

中国疣粒野生稻的分布、濒危现状和保护前景

钱 韦* 谢中稳 葛 颂** 洪德元

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室,北京 100093)

摘要: 继 1978~1982 年全国野生稻普查后,又一次对中国疣粒野生稻(*Oryza granulata* (Nees et Arn. Ex Watt.))主要分布点的居群特征、濒危现状和破坏情况进行了野外生态学研究。由于行政区划的改变,目前疣粒野生稻在中国分布的市(县)达 30 个。它在群落盖度为 90%~210% 下生长良好,具有抗旱和适应中度干扰的能力。聚集参数分析表明在群落中居群以集群分布为主。该物种主要通过重力和动物传播种子,居群间的基因流有限,形成了典型的集合种群(metapopulation)结构。生境丧失对疣粒野生稻的生长造成非常严重的后果,已有 12.9% 的疣粒野生稻居群灭绝,83.9% 的居群处于中度和重度的干扰之下。由于各地区的破坏程度不平衡,目前疣粒野生稻的分布被压缩到海南省的西南部山区和云南省的澜沧江中下游、南汀河流域,面临热区开发的巨大威胁。研究中建立了中国疣粒野生稻的总 DNA 库,作为易位保护的手段之一和开展保护遗传学研究的基础;并讨论了居群遗传结构与居群分布格局之间的相互关系和保护中需注意的问题。

关键词: 疣粒野生稻;濒危现状;保护;集合种群

中图分类号:Q948.12 文献标识码:A 文章编号:0577-7496(2001)12-1279-09

Distribution and Conservation of an Endangered Wild Rice
Oryza granulata in China

QIAN Wei*, XIE Zhong-Wen, GE Song**, HONG De-Yuan

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: Nearly Twenty years after the first large-scale field survey on wild rice in China during 1978-1982, we have recently made an extensive survey on Chinese *Oryza granulata* (Nees et Arn. Ex Watt.), including its current distribution, population characteristics and status of endangerment. Because of the change in the division of administrative areas, the number of counties or cities where the wild rice grows has reached up to 30. *Oryza granulata* grows normally under the coverage of 90% - 210% in the tropical forest with resistance to drought and moderate disturbance. The measurement of aggregation showed that it maintains a colony pattern in the community. *Oryza granulata* scatters seeds mainly by gravity and animals, causing limited scale of gene flow between local populations and attaining a typical metapopulation structure of the distributional pattern. Our survey revealed that 12.9% of the populations had been extinct, and 83.9% were endangered. The extent of disturbance varied in different areas. Up to date, the majority of the populations grow in the mountainous areas of southwestern Hainan and drainage area of Nanding river, Lancang river of Yunnan, under the threat of human activity. A total DNA bank was established that consists of 1 109 individuals from 49 populations. In the practice of conservation, difficulties such as lacking immediate utility and scattered distribution impeded the conservation efficient. However, owing to its characteristics of population genetics, sustainable and *ex situ* conservation strategies are appropriate in some places to salvage this important rice germplasm.

Key words: *Oryza granulata*; current status; conservation; metapopulation

到 2030 年,世界人口总数将在目前的基础上再增加 20 亿,达到 80 亿人^[1]。然而在目前,据统计有 8 亿人口(在发展中国家,占其人口总数的 18%)生活在食物缺乏与营养不良的状况下^[2]。同时,粮食

匮乏也是造成发展中国家 5 岁以下儿童每年死亡达 1200 万的最重要原因^[1]。在全球环境日益恶化和气候格局发生改变、大幅度提高粮食耕作面积不太现实的情况下,培育具有优秀农艺性状的作物品种,

收稿日期:2001-04-11 接受日期:2001-06-15

基金项目:国家杰出青年科学基金(30025005)和中国科学院“九五”重大项目(KZ-951-B1-102)。Supported by the National Natural Science Foundation for Distinguished Young Scholars (30025005) and the Key Project of the Chinese Academy of Sciences (KZ-951-B1-102).

* 目前地址:中国科学院微生物研究所植物生物技术开放研究实验室,北京 100080。Present address: Laboratory of Plant Biotechnology, Institute of Microbiology, the Chinese Academy of Sciences.

** 通讯作者。Author for correspondence. E-mail: <gesong@ns.ibcas.ac.cn>.

从而稳步提高粮食单产已经成为解决粮食危机的主要措施^[2]。作物野生近缘类群中蕴含着高产、抗病和抗逆等特殊性状,可以为育种和扩大栽培品种的遗传背景提供必要的种质资源^[3]。以水稻为例,利用来自普通野生稻(*Oryza rufipogon*)的雄性不育种质,中国首先在世界上实现了水稻育种的三系配套,亩产增加 10% ~ 15%^[4];在抗病育种方面,Song 等^[5]克隆的来自于长雄蕊野生稻(*Oryza longistaminata*)的第一个水稻抗病基因 *Xa21*,已成功用于转基因水稻生产,具有对黄单胞杆菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*)抗谱广的特点^[6,7]。因此,作物野生近缘类群的保护与利用已被提高到经济可持续发展的战略地位上,受到世界各粮食主产国的高度重视^[8]。

在分布于中国的 3 种野生稻中,疣粒野生稻(*Oryza granulata* (Nees et Arn. Ex Watt.))属于 G 基因组^[9],生长于南亚、东南亚和我国云南、海南、台湾三省的热带-亚热带边缘地区^[10,11]。由于与稻属 AA 基因组各物种亲缘关系较远,常规杂交育种难以开展,过去它一直是水稻育种实践和稻属研究中比较薄弱的物种。近十多年来的研究表明,在稻属所有物种中,疣粒野生稻具有对白叶枯免疫、高抗细菌性条斑病、抗褐稻虱、旱生和耐荫等重要的生理生态特征,因此对该物种的研究和利用逐渐受到重视^[3]。此外,疣粒野生稻与同一复合体中的 *Oryza meyeriana* 被认为保留了许多较原始的性状特征,是稻属植物中界限清晰和分化较早的类群,在谱系树中处于最基础的位置^[12],对其研究有助于进一步了解整个稻属的进化过程。因此,保护与研究疣粒野生稻兼具重要的理论与实际价值。

