

我国三个野生稻种粗线期核型的研究

卢永根 万常韶¹⁾ 张桂权

(华南农业大学, 广州510642; ¹⁾ 现在地址: 上海市农业科学院作物育种栽培研究所, 上海201106)

Studies on Pachytene Karyotype of Three Wild *Oryza* Species in China

LU Yonggen, WAN Changzhao¹⁾, and ZHANG Guiguan

(South China Agricultural University, Guangzhou 510642;¹⁾ Present address: Institute of Crop Breeding and Cultivation, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201106)

Abstract: In order to elucidate the consanguineous relationship between cultivated rice and wild rice species, by means of wall degradation, hypotonic treatment, flame-drying and stained with Giemsa method, karyotypes of three wild *Oryza* species (*O. rufipogon* Griff. = *O. perennis* Moench, *O. officinalis* Wall and *O. meyeriana* Baill) and one cultivated rice species (*O. sativa* L.), all indigenous to China, were analyzed. Karyotype analysis showed that the ratio of the longest chromosome length/the shortest chromosome length between *O. sativa* and *O. rufipogon* was most similar. Based on Levan's arm ratio criterion, karyotypes of *O. rufipogon*, *O. officinalis*, *O. meyeriana* and *O. sativa* were 7M+5SM, 6M+5 SM+1 ST, 7M+5 SM and 6M+6SM respectively. *O. rufipogon* and *O. sativa* had the most number of chromosome with the same chromosome type and chromosome number. The results of pachytene karyotypic analysis indicated that *O. rufipogon* and *O. sativa* resembled each other in karyotype. It might be inferred that *O. sativa* is related to *O. rufipogon* most closely. In addition, main manifestations of intraspecific karyotypic variation and accounts for the variation have also been discussed.

Key words: Wild rice; Cultivated rice; Pachytene karyotype; Consanguineous relationship of interspecies

提 要: 为了探求栽培稻同野生稻种的亲缘关系, 采用去壁、低渗和Giemsa染色制片法, 比较分析了我国的普通野稻 (*Oryza rufipogon* Griff. = *O. perennis* Moench)、药用野稻 (*O. officinalis* Wall.)、疣粒野稻 (*O. meyeriana* Baill) 和栽培稻 (*O. sativa* L.) 的粗线期核型。试验结果表明, 最长染色体长度与最短染色体长度的比值, 以普通野稻同栽培稻最为接近。根据Levan等的臂比率标准, 普通野稻的核型为7M+5SM; 药用野稻为6M+5SM+1ST; 疣粒野稻为7M+5SM; 栽培稻为6M+6SM。普通野稻同栽培稻具有相同类型和编号的染色体数目最多, 核型最相似, 表明二者的亲缘关系最为密切。本文还就种内核型变异的主要表现及引起变异的可能原因进行了讨论。

关键词: 野生稻; 栽培稻; 粗线期核型; 种间亲缘关系

稻属 (*Oryza*) 有20多个种^[6]。关于栽培稻种的起源、演变及其与野生稻种的亲缘关系, 不少作者业已从历史学、语言学、考古学、人种学、植物学、古地质学以及植物地理学等方面作过探究^[1, 6, 9]。然而, 应用细胞遗传学, 比之上述方法更能从本质上阐

明问题^[2]。核型分析(karyotype analysis)是细胞遗传学的有力手段。特别是近年发展的去壁、低渗和Giemsa染色制片法, 使稻的粗线期核型分析工作收到更理想的效果。

不少国内外的学者确认, 我国是栽培稻

1989年9月2日收到。Received Sept. 2, 1989

的起源和演变中心之一。野生稻在我国广泛自然分布,迄今已查明有普通野稻(*O. rufipogon* Griff.=*O. perennis* Moench)、药用野稻(*O. officinalis* Wall)和疣粒野稻(*O. meyeriana* Baill)^[1, 3, 9]。这三个野生稻种的粗线期核型如何?它们与我国的栽培稻种(*O. sativa* L.)有何亲缘关系?哪一个野生稻种是我国栽培稻的近缘祖先?对于这些问题还未见有从细胞遗传学角度进行的深入探讨。

本研究的主要目的是应用去壁、低渗和Giemsa染色制片技术,建立我国三个野生稻种的粗线期核型,並以栽培稻种作对比,从比较粗线期核型的异同来阐明稻种间的亲缘关系。

材 料 和 方 法

供试材料为原产我国的普通野稻(广东省从化县),药用野稻(广西壮族自治区百色县)和疣粒野稻(云南省思茅地区)等三个野生稻种,以栽培稻地方品种“夜公”(广东省汕头地区)作对比。试验在华南农业大学教学实验农场进行。1986年4月至6月,分别把供试材料盆栽于网室,在相同条件下管理。

