异的地理格局仍需进行深入研究,其分子生态学机理仍不清楚。此外,普通油茶不同野生近缘种间种子脂肪酸等化学成分变异可能更大(闵天禄,2000),但相关的系统研究仍未见报道,相关研究的开展有助于发现有重要营养、药用等经济价值的遗传资源。

黄宏文(2009)通过回顾猕猴桃(*Actinidia chinensis*)驯化改良和产业发展的百年历史,提出了利用天然杂交带的基因渐渗作用开展野生植物新种质和新基因型发掘的思路。多年生木本植物由于世代时间长,自交不亲和甚至雌雄异株,倍性变异复杂,导致传统杂交育种周期长且效果不佳(黄宏文,2009)。物种间同域分布产生的天然杂交带,由于长期频繁的种间杂交和基因渗入,会产生丰富的基因型变异和表型变异,从而为选择育种提供了天然的育种场(黄宏文,2009)。在此基础上,结合分子标记技术进行优异基因型的挖掘与利用,可以大大促进木本植物的遗传育种。普通油茶野生近缘种遗传资源的挖掘与利用也可借鉴猕猴桃遗传资源研究的宝贵经验,特别要针对南岭地区、苗岭地区和武夷山地区等潜在的普通油茶及其野生近缘种的杂交带开展调查与研究。其中,染色体倍性变异的种间杂种可能拥有最为丰富的遗传变异,可以为油茶育种提供宝贵的遗传资源。

世界主要多年生油料作物油棕榈(*Elaeis guineensis*)和油橄榄(*Olea europaea* ssp. *europaea* var. *sativa*)的驯化和育种主要都是提高果实中含油部分(中果皮)所占的比例(Barcelos et al, 2015; Besnard & Rubio de Casas, 2016)。其中,油棕榈就因为对控制内果皮厚度的单基因的有效利用,使中果皮的比例增加了30%,即果实的含油率提高了30% (Singh et al, 2013; Barcelos et al, 2015)。油茶育种中最关键的经济性状之一也是种子含油部分占果实的比例(出籽率/出仁率)。小果油茶果实小、果皮薄、出籽率高;越南油茶果实大,往往果皮厚、出籽率低;普通油茶的果实大小、果皮厚度和出籽率介于前两者之间,但产量最高、分布最广(庄瑞林,2008; 国家林业局国有林场和林木种苗工作总站,2016)。不同油茶间的杂交渐渗可能产生优良果实性状,促进选育果大、出籽率高的高产油茶。姚小华和黄勇(2013)的研究显示小果油茶与普通油茶间可能存在种间杂交与基因渗入。小果油茶与普通油茶的潜在杂交带

也位于南岭和武夷山地区(表3)。关注小果油茶与普通油茶间的天然杂交与基因渗入,可能有助于选育出籽率高的普通油茶,显著提高油茶的产油量。

参考文献

- Ackerman WL (1971) Genetic and cytological studies with *Camellia* and related genera. Technical Bulletin No. 1427, USDA. US Government Printing Office, Washington DC.
- Barcelos E, Rios SA, Cunha RNV, Lopes R, Motoike SY, Babiychuk E, Skiryucz A, Kushnir S (2015) Oil palm natural diversity and the potential for yield improvement. *Frontiers in Plant Science*, 6, 190.
- Besnard G, Rubio de Casas R (2016) Single vs multiple independent olive domestications: The jury is (still) out. *New Phytologist*, 209, 466–470.
- Chang HT, Ren SX (1998) Theaceae (1): Theoideae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 49 (3). Science Press, Beijing. (in Chinese) [张宏达, 任善湘 (1998) 山茶科(一): 山茶亚科. 中国植物志第四十九卷第三分册. 科学出版社, 北京.]
- Chen DM, Kang HZ, Liu CJ (2011) An overview on the potential Quaternary glacial refugia of plants in China Mainland. *Bulletin of Botanical Research*, 31, 623–632. (in Chinese with English abstract) [陈冬梅, 康宏樟, 刘春江 (2011) 中国大陆第四纪冰期潜在植物避难所研究进展. 植物研究, 31, 623–632.]
- Chen JM, Yang XQ, Huang XM, Duan SH, Long C, Chen JK, Rong J (2017) Leaf transcriptome analysis of a subtropical evergreen broadleaf plant, wild oil-tea camellia (*Camellia oleifera*), revealing candidate genes for cold acclimation. *BMC Genomics*, 18, 211.
- Chen YZ (2008) Oil Tea *Camellia* Superior Germplasm Resources. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [陈永忠 (2008) 油茶优良种质资源. 中国林业出版社, 北京.]
- Cui XY, Wang WJ, Yang XQ, Li S, Qin SY, Rong J (2016) Potential distribution of wild *Camellia oleifera* based on ecological niche modeling. *Biodiversity Science*, 24, 1117–1128. (in Chinese with English abstract) [崔相艳, 王文娟, 杨小强, 李述, 秦声远, 戎俊 (2016) 基于生态位模型预测野生油茶的潜在分布. 生物多样性, 24, 1117–1128.]
- Gao JY, Parks CR, Du YQ (2005) Collected Species of The Genus *Camellia*: An Illustrated Outline. Zhejiang Science and Technology Press, Hangzhou. (in Chinese and in English) [高继银, 帕克斯, 杜跃强 (2005) 山茶属植物主要原种彩色图集. 浙江科学技术出版社, 杭州.]
- Gu ZJ, Sun XF (1997) A karyomorphological study of seventeen species of Chinese *Camellia*. *Acta Botanica Yunnanica*, 19, 159–170. (in Chinese with English abstract) [顾志建, 孙先凤 (1997) 山茶属17个种的核形态学研究. 云南植物研究, 19, 159–170.]

- Huang HW (2009) History of 100 years of domestication and improvement of kiwifruit and gene discovery from genetic introgressed populations in the wild. *Chinese Bulletin of Botany*, 44, 127–142. (in Chinese with English abstract) [黄宏文 (2009) 猕猴桃驯化改良百年启示及天然居群遗传渐渗的基因发掘. *植物学报*, 44, 127–142.]
- Huang SF, Hsu PS (1985) Karyotype analysis of *Camellia kissii* Wall. *Guihaia*, 5, 369–372. (in Chinese with English abstract) [黄少甫, 徐炳声 (1985) 落瓣油茶染色体核型的分析. *广西植物*, 5, 369–372.]
- Li GT, Liang T (1990) Chromosome numbers and karyotypes in the genus *Camellia*. *Guihaia*, 10, 127–138. (in Chinese with English abstract) [李光涛, 梁涛 (1990) 山茶属植物的染色体数目和核型. *广西植物*, 10, 127–138.]
- Li MQ (1981) Karyotypes and Giemsa C-banding analyses of *Camellia oleifera* and *Castanea mollissima*. *Forest Science and Technology*, (4), 9–12. (in Chinese) [黎麦秋 (1981) 普通油茶、板栗染色体组型和Giemsa C-带的带型研究. *林业科技通讯*, (4), 9–12.]
- Lin XY, Peng QF, Lü HF, Du YQ, Tang BY (2008) Leaf anatomy of *Camellia* Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia* (Theaceae) with reference to their taxonomic significance. *Journal of Systematics and Evolution*, 46, 183–193. (in Chinese with English abstract) [林秀艳, 彭秋发, 吕洪飞, 杜跃强, 汤妣颖 (2008) 山茶属油茶组和短柱茶组叶解剖特征及其分类学意义. *植物分类学报*, 46, 183–193.]
- Lü HF, Zhou LH, Gu ZJ, Xia LF (1993) Studies on the karyotypes of five species of *Camellia*. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 8, 307–311. (in Chinese with English abstract) [吕华飞, 周丽华, 顾志建, 夏丽芳 (1993) 山茶属5种植物的核型研究. *云南农业大学学报*, 8, 307–311.]
- Ming TL (2000) Monograph of the Genus *Camellia*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [闵天禄 (2000) 世界山茶属的研究. 云南科技出版社, 昆明.]
- Ming TL, Bartholomew B (2007) *Camellia*. In: *Flora of China*, 12, pp. 367–412.
- Mo ZQ (1990) Karyotype analysis in *Camellia vietnamensis*. *Guihaia*, 10, 31–32. (in Chinese with English abstract) [莫泽乾 (1990) 越南油茶的核型分析. *广西植物*, 10, 31–32.]
- Pan JX (2008) Translation and Annotation of *Tiangong Kaiwu*. Shanghai Ancient Books Publishing House, Shanghai. (in Chinese) [潘吉星 (2008) 天工开物译注. 上海古籍出版社, 上海.]
- Qi LL, Lü FD, Zhang ZG, Lin ZP, Wang ZX, Zhang WH (1986) An analysis of the types of the chromosomes and the C-bands of the three plants in *Camellia*. *Nonwood Forest Research*, 4, 40–46. (in Chinese with English abstract) [漆龙霖, 吕芳德, 张志刚, 林兆平, 王正询, 张文慧 (1986) 山茶属三种植物染色体组型及C-带带型分析. *经济林研究*, 4, 40–46.]
- Shi SH (1979) Collation and Annotation of *Nongzheng Quanshu*. Shanghai Ancient Books Publishing House, Shanghai. (in Chinese) [石声汉 (1979) 农政全书校注. 上海古籍出版社, 上海.]
- Singh R, Low ETL, Ooi LCL, Ong-Abdullah M, Ting NC, Nagappan J, Nookiah R, Amiruddin MD, Rosli R, Manaf MAA, Chan KL, Halim MA, Azizi N, Lakey N, Smith SW, Budiman MA, Hogan M, Bacher B, Van Brunt A, Wang CY, Ordway JM, Sambanthamurthi R, Martienssen RA (2013) The oil palm *SHELL* gene controls oil yield and encodes a homologue of SEEDSTICK. *Nature*, 500, 340–344.
- State Forestry Administration State-Owned Forest Farm and Tree Seedling Work Master Station (2016) *Oil-Tea Camellia Cultivars in China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [国家林业局国有林场和林木种苗工作总站 (2016) 中国油茶品种志. 中国林业出版社, 北京.]
- State Forestry Administration of the People's Republic of China (2009) *National Oil-Tea Camellia Industry Development Plan (2009–2020)*. (in Chinese) [国家林业局 (2009) 全国油茶产业发展规划(2009–2020年).]
- USDA-FAS (2017) *Oilseeds: World Markets and Trade*, 11.09. <http://usda.mannlib.cornell.edu/usda/fas/oilseed-trade//2010s/2017/oilseed-trade-11-09-2017.pdf>. (accessed on 2018-4-4)
- Vijayan K, Zhang WJ, Tsou CH (2009) Molecular taxonomy of *Camellia* (Theaceae) inferred from nrITS sequences. *American Journal of Botany*, 96, 1348–1360.
- Wang JX, Tang YC (2015) Translation and Annotation of *Jiuhuang Bencao*. Shanghai Ancient Books Publishing House, Shanghai. (in Chinese) [王锦秀, 汤彦承 (2015) 救荒本草译注. 上海古籍出版社, 上海.]
- Wang R, Chen YZ (2015) Current status and upgrading strategy of oil-tea camellia industry in China. *China Forestry Science and Technology*, 29(4), 6–10. (in Chinese) [王瑞, 陈永忠 (2015) 我国油茶产业的发展现状及提升思路. *林业科技开发*, 29(4), 6–10.]
- Wu XQ, Xu GB, Liang Y, Shen XB (2013) Genetic diversity of natural and planted populations of *Tsoongiodendron odorum* from the Nanling Mountains. *Biodiversity Science*, 21, 71–79. (in Chinese with English abstract) [吴雪琴, 徐刚标, 梁艳, 申响保 (2013) 南岭地区观光木自然和人工迁地保护种群的遗传多样性. *生物多样性*, 21, 71–79.]
- Xing FW, Chen HF, Wang FG, Chen ZM, Zeng QW (2011) *Inventory of Plant Species Diversity in Nanling Mountains*. Huazhong University of Science and Technology Press, Wuhan. (in Chinese) [邢福武, 陈红锋, 王发国, 陈振明, 曾庆文 (2011) 南岭植物物种多样性编目. 华中科技大学出版社, 武汉.]
- Yang Y (1992) Initial study on the origin of *Camellia oleifera* in China. *Agricultural History of China*, 3, 74–77. (in Chinese) [杨抑 (1992) 中国油茶起源初探. *中国农史*, 3, 74–77.]
- Yao XH, Huang Y (2013) *The Resource and Genetic Diversity*

- of *Camellia meiocarpa* Hu. Science Press, Beijing. (in Chinese) [姚小华, 黄勇 (2013) 小果油茶资源与遗传多样性研究. 科学出版社, 北京.]
- Yao XH, Wang YP, Wang KL, Ren HD (2011) Effects of geographic latitude and longitude on fat and its fatty acid composition of oil-tea camellia seeds. *China Oils and Fats*, 36, 31–34. (in Chinese with English abstract) [姚小华, 王亚萍, 王开良, 任华东 (2011) 地理经纬度对油茶籽中脂肪及脂肪酸组成的影响. *中国油脂*, 36, 31–34.]
- Ye JW, Zhang Y, Wang XJ (2017) Phylogeographic history of broad-leaved forest plants in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 5894–5904. (in Chinese with English abstract) [叶俊伟, 张阳, 王晓娟 (2017) 中国亚热带地区阔叶林植物的谱系地理历史. *生态学报*, 37, 5894–5904.]
- Zhang HH, Zhang X (2007) Biodiversity Researches on Leigongshan National Nature Reserve. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [张华海, 张旋 (2007) 雷公山国家级自然保护区生物多样性研究. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Zhang WJ, Ming TL (1999) A cytogeological study of genus *Camellia*. *Acta Botanica Yunnanica*, 21, 184–196. (in Chinese with English abstract) [张文驹, 闵天禄 (1999) 山茶属的细胞地理学研究. *云南植物研究*, 21, 184–196.]
- Zhao FW, Yao Y, Tang XJ, Xie ZG, Yang SG, Yu YF, Wu JY, Zhou JJ, Zhang SL, Li P, Yang SJ, Lei QY, Xue DY (2014) Plants in starter culture for brewing traditional liquor of Miao ethnic group in Leigongshan Mountain, Guizhou. *Plant Diversity and Resources*, 36, 261–266. (in Chinese with English abstract) [赵富伟, 姚瑶, 唐秀俊, 谢镇国, 杨胜国, 余永富, 武建勇, 周江菊, 张世玲, 李萍, 杨绍军, 雷启义, 薛达元 (2014) 贵州雷公山地区苗族的酒曲植物. *植物分类与资源学报*, 36, 261–266.]
- Zhou S, Zhu JH, Xiao JZ, Xiang HG, Shi YF (2001) Distant crossing trial with oil tea camellia. *Nonwood Forest Research*, 19, 20–25. (in Chinese with English abstract) [周盛, 朱金惠, 肖景治, 向红贵, 石燕飞 (2001) 油茶远缘杂交育种试验. *经济林研究*, 19, 20–25.]
- Zhuang RL (2008) Oil-Tea *Camellia* in China, 2nd, edition. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [庄瑞林 (2008) 中国油茶(第2版). 中国林业出版社, 北京.]
- Zou JZ, Liu NZ, Xie GH, Jiang JM (1989) Collation and Annotation of Sannong Ji. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [邹介正, 刘乃壮, 谢庚华, 江君谟 (1989) 三农纪校释. 中国农业出版社, 北京.]

(责任编辑: 高连明 责任编辑: 时意专)



•综述•

虫媒传粉植物荞麦的生物学特性与研究进展

吴凌云 黄双全*

(华中师范大学生命科学学院进化与生态学研究所, 武汉 430079)

摘要: 荞麦是禾本科之外的谷物类作物, 具有较高的营养和药用价值。栽培荞麦有甜荞(*Fagopyrum esculentum*)和苦荞(*F. tartaricum*), 这两种一年生草本分别为自交不亲和的二型花柱、自交亲和的同型花柱植物; 前者结实依赖昆虫传粉。根据国内外调查研究, 前人对蓼科荞麦属(*Fagopyrum*)记录了30个物种名, 已有形态学和遗传多样性的调查表明该属的物种多样性中心位于我国西南地区, 特别是长江上游的三江并流区域; 甜荞和苦荞的起源地和祖先物种也认为在该区域。本文在论述前人研究的基础上, 指出对荞麦属的分类修订、野生种质资源的分布、种间关系的调查、优良品种的选育亟待研究。孢粉学和考古学的证据显示在我国长江流域, 人们在4,500年前就开始种植荞麦。荞麦可能曾经是山区人民的主粮, 为孕育长江流域文明提供了食物资源。加强对荞麦基础生物学特性的研究, 运用现代基因组学的方法有望澄清栽培荞麦的起源并探究产量不高的原因, 挖掘和利用其经济和药用价值的性状, 为荞麦成为一类优良的粮食作物提供参考依据。

关键词: 荞麦; 作物起源; 二型花柱; 药用价值; 长江流域; 野生种质资源; 系统发生学; 祖先种

Insect-pollinated cereal buckwheats: Its biological characteristics and research progress

Lingyun Wu, Shuangquan Huang*

Institute of Evolution and Ecology, School of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079

Abstract: Buckwheat is a pseudo-cereal with high nutritional and officinal value, a food crop outside of Poaceae. Cultivated buckwheat includes two species: sweet or common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*), a self-incompatible, distylous annual and bitter or tartary buckwheat (*F. tartaricum*), a self-compatible, homostylous annual herb; the former depends on insect pollination for seed production. Thirty species have been named in the genus *Fagopyrum* (Polygonaceae) in the world. Investigations of morphology and genetic diversity suggest that Southwest China is the diversity center of *Fagopyrum*, especially in the area of Three Parallel Rivers, the upper Yangtze River Valley, where ancestral species of the two buckwheat crops were originated. Previous studies of basic biology on the buckwheat crops are briefly summarized here. Future studies of the taxonomical revision on the genus *Fagopyrum*, collections of wild germplasm resources, exploration of the interspecific relationships and the breeding of cultivars with superior agronomic traits are strongly needed. Palynological and archaeological evidences imply that the buckwheat crop has been cultivated at least 4,500 years in the Yangtze River Valley, and might have ever been a main food for local populations in the mountain areas, providing food resource for emerging of Yangtze River civilization. Deep understanding of the basic biology of buckwheat with modern techniques of genomics could clarify the origin of cultivated buckwheat and factors limiting seed production. The buckwheat could be a superior crop in the mountain areas if the traits with high agronomic and medicinal value can be excavated and exploited.

Key words: *Fagopyrum*; crop origin; distyly; medicinal value; Yangtze River Valley; wild germplasm resources; phylogeny; ancestral species

荞麦是世界上广为种植的谷物类粮食作物, 因其具有药用价值, 现在人们开发了荞麦茶、荞麦酒

收稿日期: 2017-09-09; 接受日期: 2017-12-22

基金项目: 国家自然科学基金(31030016, U1402267)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hsq@mail.ccnu.edu.cn

等农副产品。人们俗称的荞麦是指栽培的两个种,即甜荞和苦荞(图1)。已有的证据表明甜荞(*Fagopyrum esculentum*)和苦荞(*F. tataricum*)是独立的两个种,均起源于我国西南地区长江流域的上游。荞麦是唯一不属于禾本科的、世界主要的谷物类粮食作物;其他谷物类是通过风媒或自花传粉,而荞麦则是虫媒或自花传粉。另外,有别于其他作物,甜荞是二型花柱植物,居群中有两种基因型不同的个体(Wu et al, 2018)。中国被认为是最早栽培荞麦的国家,而且荞麦属的大多数野生近缘物种分布在中国。因此荞麦为我国研究栽培植物的起源、散布和野生资源的利用、植物性系统的演化以及长江流域文明的起源提供了一个好的研究系统。本文试图对前人的研究工作进行小结,提出值得深入研究的问题,以期为我国的粮食安全、资源保护以及生态文明建设提供参考依据。

1 荞麦的栽培历史、种植现状及经济药用价值

对于荞麦的认识及利用,我国自古就有诸多记载,如北魏贾思勰所著的《齐民要术》和明代李时珍撰写的《本草纲目》。前者对荞麦的栽种技术作了专门介绍,后者对荞麦的药用价值进行了描述(赵佐成等, 2007; 任长忠和赵钢, 2015)。长江中下游的孢粉证据表明早在4,500年前长江流域的南部丘陵地区就有荞麦的种植,这与长江地区的农耕文化时间上相吻合(良渚文化, 距今5,900–4,500年)(Yi et al, 2003)。另外,在中国的辽河流域、甘肃西山坪发现的孢粉学证据也表明我国的荞麦文明可能在4,500年前就开始了(Li et al, 2006, 2007; Boivin et al, 2012)。在陕西省和甘肃省汉代墓葬中出土了距今已有约2,000年的荞麦种子实物(陈贤儒, 1960; 李毓芳, 1979)。自西周至春秋时期、南北朝、唐、宋、元、明等各朝不仅记载了荞麦的种植,还记载了其种植技术,而真正开始大范围普及种植的时间是在唐朝,其后对荞麦的药用价值也有了记载,在明代荞麦种植技术更趋于完善(杨明君等, 2008)。这些出土的实物、文字记载表明我国种植荞麦的历史悠久。

荞麦在东亚及其邻近区域广为种植,经朝鲜半岛传入日本。公元800年,荞麦在日本是一种很重要的粮食作物(Wei, 1995)。在13–14世纪,经西伯利亚和俄罗斯南部传入欧洲(Gondola & Papp, 2010)。也

有基于等位酶分析的研究认为,欧洲荞麦是从中国北方沿着“丝绸之路”进行扩散的(Ohnishi, 1993)。据报道,德国是欧洲最早种植荞麦的国家,随后在17世纪,荞麦被引入比利时、法国、意大利和英国(Wei, 1995),并由移民带入北美、阿根廷、巴西和南非(Kreft, 2001)。在17–19世纪,荞麦在西方国家是非常流行的食物(Cawoy et al, 2009)。据联合国粮农组织(FAO, 2014)的统计,全球荞麦的收获面积有2,011,289 ha,总产量1,924,082 t,而且主要分布于北温带(图2)。生产国主要有俄罗斯、中国、乌克兰、法国、波兰、美国、巴西、哈萨克斯坦、立陶宛、日本等(图2);其中在中国收获面积约708,000 ha,年产量约564,900 t,均居世界第二。我国四川省凉山彝族自治州具有种植苦荞的传统,常年种植面积约有46,666 ha,年产量约有10,000 t,苦荞是该自治州的主要粮食作物之一,播种面积约占所有粮食作物种植面积的40–50%(赵佐成等, 2007)。由于水稻、小麦等农作物在云贵川等高海拔地区种植困难,荞麦可能在孕育当地文明中起着极其重要的作用。荞麦在我国的栽培时间可能比藏族种植青稞(*Hordeum vulgare* Linn. var. *nudum* Hook. f.)更早,可能是早期山区人们的重要粮食作物。

近年来,对荞麦理化性质、药用功效及营养价值的研究较多。苦荞产量高于甜荞,种植面积大,是目前研究较多的物种(赵佐成等, 2007)。制成的苦荞茶、苦荞酒、苦荞醋含有抗氧化、调节血糖、防治心血管疾病等多种生物活性物质,是现代一类新兴保健产品。荞麦制成的食品(荞麦馒头、荞麦面条等)还具有促进消化、增强免疫力、预防癌症等作用。临床医学观察表明,苦荞含丰富的黄酮类物质,对糖尿病、高血压、高血脂、冠心病等疾病的治疗都有一定的辅助作用。尤其其中的芦丁(含量0.8–1.5%,其他谷物中几乎没有)可以防治因毛细血管脆弱引起的各种出血病,并用作高血压的辅助治疗剂(赵佐成等, 2007; 任长忠和赵钢, 2015)。Zhang等(2017)的研究获得了苦荞高质量(489.3 Mb)的基因组序列,并解析了芦丁的生物合成,鉴定了芦丁生物合成途径中编码参与代谢的酶的基因及调控这些基因表达的转录因子,同时注释了苦荞中存在大量可能与植物耐铝、抗旱和耐寒相关的新基因。荞麦中含有丰富的蛋白质,含量高达10–14.5%,其中含有赖氨



图1 栽培甜荞和苦荞的花和果实。(A)、(B)、(C)分别代表二型花柱甜荞的花序、长花柱花和短花柱花；(D)同型花柱的苦荞正在结实。

Fig. 1 Flowers and fruits in the two cultivated buckwheat species. (A), (B) and (C) indicate flowering individuals of sweet buckwheat (*Fagopyrum esculentum*), a distylous crop, illustrating long-styled, and short-styled flower, respectively; (D) Fruiting individuals of bitter buckwheat (*F. tartaricum*), a homostylous crop.