但是,由于经济发展和对热区资源的过度开发利用,疣粒野生稻赖以生存的适宜生境不断遭到破坏,其分布范围和居群规模大为缩减,许多居群处于濒危状态。因此,该物种已被定为国家二级保护植物,列入中国植物红皮书^[13]。然而,自 1978 ~ 1982 年全国野生稻资源普查以来,对疣粒野生稻的分布现状和居群动态一直缺乏详细的调查和必要的生态学研究,直接影响到对该物种研究的深入和保护策略的制定^[14,15]。为此我们对中国分布的疣粒野生稻进行了两次较为全面的野外生态学调查和采集,并在此基础上建立了中国疣粒野生稻的小规模种质 DNA 库,作为易位保护的措施和进行保护遗传学研究的基础。本文报道了中国疣粒野生稻的分布现状、居群生态学特征、破坏程度和破坏原因,讨论了保护该物种亟待解决的问题及其保育前景,为将来

保护和利用中国这一宝贵的种质资源提供基本信息。

1 材料和方法

1.1 野外调查和居群格局分析

根据 1978 ~ 1982 年全国野生稻普查报道的疣粒野生稻的分布点,我们于 1997 年 10 月至 1998 年 3 月、1998 年 9 月至 12 月对分布于中国的疣粒野生稻(*Oryza granulata* (Nees et Arn. Ex Watt.))进行了两次野外专项调查。调查范围和地点见图 1。第一次调查记录了疣粒野生稻居群的分布地点,利用样地记录法调查群落的基本生态情况和居群大小。通过查阅 1979 ~ 1982 年全国野生稻普查资料、走访曾经参加过当年普查工作的工作人员、走访居民(草医、樵夫、放牧者及农民)、咨询当地农业主管部门(农业局、农技站)以及观察生境景观等方法调查疣粒野生稻分布的历史与现状,受破坏的原因、时间、规模和程度,了解当地居民利用疣粒野生稻的情况。第二次调查进行野外补点,并进一步了解已有分布点上居群的破坏速度。为研究其在群落中的分布格局,在 M28、M29、M24 三地中建立 3 个样地(表 1),采用相邻格子样方法,分别设置 80 个 1 m × 1 m 的样方,统计样方中疣粒野生稻的个体数目,计算其居群密度并利用聚集指数进行居群分布格局的检验^[16]。

1.2 样品采集和总 DNA 库的建立

按居群大小,每个居群采集 16 ~ 100 个植株的新鲜叶片,每株采集 4 ~ 5 g 新鲜叶片装入塑料袋中,变色硅胶包埋固定,每 4 h 更换一次硅胶,24 h 内完全干燥至硅胶不再变为粉红色为止,带回实验室于室温下保存。为避免采集到同一个体的无性系,个体采集间距大于 5 m,但在某些小居群中低于此标准或全部采集。在条件适宜的居群中,按个体直接或套袋收集成熟种子,种子置于塑料袋中利用硅胶降低其含水量,于 -20 °C 冰箱保存。

总 DNA 提取参照谢中稳等^[17]的方法。用含 0.5 μg EB 的 0.8% 琼脂糖(Promega)凝胶电泳,参照 λDNA 分子量标准确定浓度;用 RAPD 检测总 DNA 的质量。RAPD PCR 反应的成分与实验程序参照钱韦等^[18]。DNA 样品储存于 -80 °C 冰箱中。