孕穗始期,于上午8时根据剑叶叶枕距取样,用新鲜配制的丙酸乙醇固定液(1份丙酸+2份95%乙醇,每100毫升固定液加10滴FeCl₃饱和溶液)固定24小时,然后用75%乙醇连续冲洗三次,置75%乙醇中,在5℃冰箱内保存备检。

参考Kurata和Omura^[12]的方法並作了少许改动。每小穗取一花药,用乙酸洋红压片初步镜检,选取正处于减数分裂粗线期中期的的小穗,用0.075 mol/l KCl溶液在30℃下处理30分钟。蒸馏水清洗后移至1 μmol/l腺苷溶液处理60分钟,蒸馏水低渗10分钟,用45%乙酸溶液作烤片剂,火焰干燥制片,Giemsa(上海试剂厂出品,原液用0.07mol/l pH6.8磷酸缓冲液稀释10倍)染

色60~90分钟,流水冲洗数秒钟,风干后镜检。

染色体观察使用Olympus BH-2型显微镜。理想的片子用中性树脂封片。每个种取4~6个染色体染色和分散均良好的细胞,在500倍油镜下摄影,公元黑白胶卷,绿色滤光片。照片放大6倍,采用传统的手工法测量染色体长度。

十二个染色体主要依据染色体相对长度、臂比率以及分布明显且位置恒定的染色粒来鉴定。染色体相对长度以染色体绝对长度/染色体组总长度表示。染色体按相对长度递减顺序编号,最长染色体定为染色体1,最短染色体定为染色体12。臂比率计算和染色体类型划分参照Levan等^[15]的标准,臂比率=染色体长臂/染色体短臂。中部着丝点染色体(M)的臂比率范围为1.00~1.70;亚中部着丝点染色体(SM)的臂比率范围为1.71~3.00;亚端部着丝点染色体(ST)的臂比率范围为3.01~7.00;端部着丝点染色体(T)的臂比率大于7。粗线期核型模式图根据染色体的平均相对长度和平均臂比率绘出,以分布明显且恒定的染色粒来描述每个染色体的特征。

结 果 和 分 析

(一) 不同稻种的粗线期核型

1. 普通野稻 2n=24。染色体的平均相对长度为12.48~5.33%。12个染色体中,以染色体6的臂比率2.62为最大,染色体7的臂比率1.33为最小。核型为7M+5SM。染色体1、2、3、7、9、11和12为中部着丝点染色体,其余为亚中部着丝点染色体。核仁染色体为染色体10(表1)。有时观察到1~4个超数核仁(supernumerary nucleolus),其位置似不固定(图1)。该种的粗线期染色体形态和核型见图2。

2. 药用野稻 2n=24。从表1看出,12个染色体的相对长度为14.08~4.65%,臂比率由1.19(染色体2和3)至3.64(染色体9)。

表 1 普通野稻、药用野稻、疣粒野稻和栽培稻的染色体绝对长度、相对长度、臂比率及类型

Table 1. Chromosome absolute length, relative length, arm ratio and chromosome type

