

中国菰资源研究现状及应用前景

王惠梅¹, 谢小燕², 苏晓娜², 江绍玫³, 吴建利¹

(¹ 中国水稻研究所, 杭州 310006; ² 江西财经大学艺术学院, 南昌 330013; ³ 江西财经大学统计学院, 南昌 330013)

摘要: 中国菰 (*Zizania latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf) 是一种多年生禾本科稻亚科稻族菰属挺水植物。研究表明, 菰具有现代水稻栽培品种所需要的许多优良性状, 在生态治理方面表现出应用潜力; 菰米营养价值高于普通稻米, 且兼具保健功效。菰的这些特性使其在水稻种质改良、重金属离子污染土壤治理以及功能性食品开发方面表现出诱人的前景。近年来, 菰属植物的研究工作取得了一定的进展, 主要涉及菰的起源进化、菰的经济价值、菰与生态环境的关系、菰遗传多样性分析、菰组学及育种应用等五方面。因文献报道的时间跨度大, 涉及面广, 目前未见详尽的有关该物种研究进展的专门论述。本文从上述 5 个方面进行总结, 促进对菰的了解, 为这种重要野生资源的研究、保护和开发利用提供借鉴, 进而加速该物种的研究进程。

关键词: 菰; 水稻; 遗传多样性; 分子标记

Current Status and Application Prospect of *Zizania latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf in China

WANG Hui-mei¹, XIE Xiao-yan², SU Xiao-na², JIANG Shao-mei³, WU Jian-li¹

(¹ China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006; ² College of Art, Jiangxi University of Finance and Economics, Nanchang 330013; ³ College of Statistics, Jiangxi University of Finance and Economics, Nanchang 330013)

Abstract: *Zizania latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf belongs to an aquatic herbaceous plant of Oryzae tribe, a close genera of rice (*Oryza sativa* L.) and a potential donor of genes controlling elite traits of agronomic importance for rice breeding. In addition, it has been shown that *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf plays an important role for ecological maintenance. Recently, progress has been achieved in many aspects. In this review, we focus on the findings in *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf from the following five aspects: the origin and evolution, the economic value, the relationship with ecological environment, the genetic diversity analysis and the application practice in rice breeding. We expect that this review would provide some basic knowledge on various aspects of *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf and clues on study, protection and utilization of this important species.

Key words: *Zizania latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf; *Oryza sativa* L.; genetic diversity; molecular marker

中国菰 (*Zizania latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf) 是多年生植物, 分类上属于禾本科稻亚科稻族菰属^[1], 我国民间称之为菰草或茭草, 广泛分布于东北、华北、华中、华南、西南、中南部的池塘、沼泽、水田边及湖泊浅水区域。菰米在我国古代属六谷之一, 食

用历史可追溯到 3000 多年前的周朝。浙江湖州在 2500 多年前的春秋时期就有菰城之名, 可能与到处生长着野菰有关。菰作为我国湿地、湖泊植被的重要构成, 对湖泊湿地生态有着重要修复作用^[2-4]。初秋季节在我国南方地区很受欢迎的蔬菜茭白, 就是驯化

收稿日期: 2017-08-03 修回日期: 2017-11-21 网络出版日期: 2018-02-09

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20180209.0904.024.html>

基金项目: 国家自然科学基金 (31460378)

第一作者主要从事生物化学与分子生物学研究。E-mail: wangyingkai2006@126.com

通信作者: 江绍玫, 主要从事植物分子遗传研究。E-mail: shmjiang111@aliyun.com

吴建利, 主要从事生物化学与分子生物学研究。E-mail: beishangd@163.com

菰感染黑粉菌(*Ustilago esculenta*)之后膨大而形成的肉质茎^[5]。除作蔬菜供人食用之外,菰的茎叶还可以作为家畜的饲料以及鱼类的饵料;此外,菰米因具有较高营养价值和保健功效而倍受关注^[6-7]。

近年来,有关菰属植物的研究已日渐深入。从传统分类学及形态学等描述性研究,逐渐深入到基于 DNA 分子标记的遗传结构和多样性分析、功能基因发掘及利用等分子水平上的研究。ISSR (inter simple sequence repeat)、SSR (simple sequence repeat) 以及 SRAP (sequence related amplified polymorphism) 等分子标记^[8-9]在植物遗传多样性分析上的应用已经非常成熟,同样适用于菰的研究。虽然野生菰具有现代水稻栽培品种所需要的许多优良性状,如不感稻瘟病、茎秆粗壮、分蘖力强、耐低温和深水、灌浆成熟快、子粒品质好以及生物产量高等,但到目前为止,菰的生物学与育种利用等研究还停留在初级阶段,这可能与菰基因组的大小(约为水稻的 2 倍)、自交退化和天然的异交倾向、种子易落粒且不耐存储等有关^[10]。另外,研究经费投入少、关注度不高也是一个制约因素。作为由野生向驯化过渡的一个物种,菰保留了众多驯化作物所丢失的优异性状,是扩大和丰富育种基因的理想野生资源。

本文将从菰的种类分布及起源进化、菰与生态、菰的经济价值、菰遗传多样性和遗传结构分析、菰与水稻间的性状转移等 5 个方面进行综述,以期为该物种的保护、研究和开发利用提供參考。

1 菰的种类分布及起源进化

1.1 菰的种类及分布

菰属于禾本科(Gramineae),稻亚科(Oryzoideae Kunth ex Beilschm),稻族(Oryzeae Dumort),菰亚族(Zizaniinae Benth),菰属(*Zizania* L.)^[11-13]。菰属共包括 4 个种,分别是菰(*Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf)、水生菰(*Z. aquatica* L.)、沼生菰(*Z. palustris* L.)与德克萨斯菰(*Z. texana* Hitchc.)^[14-15]。地理位置及生态环境的不同,使得分布于东亚的菰与北美菰在形态学上有较大差异^[1,14]。中国菰与北美菰在形态上同样有较大差异^[16]。分布于北美的 3 种菰(水生菰、沼生菰和德克萨斯菰)因生境有交叉或生境较为相似,而在形态学上差别较小。

