

作物及其种质资源与人文环境的协同演变学说

刘旭¹, 李立会¹, 黎裕¹, 谭光万², 周美亮¹

(¹ 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; ² 中国农业科学院农业经济与发展研究所, 北京 100081)

摘要: 作物及其种质资源与人文环境的协同演变学说是关于作物及其种质资源与人文环境相互影响、相互作用和相互发展的理论。一方面, 在一个特定环境中种植不同的作物或不同类型的作物会导致形成相应的饮食习惯与人文环境; 另一方面, 饮食习惯与人文环境又会对作物及其种质资源产生深刻影响, 甚至可以引领其演变。其遗传基础是作物在传播和改良过程中发生自然杂交或突变后, 在人文环境的人工选择作用下被定向固定, 重组或突变基因频率在群体中不断累积提高, 最终形成适应特定人文环境的新型作物及其种质资源。现代作物育种在一定程度上也受作物及其种质资源与人文环境的协同演变学说的指导, 并且极大加速了作物及其种质资源的演变进程。本文以中国传统饮食文化习用体系为例, 从糯性种质、蒸煮制度、蔬果丰富和物尽其用四个方面考察了作物及其种质资源与人文环境协同演变的关系。建议在作物种质资源保护和利用中要重视农民权利与作物传统生境保护, 遵循“有差异, 就选择; 能遗传, 可定向”的基本原则, 强化地方品种与近缘野生种的高效利用, 开展基因组学研究, 正向推动作物改良与种质资源演变。

关键词: 作物种质资源; 人文环境; 协同演变; 饮食习用

Synergistic Evolution Theory of Crop Germplasm Resources and Cultural Environments

LIU Xu¹, LI Li-hui¹, LI Yu¹, TAN Guang-wan², ZHOU Mei-liang¹

(¹ *Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081*; ² *Institute of Agricultural Economics and Development, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081*)

Abstract: Synergistic evolution theory of crop germplasm resources and cultural environments is about the interference, interaction, and interpromotion between each other. On one hand, culturing different crops in a specific environment will lead to the formation of corresponding dietary traditions and cultural environments, on the other hand, dietary traditions and cultural environments will in turn have a profound influence on the formation of crop germplasm resources and might even lead their evolution. The genetic basis of this theory is that after the natural hybridization or mutations of the crops occurred during the processes of their dissemination and improvements, they are targeted and fixed under the artificial selection of the specific cultural environments, the frequency of the recombinant or mutant genes continues to accumulate and increase in the population, and finally form new crop and their germplasm resources adapted to the specific cultural environments. Modern crop breeding is also guided by this theory to a certain degree, which greatly promoted the evolution processes of crops and their germplasm resources. Taking the Customary System of Chinese traditional dietary culture as an example, this paper investigated the impact of dietary tradition on the evolution of crop germplasm resources from four aspects: waxy germplasm, steaming preference, rich varieties of vegetables and fruits, and use of whole-plant material. In view of the protection and utilization of crop germplasm resources in the future, suggestions were proposed, including paying attention to farmers' rights and original habitats of crops, and following the basic law

收稿日期: 2021-12-02 网络出版日期: 2021-12-13

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20211202001>

第一作者研究方向为作物种质资源, E-mail: liuxu01@caas.cn

通信作者: 刘旭, 院士

基金项目: 农业财政专项: 第三次全国农作物种质资源普查与收集行动(19200354)

Foundation project: The Third National General Survey and Collection of Crop Germplasm Resources (19200354)

of “if there were character differences and genetic mutations, then select” to accelerating the landrace, crop wild relatives preservation and utilization, genomics research, and crop improvement as well as their positive evolution.

Key words: crop germplasm; cultural environments; synergistic evolution; dietary tradition

作物种质资源随自然环境和人文环境而演变的现象称为作物种质资源的协同演变。作物种质资源协同演变实质上是作物在驯化、传播和改良过程中受到自然选择和人工选择的双重压力,导致形成类型丰富、特色各异的种质资源。Ehrlich 等^[1]于1964年提出物种共进化理论(co-evolution),主要用来描述物种之间通过源于相互作用的自然选择发生遗传变化的现象。一个典型例子是榕属植物和榕小蜂在长期的共进化中形成了稳定的专性互惠共生关系。一种榕树一般只对应一种特异的传粉榕小蜂,其果实大小与对应榕小蜂的体型能够精确匹配,雌花期榕果释放的挥发性物质也与榕小蜂的嗅觉识别机制一一对应,这是榕树群体分化的重要原因之一^[2]。人工选择关乎物种内基因和性状丰度与广度。例如小麦经过数千年的栽培和选择,形成了强筋、中筋、弱筋等种类繁多的类型,以满足制作不同食品的需要。自然选择和人工选择并不是完全独立的。栽培燕麦和栽培黑麦都曾是小麦田里的杂草,在与小麦竞争的过程中,燕麦芒刺逐渐消失,黑麦从多年生变成了一年生,燕麦和黑麦最终都成为了栽培作物^[3-4]。从遗传和分子角度看,作物在特定的自然环境中发生了基因突变,而这种突变有利于作物的生存,或适应于当地的人文环境,受到人群的喜爱或偏好,进而通过自然选择和(或)人工选择,使作物某个性状或基因由低频率突发事件,演变为高频率普遍现象。

民以食为天,农业生产的首要目的就是满足人类对于食物的需求。作物在从野生种到栽培种的驯化早期,选择重点聚焦在落粒性、休眠性、株型等几个关键性状上,以提高产量为主要目标。当人类生产生活资料有了更多富余之后,对作物种质资源的追求从“吃饱”向“吃好”转变,开始以特殊口感口味偏好为目的进行性状选择。“北人食面,南人食米”,“南人嗜咸,北人嗜甘”等俗语充分体现了我国不同地区民众有不同饮食习惯,并持续影响着作物种质资源的演变。

作物不仅为“食”提供保障,人类生活中的“衣”(纤维)、“住”(建材)、“行”(燃料)等方面也都离不开作物。充分利用作物的茎秆叶等不能食用的部分,实现物尽其用,是我国人民的传统智慧。

仅秸秆就被用于制作席、帚、垫、篓、鞋、篱等多种用具。用途越广泛的作物,被选育分化出的品种就越丰富,而品种越丰富,可供人类选择栽培的空间也变得越大。因此,人类对作物多样化的利用方式促进了作物种质资源多样性的形成。

中华文明以农耕文明为主体,中国是世界农耕文明发展进程中唯一没有中断的国家,延绵数千年的文明史也是一部农业史,既出现了水稻、谷子(又称为粟)、玉米、高粱等起源于世界不同地区的谷物在中国均形成糯性种质的“趋同选择”,又出现了小麦传入中国(特别是东部)后适应了蒸煮方式烹制馒头、面条,而在其他地区适合烘烤制做面包和饅头的“趋异选择”。中国传统饮食习用体系以植物性原料为主;中国传统饮食习用体系中糯性是核心,蒸煮是主体,口味是特色,物尽其用是扩展。从中国传统饮食习用体系入手来考察作物种质资源的演化,可揭示饮食习用等人文环境与作物种质资源形成之间的协同进化规律。