in *O. rufipogon*, *O. officinalis*, *O. meyeriana*, and *O. sativa*

染色体 编号 Chromosome number	普通野稻 <i>O. rufipogon</i>				药用野稻 <i>O. officinalis</i>				疣粒野稻 <i>O. meyeriana</i>				栽培稻 <i>O. sativa</i>			
	绝对长度 Absolute length (μm)	相对长度 Relative length (%)	臂比率 Arm ratio	类型 Type	绝对长度 Absolute length (μm)	相对长度 Relative length (%)	臂比率 Arm ratio	类型 Type	绝对长度 Absolute length (μm)	相对长度 Relative length (%)	臂比率 Arm ratio	类型 Type	绝对长度 Absolute length (μm)	相对长度 Relative length (%)	臂比率 Arm ratio	类型 Type
1	40.47 \pm 6.40	12.48 \pm 0.79	1.44 \pm 0.15	M	48.45 \pm 6.04	14.80 \pm 0.54	1.32 \pm 0.16	M	66.75 \pm 11.57	13.02 \pm 0.42	1.29 \pm 0.11	M	59.12 \pm 10.80	13.17 \pm 1.08	1.84 \pm 0.11	SM
2	37.21 \pm 5.84	11.40 \pm 0.56	1.48 \pm 0.19	M	38.99 \pm 6.12	11.91 \pm 0.75	1.19 \pm 0.21	M	64.20 \pm 11.45	12.51 \pm 0.50	1.29 \pm 0.17	M	53.66 \pm 8.24	11.84 \pm 0.49	1.21 \pm 0.21	M
3	33.67 \pm 5.90	10.36 \pm 0.27	1.54 \pm 0.67	M	34.33 \pm 5.51	10.46 \pm 0.76	1.19 \pm 0.25	M	59.44 \pm 9.33	11.63 \pm 0.65	2.48 \pm 0.26	SM	50.08 \pm 8.98	11.15 \pm 0.25	1.23 \pm 0.14	M
4	30.69 \pm 5.39	9.43 \pm 0.43	2.25 \pm 0.31	SM	29.27 \pm 2.64	8.98 \pm 0.69	1.91 \pm 0.19	SM	54.71 \pm 9.80	10.67 \pm 0.52	1.36 \pm 0.30	M	41.32 \pm 10.55	9.79 \pm 0.68	2.57 \pm 0.16	SM
5	29.09 \pm 5.49	8.96 \pm 0.25	2.40 \pm 0.39	SM	27.56 \pm 2.01	8.46 \pm 0.49	2.30 \pm 0.44	SM	48.29 \pm 5.78	9.48 \pm 0.48	1.48 \pm 0.11	M	38.93 \pm 10.17	8.62 \pm 1.02	1.22 \pm 0.16	M
6	27.02 \pm 4.58	8.44 \pm 0.37	2.62 \pm 0.20	SM	25.40 \pm 2.41	7.71 \pm 0.26	2.00 \pm 0.23	SM	42.47 \pm 6.13	8.35 \pm 0.73	2.25 \pm 0.25	SM	33.47 \pm 7.67	7.88 \pm 0.56	2.06 \pm 0.22	SM
7	24.90 \pm 4.57	7.67 \pm 0.39	1.33 \pm 0.17	M	24.16 \pm 1.03	7.48 \pm 0.47	1.84 \pm 0.09	SM	38.12 \pm 4.58	7.51 \pm 0.15	2.35 \pm 0.37	SM	31.68 \pm 7.43	7.71 \pm 0.61	1.63 \pm 0.18	M
8	22.80 \pm 3.87	7.11 \pm 0.56	2.10 \pm 0.32	SM	22.90 \pm 1.32	7.02 \pm 0.33	2.77 \pm 0.19	SM	32.90 \pm 4.77	6.45 \pm 0.46	1.19 \pm 0.12	M	33.45 \pm 7.38	7.14 \pm 0.67	1.47 \pm 0.21	M
9	21.89 \pm 1.31	6.73 \pm 0.49	1.44 \pm 0.35	M	22.33 \pm 1.30	6.85 \pm 0.34	3.64 \pm 0.75	ST ¹⁾	30.62 \pm 4.66	6.00 \pm 0.48	1.43 \pm 0.08	M	22.78 \pm 5.11	6.46 \pm 0.23	2.35 \pm 0.24	SM
10	20.40 \pm 3.17	6.21 \pm 0.41	1.74 \pm 0.11	SM ¹⁾	20.33 \pm 2.22	6.22 \pm 0.49	1.39 \pm 0.16	M	29.46 \pm 4.77	5.77 \pm 0.40	1.94 \pm 0.23	SM ¹⁾	27.61 \pm 4.57	5.81 \pm 0.36	2.24 \pm 0.33	SM ¹⁾
11	19.63 \pm 2.53	6.00 \pm 0.22	1.40 \pm 0.18	M	18.04 \pm 2.15	5.51 \pm 0.28	1.42 \pm 0.21	M	23.79 \pm 2.97	4.67 \pm 0.15	1.32 \pm 0.23	M	23.23 \pm 3.88	5.20 \pm 0.57	2.72 \pm 0.36	SM
12	17.22 \pm 2.96	5.33 \pm 0.64	1.59 \pm 0.19	M	15.16 \pm 1.32	4.63 \pm 0.25	1.46 \pm 0.28	M	20.01 \pm 3.21	3.93 \pm 0.42	2.02 \pm 0.21	SM	22.33 \pm 3.59	5.00 \pm 0.55	1.22 \pm 0.23	M

¹⁾ 核仁染色体 (随体长度未计算在内); Nucleolar chromosome (exclusive of satellite length)



箭头示超数核仁 N示核仁($\times 1250$)
Arrow indicates supernumerary nucleolus;
N denotes nucleolus ($\times 1250$)