水生菰,又称南部野生稻,从墨西哥湾到南部的大湖均有分布,其中的一个变种 *Z. aquatica* var.

aquatica L. 分布最广。德克萨斯菰(*Z. texana* Hitchc.)分布于美国德克萨斯州的圣马克斯河岸长约 10 km 的范围,已被美国联邦政府列为濒危物种。水生菰和德克萨斯菰因子粒纤细而产量低,并未被广泛采集食用。

沼生菰(*Z. palustris* L.),也称北部野生稻,有 *Z. palustris* var. *palustris* L. 和 *Z. palustris* var. *interior* (Fassett) Dore 2 个变种,分布于加拿大沿海省份、美国新英格兰州、五大湖区周边与大草原交叉等地。沼生菰子粒较大,且具有可观的菰米产量。据统计,1987 年从北美五大湖区采集收获的沼生菰米总量逾千万吨^[14]。菰米在当地作为传统食物已有数世纪历史,近年来被当作特种经济作物栽培后更是得到广泛食用。目前,沼生菰主要栽培于美国明尼苏达州和加利福尼亚州,采用与水稻相同的管理方法。因具有较高的经济价值,故在北美 3 种菰中,沼生菰被研究得最多。

菰(*Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf)原产自中国,在我国大陆与台湾省、日本、韩国以及中南半岛各国均有分布,因而又被称作东亚菰。菰的生境主要为池塘、河流及湖泊的浅水区。在我国古代,菰主要分布于沿江地区,从上游的四川到下游的江、浙地区。唐代以前,菰就已被当作粮食作物栽培,其种子叫菰米或雕胡,是六谷之一,供帝王食用^[17]。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使得菰的分布急剧减少。据翟成凯等^[16]2000 年报道,菰在微山湖、骆马湖、洪泽湖、宝应湖和太湖流域及华中地区的广大水域仍有广泛的分布。本研究团队 2015 年 3-8 月对我国境内野生菰资源的生境踏查结果显示,目前我国野生菰面临生境日渐丧失的严峻态势,许多原先具有较大菰生物量的湖区,如今已难觅菰的踪迹。

北美 3 种菰和东亚菰在生境、植株形态、染色体数目等方面均存在较大差异^[1,10]。菰属植物 4 个种的基础信息比较见表 1,菰属植物全球分布概况及中国菰的形态见图 1。

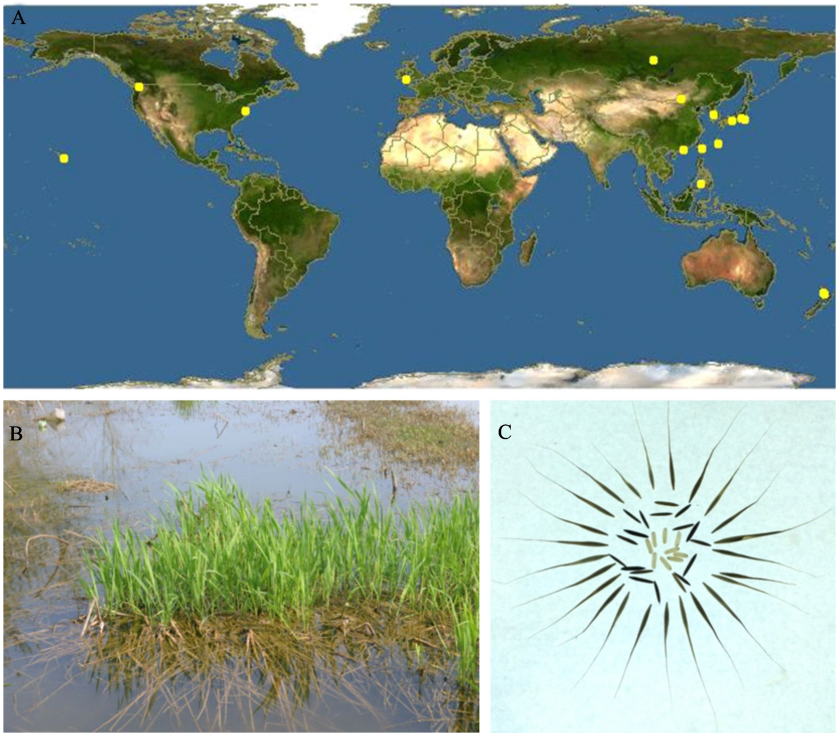
1.2 菰的起源与驯化

根据 TIMETREE (<http://www.timetree.org/>) 的预测,水稻和菰有着共同的祖先,至 2300 多万年前出现分歧后各自进化。作为稻族中唯一同时分布在东亚和北美大陆的属,菰属植物被认为是联系东亚和北美植物区系的纽带^[15]。但对于菰的起源,学者们的观点存在较大分歧。陈守良等^[1]利用分支分类学中的最大同步法分析了 30 多个性状的原始数

表 1 4 种菰的基础信息比较

Table 1 Comparison of for four species of *Zizania* L.

种类 Species	分布 Distribution	生长类型 Growth habit	染色体数目 Chromosome number	是否经济物种 Economic species
水生菰 <i>Z. aquatica</i> L.	圣劳伦斯河流域、 东南部沿海、 路易斯安那州	一年生	2n = 30	否
沼生菰 <i>Z. palustris</i> L.	北美五大湖区	一年生	2n = 30	是
德克萨斯菰 <i>Z. texana</i> Hitchc.	德克萨斯州	多年生(濒危)	2n = 30	否
菰 <i>Z. latifolia</i> (Griseb.) Turcz. ex Stapf	中国(新疆、西藏除外)、 日本和韩国	多年生	2n = 34	是



A:菰属在世界范围内的分布(<http://eol.org/>);B:梁子湖区 2015 年 4 月菰的生长状态;C:2014 年秋采自鄱阳湖的菰米与水稻品种 IR64 糙米的对比(带长芒者为菰颖果,色白者为 IR64 糙米,色棕者为菰米)
A:Distribution of *Zizania* L. around the world (<http://eol.org/>),B:Morphology of *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf in Liangzi Lake area in April,2015 ,C:Comparison of brown rice and *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf grain collected from Poyang Lake in Autumn, 2014(Seed with long awn is caryopsis of *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf,white grain is brown rice of IR64, brown grain is seed of *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf

图 1 中国菰的形态及世界范围内菰属植物的分布

Fig.1 Morphology of *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf and global distribution of *Zizania* L.