2 结果和讨论

2.1 地理分布

在稻属 GG 基因组中,*Oryza meyeriana* 与 *O. granulata* 的区别仅在于小穗的长度不同,故多

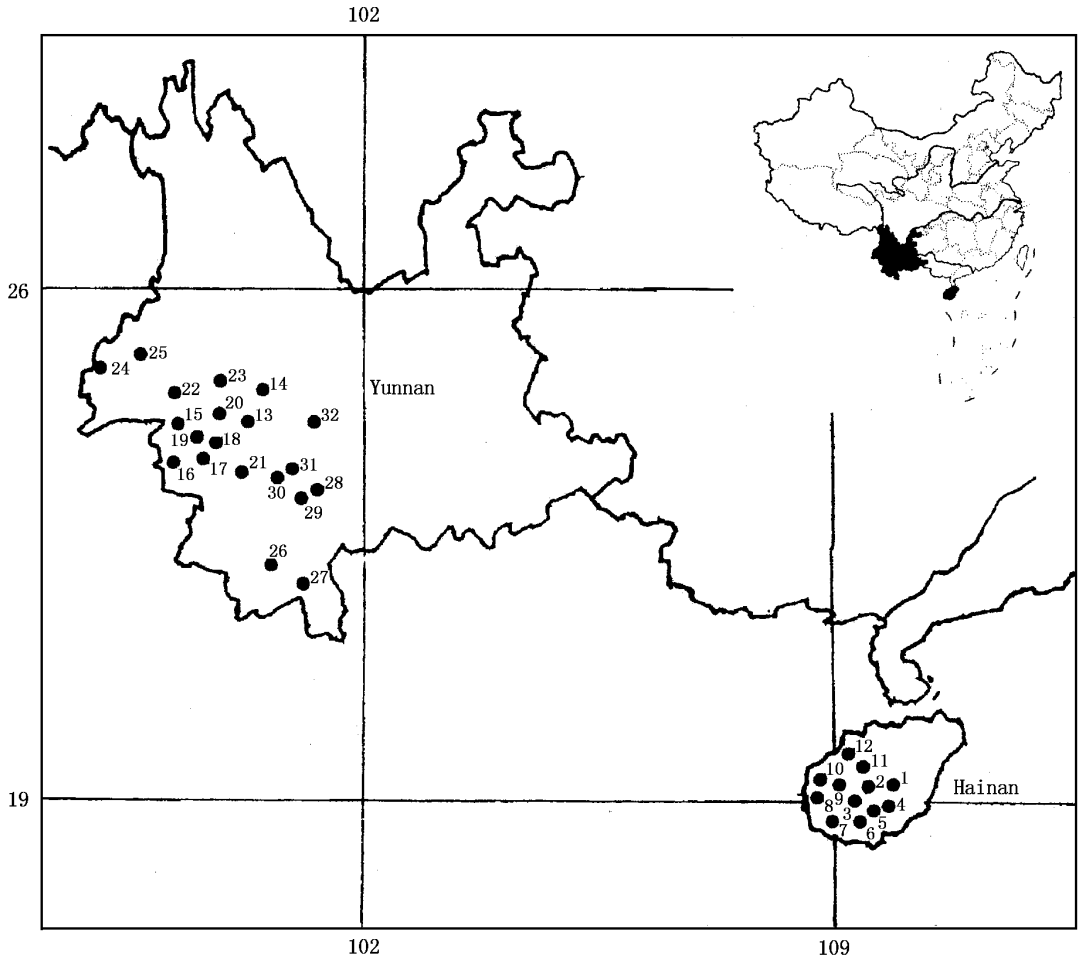


图 1. 中国疣粒野生稻居群分布示意图。

Fig. 1. Distribution of *Oryza granulata* populations surveyed in this study. The number of populations are corresponding to those in Tabel 1.

数分类学者赞成对它们进行归并^[19, 20]。根据我们的调查结果，中国分布该类群物种的小穗长度全部在 7 mm 以下，均属于 *O. granulata* (中文名“疣粒野生稻”^[13]，亦称为“颗粒野生稻”)。它在世界上的分布范围为南亚、东南亚和中国南部，包括柬埔寨、印度、印度尼西亚、老挝、缅甸、尼泊尔、菲律宾、斯里兰卡和泰国等国家^[3]。在中国，疣粒野生稻分布于云南、海南和台湾三省，其中，台湾省的疣粒野生稻已经灭绝。本次野外调查共涉及云南和海南 22 个县市的 32 个分布点(表 1)，并确认由于行政区划的改变，云南省成立了思茅市，海南省成立了通什市，两市辖区范围内均有大面积的疣粒野生稻分布，加之李植良^[21]报道在云南省勐腊县境内发现疣粒野生稻。因此，综合目前的数据，中国的疣粒野生稻分布增加到 30 个县市：即海南省的儋州、白沙、琼中、通什、昌江、东方、乐东、三亚、保亭、陵水和云南省的临沧地区(镇康、沧源、耿马、双江、永德、云县)、保山

地区(龙陵、昌宁)、德宏州(盈江、潞西)、西双版纳州(景洪、勐腊)、思茅地区(思茅、普洱、景谷、墨江、澜沧、孟连)、玉溪地区(元江)和红河州(绿春)。分布范围为 97°56'E (云南省盈江县那邦) ~ 109°56'E (海南陵水隆广)，18°15'N (海南崖城南山) ~ 24°55'N (云南盈江平原)。在这一范围内，贵州、广东和广西均无分布。

中国是疣粒野生稻分布的北缘，它在云南和海南两省的分布范围与当地热带区划基本一致。调查中发现，海南省的疣粒野生稻分布于南部丘陵山地热带植被地区，包括五指山、坝王岭、七指岭、黎母岭地区和南部的海滨台地。从植物区系划分来看正好处于地理分区的琼南县，其海拔分布范围为 30 m (乐东县冲坡大岭) ~ 400 m (乐东县尖峰岭)，以南坡为主，生长的群落类型包括热带山地雨林和季雨林。其典型的自然生境为处于群落次生演替中前期的灌木林下。琼北如海口、万宁、屯昌等九县(市)由

表 1 中国疣粒野生稻居群的分布、生境与受破坏情况

Table 1 Distribution, habitat and the status of disturbance of *Oryza granulata* in the study

Sampling No.	Distribution site	Altitude (m)	Slope	Gradient	Habitat	Population size	Degree of disturbance ²⁾	Cause of disturbance
Hainan Province								
1	M1 Shitongcun, Shiyun, Qiongzong	350	NE60	35	Secondary shrubs	400	Medium	Deforestation, fire
2	M2 Yahucun, Maoyang, Tongshi	300	NE 5	15	Bamboo	30	Endangered	Grazing
3	M9 Luokui, Nanlin, Baoting	—	—	—	—	0	Extinct	Deforestation
4	M10 Danluling, Juntian, Lingshui	—	—	—	—	0	Extinct	Deforestation, fire
5	M3 Houzhishan, Juntian, Lingshui	150	NE25	15	Secondary shrubs	200	Medium	Deforestation
6	M4 Caiyuanshan, Yacheng, Sanya	100	SW10	15	Secondary shrubs	100	Serious	Deforestation, grazing
7	M5 Daling, Congpo, Ledong	50	S	0	Secondary shrubs	120	Serious	Deforestation
8	M8 ¹⁾ Jianfengling, Jianfeng, Ledong	100	S	20	Secondary shrubs	> 1 000	Medium	Deforestation, grazing, cultivation
9	M6 ¹⁾ Wencun, Gong'ai, Dongfang	150	—	0	Bamboo fence	60	Serious	Deforestation, grazing
10	M7 ¹⁾ Fenglinling, Zhongsha, Dongfang	60	NW80	20	Secondary shrubs	400	Serious	Cultivation, grazing
11	M12 ¹⁾ Yilaocun, Qichai, Changjiang	100	—	0	Secondary shrubs	400	Serious	Deforestation, graving
12	M14 Menguocun, Jingbo, Baisha	220	SE20	20	Bamboo-wood forest	200	Medium	Deforestation
Yunnan Province								
13	M31 Hulukou, Yongkang, Yongde	—	—	—	—	0	Extinct	Deforestation, fire
14	M32 Banghong, Xinfu, Yunxian	—	—	—	—	0	Extinct	Cultivation, Deforestation, fire
15	M15 Bingnongba, Fengwei, Zhenkang	910	SE 5	35	Shaw	60	Serious	Deforestation
16	M16 Mankaba, Nanla, Cangyuan	720	NW20	15	Bamboo forest	> 500	Medium	Deforestation
17	M17 Nuo-er, Mengdin, Gengma	700	NW 5	25	Bamboo forest	300	Light	Deforestation
18	M18 Nanjingzhang, Mendin, Gengma	530	S	20	<i>Cassia siamea</i>	40	Serious	Deforestation
19	M19 Xingzhai, Mengdin, Gengma	600	S	30	Bamboo forest	6	Endangered	Deforestation
20	M19 Hexi, Mengdin, Gengma	600	S	15	<i>Cassia siamea</i>	200	Serious	Deforestation
21	M20 Qianxinhe, Dawen, Shuanjiang	800	NE45	20	Secondary shrubs	50	Serious	Deforestation, collection
22	M21 Manjingba, Mengnuo, Longling	570	SE 5	30	Secondary shrubs	50	Serious	Deforestation, graving
23	M33 Xihe, Gengma, Changning	710	SE15	20	—	—	Medium	Deforestation
24	M22 Yezhuwo, Nabang, Yingjiang	430	SE10	15	Mountain rain-forest	20	None	None
25	M23 Mengzhancun, Pingyuan, Yingjiang	1010	NW10	20	Bamboo forest	20	Endangered	Cultivation, Deforestation
26	M24 ¹⁾ Manzhanzai, Gasha, Jinghong	600	SE 5	10	<i>Hevea brasiliensis</i>	1 000 – 1 500	Medium	Weeding out
27	M25 Manbangcun, Menhan, Jinghong	550	SW40	40	Bamboo forest	> 3 000	Light	Deforestation
28	M27 ¹⁾ Manyaoacun, Zhulingxiang, Simao	780	SE45	25	Bamboo-wood forest	> 3 000	Light	Deforestation, graving
29	M28 ¹⁾ Taizonghe, Zhulingxiang, Simao	780	NW70	20	Secondary shrubs	30	Serious	Deforestation
30	M29 ¹⁾ Reshuitang, Reshuitang, Lancang	700	N	30	Secondary shrubs	50	Endangered	Deforestation, fire
31	LC2 ¹⁾ Zhichang, Reshuitang, Lancang	710	N	25	Secondary shrubs	50	Endangered	Deforestation, fire
32	M30 Mandan, Dong'e, Yuanjiang	740	NW10	15	Kaleyad	16	Endangered	Cultivation, fire

