

## 菰(*Zizania latifolia*)主要农艺性状及其驯化育种

王营营, 黄璐, 樊龙江\*

(浙江大学农学系, 浙江省作物种质资源重点实验室, 杭州 310058)

**摘要** 通过收集我国菰野生资源和半野生资源并进行驯化育种, 获得了株型紧凑、茎叶粗壮直立的 2 个半驯化菰材料“加油 1 号”和“戈山 1 号”, 并以该半驯化菰为育种材料, 对它们的染色体基数、花期、花序结构、种子性状及发芽率等进行研究。结果表明: 中国菰(*Zizania latifolia*)染色体数为  $2n=34$  条, 不同于北美菰; “加油 1 号”的花期主要在 9 月中旬到 10 月中旬之间, 总体比野生菰早约 15 d, 比“戈山 1 号”晚约 10 d; 在菰花序中雌雄花比例约为 1:1.8, 并首次绘制了其花序模式图; “加油 1 号”菰糙米千粒质量为 12.7 g, 粒长和宽分别为 9.70 mm 和 1.48 mm, 比北美沼生菰(*Z. palustris*)偏小; 电镜观察发现菰米淀粉粒排列规则; 采用改良的种子处理方法, 菰种发芽率可以达到 62.9%。本研究获得的半驯化菰材料开花正常, 株型紧凑, 为实现中国菰驯化提供了重要的基础遗传材料, 但在落粒性和花期等目标农艺性状上还有待改良。

**关键词** 菰; 驯化育种; 农艺性状; 花序模式图

**中图分类号** S 32      **文献标志码** A

**Main agronomic traits, domestication and breeding of Gu (*Zizania latifolia*).** Journal of Zhejiang University (Agric. & Life Sci.), 2013, 39(6): 629–635

WANG Yingying, HUANG Lu, FAN Longjiang\* (Key Laboratory of Crop Germplasm Resources of Zhejiang Province, Department of Agronomy, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

**Summary** *Zizania* is a cereal species with the closest relationship to *Oryza* genus in the grass family and is the only genus which is distributed discontinuously between Eurasia and North America in the tribe Oryzaeae. Gu (*Zizania latifolia*) was an important cereal in Chinese history (one of six important cereals in Zhou Dynasty), but it now has disappeared. Another species in *Zizania* genus, *Z. palustris*, has been domesticated as a commercial cereal crop in North America in last century. However, no effort has been done in genetic improvement or domestication of Chinese Gu to date.

As a part of our effort to recover the ancient Chinese cereal, in this study, the chromosome number of collected Gu was examined by modified carbol fuchsin stain and fluorescent *in situ* hybridization (FISH). In addition, the main agronomic traits of two semi-domesticated Gu (Jiayou 1 and Geshan 1) were investigated, including flowering period, inflorescence structure, seed phenotype and germination rate.

The results showed that chromosome number of Gu was  $2n=34$ , which was different from that of *Z.*

基金项目: 浙江省作物种质资源重点实验室开放基金项目(201202).

\* 通信作者(Corresponding author): 樊龙江, Tel: +86-571-88982730; E-mail: fanlj@zju.edu.cn

第一作者联系方式: 王营营, E-mail: ruiying881219@163.com

收稿日期(Received): 2013-01-25; 接受日期(Accepted): 2013-05-07; 网络出版日期(Published online): 2013-11-14

URL: http://www.cnki.net/kcms/detail/33.1247.S.20131114.2236.002.html

*palustris* ( $2n=30$ ). The flowering period of Jiayou 1 usually happened in one month from the middle of September to October, which was 15 days earlier than wild Gu and 10 days later than Geshan 1. The ratio of pistillate to staminate flowers was about 1 : 1.8 and an inflorescence ideograms of Gu was first drawn. The kilo-grain mass of brown Gu was about 12.7 g with 9.70 mm length and 1.48 mm width of brown seeds, which were smaller than *Z. palustris*. Furthermore, the regular arrangement of starch granules was found in the Gu seed by scanning electron microscope. The germination rate of Jiayou 1 seeds could reach 62.9% with an improved seed treatment method.

In sum, the semi-domesticated Gu, which has a compact plant architecture and normal flowering, provide an important genetic material for the domestication of Gu, although other target traits such as seed shattering need to be improved in future. The ancient crop and its domestication should be given more attention, and more efforts should be taken on artificial mutation breeding.