据,认为菰属 4 个种之间的演化关系中,菰(*Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf)是最原始的,由它分
别演化出德克萨斯菰(*Z. texana* Hitchc.)及水生菰(*Z. aquatica* L.),再由水生菰演化出沼生菰(*Z. pal-*

ustris L.)。而分子遗传方面的研究给出不同的观点。X. Xu 等^[15]根据来自菰叶绿体、线粒体和核基因组的 7 个 DNA 片段(*atpB-rbcL*, *matK*, *rps16*, *trnL-F*, *trnH-psbA*, *nad1*, *Adh1a*) 序列, 利用贝叶斯法则研究并构建了菰属 4 个种的种系发生关系。结果表明, 来自北美的 3 种菰属于一个单系, 在进化上形成独立的一支; 而来自东亚的菰(*Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf) 在进化上分属北美菰的姊妹进化枝。X. Xu 等^[15]还利用最大相似法分析了北美菰与东亚菰的地理关系, 表明菰属植物起源自北美, 并经由白令海峡大陆桥传播进入东亚。

早期北美原住民, 尤其是 Ojibway、Menomini 和 Cree 族, 以菰米为传统食物^[14]。17 世纪时期, 欧洲人陆续进入大湖区, 一个名叫亨尼平(Hnnepin)的神父第一次看到印第安人收获菰米的情景。亨尼平在其描述中称, 不经任何耕种, 大湖区自然生长着丰富的水生燕麦。后来觉得水生燕麦不够贴切, 又改称之为野生稻谷(wild-rice)。从此沿袭传播开来, 菰便被误称为 wild-rice。我国最初看到这些文献的部分学者, 没有仔细考究就将 wild-rice 直译为野生稻, 从而导致了误传^[18]。虽然早在几个世纪以前就有印第安人手工采集菰米食用, 但直到 18 世纪中叶首次有研究人员提出将菰作为栽培作物来驯化^[14], 再一个世纪后的 1950 年, 才真正实现北美菰的水田种植和收获^[19], 而其系统选育则始于 20 世纪 60 年代^[20-21]。在美国北部的明尼苏达州, 虽然菰已有 60 余年的人工种植历史, 但要称得上完全驯化作物还为时尚早^[22], 因为它们仍然存在成熟期不一致、种子成熟后易落粒等问题。

中国先民采食菰米的历史可以追溯到 3000 多年前的周朝(公元前 771-公元前 221), 在此后的 3000 多年里古籍中有不少相关的历史记录。《礼记》有载“饭之品有黄黍、稷稻、白粱、白黍、黄粱, 此诸侯之饭, 天子又有麦与菰”。菰米在古代也称“雕胡”, 李白在其《宿五松山下荀媪家》中有云“跪进雕胡饭, 月光照素盘”; 杜甫《秋兴八首》有“波漂菰米沉云黑”之句。不难看出, 菰米在我国古代是一种供奉帝王的珍贵食材, 菰米的采集和食用在漫长的历史沉淀中已经形成了一种独具魅力的饮食文化。我国南方地区, 尤其是江、浙两省初秋季节很受欢迎的蔬菜茭白(*Zizania latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf), 就是驯化菰植株感染黑粉菌(*Ustilago esculenta*)后膨大而形成的肉质茎^[5, 23]。

2 菰的经济价值

驯化菰在与黑粉菌长期共生互作的过程中, 失去了开花结实的有性繁殖能力, 只能以其地下根状茎为营养体进行无性繁殖。黑粉菌主要寄生在茭白植株的根部及地下根状茎, 在寄主体内完成其整个生命周期^[24]。茭白的驯化历史已有 2000 多年, 我国目前有 100 多个地方茭白栽培种。茭白按年收获次数分为 2 类: 一类为一年只能采收一次的单季茭白; 另一类为可在夏、秋各采收一次的两季茭白^[25]。茭白已成为种植面积仅次于莲藕的 12 种水生蔬菜之一^[23], 是我国南方地区很多家庭的重要经济来源。

对于菰米营养价值的研究, 国外鲜有学者涉及。2016 年 M. X. Jiang 等^[26]对菰米及籼稻品种 Nagina22 的营养成分进行了较系统的分析, 发现菰米膳食纤维的含量约为 Nagina22 的 7.6 倍, 蛋白质含量及矿物质含量是 Nagina22 的 2 倍, 其中钾、钙、镁、铁和锌的含量远超过 Nagina22。除具有很高的营养价值以外, 菰米中还含有大量的活性物质, 比如膳食纤维、抗性淀粉、黄酮、皂甙、植物甾醇等物质^[27-28]。明代《本草纲目》中记载, 菰米可用于治疗胃肠疾病和消渴症。如今, 菰米调节血糖、血脂等功效在国内外也得到广泛认可和应用^[29-30]。

3 菰与生态环境的关系

菰在我国有着广泛分布, 在东北、华北、华中、华南、西南地区的池塘、沼泽、湖泊浅水区以及水田边的有大小不同的菰居群生长。官少飞等^[2]早在 1987 年对鄱阳湖流域水生植被进行生物量测算时就发现, 菰是该流域 14 种优势水生植被之一, 在整个鄱阳湖流域的分布面积约有 13 万亩之多, 生物量占比约为 0.91%。翟成凯等^[16]2000 年对我国南四湖、洪湖、洪泽湖、太湖、巢湖、白马湖、高邮湖、骆马湖、石臼湖、宝应湖的野生菰资源进行了调查, 认为这些湖区菰总面积大约为 488 km², 菰草总生物量约为 55 万 t。

彭晓赞等^[3]采集南洞庭湖生长的优势种野生菰及其根土壤样品, 分析了菰对土壤中 Cu、Sb、Cd 与 Pb 重金属的吸收与富集, 结果表明, 菰对南洞庭湖湿地土壤中 Cd 和 Cu 的累积能力比普通植物要强。付硕章等^[4]研究了洪湖湿地野菰的现存生物量和初级生产力, 测算出其碳储量与固碳能力。结果显示, 湿地野菰群落的储碳和固碳能力高于全国陆地植被平均固碳能力和全球植被平均固碳能力。