1) Counterchecking site of populations in 1998; 2) Degree of disturbance: Light, up to 1/5 individuals in the population were under disturbance; medium, up to 1/2 individuals in the population were under disturbance; Serious, up to 3/4 individuals in the population were under disturbance; Endangered, several individuals survived; Extinct, no individual was found.

于冬季受寒潮影响大,偶有奇寒和霜冻而不能生长。云南省的疣粒野生稻主要分布于澜沧江中下游、怒江下游、大盈江和南汀河流域的河谷地带。海拔分布范围为 400 m(盈江县那邦)~1 000 m(盈江县平原),以东南坡为主。群落类型包括热带山地雨林、季雨林、季风常绿阔叶林和地带性的竹林。主要生长于河谷两侧牡竹林和次生灌木林下。由于人类干扰,调查发现目前很多中国的疣粒野生稻居群生长于铁刀木(*Cassia siamea*)林(如 M18、M19)、橡胶(*Hevea brasiliensis*)林(如 M24)和其他人工经济林下(如 M30),且受到紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)、飞机草(*Eupatorium odoratum*)、白茅(*Imperata cylindrica*)等恶性杂草的严重威胁。

2.2 群落与生态特性

与普通野生稻等稻属水生类群相比,疣粒野生稻具有较强的耐荫能力。图 2 显示在 49 个现存居群中调查的群落总盖度的频率分布。合计有 69.4% 的疣粒野生稻居群生长在总盖度为 90%~210% 的群落下,而在总盖度 90% 以下和 210% 以上仅占 24.5% 和 6.1%。一方面,疣粒野生稻在光照强度大的生境内会因叶片灼伤而不能存活(M27)。另一方面,它也难以侵入到郁闭度更高的林下,因此,中等程度的荫蔽有利于疣粒野生稻的生长。调查表明该物种在群落内的生长表现出明显的边缘性,最适宜的小生境为有一定郁闭,土壤略湿润的林缘、林窗内、稀疏的灌丛下和林间小路两侧 0~6 m 范围内。云南盈江县那邦居群(M22)虽然生长于总盖度达 380% 的山地雨林中,但小生境内有倒木(红木荷 *Schima wallichii*),明显是依靠过去曾经形成林窗后侵入定居而成。同时该居群生长于完全荫蔽的生境下,仅余 40 余株,处于衰退之中。

疣粒野生稻在 49 个样地中的多优度频率分布见图 3。它在群落内的多优度等级在 1.1~4.4 之间,以 1.1 为主(44.9%),呈小斑块状分布。群落总盖度和疣粒野生稻多优度之间的相关分析表明其间存在极显著的正相关关系($r = 0.400, |t| > t_{0.01}$),进一步表明荫蔽环境与疣粒野生稻正常生长之间存在着密切的关系。因此,疣粒野生稻是一种较典型的适应中度干扰生境的物种,对群落进行轻度和中度的干扰能为它创造出镶嵌性的小生境,有利于其入侵和定居。

疣粒野生稻具有较强的抗旱能力,能够忍耐较长时间的干旱。在云南省每年 11 月至次年 3 月旱季期间,其地上部分枯死,植株进入休眠状态,依靠

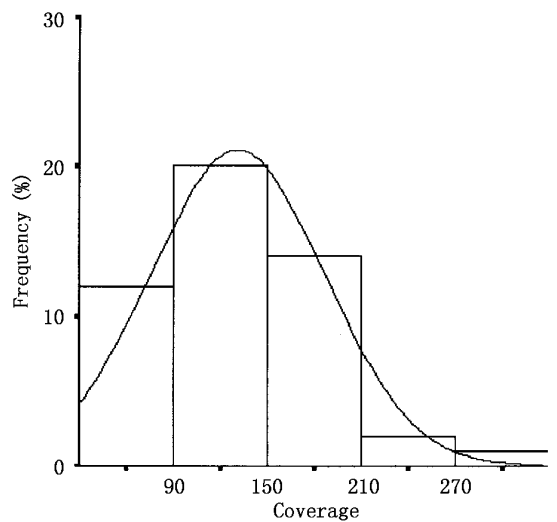


图 2. 疣粒野生稻适宜生境的盖度频率分布。

Fig. 2. Frequency distribution of habitat coverage of *Oryza granulata* (Number of samples = 49, Standard deviation = 0.93).