1 喜食喜用糯性食材促进了粮食作物糯性基因的定向积累

自古以来,中国人民就习惯用糯性食材制作糕点、酿造粮食酒。糯性食物所特有的黏性含有团结一致的意义,分享糯性食物有助于加强和维系家庭、社会的凝聚力,因此糯性食材被广泛用于祭祀和重大节庆,被赋予了象征性与神性^[5-6]。在起源于中国的粮食作物中,黍稷、水稻的糯性品种早在商周时期就有所记载。此外,我国野生稻中也发现了糯性种质,可见,稻的糯性资源在物种形成的过程中就已存在。但是,糯性种质在中华文明的幼年时期似乎是珍稀且罕见的资源。一方面,文献描述糯米主要用于酿酒、祭祀而非日常主食(如商代卜辞中的“鬯”,《诗经》中的“黍”和“稌”);另一方面,在目前已发掘的考古遗址中出土的糯稻相比籼稻、粳稻更少而晚(最早的已鉴定糯稻在西汉马王堆汉墓^[7])。还有研究表明,糯性基因自然突变的频率相较于其他基因也较低一些^[8]。因此,糯性种质资源的出现,可能最初只是群体内的小概率事件。然而,中国传统人文环境中对食材糯性的偏爱,促进了古人对粮食作物糯性突变的发现和定向积累,经过

长期的自然选择和人工选择,极大地扩展了糯性种质资源的规模。

1.1 糯性种质资源在我国的发展和传播

晋代(约公元六世纪)《字林》中首次出现了“糯,黏稻也”的记载,是现代“糯”的语源。稍后成书的《齐民要术》中已记载了多达 11 个糯稻品种。西南地区的侗族等少数民族逐渐将糯米作为主食并发展出了独具特色的以糯性为核心的节俗文化。中国各族人民不仅将本土起源的谷子、黍稷、水稻的糯性品种逐步培育出来,这些作物糯性品种的进化,又强化了中国传统饮食习用体系中糯性的核心地位。域外作物在我国的传播过程中也体现了这一点。以玉米为例,玉米起源于墨西哥,在明代传入中国。玉米在传入中国之前并没有糯性品种。引入中国后,中国饮食习俗对玉米糯性的需求促使人们有意识地去发现和定向积累玉米的糯性突变。据考证,在 1760 年以前糯玉米已经在中国形成^[9],中国成为了糯玉米起源中心。类似的是,高粱、大麦在其各自原产地都未见糯性种质的报导,而传播至我国后却形成了丰富的糯性种质资源^[10]。有多种证据表明,中国是禾谷类作物糯性基因的起源中心^[11]。截止 2019 年,中国国家作物种质库保存有谷子糯性资源 2748 份,黍稷糯性资源 4035 份,高粱糯性资源 792 份,水稻糯性资源 9928 份,玉米糯性品种 1020 份,糯性禾谷类作物种质资源保存数量居世界前列。

1.2 糯性种质的意义、用途及多样性

糯性粮食受到我国人民的青睐并非偶然。如果籽粒中直链淀粉含量极低,几乎完全为支链淀粉,这种特殊的淀粉性状就会赋予禾谷类作物食材的黏性,继而赋予众多社会学和宗教学意义^[5-6]。糯性食材制作的食物具有不易回生、耐饥饿、香滑味甘、不依赖配菜等突出优点,且便于携带和保存,是农民田间劳作时理想、经济的食物选择^[12]。对糯性食物的偏好已经深深地根植于中华民族的传统饮食习惯中直至现代。此外,糯性种质在供食用之外还发挥着多种功能,如糯稻、糯小米、糯高粱等自古以来就是优质的酿酒原料^[6],糯米灰浆是我国传统的生物黏合剂^[13],糯稻根具有药用价值^[14]。自然界本无天然的糯性小麦资源,而在 20 世纪末,日本^[15]和中国^[16]科学家相继成功育成了糯性小麦(仍是属于东亚文化圈),可见对糯性食物的偏好至今仍在作物的演变中发挥作用。

在古代,农民只能通过糯性口感来粗略判断糯性,而到了现代,对谷物食品的糯性一般依据其直链

淀粉含量高低来进行鉴定。淀粉与碘形成复合物,并具有特殊颜色反应,支链淀粉遇碘呈红色,直链淀粉遇碘呈深蓝色。结合分光光度法,即可测得直链与支链淀粉的比例。我国国家标准规定,糯玉米杂交种籽粒中的直链淀粉含量不得超过 5%^[17]。但是,一些研究也表明,淀粉不仅只有直链与支链之分,还存在一些中间类型的淀粉,而一些支链淀粉的超长支链也会表现出直链淀粉的性质^[18]。此外,目前国内的糯稻一般也仅按照糯性和粳性分为粳糯、偏粳糯、粳糯、偏糯糯等,而各个糯稻品种之间的直链淀粉含量差异却并不显著^[19]。因此,人类对于糯性的认识还有待进一步加深。未来淀粉学等学科的最新发现将有助于更加深入地理解支链淀粉含量与糯性强度之间的对应关系,进而形成糯性种质资源相关分类分级标准,以指导糯性谷物的选育和鉴定。

1.3 作物糯性形成的遗传学基础

虽然适当的烹饪方法(尤其是蒸法)也能够一定程度上提高食物的糯性,但是从遗传学角度来看,谷物中 *Waxy* (*wx*) 基因突变提高支链淀粉含量进而形成糯性种质更为关键^[10]。在糯稻中,*wx* 基因的一个单碱基突变就可导致颗粒结合型淀粉合成酶 I (GBSSI) 表达水平降低,进而导致直链淀粉含量降低^[20],且糯稻几乎全部为粳稻而非籼稻,也与 *wx* 基因鲜少渗入籼稻群体有关^[21-22]。糯高粱的糯性来源于 *wx* 基因上一个 SNP 位点的非同义突变引发的谷氨酸/组氨酸 (Glu/His) 替换^[23];糯大麦的起源推测为一次基因缺失事件,这些事件可能是在传入东亚后才发生的^[24]。玉米淀粉代谢中的关键基因不仅只有 *wx*,还包括 *ae1*、*bt2*、*su1* 等,但是通过选择分析发现,*wx* 是玉米糯性遗传改良过程中唯一的靶基因,*wx* 的 1 个隐形突变就使得 GBSSI 失活,继而导致胚乳中直链淀粉的合成受阻,表现出糯性,在较短时间内实现了玉米糯性种质资源的从无到有^[18]。谷子起源于我国,继而传播到世界各地,在向西传播到中亚、西亚、北非的过程中,基本未产生糯性种质,而通过对 *wx* 基因的追踪,发现在朝鲜、日本、缅甸等地区,谷子至少经历了 3 次重要的突变,糯性谷子被持续选择保留,体现了在中国文化影响下东亚、东南亚地区对糯性口感的喜爱^[25-26]。薏苡是东亚和东南亚常见的粮食作物,目前大部分薏苡栽培种胚乳为糯性,但其野生祖先种的胚乳却不具糯性。研究发现,日本和韩国薏苡栽培种中 *wx* 基因普遍存在 1 个 275 bp 的缺失,赋予了栽培种的糯性特质^[27]。此外,在籽粒苋中同样发现了因 *wx*

基因突变形成的糯性种质并被保存至今^[28]。六倍体小麦中已鉴定出 *Wx-A1*、*Wx-B1*、*Wx-D1* 等 3 个 *wx* 基因位点与糯性形成有关,且均为隐性遗传。只有 3 个位点全为隐性时,六倍体小麦才能表现出全糯性,这个概率非常低以至于至今仍未发现全糯性的天然突变体,所以才必须借助人工杂交技术以育成全糯性小麦^[15]。直链和支链淀粉占据了淀粉颗粒干重的 98% 以上,但是不同作物乃至同一作物不同组织间直链和支链淀粉的比例都不尽相同,这个比例在很大程度上决定了植物籽粒的加工用途与品质性状^[28-29]。随着 *wx* 基因在谷物以及荞麦^[29]、豌豆^[30]等更多作物中的克隆与鉴定,其作用机理逐渐明晰,为日后定向培育高或低支链淀粉含量(糯或非糯)的作物品种奠定了基础。