水体氮磷富营养化是现代农业和现代工业带来的一个负面影响,微生物降解和植物吸收是安全有效地治理水体氮磷富营养化的措施。研究表明,菰属植物在氮磷富营养化情况下可以表现出较其他植被更为卓越的吸收能力^[31-33]。J. Liu 等^[34]研究了 19 种湿地植被对 Cd、Pb、Zn 的积累,发现菰在这 19 种植被中可以更为高效地富集这些金属离子。虽然植被可以吸收富集水体或土壤中的重金属及氮磷,但是这些植被的分解会将富集的离子释放出来污染水体和土壤,并释放大量的温室气体。因此,在水体富营养及重金属污染区种植野菰,并按季节收割清理,保持适度的植被量可能是污染治理的有效措施^[35]。

4 菰资源遗传多样性及遗传结构分析

4.1 所使用的标记

遗传标记是群体遗传学的基本研究手段。根据检测水平,遗传标记可分为:形态学标记(morphological marker)、细胞学标记(cytological marker)、蛋白质标记(protein marker)和 DNA 分子标记(DNA molecular marker)。前 3 种标记以基因的表达结果为基础,间接反映基因型;而 DNA 分子标记是遗传变异的直接反映^[36]。同工酶标记是菰属植物的遗传多样性及遗传结构研究中最早报道使用的标记^[37]。

C. M. Richards 等^[38-39]在对德克萨斯菰的研究中鉴定了 8 个 SSR 座位。Z. Quan 等^[40]通过构建 SSR 富集文库,开发了 16 对菰自身的 SSR 标记(表 2),并验证了这些标记用于遗传多样性及遗传结构分析的可行性,从此开启了利用自身 SSR 标记研究菰属植物遗传特性的大门。Y. Y. Chen 等^[41]首次用 SSR 标记解析了中国野生菰的遗传多样性及遗传结构。X. Xu 等^[15]采用来自叶绿体、线粒体和细胞核基因的 3 类共 7 个 DNA 片段 *atpB-rbcL*、*matK*、*rps16*、*trnL-F*、*trnH-psbA*、*nad1* 和 *Adh1a* 为标记开展了东亚和北美菰的种系发生和生物地理学研究。2015 年 X. W. Xu 等^[42]以 3 个叶绿体 DNA 片段 *rps16*、*rpl32-trnL*、*rps16-trnK* 和 3 个核微卫星位点(ZM4、ZM26、Z126)为标记又进一步研究了东亚和北美菰的比较系统地理学关系。2014 年,吴国林等^[43]建立了菰的 ISSR 反应体系,王惠梅等^[44]首次将水稻 SSR 标记应用于鄱阳湖流域野生菰的遗传多样性分析。SSR 标记的开发很大程度地促进了菰属植物分类与遗传研究,但目前 SSR 标记的数量偏少、基因组覆盖面低,研究结果可能存在一定局限性。

表 2 基于菰基因组的 SSR 标记信息

Table 2 SSR markers developed from *Zizania L.* genome

引物 Primer	序列(5'-3') Sequence(5'-3')	退火 温度(℃) Annealing temperature	扩增 长度(bp) Fragment length
ZM4 ^[40]	AGCAGGAAGCAACTGACTTA GCATCTCAGGGTGAAAGAAC	60	220 ~ 222
ZM5 ^[40]	GAGCATTCTCCTCAGATAGT CCCTCTGTTTTTCGAGATGG	60	146 ~ 158
ZM11 ^[40]	GGAAGCAAAAAAGTGTAAATTTG CAAAATGCCTGCACGTGGGA	60	168 ~ 406
ZM13 ^[40]	GCACTGTGTACATGTCAAAC GTGAACCTGTCCTTCAGCAA	60	200 ~ 204
ZM14 ^[40]	CTCACCGTGTCAAGGCTAAG CCAGCCATCACTTCTCAACA	58	110 ~ 300
ZM16 ^[40]	CTCCTACACATCAAGGATCA AAGTGATGACATTGGCAGCT	60	228 ~ 238
ZM24 ^[40]	CTCCGCATACCACCGCATT GGAACCTTGCAGAAGATGGA	60	172 ~ 176
ZM25 ^[40]	GTTCTGAGTTGCAACCTGGT CCCATATGTCAGCGAGACAT	60	118 ~ 148
ZM26 ^[40]	CGAACCCTGCATCAAACACT GATTCCGGAGTCTCCTAGTT	60	162 ~ 170
ZM28 ^[40]	CCCTTGCTCATGCATAGATG CACCTTGCACATCAGCTCAT	60	170 ~ 174
ZM30 ^[40]	GCAAGTGGCTGAAGCAAAC CATGACAATCAATGGTACGT	60	152 ~ 260
ZM35 ^[40]	GACTGATGACAACTGATGGA GCACATGCTTGTGTACTTGT	60	190 ~ 230
ZM36 ^[40]	CACGGTCTGTATCGCTTCT GAGAATGTCTAGACGAGACT	60	210 ~ 240
ZM39 ^[40]	CAGTCAAGCTCAGCTTGCT GCCTGTTCTCACCACCTGA	60	188 ~ 192
ZM40 ^[40]	CAAGCAGCAAATAGCTAGCT GCCTTCATCATCTACTATAC	60	190 ~ 230
ZM44 ^[40]	TGCGTGATCTTCAATTCCAA GCTACCGAAGATGTCGTTG	60	132 ~ 154
Z11 ^[38]	GCAAATCTCCTGTCTTTTCT GTTTAGCCAGCTCCCAATGTA	54	259 ~ 267
Z113 ^[39]	GATGAGCAAGCATCTCTGTG GGATGGATGGATGAAGTAGG	54	206 ~ 250
Z116 ^[38]	CACCATGTCTGCAATTC TGCACTAGCTCCCTGAAA	54	141 ~ 145
Z118 ^[38]	CTAGCTTGTTGACACAAATGTT GACTCTGCTGCATCATATCA	54	98 ~ 114
Z121 ^[38]	AGTTCTGCACTGCACTGTGA AGCACCTTTTGCTGATCTTG	54	170 ~ 198
Z122 ^[39]	ACGTCGTCTCTTCTCTCC GCATATAATTCCGCGTGAAC	54	200 ~ 230
Z123 ^[39]	CAACCCAGAAAACTAAATC TCCAATCTCTCCACCTACAA	54	250 ~ 284
Z126 ^[38]	GGACGTTGACATTTTCACA GGATCAGTAAATCCAAATCTGT	54	185 ~ 233