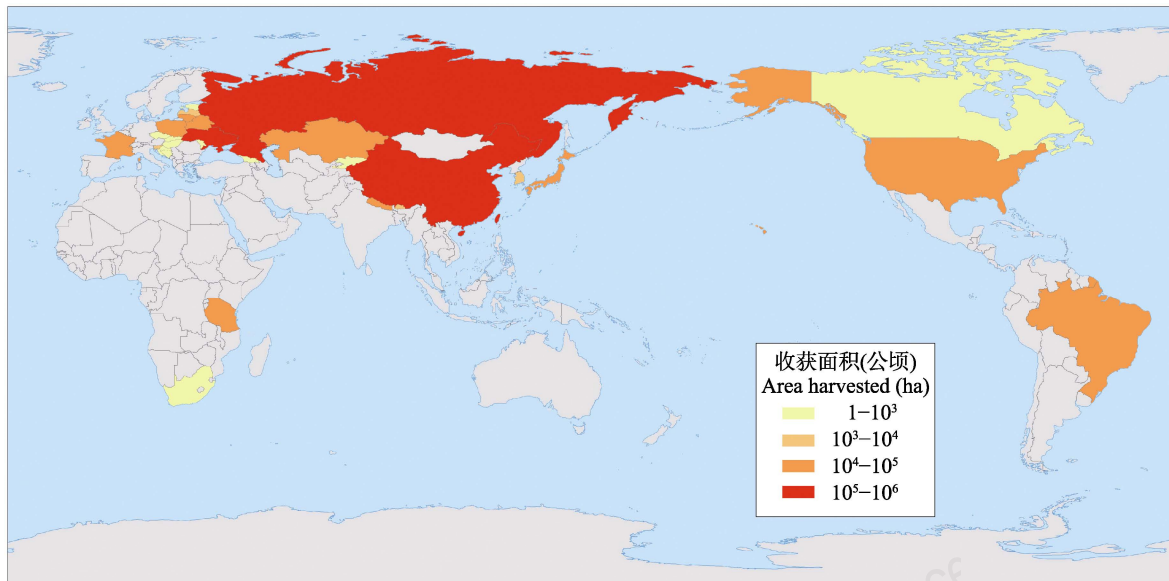


图2 世界范围内荞麦种植现状，显示欧亚大陆普遍栽培，数据来源于FAO (2014)。

Fig. 2 Buckwheat planting status in the world, showing the prevalence of cultivation in Eurasia, data from FAO (2014)

酸、精氨酸等氨基酸，比例适当，很容易被人体吸收利用(赵佐成等, 2007; 任长忠和赵钢, 2015)。研究表明，从荞麦种子中可以分离出多种自然产生的肽，如荞麦抗菌肽、胰蛋白酶抑制剂、抗肿瘤蛋白、降压肽和抗氧化肽(Zhou et al, 2015)。荞麦胰蛋白酶抑制剂除了对胰蛋白酶具有抑制作用外，还对真

菌、革兰氏阳性和革兰氏阴性菌以及多种肿瘤细胞具有抗性(Zhou et al, 2015)。另外荞麦含有丰富的B族维生素及维生素C、E等参与生物体内糖、蛋白质和脂肪代谢的重要微量有机物质，还含有铁、锌、铜、锰、铬、硒等人体必需的微量元素，是一种营养丰富的粮食作物。荞麦中脂肪的含量2.1–2.5%，

含有9种脂肪酸, 大部分为不饱和油酸和亚油酸(赵佐成等, 2007; 陈庆富, 2012)。此外, 荞麦不同于其他禾本科的谷物, 无麸质(gluten-free), 适合对麸质过敏的人食用(Levent & Bilgiçli, 2011)。

2 荞麦的分类地位、系统关系及可能的起源地

2.1 分类地位的归并

荞麦是蓼科荞麦属(*Fagopyrum*)植物, 曾隶属于蓼属(*Polygonum*)。林奈在《植物种志》中把荞麦放于广义的蓼属(*Polygonum sensu lato.*)中; Miller于1754年建立荞麦属(*Fagopyrum* Miller), 随后Moench也独立建立了荞麦属(*Fagopyrum* Moench)。Meissner将荞麦各种归为蓼属中的一个组(*Fagopyrum* sect. Meissn.), 随后他又认为荞麦应该作为一个独立的属(*Fagopyrum* Meissn.) (陈庆富, 2012)。Gross (1913)曾试图对荞麦属进行系统的修订, 但对于荞麦属的分类地位仍有争议。Steward (1930)根据植物的形态特征, 如花序类型、托叶鞘形状、瘦果形状等, 认为荞麦应该作为蓼属中的一个组。荞麦属具有不同的花粉外壁纹饰(Hedberg, 1946), 其染色体基数为8, 而蓼属的基数为10、11、12 (Yukio, 1960), 这些差别支持荞麦独立成属。自国际命名法出台后, 根据优先的原则荞麦属统一为*Fagopyrum* Miller。

《中国植物志》记载荞麦属有15种, 广布于亚洲和欧洲; 其中中国有10种1变种, 有2种为栽培种(甜荞和苦荞, 图1) (Li & Hong, 2003); 至今仍不断有新种被报道。Ohnishi (1998)报道了4个新种, *F. pleioramosum*, *F. callianthum*, *F. capillatum*和*F. homotropicum*。Ohsako和Ohnishi (1998)报道了分布于中国云南和四川的2个新种*F. macrocarpum*和*F. rubrifolium*。Ohsako等(2002)又报道了2个新种*F. gracilipedoides*和*F. jinshaense*。夏明忠等(2007)在中国四川阿坝州发现了花叶野荞麦(*F. polychromofolium*)。刘建林等(2008a, b)报道了中国四川凉山州2种荞麦新种皱叶野荞麦(*F. crispatifolium*)和密毛野荞麦(*F. densivillosum*)。Tang等(2010)在四川普格县螺髻山发现1种新的荞麦普格野荞麦(*F. pugense*)。Shao等(2011)在中国四川发现了汶川野荞麦(*F. wenchuanense*)和羌彩野荞麦(*F. qiangcai*)。Hou等(2015)在中国四川凉山州发现了新种螺髻山野荞麦

(*F. luojishanense*)。Zhou等(2015)在中国四川甘孜藏族自治州发现1种荞麦新种海螺沟野荞麦(*F. hailuogouense*)。Wang等(2017)在中国四川普格县发现新种龙肘山野荞麦(*F. longzhoushanense*)。目前在中国报道的荞麦有30个种(表1), 其中部分种的性系统、生活史和分布也已记录, 但该属的分类修订亟待开展, 特别是结合DNA序列、基因组学的性状以确认这些新命名的合法地位。

2.2 荞麦属种间系统关系

国内外对荞麦属内系统发生关系进行了一系列研究, Yasui和Ohnishi (1998a, b)分别利用*rbcL*, *accD*及其之间的基因间隔区, 以及ITS和rRNA揭示了12个种的系统关系。Ohsako和Ohnishi (2000)通过测叶绿体基因非编码区的核苷酸序列(*trnK*和*trnC* (GCA)-*rpoB*), 研究了荞麦小粒组10个种的种内和种间的系统演化关系。Sharma和Jana (2002)利用随机扩增多态性DNA (random amplified polymorphic DNA, RAPD)分析了荞麦属14个种和2个亚种的系统关系。Nishimoto等(2003)利用2个核基因的核苷酸序列(*FLO/LFY*和*AG*)和3个cpDNA (*rbcL-accD*, *trnK*和*trnC-rpoB*)的片段对荞麦属小粒组系统进化关系进行了分析。Zhou等(2014)分别利用ITS和*matK*构建了10种荞麦的系统树, 认为汶川野荞麦与金荞麦(*F. dibotrys*)亲缘关系很近, 应属于大粒组。胡亚妮等(2016)利用ITS和*ndhF-rpl32*序列构建了10种荞麦的系统树, 并分析了种间关系。Ma等(2009)概述了研究荞麦属遗传多样性的SSR分子标记的开发, 通过SSR标记可获得序列和多样性信息, 有利于了解遗传结构和种间关系。以上系统发生学的结果均表明, 荞麦可以分为两组: 大粒组(*cymosum*)和小粒组(*urophyllum*), 但是对各种间关系目前争论较大, 不同研究方法与分子标记得出的结果不全一致。目前, 甜荞、苦荞和金荞麦的叶绿体全基因组序列都已测出(Logacheva et al, 2008; Cho et al, 2015; Yang et al, 2016), 这将为确定荞麦的种间关系奠定基础。

2.3 栽培荞麦的起源及祖先

关于栽培荞麦的起源地, 早期1883年, De Candolle认为荞麦起源于西伯利亚或中国北方(黑龙江流域) (Matano & Ujihara, 1979)。Steward (1930)总结了蓼族(Trib. Polygoneae)植物的分类和分布, 通过调查标本, 认为荞麦原产于中国南方。根据Steward (1930)对中国西南野生荞麦分类与分布的

总结, Nakao (1957)也认为栽培荞麦可能起源于中国南部。后来一系列地理分布的研究(Chen, 1999; 赵佐成等, 2007; 陈庆富, 2012; 任长忠和赵钢, 2015)表明, 栽培种(甜荞和苦荞)以及2个野生种金荞麦和细柄野荞麦(*F. gracilipes*)分布范围较广, 而其他大多数野生荞麦主要分布在中国云南、四川、

西藏、贵州等西南地区(表1), 特别是金沙江流域野生荞麦资源尤为丰富。近年来, 多个野生新种的发现地均在云南、四川地区(Ohnishi, 1998; Ohsako et al, 2002; Zhou et al, 2015; Tang et al, 2016)。亚洲甜荞的等位酶分析结果表明, 中国南部居群内的变异最大(Ohnishi, 1988)。甜荞的RAPD分析也表明

表1 中国目前已发表的荞麦种类及其性系统、生活型和主要分布区

Table 1 *Fagopyrum* species recorded in China, with descriptions of sexual system, life form and geographic distribution

种名 Species	性系统 Sexual system	生活型 Life form	主要分布区 Distribution
大粒组 Big-achene (cymosum)			
金荞麦 <i>F. dibotrys</i> (D. Don) Hara	二型花柱 Distyly	多年生 Perennial	亚洲、欧洲、美洲等 Asia, Europe, America, etc.
甜荞麦 <i>F. esculentum</i> Moench	二型花柱 Distyly	一年生 Annual	亚洲、欧洲、美洲等 Asia, Europe, America, etc.
大野荞 <i>F. megaspartanum</i> Q. F. Chen	二型花柱 Distyly	多年生 Perennial	中国(云南、西藏、贵州)等 China (Yunnan, Tibet, Guizhou), etc.
毛野荞 <i>F. pilus</i> Q. F. Chen	二型花柱 Distyly	多年生 Perennial	中国(云南、西藏)等 China (Yunnan, Tibet), etc.
汶川野荞麦 <i>F. wenchuanense</i> J. R. Shao	二型花柱 Distyly	一年生 Annual	中国(四川) China (Sichuan)
<i>F. homotropicum</i> Ohnishi	同型花柱 Homostyly	一年生 Annual	中国(云南、四川、西藏)等 China (Yunnan, Sichuan, Tibet), etc.
苦荞麦 <i>F. tataricum</i> (L.) Gaertn.	同型花柱 Homostyly	一年生 Annual	亚洲、欧洲、美洲等 Asia, Europe, America, etc.
左贡野荞 <i>F. zuogongense</i> Q. F. Chen	同型花柱 Homostyly	一年生 Annual	中国(云南、四川、西藏) China (Yunnan, Sichuan)
小粒组 Small-achene (urophyllum)			
<i>F. callianthum</i> Ohnishi	二型花柱 Distyly	一年生 Annual	中国(云南、西藏)、不丹等 China (Yunnan, Tibet), Bhutan, etc.
<i>F. capillatum</i> Ohnishi	二型花柱 Distyly	一年生 Annual	中国(云南)、尼泊尔等 China (Yunnan), Nepal, etc.
心叶野荞麦 <i>F. gilesii</i> (Hemsl.) Hedb.	二型花柱 Distyly	一年生 Annual	中国(云南、四川、西藏) China (Yunnan, Sichuan, Tibet)
纤梗野荞麦	二型花柱 Distyly	一年生 Annual	中国(云南) China (Yunnan)
<i>F. gracilipedoides</i> Ohsako & Ohnishi			
金沙野荞麦	二型花柱 Distyly	一年生 Annual	中国(云南) China (Yunnan)
<i>F. jinshaense</i> Ohsako & Ohnishi			
小野荞麦 <i>F. leptopodium</i> (Diels) Hedb.	二型花柱 Distyly	一年生 Annual	中国(云南、四川等) China (Yunnan, Sichuan, etc.)
线叶野荞麦 <i>F. lineare</i> (Sam.) K. Haraldson	二型花柱 Distyly	一年生 Annual	中国(云南等) China (Yunnan, etc.)
<i>F. macrocarpum</i> Ohsako & Ohnishi	二型花柱 Distyly	一年生 Annual	中国(四川) China (Sichuan)
<i>F. pleioramosum</i> Ohnishi	二型花柱 Distyly	一年生 Annual	中国(云南、四川、西藏)、尼泊尔 China (Yunnan, Sichuan, Tibet), Nepal
美彩野荞麦 <i>F. qiangcai</i> D. Q. Bai	二型花柱 Distyly	一年生 Annual	中国(四川) China (Sichuan)
长柄野荞麦 <i>F. statice</i> (Leveille) Gross	二型花柱 Distyly	多年生 Perennial	中国(云南、贵州) China (Yunnan, Guizhou)
硬枝野荞麦 <i>F. urophyllum</i> Gross	二型花柱 Distyly	多年生 Perennial	中国(云南、四川、甘肃) China (Yunnan, Sichuan, Gansu)
皱叶野荞麦 <i>F. crispifolium</i> J. L. Liu	同型花柱 Homostyly	一年生 Annual	中国(四川) China (Sichuan)
细柄野荞麦	同型花柱 Homostyly	一年生 Annual	中国(云南、四川、贵州、陕西等) China (Yunnan, Sichuan, Guizhou, Shaanxi, etc.)
<i>F. gracilipes</i> (Hemsl.) Dammer			
<i>F. rubrifolium</i> Ohsako & Ohnishi	同型花柱 Homostyly	一年生 Annual	中国(四川) China (Sichuan)
疏穗野荞麦 <i>F. caudatum</i> (Sam.) A. J. Li	不确定 Unknown	一年生 Annual	中国(云南、四川、甘肃) China (Yunnan, Sichuan, Gansu)
密毛野荞麦 <i>F. densivillosum</i> J. L. Liu	不确定 Unknown	一年生 Annual	中国(四川) China (Sichuan)
海螺沟野荞麦 <i>F. hailuogouense</i> J. R. Shao, M. L. Zhou & Q. Zhang	不确定 Unknown	多年生 Perennial	中国(四川) China (Sichuan)
龙肘山野荞麦	不确定 Unknown	一年生 Annual	中国(四川) China (Sichuan)
<i>F. longzhoushanense</i> J. R. Shao			
螺髻山野荞麦 <i>F. luojishanense</i> J. R. Shao	不确定 Unknown	一年生 Annual	中国(四川) China (Sichuan)
花叶野荞麦 <i>F. polychromofolium</i> A. H. Wang J. L. Liu et P. Yang	不确定 Unknown	一年生 Annual	中国(四川) China (Sichuan)
普格野荞麦 <i>F. pugense</i> T. Yu	不确定 Unknown	一年生 Annual	中国(四川) China (Sichuan)

中国南部的多态性比例最高, 因此研究者提出甜荞是从中国南部扩散至亚洲其他国家(Murai & Ohnishi, 1996)。任长忠和赵钢(2015)根据瓦维洛夫的作物起源中心学说及前人的研究, 认为云南西北部可能是栽培苦荞的初生起源中心, 西藏东部和四川中部与南部可能是其次生起源中心; 而野生荞麦主要分布于云南西部和中部, 且云南西部也是苦荞的主产区, 这两个野生荞麦主要分布区可能是中国荞麦的另一个次生起源中心。目前证据支持中国西南部是荞麦属的分布及多样性中心, 也是其起源中心(Ohnishi, 1995; 赵佐成等, 2007; Weisskopf & Fuller, 2014; Tang et al, 2016)。

关于栽培甜荞与苦荞的祖先问题, 目前主要有两种假说。早期研究者认为金荞麦是甜荞和苦荞的祖先(Gross, 1913; Steward, 1930; Hedberg, 1946; Campbell, 1976), 在形态学上金荞麦与甜荞更为接近; 但后来分子水平(cpDNA和同工酶)的分析表明金荞麦与苦荞的亲缘关系更近(Kishima et al, 1995; Yamane & Ohnishi, 2001), 不支持该观点。另一观点认为甜荞和苦荞是独立起源的, 但对于二者的祖先种存在两种不同的观点。一是认为甜荞和苦荞的祖先分别为野生甜荞和野生苦荞, 主要基于甜荞和苦荞野生种的发现及其地理分布特性, 以及亲缘关系分析。Ohnishi (1995)在中国云南发现野生甜荞(*F. esculentum* ssp. *ancestralis*)和野生苦荞(*F. tataricum* ssp. *potanini*), 且与栽培荞麦可以杂交。野生甜荞的分布局限于云南西部和四川, 海拔1,000–1,500 m, 云南金沙江流域和四川雅砻江流域的贫瘠土壤及岩石生境(Ohnishi, 1995, 2004), 其中长江流域上游的三江流域(金沙江、澜沧江和怒江)是野生甜荞的分布中心(赵佐成等, 2007; 陈庆富, 2012)。野生苦荞分布则较为广泛, 青藏高原较寒冷地区都有分布(Ohnishi, 1995, 2004)。甜荞与苦荞的野生祖先的分布区域的不同, 也表明两种栽培荞麦是独立起源的(Ohnishi, 1995; 陈庆富, 2012)。形态特征、同工酶变异和cpDNA的RFLP (restriction fragment length polymorphism)分析表明苦荞与野生苦荞亲缘关系很近、甜荞与野生甜荞亲缘关系很近(Ohnishi, 1995, 1998; Ohnishi & Matsuoka, 1996)。同工酶和AFLP (amplified fragment length polymorphism)分析表明, 我国西藏东部可能是栽培甜荞起源地之一(Ohnishi, 2004)。野生苦荞与栽培苦荞的RAPD和AFLP分析

表明, 栽培苦荞可能起源于中国西藏东部或云南西北部(Tsujii & Ohnishi, 2000, 2001)。另一观点认为甜荞的祖先种是大野荞(*F. megaspartanium*), 而苦荞的祖先种是毛野荞(*F. pilus*)。Chen (1999)认为甜荞和苦荞分别起源于中国西南部较温暖地区和青藏高原东部海拔较高的冷凉地区。甜荞和苦荞的形态学、细胞学、生态适应性、繁殖特点等基本特征分别类似于大野荞和毛野荞(Chen, 1999, 2001; 陈庆富, 2012)。推测毛野荞生长于不利于虫媒传粉的冷凉气候中, 诱发了基因重组和突变, 最后进化成苦荞。虽然目前支持甜荞和苦荞独立起源的证据较多, 但其祖先种的确定主要是日本学者在20世纪90年代开展的; 利用新一代基因组学的方法探寻其可能祖先类群, 成为澄清这一问题的有效途径。

3 荞麦属植物的繁殖生物学特征

荞麦属植物是一年生或多年生草本, 少为半灌木(硬枝野荞麦、大野荞和毛野荞)(Li & Hong, 2003; 陈庆富, 2012)。生境类型广泛, 包括山坡草地、山谷湿地、路边、农田和荒地等(Li & Hong, 2003; 赵佐成等, 2007)。荞麦属的花序总状或伞房状, 辐射对称花两性, 白色、粉色或浅绿色; 花被片5, 雄蕊有8枚, 排成2轮, 外轮5, 内轮3; 花柱3, 胚珠1, 花基部有蜜腺, 单花寿命为1天。花期一般为6–9月, 果期8–10月(Li & Hong, 2003)。栽培荞麦在我国南方可以春秋两季播种。瘦果具3棱, 成熟后由绿色变成灰褐色且易掉落。属的模式种为甜荞(*Fagopyrum esculentum* Moench)。