**Key words** *Zizania latifolia*; domestication and breeding; agronomic traits; inflorescence ideogram

菰或菰草(*Zizania latifolia*)属于禾本科稻亚科稻族菰属<sup>[1]</sup>,是除假稻属外与稻属亲缘关系最近的一个重要的禾本科作物物种.一般认为菰属有4个种,除了产于亚洲的中国菰外,其余3个种分别为产于北美的水生菰(*Z. aquatica*)、沼生菰(*Z. palustris*)和德克萨斯菰(*Z. texana*)<sup>[1-2]</sup>.菰属是稻族中唯一一个同时分布在欧亚和北美大陆之间的属<sup>[3]</sup>,因此,也被认为是东亚与北美植物区系联系的纽带之一<sup>[2,4]</sup>.在国内,菰主要分布于东部平原的湖泊沿岸地带,尤其是长江中下游和淮河流域的一些湖泊<sup>[5]</sup>.对于菰属的系统演化关系国内外均存在着分歧.通过对该属植物的叶表皮微形态、孕花外稃表皮微形态、胚形态和分枝分类学等生物学性状研究,部分学者认为菰是菰属中最原始的种,由它分别向德克萨斯菰和水生菰演化,再由水生菰向沼生菰演化<sup>[1]</sup>;根据分子证据,部分学者认为菰属起源于北美,然后经过白令海峡扩散到东亚<sup>[2]</sup>.

与北美菰不同,中国菰(*Z. latifolia*)是一种多年生水生草本植物,喜沼泽多湿环境,群生,常与芦苇、蒲草及水葱等挺水植物混生,耐水性较强<sup>[5]</sup>;具根状茎.茎分地下茎和地上茎,地下茎发达,匍匐生长.地上茎可产生多次分蘖,茎秆粗壮直立.主茎和分蘖进入生殖生长后,基部如有黑粉菌(*Ustilago esculenta*)寄生,则生殖生长转为继续营养生长,刺激茎基部组织异常增生形成椭圆形的肉质茎<sup>[6]</sup>,被驯化成为我国重要的水生蔬菜——茭白<sup>[7-8]</sup>.菰为C<sub>3</sub>植物,生长速度快,生物产量高<sup>[9]</sup>.中国菰的花序为圆锥花序,长30~50 cm,多级分枝,上升或展开<sup>[8]</sup>.菰为单性花,雌雄同株.在同一分枝上既有雌花又有雄花,但雌花在上,雄花在下,在花序中部的分枝上尤为明显.在同一分枝上雌花和雄花因空间

位置不同花期不一致,一般偏上部的雌花先开,偏下部的雄花后开<sup>[10]</sup>.菰种子较稀疏地排列在穗上,成熟期很不一致,易脱落,不易收获<sup>[10]</sup>.菰属植物的种子均为顽拗性种子<sup>[11]</sup>,在自然状态下,菰种子成熟后经历脱落过程然后掉入水中,经过一定时间的冬眠和春化作用,等来年春天水温达到适宜温度后萌发<sup>[12]</sup>;因此,菰可以通过根茎进行无性繁殖,也可以通过种子进行有性繁殖<sup>[10]</sup>.

我国古代称菰颖果为菰米、雕胡、雁膳、雕菰、王子米等,是我国最早的谷类作物之一.最早关于菰米的文献记载始于周朝,《周礼》将菰列为六谷之一,作为贡米供帝王食用<sup>[5,7]</sup>.中国古代唐宋时期,在文人诗作中常见吟咏雕胡菰米美味的诗句,如李白在《宿五松山温家》中的“跪进雕胡饭,月光明素盘”,陆游在《题斋壁》中的“二升菰米晨炊饭,一碗松灯夜读书”等<sup>[13]</sup>.唐宋以后,随着南方人口激增以及农业大开发、围湖垦田和水稻的推广,菰的生存环境和面积都急剧变化.清末民国时期,菰米仅作为充饥救荒使用.可见,自唐宋时期后菰已逐渐被水稻取代,菰米现在已鲜为人知,无人采收食用<sup>[5,7]</sup>,成为我国消失的作物之一和农耕文明.浙江是我国野生菰的重要生长地之一,也是最早菰米种植地之一.在历史上,浙江省湖州市因大量种植菰而得名(古代菰米叫雕胡米),至今尚保留有一古城遗址(菰城).

近10年来,本课题组致力于恢复我国古老作物菰,对菰野生资源和半野生资源进行收集和驯化育种.本文以2个半驯化菰“加油1号”和“戈山1号”为材料,对其染色体基数、花序、种子等性状进行初步研究,希望引起我国作物学界重视,共同恢复我国这一作物文明,早日培育出栽培品种,使我们的后代可以品尝到菰米的美味.