4.2 常用分析软件

计算机科学的发展,催生了大量有关群体遗传学的软件包。根据数据类型选择不同的软件,可得到不同的解析结果。生物统计分析软件是生物信息学研究的重要工具,在科学问题的发现、分析和实验数据的处理方面具有不可替代的作用。POPGENE、STRUCTURE、ARLEQUIN、MEGA、MVSP 等是目前常用的遗传多样性及遗传结构分析软件。

POPGENE^[45]是遗传多样性分析使用最普遍的软件,它可根据输入的数据,输出多个相应的遗传多样性参数,包括等位基因数(A_o)、有效等位基因数(A_e)、Nei's 遗传多样性指数(H_e)、Shannon's 多样性信息指数(I)、多态位点百分率(PPB)、遗传分化系数(G_{st})、基因流(N_m)、遗传相似系数、遗传距离等。

STRUCTURE 软件基于由不连锁标记组成的基因型数据实施基于模型的聚类,从而推断群体的遗传结构^[46]。STRUCTURE 软件显示群体结构,可将不同的个体分配到相应的群体中,发现一些特殊的个体,比如迁移或混合进群体的少数个体。该方法提出之后,在使用过程中不断得以完善扩展^[47-48]。

MVSP 可快速地进行各种聚类与相关性分析;还可进行多种等级特征分析,包括主成分分析(PCA)、主坐标分析(PCO)、对应/对应分离趋势分析(CA/DCA)和典型对应分析(CCA)等。分子方差分析(AMOVA)常用 ARLEQUIN 软件;而构建居群间遗传距离聚类图多用 MEGA 软件。对于上述 5 种软件的操作流程,本研究团队将以案例形式另文详解。

4.3 中国野生菰的遗传现状

最早用于菰属植物遗传多样性研究的方法为同工酶标记。Y. Lu 等^[37]利用 13 个同工酶标记分析了美国威斯康星州的 17 个沼生菰居群,解析了栖息环境、种群大小、繁殖方式等因素与遗传变异度的关系。此外,这 17 个居群遗传变异度差异大,平均遗传多样性指数为 0.15,仅相当于风媒异交作物的平均水平,遗传多样性水平^[49]低于禾本科植物平均遗传多样性水平 0.2^[50]。

在我国,X. W. Xu 等^[51]首先开展了中国野生菰群体遗传多样性及遗传结构方面的研究,利用核 *Adh1a* 基因测序对来自国内 16 个省区的 21 个居群进行研究,发现各居群间存在低至中等水平的核苷酸差异,东北地区居群核 *Adh1a* 基因序列变异最为丰富。由此推断,中国野生菰起源于东

北地区,然后缓慢向南方地区传播开来。Y. Y. Chen 等^[41]采用 10 对 SSR 标记对长江中下游 7 个野生菰居群的分析结果显示,该流域野生菰具有高水平的遗传多样性, H_e 平均值为 0.61,这是首次用 SSR 标记解析中国野生菰的遗传多样性及遗传结构。现有研究表明,选择不同的分子标记分析遗传多样性,可能得到不同的结果,而同工酶标记可能会低估物种的遗传多样性^[52];此外,有效居群的样本大小、物种繁衍方式以及演进历程同样会影响遗传多样性。中国菰的多年生特性可能有利于保持其遗传多样性。

亲缘地理学领域的研究显示,中国野生菰的遗传结构和地理分布位置没有明显的相关性。地理距离相近的居群甚至个体,不一定具有相似的遗传结构;地理距离很远的居群,可能具有相同或相似的遗传结构^[41,44,51]。作为一种有着悠久历史的植物,中国菰在漫长的演化过程中,可能由于自然及人为的因素,导致一些古老种群消失,从而使其遗传演化的进程被片段化保存。

与所有水生植物一样,菰的生长繁殖及遗传演化受制于其所生活的水体的水文条件变化^[14,37]。在人类活动频繁干扰自然生态环境之前,各水系的湖泊河流相互连通,水流包括洪水可以促使不同湖区及各水系分支间野生菰居群之间的交流,包括种子的飘散和具有繁殖能力的根状茎的漂移。但过去的几十年里,人类的生产活动,如修建水坝、填湖造田、围湖养殖等,将各个水系的连通破坏,无疑也阻碍了各个湖区野生菰之间的基因交流。此外,由山脉阻隔与河流淤塞等自然因素导致的生境片段化和菰属植物的特殊繁殖交配系统,使得菰各自然居群间的基因流动减少趋势加剧^[53]。因此,各分散湖区河流的野生菰资源很大程度上保持着原先的遗传状态。

5 菰组学及育种利用

5.1 菰基因组与水稻基因组的比较

水稻(*Oryza sativa* L.)基因组由 $2n = 24$ 条染色体,约 4.3 亿碱基对,38000 个基因组成。2015 年之前人们对于水稻的近缘属植物菰的基因组知之甚少。2015 年由中国水稻研究所、浙江大学和华大基因等合作完成了野生菰和栽培种茭白基因组的测序及转录组分析。这项开创性的工作预测到菰基因组包含 43000 多个基因,其中许多为含有核苷酸结合位点(NBS, nucleotide-binding site)的抗性基因;通过

比较发现,菰基因组与水稻基因组具有高度同线性,鉴定出的同线性模块共计 1498 个,涵盖了 50.9% 菰基因组,相关数据可在 DDBJ/EMBL/GenBank 中找到,登录号为 ASSH00000000^[54]。该研究团队还通过比较基因组学分析,发现与黑粉菌(*Ustilago esculenta*)长期互作的宿主茭白基因组中出现大量植物抗性免疫受体因子相关基因的缺失和抑制,推测这可能是有益于黑粉菌-茭白长期共生的关键。毫无疑问,真菌与植物互作共生的分子机理的探究,对植物保护和农业生产实践具有重要的理论与实践意义。