1.4 人文环境对糯性种质资源形成的影响

除野生稻外,其他谷物的糯性野生种都鲜有报导,但如今各类糯性食物却在东亚、东南亚地区的饮食体系中占据重要的地位。研究表明,糯性种质资源的表型和基因多样性非常丰富,但是却又仅局限于深受中国传统文化影响的东亚、东南亚地区,而处在类似纬度和气候,同样以水稻为主食,文化传统与中国差异较大的印度人却并不偏爱糯稻^[6]。与此类似的,玉米 16 世纪传入中国,18 世纪就形成了糯性玉米地方品种,而欧美国家却更偏爱甜玉米,尤其是美国位居世界上最大的甜玉米生产国和消费国;另一个有趣的事实是,美国的农业生产中虽然不时有玉米糯性突变的报导,却一直未能找到糯性玉米地方品种^[8]。因此,糯性突变虽然是在整个世界的谷物栽培中都能自发出现的小概率事件,还需要基于对糯性偏爱的人文环境进行长期地选择、固定和发扬,最终方能在自然选择和人工选择的双重作用下,形成特色各异的糯性资源。

2 以蒸煮为主的烹饪方式,促使作物进化契合蒸煮食味品质

在文明的早期,蒸煮制和烘烤制是两种主要的食物烹饪加工方法。生活在我国的先民因为较早发展出灿烂的陶器文化,开启了延绵至今的以蒸煮制为主体的烹饪方式。陶器的发明和蒸煮制的确立对人类文明的形成和早期发展具有重大的意义^[31]。首先,蒸煮制确立了禾本科谷物作为人类主食的重要地位。烤制技术虽然先于蒸煮技术被先民掌握,而谷物虽然营养丰富,产量较高,容易贮存,但是籽粒却很小,烤制极不方便。利用陶器蒸煮可以一次

性地加工出大量的粥或干饭以供食用。此外,煮食使得谷物中的淀粉能溶解于水,保存了营养,提高了消化吸收效率,对于先民的体质改善大有好处。有了蒸煮制,谷物就自然地成为了人类的主食^[32]。此外,蒸煮还有改良口感、去涩、去毒的作用,使得橡子等本来不堪食用的植物也能被人类利用,大大地拓展了人类的食谱^[33]。

2.1 小麦在我国的引入、传播以及对于蒸煮制的适应

小麦是世界上最主要的作物之一,原产于西亚新月沃地。小麦被引种传播到不同地域后,深受人类饮食习用方法的影响。中亚地区的先民将小麦面粉用于烤制面饼进而形成了“馕”,更便于游牧民族储藏和携带。古埃及人在利用小麦面粉烤制面饼中,偶然发现了通过发酵来烘烤面包的方法,从而发明了发酵面包。随后,古希腊人和古罗马人对面包的烘烤制作技术进行了改进,面包逐渐在欧洲国家流行起来,并成为主食。与之相应的,小麦在欧洲的演化结果是欧洲的小麦品种更适合制作面包。

小麦在中国的引入、传播和改良更加充分地体现出了对蒸煮制的适应。小麦大约于 5000 年前传入中国^[34],但在相当长时间里,小麦也和谷子、水稻等一样蒸煮后粒食,称为“麦饭”,因口感粗糙,长期被认为是穷人的食物而不受青睐。在我国早期的小麦选择中,呈现出与现代育种截然相反的选择小粒小麦的倾向性,这与适应蒸煮习惯有关。到了西汉末年,随着粮食加工工具的进步,尤其是石转磨的发明^[32],可以将小麦精细化加工成面粉,小麦制作成面食的品质优势体现出来,小麦食品的接受度逐渐提高。精益求精的中国人民还发现不同硬度的小麦磨粉品质差异很大,硬质品种更适于制作中式面条和馒头,而软质品种更适于制作糕点。于是,不同硬度的小麦地方品种也被进一步选择分化出来。在蒸煮体系下,小麦适合面食的突变被逐步发现和定向积累,加速了中国南北方主食“粒食”和“面食”的分化。“面食”的推广,又加速了小麦种质资源的演变,使得小麦逐步成为中国主要的粮食作物。

2.2 我国小麦种质资源适应蒸煮制的遗传学基础

从现代遗传学的角度看小麦在我国的演变,可以发现它们与自己的中亚祖先已有了极大程度的分化。最近的研究表明,我国先民进行的小麦小粒选择(以适应蒸煮制)和早熟选择(以适应一年两熟)等,使得小麦这一外来物种得以适应中国的饮食与

耕作制度。研究发现,我国小麦地方品种在染色体 3B 和 7A 上呈现出独特的单倍型,成为其形成的重要遗传学基础^[35]。小麦籽粒的硬度是主基因 + 多基因控制的复杂性状,与小麦磨粉品质与最终用途密切相关。*Puroindoine a* (*Pina*) 和 *Puroindoline b* (*Pinb*) 是两个控制硬度的主效基因,其中一个或同时发生变异都将提升籽粒的硬度。中式面条和馒头都对籽粒硬度要求较高,通过对我国小麦种质资源中这两个基因的等位变异进行分析,发现了多达 15 种的突变类型,且中国地方品种中的 *Pina* 变异相比于现代品种来说更加丰富^[36]。此外,一个等位变异 *Pinb-D1p* 几乎只在中国小麦地方品种中发现,其对小麦籽粒硬度的贡献低于 *Pina-D1b* 等变异,该等位变异在较长时间内广泛分布于以甘肃省为主的小麦地方品种中,而在过去几十年育成的小麦品种中频率却逐渐下降,而另一个变异 *Pinb-D1b* 的频率却显著提升^[37],另有研究表明,我国北方小麦品种自 21 世纪以来的硬度指数明显高于之前育成的品种,这都反映出中国小麦品种的硬度选择的持续变化^[38]。有趣的是,另一个小麦品质性状位点 *Glu-1* (高分子量麦谷蛋白亚基, HMW-GS) 在东西方小麦育种中的地位截然不同。该位点与小麦的烘烤品质密切相关,特定的亚基组合能赋予面团很好的弹性和韧性,经烘烤后蓬松、有嚼劲且仍能保持形状,因此在重视面包用途的欧美小麦育种工作中, *Glu-1* (中的优质亚基) 受到了强烈的选择,适合制作面包 (适应烘烤) 的品种得以大量出现,而与之相对的, 21 世纪以前我国的小麦育种中却几乎未对 *Glu-1* 进行任何直接选择,各种等位基因的频率向均衡发展,这与我国更重视小麦的面食用途,面包加工业相对弱势且缺乏面包专用小麦品种的历史事实相符合^[39-42]。

2.3 人文环境对我国小麦种质资源形成的影响

有学者认为小麦是中国古代引进最为成功的一种作物,“麦子在改变中国人食物结构的同时,也在接受中国人对麦子的改变。以适应中原的风土人情:如冬小麦取代春小麦,粒食改面食等,结果是我们虽然接受了麦子但没有选择面包”^[43]。受烹饪习惯的影响,经过数千年的演变,中国小麦地方品种性状特征已更适应蒸煮而非烤制。这充分体现了人类饮食习用与作物种质资源进化间的双向互动作用。中国饮食以蒸煮为主的加工方式,也决定了我们接受并不断改造小麦,发展和丰富了面食,但没有像以烘烤为主的地区一样选择面包。