荞麦属植物的性系统的调查显示该属有同型花柱(homostyly)和二型花柱(distyly)物种(表1, 图1), 我们最近的分析表明该属至少发生过3次从二型花柱向同型花柱的演化(Wu et al, 2017)。二型花柱是指同一物种的不同个体上花药高度与柱头位置交互对应, 表现出交互的雌雄异位现象; 同型花柱是指花药柱头高度没有空间上的分离, 处在同一位置。甜荞为二型花柱的物种, 同型花授粉和自交均不亲和、长花柱花与短花柱花之间的异交授粉才能结实。与典型的异型花柱植物类似, 甜荞长柱花的花粉产量比短柱型高, 而花粉大小比短柱型小(Björkman, 1995)。苦荞为花柱同型、自交亲和(Nishimoto et al, 2003)。另外, 甜荞花相对较大、粉色、花蜜量较大; 而苦荞花小、偏绿色、花蜜量小。

据甜荞和苦荞的转录组测序的结果表明, 这些差别可能与基因的差异性表达有关, 甜荞中与二糖代谢相关的潜在差异表达基因相对丰富, 而葡萄糖、果糖和蔗糖是甜荞花蜜的主要成分(Logacheva et al, 2011)。研究发现*S-ELF3*基因只在甜荞短柱型植株表达, 可能是控制甜荞短柱表型的候选基因, 此基因也可能与自交不亲和性有关(Yasui et al, 2012)。利用构建的甜荞基因组草图作为参考序列, 通过高通量测序标记技术, Yasui等(2016)成功确定了控制甜荞自交不亲和的新的候选基因, 基因组数据库和基因组草图序列可为开发具有优良农艺性状的荞麦品种提供基础。

甜荞和苦荞在生态适应性上也有差异, 甜荞适应比较温暖的气候(最适生长温度: 18–23°C), 若温度低于15°C, 开花就受到抑制, 温暖气候有利于虫媒传粉; 而苦荞能适应比较寒冷的气候(最适生长温度: 12–23°C), 对高温比较敏感, 高温对植株生长发育和产量不利(赵佐成等, 2007; Cawoy et al, 2009; 陈庆富, 2012)。较高温度(25°C以上)会导致荞麦的花萎蔫、种子败育、胚囊畸形以及果实干瘪等(Slawinska & Obendorf, 2001)。荞麦自古以来就有种植, 主要是由于它生长周期短(60–80天)、适应性强, 能有效地利用各种资源(赵佐成等, 2007; 杨明君等, 2008)。

自交不亲和的甜荞依赖传粉者传递花粉才结实, 调查表明访花传粉昆虫是泛化的, 主要包括膜翅目(蜜蜂、熊蜂、独居蜂)、双翅目(食蚜蝇科、丽蝇科等), 另外还有鳞翅目、半翅目、脉翅目等其他昆虫(Jacquemart et al, 2007; Wu et al, 2017)。在许多国家, 蜜蜂被认为是栽培荞麦最普遍且最主要的访花者(Jacquemart et al, 2007)。但不同访花昆虫的传粉效率仍需进一步研究。

4 展望

荞麦是一种很好的药食同源植物。由于荞麦果实成熟后容易脱落的落粒特性, 结实率及产量低下, 对其开发和利用的空间还很大。甜荞两型花之间授粉才能结实, 而苦荞可以自交, 但即使是人工补充授粉, 甜荞的结实率都不到50%, 而苦荞结实率可达80% (作者未发表数据)。由于荞麦自身的生物学特性以及其他大宗作物的发展导致荞麦播种面积呈减少趋势, Jacquemart等(2012)质疑了荞麦是否仍

然是有前途的作物。为保障国家粮食安全, 开发新的主粮作物被我国政府提上日程。荞麦作为一种起源于中国的粮食作物, 与长江流域文明的发展密不可分。但是我们目前对其生物学特性、起源地, 如何提高荞麦产量和种植技术方面还有待深入研究, 培育出自交亲和的甜荞品种有利于提高甜荞的产量, 从而扩大其种植范围。该属具有二型和同型花柱物种, 为性系统演化的研究提供了好的模式系统。我们正在同国内基因组学的同行合作, 将在近期完成甜荞的全基因组测序, 为回答这一演化问题和挖掘优良的农艺性状奠定基础。

目前的研究主要集中在栽培的甜荞和苦荞, 对于我国西南丰富的野生荞麦资源研究甚少, 对于这些野生种质资源应该加以保护和利用。据研究野生金荞麦的根茎具有抑菌、抗炎和抗肿瘤等作用(赵佐成等, 2007), 我们2012–2015年在四川、云南进行野外调查时, 注意到大量野生资源遭到破坏, 有些种群已经消失。对二型花柱植物, 种群中两种表型的比例偏离1:1将影响有性繁殖, 加剧了地方种群的灭绝。对于这些珍贵的资源植物的家底需要调查并实行有效的保护措施, 避免陷入濒临灭绝的境地。对于荞麦属的分类地位及栽培荞麦的祖先种仍存在诸多争议, 在开展野外种质资源收集的同时, 需要厘清该属的系统发生与演化关系。

致谢: 感谢赵佐成教授给予荞麦项目的指导和大力帮助, 感谢陈家宽教授从南昌大学专项中支付本文的出版费。

参考文献

- Björkman T (1995) The effectiveness of heterostyly in preventing illegitimate pollination in dish-shaped flowers. *Sex Plant Reproduction*, 8, 143–146.
- Boivin N, Fuller DQ, Crowther A (2012) Old World globalization and the Columbian exchange: Comparison and contrast. *World Archaeology*, 44, 452–469.
- Campbell CG (1976) Buckwheat: *Fagopyrum* (Polygonaceae). In: *Evolution of Crop Plants* (ed. Simmonds NW), pp. 235–237. Longman, London & New York.
- Cawoy V, Ledent JF, Kinet JM, Jacquemart AL (2009) Floral biology of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 3, 1–9.
- Chen QF (1999) A study of resources of *Fagopyrum* (Polygonaceae) native to China. *Botanical Journal of the Linnean*

- Society, 130, 53–64.
- Chen QF (2001) Discussion on the origin of cultivated buckwheat in genus *Fagopyrum* (Polygonaceae). In: Proceedings of the 8th International Symposium on Buckwheat, pp. 206–213, August, Chunchon, Republic of Korea.
- Chen QF (2012) Plant Sciences on Genus *Fagopyrum*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈庆富 (2012) 荞麦属植物科学. 科学出版社, 北京.]
- Chen XR (1960) Excavation of Han Tombs in Mozuizi, Wuwei, Gansu Province. *Archaeology*, (9), 15–28. (in Chinese) [陈贤儒 (1960) 甘肃武威磨咀子汉墓发掘. 考古, (9), 15–28.]
- Cho KS, Yun BK, Yoon YH, Hong SY, Mekapogu M, Kim KH, Yang TJ (2015) Complete chloroplast genome sequence of tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) and comparative analysis with common buckwheat (*F. esculentum*). *PLoS ONE*, 10, e0125332.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) (2014) Production of Buckwheat by Countries. <http://www.fao.org/home/en/> (accessed on 2017-05-13).
- Gondola I, Papp PP (2010) Origin, geographical distribution and phylogenetic relationships of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Buckwheat*, 2, 17–32.
- Gross MH (1913) Remarques sur les Polygonées de l'Asie Orientale. *Bulletin de Géographie Botanique*, 23, 7–32.
- Hedberg O (1946) Pollen morphology in the genus *Polygonum* L. (s. lat.) and its taxonomical significance. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 40, 371–404.
- Hou LL, Zhou ML, Zhang Q, Qi LP, Yang XB, Tang Y, Zhu XM, Shao JR (2015) *Fagopyrum luojishanense*, a new species of Polygonaceae from Sichuan, China. *Novon*, 24, 22–26.
- Hu YN, Zhang ZW, Wu B, Gao J, Li YQ (2016) Genetic relationships of buckwheat species based on the sequence analysis of ITS and *ndhF-rpl32*. *Biodiversity Science*, 24, 296–303. (in Chinese with English abstract) [胡亚妮, 张宗文, 吴斌, 高佳, 李艳琴 (2016) 基于ITS和 $ndhF-rpl32$ 序列的荞麦种间亲缘关系分析. 生物多样性, 24, 296–303.]
- Jacquemart AL, Cawoy V, Kinet JM, Ledent JF, Quinet M (2012) Is buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) still a valuable crop today? *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 6, 1–10.
- Jacquemart AL, Gillet C, Cawoy V (2007) Floral visitors and the importance of honey bee on buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) in central Belgium. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 82, 104–108.
- Kishima Y, Ogura K, Mizukami K, Mikami T, Adachi T (1995) Chloroplast DNA analysis in buckwheat species: Phylogenetic relationships, origin of the reproductive systems and extended inverted repeats. *Plant Science*, 108, 173–179.
- Kreft I (2001) Buckwheat research, past, present and future perspectives 20 years of internationally coordinated research. In: Proceedings of the 8th International Symposium on Buckwheat, pp. 361–366, August, Chunchon, Republic of Korea.
- Levent H, Bilgiçli N (2011) Enrichment of gluten-free cakes with lupin (*Lupinus albus* L.) or buckwheat (*Fagopyrum esculentum* M.) flours. *International Journal of Food Sciences and Nutrition*, 62, 725–728.
- Li AR, Hong SP (2003) *Fagopyrum*. <http://foc.eflora.cn/> (accessed on 2017-10-02)
- Li X, Dodson J, Zhou X, Zhang H, Masutomoto R (2007) Early cultivated wheat and broadening of agriculture in Neolithic China. *Holocene*, 17, 555–560.
- Li YF (1979) Western Han Tombs in Maquan, Xianyang, Shaanxi Province. *Archaeology*, (2), 125–135. (in Chinese) [李毓芳 (1979) 陕西咸阳马泉西汉墓. 考古, (2), 125–135.]
- Li YY, Willis KJ, Zhou LP, Cui HT (2006) The impact of ancient civilization on the northeastern Chinese landscape: Palaeoecological evidence from the Western Liaohe River Basin, Inner Mongolia. *Holocene*, 16, 1109–1121.
- Liu JL, Tang Y, Xia MZ, Shao JR, Cai GZ, Luo Q, Sun JX (2008a) *Fagopyrum crispatifolium* J. L. Liu, a new species of Polygonaceae from Sichuan, China. *Journal of Systematics and Evolution*, 46, 929–932. (in Chinese with English abstract) [刘建林, 唐宇, 夏明忠, 邵继荣, 蔡光泽, 罗强, 孙俊秀 (2008a) 中国四川蓼科荞麦属一新种——皱叶野荞麦. 植物分类学报, 46, 929–932.]
- Liu JL, Tang Y, Xia MZ, Shao JR, Cai GZ, Luo Q, Sun JX (2008b) *Fagopyrum densovillosum* J. L. Liu, a new species of Polygonaceae from Sichuan, China. *Bulletin of Botanical Research*, 28, 530–533. (in Chinese with English abstract) [刘建林, 唐宇, 夏明忠, 邵继荣, 蔡光泽, 罗强, 孙俊秀. (2008b). 中国荞麦属(蓼科)一新种——密毛野荞麦. 植物研究, 28, 530–533.]
- Logacheva MD, Kasianov AS, Vinogradov DV, Samigullin TH, Gelfand MS, Makeev VJ, Penin AA (2011) De novo sequencing and characterization of floral transcriptome in two species of buckwheat (*Fagopyrum*). *BMC Genomics*, 12, 30.
- Logacheva MD, Samigullin TH, Dhingra A, Penin AA (2008) Comparative chloroplast genomics and phylogenetics of *Fagopyrum esculentum* ssp. *ancestrale*—a wild ancestor of cultivated buckwheat. *BMC Plant Biology*, 8, 59.
- Ma KH, Kim NS, Lee GA, Lee SY, Lee JK, Yi JY, Park YJ, Kim TS, Gwag JG, Kwon SJ (2009) Development of SSR markers for studies of diversity in the genus *Fagopyrum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 119, 1247–1254.
- Matano T, Ujihara A (1979) Agroecological classification and geographical distribution of the common buckwheat, *Fagopyrum esculentum* M. in the East Asia. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 13, 157–162.
- Murai M, Ohnishi O (1996) Population genetics of cultivated common buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench X.

- Diffusion routes revealed by RAPD markers. *Genes & Genetic Systems*, 71, 211–218.
- Nakao S (1957) Transmittance of cultivated plants through the Sino-Himalayan route. In: Peoples of Nepal Himalaya (ed. Kihara H), pp. 397–420. Fauna and Flora Research Society, Kyoto.
- Nishimoto Y, Ohnishi O, Hasegawa M (2003) Topological incongruence between nuclear and chloroplast DNA trees suggesting hybridization in the urophyllum group of the genus *Fagopyrum* (Polygonaceae). *Genes & Genetic Systems*, 78, 139–153.
- Ohnishi O (1988) Population genetics of cultivated common buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench. VII. Allozyme variability in Japan, Korea, and China. *The Japanese Journal of Genetics*, 63, 507–522.
- Ohnishi O (1993) Population genetics of cultivated common buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench. VIII. Local differentiation of land races in Europe and the silk road. *The Japanese Journal of Genetics*, 68, 303–316.
- Ohnishi O (1995) Discovery of new *Fagopyrum* species and its implication for the studies of evolution of *Fagopyrum* and of the origin of cultivated buckwheat. In: Proceedings of the 6th International Symposium on Buckwheat, pp. 175–190, August, Shinshu, Japan.
- Ohnishi O (1998) Search for the wild ancestor of buckwheat. I. Description of new *Fagopyrum* (Polygonaceae) species and their distribution in China and the Himalayan hills. *Fagopyrum*, 15, 18–28.
- Ohnishi O (2004) On the origin of cultivated buckwheat. In: Proceedings of the 9th International Symposium on Buckwheat, pp. 18–22, August, Prague, Czech.
- Ohnishi O, Matsuoka Y (1996) Search for the wild progenitor of buckwheat. II. Taxonomy of *Fagopyrum* (Polygonaceae) species based on morphology, isozymes and cpDNA variability. *Genes & Genetic Systems*, 71, 383–390.
- Ohsako T, Ohnishi O (1998) New *Fagopyrum* species revealed by morphological and molecular analyses. *Genes & Genetic Systems*, 73, 85–94.
- Ohsako T, Ohnishi O (2000) Intra- and interspecific phylogeny of wild *Fagopyrum* (Polygonaceae) species based on nucleotide sequences of noncoding regions in chloroplast DNA. *American Journal of Botany*, 87, 573–582.
- Ohsako T, Yamane K, Ohnishi O (2002) Two new *Fagopyrum* (Polygonaceae) species, *F. gracilipedoides* and *F. jinshaense* from Yunnan, China. *Genes & Genetic Systems*, 77, 399–408.
- Ren CZ, Zhao G (2015) Chinese Buckwheat Science. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [任长忠, 赵钢 (2015) 中国荞麦学. 中国农业出版社, 北京.]
- Shao JR, Zhou ML, Zhu XM, Wang DZ, Bai DQ (2011) *Fagopyrum wenchuanense* and *Fagopyrum qiangcai*, two new species of Polygonaceae from Sichuan, China. *Novon*, 21, 256–261.
- Sharma TR, Jana S (2002) Species relationships in *Fagopyrum* revealed by PCR-based DNA fingerprinting. *Theoretical and Applied Genetics*, 105, 306–312.
- Slawinska J, Obendorf RL (2001) Buckwheat seed set *in planta* and during *in vitro* inflorescence culture: Evaluation of temperature and water deficit stress. *Seed Science Research*, 11, 223–233.
- Steward AN (1930) The Polygoneae of Eastern Asia. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University, 5, 1–129.
- Tang Y, Ding MQ, Tang YX, Wu YM, Shao JR, Zhou ML (2016) Germplasm resources of buckwheat in China. In: Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat (eds Zhou ML, Kreft I, Woo SH, Chungoo NK, Wieslander G), pp. 13–20. Academic Press, London.
- Tang Y, Zhou ML, Bai DQ, Shao JR, Zhu XM, Wang DZ, Tang YX (2010) *Fagopyrum pugense* (Polygonaceae), a new species from Sichuan, China. *Novon*, 20, 239–242.
- Tsuji K, Ohnishi O (2000) Origin of cultivated tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) revealed by RAPD analyses. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 47, 431–438.
- Tsuji K, Ohnishi O (2001) Phylogenetic relationships among wild and cultivated tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum* Gaert.) populations revealed by AFLP analyses. *Genes & Genetic Systems*, 76, 47–52.
- Wang CL, Li ZQ, Ding MQ, Tang Y, Zhu XM, Liu JL, Shao JR, Zhou ML (2017) *Fagopyrum longzhoushanense*, a new species of Polygonaceae from Sichuan, China. *Phytotaxa*, 291, 73–80.
- Wei YM (1995) Buckwheat production in China. In: Proceedings of the 6th International Symposium on Buckwheat, pp. 24–29, August, Shinshu, Japan.
- Weisskopf A, Fuller DQ (2014) Buckwheat: Origins and development. In: Encyclopedia of Global Archaeology (ed. Smith C), pp. 1025–1028. Springer-Verlag, New York.
- Wu LY, Chang FF, Liu SJ, SW Armbruster, Huang SQ (2018) Heterostyly promotes compatible pollination in buckweats: Comparisons of intraflower, intraplant, and interplant pollen flow in distylous and homostylous *Fagopyrum*. *American Journal of Botany*, 105, 108–116.
- Wu LY, Wang B, Schoen DJ, Huang SQ (2017) Transitions from distyly to homostyly are associated with floral evolution in the buckwheat genus (*Fagopyrum*). *American Journal of Botany*, 104, 1232–1240.
- Xia MZ, Wang AH, Cai GZ, Yang P, Liu JL (2007) A new variety of *Fagopyrum* Polygonaceae discovered in Sichuan, China—*Fagopyrum polychromofolium* A. H. Wang, J. L. Liu et P. Yang. *Journal of Xichang College*, 21, 11–13. (in Chinese with English abstract) [夏明忠, 王安虎, 蔡光泽, 杨坪, 刘建林 (2007) 中国四川荞麦属(蓼科)一新种——花叶野荞麦. 西昌学院学报, 21, 11–13.]
- Yamane K, Ohnishi O (2001) Phylogenetic relationships

- among natural populations of perennial buckwheat, *Fagopyrum cymosum* Meisn., revealed by allozyme variation. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 48, 69–77.
- Yang J, Lu C, Shen Q, Yan Y, Xu C, Song C (2016) The complete chloroplast genome sequence of *Fagopyrum cymosum*. *Mitochondrial DNA Part A*, 27, 2410–2411.
- Yang MJ, Guo ZX, Yang Y, Chen YQ (2008) A brief history of buckwheat cultivation in China. *Inner Mongolia Agricultural Science and Technology*, (5), 85–86. (in Chinese) [杨明君, 郭忠贤, 杨媛, 陈有清 (2008) 我国荞麦种植简史. *内蒙古农业科技*, (5), 85–86.]
- Yasui Y, Hirakawa H, Ueno M, Matsui K, Katsube-Tanaka T, Yang SJ, Aii J, Sato S, Mori M (2016) Assembly of the draft genome of buckwheat and its applications in identifying agronomically useful genes. *DNA Research*, 23, 215–224.
- Yasui Y, Mori M, Aii J, Abe T, Matsumoto D, Sato S, Hayashi Y, Ohnishi O, Ota T (2012) *S-LOCUS EARLY FLOWERING 3* is exclusively present in the genomes of short-styled buckwheat plants that exhibit heteromorphic self-incompatibility. *PLoS ONE*, 7, e31264.
- Yasui Y, Ohnishi O (1998a) Interspecific relationships in *Fagopyrum* (Polygonaceae) revealed by the nucleotide sequences of the *rbcL* and *accD* genes and their intergenic region. *American Journal of Botany*, 85, 1134–1142.
- Yasui Y, Ohnishi O (1998b) Phylogenetic relationships among *Fagopyrum* species revealed by the nucleotide sequences of the ITS region of the nuclear rRNA gene. *Genes & Genetic Systems*, 73, 201–210.
- Yi S, Saiton T, Zhao Q, Wang P (2003) Vegetation and climate changes in the Changjiang (Yangtze River) Delta, China, during the past 13,000 years inferred from pollen records. *Quaternary Science Reviews*, 22, 1501–1519.
- Yukio D (1960) Cytological studies in *Polygonum* and related genera. *Botanical Magazine (Tokyo)*, 73, 337–340.
- Zhang LJ, Li XX, Ma B, Gao Q, Du HL, Han YH, Li Y, Cao YH, Qi M, Zhu YX, Lu HW, Ma MC, Liu LL, Zhou JP, Nan CH, Qin YJ, Wang J, Cui L, Liu HM, Liang CZ, Qiao ZJ (2017) The Tartary buckwheat genome provides insights into rutin biosynthesis and abiotic stress tolerance. *Molecular Plant*, 10, 1224–1237.
- Zhao ZC, Li BG, Zhou MD (2007) Resources of Tartary Buckwheat and Related Wild Species in China. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu. (in Chinese with English abstract) [赵佐成, 李伯刚, 周明德 (2007) 中国苦荞及其近缘野生种资源. 四川科技出版社, 成都.]
- Zhou ML, Wang CL, Wang DZ, Zheng YD, Li FL, Zhu XM, Tang YX, Shao JR, Tang Y, Wu YM (2014) Phylogenetic relationship of four new species related to southwestern Sichuan *Fagopyrum* based on morphological and molecular characterization. *Biochemical Systematics and Ecology*, 57, 403–409.
- Zhou ML, Zhang Q, Zheng YD, Tang Y, Li FL, Zhu XM, Shao JR (2015) *Fagopyrum hailuogouense* (Polygonaceae), one new species from Sichuan, China. *Novon*, 24, 222–224.
- Zhou X, Wen L, Li Z, Zhou Y, Chen Y, Lu Y (2015) Advance on the benefits of bioactive peptides from buckwheat. *Phytochemistry Reviews*, 14, 381–388.