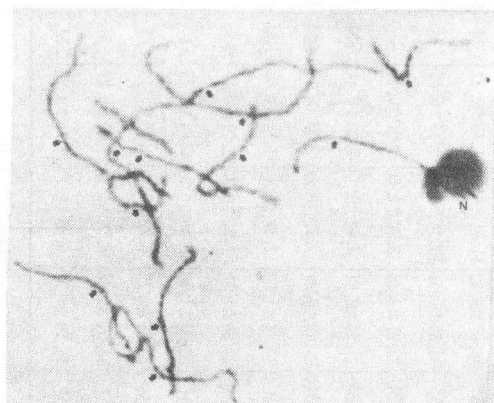
图1 普通野稻超数核仁现象

Fig. 1. Supernumerary nucleoli of *O. rufipogon*

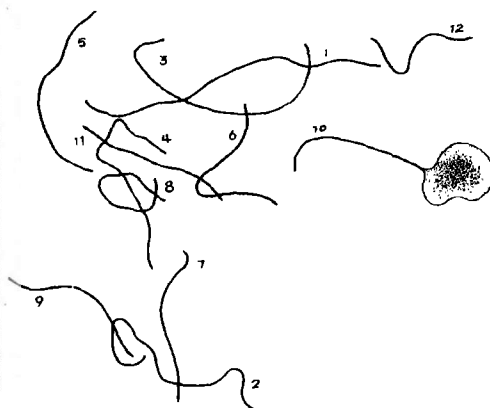
核型为 $6M+5SM+1ST$ 。染色体9为亚端部着丝点染色体(图3), 染色体1、2、3、10、11和12为中部着丝点染色体, 其余则为亚中部着丝点染色体。观察的124个粗线期细

胞中, 约95%仅具一个核仁, 极少见到多于一个核仁(表2)。染色体9为核仁染色体。同样亦观察到超数核仁现象, 超数核仁一般为8~10个不等, 它们的体积较小, 染色较核仁淡, 似无规则地散布在核内(图4)。该种的染色体分化较明显, 特别是在着丝点两侧有浓染色粒显现。如染色体2着丝点两侧的染色粒染色非常浓。染色体3着丝点两侧的浓染色粒较大。该种粗线期各个染色体的形态特征和核型见图3。

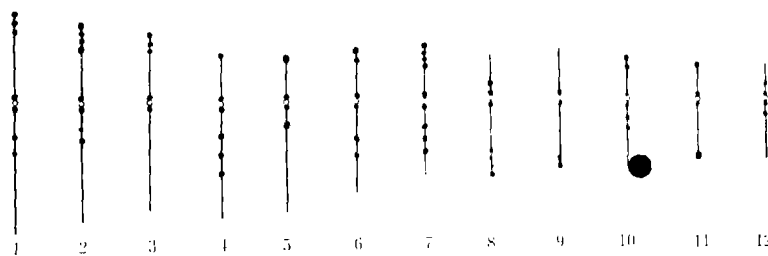
3. 疣粒野稻 $2n=24$ 。从表1可见, 染色体1的相对长度为13.02%, 染色体12为3.93%。臂比率由1.19(染色体8)至2.48(染色体3)。核型为 $7M+5SM$ 。染色体1、2、4、5、8、9和11为中部着丝点染色体, 染色体3、6、7、10和12为亚中部着丝点染色体。观察的110个粗线期细胞中几乎全部是单核仁(表2)。核仁较大且染色较



A. 染色体形态($\times 500$, 箭头示着丝点位置, N示核仁)
Chromosome features ($\times 500$, arrow indicate centromere position, N denotes nucleolus)



B. 解释图 Explanatory drawing



C. 核型模式图 karyogram

图2 普通野稻的粗线期核型

Fig. 2. Pachytene karyotype of *O. rufipogon*

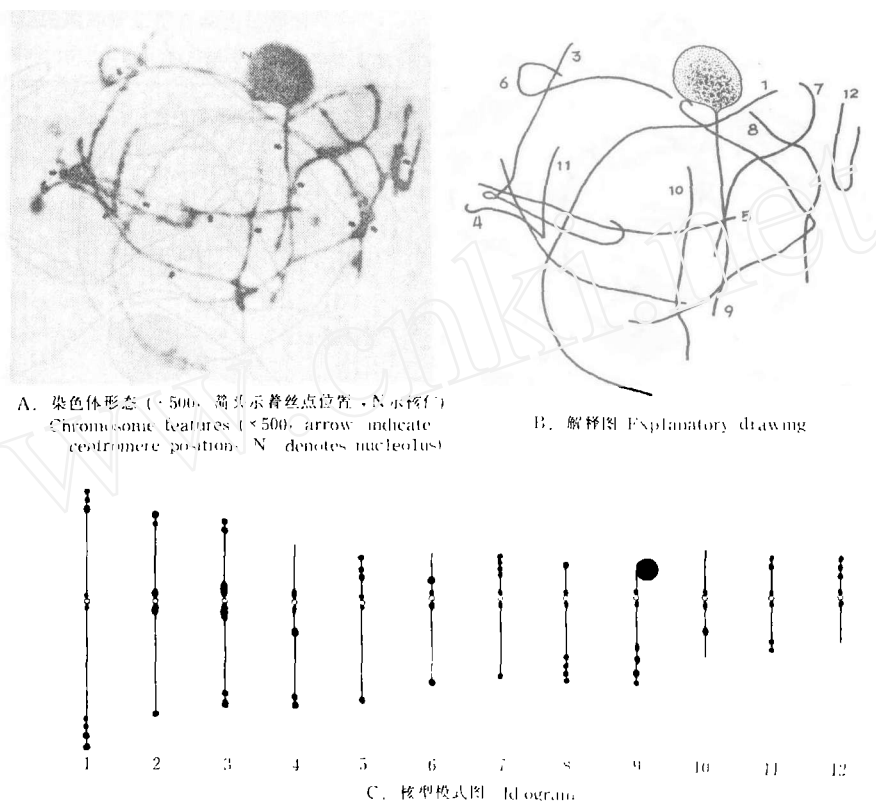
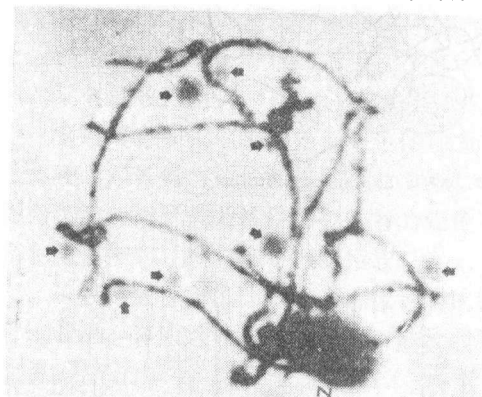