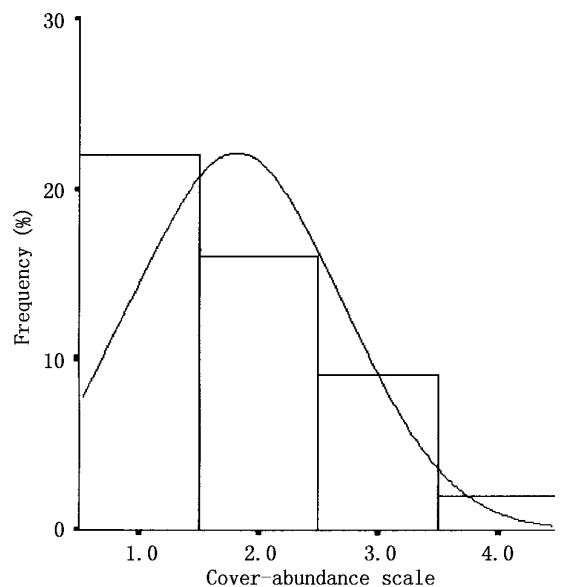


图 3. 疣粒野生稻多优度等级频率分布。

Fig. 3. Frequency distribution of cover-abundance scale of *Oryza granulata* (Number of samples = 49, Standard deviation = 0.88).

地下的不定芽度过逆境,至次年 3 月后重新抽芽生长。分布于云南省牡竹林和橡胶林下的疣粒野生稻在旱季上层树种落叶,光照强度增加后亦通过该方式进行休眠度过逆境。在水湿条件较好的生境内(M27),疣粒野生稻可不进行休眠而保持终年常绿。此外,疣粒野生稻不耐水淹,在长期浸水和排水不畅的生境中生活力下降或死亡。

2.3 生殖与散布

与稻属其他物种不同,疣粒野生稻终年均可开花结实。在云南省的思茅地区和景洪地区每年 8~10 月是其盛花期,在海南省的乐东县、东方市、昌江县、白沙县,每年 9~11 月是其盛花期。依照不同的

植株大小,每株植株每年抽穗 1~16 枝,其中每穗上结实 2~16 粒,最长达 22 粒。在适宜的条件下,结实率达到 96%,高于同属的普通野生稻 (<5%,谢中稳和钱韦,待发表资料)。果实成熟后颖片呈黑褐色,极易落粒。在强光环境下,疣粒野生稻会提高其抽穗数量和挂果率,加大繁殖生长的能量投资,但结实率急剧下降至不足 5%。在高草环境中,它将大部分能量投入到营养生长中以提高竞争能力,其株高平均提高 36.6%,相应地,其抽穗数和结实率均下降,出现单穗分叉现象(钱韦,待发表资料)。

疣粒野生稻居群的生殖和散布特性与其聚块状分布格局之间存在密切的关系。它的种子主要依靠重力下降,散布在母株周围后生长形成小聚群,居群内一年生幼苗的密度为 0.17~0.44 株/m²(居群 M24、M27、M28、M29 中统计)。虽然目前缺乏关于其种子居群动态的研究,但是,根据疣粒野生稻能够以较快的速度侵入林缘和路边等新的干扰生境的特点,显然它能依靠昆虫和小型啮齿类动物进行种子传播。作为直接的证据,在野外观察到蚁类搬运其种子的现象,同时很少能在土壤表层发现落粒的、完整的疣粒野生稻种子。在套袋收集思茅竹林居群(M28)的种子时,40 个袋中有 67.5% 遭到昆虫和啮齿类动物攻击,如果这类昆虫或啮齿类动物有储存种子的习性,则疣粒野生稻就极有可能通过动物传播到群落内其他地点发芽生长或以土壤种子库的形式储藏起来,等待条件适合时萌发。

2.4 居群分布格局与遗传结构

疣粒野生稻在群落内表现为居群分散分布、各居群个体数较少的特点。由表 2 可见,疣粒野生稻在调查的 3 块样地中密度介于 1.13~2.95 株/m²之间,密度较小。单位样方中的个体数在 0~12 株之

间,其中 0~6 株的样方频率占 95.03%。各聚集度指标(表 3)表明,在不同立地条件下的疣粒野生稻均为集群分布。其中只有云南景洪夏洒居群(M24)的负二项参数值达 12.768,接近 Poisson 分布并与其他数据矛盾。鉴于负二项参数与居群密度无关,这一数值反映了在每年除草的干扰方式下,疣粒野生稻居群分布格局有从聚集型向随机型转变的趋势。

维持疣粒野生稻的居群遗传多样性,使之具有持续的进化能力是保护该物种的目标,这要求对它的居群遗传结构及其形成与维持机制进行深入研究。Gao 等^[22]利用等位酶,Qian 等^[23]利用 RAPD 都证明疣粒野生稻表现出居群内遗传变异极低而居群间遗传分化大、变异主要存在于云南和海南两地之间的特点。Gao 等^[22]认为这可能与建立者效应和无性系生长有关。然而根据野外调查,我们发现疣粒野生稻较低的居群内遗传变异水平与它在群落中的聚群状分布格局和居群动态有更加直接而密切的关系^[23]。如前所述,在群落内,疣粒野生稻表现出各小聚群(local population)分散分布,小聚群内个体数量较小,相互间通过种子进行有限程度基因交流的特点。以上因素加之适合疣粒野生稻生存的斑块状生境在热带植被快速的演替方式下以较高的速度产生与灭绝,使得该物种在群落中形成比较典型的集合种群(metapopulation)结构^[24,25]。在自然情况下,群落次生演替使得疣粒野生稻集合种群内小聚群保持了较高的周转率,小聚群的快速灭绝导致等位基因的随机丢失,降低居群有效大小,从而加速了遗传漂变的作用。同时,因为疣粒野生稻各小聚群内个体数量较小,遗传漂变和建立者效应的影响会超过基因流动的作用,将可能降低整个集合种群的杂合度和遗传多样性^[26-28]。此外,利用 ISSR(inter-