3 喜食蔬果且偏好多样化促进了特色作物种质资源的形成

浙江余姚河姆渡遗址和西半坡遗址出土的植物种子表明,在距今 6000~7000 年新石器时代,中国已经开始栽培葫芦、白菜或芥菜^[44]。先秦时期,蔬菜既指人工栽培蔬菜也包括采集而来的野菜,此时期的果品有枣、栗、橘等多种,但是这些果树大多是野生的。据考证,《诗经》中记载的栽培蔬菜有 8 种,野生蔬菜 37 种。周代不仅人民广泛采集和栽培利用蔬菜,官方还设置了掌管蔬菜采集的官职。据《周礼》记载,“场人,掌国之场圃,而树之果蓏珍异之物,以时敛而藏之。凡祭祀、宾客,共其果蓏。享,亦如之。”“场人”负责经营王室场圃,种植蔬菜果树等,按时收获,妥善保存,供给王室贵族饮食和祭祀。此外,还有“甸师”需要采集野生果蔬供祭祀用,“泽虞”负责提供水生类野菜以供王室烹饪。随着对蔬菜需求的增长以及对口味丰富的喜爱,人们不断发现、培育了新的蔬菜品种,推进蔬菜专业化生产。春秋时期,私人经营的蔬菜种植业开始兴起,以蔬菜瓜果为主的园圃业开始从农业中逐渐分离出来。战国秦汉园圃业快速发展,已有“五菜”之称。蔬菜生产的专业化,更加促进了人们对各类蔬菜品种的引种和培育,极大地丰富了我国作物种类。据统计,汉代栽培蔬菜有 20 多种,魏晋时期达 35 种,清代增至 176 种^[31]。具有中国特色的腌制菜,也促进了对多种蔬菜品种的选育和改良利用。《周礼》中已记载了祭祀用的七种腌菜“七菹”,《礼记》记载了利用芥菜作酱。起源于中国的芥菜,尤其适合制作腌菜,经人工选培育形成了 20 多个变种,在中国各地广泛栽培,并经过杂交渐渗,沿茶马古道和丝绸之路传播至印度、巴基斯坦和中东中亚各国^[45]。

3.1 多样化需求偏好促成蔬果特色种质资源

我国人民在蔬果形态、口味、口感等方面的多样化的需求偏好促进了多种蔬果特色种质资源的演化与形成。从形态多样化来看,白菜类蔬菜在史前时期即被中国先民食用,古称“菘”^[32],中国最早形成的白菜种类可能是白菜或芥菜,在距今 6000 多年的陕西半坡遗址的陶罐中就有种子遗存,经过劳动人民长期的选择,形成了以采收叶球、花薹、膨大根茎等不同目的形态各异的亚种或变种,在食用、制酱调味、腌制咸菜、榨油等不同方面各有优势,中国是白菜、大白菜、油菜、芥菜、芜菁等种类繁多的白菜类蔬菜的起源地,仅大白菜就有散叶型、花叶型、结球型、

半结球型等多种形态^[45-46]。从口味多样性来看,早在《礼记》中已载“五味”,郑玄注为“酸、苦、辛、咸、甘”,《黄帝内经》中将五菜与五味相应“葵甘、韭酸、藿咸、薤苦、葱辛”。可见,蔬菜是多种滋味的来源,是重要的调味佐餐品,尤其是近代辣椒的引进与品种培育更加凸显中国饮食体系重口味的偏好对作物演化的作用。辣椒传入之初主要用作观赏,后以温味和脾、化毒解瘴的功效而成为蔬菜。辣椒传入中国不过400余年,但因其“辣”的口味契合中国饮食重口味偏好,迅速传遍中国,改变了中国传统“五味”有辛无辣的口味构成。辣椒在传入中国后,其品种也有不断被人们改良,在中国进化形成了多个变种,适合甜辣、辛辣、香辣等不同口味,能够满足微辣、中辣、重辣等不同辣度的需求,云南地区气候潮湿,加之少数民族习惯将蔬菜用清水煮熟后搭配辣椒等调制的蘸水食用,因此,云南成为我国辣椒资源最丰富的省份之一,还出产了涮辣这种我国最辣的辣椒品种^[47-48]。从口感多样性来看,桃原产于我国西南地区,适应性极强,在古代即已流行于我国不同地区,自古就有“桃李满天下”的说法,然而我国沿海低海拔地区的桃地方品种口感较为绵软,而内陆高海拔地区的地方品种口感更硬而脆,这不仅与古代内陆地区交通不便,硬桃更耐储存的环境因素有关,也体现了我国不同地区人民的口感偏好^[49]。

3.2 蔬果特色种质资源形成的遗传学基础

人类基于多样化的需求偏好对蔬果特色性状的长期选择,最终导致了基因层面的多样性分化,并在近年来通过生物信息学研究得以验证。我国科学家通过对大白菜(*Brassica rapa* spp. *pekinensis*)、小白菜(*Brassica rapa* spp. *chinensis*)等16份不同白菜资源进行泛基因组分析,不仅鉴定出了非常丰富的与白菜种间分化相关的结构变异,提示结构变异在白菜不同形态驯化中起到重要作用,还发掘出*BrPIN3.3*等4个可能参与白菜叶球形成的重要候选基因^[50]。此外,我国完成了以自主选育的辣椒栽培品种遵辣一号及其野生祖先种(*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*)的全基因组测序工作,发现*AT3-D1*和*AT3-D2*这两个酰基转移酶基因与辣椒素合成密切相关,初步解释了不同辣椒辣味不同的分子机理^[51]。我国科学家通过14个不同肉质类型桃品种的研究发现,一个生长素通路的限速酶基因*PpYUC11*与果实中的生长素含量以及乙烯释放量密切相关,继而影响了桃果肉的硬度,可能是形成了桃不同类型的口感的关键所在^[52]。

3.3 人文环境对特色蔬果种质资源形成的影响

得益于我国丰富多样的地理气候类型以及不同地区迥异的人文环境,最终在自然和人工选择的双重作用下,不同的有利或偏爱性状被不断选择,最终形成了各具特色、种类丰富的蔬果种质资源。从世界范围来看,对蔬果种质资源的选择方向也是非常多样化的,一个典型的例子是起源于我国继而风靡于全世界的桃,在我国等东方国家的桃地方品种普遍为纯甜口味,而西方国家的桃地方品种却普遍为酸甜口味,通过基因组分析,在西方国家桃群体的第5号染色体上发现了一个特殊的基因位点与桃的固酸比密切相关,继而导致了桃酸甜口味的分化^[49]。与东方以粮食为主的酿酒体系不同,西方国家普遍使用葡萄等水果酿酒,久而久之也导致了一系列酿酒专用水果品种的产生,西方常见的酿酒用葡萄品种甜度高、风味足,但是籽大果肉少不适合鲜食,而东方偏爱的鲜食葡萄品种皮薄肉厚、口感出色但风味较淡薄不适合酿酒。现代遗传学研究表明,酿酒和鲜食葡萄可能有着共同的祖先,但是在大约两千五百年前就因为不同的人工选择而分化^[53],此外,通过基因组测序发现酿酒葡萄中存在异常丰富的萜类和单宁酸合成相关基因,为从分子水平解析葡萄酒多样化的香味和口感奠定了基础^[54]。