图3 药用野稻的粗线期核型

Fig. 3. Pachytene karyotype of *O. officinalis*

浅。染色体10与核仁相连,未发现超数核仁现象。该种的染色粒大,且染色浓,特别是着丝点两侧的染色粒很大,且染色相当浓。粗线期各个染色体的主要形态特征和核仁见



箭头示超数核仁; N示核仁 ($\times 1250$)
Arrow indicates supernumerary nucleolus;
N denotes nucleolus ($\times 1250$)

图4 药用野稻的超数核仁现象

Fig. 4. Supernumerary nucleoli of *O. officinalis*

图5。

4.栽培稻 $2n=24$ 。12个染色体的相对长度变化范围为13.17~5.00%,臂比率由1.21(染色体2)至2.72(染色体11)。核型为6M+6SM。染色体2、3、5、7、8和12为中部着丝点染色体,其余为亚中部着丝点染色体。染色体10为核仁染色体。该种整个染色体组染色较平淡均一,染色体分化不明显,染色体上深染色粒较少。各染色体的主要形态特征和粗线期核型见图6。

(二) 不同稻种粗线期核型的比较

1. 染色体相对长度

由表1看出,四个稻种的12个染色体的相对长度,从总体上看差异并不明显,主要差异表现在最长染色体和最短染色体的比值上。普通野稻、药用野稻、疣粒野稻和栽培稻的最长染色体与最短染色体比值分别为2.34、3.18、3.31和2.63,表明普通野稻和