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

菰材料采集自浙江省湖州地区,包括“加油1号”、“戈山1号”及其野生菰等。

### 1.2 方法

**1.2.1 菰染色体观察** 改良的石炭酸品红染色法:取“加油1号”幼嫩菰根尖1~2 cm,在暗环境、室温条件下于对二氯苯饱和水溶液中处理5 h。取出根尖用双蒸水冲洗2~3遍,在新配制的卡诺固定液中固定24 h,然后用双蒸水冲洗2~3遍,转移根尖材料至70%乙醇溶液中,4℃保存。压片时,取处理好的根尖材料放于0.075 mol/L KCl溶液中低渗30 min,再用双蒸水冲洗2~3遍,将根尖放于1%混合酶液[V(果胶酶 Y-23):V(纤维素酶 R-10)]=1:1]中酶解60 min,用双蒸水冲洗2~3遍。取酶解后的根尖于载玻片上,用手术镊夹碎根尖,滴加改良的石炭酸品红染色30 s,盖上盖玻片,用大拇指用力压片,使染色体分散,然后在Olympus光学显微镜(BH-2)下观察。

荧光原位杂交法(fluorescent *in situ* hybridization, FISH):染色体制片采用周桂雪等<sup>[4]</sup>的方法。探针45S rDNA<sup>[15]</sup>标志物采用罗氏公司生产的生物素缺口转移试剂盒标志物(Roche, Germany)。原位杂交参照周树军<sup>[6]</sup>的方法进行。每个材料选择3~5个较好的分裂相在Olympus荧光显微镜(BH-41)下观察并照相。

**1.2.2 农艺性状观察** 花序结构:随机选取10穗中国菰“加油1号”的花序,对每穗花序按从下往上进行每一级分枝雌雄花数量的统计,依此绘制其花序模式图,并计算单穗雌雄花比例。分别于开花前、开花中、开花后3个不同时期对10个菰花序进行套袋处理,尽可能的保护菰的花序;灌浆期直至菰种成熟后统计单穗菰种数量,计算结实率(结实率=单穗菰种数/雌花总数)。

菰种子(菰米)性状:随机选取中国菰“加油1号”种子20粒,用最小刻度为0.5 mm的钢直尺测量种子(有或无种皮)长度和宽度,同时用1/1 000电子天平(Sartorius,德国)称其质量。并利用扫描电子显微镜(scanning electron microscope, SEM)观察菰米横断面的淀粉粒。

**1.2.3 种子发芽率实验** 将从-20℃冰箱中保存的菰种取出,放到55℃烘箱中分别烘烤60、84和

124 h;当烘烤60 h后,取30粒种子直接种植到土壤(泥水)中,保证土壤有适量的水,命名为A组,室温生长;同时,再分别取30粒菰种,用1 000和500 mg/L GA<sub>3</sub>浸泡24 h,分别命名为B组和C组。当烘烤84 h时,取30粒菰种直接种植,命名为D组。当烘烤124 h时,取30粒菰种直接种植,命名为E组;同时再分别取30粒菰种,用纯净水浸泡24和48 h,处理环境温度30℃/28℃,光照周期比(L:D)14 h:10 h,分别命名为F组和G组。其中,B~G组的种植方法同A组。参照水稻催芽的方法,取A组35粒菰种浸泡在纯净水里48 h后置于人工气候箱中,光照周期比(L:D)16 h:8 h,温度34℃/30℃,然后用湿毛巾将浸泡好的种子包裹覆盖,置于35℃人工气候箱中催芽48 h,种植方法同A组,该组称为H组。记录各处理组在30 d内的发芽情况。

## 2 结果

### 2.1 菰资源的收集与育种利用

本课题组在湖州地区进行了菰材料多年采集。在采集的材料中,除了典型的野生菰外,还采集到一些特殊材料。与普通野生菰相比,这些材料主要表现为株型紧凑,茎叶粗壮直立,植株高大,一般高1.5~2.0 m(图1A),本研究定义它们为半驯化菰。其来源可能有2种途径:1)古老的菰米品种,即当年进行了一定的人工选择和驯化;2)来自茭白品种,如遗弃的雄茭。但根据田间观察,雄茭一般并不开花。该半驯化菰材料紧凑直立的株型克服了野生菰茎叶松散、不紧凑、易倒伏等不利于栽培的特点,适宜种植于水田中。此外,半驯化菰单株的结实率提高到了20%~25%。这些材料均为实现菰驯化目标农艺性状如株型、落粒性、花期等提供了重要基础材料。本研究重点对2份半驯化菰材料“加油1号”和“戈山1号”进行农艺性状、染色体数等方面的探索。

### 2.2 菰染色体数目观察

中国菰与北美菰是否为同一个种,是否具有相同的染色体基数,一直以来报道都不一致。为此,本研究分别利用改良的石炭酸品红染色法和荧光原位杂交2种方法对中国菰染色体进行观察。首先,在压片光学显微镜下观察表明,中国菰染色体有 $2n=34$ 条(图2A)。其次,用Bio-dUTP标记的45S rDNA探针与菰中期染色体进行荧光原位杂交。结果(图2B)显示,菰细胞分裂中期具有2对45S rDNA位点,菰的染色体数为 $2n=34$ 条,与用石炭酸品红染