4 物尽其用的探索催生新型作物种质资源

在漫长的作物栽培与利用历史中,除食用外,人类将作物材料灵活运用为生活、生产用具,充分发掘作物茎秆叶等废弃物的价值,资源化利用,变废为宝,物尽其用,如用作编织原料、燃料、肥料、饲料等,从而影响了作物种质资源的演变,形成了功用各异的新种质资源。

4.1 物尽其用促使作物新特性新种质的发现

人类对作物各部分物尽其用的探索,发现作物的新特性新种质,经过长期的定向人工选择形成了新的种质资源,不仅极大拓展了作物的功用甚至颠覆其主要用途。这在我国突出表现在棉、麻(包括苧麻、大麻等多种植物)、桑等经济作物的演变上。如生活在广西的上甲族群的传统丧服为土黄色,最初是利用黄泥浆将白棉布染色;后来人们偶然发现了棉花的淡褐色纤维自然变异种质,织成丧服后无需染色,且不会褪色,因此便将其保留下来,称为“彩棉”,并世代种植至今^[55]。更为典型的是我国麻类作物由最初的粮食作物逐步演变成为纤维作

物。麻类曾是中国古代重要的粮食作物之一,《吕氏春秋·十二纪》记四时之食为“麦、菽、稷、麻、黍”,东汉郑玄注《周礼》中“五谷”,将麻列为五谷之首“麻、黍、稷、麦、豆”。不过,随着时代的发展,相较于食用价值,麻的纤维特性更多的被人类所倚重,在《尚书·禹贡》中已经将丝、枲(雄麻)并称,可见先秦时期已经利用麻制作衣物,在人类长期栽培过程中,更偏向其纤维好、出麻多等特性,并进行定向积累和选择,促进其向纤维作物发展,而作为粮食作物的高产适口等特性逐步被淡化,从而形成了更多的纤维用麻类作物种质资源。桑椹自古就是中华民族的美食,《诗经·鲁颂·泮水》有云:“翩彼飞鸢,集于泮林,食我桑黹,怀我好音”。然而,桑树在我国并没有向着适合食用的果桑方向演进,而是更多向采叶养蚕的叶桑演变,蚕丝是丝绸的最主要来源,丝绸在古代中国乃至世界的经济生活和文化历史中占有非常重要的地位,欧亚大陆间的长途商业贸易和文化交流线路也因此被称为“丝绸之路”。经过长期的选育,我国形成了鲁桑、湖桑等多个叶桑地方品种,其中湖桑具有生长旺盛、叶大多汁、高产优质、高适应性等突出优点,对于我国丝绸产业的发展贡献巨大。《齐民要术》记载湖桑“叶厚大而疏”但“少椹”,说明其经过强烈的人工选择,早在一千多年前就已成为了叶桑专用品种,这正是由于我国古代蚕桑业的发展对桑叶需求更大而影响了其品种演变的方向^[56-57]。

4.2 物尽其用促成特殊作物种质资源的遗传学基础

对彩棉的有色纤维基因遗传进行分析发现,棕色纤维由 6 个基因控制(Lc_1-Lc_6),绿色纤维由一对主效基因(Lg)控制,对这些基因的鉴定和深入理解有助于选择合适的亲本进行杂交,在维持纤维有色性状的同时改良品质^[58-59]。中国研究人员通过将栽培种苧麻(*Boehmeria nivea*)中饲苧 1 号与其野生祖先种青叶苧麻(*B. nivea* var. *tenacissima*)进行基因组组装和比较,发现了一个位于第 13 号染色体的大片段插入变异,该插入有利于苧麻中活性赤霉素积累,进而促进了纤维的延伸和株型的显著增高,显著提高了纤维产量^[60]。通过分析中国和日本的 134 个栽培桑树品种的重测序数据,发现湖桑与来自我国北方和西南的桑树品种都具有明显的分化距离,且遗传多样性显著降低,同时在 4 号染色体上发现一个 375 kb 的片段具有非常强烈的选择信号,与植株发育和病虫害防御等功能密切相关,说明湖桑品种是经过长时期强烈的人工选择而形成的一

个独特的品种支系,这与自宋代以来,蚕丝业生产区转移至杭嘉湖地区,选育出优质高产抗逆的湖桑品种的历史相吻合^[57]。

4.3 人文环境对特殊用途种质资源形成的影响

生物普遍存在着遗传和变异的特性,然而对于作物物尽其用的探索,更加体现了人文环境对于品种形成的重要性,通过不断保存对人类有利的变异,最终形成全新的种质资源为人类所用。高粱可谓是“物尽其用”造就多种不同类型种质资源的范例。高粱对土壤、水分、温度等条件的适应性很强,广泛种植于世界多个地区,也因不同的选择目的而形成了用途各异,性状丰富的高粱品种。与以粒食为主要用途的常见高粱品种相比,产自上海的糖用高粱品种“甘蔗芦稷”的茎秆部分含糖量高,口感爽脆,可鲜食或榨汁食用^[61],产自贵州仁怀的酿酒高粱品种红缨子支链淀粉含量更高(糯性好),种皮更厚,耐蒸煮,单宁含量较高,酿造性能突出^[62],产自黑龙江的帚用高粱品种龙帚 2 号分蘖能力强,穗型更散,分支长且柔韧以适应其制帚用途^[63]。饲用高粱种类也很丰富,苏丹草广泛栽培于全国,生长迅速,耐刈割,适口性好,青饲、青贮、制干草皆宜,是家畜的良好饲料^[64]。此外,甜高粱还能用于大量制备生物燃料乙醇,是新兴的能源作物,红高粱壳用水煮后形成天然的染料,各类高粱的秸秆还能用于编制篾子、凉席等。多样性的用途也造就了高粱极高的表型多样性和遗传多样性,形成了丰富多彩的种质资源。

5 作物及其种质资源与人文环境协同演变学说的理论与启示

作物及其种质资源与人文环境的协同演变是关于作物及其种质资源与人文环境相互促进、相互作用和相互发展的理论。不同人文环境会孕育相应的作物类型,不同的作物类型又会形成相应的饮食习用,进而影响人文环境。人文环境会对作物及其种质资源形成深刻的影响,甚至引领其演变。作物及其种质资源协同演变的本质是作物及其种质资源在自然环境中孕育出了呈现在作物某些性状上明显差异的小概率突变甚至自然杂交,在人文环境的作用下,不断被加以定向固定或重组,在整个群体中的基因频率逐渐提高,并成为大概率事件,产生基因型上的分化或重组,最终形成新的作物类型或种质资源。从实践意义上来看,不论是传统作物选种还是现代作物育种,人们在改造作物及其种质资源的过程中

都有意或无意的在遵循着“有差异,就选择;能遗传,可定向”的基本原则。作物及其种质资源的协同演变造就了种类丰富,特色各异的种质资源,是现代种质资源收集、保护和鉴定评价的理论基础。现代作物育种在一定程度上也受作物及其种质资源与人文环境的协同演变学说的指导,并且极大地加速了作物及其种质资源的演变进程。