表 2 疣粒野生稻居群密度与分布格局

Table 2 Population density and spatial pattern of *Oryza granulata*

Name of population	No. of individuals	Density of population (individual/m ²)	Variance	Variance/Mean ratio	t
Reshuitan, Lancang, Yunnan	90	1.13	4.90	4.336	13.344 ^{**1)}
Lanan, Yinjiang, Yunnan	236	2.95	4.45	1.508	2.177 ^{**}
Gasha, Simao, Yunnan	179	2.24	5.90	2.633	6.048 ^{**}

1) ** Significant difference ($t > t_{0.01}$).

表 3 疣粒野生稻居群聚集强度分析

Table 3 Measurement of aggregation of populations of *Oryza granulata*

Name of population	m ²⁾	I ²⁾	m*/m ³⁾	C ⁴⁾	k ⁵⁾
Reshuitan, Lancang, Yunnan	4.466	3.336	3.952	2.952	0.398
Lanan, Yinjiang, Yunnan	3.458	0.508	1.172	0.172	-6.035
Gasha, Simao, Yunnan	3.873	1.633	1.729	0.729	12.768

1) Lloyd's mean crowding; 2) Index of clumping; 3) Index of patchiness; 4) Index of Cassie; 5) The negative binomial parameter.

simple sequence repeats)的研究表明疣粒野生稻居群内存在无性生长现象,但并不是造成居群遗传多样性下降的主要因素^[29]。综上所述,我们认为集合种群格局和过程才是造成疣粒野生稻居群内遗传多样性低的主要原因,其中,空间隔离导致的遗传分化和种子流动造成的基因交流是维持其特殊遗传结构正负两方面的动力学因素。

调查中还发现,对疣粒野生稻的干扰已经在很多地区造成其生境的破碎化。这一特点在对河谷两岸森林群落的砍伐时尤为突出,形成疣粒野生稻居群退缩至山沟,各居群被山梁上农林植物分隔的情况。生境破碎化造成的直接后果是减少了适宜生境的数量和面积,并使环境中的不确定性增加,加大了疣粒野生稻居群灭绝的可能性。另外,小居群内个体间的近交进一步上升,而居群间的基因流动受到阻碍,这样也会导致该物种遗传杂合性的急剧下降,危及疣粒野生稻适应长期进化的能力。

2.5 疣粒野生稻的濒危现状及其保护

2.5.1 濒危现状

中国的疣粒野生稻面临的破坏情况比较严重。在调查涉及的 32 个分布点中,初步统计有 12.9% 的居群因破坏而灭绝。受到人为影响的居群数占 83.9%。只有 1 个居群(M22)因处于云南省铜壁关自然保护区内而未受到任何人为干扰(表 1)。此外,由于各地区的经济发展程度和管理方式不同,疣粒野生稻的受破坏程度也不同。在云南省西双版纳州、思茅地区(澜沧县除外)、临沧地区的耿马、沧源县境内分布的疣粒野生稻受破坏程度较轻。相对而言,怒江中下游、元江和德宏州的疣粒野生稻破坏情况非常严重。其中,元江县居群仅剩 16 株个体,且被农田包围,人为干扰严重,濒临灭绝。在海南省的五指山、坝王岭、七指岭和尖峰岭腹地疣粒野生稻受破坏程度较轻,而沿海地区如三亚市、陵水县等因发展经济,疣粒野生稻居群数量和大小均急剧下降。目前,疣粒野生稻受到干扰和破坏主要表现在居群水平。令人欣慰的是调查中分别在云南省的澜沧江下游、南汀河下游和海南省的中部山区发现尚有大面积的疣粒野生稻分布,但是对整个中国分布区来说其分布极不平衡,且同样处于严重的人为干扰和威胁之下。

疣粒野生稻受破坏的速度非常快。1979 年云南省龙陵县野生稻普查中记录的一个“全长 6.5 km,由江边(怒江)起向上约 12 m 的范围内的竹林、灌木林中^[30]均有分布的居群已经灭绝。1998 年的复查发现,上一年调查的海南省 4 个居群(M6、M7、

M8、M12)除一个(M8)是因群落次生演替、生境郁闭度上升而自然缩减外,其余 3 个皆因种植大豆等农作物而受到强烈破坏。海南省东方市中沙乡居群(M7)因开荒种植芒果树,居群大小由 300 株以上降低到 20 株以下。相对而言,由于对河谷两岸生态环境进行了一定程度的保护,在云南省复查的 4 个分布点(M24、M27、M29、LC2)中,破坏的速度相对较慢。

2.5.2 破坏原因

对疣粒野生稻破坏的最大原因来自于人为干扰下的生境恶化,所有被调查居群的破坏都与此有关。生境恶化主要缘于砍伐和放牧。我们的数据表明,小规模砍伐,如在海南尖峰岭观察到的刀耕火种(shifting cultivation)和为获取少量薪炭而进行的小面积砍伐,虽然一方面会破坏现存的疣粒野生稻居群,但是另一方面却又创造出适合其生长的群落边缘环境,因此这种干扰方式对疣粒野生稻生长的破坏与促进作用是相对平衡的。与此相反,造成生境恶化的最主要原因则是与当地经济发展目标相一致的热区资源开发,包括种植橡胶、香蕉、腰果、芒果等农林植物。云南和海南两省对森林的大规模砍伐都伴随着火烧,这种耕作方式不但杀灭了疣粒野生稻的地上部分,而且还彻底破坏了它的地下繁殖体,属于更为严重的破坏方式。同时,热带土壤在缺乏植物保护的情况下退化速度较快,造成白茅、紫茎泽兰、飞机草等恶性杂草侵入,疣粒野生稻完全没有能力与它们竞争。调查表明疣粒野生稻居群的大面积破坏发生于最近 20~30 年,与人口剧增和经济开发的程度之间存在平行的关系。