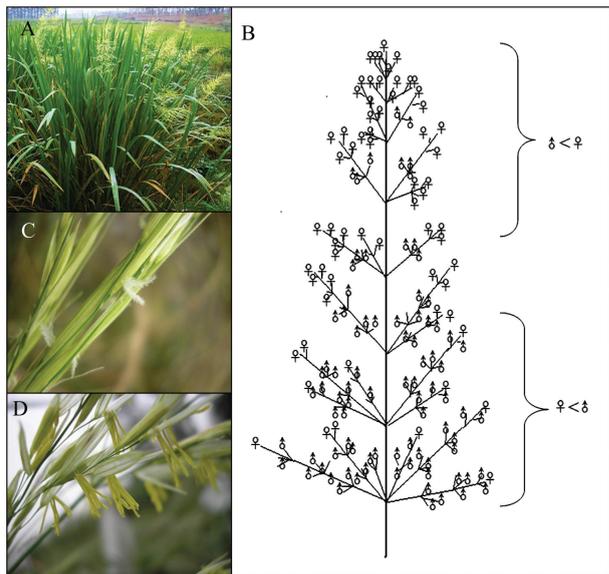


图1 半驯化菰及其花序  
A:半驯化菰“加油1号”;B:“加油1号”菰的花序模式图(♂代表雄花,♀代表雌花);C:雌花;D:雄花。

A: Semi-domesticated Gu (Jiayou 1); B: Inflorescence ideogram of Gu (Jiayou 1) (♂ means staminate flowers; ♀ means pistillate flowers); C: Pistillate flowers; D: Staminate flowers.

图1 半驯化菰及其花序

Fig.1 Semi-domesticated Gu (*Z. Latifolia*) and its inflorescence

色法结果一致.本研究观察到菰的染色体数与北美菰中沼生菰染色体数  $2n=2x=30$  条<sup>[17]</sup> 不同.本实验结果与已有文献<sup>[18-20]</sup> 报道一致.

### 2.3 半驯化菰“加油1号”的主要农艺性状

**2.3.1 花期、花序结构和灌浆期** 相对于栽培稻,菰的花期偏晚.例如在杭嘉湖地区,“加油1号”每年9月中旬开始开花,10月初达到花期顶峰,10月中旬完毕,花期一般持续1个月左右.但“加油1号”花期总体比野生菰早约15 d;“戈山1号”花期比“加油1号”早约10 d.

菰为单性花,雌雄异花同株,花序有10级以上分枝,长40~55 cm,总体呈近圆锥形,为圆锥花序(图1B,该花序模式图根据“加油1号”实际单穗雌雄花数量比例和位置绘制).分枝簇生于穗轴节上,分枝的长度和开展程度从下往上逐渐减小.在同一分枝上既有雌花又有雄花,但雌花在上,雄花在下,尤其在花序中部的分枝表现突出;但不同分枝雌雄花的比例不一,一般越靠近上端的分枝雌花比例越高,甚至全部为雌花.雄性小穗通常生于花序中下部,有短柄,多为青白色;花药6枚,鲜黄色,长约0.9 cm.雌性小穗通常位于花序各分枝顶部,多为青绿色,含2枚乳白色羽毛状柱头.在同一分枝或不同分枝之

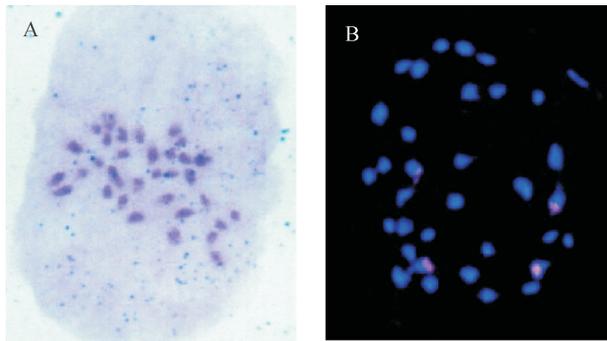


图2 菰的染色体数观察  
A:用改良的石炭酸品红染色法观察到的菰染色体数目; B:用荧光原位杂交法观察到的菰染色体数目(红色信号为45S rDNA,蓝色信号为用DAPI染色的中期染色体)。

A: Observation on chromosome number of Gu by modified carbol fuchsin stain; B: Observation on chromosome number of Gu by fluorescent *in situ* hybridization (The red signal means 45S rDNA, and the blue signal means the metaphase chromosome dyed by DAPI).