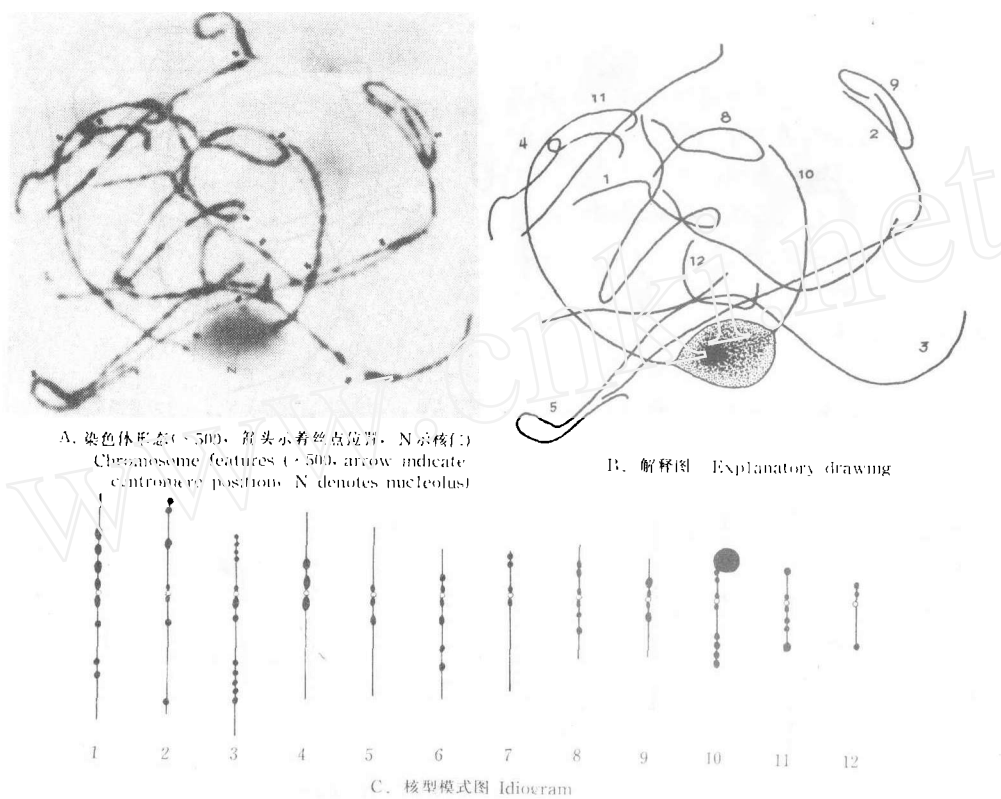


图5 疣粒野稻的粗线期核型
Fig. 5. Pachytene karyotype of *O. meyeriana*

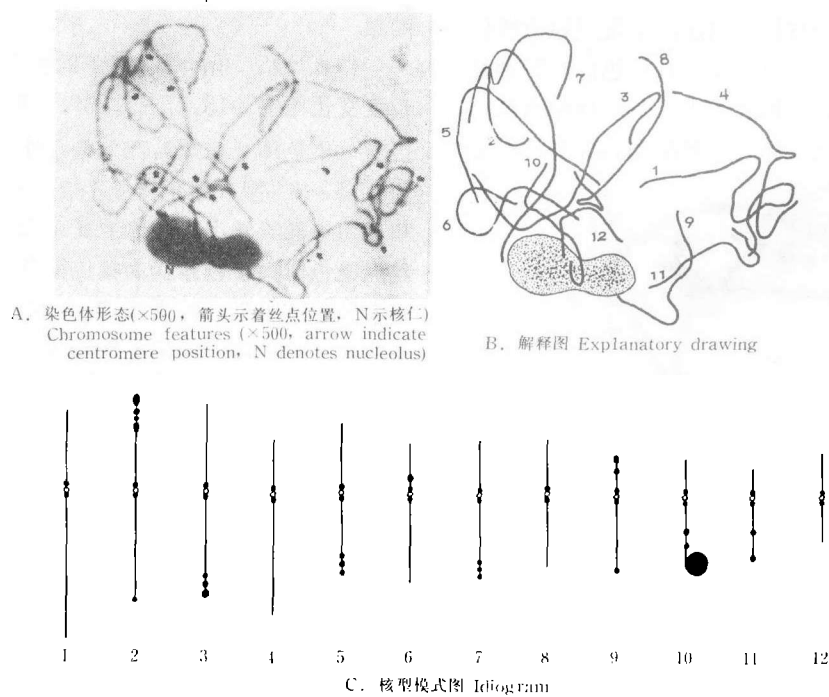


图6 栽培稻的粗线期核型
Fig. 6. Pachytene karyotype of *O. sativa*

表2 四个稻种粗线期的核仁数目和出现频率

Table 2. Number of nucleolus and its occurring frequency of pachytene in 4 rice species

稻种名称 Rice species	观察细胞数 No. of cells observed	单核仁 Mono-nucleolus		双核仁 Di-nucleoli		三核仁 Tri-nucleoli	
		细胞数 No. of cells	%	细胞数 No. of cells	%	细胞数 No. of cells	%
普通野稻 <i>O. rufipogon</i>	57	8	14.0	19	86.0	0	0
药用野稻 <i>O. officinalis</i>	124	118	95.2	6	4.8	0	0
疣粒野稻 <i>O. meyeriana</i>	110	109	99.1	1	0.9	0	0
栽培稻 <i>O. sativa</i>	33	6	16.7	29	80.6	1	2.8

栽培稻染色体长度的变化范围较为接近。

2. 染色体类型和编号

从表3看出,普通野稻与栽培稻有7个染色体具有相同的类型和编号,即4个M型(染色体2、3、7和12)和3个SM型(染色体4、6、10)。药用野稻与栽培稻相比较,有5个染色体具有相同类型和编号,即染色体2、3和12为M型,染色体4和6为SM型。疣粒野稻与栽培稻有5个染色体具有相同的类型和编号,3个为M型(染色体2、5和8),2个为SM型(染色体6和10)。从三个野生稻种与栽培稻具有相同类型和编号的染色体数目看,以普通野稻最多。

3. 核仁数目和核仁组成中心位置

普通野稻和栽培稻以双核仁的频率最高,分别为86.0%和80.6% (表2)。当出现2个核仁时,它们通常连在一起。

药用野稻和疣粒野稻通常出现单核仁,只是后者的核仁稍大,且染色稍深。

普通野稻和栽培稻的核仁染色体均为染色体10,经长臂与核仁相连(图2,6)。疣粒野稻和药用野稻的核仁染色体各为染色体10和染色体9,核仁均与短臂相连。

从核仁数目和核仁组成中心位置的比较可以看出,普通野稻与栽培稻具有最大的相似性。

4. 染色粒分布

四个稻种染色体着丝点两侧几乎都有染色粒分布,但是疣粒野稻的染色粒很大,且染色特浓(图5)。从染色粒的大小和多寡看,

也是以这个种最多。栽培稻的染色粒最少,染色体染色淡而均一。

四个稻种的染色粒分布方式差异较大,但将栽培稻与三个野生稻种作仔细比较时,仍可发现栽培稻同普通野稻有数处相同。例如,染色体2的短臂末端均有二个大染色粒,其间夹有2个小染色粒;核仁染色体上,核仁与着丝点之间有二个染色粒;染色体11的长臂末端均有一个大的染色粒。反之,栽培稻同药用野稻和疣粒野稻之间,几乎没有任何相同之处。