(责任编辑: 卢宝荣 责任编辑: 时意专)



•综述•

长江流域林木资源的重要性及种质资源保护

叶俊伟^{1,2} 张云飞² 王晓娟² 蔡荔² 陈家宽^{3*}

1 (中国科学院昆明植物研究所中国西南野生生物种质资源库, 昆明 650201)

2 (上海科技馆上海自然博物馆自然史研究中心, 上海 200127)

3 (复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200438)

摘要: 中国长江流域有着丰富的林木资源, 包含极高水平的物种多样性、特有性和遗传多样性。根据考古证据, 在旧石器和新石器时代长江文明早期的孕育与发展中, 林木在食物、能源、工具、建筑和舟船中的应用起到了关键作用。现在, 长江流域和珠江流域逐渐成为国内木材供给的热点地区。面对木材供给总量不足和大径级木材结构性短缺问题, 长江流域林木资源将是未来国内木材安全的重要保障。这使得林木种质资源的保护更加迫切。针对长江流域林木种质资源保护存在的家底不清和保存体系不完善问题, 我们应尽快完成林木种质资源的全面调查和重要树种的多样性分析; 完善原地、异地和设施保存相结合的保存体系。

关键词: 长江流域; 林木种质资源; 长江文明; 木材安全; 保存体系

The significance of forest resources and the conservation of germplasm resources in the Yangtze River Basin

Junwei Ye^{1,2}, Yunfei Zhang², Xiaojuan Wang², Li Cai², Jiakuan Chen^{3*}1 *Germplasm Bank of Wild Species in Southwest China, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201*2 *Natural History Research Center for Shanghai Natural History Museum, Shanghai Science & Technology Museum, Shanghai 200127*3 *Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200438*

Abstract: The Yangtze River Basin in China has abundant forest resources, including high species diversity, endemism, and genetic diversity. According to archaeological evidence, forest resources played a substantial role during the formation and development of Yangtze River Civilization in the Paleolithic and Neolithic Age. Food, energy, tools, architecture, and boats were all derived from forest resources. At present, the Yangtze River Basin and Pearl River Basin have become the domestic center of wood supply in China. Faced with insufficient timber supply and shortages of large diameter timber, responsible management of the Yangtze River Basin forest resources is crucial to guarantee domestic timber security in the future. Understanding the status of remaining resources and creating an improved preservation system are needed to effectively conserve forest germplasm resources in the Yangtze River Basin. A comprehensive investigation of forest germplasm resources and diversity analyses of important tree species and a preservation system that is composed of *in situ*, *ex situ* and *vitro* preservation is urgently needed.

Key words: Yangtze River Basin; forest germplasm resource; Yangtze River civilization; wood security; preservation system

长江流域因其独特的自然地理特征和自然资源资本, 不仅是中华文明重要的起源地之一, 也是我国目前资源最丰富、经济最集中的巨型产业带(李

琴和陈家宽, 2017)。依托长江流域黄金水道, 我国提出了长江经济带发展战略, 该战略以“生态优先, 绿色发展; 共抓大保护, 不搞大开发”为总要求, 将

收稿日期: 2017-10-18; 接受日期: 2018-02-28

基金项目: 国家自然科学基金(31600301)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jkchen@fudan.edu.cn

生态环境保护摆在了首要位置。林木资源负载了高水平的物种多样性和遗传多样性,有经济、生态、社会、文化等多重重要功能,在生态系统稳定性维持、生态环境保护及社会经济发展中极其重要。长江流域因复杂的地质活动和气候变化历史及多样的地形环境条件,形成了丰富的林木资源(Qiu et al, 2011; 应俊生和陈梦玲, 2011)。

本文将从林木资源在长江文明早期孕育与发展以及国内木材安全中的重要性出发,揭示林木种质资源保护的紧迫性,并针对保护工作中仍存在的问题,提出相应的对策与建议。

1 长江流域林木资源现状

长江流域总面积为18,000万ha(图1),占中国陆地总面积的18.8%。该流域主要位于亚热带常绿阔叶林区,并包括青藏高原植被区的一部分(吴征镒等, 2011)。全流域森林面积11,000万ha,占全国森林总面积的56.5%,森林覆盖率为29.2%。因复杂的地质活动和气候变化历史及多样的地形和环境条件,该流域形成了丰富的林木资源(Qiu et al, 2011; 应俊生和陈梦玲, 2011),包含高水平的物种多样性和特有性。在中国种子植物物种多样性最高的3个热点地区中,有2个位于长江流域,分别是横断山脉地区和华中地区,各有种子植物7,954种和6,390种,分别占全国总数的28%和22%左右;各有中国特有植物5,079种和4,035种,分别占该地区种子植物总数的63.9%和63.1%(应俊生和陈梦玲, 2011)。长江流域分布有珍稀濒危植物154种,占全国总数的39.7%,有国家重点保护植物126种,占全国总数的42.9%(李红清等, 2008)。在华中和华南地区的20个中国特有植物分布中心中,长江流域有10个,并包含了特有性最高的3个(图1, López-Pujol et al, 2011)。长江流域的用材树种同样丰富,根据《中国植物志》(<http://frps.eflora.cn/jingji/6/>),中国有用材树种1,100余种,该流域有约540种,占全国用材树种总数的49%左右。

长江流域的林木物种在多样的生境中经过长时间的演化,在不同区域内产生了显著差异,形成丰富的种内遗传多样性。首先,与华北和东北地区相比,长江流域林木物种的种群内和区域内的遗传多样性更高(Qiu et al, 2011),说明该流域内的林木遗传资源更丰富。其次,对杉木(*Cunninghamia*

lanceolata)、马尾松(*Pinus massoniana*)、檫木(*Sassafras tzumu*)等重要造林树种的种源试验研究发现,很多树种都有显著的地理变异,主要表现在形态特征、生长量、适应性和木材性质等方面(顾万春, 2001)。如杉木的物候期和耐寒性等与纬度呈明显的负相关,生长和抗逆性与气候生态条件相关,且以纬向变异为主(顾万春, 2001)。最后,该流域不同区域间的遗传成分也往往明显不同,有多条普遍存在的遗传间断(叶俊伟等, 2017)。如在杉木的12个地理种源中,广东、广西、湖南、贵州和江西的共6个聚为一类,福建、浙江、湖北和安徽的共4个聚为一类,四川和陕西的2个聚为一类(陈由强和叶冰莹, 2001)。

2 长江流域林木资源与长江文明早期发展

人类文明形态的进化史也是人与自然互动关系的发展史。人类早期文明发端于两河流域、尼罗河流域、印度河流域及长江与黄河流域,只有中华文明发源于湿润森林植被区(陈家宽和李琴, 2014)。因此,长江文明早期的孕育与发展离不开森林提供的各种资源。在旧石器时代,林木在能源、食物、工具和住处等方面影响了人类的生存。在新石器时代,林木在建筑和舟船等中的应用为人类定居和文化交流等创造了条件。

2.1 旧石器时代

在旧石器时代,林木与人类的紧密联系体现在能源、食物、工具和住处等方面。对植物果实、茎叶和块根等的采集是该时期长江流域人类食物的重要来源(熊大桐, 1995)。在满足工具产生的3个充分必要条件(动力、能力和智力)后,林木最先被人类用来制作工具(罗建举, 2015)。“构木为巢”、“钻木取火”、“民不知衣服,夏多积薪,冬则炆之”等说法表明了林木在人类住处和能源方面的应用。从考古证据看,旧石器时代的木制工具和木巢结构已几乎无从考究,用火遗迹也寥寥无几,目前仅有两处(熊大桐, 1995)。在距今170万年前的云南元谋县遗址中,发现了大量与哺乳动物化石伴生的炭屑以及两块黑色的骨头,经鉴定可能是被烧过的,均是用火的痕迹;在距今50—40万年前的安徽和县遗址中,也同样发现了火烧的骨头和灰烬(熊大桐, 1995)。

2.2 新石器时代

在距今约一万年,中国进入新石器时代。在

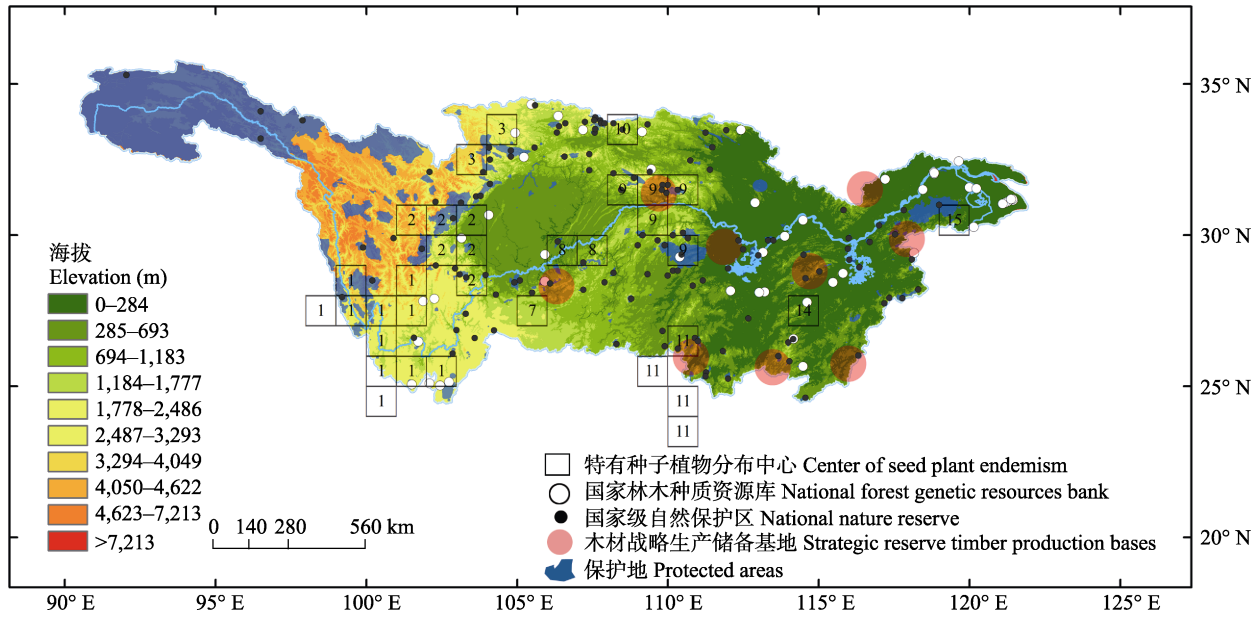


图1 长江流域的保护地(蓝色区域)、国家级自然保护区(黑点)、国家林木种质资源库(白点)、木材战略生产储备基地(红色区域)和特有种子植物分布中心(黑色方框)。保护地数据来源于WDPA (World Database on Protected Areas, <https://www.protectedplanet.net/>)。特有种子植物分布中心数据来自López-Pujol等(2011), 方框中的数字表示按特有性高低排序的特有中心。

Fig. 1 Protected areas (blue region), national nature reserve (black point), national forest genetic resources bank (white point), strategic reserve timber production bases (red region) and center of seed plant endemism (black square) in Yangtze River Basin. Data of protected areas from WDPA (World Database on Protected Areas, <https://www.protectedplanet.net/>). Data of center of seed plant endemism from López-Pujol et al (2011), number in the square indicates the endemic center in sequence of level of plant endemism.

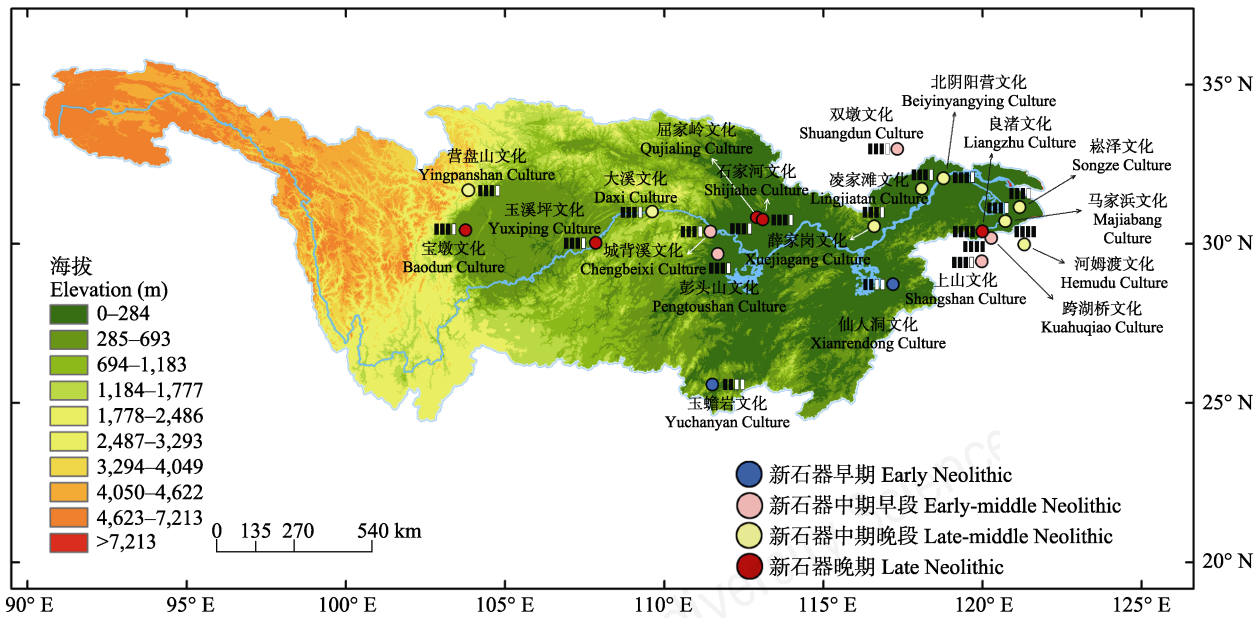


图2 不同时期长江文明对林木的利用方式。黑色方框从左至右分别表示林木在能源、工具, 建筑和独木舟中的应用, 白色表示无此应用。新石器早期: 12,000–9,000年前; 新石器中期早段: 9,000–7,000年前; 新石器中期晚段: 7,000–5,000年前; 新石器晚期: 5,000–4,000年前。

Fig. 2 Wood utilizations of Yangtze River Civilization in different phases. From left to right, the black square indicates wood utilizations in energy, tools, architecture and boat, white indicate no such utilization. Early Neolithic, 12,000–9,000 BP; Early-middle Neolithic, 9,000–7,000 BP; Late-middle Neolithic, 7,000–5,000 BP; Late Neolithic, 5,000–4,000 BP.

长江流域上、中和下游分别形成了多样且相对独立的文化,不同时期主要的文化几乎可以连成一个系统而完整的过程(李琴和陈家宽,2017)。该流域主要的文化包括上游的营盘山、宝墩文化,中游的玉蟾岩、城背溪、屈家岭文化,以及下游的跨湖桥、良渚、河姆渡文化等(图2)。新石器时代磨制石器的出现使长江流域人类对林木的利用方式更加广泛(熊大桐,1995),主要表现在能源、工具、建筑和舟船中(图2)。

在新石器初期约一万年前的玉蟾岩和仙人洞遗址中,已有大量陶器出土,表明人类已完全掌握了火的使用,反映了林木在能源方面的重要性。从新石器时代长江文明遗址出土的核桃(*Juglans* sp.)、锥栗(*Castanea* sp.)等果实遗存看,采集仍是该时期长江流域人类主要的食物获取方式。

新石器时代木制工具的应用较旧石器时代更为多样化。新石器时代初期出土的穿孔石器很可能是与木结合使用,表明林木是生产工具的重要组成部分。最早的木制工具在新石器中期早段(距今约9,000–7,000年)的跨湖桥和彭头山文化遗址中发现,少量的木制工具涵盖了生产、渔猎和纺织等功能。最为多样化的木制工具在新石器中期晚段(距今约7,000–5,000年)出现,在河姆渡和钱山漾文化遗址中发现了木柄、木杵、木矛、木刀、木铲和木碗等大量生产和生活工具。除木器外,新石器晚期(距今约5,000–4,000年)的良渚文化遗址中还出土了200多件竹编器物,包括筍、竹席、篓、篮、箩和簸箕等,所用的竹篾多数经过磨光,与现代工艺已相差无几(林华东,1998)。

农耕文明的发展是长江流域人类结束频繁迁移得以定居的前提,木构建筑的出现和发展为定居创造了条件,村落开始形成(邓先瑞和吴宜进,2003)。在新石器中期早段的上山、跨湖桥和彭头山等文化遗址中,在房屋建筑遗迹均发现了“柱洞”结构,可能为木骨泥墙建筑的遗迹,即在房基周围立木柱,通过捆绑编制的竹片或竹竿作为骨架,或直接用烧制土块构筑,内外再涂抹草拌泥而成的建筑。在新石器中期晚段,长江流域文明遗迹的数量和面积均有显著增加(朱诚等,2015),可能与木构建筑的发展有关,因为在长江流域不同地区均发现了木骨泥墙建筑的遗迹(图2)。与此同时,为适应江南地区潮湿多雨的自然环境,河姆渡文化还创造性地

用木材建造干栏式建筑,使用木材为主要材料。在新石器晚期,木构建筑进一步发展。如在良渚文化遗址中,不仅出现了大跨度屋顶,内设柱子或重檐,加设回廊的房屋,还发现了木构的水井、窖藏、礼仪和祭祀等建筑(林华东,1998)。

人类的定居离不开水,除饮用外,交通也是必要的条件。舟船的发明和使用扩大了渔猎范围和活动空间。利用木材可漂浮的特性,人类最早的水上交通工具为筏,随后将木材挖空而成的独木舟可增大浮力、提高载重。从考古学看,新石器时代火和石斧的出现使人能够制造独木舟。在新石器时代中期和晚期的跨湖桥、河姆渡、良渚文化遗址中均有木桨出土,从侧面反映了舟船的使用(图2)。跨湖桥文化遗址还出土了现存最早的独木舟,其中舟体最大的是整棵马尾松火烧镑削而成,长达5.6 m。舟船对生产、交换及文化的传播与交流也至关重要。如江苏南京与广州飞鹅岭青山岗出土了相同的印纹硬陶,渤海湾长岛遗址也出土了浙江河姆渡的陶釜;有段石斧作为浙江新石器时代文明的代表艺术品,在太平洋诸岛甚至美洲都有发现,表明长江流域的文明可能通过舟船在国内外广泛传播。

在新石器时代后,林木对自然科学及人文科学等的发展也做出了巨大的贡献(罗建举,2015)。值得一提的是,随着木构建筑的发展,许多宫殿、寺庙和民居都采用木材制作梁、架、檩、柱、斗拱、雀替等构件并用榫卯结合。其灵活的风格、合理的布局、适宜的建筑体量及精巧的装修在世界享有盛誉,是5个最古老的建筑体系之一。

3 长江流域林木资源与国内木材安全

3.1 国内木材产业发展历史

自新中国成立以来,国内木材产业的发展经历了四个阶段(闫振,2014)。第一是木材生产为主阶段。林业在打破经济封锁、保障和支援国家经济建设方面发挥了重要作用。东北国有林场是木材的主要供给来源,进口原木比例约为5% (图3)。第二是生态恢复过渡阶段。自20世纪70年代开始,三北防护林工程和太行山绿化工程等重点林业工程建设相继启动,为保障木材供给,国家在1984年实施了一亿亩速生丰产林基地建设,使得木材来源开始向用材林转移。在此阶段,进口原木的比例有小幅提高(图3b)。此时南方用材林以中幼龄林为主,林分

生产力低,很大比例的木材依然由东北国有林场提供。第三是生态建设为主发展阶段。以1998年天然林保护工程、退耕还林还草工程的启动为标志,国家加强了对天然林采伐的限制,木材产量大幅缩减,国内木材供给总量不足和大径级木材结构性短缺问题开始显现,进口原木比例急速攀升(图3)。从2000年开始,木材生产重心逐渐向南方的长江流域和珠江流域各省份转移(杨超等, 2017),用材林在木材供给中的占比也越来越高(国家林业局, 2014)。第四是木材战略储备阶段。以2012年全国木材战略储备基地的启动为标志,国家林业局积极推进生态林业和民生林业建设,在确保生态安全的前提下,把木材安全提升到战略高度。这一时期,国内木材需求快速增长,木材总量不足和大径级木材结构性短缺问题更加突出。

目前,国内木材需求越来越大,木材进口仍持续攀升(图3b)。自2016年起,我国对天然林实施全面保护,意味着国内每年从天然林获取的5,000万 m^3 左右木材必然向用材林转移。随着世界主要木材生

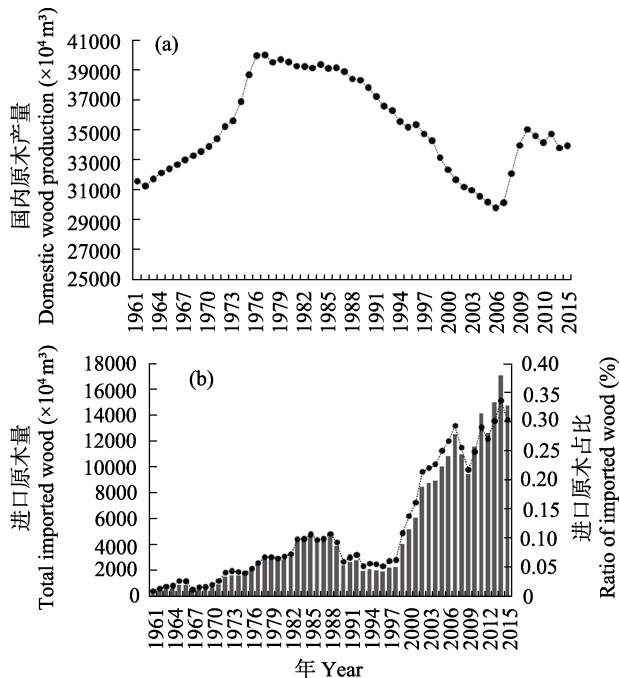


图3 1961–2015年国内原木产量(a)和原木进口量及其在消耗量中占的比例(b)。数据来自联合国粮食及农业组织(FAO)。

Fig. 3 The domestic round wood production (a), imported round wood and its ratio in total consumption (b) in 1961–2015. Data from Food and Agriculture Organization of United Nations (FAO).