图2 菰的染色体数观察

Fig.2 Observation on chromosome number of Gu (*Z. Latifolia*)

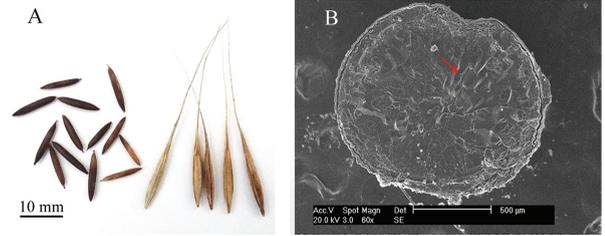
间的雌雄花因空间位置不同花期也有所差别,一般同一分枝雌花先开,雄花后开;在不同分枝上,位置偏上的雌花先开,位于花序中部的雄花先开.图1C和D分别为半驯化菰“加油1号”的雌花和雄花图.本实验随机挑选了10穗花序,单穗花序的雌花和雄花数量平均分别为206个和369个,雌雄花比例为1:1.8.

相对于水稻,菰的灌浆期异常短,一般少于20 d.在灌浆期雄花和败育的雌花全都脱落,种子主要分布于花序中上部的分枝顶端,较稀疏,易脱落.本实验分别对处于花期前、中的10穗花序和处于花期后的7穗花序进行套袋收种处理,其结实率分别为26%、19%和22%.在花期中套袋的结实率较低,说明花期中套袋时的机械碰撞对菰开花及结实的影响最大,因此,套袋收种应该在开花前为宜.

**2.3.2 菰种子(菰米)性状** 成熟的“加油1号”菰种子呈棕黄色,有内外稃,其中外稃具有长约2 cm的芒,千粒质量约为15.3 g;菰米为纺锤形,早期为青绿色,后期成熟后逐渐变为棕黄色,甚至黑褐色(图3A).成熟的菰米千粒质量约为12.7 g,籽粒宽度为1.48 mm,长约9.70 mm(表1).与北美栽培沼生菰<sup>[10]</sup> 种子相比,“加油1号”种皮粗糙,芒较长(约为菰米长度的2倍),颜色偏褐色,菰米长度、宽度和千粒质量均较低(表1).对“加油1号”菰米进行电镜观察发现其淀粉粒排列规则(图3B箭头标记处).表明其直链淀粉含量较高.同时,菰米较稻米油

性较大。

**2.3.3 种子发芽率** 为提高菰种发芽率,本实验尝试了水培法、 $GA_3$  诱导法、常规土壤种植法、高温诱导法等不同方法或几种方法结合处理菰种子。结果(表2)表明:当用纯净水浸泡48 h后,土壤种植,温度 $30\text{ }^\circ\text{C}/28\text{ }^\circ\text{C}$ ,光照周期比(L:D)14 h:10 h,在此条件下发芽率可以达到40%,而且发芽时间最快的仅需1周左右(数据未列出);通过改进上述方法,即用水浸泡48 h后,利用含有适量水分的湿毛巾封闭催芽48 h,温度 $34\text{ }^\circ\text{C}/30\text{ }^\circ\text{C}$ ,光照周期比(L:D)16 h:8 h,在此条件下发芽率可以达到62.9%,有些质量较好的种子可以达到95%以上(数据未列出),发芽时间缩短至5 d左右。



A:“加油1号”种子表型(左边为菰糙米,右边为菰种子); B:在扫描电子显微镜下的菰种横断面(箭头所指为淀粉粒)。

A: Seed phenotype of *Z. Latifolia* (the left is brown Gu, and the right is seeds of Gu); B: Scanning electron micrographs of Gu seed cross section (The arrow means starch granules).

图3 半驯化菰的种子

Fig.3 Seeds of semi-domesticated Gu (*Z. Latifolia*)

表1 半驯化菰“加油1号”与栽培沼生菰种子的主要特性比较

Table 1 Comparison of seed characteristics between semi-domesticated *Z. latifolia* var. Jiayou 1 and domesticated *Z. palustris*

材料	Material	SL (mm)	LBG (mm)	WBG (mm)	KMS (g)	KMG (g)
加油1号	Jiayou 1	$36.34 \pm 6.16$	$9.70 \pm 0.84$	$1.48 \pm 0.16$	$15.3 \pm 3.6$	$12.7 \pm 3.3$
	<i>Z. palustris</i> <sup>[10]</sup>	—	18.60	2.10	—	42.0

SL:种子长度;LBG:糙米长度;WBG:糙米宽度;KMS:种子千粒质量;KMG:糙米千粒质量。“—”:没有相关数据。

SL: Seed length; LBG: Length of brown Gu; WBG: Width of brown Gu; KMS: Kilo-grain mass of seed; KMG: Kilo-grain mass of brown Gu.

—: No relevant data.