该理论对未来的育种和种质资源工作有着多方面的启示作用。一是揭示了人文环境对作物种质资源形成的重要影响。在人类饮食习俗、生活习俗和民族文化的内在需求驱动下,人类不断的对作物进行驯化、传播和改良,推动了作物种质资源的协同演变,极大地丰富了作物的种质资源。小麦在传入中国后,如果未能经受住东亚地区自然环境选择和中国先民的人工选择,演变出小粒、早熟等特色性状,就不可能成为中国人民的主食之一,灿烂丰富的面食文化也就无从谈起。二是揭示了传统知识习俗和农民参与对种质资源保护的重要意义。从中国传统饮食习用与作物种质资源形成的相互作用可以看出,文化习俗和农耕传统促进了作物类型和作物种质资源的演变,而另一方面,农作物种质资源也是这些习俗和传统的重要载体,对文化和习俗的产生、发展和传递具有重大作用。保护传统文化和保护作物种质资源有着密不可分的关系。农民是作物种质资源的直接管理者,是地方品种的守护者,他们持续种植、保护着很多古老的地方品种,在种质资源保护和利用中应充分调动农民的积极性,发挥农民的主动作用。作物传统生境是作物在长期的演化过程中所形成的最适宜自然和人文环境,是保护作物种质资源最好的环境条件,应加大作物传统生境的保护力度,注重作物种质资源的就地保护。三是揭示了基因组学研究对于种质资源形成的重要作用。现代遗传学研究表明,作物种质资源的形成与演进与基因组层面的结构变异密切相关,部分重要性状的改良甚至是由单基因突变导致的(如 *wx* 基因与糯性)。因此,通过基因组学方法锁定关键基因,对于实现定向育种,加快育种改良进程意义重大。四是揭示了地方品种是品种选育的重要材料。地方品种是在漫长的自然和人工双重选择后保存下来的遗传资源,通常对当地特定的农艺-气候条件具有较强的适应性,相较于育成品种,遗传多样性也更为丰富(如中国小麦地方品种中的 *Pina* 突变类型)。因此,地方品种不仅可用于发掘优良基因,也是良好的育种亲本。

参考文献

- [1] Ehrlich P R, Raven P H. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 1964, 18: 586-608
- [2] Zhang X, Wang G, Zhang S, Chen S, Wang Y, Wen P, Ma X, Shi Y, Qi R, Yang Y, Liao Z, Lin J, Lin J, Xu X, Chen X, Xu X, Deng F, Zhao L, Lee Y L, Wang R, Chen X Y, Lin Y R, Zhang J, Tang H, Chen J, Ming R. Genomes of the Banyan tree and pollinator wasp provide insights into fig-wasp coevolution. *Cell*, 2020, 183: 875-889
- [3] McElroy J S. Vavilovian mimicry: Nikolai Vavilov and his little-known impact on weed science. *Weed Science*, 2014, 62: 207-216
- [4] Pasteur G. A classification review of mimicry systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, 13: 169-199
- [5] 杨筑慧. 糯的神性与象征性探迹: 以西南民族为例. *中央民族大学学报: 哲学社会科学版*, 2016(6): 97-104
Yang Z H. Sanctity and symbolism of sticky rice: Taking some ethnic groups in Southwest China as an example. *Journal of Minzu University of China: Philosophy and Social Sciences Edition*, 2016(6): 97-104
- [6] Fuller D Q, Rowlands M. Ingestion and food technologies: Maintaining differences over the long-term in West, South and East Asia//Wilkinson T. *Interweaving worlds-Systematic interactions in Eurasia, 7th to 1st millennia BC. Essays from a Conference in Memory of Professor Andrew Sherratt*, 2011: 37-60
- [7] 余斌霞. 长沙马王堆汉墓出土动植物标本研究综述. *长沙: 湖南省博物馆馆刊*, 2012: 78-85
Yu B X. An overview of researches on the faunal and floral samples unearthed from the Han Tombs at Mawangdui. *Changsha: Hunan Provincial Museum*, 2012: 78-85
- [8] Eriksson G. Waxy character. *Hereditas*, 1969, 63: 180-204
- [9] 曾孟潜. 我国糯质玉米的亲缘关系. *作物品种资源*, 1987(3): 8-10
Zheng M Q. Genetic relationship of waxy maize in China. *Crop Variety Resources*, 1987(3): 8-10
- [10] Fuller D, Castillo C. Diversification and cultural construction of a crop: The case of glutinous rice and waxy cereals in the food cultures of Eastern Asia. *Oxford University Press*, 2015: 1-18
- [11] 刘旭, 郑殿升, 董玉琛, 朱德蔚, 方嘉禾, 费砚良, 贾敬贤, 蒋尤泉, 杨庆文, 王述民, 黎裕, 曹永生. 中国农作物及其野生近缘植物多样性研究进展. *植物遗传资源学报*, 2008, 9(4): 411-416
Liu X, Zheng D S, Dong Y C, Zhu D W, Fang J H, Fei Y L, Jia J X, Jiang Y Q, Yang Q W, Wang S M, Li Y, Cao Y S. Diversity assessment of crops and their wild relatives in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2008, 9(4): 411-416
- [12] 王艳杰, 王艳丽, 焦爱霞, 才吉卓玛, 杨京彪, 阮仁超, 薛达元. 民族传统文化对农作物遗传多样性的影响——以贵州黎平县香禾糯资源为例. *自然资源学报*, 2015, 30(4): 617-628
Wang Y J, Wang Y L, Jiao A X, Cai J Z M, Yang J B, Ruan R C, Xue D Y. Influence of national traditional culture on crop genetic diversity-Take an example of Kam Sweet Rice in Liping County of Guizhou Province. *Journal of Natural Resources*, 2015, 30(4): 617-628