放牧是造成疣粒野生稻破坏的另一原因,在所有 49 个样地中,有 39.4% 受到牛、羊的破坏。以居群 M21 为例,羊群将该居群的地上部分啃食殆尽,甚至包括灌丛下的植株。同时羊群践踏导致土壤板结硬化,阻碍了疣粒野生稻不定芽的生长和种子的萌发,使得该居群处于极度的衰退中。由于各地普遍缺乏对疣粒野生稻重要性的认识,尚未有任何一地对其加以保护,加之疣粒野生稻具有居群个体数量较小的特点,所以放牧造成的影响相当严重。

除上述原因外,在云南省的思茅地区、景洪地区和临沧地区调查到当地居民有利用疣粒野生稻作为清热解毒草药、滋补药及抗疟药的习惯,采集草药对该物种也有一定的压力。但是由于该物种的治疗效果并不特别明显,因此采集的强度并不高,并且当地草医有移栽疣粒野生稻及其分布点加以保护的习俗,客观上对其进行了保护。

2.5.3 疣粒野生稻 DNA 种质资源库的建立 基因资源库的建立是保存野生植物遗传多样性的新手段和进行深入研究的基础,也是成效比较高的易地保护手段之一。我们利用 CTAB 法提取了 49 个居群共 1 109 株疣粒野生稻的总 DNA 样品,并将其储存在 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱中,作为除种子库和活植株迁地保护的补充措施。琼脂糖电泳和 RAPD PCR 研究都表明利用野外快速干燥和 CTAB 法获得的植株叶片可以提取出高质量的、分子量超过 48 kb 的总 DNA(结果未显示)。可作为建立大规模 DNA 种质资源库的基本方法。基于此 DNA 库,对有关保护遗传学问题的研究正在进行当中。

2.5.4 保护策略和措施 尽管疣粒野生稻的生存面临严重威胁,迄今为止,尚未实施任何有效的保护措施。如果任由目前的程度与速度进行破坏,则预计在未来 10 年内,疣粒野生稻居群将在中国的大部分分布点中灭绝,包括此次发现分布面积较大的地区。因此,在目前已经有一部分疣粒野生稻居群遭受严重破坏,但在某些地区仍有大面积分布的前提下,保护中国这一宝贵种质资源刻不容缓。

对疣粒野生稻的保护存在以下困难。首先,在目前情况下,疣粒野生稻的实际利用价值较低,对其进行保护很难与当地的经济发展目标统一起来,不利于争取当地政府与居民的支持,也不可能对其开展农家(on-farm)保护^[31]。其次,疣粒野生稻居群分散而不集中的分布格局也增加了选择合适居群进行单一物种原位保护的难度。事实上,1982 年全国野生稻考察时就已经提出了应加强保护的提议,在少数地区如云南省的盈江县,农业局和当地居民也采取了划出保护点禁止进行农业开发的措施。然而由于缺乏鼓励和资金投入,保护最终未获成功。因此,如何将疣粒野生稻的保护与利用结合起来是保护工作中的首要问题。鉴于该物种不易与栽培稻进行杂交的特性,利用基因工程方法对其种质进行研究是值得重视的研究方向。

尽管如此,疣粒野生稻也存在下述有利于对其进行保护的生态学特征。首先,由于它在云南省主要分布在澜沧江、怒江、南汀河等的河谷两岸,而在海南省主要分布于中部五指山、坝王岭等腹地山区,这些都是云南和海南两省进行自然保护的重点地区。因此,对疣粒野生稻的保护可以和当地对主要河流流域与热带森林的保护较好地结合起来,通过保护其生境的方法来达到最终目的。其次,疣粒野生稻具有在中度干扰下生长旺盛的特点,其生存要

求群落内存在斑块状的干扰性生境。在云南省景洪市戛洒和耿马县勐定等地,均发现疣粒野生稻生长于铁刀木林和橡胶林等人工林下,戛洒橡胶林下的居群甚至是调查中发现的个体密度最大的居群(表 2),研究表明其遗传多样性也未有明显降低^[29]。显然这为对疣粒野生稻进行原位保护,并且不妨碍当地居民的经济开发提供了范例。根据我们的调查数据,种植和利用人工林时不进行火烧炼山,不进行放牧等强烈破坏,反而为疣粒野生稻创造出适宜生境,一举两得。在进行原位保护,又要考虑当地经济发展时,可以充分利用疣粒野生稻的这一生态学特点。最后,居群遗传结构的研究表明,疣粒野生稻具有居群间的遗传分化比较大,而居群内遗传变异极小的特点^[22,23],前者要求保护尽可能多的居群,在一定程度上增加了原位保护的难度;后者则表明每一居群只需取较少个体进行保护,这有利于通过建立野生稻圃、建立种子资源冷藏库和总 DNA 库等措施对其进行易位保护。尤其对于云南元江(M30)、盈江平原(M23)、海南通什(M2)和海南三亚(M4)这些个体数量较少,已经无法进行原位保护的居群,亟待利用易位保护手段对目前尚存的个体进行抢救。

致谢:野外调查得到海南省农业厅、海南省科技厅、三亚市农业局、云南省农业科学院品种资源研究所、云南省临沧地区农技推广中心、云南省德宏州农业局、云南省西双版纳州农业局等数十个农业主管部门,各调查地点基层农技站和众多农业工作者的大力协助,在此表示衷心感谢。

参考文献:

- [1] Pinstrup-Anderson P, Pandya-Lorch R, Rosegrant M W. World Food Prospects: Critical Issues for the Early Twenty-first Century. Washington D C: International Food Policy Research Institute, 1999.
- [2] Royal Society of London, U. S. National Academy of Sciences, Brazilian Academy of Sciences, Chinese Academy of Sciences, Indian National Science Academy, Mexican Academy of Sciences, Third World Academy of Sciences. Transgenic Plants and World Agriculture. Washington D C: National Academy Press, 2000.
- [3] Vaughan D A. The Wild Relatives of Rice. Manila: IRRI, 1994.
- [4] Yuan L-P. Advantages of and constraints to the use of hybrid rice varieties. International Workshop on Apomixis in Rice. Changsha: Hunan Hybrid Rice Research Center, 1993.
- [5] Song W-Y, Wang G-L, Chen L-L, Kim H S, Pi L-Y, Gardner J, Wang B, Hoisten T, Zhai W-X, Zhu L-H, Fauquet C, Ronald P C. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene *Xa21*. *Science*,

- 1995, **270**:1804 – 1806.
- [6] Wang G-L, Song W-Y, Ruan D-L, Sideris S, Ronald P C. The cloned gene *Xa21*, confers resistance to multiple *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolates in transgenic plants. *Mol Plant-Micro Inter*, 1996, **9**:850 – 855.
- [7] Zhai W-X, Li W, Tian Y, Pan S, Zhao X, Zhao B, Zhang Q, Zhu L. Introduction of a blight resistance gene, *Xa21*, into five Chinese rice varieties through an *Agrobacterium* mediated system. *Sci China (Ser C)*, 2000, **43**:361 – 368.
- [8] McNeely J A, Miller K R, Reid W V, Mittermeier R A, Werner T B. Conserving the World's Biological Diversity. Washington D C: IUCN, 1990.
- [9] Aggarwal R K, Brar D S, Khush G S. Two new genomes in the *Oryza* complex identified on the basis of molecular divergence analysis using total genomic DNA hybridization. *Mol Gen Genet*, 1997, **254**:1 – 12.
- [10] Department of Agronomy, Guangdong Agriculture and Forest College(广东农林学院农学系). Species and distribution of wild rice in China. *Acta Genet Sin (遗传学报)*, 1975, **2**:31 – 36. (in Chinese)
- [11] National Exploring Group of Wild Rices(全国野生稻资源考察协作组). Investigation of resource of wild rice in China. *Acta Agric Sin (中国农业科学)*, 1984, **6**:3 – 10. (in Chinese with English abstract)
- [12] Ge S, Sang T, Lu B R, Hong D Y. Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, **96**:14400 – 14405.
- [13] Fu L-G(傅立国). Red Book of Plant in China. Beijing: Science Press, 1992. 314. (in Chinese)
- [14] Hong D-Y(洪德元). Saving the wild rice germplasm. *Bull Chin Acad Sci (中国科学院院刊)*, 1995, **10**:325 – 326. (in Chinese)
- [15] Gao L-Z(高立志), Zhang S-Z(张寿州), Zhou Y(周毅), 葛颂(Ge S), Hong D-Y(洪德元). A survey of the current status of wild rice in China. *Chin Biodiv(生物多样性)*, 1996, **4**:160 – 166. (in Chinese with English abstract)
- [16] Pielou E C. Mathematical Ecology. New York: Wiley-Interscience, 1985. 113 – 134.
- [17] Xie Z-W(谢中稳), Ge S(葛颂), Hong D-Y(洪德元). Preparation of DNA from silica gel dried mini-amount of leaves of *Oryza rufipogon* for RAPD study and total DNA bank construction. *Acta Bot Sin (植物学报)*, 1999, **41**:807 – 812.
- [18] Qian W(钱韦), Ge S(葛颂), Hong D-Y(洪德元). Assessment of genetic variation of *Oryza granulata* detected by RAPDs and ISSRs. *Acta Bot Sin (植物学报)*, 2000, **42**:741 – 750. (in Chinese with English abstract)
- [19] Tateoka T. Taxonomics studies of *Oryza* II. Several species complexes. *Bot Mag*, 1962, **75**:455 – 461.
- [20] Gong Y P, Borromeo T, Lu B R. A biosystematic study of the *Oryza meyeriana* complex (Poaceae). *Plant Syst Evol*, 2000, **224**:139 – 151.
- [21] Li Z-L(李植良). Finding of *Oryza granulata* in Mengna county, Yunnan Province. *Crop Genet Res (作物品种资源)*, 1995, **2**:22 – 25. (in Chinese)
- [22] Gao L-Z, Ge S, Hong D-Y. Low levels of genetic diversity within populations and high differentiation among populations of a wild rice, *Oryza granulata* Nees et Arn. ex Watt., from China. *Int J Plant Sci*, 2000, **161**:691 – 697.
- [23] Qian W, Ge S, Hong D-Y. Genetic variation within and among populations of a wild rice *Oryza granulata* from China detected by RAPD and ISSR markers. *Theor Appl Genet*, 2001, **102**:440 – 449.
- [24] Hanski I, Gilpin M. Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution. London: Academic Press, 1996.
- [25] Hanski I. Metapopulation dynamics. *Nature*, 1998, **369**:41 – 49.
- [26] Harrison S, Hastings A. Genetic and evolution consequences of metapopulation structure. *Trends Ecol Evol*, 1996, **11**:180 – 183.
- [27] Hedrick P W. Genetics of metapopulations: aspects of a comprehensive perspective. McCullough D R. Metapopulation and Wildlife Conservation. Island: Island Press, 1996. 29 – 51.
- [28] Giles B G, Goudet J. Genetic differentiation in *Silene dioica* metapopulations: estimation of spatio-temporal effects in a successional plant species. *Amer Nat*, 1997, **149**:507 – 520.
- [29] Qian W(钱韦). A study on population genetic structure of a wild rice *Oryza granulata* and mechanisms of its formation and maintenance. PhD diss. Beijing: Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, 2000. 42 – 52. (in Chinese with English abstract)
- [30] Yunnan Exploring Group of Rice Resources(云南稻种资源考察组). Reports on Rice Resources in Yunnan Province. Kunming: Yunnan Provincial Academy of Agricultural Sciences, 1988. (in Chinese)
- [31] Lu B-R(卢宝荣). Diversity of rice genetic resources and its utilization and conservation. *Chin Biodiv(生物多样性)*, 1998, **6**:63 – 72. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑:梁 燕)