讨 论

(一) 关于稻属种间和种内的核型变异

稻属植物的粗线期核型分析,迄今多以栽培稻为对象^[7, 11, 13, 17, 20],仅少数取材于普通野稻^[8, 10]。虽然有过药用野稻同栽培稻种间杂种粗线期染色体配对的报道^[16],但未见有该种粗线期核型的研究。至于疣粒野稻,尚未见有作过粗线期分析。

本研究首次建立我国三个野生稻种的粗线期核型。它们在染色体长度变化范围、染色体类型、核仁组成中心位置以及染色粒的数量和分布上,均显出不同程度的差异。

陈瑞阳等^[4]分析我国三个野生稻种根尖体细胞核型,认定它们存在差异。陈尤佳和吴信淦^[5]比较了包括普通野稻和栽培稻在内的六个稻种的体细胞核型,亦认为种间互不相同。但是, Kurata和Omura^[14]报道, *O. sativa*, *O. officinalis*, *O. punctata*和

表3 四个稻种染色体类型和编号的比较

Table 3. Comparison of chromosome type and chromosome number among 4 rice species

染色体类型和编号 Chromosome type and number		普通野稻 <i>O. rufipogon</i>	药用野稻 <i>O. officinalis</i>	疣粒野稻 <i>O. meyeriana</i>	栽培稻 <i>O. sativa</i>
M型 M type	1	+	+	+	
	2	+	+	+	+
	3	+	+		+
	4			+	
	5			+	+
	7	+			+
	8			+	+
	9	+		+	
	10		+		
	11	+	+	+	+
	12	+	+		
SM型 SM type	1				+
	3			+	
	4	+	+		+
	5	+	+		
	6	+	+	+	+
	7		+	+	
	8	+	+		
	9				+
	10	+		+	+
	11				+
	12			+	
ST型 ST type	9		+		

注: +表示出现的染色体类型和编号

Note: + indicates the occurrence of chromosome type and chromosome number

*O. perennis*四个稻种的体细胞核型均十分相似, 染色体在形态上没有多少差异。

由上述可见, 对稻属种间的核型, 有人认为存在差异, 有人认为不存在差异。

许多研究表明, 不仅稻属种间存在核型差异, 同一种内的核型亦存在差异。陈瑞阳等^[4]报道, 普通野稻体细胞核型为1M+11SM, 染色体4为随体染色体, 同时指出种内存在核型的多样性。陈尤佳和吴信淦^[5]发现, 普通野稻的体细胞核型为4M+5SM+3ST, 染色体8和染色体10均为核仁染色体。Kurata和Omura^[14]则认为普通野稻的体细胞核型为5M+5SM+2ST, 染色体10为核仁染色体。

本研究观察到的普通野稻粗线期核型为7M+5SM, 染色体10为核仁染色体, 与上述该种的体细胞核型分析结果不同, 但就核仁染色体是一致的^[5, 14]。另外, 与前人报道的粗线期核型亦不相同, 褚启人和章振华^[8]认为我国东乡普通野稻的粗线期核型为3M+8SM+1ST, 但未有指出核仁组成中心位置。Das和Shastry^[10]分析普通野稻三个类型的粗线期核型, 认为它们的染色体长度相似, 但臂比率很不相同, 核仁组成中心亦有明显差异。

以上比较可以看出, 普通野稻种内, 不同类型的体细胞核型间, 粗线期核型间以及体细胞核型与粗线期核型间, 均存在较明显的差异。

关于药用野稻,有研究认为我国药用野稻的体细胞核型为 $2M+10SM$,染色体4为随体染色体^[4]。另一研究则认为,药用野稻的体细胞核型同栽培稻和普通野稻相同,其体细胞核型均为 $5M+5SM+2ST$,核仁染色体为染色体10^[14]。本研究表明,药用野稻的粗线期核型为 $6M+5SM+1ST$,染色体9为核仁染色体,与前人研究结果出入很大。

至于疣粒野稻,仅陈瑞阳等^[4]作过体细胞核型分析,核型为 $3M+9SM$,核仁染色体为染色体5,与本研究结果迥异。

种内核型变异主要表现在臂比率上。引起种内各类型间臂比率的差异,一方面可能确实存在差异;另一方面可能因研究方法不同造成,包括:1)细胞分裂时期不同,染色体长臂和短臂的收缩率不一致^[19];2)粗线期染色体着丝点的位置不易确定^[18];3)染色体类型划分标准不一。多数研究者采用Levan等^[15]的长臂/短臂,但有些研究者却用短臂/长臂^[4,7]且划分类型的标准也不同。