产国对木材出口的限制和国际生态环境保护压力的增加,我国木材安全形势将日益严峻。同时,仅杉木、杨树(*Populus* spp.)、桉树(*Eucalyptus* spp.)、松树(*Pinus* spp.)四类就分别占到全国用材林总面积、总蓄积的63%和69%(国家林业局, 2014)。结构功能单一的速生丰产林不仅不能提供大径级木材,还带来了一系列的生态问题,诸如生物多样性丧失、水土流失、地力衰退和病虫害加剧等(刘世荣等, 2018)。因此,在保障国内木材安全的同时,必须做好生态环境保护工作。

3.2 长江流域在国内木材产业中的地位

现在,长江流域在国内木材产业中的重要性已初显。在2013年,南方地区7个省(云南、贵州、湖南、江西、广东、广西和海南)已成为国内木材生产的热点地区,主要位于长江流域和珠江流域(杨超等, 2017)。在2015年,国内木材已几乎全靠用材林提供(约占93%),而长江流域木材产量占全国总量的20%左右,用材林面积和蓄积量占全国总量的25%左右(国家林业局, 2015)。在2015年的国家储备林基地建设中,主要位于长江流域的湖南、四川、江西、湖北、重庆和贵州省的珍稀树种营造林面积占全国总量的54%左右(国家林业局, 2015)。

在未来木材产业的战略中,长江流域将更重要。《全国木材战略储备生产基地建设规划(2013–2020年)》(以下简称《规划》)规划了18片木材战略储备基地,是保护国内珍稀树种种质资源和初步缓解国内木材供需矛盾的强有力保障。长江流域中下游有9个木材战略储备基地,数量占全国总数的1/2,面积占总面积的40%左右,是木材战略储备基地的集中区(图1)。在对各省市综合发展潜力进行分析后,同样得到以江苏、江西、浙江、湖南为核心的长江流域中下游地区是速生丰产林发展的重点区域,此外,重点区域还包括长江流域内以四川、云南为核心的西南地区,预计分别可提供木材7,377万和2,981万 m^3 ,约占目前国内木材消耗量的18%(李红勋和马花如, 2013)。因此,长江流域是保护林木资源,缓解木材供需矛盾的重要区域。

针对我国珍贵用材几乎全依靠进口的形势,《规划》明确指出在大力建设速生丰产林的同时,还需大力建设珍稀大径级用材林。长江流域天然林植被群落以樟科、壳斗科和木兰科等为优势科(王希华, 2006),丰富的珍贵树种资源为珍稀大径级用材

林建设提供了有利条件。通过木材色泽和密度等5个指标的筛选,李志辉等(2012)在长江流域共筛选出136个珍贵用材树种,占该流域用材树种总数的25%左右。在国家林业局发布的《中国主要栽培珍贵树种参考名录(2017年版)》中(<http://www.forestry.gov.cn/portal/main/s/4502/content-1045252.html>),长江流域分布的珍贵树种有102种,占全国总数的53.1%。优良乡土珍贵用材树种抗逆性较强,生态功能强,不存在外来物种生态安全问题。选择长江流域优良珍贵用材树种,通过营造和发展用材林,尤其是根据近自然林业理论对结构功能单一的速生丰产林的改造,在提供大量珍贵用材资源的同时,也可显著提升生态功能,缓解或解决速生丰产纯林带来的生态问题。

4 长江流域林木种质资源的保护

种质资源是指种及种下分类单位遗传物质的总称。对林木种质资源进行科学合理的保护和利用,不仅在保障国内木材安全,还在保障农林业生产可持续发展和促进生态稳定等方面具有重要意义(李斌等,2014)。鉴于长江流域林木资源在国内木材安全和生态环境保护中有极其重要的地位,且林木遗传多样性下降引起的危害大、持续时间长、难以恢复,使得长江流域的林木种质资源亟待充分保护。

4.1 存在的问题

(1)资源本底不清。林木种质资源的全面调查是制定保存与评价利用策略的重要基础与前提。我国已完成11个省(区、市)的林木种质资源调查工作,在长江流域,完成调查的包括湖南、湖北、江西、重庆和贵阳5省(市)(安元强等,2016)。其中树种最多的是湖北,共2,443种,占全国总数的27%左右;珍稀濒危树种最多的是重庆,其次是湖北。其他省(区、市)林木种质资源尚不清楚,尤其是物种多样性和特有性极高的云南、四川和贵州省。同时,在调查的过程中,没有严格按照《林木种质资源调查技术规程》,还存在调查方法不统一、标准不统一、细致程度不一致等问题,难以进行全国范围林木种质资源的统计与共享。

对林木种内多样性的评价同样匮乏。在全国主要利用树种或具有环境、社会价值的约260余个树种中,仅对80个开展了遗传变异调查,其中鹅掌楸(*Liriodendron Chinese*)、珙桐(*Davidia involucreta*)、

黄山松(*Pinus taiwanensis*)等40余种植物可分布至长江流域(郑勇奇,2014)。在已分析的树种中,也往往没有全面完成对形态、生长、材性、适应性以及种内遗传多样性的评价。

(2)保存体系不完善。林木种质资源的保存包括原地、异地和设施保存3种方式,国内主要是前两种,设施保存明显缺乏。原地保存方式的两个最主要方面是建立自然保护区和森林公园。2012年时,长江流域有林木种质资源保存功能的(除草原草甸、地质遗迹和古生物遗迹类型外)不同级别自然保护区891个,总面积为3,863万ha,占流域总面积的21.46%,其中国家级的108个,占流域保护区面积的65.5%(图1)。2016年时,该流域有国家级森林公园322个,总面积289.8万ha,占流域总面积的1.7%。保护区和森林公园主要的保护对象为生态系统和国家重点保护动植物物种等,对林木种质资源保护的针对性不强,多为被动保护。仅在陕西太白山、江西井冈山等少量保护区建立了原地保存林。在异地保存方面,保存库的建设主要依据行政区和气候带。国家林木种质资源平台建立了8个综合库,保存林面积超200 ha,重点保存了长江流域红锥(*Castanopsis hystrix*)、杜仲(*Eucommia ulmoides*)、青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)等60余种超过30,000份种质(郑勇奇,2014);国家林业局先后建立了国家林木种质资源库99处,其中长江流域有34处(图1),包含了有重要价值的马尾松、杉木、油茶(*Camellia oleifera*)、桫欏(*Alsophila spinulosa*)等的专项库。异地保存库的数量和针对性仍有待提高。在设施保存中,国内没有国家级林木种质资源低温保存库,仅部分省区和机构建立了小规模的低温保存库,设施水平相对落后。

4.2 保护对策

(1)全面调查资源本底。应尽快开展全面林木种质资源调查,摸清家底。在调查基础规程的基础上,进一步制定样地设置、信息描述、数据汇总与处理等方面的标准。在做好调查技术方法、数据填写和数据处理等方面的人员培训后,应尽快开展并完成全国31个省(区、市)的林木种质资源家底调查与编目汇总,尤其应首先完成长江流域生物多样性极其丰富的云南、四川和贵州等区域的调查。还应利用好种质资源调查信息管理系统,实现国家、省、市、县四级林木种质资源信息管理系统实物与信息的

统一与共享,与国家林木种质资源平台(<http://www.nfgrp.cn/>)对接,实现全国数据的汇集和分析处理、林木种质资源的开放共享。

在全面调查林木树种种类与自然分布区的同时,对有重要科研与应用价值的林木,应全面展开形态、适应性和遗传结构的地理变异、生物学特性以及起源与迁移历史等的研究,掌握其变异规律。进一步地,通过遗传连锁图谱构建、数量性状位点分析或目标性状与相关基因位点间的相关性,定位生长发育、品质形成、环境适应性等重要性状的功能基因,了解其变化规律。通过对多样性的充分评价,可使收集和保存的群体或个体能真正代表林木的遗传多样性,加速林木物种尤其是大径级珍贵树种的林木育种工作。

(2)完善保存体系。应尽快完善原地、异地和设施保存相结合的林木种质资源保存体系。在原地保存中,应针对特有、珍稀、濒危和其他重要林木树种,充分利用保护区、森林公园和其他保护地条件,进一步设置原地保存林,开展以维护遗传多样性为目的的原地保存管理。在异地保存中,需进一步增设针对长江流域有极其重要价值树种的国家林木种质资源专项库,如银杏(*Ginkgo biloba*)、鹅掌楸和猕猴桃(*Actinidia* spp.)等;除了依据行政区和气候带外,还应以植物区系、植被区划和林木育种区划为基础,在不同区域,尤其是长江流域林木物种多样性和特有性高的西南和华中地区及9处木材战略储备基地,进一步增设国家林木种质资源库或综合库,加强林木种质的收集、保存与研究。此外,由于设施保存的种质有保存时间长、不易丢失、便于交换和利用的优点(Li & Pritchard, 2009),应尽早规划并建立国家林木种质资源设施保存库。

针对原地、异地和设施保存3种不同的保存方式,也应建立完整的监测与预警体系,不定期地对种子、个体、林分等保存材料进行抽样,对多样性减少、活力丧失、遭受危险等情况及时进行预报预警,以便开展种群恢复、林木种质材料补充等工作,保证林木种质资源的长期有效保存。

致谢:感谢上海科技馆王小明馆长和南昌大学李琴助理研究员在文章撰写和修改中提出的重要建议与意见。

参考文献

- An YQ, Zheng YQ, Zeng PY, Li B, Lin FR, Li WY (2016) Inventory of forest germplasm resources and its strategies. *World Forestry Research*, 29(2), 76–81. (in Chinese with English abstract) [安元强, 郑勇奇, 曾鹏宇, 李斌, 林富荣, 李文英 (2016) 我国林木种质资源调查现状与策略研究. *世界林业研究*, 29(2), 76–81.]
- Chen JK, Li Q (2014) *Ecological Civilization: The Inevitable Choice of Human History Development*. Chongqing Publishing Group, Chongqing. (in Chinese) [陈家宽, 李琴 (2014) 生态文明: 人类历史发展的必然选择. 重庆出版社, 重庆.]
- Chen YQ, Ye BY (2001) Analysis of genetic relationship among Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata* Hook) provenances by RAPD. *Applied and Environmental Biology*, 7(2), 130–133. (in Chinese with English abstract) [陈由强, 叶冰莹 (2001) 杉木地理种源遗传变异的RAPD分析. *应用与环境生物学报*, 7(2), 130–133.]
- Deng XR, Wu YJ (2003) The formation and development of settlements in the Yangtze River Valley. *Journal of China University of Geoscience (Social Sciences Edition)*, 3(6), 50–54. (in Chinese with English abstract) [邓先瑞, 吴宜进 (2003) 长江流域住区的形成与发展. *中国地质大学学报(社会科学版)*, 3(6), 50–54.]
- Gu WC (2001) *China Planting: Forestry*. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [顾万春 (2001) 中国种植业大观·林业卷. 中国农业科技出版社, 北京.]
- Li B, Zheng YQ, Lin FR, Li WY (2014) The state of utilization and sustainable management of forest genetic resources of China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 15, 1390–1394. (in Chinese with English abstract) [李斌, 郑勇奇, 林富荣, 李文英 (2014) 中国林木种质资源利用与可持续经营状况. *植物遗传资源学报*, 15, 1390–1394.]
- Li DZ, Pritchard HW (2009) The science and economics of *ex situ* plant conservation. *Trends in Plant Science*, 14, 614–621.
- Li HQ, Li YX, Lei AL, Lei MJ, Ma XJ (2008) A review of rare and endangered, and state key protected plants in the Yangtze River Basin. *Yangtze River*, 39(8), 17–24. (in Chinese) [李红清, 李迎喜, 雷阿林, 雷明军, 马晓洁 (2008) 长江流域珍稀濒危和国家重点保护植物综述. *人民长江*, 39(8), 17–24.]
- Li HX, Ma HR (2013) *A Study on the Development Potential of Fast-Growing and High-Yielding Plantation in China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [李红勋, 马花如 (2013) 我国速生丰产用材林发展潜力研究. 中国林业出版社, 北京.]
- Li Q, Chen JK (2017) Theoretical thinking of the Great Yangtze River Protection: Natural capital, tracing civilization and protection countermeasures of the Yangtze River Basin. *Science*, 69(2), 29–32. (in Chinese) [李琴, 陈家宽 (2017)

- 长江大保护的理論思考: 长江流域的自然資本、文明溯源及保护对策. *科学*, 69(2), 29–32.]
- Li ZH, Li BH, Qi CJ, Yu XL, Wu Y (2012) Studies on importance of valuable wood species resources and its development strategy. *Journal of Central South University of Forestry and Technology*, 32(11), 1–8. (in Chinese with English abstract) [李志辉, 李柏海, 祁承经, 喻勋林, 吴毅 (2012) 我国南方珍贵用材树种资源的重要性及其发展策略. *中南林业科技大学学报*, 32(11), 1–8.]
- Lin HD (1998) Study of Liangzhu Culture. Zhejiang Education Publishing House, Zhejiang. (in Chinese) [林华东 (1998) 良渚文化研究. 浙江教育出版社, 浙江.]
- Liu SR, Yang YJ, Wang H (2018) Development strategy and management countermeasures of planted forests in China: Transforming from timber-centered single objective management towards multi-purpose management for enhancing quality and benefits of ecosystem services. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 1–10. (in Chinese with English abstract) [刘世荣, 杨予静, 王晖 (2018) 中国人工林经营发展战略与对策: 从追求木材产量的单一目标经营转向提升生态系统服务质量和效益的多目标经营. *生态学报*, 38, 1–10.]
- López-Pujol J, Zhang FM, Sun HQ, Ying TS, Ge S (2011) Centres of plant endemism in China: Places for survival or for speciation? *Journal of Biogeography*, 38, 1267–1280.
- Luo JJ (2015) Wood and Human Civilization. Science Press, Beijing. (in Chinese) [罗建举 (2015) 木与人类文明. 科学出版社, 北京.]
- Qiu YX, Fu CX, Comes HP (2011) Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59, 225–244.
- State Forestry Administration (2014) The results of the Eighth National Forest Resource Inventory. *Forest Resources Management*, (1), 1–2. (in Chinese) [国家林业局 (2014) 第八次全国森林资源清查结果. *林业资源管理*, (1), 1–2.]
- State Forestry Administration (2015) China Forestry Statistical Yearbook. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [国家林业局 (2015) 中国林业统计年鉴. 中国林业出版社, 北京.]
- Wang XH (2006) The Phytoecography and Species Diversity of Typical Evergreen Broad-leaved Forest in China. PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [王希华 (2006) 中国典型常绿阔叶林植物地理与物种多样性研究. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.]
- Xiong DT (1995) A History of Forest Science and Technology in China. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [熊大桐 (1995) 中国林业科学技术史. 中国林业出版社, 北京.]
- Wu ZY, Sun H, Zhou ZK, Li DZ, Peng H (2011) Floristics of Seed Plants from China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 孙航, 周浙昆, 李德铎, 彭华 (2011) 中国种子植物区系地理. 科学出版社, 北京.]
- Yan Z (2014) Development mode innovation, protecting the wood security: Constructions of wood strategic reserve bases with Chinese characteristics. (in Chinese) [闫振 (2014) 创新发展模式, 保障木材安全: 建设具有中国特色的木材战略储备基地.] <http://www.forestry.gov.cn/portal/sfb/s/4379/content-710923.html/>. (accessed on 2017-06-15)
- Yang C, Cheng BD, Xie Y, Song WM (2017) Development stage and spatiotemporal evolution of China's timber industry. *Journal of Natural Resources*, 32, 235–244. (in Chinese with English abstract) [杨超, 程宝栋, 谢屹, 宋维明 (2017) 中国木材产业发展的阶段识别及时空分异特征. *自然资源学报*, 32, 235–244.]
- Ye JW, Zhang Y, Wang XJ (2017) Phylogeographic breaks and the mechanisms of their formation in the Sino-Japanese floristic region. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1003–1019. (in Chinese with English abstract) [叶俊伟, 张阳, 王晓娟 (2017) 中国-日本植物区系中的谱系地理隔离及其形成机制. *植物生态学报*, 41, 1003–1019.]
- Ying TS, Chen ML (2011) Plant Geography of China. Shanghai Scientific and Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese) [应俊生, 陈梦玲 (2011) 中国植物地理. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Zheng YQ (2014) The State of Forest Genetic Resources in China. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [郑勇奇 (2014) 中国林木种质资源状况报告. 中国农业出版社, 北京.]
- Zhu C, Zheng CG, Wu L (2015) Environmental Archaeology Since the Neolithic Age in the Yangtze River Valley, China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [朱诚, 郑朝贵, 吴立 (2015) 长江流域新石器时代以来环境考古. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 黄祥忠)



•综述•

栽培植物野生近缘种的保护与利用

赵耀¹ 李耕耘² 杨继^{2*}

1 (南昌大学生命科学研究院流域生态研究所, 南昌 330031)

2 (复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200438)

摘要: 栽培植物是人类赖以生存和发展的重要物质基础。全球人口与人均需求量的持续增长导致对植物资源的需求与日俱增。栽培植物较低的遗传多样性是限制其产量增长和质量提高的主要因素。栽培植物野生近缘种在自然环境中积累了丰富的遗传变异, 并在应对环境变化的过程中产生了很多新的适应性状, 是栽培植物种质创新和品种改良的重要遗传资源。然而, 栽培植物野生近缘种的存续和自然进化因生境破坏以及全球气候变化等正面临严重威胁, 需要采取有效的措施进行保护。本文总结了国内外对栽培植物野生近缘种进行原生境保护与迁地保护所取得的进展, 并基于我国实际情况提出了栽培植物野生近缘种的保护建议。此外, 本文还对栽培植物野生近缘种利用技术进行了梳理, 探讨了栽培植物野生近缘种遗传资源可持续利用的新思路。最后, 我们以长江流域几种代表性栽培植物为例, 对主要作物类型的保护与利用情况进行了讨论。

关键词: 栽培植物; 野生近缘种; 原生境保护; 迁地保护; 利用

Conservation and utilization of wild relatives of cultivated plants

Yao Zhao¹, Gengyun Li², Ji Yang^{2*}

1 Center for Watershed Ecology, Institute of Life Science, Nanchang University, Nanchang 330031

2 Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200438

Abstract: Cultivated plants are the most important material basis for human survival and development. Growing global human population and personal demands result in increasing consumption of plant resources. The low genetic diversity of cultivated plants is a key factor that restricts production and quality improvements. Wild relatives of cultivated plants have accumulated rich genetic variations and adaptive traits during the process of long-term adaptive evolution, thus can be used as genetic donors in germplasm innovation and improvement of cultivated plants. However, the persistence and evolution of wild relative populations are threatened by habitat destruction and anthropogenic climate change. This review summarizes the progress of *in situ* and *ex situ* conservation of wild relatives of cultivated plants and offers conservation suggestions for wild relatives of cultivated plants based on the current situation in China. Moreover, technologies for the utilization of wild relatives of cultivated plants are reviewed and new insights on the sustainable use of genetic resources of wild crop relatives are also discussed. Finally, the status of conservation and utilization of the main cultivated plants that originated from the Yangtze River Basin are investigated, with four plants of different uses used as representatives.