- [13] 杨富巍,张秉坚,潘昌初,曾余瑶. 以糯米灰浆为代表的传统灰浆——中国古代的重大发明之一. 中国科学: E 辑, 2009, 39(1): 1-7
Yang F W, Zhang B J, Pan C C, Zeng Y Y. Traditional mortar represented by glutinous rice Mortar-One of the major inventions in ancient China. Scientia Sinica: Technologica, 2009, 39(1): 1-7
- [14] 唐爱莲,刘笑甫,冯冬梅,唐桂兴,韦玉先. 糯稻根的化学成分及药理研究. 北方药学, 2006(2): 18-19
Tang A L, Liu X P, Feng D M, Tang G X, Wei Y X. Studies on chemical constituents and pharmacology in *Orzyza sativa* L. root. Journal of North Pharmacy, 2006(2): 18-19
- [15] Nakamura T, Yamamori M, Hirano H, Hidaka S, Nagamine T. Production of waxy (amylose-free) wheats. Molecular and General Genetics, 1995, 248: 253-259
- [16] 刘广田,李继刚,尤明山,梁荣奇. 糯性胚乳小麦的选育. 农业生物技术学报, 2000(1): 6
Liu G T, Li J G, You M S, Liang R Q. Breeding common wheat with waxy endosperm. Journal of Agricultural Biotechnology, 2000(1): 6
- [17] 谢玉珍,冯锡仲,宋长权,郭晓君,颜庭辉,刘恒立,李娇红. GB/T 22326-2008,糯玉米. 北京: 中国粮食局, 2008
Xie Y Z, Feng X Z, Song C Q, Guo X J, Yan T H, Liu H L, Li J H. GB/T 22326-2008, Waxy corn. Beijing: State Administration of Grain, 2008
- [18] 鲍坚东. 中国糯玉米起源与育种选择分子机制. 杭州: 浙江大学, 2011: 1-21
Bao J D. The origin and selective breeding of Chinese waxy maize. Hangzhou: Zhejiang University, 2011: 1-21
- [19] 杨博文,向珣朝,许顺菊,付航,吴家富. 不同糯稻品种的稻米品质特性和遗传差异. 分子植物育种, 2016(3): 712-717
Yang B W, Xiang X C, Xu S J, Fu H, Wu J F. Quality characteristics and genetic differences of different glutinous rice varieties. Molecular Plant Breeding, 2016(3): 712-717
- [20] Olsen K M, Purugganan M D. Molecular evidence on the origin and evolution of glutinous rice. Genetics, 2002, 162: 941-950
- [21] Yamanaka S, Nakamura I, Watanabe K N, Sato Y. Identification of SNPs in the *waxy* gene among glutinous rice cultivars and their evolutionary significance during the domestication process of rice. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108: 1200-1204
- [22] Mikami I, Uwatoko N, Ikeda Y, Yamaguchi J, Harano H Y, Suzuki Y, Sano Y. Allelic diversification at the *wx* locus in landraces of Asian rice. Theoretical and Applied Genetics, 2008, 116: 979-989
- [23] McIntyre C L, Drenth J, Gonzalez N, Henzell R G, Jorden D R. Molecular characterization of the *waxy* locus in sorghum. Genome, 2008, 51: 524-533
- [24] Ma J, Jiang Q, Wei Y, Andre L, Lu Z, Chen G, Liu Y, Zheng Y. Molecular characterization and comparative analysis of two *waxy* alleles in barley. Genes & Genomics, 2010, 32: 513-520
- [25] Fukunaga K, Kawase M, Kato K. Structural variation in the *Waxy* gene and differentiation in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.]: implications for multiple origins of the waxy phenotype. Molecular Genetics and Genomics, 2002, 268: 214-222
- [26] Fukunaga K, Ichitani K, Kawase M. Phylogenetic analysis of the rDNA intergenic spacer subrepeats and its implication for the domestication history of foxtail millet, *Setaria italica*. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 113: 261-269
- [27] Hachiken T, Masunaga Y, Ishii Y, Ohta T, Ichitani K, Fukunaga K. Deletion commonly found in *Waxy* gene of Japanese and Korean cultivars of Job' s tears (*Coix lacrymajobi* L.). Molecular Breeding, 2012, 30: 1747-1756
- [28] Park Y J, Nishikawa T, Tomooka N, Nemoto K. The molecular basis of mutations at the *Waxy* locus from *Amaranthus caudatus* L.: evolution of the waxy phenotype in three species of grain amaranth. Molecular Breeding, 2012, 30: 511-520
- [29] Chrunoog N K, Devadasan N, Kreft I, Gregori M. Identification and characterization of granule bound starch synthase (GBSS-I) from common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 2013, 22: 269-276
- [30] Sivak M N, Wagner M, Preiss J. Biochemical evidence for the role of the waxy protein from pea (*Pisum sativum* L.) as a granule-bound starch synthase. Plant Physiology, 1993, 103: 1355-1359
- [31] 樊志民. 问稼轩农史文集. 杨陵: 西北农林科技大学出版社, 2006
Fan Z M. Wen jia xuan nong shi wen ji. Yangling: Northwest A&F University Publisher, 2006
- [32] 俞为洁. 中国食料史. 上海: 上海古籍出版社, 2011: 31-33, 143-146
Yu W J. The history of Chinese foodstuff. Shanghai: Shanghai Ancient Book Publisher, 2011: 31-33, 143-146
- [33] 俞为洁. 有毒植物的食用历史. 农业考古, 2007(4): 194-198
Yu W J. The history of eating toxic plants. Agricultural Archaeology, 2007(4): 194-198
- [34] 靳桂云. 中国早期小麦的考古发现与研究. 农业考古, 2007(4): 11-20
Jin G Y. Archaeological discovery and research of wheat in early China. Agricultural Archaeology, 2007(4): 11-20
- [35] Wang Z, Hao C, Zhao J, Li C, Jiao C, Xi W, Hou J, Li T, Liu H, Zhang X. Genomic footprints of wheat evolution in China reflected by a Wheat660K SNP array. The Crop Journal, 2021, 9: 29-41
- [36] Li X, Li Y, Zhang M, Yu X, Hu R, Chang J, Yang G, Wang Y, He G. Diversity of *Puroindoline* genes and their association with kernel hardness in Chinese wheat cultivars and landraces. Molecular Breeding, 2019, 39: 1-13
- [37] Chen F, He Z H, Xia X C, Xia L Q, Zhang X Y, Lillemo M, Morris C F. Molecular and biochemical characterization of *puroindoline a* and *b* alleles in Chinese landraces and historical cultivars. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112: 400-409
- [38] Ma X, Sajjad M, Wang J, Yang W, Sun J, Li X, Zhang A, Liu D. Diversity, distribution of *Puroindoline* genes and their effect on kernel hardness in a diverse panel of Chinese wheat germplasm. BMC Plant Biology, 2017, 17: 158
- [39] Payne P I, Lawrence G J. Catalogue of alleles for the complex