表2 在不同处理条件下“加油1号”菰种的发芽率

Table 2 Germination rate of *Z. latifolia* var. Jiayou 1 seeds under different treatments

种子处理	Seed treatment	A	B	C	D	E	F	G	H
发芽率	Germination rate (%)	3.3	13.3	3.3	26.7	26.7	30	40	62.9
开始发芽时间	Initial germination time (d)	20	13	14	14	12	8	12	5

A:55℃烘烤60 h;B:55℃烘烤60 h+1 000 mg/L  $GA_3$  浸泡24 h;C:55℃烘烤60 h+500 mg/L  $GA_3$  浸泡24 h;D:55℃烘烤84 h;E:55℃烘烤124 h;F:55℃烘烤124 h+纯净水浸泡24 h;G:55℃烘烤124 h+纯净水浸泡48 h;H:55℃烘烤60 h+纯净水浸泡48 h+催芽。

A: Curing at 55℃ for 60 h; B: Curing at 55℃ for 60 h, then soaking in 1 000 mg/L  $GA_3$  for 24 h; C: Curing at 55℃ for 60 h + soaking in 500 mg/L  $GA_3$  for 24 h; D: Curing at 55℃ for 84 h; E: Curing at 55℃ for 124 h; F: Curing at 55℃ for 124 h + soaking in water for 24 h; G: Curing at 55℃ for 124 h + soaking in water for 48 h; H: Curing at 55℃ for 60 h + soaking in water for 48 h + accelerating germination.

## 3 讨论

### 3.1 恢复古老作物菰米的重要性

菰是菰属中重要的但已消失的作物,经济价值很大,用途广泛,亟待研究和恢复。菰米富含优质蛋白质<sup>[5]</sup>,具有抗疲劳、抗肥胖和抗脂毒性的潜力<sup>[21-23]</sup>。菰具有较强的去氮、磷能力,可以防治湖泊富营养化,为鱼类提供饵料和越冬场所,亦可作固堤绿化<sup>[8]</sup>。同时,作为与水稻亲缘关系最近的一个禾本科作物物种,菰具有水稻所缺乏的很多优良性状,如

高蛋白、高赖氨酸、高生物量、耐深水、耐低温、抗稻瘟病、抗纹枯病和特别快的灌浆速度等<sup>[9]</sup>。菰的这些特性对于水稻种质改良具有实际应用价值,是扩大和丰富水稻基因库的理想野生材料。许多学者<sup>[24-26]</sup>已经就如何将这此性状基因转移到水稻中进行了相关研究。

美国和加拿大已经形成包括种植、收获、收购、加工、批发和零售等成熟的菰米工业化生产系统。北美菰米已作为一种具有独特风味、较高营养价值、价格昂贵等特点的健康食品进入到人们的生活中,而且还大量出口到欧洲<sup>[5]</sup>。虽然我国菰的应用开始于

3 000 多年前,但美国现在是菰米人工种植的唯一国家,这也是他们在禾本科中驯化的唯一作物,视为国宝级作物资源.因此,如何将具有优良特性的中国野生菰驯化选育成可以人工栽培的菰品种,以使具有悠久历史和中国特色的菰米投放到国内市场,应引起国内育种家的重视.

### 3.2 菰的驯化育种目标

de Wet 等<sup>[27]</sup>提出的判定驯化作物的标准主要有以下5点:1)种子成熟不落粒;2)种子无休眠;3)植株(分蘖)成熟期一致;4)群体植株成熟期一致;5)适应人为管理习惯.目前,半驯化菰材料虽然在株型紧凑方面得到了较好的改良,但还存在株型太高、落粒性、花期偏晚、结实率低、分蘖成熟不一致、休眠等许多不利于人工栽培的性状.因此,如何获得符合栽培目标性状的菰材料,如较弱的落粒性、无休眠、分蘖成熟期一致等,已成为菰驯化育种的重中之重.

沼生菰在北美称为“wild rice”或“wildrice”,是早期印第安人误认为是野生稻所引起的一种误传<sup>[13]</sup>.菰米由于具有较高的经济效益,在北美菰得到了极大的商业关注和研究<sup>[5]</sup>.虽然在几个世纪以前菰就被当地印第安人手工采收后作为食物和药物,而且在1852年到1853年间有研究者就首次提出将菰作为一种作物来驯化栽培<sup>[28]</sup>,但真正意义上首次成功实现菰水田栽种和收割的是在1950年<sup>[29]</sup>.直到20世纪60年代,人们才开始系统选育<sup>[30]</sup>,北美菰的驯化才正式开始<sup>[31]</sup>.在美国明尼苏达州菰已经人工栽培了将近60多年,但根据 de Wet 等<sup>[27]</sup>提出的驯化作物定义标准,仍然不能称之为完全的驯化作物.因为在目前推广的所有品种中均有所不足,例如落粒性克服不完全、分蘖成熟期不一致等.这些与驯化作物相关的性状可以通过系统选择得到,即反复循环种植已收获的含有目的性状的种子<sup>[31]</sup>.