Key words: cultivated plants; wild relatives; *in situ* conservation; *ex situ* conservation; utilization

栽培植物是人类对野生植物进行长期栽培、驯化、选择和改良的产物(卢宝荣, 2014), 其主要类型包括粮食作物、经济作物、蔬菜作物、果树作物、花卉、饲用作物和药用植物等(董玉琛和刘旭,

2008)。栽培植物与人类文明的发展息息相关。自从约一万年以前人类对野生动植物的驯化为标识的农耕文明诞生以来, 农耕生产提高了环境的承载上限, 促进了人口的增长与文明的进步; 随文明发展

收稿日期: 2018-01-30; 接受日期: 2018-04-16

基金项目: 上海市科学技术委员会课题(14DZ2260400)和国家自然科学基金(31600293)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jiyang@fudan.edu.cn

而不断提高的科技水平又促进了农耕生产, 形成正反馈。然而, 这种发展模式终将受到资源的制约而难以持续, 尤其在近100年, 由于全球人口数量加速增长, 急剧增大的资源需求与有限的土地、水及其他自然资源之间出现了难以调和的矛盾。

在栽培植物驯化过程中, 人类针对目标性状(如株型、落粒性与果实大小等)不断进行定向选择, 形成瓶颈效应(bottleneck), 使得每一代都只有个别或部分植株的后代被保留下来。持续的定向选择作用导致在与驯化性状相关的等位基因位点上具有选择优势的等位基因频率升高, 总体等位基因的多样性下降; 由于基因搭载效应(hitch-hiking)的存在, 相邻位点的遗传变异水平也会受到相似影响(选择性清除, selective sweep) (Ingvarsson, 2002; Palaisa et al, 2004; Nielson, 2005; Zhang et al, 2017)。尽管栽培植物在引种过程中可能产生新的遗传变异以适应变化的环境或满足不同的驯化目的, 发生“二次起源”, 总体上栽培植物的遗传多样性水平依然远远低于其野生祖先(Doebley et al, 2006; Purugganan & Fuller, 2009; Meyer et al, 2012)。驯化造成的遗传多样性水平下降和环境适应性降低, 不但极大地限制了栽培植物的利用潜力, 而且给农业生产带来潜在的风险, 最著名的案例当属19世纪40年代爱尔兰由马铃薯晚疫病(potato late blight, 病原菌为致病疫霉*Phytophthora infestans*)引起的饥荒。栽培植物较低的遗传多样性已成为限制农业发展的因素之一。

栽培植物野生近缘种是指与栽培植物具有较近亲缘关系、并能与其发生基因交流的野生祖先种、同属近缘种以及由栽培植物野化产生的杂草等(Maxted et al, 2006; 于燕波等, 2013; 卢宝荣, 2014)。在数百万年的自然进化过程中, 栽培植物野生近缘种积累了丰富的表型与遗传变异, 能抵御各类生物(如: 病虫害、杂草)或非生物(如: 低温、高盐、干旱)胁迫的影响(Castañeda-Álvarez et al, 2016); 这些优良性状和有益基因可作为遗传供体用于对栽培植物进行改良, 提高单位面积产量, 增强抗病性或抗逆性(卢宝荣, 2014; Zhang et al, 2017)。瓦维洛夫(1982)曾预测野生近缘种会在农业发展中起重要作用, 事实也的确如此: 自1945年以来, 全球30%的作物增产得益于野生近缘种在作物育种中的使用(Pimentel et al, 1997), 每年产生的收益约1,150

亿美元(Maxted et al, 2010)。野生近缘种是栽培植物种质创新和品种改良的天然基因库, 是保障全球粮食安全、促进农业可持续发展的战略资源(杨庆文等, 2013; 于燕波等, 2013)。

中国是世界八大作物起源中心之一, 栽培植物种质资源极其丰富。长江流域是世界水稻(亚洲栽培稻*Oryza sativa*)种植的发源地, 且果树与水生作物的物种数量居世界第一(瓦维洛夫, 1982)。丰富的植物资源不仅孕育了长江流域以稻作文化为特色的中国古代文明, 而且支撑了长江经济带的繁荣和发展。然而, 由人口增长和城市化进程导致的生境破坏、资源过度利用、环境污染、盲目引种以及全球气候变化等对该地区栽培植物野生近缘种的存续和进化造成了严重威胁, 致使大量自然群体消失, 栽培植物野生近缘种遗传多样性丧失; 加之对植物资源的需求不断增加, 对栽培植物野生近缘种的保护与利用日益紧迫。由于缺乏长期跟踪调查与评估, 制定合理的植物资源保护和可持续利用方案面临挑战。本文在分析国内外栽培植物野生近缘种研究和保护现状的基础上, 探讨了对栽培植物野生近缘种资源进行保护和可持续利用的新思路和新方法, 并对长江流域代表性栽培植物的保护与利用情况进行了讨论。

1 栽培植物野生近缘种的保护

1.1 原生境保护与迁地保护

为了加强生物多样性保护, 减小当前物种灭绝速率, 促进人类社会的可持续发展, 保护生物学试图通过揭示物种灭绝与濒危机制、分析生物群落和生态系统遭受破坏的机理和恢复基础等, 为制定保护计划和策略提供依据(Soulé, 1985; Frankham et al, 2002)。针对栽培植物野生近缘种, 目前在原生境保护和迁地保护方面都开展了一系列工作。

原生境保护是在自然条件下对栽培植物野生近缘种群体及其进化过程进行保护(Meilleur & Hodgkin, 2004; Dulloo et al, 2010)。原生境保护可以在一个地点对多种遗传资源进行保护, 不需要设置多种储存条件来满足不同种质的保护需要, 而且免去了迁地保护中繁杂的人工更新工作(Jarvis et al, 2000)。原生境保护能够使物种保存更多的遗传多样性, 以具备更大的进化潜力(Hendry, 2013)。因此, 世界各国都十分重视濒危植物与资源植物的原生

境保护,建立了许多重要野生资源植物原生境保护点,例如以色列的野生小麦(*Triticum* spp.)保护点、墨西哥的野生玉米(*Zea* spp.)资源保护点以及埃塞俄比亚的野生咖啡(*Coffea* spp.)保护点等(Song et al, 2005; 于燕波等, 2013)。2001–2014年间,我国已建了189个物理隔离保护方式和72个主流化保护方式的农业野生植物原生境保护点(中国生物多样性国情研究报告编写组, 2016)。与此同时,还通过自然保护区建设间接对多个物种实行原生境保护,共建立自然保护区2,750处,占中国陆地面积的14.88% (<http://sts.mep.gov.cn/zrbhq/>),此外还建立了国家级森林公园881处、各类保护小区5万余个(<http://zgslyg.forestry.gov.cn/>),初步形成了野生植物原生境保护网络。

迁地保护是将植物种子或活体植株移到人工创造的适宜环境中保存,避免受自然灾害或人为因素的影响。迁地保护对于原生境遭到严重破坏、种群存续受到巨大威胁的物种具有重要意义,是进行抢救性保护的有效手段(Gómez-Campo, 1985; Dulloo et al, 2010)。开展迁地保护需要先了解被保护材料的遗传背景,因此其收集和储藏的种质遗传多样性是可控的,有利于后续的研究和利用(Jarvis et al, 2000)。例如,英国邱园(Kew Gardens)的千年种子库项目(Millennium Seed-bank Project)就是为保护英国和全球植物种质资源而于2000年建立的(van Slageren, 2003),其目的除了储藏英国所有1,400多种野生植物种子外,还要保护世界野生植物中的10%免于灭绝。由挪威政府、全球作物多样性信托基金会和北欧遗传资源中心共同运作管理的、位于挪威斯瓦尔巴特群岛的全球种子库被誉为延续人类希望的“末日穹顶”,其宗旨是把世界各地的植物种子保存在永久冻土带的地下贮藏库中,以防因天灾人祸造成全球物种锐减或灭绝,并帮助人类恢复和延续农业生产(Fowler, 2008)。我国政府也十分重视栽培植物及其野生近缘种种质资源的保护,陆续建立了多个国家作物种子库和种质圃(附录1)以及中国西南野生生物种质资源库等(董玉琛, 1999; 李德铎等, 2010)。据联合国粮食及农业组织的报告(FAO, 2014),全球目前约有1,750座种质库,保存了约750万份各类农作物的种质资源(李德铎等, 2010)。

1.2 栽培植物野生近缘种资源的保护建议

物种的存续和发展在很大程度上取决于其对

环境变化的适应能力和进化速率。野生种相比驯化后的物种具备更强的适应性、更快的进化速率(Prentis et al, 2008; Carroll et al, 2014; Ramesh et al; 2017)。迁地保护在栽培植物野生种质资源的收集和保藏过程中发挥了重要作用,但与原生境保护相比,迁地保存只是一种权宜之计。除了在实际操作过程中难以全面评价其所蕴含的遗传多样性、需要定期更新和繁殖、成本较高等问题外,迁地保护最突出的问题在于把植物个体或群体与其原本所生存的自然生境隔离开来,制约了其进化潜力的发挥(Jarvis et al, 2000),也无法了解和跟踪全球变化背景下它们的进化动态,使得挖掘和利用新的具有丰富变异的基因资源无从谈起。野生近缘种保护的关键是维持其进化潜力,保护其与环境变化关联的进化过程。迁地保护本质上是一种“静态”保护,对自然生境丧失且极度濒危的物种而言意义重大。相比之下,原生境保护让植物种群始终暴露在自然选择和适度的人类干扰作用下,使其保持进化潜力,相对投入也远远小于迁地保护。

在我国过去几十年的原生境保护实践中,尚存在一些问题,如人工干预的栖息地恢复工程并未完全满足重点保护物种的生理及行为等生物学特性的适应性要求,未能充分保障被保护的野生种群的进化潜力。迁地保护则主要针对栽培作物的地方品种,对于野生资源收集不足。因此,在保护策略上仍存在一些需要关注和改进的方面:

(1)植物遗传资源保护工作关注最多的是栽培作物的祖先种,对其他具有潜在利用价值的近缘种关注程度不够。我国基于几十年来对植物物种资源本底调查的结果编写了《中国物种红色名录》(汪松和谢焱, 2004)与《中国植物红皮书》(傅立国, 1991),制定了《国家重点保护野生植物名录》(<http://sts.mep.gov.cn/swwzzybh/>)。在有限的资源条件下不可能对所有物种都给予充分的保护,需要优先对重要作物的野生近缘种进行分级评定(于燕波等, 2013)。由于人类对资源的需求状况处在动态变化过程中,一些目前虽尚未得到充分开发、但对粮食安全和生态系统健康具有潜在价值的物种需要予以重视,例如:菰(*Zizania latifolia*)、栎属植物(*Quercus* spp.)、文冠果(*Xanthoceras sorbifolium*)等。

(2)在遴选保护对象并建立原生境保护点时,应重视不同地区以及不同部门间的交流和协调,自

然保护区规划应尽可能覆盖重要物种丰富度较高的地区,同时避免针对一些热度较高的“明星”植物开展重复性的保护工作。

(3)确定保护对象之后,对其遗传多样性特点、分布范围、致危因素和机制等进行深入的了解,运用分子标记分析或基因组测序对野生近缘种自然种群的遗传结构、基因流距离和亲缘关系等进行估计。了解被保护对象的遗传多样性特点、交配系统以及种群动态等,不但是对其进行有效保护的前提,也是开展种质资源动态保护的基础性工作(黎磊和陈家宽,2014;黎裕等,2015)。此外,基于标本数据库信息和环境因子数据,通过生态位模拟分析栽培植物野生近缘种遗传变异与分布区的关系,推测影响种群遗传结构和遗传多样性组成的关键环境因子,对确定优先保护区和优先保护居群,制定科学的保护策略具有重要意义,也已经有了成熟的案例(Castañeda-Álvarez et al, 2016; Hanson et al, 2017)。

(4)加强对保护区(点)内被保护对象生长和进化动态的监测与管理,减少受保护遗传资源类型的不确定性;在关注被保护对象存续状态的同时,还要关注与其伴生的其他生物的种群动态(Jarvis et al, 2000)。栽培植物野生近缘种保护的最优理念是对生态系统的动态保护,保持其结构和功能的稳定性,保证生态系统中各个功能类群的良好运行,增强生态系统自身的适应能力和与环境的连通性(Barnosky et al, 2017)。

(5)重视全球气候变化对野生植物分布和种群变化的影响。通过长期、系统的追踪监测,建立有效的数据库,发展野生植物对全球气候变化响应的量化指标及相应模型,确定全球气候变化的植物多样性敏感区与对气候变化敏感的植物类群,从而为保护提供前瞻性建议(黎磊和陈家宽,2014)。

(6)全面评价迁地保护保存材料的遗传多样性,并严格按照保育规程定期进行更新和繁殖;若条件允许,每隔一段时间从野生种群中采集材料用以动态补充现有种质资源的基因库。

2 栽培植物野生近缘种遗传资源的可持续利用

栽培植物的遗传改良和种质创新是满足日益增长的人类需求、保障粮食安全、实现农业可持续发展的基础。通过挖掘栽培植物野生近缘种的优异

基因并加以利用,不仅能提高作物产量,改善作物品质,而且能拓展栽培植物基因库遗传多样性,降低遗传脆弱性。

栽培植物野生近缘种遗传资源可持续利用的基本思路是:利用栽培植物野生祖先、同属近缘种以及栽培种野化形成的杂草能快速适应环境变化的特性,在采取合理的保护措施为这些野生近缘类群遗传多样性和适应性进化过程的维持提供必要支持的前提下,通过不断转化新的遗传技术,从中挖掘符合人类需求的自然变异,为栽培植物品种改良和人类应对生存压力持续提供有利的遗传多样性资源。

2.1 传统利用方式与成果

杂交育种是传统上栽培植物遗传改良的基本途径(Warschefsky et al, 2014; 秦丹丹等, 2016)。对于一些生长周期较长以及繁殖方式复杂的植物,杂交育种很难在短期获得成果,在自然生境中寻找发生自然杂交的植株后代能缩短育种进程(黄宏文, 2009)。迄今为止,大部分栽培植物的品种改良都是以野生近缘种丰富的遗传变异为基础。例如,人类发展史上第一次“绿色革命”就源于小麦和水稻中矮秆基因的发现和应用(贾继增等, 2015);向小麦中引入其祖先一粒小麦(*T. monococcum*)的耐盐基因,培育出了高产耐盐小麦(Munns et al, 2012);从野生香蕉(*Musa acuminata*)中发掘了可用于栽培香蕉(*M. nana*)品种改良的抗枯萎病基因(陈雅平等, 2007);亚洲栽培稻(*O. sativa*)和非洲栽培稻(*O. glaberrima*)从稻属其他十几个近缘种中获取了大量与抗逆、抗病和增产相关的基因(Jena, 2010)。

栽培植物野生近缘种利用的另一种方式是直接针对特定的性状开展人工驯化。自农耕文明诞生起,人类尝试驯化新的栽培植物的努力从未停止(Willcox, 2005; Fuller, 2007; Barton et al, 2009)。起初只有少数粮食作物得到了驯化,随着人类认识自然和改造自然能力的提升,驯化作物的数量迅速增加。迄今大部分有价值且易于驯化的植物已被人类改造为栽培植物,农作物的数量趋于稳定;以果树为例,20世纪仅有猕猴桃(*Actinidia chinensis*)、蓝莓(*Vaccinium* spp.)、鳄梨(*Butyrospermum parkii*)与澳洲核桃(*Macadamia ternifolia*)等少数驯化成功的案例(Diamond, 2002)。当前对新物种的驯化已形成较为

成熟的策略: 首先对有驯化潜力的野生物种进行详尽的评价, 了解其适生区域、需求的生态因子、生活史、遗传资源分布以及可驯化性状的变异模式; 然后从遗传品系和农艺性状上着手进行育种试验; 最后选择合适的商业模式推广新的驯化作物 (Dehaan et al, 2016)。目前人们更多注重于提升农作物的品质与特性, 使得栽培植物品种呈现多样化, 以满足愈加多元化的市场需求。

2.2 现代遗传技术

近20年来, 科学家与育种工作者在培育现代作物品种时使用了不少新的遗传技术, 包括分子标记辅助育种 (marker assisted selection) 与遗传工程 (genetic engineering) 等, 已在主要作物中开发出了很多具有优良性状的新品种 (Hajjar & Hodgkin, 2007)。基于基因组研究进展而诞生的新技术, 如基因组选择 (genomic selection) 与基因组编辑 (genomic editing) 等, 也逐渐从实验室里的模式材料研究转化到作物改良的实际应用当中 (Ronald, 2014; Jacob et al, 2017)。

2.2.1 分子标记辅助育种

以往作物育种主要依据表型性状进行筛选, 很少考虑性状形成的分子机理和遗传背景, 对控制目标性状的基因数目以及各个基因的贡献大小也不清楚 (刘忠松, 2014)。此外, 表型性状是基因型与环境互作的结果, 直接对性状进行选择不仅易受环境效应的干扰, 而且不一定能够准确选择和利用控制优良性状的基因型。尽管目前对不同栽培植物野生近缘种遗传资源类型及驯化性状的遗传背景已有初步认识 (Doebley et al, 2006; Gross & Olsen, 2010), 但野生物种的遗传多样性实际上处在动态变化中, 而且一些具有潜在适应意义和利用价值、只在特定环境下才表达的“隐藏”(cryptic)遗传变异也很难被发现。

分子标记辅助育种通过准确鉴别不同杂交后代的基因型并与表型进行关联分析, 找到与控制目标性状的基因紧密连锁的分子标记, 依据这些标记对后代进行选择, 以实现性状进行定向选择的目的 (Collard et al, 2005)。与单纯的表型性状选择相比, 分子标记辅助选择受环境及发育时期等因素影响较小, 无组织特异性, 具有较高的稳定性和可重复性, 并能通过基因型检测在育种早期去除大多数分离后代, 减少分离群体种植规模, 可以提高选择准

确性和育种效率 (Moose & Mumm, 2008)。例如, 科研人员成功通过分子标记在一个具有耐水淹性状的印度地方水稻品种 (FR13A) 中定位到与该耐性紧密相关的基因组区域 Sub1, 并以分子标记辅助技术为基础育成一系列商业品种, 有效地提高了南亚与东南亚地区的水稻产量 (Xu et al, 2006)。

2.2.2 基因组选择

目前已完成基因组测序的植物中60%以上是栽培植物 (Michael & Vanburen, 2015)。随着大部分栽培植物基因组测序的完成, 对它们的野生祖先和近缘种的测序工作也已逐渐展开, 并进行了一系列相关研究, 包括: (1) 直接与栽培植物基因组进行比对, 鉴定驯化位点 (Subbaiyan et al, 2012; Brozynska et al, 2015); (2) 为多倍体栽培植物的基因组测序提供参考, 降低复杂的多倍体作物基因组的拼装难度 (Brozynska et al, 2015); (3) 基于全基因组水平的基因型鉴定形成对遗传资源的“预览”, 提升新基因挖掘的精准性和效率, 为栽培植物改良和种质创新奠定基础。

基因组选择是一种基因定位、亲本选配和后代选择的新模式, 其实质是基于全基因组水平的分子标记与表型性状的关联赋值分析, 具有较好的应用前景。基因组选择利用参照群体 (reference population) 的表型数据和覆盖整个基因组的分子标记 (如 SNP 标记), 通过关联分析估计出每一个标记对选择性状效应值 (marker effect), 然后将选育后代个体携带的各标记的效应累加起来, 直接估计出它们的基因组育种值 (genomic breeding value), 对没有表型记录但有基因型信息的预测群体 (inference population) 个体进行表型预测, 并选择优良单株 (Heffner et al, 2009)。与传统的分子标记辅助选择相比, 基因组选择不是依赖于一组特殊的分子标记, 而是对覆盖整个基因组的所有标记进行整体分析, 将每个起作用基因的效应包括在内, 因此尤其适合由多基因控制的复杂性状或数量性状的选择分析。不仅如此, 基因组选择通过关联分析能直接定位控制目标性状的关键基因, 增加了选择的精准性, 并可以同时多个性状进行选择, 显著提高了选择的效率。基因组选择技术已经广泛运用于玉米、小麦和高粱 (*Sorghum bicolor*) 等重要粮食作物的新品种培育 (Hamblin et al, 2005; Chao, 2007; Heffner et al, 2009)。

2.2.3 基因工程与基因组编辑

栽培植物野生近缘种基因库中固然存在许多具有潜在利用价值的基因,但也有一些不利于驯化的基因(例如与落粒性、种子休眠性以及有毒次生代谢产物等野生特征相关的基因),如果仅通过传统的杂交育种来剔除这些基因是非常困难的(Diamond, 2002)。随着人类对生物体认识的不断深入以及生物技术的发展,通过基因工程的方法将目的基因导入受体植株或将有害基因从植物中剔除,无疑是最为直接的手段。转基因技术已经十分成熟,尽管其安全性仍存在争议,但部分产品已经开始商业化生产且取得了较好的效益(卢宝荣, 2014)。

新近出现的以CRISPR/Cas9为代表的基因编辑技术能对植物基因组进行高效、精准、特异的修饰,实现对内源基因的定向改造、缺失或者基因的插入与替换,为优质基因资源的高效利用和实现目标性状的精准改良提供了新的途径,甚至可能颠覆传统的杂交育种方式(周想春和邢永忠, 2016; Karkute et al, 2017)。近来,美国冷泉港实验室通过CRISPR/Cas9介导的基因编辑,成功地对一个控制番茄果实大小的QTL主效基因的启动子序列进行精确诱变,创造出新的遗传变异,导致后代群体出现果实大小表型的连续变异,再从中筛选出符合需求的材料进行育种,这为解析控制数量性状的复杂基因调控网络提供了有效手段(Rodriguez-Leal et al, 2017)。

通过整合基因组编辑与基因组选择等技术,可以挖掘鉴定优异基因,设计最佳的符合育种目标的基因型以及实现目标基因型的亲本选配和后代选择策略,提高栽培植物育种的预见性和育种效率,实现从传统的“经验育种”到定向、高效的“精确育种”的转化。对于通过这些最新技术获得的产品的安全性评估也应同步开展。

2.3 进化农业生态理论及其应用

传统育种方式是通过在个体层面的筛选找出个体表型最优的基因型,再以其为亲本培育并构建高产的子代种群。然而,用进化理论重新审视这种沿用了上千年的育种理念,会发现其可能并非是提高作物产量的最优解。种群是进化的最基本单元,一些进化生物学家和生态学家认为育种应当以提高种群总适合度(产量)为目标,而非强调提高个体的适合度(Donald, 1981; Zhang et al, 1999; Denison et al, 2003; Weiner, 2003)。他们基于这个理念提出了

进化农业生态(evolutionary agroecology)理论,也称“达尔文农业”(Darwinian agriculture)。

进化农业生态的核心思想是:在给定的环境下,农作物个体表型优秀的一系列基因型之中适合度最高的基因型并不一定会具备最高的群体产量,因为个体适合度的提高会加剧个体间对资源的竞争,从而表现出负面的群体效应。与之相对的是,较弱的个体适合度可能表现出在群体层面的“合作”,提高总产量(Donald, 1981; Zhang et al, 1999; Weiner, 2003)。兰州大学李凤民研究团队与丹麦哥本哈根大学Jacob Weiner教授合作,利用栽培小麦作为实验材料,初步验证了进化农业生态理论(Weiner et al, 2017)。如果此理论在更多的作物中得以验证,可能对当前的作物育种理念形成很好的补充,并引导育种专家从栽培作物的祖先种或野生近缘种中筛选出符合进化生态农业要求的种质资源。

3 长江流域栽培植物野生近缘种资源保护与利用案例

长江流域是我国生物多样性的核心区域之一,我国近一半的特有栽培植物起源于长江流域,已建立的植物原生境保护点30%以上位于长江流域(中国生物多样性国情研究报告编写组, 2016)。然而,长江流域作物及其野生近缘种遗传资源的研究严重不足,保护、开发和利用成效并不显著,存在大量研究与保护的空缺。由于对野生植物资源的保护力度和开发程度受野生植物所属资源类型、研究背景、商业价值以及文化传统等多种因素的影响,应分别评价不同类型作物的保护与利用现状,为制定遗传资源的保护与可持续利用的相关对策提供参考(Dehaan et al, 2016)。

粮食作物野生近缘种无疑是最重要的植物资源,因此对其采取了最为严密的保护措施,相关的开发与利用研究也最为深入。果树作物因为产品的商业化程度较高、市场需求大,其野生资源的保护与开发也得到了较多关注,但传统育种方式的周期较长,限制了新品种开发的速度。蔬菜作物的地域特征与季节性比较强,种类繁多且相互间可替代性高,因此其野生近缘种受到的关注不多;经济作物野生近缘种的保护与利用存在明显不平衡现象,具有较高经济价值的作物获得了高度重视,而其他多数经济作物仍局限于传统的利用方式,不仅栽培种

的驯化程度不高,对野生近缘种资源也少有针对性的保育措施。在此我们针对长江流域几种主要作物类型的代表种及其野生近缘种资源的保护与利用情况进行案例分析。

3.1 粮食作物——普通野生稻

我国共有3种野生稻,分别是普通野生稻(*O. rufipogon*)、药用野生稻(*O. officinalis*)和疣粒野生稻(*O. granulata*),其中普通野生稻是亚洲栽培稻的祖先种,是重要的战略资源(Song et al, 2005; 赵耀, 2014)。