- gene loci, *Glu-A1*, *Glu-B1*, and *Glu-D1* which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Research Communications*, 1983, 11: 29-35
- [40] Mastrangelo A M, Cattivelli L. What makes bread and durum wheat different? *Trends in Plant Science*, 2021, 26: 677-684
- [41] 王罡, 季静, 胡含. 等位基因变异对小麦品质的影响. *遗传*, 1995, 17(2): 39-41
Wang G, Ji J, Hu H. Effects of allele variation on wheat quality. *Hereditas*, 1995, 17(2): 39-41
- [42] 张学勇, 庞斌双, 游光霞, 王兰芬, 贾继增, 董玉琛. 中国小麦品种资源 *Glu-1* 位点组成概况及遗传多样性分析. *中国农业科学*, 2002, 35(11): 1302-1310
Zhang X Y, Pang B S, You G X, Wang L F, Jia J Z, Dong Y C. Allelic variation and genetic diversity at *Glu-1* loci in Chinese wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35(11): 1302-1310
- [43] 曾雄生. 麦子在中国的本土化历程——从粮食作物结构的演变看原始农业对中华文明的影响. 北京: 中国高等科学技术中心, 2001: 125-140
Zeng X S. Localization of wheat in China. Beijing: China Center of Advanced Science and Technology, 2001: 125-140
- [44] 浙江省博物馆自然组. 河姆渡遗址动植物遗存的鉴定研究. *考古学报*, 1978(1): 95-107, 156-159
Natural History Section, Chekiang Provincial Museum. A study of the animal and plant remains unearthed at Ho-Mu-Tu. *Acta Archaeologica Sinica*, 1978(1): 95-107, 156-159
- [45] 刘忠松, 游亮, 杨柳, 陈浩, 杨斌, 康雷. 芥菜的起源与驯化探索. *中国油料作物学报*, 2018, 40(5): 649-655
Liu Z S, You L, Yang L, Chen H, Yang B, Kang L. Origin and domestication discovery of *Brassica juncea* Czern. et Cross. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2018, 40(5): 649-655
- [46] Yang J, Zhang C, Zhao N, Zhang L, Hu Z, Chen S, Zhang M. Chinese root-type mustard provides phylogenomic insights into the evolution of the multi-use diversified allopolyploid *Brassica juncea*. *Molecular Plant*, 2018, 11: 512-514
- [47] 蒋慕东, 王思明. 辣椒在中国的传播及其影响. *中国农史*, 2005, 24(2): 17-27
Jiang M D, Wang S M. The spread of pepper and its influences in China. *Agricultural History of China*, 2005, 24(2): 17-27
- [48] 郑殿升, 游承俐, 高爱农, 李立会, 刘旭. 云南及周边地区少数民族对农业生物资源的保护与利用. *植物遗传资源学报*, 2012, 13(5): 699-703
Zheng D S, You C L, Gao A N, Li L H, Liu X. Conservation and utilization on biological resources of agriculture of minority nationality in Yunnan province and its peripheral area. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2012, 13(5): 699-703
- [49] Li Y, Cao K, Zhu G, Fang W, Chen C, Wang X, Zhao P, Guo J, Ding T, Guan L, Zhang Q, Guo W, Fei Z, Wang L. Genomic analyses of an extensive collection of wild and cultivated accessions provide new insights into peach breeding history. *Genome Biology*, 2019, 20: 36
- [50] Cai X, Chang L, Zhang T, Chen H, Zhang L, Lin R, Liang J, Wu J, Freeling M, Wang X. Impacts of allopolyploidization and structural variation on intraspecific diversification in *Brassica rapa*. *Genome Biology*, 2021, 22: 166
- [51] Qin C, Yu C, Shen Y, Fang X, Chen L, Min J, Chen J, Zhao S, Xu M, Luo Y, Yang Y, Wu Z, Mao L, Wu H, Lin-Hu C, Zhou H, Lin H, Gonzalez-Morales S, Trojo-Saavedra D, Tian H, Tang X, Zhao M, Huang Z, Zhou A, Yao X, Cui J, Li W, Chen Z, Feng Y, Niu Y, Bi S, Yang X, Li W, Cai H, Luo X, Montes-Hernández S, Leyva-González M A, Xiong Z, He X, Bai L, Tan S, Tang X, Liu D, Liu J, Zhang S, Chen M, Zhang L, Zhang L, Zhang Y, Liao W, Zhang Y, Wang M, Lv X, Li S, Wang J, Palloix A, Bosland P W, Li Y, Krogh A, Rivera-Bustamante R F, Herrera-Estrella L, Yin Y, Yu J, Hu K, Zhang Z. Whole-genome sequencing of cultivated and wild peppers provides insights into *Capsicum* domestication and specialization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111: 5135-5140
- [52] Pan L, Zeng W, Niu L, Lu Z, Liu H, Cui G, Zhu Y, Chu J, Li W, Fang W, Cai Z, Li G, Wang Z. *PpYUC11*, a strong candidate gene for the stony hard phenotype in peach (*Prunus persica* L. Batsch), participates in IAA biosynthesis during fruit ripening. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66: 7031-7044
- [53] Zhou Y, Massonnet M, Sanjak J S, Cantu D, Gaut B S. Evolutionary genomics of grape (*Vitis vinifera* ssp. *vinifera*) domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114: 11715-11720
- [54] Jaillon O, Aury J M, Noel B, Policriti A, Clepet C, Casagrande A, Choisne N, Aubourg S, Vitulo N, Jubin C, Vezzi A, Legeai F, Huguency P, Dasilva C, Horner D, Mica E, Jublot D, Poulain J, Bruyere C, Billault A, Segurens B, Gouyvenoux M, Ugarte E, Cattonaro F, Anthouard V, Vico V, Fabbro C D, Alaux M, Gaspero G D, Dumas V, Felice N, Paillard S, Juman I, Moroldo M, Scalabrin S, Canaguier A, Clainche I L, Malacrida G, Durand E, Pesole G, Laucou V, Chatelet P, Merdinoglu D, Delledonne M, Pezzotti M, Lecharny A, Scarpelli C, Artiguenave F, Pe M E, Valle G, Morgante M, Caboche M, Adam-Blondon A F, Weissenbach J, Quetier F, Wincker P. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature*, 2007, 449: 463-467
- [55] 王柏中, 刘萍, 肖可意. 上甲族群彩棉文化探析. *广西民族大学学报: 哲学社会科学版*, 2009(6): 95-101
Wang B Z, Liu P, Xiao K Y. On the culture of colored cotton of the Shangjia Ethnic Group. *Journal of Guangxi University for Nationalities: Philosophy and Social Science Edition*, 2009(6): 95-101
- [56] 卫斯. 中国丝织技术起始时代初探 - 兼论中国养蚕起始时代问题. *浙江丝绸工学院学报*, 1993, 10(3): 26-32
Wei S. Preliminary studies on the commencement of Chinese silk weaving, including sericulture. *Journal of Zhejiang Institute of Silk Textiles*, 1993, 10(3): 26-32
- [57] Jiao F, Luo R, Dai X, Liu H, Yu G, Han S, Lu X, Su C, Chen Q, Song Q, Meng C, Li F, Sun H, Zhang R, Hui T, Qian Y, Zhao A, Jiang Y. Chromosome-level reference genome and population genomic analysis provide insights into the evolution and improvement of domesticated mulberry (*Morus alba*). *Molecular Plant*, 2020, 13: 1001-1012

- [58] Kohel R J. Genetic analysis of fiber color variants in cotton 1. *Crop Science*, 1985, 25: 793-797
- [59] 王利祥, 刘海峰, 肖向文, 庞志乾, 宋武, 鲁春芳, 罗城, 刘戈宇, 徐吉臣, 李小兵, 李晓波. 新疆彩色棉花遗传特性分析. *安徽农业科学*, 2012, 40(7): 3926-3929
Wang L X, Liu H F, Xiao X W, Pang Z Q, Song W, Lu C F, Luo C, Liu G Y, Xu J C, Li X B, Li X B. Genetic properties of colored cotton in Xinjiang. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 2012, 40(7): 3926-3929
- [60] Wang Y, Li F, He Q, Bao Z, Zeng Z, An D, Zhang T, Yan L, Wang H, Zhu S, Liu T. Genomic analyses provide comprehensive insights into the domestication of bast fiber crop ramie (*Boehmeria nivea*). *The Plant Journal*, 2021, 107: 787-800
- [61] 顾可飞, 杨海锋, 秦秋伟, 张栩. 上海市崇明区两种甜芦粟营养成分品质差异性分析. *保鲜与加工*, 2020, 20(6): 189-193
Gu K F, Yang H F, Qin Q W, Zhang X. Differences analysis on nutritional quality of two cultivars of sweet sorghum in Chongming District of Shanghai. *Storage and Process*, 2020, 20(6): 189-193
- [62] 韦勤勋, 涂佑能. 红缨子高粱产业发展现状及对策浅析. *南方农业*, 2020, 14(22): 56-58
Wei Q X, Tu Y N. Development status and countermeasures of "Hong Yingzi" sorghum industry. *South China Agriculture*, 2020, 14(22): 56-58
- [63] 严洪冬, 焦少杰, 王黎明, 姜艳喜, 苏德峰, 孙广全. 帚用高粱新品种龙帚 2 号的选育及栽培技术. *种子*, 2018, 37(3): 131-134
Yan H D, Jiao S J, Wang L M, Jiang Y X, Su D F, Sun G Q. Breeding and cultivation techniques of a new broom sorghum hybrid Longzhou No.2. *Seed*, 2018, 37(3): 131-134
- [64] 李祥艳, 林超文, 许文志, 朱永群. 苏丹草标准化栽培技术. *农业技术与装备*, 2021(1): 159-160
Li X Y, Lin C W, Xu W Z, Zhu Y Q. Standardized cultivation techniques of Sudan grass. *Agricultural Technology and Equipment*, 2021(1): 159-160