(二)我国栽培稻起源的粗线期核型证据

栽培稻种起源于野生稻种已一致公认,但具体起源于哪个野生稻种?哪一个地方的野生稻种?至今仍众说纷纭。

丁颖^[1]认定我国栽培稻起源于华南,华南分布的普通野稻即为我国栽培稻的近缘祖先。这个论点已得到许多学者的确认^[3]。

陈瑞阳等^[4]虽然分析了我国三个野生稻的体细胞核型,但由于没有同栽培稻对比,因而未能找出栽培稻同三个野生稻种的亲缘关系。

本研究结果阐明,我国三个野生稻的粗线期核型存在差异。但是,栽培稻同普通野稻在染色体长度变化范围、相同类型和编号的染色体数目、核仁组成中心位置以及染色粒的分布方式等方面,均表现出核仁的最大相似性。由此可以认为,栽培稻与普通野稻的亲缘关系最为密切,后者是前者的近缘祖先,从而以粗线期核型的分析结果进一步支持了丁颖的论点。

参 考 文 献

[1] 丁颖, 1957. 中国栽培稻种的起源及其演变, 农

- 业学报 8 (3): 243-260
- [2] 冈 彦一 (徐云碧译), 1985. 水稻进化遗传学, 中国水稻研究所
- [3] 全国野生稻资料考察协作组, 1984. 我国野生稻资源的普查与考察, 中国农业科学 6: 27-33
- [4] 陈瑞阳、宋文芹、李季兰、梁能、陈泰凉、黄巧云、陈勇, 1982. 中国三种野生稻染色体组型的研究, 植物学报 2 (3): 226-231
- [5] 陈尤佳、吴信淦, 1982. 稻属六物种核型的比较, 植物学报 (台湾) 23: 163-183
- [6] 梁光嵩, 1984. 中国栽培稻种的地理起源与生态分化, 见: 作物品种资源研究, 农业出版社
- [7] 褚启人, 1983. 布鲁、奥斯、陆稻 (*Oryza sativa* L.) 亲缘关系的细胞遗传学: 1. 核型研究, 中国农业科学 6: 45-57
- [8] 褚启人、章振华, 1984. 中国东乡野生稻的粗线期分析及与普通栽培稻的亲缘性, 遗传学报 11 (6): 466-471
- [9] Chang TT, 1976. The Origin, Evolution, Cultivation, Dissemination and Diversification of Asian and African Rices. *Euphytica* 25: 425-441
- [10] Das DC and SVS Shastri, 1963. Pachytene Analysis in *Oryza*: VI. Karyomorphology of *O. perennis* Moench. *Cytologia* 28: 36-43
- [11] Khush GS, RJ Singh, SC Sur and AL Librojo, 1984. Primary Trisomics of Rice: origin, morphology, cytology and use in linkage mapping. *Genetics* 107: 141-165
- [12] Kurata N and T Omura, 1978. Karyotype Analysis in Rice: I. New method for identifying all chromosome pairs. *Jap. J. Genet.* 53: 251-255
- [13] Kurata N, T Omura and N Iwata, 1981. Studies on Centromere, Chromomere, and Nucleolus in Pachytene Nuclei of Rice, *Oryza sativa*, microsporocytes. *Cytologia* 46: 791-800
- [14] Kurata N and T Omura, 1982. Karyotype Analysis in Rice. 3. Karyological comparisons among four *Oryza* species. *Jap. J. Breed.* 32(3): 253-258
- [15] Levan A, K Fredga and AA Sanding, 1964. Nomenclature Position of Chromosomes. *Heredity* 52: 201-220
- [16] Li HW, CC Chen, KC Lu, HK Wu, 1964. II. Pachytene studies of the hybrid *Oryza sativa* × *Oryza officinalis*. In: Proceeding of the Symposium on Rice Genetics and Cytogenetics (ed. IKRI), P 141-142, Elsevier Publishing Company
- [17] Misra RN and SV Shastri, 1987. Pachytene Analysis in *Oryza*: VIII. Chromosome morphology and karyotypic variation in *O. sativa*. *Indian J. Genet. Pl. Breed.* 27(3): 349-368
- [18] Nayar NM, 1973. Origin and Cytogenetics of Rice. *Adv. Genet.* 17: 153-292
- [19] Regina CD, TT Chang and DA Ramirel, 1979. The Cytogenetics of F₁ Hybrids from *Oryza nivara* Sharma et Shastri × *O. sativa* L.. *Cytologia* 44: 527-540
- [20] Shastri SVS, DRR Rao and RN Misra, 1960. Pachytene Analysis in *Oryza*: I. Chromosome morphology in *Oryza sativa*. *Indian J. Genet. Pl. Breed.* 20(1): 15-21