考古资料证实,距今10,000年前,栽培稻在长江中下游地区开始被驯化,普通野生稻是该区域习见物种(Kovach et al, 2007)。游修龄(2009)考证普通野生稻有历史文献记录的分布区最北可达黄河流域。由于气候变化和人类影响,如今只有两个高度隔离的普通野生稻种群存在于长江流域,大部分种群分布于珠江流域。尽管栽培稻野生种群的自然分布出现了衰退,但长江流域依然是毫无争议的稻作核心区。

20世纪80年代,我国对野生稻资源进行了全国范围内的普查,对几乎所有普通野生稻的自然种群做了鉴定与评价。随着人类活动对自然环境的扰动不断加剧,我国普通野生稻资源受到极大破坏,自然种群面积不断减小,甚至有些分布点已经绝迹。台湾的普通野生稻于1978年灭绝;云南省曾有26个普通野生稻分布点,现已消失24个,仅剩景洪和元江两个点,景洪的原生分布点也因2011年机场扩建基本消失,元江种群面积则极度萎缩;福建漳浦的原生点被漳汕高速公路所取代;广东、广西和海南三省也有80%的分布点消失(赵耀, 2014)。

鉴于普通野生稻的重要价值,相关部门采取了许多措施对其进行保护。截至2009年,我国共建立了15个普通野生稻原生境保护点,并在广西南宁与广东广州分别建立了野生稻迁地保护种质圃,同时在中国农业科学研究院的主导下构建了普通野生稻种质资源的种子库(杨庆文等, 2013)。对比原生境保护和迁地保护种群的遗传变异发现,原生境种群遗传多样性要显著高于迁地保护种群,这不仅说明了建立原生境保护的重要性,同时也暗示迁地保护应当注意扩大种群的规模并定期进行种群复壮。运用分子标记对江西东乡和湖南茶陵的原位保护效果进行评价发现,被围墙隔离保护起来的种群遗传

变异只占原来大种群的67.9%,提示原位保护应当注重保护整个原生生境(Qian et al, 2005)。我们在实地调查中还发现,广东高州的两个原生境保护点核心区围墙内野生稻的生长状态劣于围墙外自然生境中的群体,这提示水泥围墙一类的物理隔离方式对保护可能是不利的,适度的扰动更有利于植物物种的保护,生境的动态变化是原生境保护中最为重要且需要长期监控的问题(于燕波等, 2013; 赵耀, 2014)。另外,在制订保护策略时应当先评估被保护种群的有效种群大小。如果有效种群太小,建立原生境保护点也不能避免种群绝灭,不如通过迁地保护进行人工繁殖,广东增城普通野生稻原位保护点就是一个典型的例子。总体上看,我国对普通野生稻资源的保护投入非常大,也起到了一定的效果,但是保护理念还相对落后,没有有效地把保护生物学研究成果与实际保护措施结合起来(Song et al, 2005)。

我国在野生稻资源利用方面取得了相当多的成果。早在20世纪30年代,丁颖就首次尝试育成了第一个具有普通野生稻遗传背景的水稻品种;袁隆平继而利用在野外发现的野生稻雄性不育系实现了杂交稻育种的历史性突破(赵耀, 2014)。现代育种业从野生稻获得了多个重要基因,用以改良栽培稻,培育出了多个具有抗虫、耐旱或耐盐碱的优秀水稻品种(Vaughan, 1994),包括我国最近取得突破性进展的“海水稻”和“再生稻”。对野生稻近缘种的利用同样取得了一定成绩,从药用野生稻和疣粒野生稻中分别分离出了抗稻飞虱与抗白叶枯病的主效基因,有望运用到栽培稻育种中(王布哪等, 2001; 宁茜等, 2014)。

在保护方面,鉴于粮食作物(如谷物、豆类等)大多具有良好的研究背景和迫切的应用需求,对其祖先种以及野生近缘种的保护也有许多年积累下来的资料可供参考,因此可把粮食作物野生近缘种作为保护生物学的模式系统,整合不同的理论和方法开展研究和实践,发展有效的可供推广的保护措施。此外,也应大力尝试利用最新的生物技术对粮食作物野生近缘种的优质基因资源进行挖掘和利用,以满足日益增长的人类需求(Jacob et al, 2017)。

3.2 果树作物——猕猴桃

猕猴桃(*Actinidia* spp.)为原产中国的野生藤本

果树,是20世纪人工驯化的四大栽培果树之一(猕猴桃、蓝莓、鳄梨与澳洲核桃)。中国是猕猴桃的起源和分布中心。猕猴桃主要分布在长江流域上游秦岭以南、横断山脉以东的山林中(董玉琛和刘旭,2008)。

猕猴桃的利用历史悠久,在4,000多年前的石家河文化遗迹中就曾发现猕猴桃种子遗存,从唐代开始出现少量的栽培。猕猴桃的商业化栽培与驯化始于20世纪初,1904年,Allison在新西兰播种从中国湖北宜昌获得的美味猕猴桃(*Actinidia deliciosa*)种子,1910年得到果实,进而由Hayward在1930年培育出著名的海沃德(Hayward)品种,此后猕猴桃的商业栽培在新西兰兴起,直到20世纪70年代初,开始在世界范围迅速发展(董玉琛和刘旭,2008)。除新西兰外,智利、意大利、法国和日本都是猕猴桃生产大国。反观中国,直到20世纪80年代才开始小规模猕猴桃栽培生产,90年代初,中国猕猴桃生产进入大发展时期,栽培面积迅速扩大,总产量跃居世界第一,但单位面积产量仍较低(黄宏文,2009)。

猕猴桃为雌雄异株植物,在杂交育种时,由于无法通过雄株的表型来预测后代中雌性个体的果实性状,只能通过加大杂交组合数量的方法尝试发现新的品种,因此育种难度较高。即便是最先开始猕猴桃育种工作的新西兰,多年来也并未通过杂交育种培育出显著优于海沃德的美味猕猴桃新品种。我国科研人员从20世纪50年代开始收集和野生猕猴桃,于1980年创建了中国科学院武汉植物园猕猴桃资源圃。该圃收集保存猕猴桃属植物61个种和变种,110个国内外猕猴桃品种(系)以及3万余株种内和种间杂交个体,是目前国内外猕猴桃属植物遗传多样性覆盖面最广、种质资源最丰富的基因库(黄宏文,2009)。对猕猴桃野生近缘种资源的收集和保护极大地促进了我国猕猴桃的育种工作,虽然相较于国外起步较晚,但发展潜力巨大。我国不但从陕西周至县和湖南凤凰县的野生种群中选育出新的美味猕猴桃品种“秦美”和“米良1号”,还开创性地对中华猕猴桃(*A. chinensis*)进行了驯化,培育出黄色果肉的商品猕猴桃。目前黄色果肉的中华猕猴桃主要有两个品种,一种是由中科院武汉植物园在江西省武宁县发现的中华猕猴桃野生优秀植株发展而来的“金桃”,另一种是新西兰从我国引种的中华猕猴桃的杂交后代培育出的“Hort16A”。不仅如此,

我国还从四川和湖北的野生中华猕猴桃中选育出红心品种“红阳”等。除中华猕猴桃外,对软枣猕猴桃(*A. arguta*)和葛枣猕猴桃(*A. polygama*)的驯化也取得了较大进展。

猕猴桃这一案例直接体现了栽培植物野生近缘种在新作物开发以及育种中的重要性。新西兰百年来的园艺成果和商业化运营终究受限于种质资源,相比之下我国坐拥丰富的野生猕猴桃资源,在猕猴桃产业的发展上有望后来居上。我国具有世界最丰富的果树资源(瓦维洛夫,1982),除已驯化的果树外,还有拐枣(*Hovenia dulcis*)、刺梨(*Rosa roxburghii*)、沙棘(*Hippophae* spp.)以及木通(*Akebia quinata*)等具有较大利用潜力的物种。对我国特有的栽培果树,如中国樱桃(*Prunus pseudocerasus*)、枇杷(*Eriobotrya japonica*)等进行遗传改良也势在必行。此外,黄宏文(2009)通过回顾猕猴桃驯化改良和产业发展的百年历史,提出了利用自然杂交带的基因渐渗作用开展野生植物新种质和新基因型发掘的新思路,可有效促进我国部分特有木本作物的育种。

3.3 蔬菜作物——莲

莲(*Nelumbo nucifera*)是我国栽培面积最大、种质资源最为丰富的一种水生蔬菜。莲的根茎(藕)不但可作蔬菜食用,莲子和叶还可作药用,其花也具有重要的观赏价值。莲在我国的栽培历史悠久,距今7,000多年前的河姆渡文化遗迹中就曾发现莲的孢粉,在距今5,000多年前的仰韶文化遗址出土了碳化莲子,3,000多年前已出现有关莲的文献记载(董玉琛和刘旭,2008)。考古发掘还证实,在2,000多年前的西汉时期,莲藕已作为蔬菜食用。莲子生产可追溯至1,000年前的南唐梁代,但大面积种植则始于清代。野生的莲为亚洲广布,其近缘种美洲黄莲(*N. lutea*)为美洲广布种,两个物种无明显生殖隔离。我国具有丰富的野生莲资源,全国除青海与西藏外的大小湖泊中皆有分布,且变异类型众多。

在长期栽培和驯化过程中,莲已分化出藕莲、子莲、花莲3大类型。藕莲以采收肥大的根状茎为目的,其根状茎大小、入泥深浅和产量等性状有明显差异;子莲以采收种子为目的,其果实大小、形状、结实率、心皮数和花数等性状存在分化;花莲则以观赏为主要目的,其花色与花型是主要的选择性状。分子生物学证据表明3种类型的驯化莲之间存在明显的遗传分化(郭宏波等,2004)。较为优秀的

藕莲种质资源集中分布在长江中下游地区,子莲种质资源则局限于湖南、江西和福建等地。运用现代育种手段选育出的品种的农艺性状显著高于野生种和地方品种(董玉琛和刘旭, 2008)。

我国在20世纪80年代开始进行莲的种质资源收集,构建了莲的国家种质圃(武汉)。目前,种质圃收集了莲种质资源500多份,其中绝大部分为栽培品种,包括藕莲、花莲各200多份,子莲20多份,野生莲相对较少,仅有20余份。由于我国自然湿地的面积不断缩小,野生莲资源面临生境丧失的威胁;不仅如此,栽培莲的大面积扩张导致从栽培种到野生种的基因渐渗概率大幅提升。我国至今尚未对野生莲的种质资源进行详实的调查和种群遗传多样性评估(Yang et al, 2013),使原生境保护难以有效开展,制订迁地保护计划也缺乏可靠的证据。对莲栽培品种的保护与利用还存在一些问题,包括:栽培种的起源尚不清楚;现有栽培品种品系不纯;缺乏莲种质资源的种子保存库等。

蔬菜作物不但物种数量较多,而且由于人类选择作用的多样化,使得同一物种分化出许多栽培品种(如萝卜、甘蓝);蔬菜作物对应的野生近缘种的数量也极其庞大,难以实现大规模的保护与开发,因此需要发展灵活且有针对性的保护与利用策略。一方面要重视对市场普及面广、种植规模大的重要蔬菜作物的遗传资源收集与评价,尤其对于非原产的作物,应通过多种途径积极获取更多遗传资源,建立种质库;另一方面加强对我国特有野生近缘种的保护与利用。在实施长江大保护的战略背景下,应积极协调地方政府以及区域科研力量对具有地域特色的作物(例如水生蔬菜)的遗传资源进行广泛收集和研究,关注水生蔬菜作物在长江流域农耕文明起源中的重要作用,探索对其野生近缘种生境的有效保护策略,同时着力提高水生作物及其野生近缘种的基础研究水平,培育更多的优质栽培品种。

3.4 经济作物——油桐

油桐(*Vernicia fordii*)是我国特有的经济林木,原产于长江流域中下游丘陵常绿阔叶林。油桐与油茶(*Camellia oleifera*)、核桃(*Juglans regia*)、乌桕(*Sapium sebiferum*)并列为我国四大木本油料作物,具有上千年的栽培历史。油桐属于边际性经济林树种,不占用耕地,在长江流域分布广泛,同时具有重要的工业价值、能源价值以及一定的药用价值和

生态价值,存在非常大的开发潜力(傅登祺和黄宏文, 2006)。

从油桐果提取的桐油数世纪以来一直是涂料和油漆的生产原料。桐油曾是我国生产的重要战略资源之一,长期出口国外且供不应求。然而,由于石油化工业的发展和桐油替代品的不断出现,加之对桐油的应用基础和深度开发技术研究力度严重不足,使得其市场竞争力一落千丈。在这种情况下,农民种植油桐的积极性下降,许多地方油桐林被砍伐,国家和地方政府也一度中止了对油桐科研项目的资助,对我国油桐资源造成了极大冲击,多数地方品种濒临灭绝(谭晓风, 2006)。进入21世纪,在化石能源供给紧张、环境问题日益严重的形势下,油桐作为环保且可再生的植物能源再度引起广泛关注。桐油不仅可用作生产生物柴油的极佳原料或重要添加成分,而且基于桐油生产的油漆能有效避免人工合成油漆带来的环境污染;此外,油桐的适生区域多为山区,发展油桐种植能提高当地人民的收入(张玲玲和彭俊华, 2011)。目前,我国很多地区开始恢复油桐生产,扩大油桐种植面积。我国科研工作者也已在油桐种质资源的收集、品种分类、优良家系与无性系的选育、引种栽培措施等方面开展了一系列研究。然而油桐及其近缘种的遗传多样性还有待进一步挖掘和评估,桐油生物合成的调控机制仍需深入研究。从生产上看,油桐育种周期长,费时耗力,因此育种技术有待提高,并要加大科技成果的推广力度,改变目前油桐林多为半野生和粗放式管理的状态(方嘉兴和何方, 1998; 谭晓风, 2006)。

油桐的兴衰历程折射出经济植物的重要性会因市场的需求变化而发生波动,进而影响其遗传资源的保护,苧麻(*Boehmeria nivea*)、漆树(*Toxicodendron vernicifluum*)与橡胶树(*Hevea brasiliensis*)等也是如此。我们需要运用动态的、长远的眼光来看待植物资源,针对重要植物资源制定有预见性的、长期的保护规划,而不能被短期利益所驱动。植物遗传资源一旦丧失则很难恢复,尤其是那些稀有的基因资源。随着科技水平的提高和人类需求的不断发展,传统作物的用途和野生植物资源的潜在价值将被不断挖掘和利用。

4 结语

步入21世纪,持续增长的人口和变化的生态环

境不仅使人类社会发展面临一系列挑战,而且对现代农业生产提出了新的要求。一方面,人口的急剧增长以及与其相伴随的城市扩张和耕地流失,导致提高农作物单位面积产量成为一种刚性需求(Cohen, 2003);人类对植物资源的多元化需求也对农作物种类和品质的多样化提出了更高要求。另一方面,全球气候变化、极端气候事件增多和土地利用增加等因素又对栽培植物野生近缘种的存续和发展造成了较大威胁(Ramesh et al, 2017)。栽培植物野生近缘种是保障粮食安全和农业可持续发展的基础,需要制定合理的策略加以积极、有效地保护(马克平, 2012),尤其要重视对野生近缘种遗传多样性和进化潜力的保护,以实现栽培作物野生近缘种资源的可持续利用。与此同时,对栽培植物野生近缘种资源的利用不能仅停留在对已有品种的改良上,需要突破野生近缘种创新利用的瓶颈,挖掘和引种驯化更多的野生植物,拓展利用途径,为人类生存和发展提供更多的植物资源。

参考文献

- Barnosky AD, Hadly EA, Gonzalez P, Head J, Polly PD, Lawing AM, Eronen JT, Ackerly DD, Alex K, Biber E, Blois J, Brashares J, Ceballos G, Davis E, Dietl GP, Dirzo R, Doremus R, Fortelius M, Greene HW, Hellmann J, Hickler T, Jackson ST, Kemp M, Koch PL, Kremen C, Lindsey EL, Looy C, Marshall CR, Mendenhall C, Mulch A, Mychajliw AM, Nowak C, Ramakrishnan U, Schnitzler J, Shrestha KD, Solari K, Stegner L, Stegner MA, Stenseth NC, Wake MH, Zhang Z (2017) Merging paleobiology with conservation biology to guide the future of terrestrial ecosystems. *Science*, 355, 594.
- Barton L, Newsome SD, Che FH, Wang H, Guilderson TP, Bettinger RL (2009) Agricultural origins and the isotopic identity of domestication in northern China. *Proceedings of National Academy of Sciences, USA*, 106, 5523–5528.
- Brozynska M, Furtado A, Henry RJ (2015) Genomics of crop wild relatives: Expanding the gene pool for crop improvement. *Plant Biotechnology Journal*, 14, 1070–1085.
- Carroll SP, Jørgensen PS, Kinnison MT, Bergstrom CT, Denison RF, Gluckman P, Smith TB, Strauss SY, Tabashnik BE (2014) Applying evolutionary biology to address global challenges. *Science*, 346, 1245993.
- Castañeda-Álvarez NP, Houry CK, Achicanoy HA, Bernau V, Dempewolf H, Eastwood RJ, Guarino L, Harker RH, Jarvis A, Maxted N, Müller JV, Ramirez-Villegas J, Sosa CC, Struik PC, Vincent H, Toll J (2016) Global conservation priorities for crop wild relatives. *Nature Plants*, 2, 16022.
- Chao S (2007) Evaluation of genetic diversity and genome-wide linkage disequilibrium among US wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm representing different market classes. *Crop Science*, 47, 1018–1030.
- Chen YP, Chen YF, Zhao JT, Huang X, Huang XL (2007) Cloning and expression of resistance gene analogs (RGAs) from wild banana resistant to banana fusarium wilt. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 33, 567–573. (in Chinese with English abstract) [陈雅平, 陈云凤, 赵杰堂, 黄霞, 黄学林 (2007) 抗香蕉枯萎病的野生蕉抗病基因类似序列的克隆与表达. *植物生理与分子生物学学报*, 33, 567–573.]
- Cohen JE (2003) Human population: The next half century. *Science Magazine*, 302, 1172–1175.
- Collard BCY, Jahufer MZZ, Brouwer JB, Pang ECK (2005) An introduction to marker, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica*, 142, 169–196.
- Compilation Group of China's Biodiversity: A Country Study (2016) China's Biodiversity: A Country Study. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国生物多样性国情研究报告编写组 (2016) 中国生物多样性国情研究报告. 中国环境科学出版社, 北京.]
- Dehaan LR, van Tassel DL, Anderson JA, Asselin SR, Barnes R, Baute GJ, Cattani DJ, Culman SW, Dorn KM, Hulke BS, Kantar M, Larson S, Marks MD, Miller AJ, Poland J, Ravetta DA, Rude E, Ryan MR, Wyse D, Zhang XF (2016) A pipeline strategy for grain crop domestication. *Crop Science*, 56, 1–14.
- Denison RF, Kiers ET, West SA (2003) Darwinian agriculture: When can humans find solutions beyond the reach of natural selection? *Quarterly Review of Biology*, 78, 145–168.
- Diamond J (2002) Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, 418, 700–707.
- Doebley JF, Gaut BS, Smith BD (2006) The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 127, 1309–1329.
- Donald CM (1981) Competitive plants, communal plants, and yields in wheat crops. In: *Wheat Science-Today and Tomorrow* (eds Evans LT, Peacock WJ). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Dong YC (1999) The current situation and prospect of crop germplasm resource researches in China. *Review of China Agricultural Science & Technology*, (2), 36–40. (in Chinese) [董玉琛 (1999) 我国作物种质资源研究的现状与展望. *中国农业科技导报*, (2), 36–40.]
- Dong YC, Liu X (2008) *Crops and Their Wild Relatives in China*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [董玉琛, 刘旭 (2008) 中国作物及其野生近缘植物. 中国农业出版社, 北京.]
- Dulloo ME, Hunter D, Borelli T, Hamon S, Pamfil D, Sestras R (2010) *Ex situ* and *in situ* conservation of agricultural biodiversity: Major advances and research needs. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 38, 114–122.
- Fang JX, He F (1998) *Chinese Tung Oil Tree*. Chinese Forestry