5.2 菰与水稻育种

20 世纪 50 年代至今,世界水稻育种研究领域实现过 3 次重大突破。首先是 20 世纪 50 年代末至 60 年代初的矮秆育种;其次是 70 年代中期开始的杂交稻育种;再次是 90 年代中后期启动的超级稻育种计划。经过上述 3 轮的技术变革,世界水稻产量得以大幅度提高。然而,在经历了数千年的人工选择和栽培驯化之后,水稻品种遗传背景不断趋同,水稻中大量有利基因资源还未来得及开发利用就被淘汰了;加之每种作物的遗传基础都是有限的,如果没有新的高产、优质、抗病虫和抗逆境胁迫等基因资源可以利用,水稻的高产、优质、多抗育种仍将徘徊不前。近年来越来越多的育种科技人员认识到,开发利用水稻近缘属植物及野生稻中的基因资源是克服水稻育种中遗传资源瓶颈的重要途径,其中,首选野生稻中有利基因资源来改良水稻新品种^[55-57]。例如,来源于非洲长药野生稻广谱白叶枯病抗性基因 *Xa21*^[58]、源于马来西亚野生稻的水稻高产控制基因 *yld1.1* 和 *yld2.1*^[55]以及源于中国东乡野生稻的高产控制基因 *qGY2-1* 和 *qGY11-2* 等^[59]对当代水稻品种改良起了关键作用。水稻育种中的这些尝试同样适用于菰基因资源的发掘和利用,包括有性杂交和转基因手段。

5.2.1 杂交手段的尝试 自 20 世纪 60 年代起,国内便有学者尝试对菰和水稻进行有性杂交,期望通过杂交手段选育出适宜种植于低洼地带、耐淹灌性强的水稻新品种。由于菰与水稻同族不同属,亲缘关系较远,有性杂交不亲和,许多努力最终没有成功^[60]。朴亨茂等^[61]利用复态授粉法获得一株“水稻-菰”可能的杂种;不过细胞学观察表明,该植株的染色体数目与母本水稻完全相同。尽管如此,该杂种自交后代性状变异度大、类型丰富,多数数量性状改良效果明显,得到了部分形态、生育及经济性状有

价值的材料。迄今,他们利用这株“杂种”,经多年自交选育,获得了一批优良品系,并培育出通 31、通 35、通 36 等系列新品种。同样利用复态授粉法, B. Liu 等^[62]将菰的花粉授予水稻品种松前,得到一株具有菰特征的 F_1 杂种;虽然该杂种经多代严格自交后,最终得到了可以稳定遗传的渐渗系,但细胞学检测发现,该植株的染色体数目和母本相比并没有变化。B. Liu 等^[63]还通过体细胞融合法获得了菰-水稻的后代“SH6”,但该植株的染色体数目与母本中华 8 号也没有差异。另外,孙振等^[64]通过菰-水稻杂交获得了 6 个抗旱品系。2015 年 C. D. Yi 等^[65]通过秋水仙素处理稻-菰体细胞融合苗,获得了异源六倍体的稻-菰体细胞杂交后代,该植株表现为植株高度变矮、茎秆粗壮、叶片肥厚宽大、叶色深绿、小花数目减少以及子粒变大等性状。

5.2.2 转基因手段的尝试 利用花粉管通道法,湖南省农业科学院成功地将菰核 DNA 片段导入水稻中,获得一个对纹枯病菌 *R. solani* 具有很强抗性的水稻转基因品种 4011^[66]。李岩等^[67]利用花粉管通道法将菰基因组 DNA 片段导入受体粳稻品种松前,经过两个世代的种植和观察,在 T_2 世代中发现了类型丰富的表型变异,如生育期延长、植株高大、分蘖增多、长穗等。这些材料的取得,对菰重要性状控制基因的挖掘及水稻品种改良具有重要意义。

沈玮玮等^[68]以菰抗病基因同源序列(RGA, resistance gene analog)为模板设计特异性引物 FZ14P1/FZ14P2,从菰基因组 TAC 文库中筛选到 1 个阳性克隆 ZR1,经过序列比对证实了该阳性克隆中含有 NBS 类抗病基因专属序列。将该阳性克隆通过农杆菌介导转化法转化水稻品种日本晴,得到对白叶枯病小种 PX071 具有明显抗性增强的独立转化子,这说明该阳性克隆中至少包含一个抗病基因。

上述这些转基因品系不仅为水稻育种提供了新的种质资源,同时也具有基础理论研究价值。虽然利用菰有利基因的转基因育种还未取得明显突破,但作为具备许多优良性状的野生种,菰属植物有可能成为今后水稻分子育种的理想基因资源之一。

5.2.3 菰优异性状控制基因挖掘的实践 Y. Chen 等^[69]根据 NBS 结构域保守序列设计简并引物,从菰基因组中分离得到 8 条 RGAs,GenBank 登录号为 DQ239429 ~ DQ239436。

文库构建和文库筛选是基因克隆的基本环节。为了加速菰基因在水稻育种中的利用, F. N. Kong

等^[70]首次成功构建了菰基因组 TAC 文库,丰度覆盖菰基因组约 5 倍,用于菰重要功能基因的筛选及其对水稻的品种改良研究。利用反向遗传学手段 F. N. Kong 等^[71]首次报告从菰中克隆了一个赖氨酸合成途径中的关键基因 *DHDPS*,该基因 ORF 全长 954 bp,包括 2 个外显子和 1 个内含子,编码 317 个氨基酸。

多年来,东北师范大学刘宝教授课题组一直致力于水稻-菰远缘杂交及其渐渗系的表观遗传学研究,在水稻-菰性状转移的机理研究领域做了很多开创性的工作^[72-74]。

菰重要功能基因发掘研究进展缓慢,主要归咎于菰基因组的解析工作相对滞后。野生菰和茭白基因组测序及转录组数据分析结果,无疑将显著加快菰优异性状控制基因发掘及利用的进程。