参照北美菰的驯化途径,中国菰的驯化关键还是需要获得含有目的性状(如无落粒性、低株高、花期早、结实率高等)的变异植株.因此,可结合诱变育种,对每次收获的种子进行辐射诱变,增加种子变异的可能性;同时,反复循环种植已收获并辐射处理的种子,筛选出含有目的性状的植株,作为菰育种的候选资源.

## 4 结论

本研究获得的半驯化菰材料“加油1号”和“戈山

1号”开花正常,株型紧凑,为实现中国菰驯化提供了重要的遗传基础材料,但在落粒性和花期等目标农艺性状上还有待改良.本研究首次绘制了中国菰的花序模式图,其雌雄花比例约为1:1.8;同时,在花期前利用套袋收种技术更有效,可以将半驯化菰“加油1号”的结实率提高到26%;通过改进种子处理方法,即将在55℃烘烤60h的菰种用水浸泡48h后,再用含有适量水分的湿毛巾封闭催芽48h,条件温度34℃/30℃,光照周期比(L:D)16h:8h,菰种发芽率可以达到62.9%.同时,中国菰的染色体数不同于北美菰,进一步表明它们为完全不同的2个种.

致谢 浙江大学周树军教授和焦天雷同学在染色体观察实验技术方面给予了大力帮助,谨致谢意.

### References:

- [1] 陈守良,徐克学.菰属 *Zizania* L. 植物的分支分类研究.植物研究,1994,14(4):385-394.  
Chen S L, Xu K X. A study on cladistics taxonomy of *Zizania* L. (Gramineae). *Bulletin of Botanical Research*, 1994,14(4):385-394. (in Chinese with English abstract)
- [2] Xu X W, Walters C, Antolin M F, et al. Phylogeny and biogeography of the eastern Asian—North American disjunct wild-rice genus (*Zizania* L., Poaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010,55(3):1008-1017.
- [3] Guo Y L, Ge S. Molecular phylogeny of Oryzaeae (Poaceae) based on DNA sequences from chloroplast, mitochondrial, and nuclear genomes. *American Journal of Botany*, 2005, 92(9):1548-1558.
- [4] 陈守良.菰属系统与演化研究:外部形态.植物研究,1991,11(2):59-73.  
Chen S L. A systematic and evolutionary study of *Zizania* L. (Gramineae): gross morphology. *Bulletin of Botanical Research*, 1991, 11(2): 59-73. (in Chinese with English abstract)
- [5] 翟成凯,孙桂菊,陆琮明,等.中国菰资源及其应用价值的研究.资源科学,2000,22(6):22-26.  
Zhai C K, Sun G J, Lu C M, et al. On Chinese *Zizania* L. resources and their utilization value. *Resource Science*, 2000, 22(6):22-26. (in Chinese with English abstract)
- [6] Yang H C, Leu L S. Formation and histopathology of galls induced by *Ustilago esculenta* in *Zizania latifolia*. *Phytopathology*, 1978,68(11):1572-1576.
- [7] Guo H B, Li S M, Peng J, et al. *Zizania latifolia* Turcz. cultivated in China. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2007,54(6):1211-1217.
- [8] 王建富,吴斌,孙瑞林,等.野茭白的生物学特性及其利用价值.农业科技通讯,2011(3):191-192.  
Wang J F, Wu B, Sun R L, et al. Biological characteristics