- Publishing House, Beijing. (in Chinese) [方嘉兴, 何方 (1998) 中国油桐. 中国林业出版社, 北京.]
- FAO (2014) Genebank Standards for Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Fowler C (2008) The svalbard seed vault and crop security. *Bioscience*, 58, 190–191.
- Frankham R, Briscoe DA, Ballou JD (2002) Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fu DQ, Huang HW (2006) Brief introduction of exploitation and utilization of fuel plants resources. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 24, 183–190. (in Chinese with English abstract) [傅登祺, 黄宏文 (2006) 能源植物资源及其开发利用简况. 武汉植物学研究, 24, 183–190.]
- Fu LK (1991) China Plant Red Data Book, Vol.1: Rare and Endangered Plants. Science Press, Beijing. (in Chinese) [傅立国 (1991) 中国植物红皮书: 稀有濒危植物(第一册). 科学出版社, 北京.]
- Fuller DQ (2007) Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: Recent archaeobotanical insights from the Old World. *Annals of Botany*, 100, 903–924.
- Gómez-Campo C (1985) Seed banks as an emergency conservation strategy. In: *Plant Conservation in the Mediterranean Area* (ed. Gomez-Campo C), pp. 237–247. Dr. W. Junk, Dordrecht.
- Gross BL, Olsen KM (2010) Genetic perspectives on crop domestication. *Trends in Plant Science*, 15, 529–537.
- Guo HB, Ke WD, Li SM, Peng J (2004) Cluster analysis of *Nelumbo* accessions based on RAPD markers. *Journal of Plant Genetic Resources*, 5, 328–332. (in Chinese with English abstract) [郭宏波, 柯卫东, 李双梅, 彭静 (2005) 不同类型莲资源的RAPD聚类分析. 植物遗传资源学报, 5, 328–332.]
- Hajjar R, Hodgkin T (2007) The use of wild relatives in crop improvement: A survey of developments over the last 20 years. *Euphytica*, 156, 1–13.
- Hamblin MT, Salas Fernandez MG, Casa AM, Mitchell ME, Paterson AH, Kresovich S (2005) Equilibrium processes cannot explain high levels of short- and medium-range linkage disequilibrium in the domesticated grass *Sorghum bicolor*. *Genetics*, 171, 1247–1256.
- Hanson JO, Rhodes JR, Rigino C, Fuller RA (2017) Environmental and geographic variables are effective surrogates for genetic variation in conservation planning. *Proceedings of National Academy of Sciences, USA*, 114, 12755–12760.
- Heffner EL, Sorrells ME, Jannink J (2009) Genomic selection for crop improvement. *Crop Science*, 49, 1–12.
- Hendry AP (2013) Key questions in the genetics and genomics of eco-evolutionary dynamics. *Heredity*, 111, 456–466.
- Huang HW (2009) History of 100 years of domestication and improvement of kiwifruit and gene discovery from genetic introgressed populations in the wild. *Chinese Bulletin of Botany*, 44, 127–142. (in Chinese with English abstract) [黄宏文 (2009) 猕猴桃驯化改良百年启示及天然居群遗传渐渗的基因发掘. 植物学报, 44, 127–142.]
- Ingvarsson PK (2002) A metapopulation perspective on genetic diversity and differentiation in partially self-fertilizing plants. *Evolution*, 56, 2368–2373.
- Jacob P, Avni A, Bendahmane A (2017) Translational research: Exploring and creating genetic diversity. *Trends in Plant Science*, 23, 42–52.
- Jarvis DI, Myer L, Klemick H, Guarino L, Smale M, Brown AHD, Sadiki M, Sthapit B, Hodgkin T (2000) A Training Guide for *In Situ* Conservation On-Farm. Version 1. International Plant Genetic Resource Institute, Rome, Italy.
- Jena KK (2010) The species of the genus *Oryza* and transfer of useful genes from wild species into cultivated rice, *O. sativa*. *Breeding Science*, 60, 518–523.
- Jia JZ, Gao LF, Zhao GY, Zhou WB, Zhang WJ (2015) Crop genomics and crop science revolutions. *Scientia Agricultura Sinica*, 48, 3316–3332. (in Chinese with English abstract) [贾继增, 高丽锋, 赵光耀, 周文斌, 张卫健 (2015) 作物基因组学与作物科学革命. 中国农业科学, 48, 3316–3332.]
- Karkute SG, Singh AK, Gupta OP, Singh PM, Singh B (2017) CRISPR/Cas9 mediated genome engineering for improvement of horticultural crops. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1635.
- Kovach MJ, Sweeney MT, McCouch SR (2007) New insights into the history of rice domestication. *Trends in Genetics*, 23, 578–587.
- Li DZ, Yang XY, Wang YH, Cai J (2010) The germplasm bank of wild species, Southwest China. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 25, 565–569. (in Chinese) [李德铎, 杨湘云, 王雨华, 蔡杰 (2010) 中国西南野生生物种质资源库. 中国科学院院刊, 25, 565–569.]
- Li L, Chen JK (2014) Influence of climate change on wild plants and the conservation strategies. *Biodiversity Science*, 22, 549–563. (in Chinese with English abstract) [黎磊, 陈家宽 (2014) 气候变化对野生植物的影响及保护对策. 生物多样性, 22, 549–563.]
- Li Y, Li YH, Yang QW, Zhang JP, Zhang JM, Qiu LJ, Wang TY (2015) Genomics-based crop germplasm research: Advances and perspectives. *Scientia Agricultura Sinica*, 48, 3333–3353. (in Chinese with English abstract) [黎裕, 李英慧, 杨庆文, 张锦鹏, 张金梅, 邱丽娟, 王天宇 (2015) 基于基因组学的作物种质资源研究: 现状与展望. 中国农业科学, 48, 3333–3353.]
- Liu ZS (2014) Progress in crop genetic breeding. V. Phenotypic selection and genotypic selection. *Crop Research*, 28, 780–784. (in Chinese with English abstract) [刘忠松 (2014) 作物遗传育种研究进展. V. 表型选择与基因型选择. 作物研究, 28, 780–784.]
- Lu BR (2014) Genetic and evolutionary effects of hybridization-introgression and their implications for conservation of

- crop wild relative species. Chinese Science Bulletin, 59, 479–492. (in Chinese with English abstract) [卢宝荣 (2014) 杂交-渐渗的遗传进化效应与栽培作物野生近缘种多样性保护. 科学通报, 59, 479–492.]
- Ma KP (2012) Studies and conservation of crop wild relatives should be promoted. Biodiversity Science, 20, 641–642. (in Chinese) [马克平 (2012) 作物野生近缘种的研究与保护需要重视. 生物多样性, 20, 641–642.]
- Maxted N, Ford-Lloyd BV, Jury S, Kell S, Scholten M (2006) Towards a definition of a crop wild relative. Biodiversity and Conservation, 15, 2673–2685.
- Maxted N, Kell S, Toledo Á, Dulloo E, Heywood V, Hodgkin T, Hunter D, Guarino L, Jarvis A, Ford-Lloyd B (2010) A global approach to crop wild relative conservation: Securing the gene pool for food and agriculture. Kew Bulletin, 65, 561–576.
- Meilleur BA, Hodgkin T (2004) *In situ* conservation of crop wild relatives: Status and trends. Biodiversity and Conservation, 13, 663–684.
- Meyer RS, Duval AE, Jensen HR (2012) Patterns and processes in crop domestication: An historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. New Phytologist, 196, 29–48.
- Michael TP, Vanburen R (2015) Progress, challenges and the future of crop genomes. Current Opinion in Plant Biology, 24, 71–81.
- Moose SP, Mumm RH (2008) Molecular plant breeding as the foundation for 21st century crop improvement. Plant Physiology, 147, 969–977.
- Munson R, James RA, Xu B, Athman A, Conn SJ, Jordans C, Byrt CS, Hare RA, Tyerman SD, Tester M, Plett D, Gilliam M (2012) Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na⁺ transporter gene. Nature Biotechnology, 30, 360–364.
- Nielson R (2005) Molecular signatures of natural selection. Annual Reviews of Genetics, 39, 197–218.
- Ning X, Zhang WL, Huang JN, Yan YF, Yan CQ, Yang L (2014) Identification of new rice germplasms for resistance to bacterial blight from *Oryza meyeriana* Baili. Journal of Plant Genetic Resources, 15, 620–624. (in Chinese with English abstract) [宁茜, 张维林, 黄佳男, 阎轶峰, 严成其, 杨玲 (2014) 来源于疣粒野生稻的白叶枯病新抗源的鉴定. 植物遗传资源学报, 15, 620–624.]
- Palaisa K, Morgante M, Tingey S, Rafalski A (2004) Long-range patterns of diversity and linkage disequilibrium surrounding the maize Y1 gene are indicative of an asymmetric selective sweep. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 101, 9885–9890.
- Pimentel D, Wilson C, McCullum C, Huang R, Dwen P, Flack J, Tran Q, Saltman T, Cliff B (1997) Economic and environmental benefits of biodiversity. BioScience, 47, 747–757.
- Prentis PJ, Wilson JR, Dormontt EE, Richardson DM, Lowe AJ (2008) Adaptive evolution in invasive species. Trends in Plant Science, 13, 288–294.
- Purugganan MD, Fuller DQ (2009) The nature of selection during plant domestication. Nature, 457, 843–848.
- Qian J, He T, Song ZP, Lu BR (2005) Genetic evaluation of *in situ* conserved and reintroduced populations of wild rice (*Oryza rufipogon*: Poaceae) in China. Biochemical Genetics, 43, 561–575.
- Qin DD, Dong J, Xu FC, Xu Q, Ge ST, Du J, Li MF (2016) Innovation and utilization of crop germplasm resources during the era of molecular breeding. Barley and Cereal Sciences, 33, 1–4. (in Chinese with English abstract) [秦丹丹, 董静, 许甫超, 徐晴, 葛双桃, 杜静, 李梅芳 (2016) 分子育种时代的作物种质资源创新与利用. 大麦与谷类科学, 33, 1–4.]
- Ramesh K, Matloob A, Aslam F, Florentine SK, Chauhan BS (2017) Weeds in a changing climate: Vulnerabilities, consequences, and implications for future weed management. Frontiers in Plant Science, 8, 95.
- Rodriguez-Leal D, Lemmon ZH, Man J, Bartlett, Lippman ZB (2017) Engineering quantitative trait variation for crop improvement by genome editing. Cell, 171, 470–480.
- Ronald PC (2014) Lab to farm: Applying research on plant genetics and genomics to crop improvement. PLoS Biology, 12, e1001878.
- Song ZP, Li B, Chen JK, Lu BR (2005) Genetic diversity and conservation of common wild rice (*Oryza rufipogon*) in China. Plant Species Biology, 20, 83–92.
- Soulé MD (1985) What is conservation biology? Bioscience, 35, 727–734.
- Subbaiyan GK, Waters DLE, Katiyar SK, Sadananda AR, Vaddadi S, Henry RJ (2012) Genome-wide DNA polymorphisms in elite indica rice inbreds discovered by whole-genome sequencing. Plant Biotechnology Journal, 10, 623–634.
- Tan XF (2006) Status and suggestion on development of *Vernicia fordii*. Nonwood Forest Research, 24(3), 62–64. [谭晓凤 (2006) 油桐的生产现状及其发展建议. 经济林研究, 24(3), 62–64.]
- van Slageren W (2003) The millennium seed bank: Building partnerships in arid regions for the conservation of wild species. Journal of Arid Environments, 54, 195–201.
- Vaughan DA (1994) The Wild Relatives of Rice: A Genetic Resources Handbook. International Rice Research Institute, Manila.
- Vavilov NI (translated by Dong YC) (1982) Origin and Geography of Cultivated Plants. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [瓦维洛夫(著) 董玉琛(译) (1982) 主要栽培植物的世界起源中心. 中国农业出版社, 北京.]
- Wang BN, Huang Z, Shu LH, Ren X, Li XH, He GC (2001) Mapping of two new brown planthopper resistance genes from wild rice. Chinese Science Bulletin, 46, 1092–1095. (in Chinese with English abstract) [王布哪, 黄臻, 舒理慧, 任翔, 李香花, 何光存 (2001) 两个来源于野生稻的抗褐飞

- 虱新基因的分子标记定位. 科学通报, 46, 1092–1095.]
- Wang S, Xie Y (2004) China Species Red List, Vol.1: Red List. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [汪松, 谢焱 (2004) 中国物种红色名录, 第一卷: 红色名录. 高等教育出版社, 北京.]
- Warschefsky E, Penmetza RV, Cook DR, von Wettberg EJB (2014) Back to the wilds: Tapping evolutionary adaptations for resilient crops through systematic hybridization with crop wild relatives. *American Journal of Botany*, 101, 1791–1800.
- Weiner J (2003) Ecology—The science of agriculture in the 21st century. *Journal of Agricultural Science*, 141, 371–377.
- Weiner J, Du YL, Zhang C, Qin XL, Li FM (2017) Evolutionary agroecology: Individual fitness and population yield in wheat (*Triticum aestivum*). *Ecology*, 98, 2261–2266.
- Willcox G (2005) The distribution, natural habitats and availability of wild cereals in relation to their domestication in the Near East: Multiple events, multiple centres. *Vegetation History and Archaeobotany*, 14, 534–541.
- Xu K, Xu X, Fukao T, Canlas P, Maghirang-Rodriguez R, Heuer S, Ismail AM, Bailey-Serres J, Ronald PC, Mackill DJ (2006) Sub1A is an ethylene response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, 442, 705–708.
- Yang M, Liu F, Han YN, Xu LM, Juntawong N, Liu YN (2013) Genetic diversity and structure in populations of *Nelumbo* from America, Thailand and China: Implications for conservation and breeding. *Aquatic Botany*, 107, 1–7.
- Yang QW, Qin WB, Zhang WX, Qiao WH, Yu SN, Guo Q (2013) In-situ conservation practices and future development of wild relatives of crops in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 14, 1–7. (in Chinese with English abstract) [杨庆文, 秦文斌, 张万霞, 乔卫华, 于寿娜, 郭青 (2013) 中国农业野生植物原生境保护实践与未来研究方向. *植物遗传资源学报*, 14, 1–7.]
- You XL (2009) Neolithic culture in the Yangtze River Basin. In: *Chinese Agricultural History-Primitive Society* (eds Du YL, Sun ZC), pp. 113–122. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [游修龄 (2009) 长江流域新石器时代文化. 见: 中国农业通史——原始社会卷(杜言林, 孙政才主编), 113–122页. 中国农业出版社, 北京.]
- Yu YB, Wang QL, Kell S, Maxted N, Ford-Lloyd BV, Wei W, Kang DM, Ma KP (2013) Crop wild relatives and their conservation strategies in China. *Biodiversity Science*, 21, 750–757. (in Chinese with English abstract) [于燕波, 王群亮, Kell S, Maxted N, Ford-Lloyd BV, 魏伟, 康定明, 马克平 (2013) 中国栽培植物野生近缘种及其保护对策. *生物多样性*, 21, 750–757.]
- Zhang H, Mittal N, Leamy LJ, Barazani O, Song BH (2017) Back into the wild—Apply untapped genetic diversity of wild relatives for crop improvement. *Evolutionary Applications*, 10, 5–24.
- Zhang DY, Sun GJ, Jiang XH (1999) Donald's ideotype and growth redundancy: A game theoretical analysis. *Field Crops Research*, 61, 179–187.
- Zhang LL, Peng JH (2011) Values, development and utilization prospect of *Vernicia fordii* resources. *Nonwood Forest Research*, 29, 130–136. (in Chinese with English abstract) [张玲玲, 彭俊华 (2011) 油桐资源价值及其开发利用前景. *经济林研究*, 29, 130–136.]
- Zhao Y (2014) The Mechanism Shaping Distribution Pattern of Population Variations in *Oryza rufipogon* Griff. PhD dissertation, Fudan University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [赵耀 (2014) 普通野生稻种群变异的分布格局及其形成机制. 博士学位论文, 复旦大学, 上海.]
- Zhou XC, Xing YZ (2016) The application of genome editing in identification of plant gene function and crop breeding. *Hereditas* (Beijing), 38, 227–242. (in Chinese with English abstract) [周想春, 邢永忠 (2016) 基因组编辑技术在植物基因功能鉴定及作物育种中的应用. *遗传*, 38, 227–242.]

(责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 中国重要作物种质资源的迁地保护状况统计

Appendix 1 Statistics on ex situ conservations of important crop germplasm resources in China

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018029-1.pdf>

附录1 中国重要作物种质资源的迁地保护状况统计(数据来源: 中国作物种质资源信息系统 www.cgris.net)

Appendix 1 Statistics on *ex situ* conservations of important crop germplasm resources in China (Data source: Chinese Crop Germplasm Information System, www.cgris.net)

名称 Name	地点 Location	作物 Crop	保存份数 No. of accessions	物种数 No. of species
种质圃 Germplasm nursery				
粮食作物 Food crop				
国家种质广州野生稻圃 National Wild Rice Germplasm Nursery, Guangzhou	广东广州 Guangzhou, Guangdong	野生稻 Wild rice	4,300	21
国家种质南宁野生稻圃 National Wild Rice Germplasm Nursery, Nanning	广西南宁 Nanning, Guangxi	野生稻 Wild rice	4,633	17
中国农科院多年生小麦野生近缘植物圃 Perennial Wild Relatives of Wheat Germplasm Nursery of Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS)	北京 Beijing	小麦野生近缘种 Wild relatives of wheat	1,798	181 (18亚种/变种 18 subspecies/varieties)
经济作物 Economic crop				
国家种质杭州茶树圃 National Tea Germplasm Nursery, Hanzhou	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	茶树 Tea	2,527	17 (5变种 5 varieties)
国家种质镇江桑树圃 National Mulberry Germplasm Nursery, Zhenjiang	江苏镇江 Zhenjiang, Jiangsu	桑树 Mulberry	1,757	11 (3变种 3 varieties)
国家种质沅江苎麻圃 National Ramie Germplasm Nursery, Yuanjiang	湖南沅江 Yuanjiang, Hunan	苎麻 Ramie	1,303	16 (7变种 7 varieties)
国家种质开远甘蔗圃 National Sugarcane Germplasm Nursery, Kaiyuan	云南开远 Kaiyuan, Yunnan	甘蔗 Sugarcane	1,718	16
中国热带农科院橡胶热作种质圃 Rubber and Tropical Crop Germplasm Nursery of Chinese Tropical Academy of Agricultural Sciences	海南儋州 Danzhou, Hainan	橡胶, 热带作物 Rubber, tropical crops	6,900	6 (1变种 1 variety)
			584	20
中国农科院海南野生棉种质圃 Wild Cotton Germplasm Nursery of CAAS, Hainan	海南三亚 Sanya, Hainan	野生棉 Wild cotton	460	41
果树作物 Fruit crop				
国家果树种质兴城梨、苹果圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Pear and Apple, Xingcheng	辽宁兴城 Xingcheng, Liaoning	梨 Pear	731	14
		苹果 Apple	703	23
国家果树种质郑州葡萄、桃圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Grape and Peach, Zhengzhou	河南郑州 Zhengzhou, Henan	葡萄 Grape	916	17 (3变种 3 varieties)
		桃 Peach	510	5 (1变种 1 variety)
国家果树种质重庆柑桔圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Orange, Chongqing	重庆 Chongqing	柑桔 Orange	1,041	22
国家果树种质泰安核桃、板栗圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Walnut and Chinese Chestnut, Tai'an	山东泰安 Tai'an, Shandong	核桃 Walnut	73	10
		板栗 Chinese chestnut	120	5 (2变种 2 varieties)
国家果树种质南京桃、草莓圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Peach and Strawberry, Nanjing	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	桃 Peach	600	4 (3变种 3 varieties)
		草莓 Strawberry	160	4
国家果树种质眉县柿圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Persimmon, Meixian	陕西眉县 Meixian, Shaanxi	柿 Persimmon	784	5
国家果树种质太谷枣、葡萄圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Jujube and Grape, Taigu	山西太谷 Taigu, Shanxi	枣 Jujube	456	2 (3变种 3 varieties)
		葡萄 Grape	361	4 (1野生种 1 wild species)
国家果树种质武昌砂梨圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Pear, Wuchang	湖北武汉 Wuhan, Hubei	砂梨 Pear	522	3
国家果树种质公主岭寒地果树圃 National Cold Region Fruit Tree Germplasm Nursery, Gongzhuling	吉林公主岭 Gongzhuling, Jilin	寒地果树 Cold region fruit trees	855	57

名称 Name	地点 Location	作物 Crop	保存份数 No. of accessions	物种数 No. of species
国家果树种质广州荔枝、香蕉圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Lichi and Banana, Guangzhou	广东广州 Guangzhou, Guangdong	荔枝 Lichi 香蕉 Banana	10 130	3 1
国家果树种质福州龙眼、枇杷圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Longan and Loquat, Fuzhou	福建福州 Fuzhou, Fujian	龙眼 Longan 枇杷 Loquat	236 251	3 (1变种 1 variety) 3 (1变种 1 varieties)
国家果树种质北京桃、草莓圃 National Fruit Tree Germplasm of Peach and Strawberry, Beijing	北京 Beijing	桃 Peach 草莓 Strawberry	250 284	5 (5变种 5 varieties) 6
国家果树种质熊岳李、杏圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Plum and Apricot, Xiongyue	辽宁熊岳 Xiongyue, Liaoning	杏 Apricot 李 Plum	600 500	9 11
国家果树种质沈阳山楂圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Haw, Shen-Shenyang, Liaoning	辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning	山楂 Haw	170	8 (2变种 2 varieties)
中国农科院左家山葡萄圃 National Fruit Tree Germplasm Nursery of Amur Grape, CAAS, Zuojiashan	吉林农安 Nongan, Jilin	山葡萄 Amur grape	380	1
国家果树种质新疆名特果树及砧木圃 National Germplasm Nursery of Peculiar Fruit Tree and Stock in Xinjiang	新疆轮台 Luntai, Xinjiang	新疆名特果树及砧木 Peculiar fruit trees and stocks of Xinjiang	648	–
国家果树种质云南特有果树及砧木圃 National Germplasm Nursery of Peculiar Fruit Tree and Stock in Yunnan	云南昆明 Kunming, Yunnan	云南特有果树及砧木 Peculiar fruit trees and stocks of Yunnan	800	98
蔬菜作物 Vegetable crop				
国家种质武汉水生蔬菜圃 National Aquatic Vegetable Germplasm Nursery, Wuhan	湖北武汉 Wuhan, Hubei	水生蔬菜 Aquatic vegetables	1,276	28 (3变种 3 varieties)
饲用作物 Forage crop				
国家种质多年生牧草圃 National Perennial Forage Grass Germplasm Nursery	内蒙古呼和浩特 Huhhot, Inner Mongolia	多年生牧草 Perennial forage grasses	2,454	265
种子库 Genebanks				
粮食作物 Food crop				
国家农作物种质保存中心 National Crop Germplasm Reserve Center	北京 Beijing	稻类、麦类、大豆、 杂粮、食用豆等 Rice, wheat, soybean, beans and other grains	200,000	–
国家水稻中期库 National Mid-term Genebank of Rice	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	稻类 Rice	70,000	–
经济作物 Economic crop				
国家棉花中期库 National Mid-term Genebank of Cotton	河南安阳 Anyang, Henan	棉花 Cotton	6,200	–
国家麻类作物中期库 National Mid-term Genebank of Bast Fiber Crop	湖南长沙 Changsha, Hunan	麻类作物 Bast fiber crop	5,000	–
国家油料作物中期库 National Mid-term Genebank of Oil Crop	湖北武汉 Wuhan, Hubei	油料作物 Oil crops	22,000	–
国家甜菜中期库 National Mid-term Genebank of Sugar Beet	黑龙江哈尔滨 Harbin, Heilongjiang	甜菜 Sugar beet	1,300	–
国家烟草中期库 National Mid-term Genebank of Tobacco	山东青州 Qingzhou, Shandong	烟草 Tobacco	3,600	–
蔬菜作物 Vegetable crop				
国家蔬菜中期库 National Mid-term Genebank of Vegetable Crop	北京 Beijing	蔬菜 Vegetables	28,000	–
饲用作物 Forage crop				
国家牧草中期库 National Mid-term Genebank of Forage Grass	内蒙古呼和浩特 Hohhot, Inner Mongolia	牧草 Forage grasses	3,000	–
果树作物 Fruit crop				
国家西瓜中期库 National Mid-term Genebank of Water Melon and Melon	河南郑州 Zhengzhou, Henan	西瓜、甜瓜 Water melon, melon	1,500	–