6 结论

菰属植物共含 4 个种,其中 3 个分布于北美,1 个分布于东亚。菰在我国有 3000 多年的采集收获历史。虽然,2015 年 X. Xu 等^[15]利用最大相似法对北美菰与东亚菰的生物地理关系分析结果表明,菰属植物起源自北美,并推测是经由白令海峡大陆桥传播进入东亚,但文中并未能确定北美菰传入东亚的具体时期,也没有解释传入东亚的北美菰为何如今未发现踪迹。3000 多年前的美洲大陆,只是前哥伦布时期的一片荒芜,印第安人到达美洲的确切时间也难以确定。不过,越来越多的考古和遗传研究表明,作为黄种人的印第安人,具有亚洲蒙古种族人的特征^[75]。因此,对于菰的起源,目前还存在争议。但随着遗传学、考古学等领域新研究证据的不断涌现,菰起源学说有望被定论。

菰以 2 种形式体现其经济价值,一种是菰米,另一种是茭白。菰米的营养价值及保健功效得到越来越多人的认可,国内已有单位开始菰的驯化育种研究,不久的将来这将成为一个亮点。作为一种重要的水生蔬菜,菰的栽培驯化种——茭白,是我国南方地区不少家庭的重要经济来源。

作为水稻的近缘属植物,菰和水稻在生长习性上相似,又具有栽培稻丢失的许多优良性状;此外,菰在富营养化水体及重金属离子污染土壤的治理方面表现出应用潜力;这些无一不是菰研究价值的体现。

为了更好地开展菰的研究和应用工作,菰的基础信息资料,如野生菰种群生长分布情况、遗传

多样性水平以及遗传结构现状需要进一步明确。目前,野生菰和栽培种茭白基因组测序及转录组分析工作已经完成,这无疑会加速菰优异性状控制基因的发掘及其在水稻等单子叶作物育种领域中的应用。

参考文献

- [1] 陈守良,徐克学. 菰属 *Zizania* L. 植物的分支分类研究[J]. 植物研究,1994,14(4):385-393
- [2] 官少飞,郎青,张本. 鄱阳湖水生植被[J]. 水生生物学报,1987(1):9-21
- [3] 彭晓赞,赵运林,雷存喜,等. 菰对南洞庭湖湿地土壤中 Cu、Sb、Cd、Pb 的吸收与富集[J]. 中国农学通报,2009,25(13):206-210
- [4] 付硕章,柯文山,陈世俭. 洪湖湿地野菰群落储碳、固碳功能研究[J]. 湖北大学学报:自然科学版,2013,35(3):393-396
- [5] 闫宁,王晓清,王志丹,等. 食用黑粉菌侵染对茭白植株抗氧化系统和叶绿素荧光的影响[J]. 生态学报,2013,33(5):1584-1593
- [6] 赵军红,翟成凯. 中国菰米及其营养保健价值[J]. 扬州大学烹饪学报,2013,30(1):34-38
- [7] Han S F, Zhang H, Qin L Q, et al. Effects of dietary carbohydrate replaced with wild rice (*Zizania latifolia* (Griseb) Turcz) on insulin resistance in rats fed with a high-fat/cholesterol diet[J]. Nutrients, 2013, 5(2):552-564
- [8] 吴国林. 基于 ISSR 和 SSR 标记的鄱阳湖流域野生菰种质资源遗传多样性研究[D]. 南昌:江西农业大学,2014:29-30
- [9] 夏法刚,黄金星,李彪俊,等. 基于 SRAP 标记的薏苡种质资源遗传多样性及 DNA 指纹图谱构建[J]. 植物遗传资源学报,2017,18(3):413-420
- [10] Kennard W C, Phillips R L, Porter R A, et al. A comparative map of wild rice (*Zizania palustris* L. 2n = 2x = 30) [J]. Theor Appl Genet, 2000, 101(5-6):677-684
- [11] 陈守良. 菰属系统与演化研究——外部形态[J]. 植物研究,1991,11(2):59-73
- [12] Duvall M R, Peterson P M, Terrell E E, et al. Phylogeny of North American Oryzoid grasses as construed from maps of plastid DNA restriction sites[J]. Am J Bot, 1993, 80(1):83-88
- [13] Guo Y L, Song G. Molecular phylogeny of Oryzeae (Poaceae) based on DNA sequences from chloroplast, mitochondrial, and nuclear genomes[J]. Am J Bot, 2005, 92(9):1548-1558
- [14] Zhang X, Wan A, Wang H, et al. The overgrowth of *Zizania latifolia*, in a subtropical floodplain lake: Changes in its distribution and possible water level control measures [J]. Ecol Engineer, 2016, 89:114-120
- [15] Xu X, Walters C, Antolin M F, et al. Phylogeny and biogeography of the eastern Asian-North American disjunct wild-rice genus (*Zizania* L. Poaceae) [J]. Mol Phylogenet Evol, 2010, 55(3):1008-1017
- [16] 翟成凯,孙桂菊,陆琮明,等. 中国菰资源及其应用价值的研究[J]. 资源科学,2000,22(6):22-26
- [17] 阮元. 十三经注疏[M]. 上海:上海古籍出版社,1997:659
- [18] 游修龄. 野菰的误称与雕胡的失落[J]. 植物杂志,2001(6):43-44
- [19] Kahler A L. Genome organization and genetic diversity of wildrice (*Zizania palustris* L.) [M]. Ann Arbor, USA: ProQuest Dissertations Publishing, 2010
- [20] Harlan J R. Comparative evolution of cereals [J]. Evolution, 1973, 27(2):311-325
- [21] Hayes P M, Stucker R E, Wandrey G G. The domestication of American wildrice [J]. Economic Bot, 1989, 43(2):203-214
- [22] Oelke E A, Wet J M J D. Domestication of American wild rice