- of wild rice (*Zizania latifolia*) and its utilization value. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2011(3): 191-192. (in Chinese)
- [9] 赵剑峰,姜立雁,初秀成.水稻远缘杂交生物技术育种的研究.吉林农业科学,2006,31(1):30-34.  
Zhao J F, Jiang L Y, Chu X C. The research of hybridization between distantly related species of rice using biological technology. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 2006,31(1):30-34. (in Chinese with English abstract)
- [10] 朱彦平,顾烟.菰属2种植物资源的合理利用.资源开发与保护,1990,6(3):182-183.  
Zhu Y P, Gu Y. Rational use of two kinds of plant resources of *Zizania*. *Resource Development and Protection*, 1990, 6(3):182-183. (in Chinese)
- [11] 杨期和,尹小娟,叶万辉,等.顽拗型种子的生物学特性及种子顽拗性的进化.生态学杂志,2006,25(1):79-86.  
Yang Q H, Yin X J, Ye W H, et al. Biological characteristics of recalcitrant-type seeds and evolution of seed recalcitrance. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(1): 79-86. (in Chinese with English abstract)
- [12] Oelke E A. Wild rice: domestication of a native North American genus // Janick J, Simon J E. *New Crops*. New York: Wiley, 1993:235-243.
- [13] 游修龄.野菰的误称与雕胡的失落.植物杂志,2011(6):42-43.  
You X L. The misnomer of wild rice (*Zizania latifolia*) and the loss of Diaohu. *Plants*, 2011(6):42-43. (in Chinese)
- [14] 周桂雪,李克虎,张线线,等.亚洲百合品种倍性,花粉育性及其杂交研究.园艺学报,2011,38(4):733-739.  
Zhou G X, Li K H, Zhang X X, et al. Studies on ploidy levels, pollen fertility and interploid hybridization of Asiatic lilies. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011,38(4):733-739. (in Chinese with English abstract)
- [15] Gerlach W L, Bedbrook J R. Cloning and characterization of ribosomal RNA genes from wheat and barley. *Nucleic Acids Research*, 1979(7):1869-1885.
- [16] 周树军.基因组荧光原位杂交区分百合回交一代的不同基因组.园艺学报,2003,30(4):485-486.  
Zhou S J. Discrimination of the genomes in BC<sub>1</sub> progeny of Asiatic lily and Oriental lily using GISH. *Acta Horticulturae Sinica*, 2003, 30(4): 485-486. (in Chinese with English abstract)
- [17] Kennard W, Phillips R, Porter R, et al. A comparative map of wild rice (*Zizania palustris* L.  $2n=2x=30$ ). *Theoretical and Applied Genetics*, 2000,99(5):793-799.
- [18] 黄真生.美国野生稻及其近缘植物之细胞学及农艺学的研究.中华农学会,1978,103:20-42.  
Huang Z S. Cytological and agronomical studies on American wild-rice, *Zizania palustris*, and its related species. *Journal of Agricultural Association of China (Taipei)*, 1978, 103: 20-42. (in Chinese)
- [19] Aiken S G, Lee P F, Punter D, et al. *Wild Rice in Canada*. Toronto: New Canada Publication, 1988:130.
- [20] 杨福,王晓丽,崔秋华,等.菰核型分析和性细胞分裂的异常.吉林农业科学,1995(4):27-30.  
Yang F, Wang X L, Cui Q H, et al. Wild rice karyotype and abnormalities of P. M. C. meiosis. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 1995(4):27-30. (in Chinese with English abstract)
- [21] Zhang H, Cao P, Agellon L B, et al. Wild rice (*Zizania latifolia* (Griseb) Turcz) improves the serum lipid profile and antioxidant status of rats fed with a high fat/cholesterol diet. *The British Journal of Nutrition*, 2009, 102(12): 1723-1727.
- [22] Kim N H, Moon P D, Pak S C, et al. Anti-fatigue effect of *Zizania caudiflora* (Turczaninow) Nakai. *The American Journal of Chinese Medicine*, 2012,40(1):111-120.
- [23] Han S F, Zhang H, Zhai C K. Protective potentials of wild rice (*Zizania latifolia* (Griseb) Turcz) against obesity and lipotoxicity induced by a high-fat/cholesterol diet in rats. *Food and Chemical Toxicology*, 2012,50(7):2263-2269.
- [24] Chen Y, Long L, Lin X, et al. Isolation and characterization of a set of disease resistance-gene analogs (RGAs) from wild rice, *Zizania latifolia* Griseb. I. Introgression, copy number lability, sequence change, and DNA methylation alteration in several rice-*Zizania* introgression lines. *Genome*, 2006,49(2):150-158.
- [25] Wang H Y, Tian Q, Ma Y Q, et al. Transpositional reactivation of two LTR retrotransposons in rice-*Zizania* recombinant inbred lines (RILs). *Hereditas*, 2010,147(6):264-277.
- [26] Shen W W, Song C L, Chen J, et al. Transgenic rice plants harboring genomic DNA from *Zizania latifolia* confer bacterial blight resistance. *Rice Science*, 2011,18(1):17-22.
- [27] de Wet J M J, Oelke E A. Domestication of American wild rice (*Zizania aquatica* L., Gramineae). *Journal d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, 1978,25:67-84.
- [28] Oelke E A, McClellan M J. Wildrice production research // *Minnesota Wildrice Research-1991*. Minnesota: Minnesota Agriculture Expectation Station, Miscellaneous Publication, 1992:1-18.
- [29] Kahler A L. Genome organization and genetic diversity of wildrice (*Zizania palustris* L.). United States: University of Minnesota, 2009.
- [30] Harlan J R, de Wet J M J, Price E G. Comparative evolution of cereals. *Evolution*, 1973,27(2):311-325.
- [31] Hayes P M, Stucker R E, Wandrey G G. The domestication of American wildrice. *Economic Botany*, 1989, 43(2): 203-214.