- (*Zizania aquatica* L. Gramineae) [J]. J Dagric Tradit Et De Botan Appl, 1978, 25(2): 67-84
- [23] Guo H B, Li S M, Peng J, et al. *Zizania latifolia* Turcz. cultivated in China [J]. Genet Res Crop Evol, 2007, 54(6): 1211-1217
- [24] Jose R C, Goyari S, Louis B, et al. Investigation on the biotrophic interaction of *Ustilago esculenta* on *Zizania latifolia* found in the Indo-Burma biodiversity hotspot. [J]. Microb Pathogen, 2016, 98: 6-15
- [25] Ke W D, Zhou G L, Peng J, et al. Hierarchical cluster analysis and comprehensive evaluation of *Zizania caduciflora* germplasm [J]. China Veget, 2000, 1(6): 18-21
- [26] Jiang M X, Zhai L J, Yang H, et al. Analysis of active components and proteomics of Chinese wild rice (*Zizania latifolia* (Griseb) Turcz) and Indica rice (Nagina22) [J]. J Medic Food, 2016, 19(8): 798-804
- [27] Lee S S, Baek Y S, Eun C S, et al. Tricin derivatives as anti-inflammatory and anti-allergic constituents from the aerial part of *Zizania latifolia* [J]. Biosci Biotech Biochem, 2015, 79(5): 700-706
- [28] Zhai C K, Lu C M, Zhang X Q, et al. Comparative study on nutritional value of Chinese and North American wild rice [J]. J Food Comp Anal, 2001, 14(4): 371-382
- [29] Przybylski R, Klensporfpawlik D, Anwar F, et al. Lipid components of North American Wild Rice (*Zizania palustris*) [J]. J American Oil Chemists' Society, 2009, 86(6): 553-559
- [30] 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 [J]. Food Chem Toxi, 2012, 50(7): 2263-2269
- [31] Jiang C, Fan X, Zhang Y. Accumulation of non-point source pollutants in ditch wetland and their uptake and purification by plants [J]. Chinese J Appl Ecol, 2005, 16(7): 1351-1354
- [32] Inamori R, Wang Y H, Yamamoto T, et al. Seasonal effect on N₂O formation in nitrification in constructed wetlands [J]. Chemosphere, 2008, 73(7): 1071-1077
- [33] Yu X, König T, Zhang Q, et al. Nitrogen and phosphorus removal of locally adapted plant species used in constructed wetlands in China [J]. Water Sci Tech, 2012, 66(4): 695-703
- [34] Liu J, Dong Y, Xu H, et al. Accumulation of Cd, Pb and Zn by 19 wetland plant species in constructed wetland [J]. J Hazard Mater, 2007, 147(3): 947-953
- [35] Tang J Y, Cao P P, Xu C, et al. Effects of aquatic plants during their decay and decomposition on water quality [J]. J Appl Ecol, 2013, 24(1): 83-89
- [36] 徐刚标. 植物群体遗传学 [M]. 北京: 科学出版社, 2009: 33-36
- [37] Lu Y, Waller D. Genetic variability is correlated with population size and reproduction in American wild-rice (*Zizania palustris* var. *palustris*, Poaceae) populations [J]. Am J Bot, 2005, 92(6): 990-997
- [38] Richards C M, Reilley A, Touchell D, et al. Microsatellite primers for Texas wild rice (*Zizania texana*), and a preliminary test of the impact of cryogenic storage on allele frequency at these loci [J]. Conser Genet, 2004, 5(6): 853-859
- [39] Richards C M, Antolin M F, Reilley A, et al. Capturing genetic diversity of wild populations for ex situ conservation: Texas wild rice (*Zizania texana*) as a model [J]. Genet Res Crop Evol, 2007, 54(4): 837-848
- [40] Quan Z, Pan L, Ke W, et al. Sixteen polymorphic microsatellite markers from *Zizania latifolia* Turcz. (Poaceae) [J]. Mol Ecol Res, 2009, 9(3): 887-889
- [41] Chen Y Y, Chu H J, Liu H, et al. Abundant genetic diversity of the wild rice *Zizania latifolia* in central China revealed by microsatellites [J]. Annl Appl Biol, 2012, 161(2): 192-201
- [42] Xu X W, Wu J W, Qi M X, et al. Comparative phylogeography of the wild-rice genus *Zizania* (Poaceae) in eastern Asia and North America [J]. Am J Bot, 2015, 102(2): 239-247
- [43] 吴国林, 王惠梅, 黄奇娜, 等. 菰 (*Zizania latifolia*) ISSR 反应体系的建立及优化 [J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(6): 1395-1400
- [44] 王惠梅, 吴国林, 江绍琳, 等. 基于 SSR 和 ISSR 鄱阳湖流域野生菰 (*Zizania latifolia*) 资源的遗传多样性分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(1): 133-141
- [45] Yeh F C, Yang R, Boyle T. POPGENE Version 1.32. Microsoft windows-based freeware for population genetic analysis. 1999, University of Alberta, Edmonton [EB/OL]. [2017-08-01]. <https://sites.ualberta.ca/~fyeh/popgene.html>
- [46] Pritchard J K, Stephens M, Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data [J]. Genetics, 2000, 155(2): 574-578
- [47] Falush D, Stephens M, Pritchard J K. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies [J]. Genetics, 2003, 164(4): 1567-1587
- [48] Falush D, Stephens M, Pritchard J K. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles [J]. Mol Ecol Not, 2007, 7: 574-578
- [49] Morishima H, Barbier P. Mating system and genetic structure of natural populations in wild rice *Oryza rufipogon* [J]. Plant Species Biol, 1990, 5(1): 31-39
- [50] Hamrick J L, Godt M J W. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biol Sci, 1996, 351: 1291-1298
- [51] Xu X W, Ke W D, Yu X P, et al. A preliminary study on population genetic structure and phylogeography of the wild and cultivated *Zizania latifolia* (Poaceae) based on *Adh1a* sequences [J]. Theor Appl Genet, 2008, 116(6): 35-43
- [52] Guadagnuolo R, Bianchi D S, Felber F. Specific genetic markers for wheat, spelt, and four wild relatives: comparison of isozymes, RAPDs, and wheat microsatellites. [J]. Genome, 2001, 44(4): 610-621
- [53] Chen Y Y, Liu Y, Fan X R, et al. Landscape-scale genetic structure of wild rice *Zizania latifolia*: The roles of rivers, mountains and fragmentation [J/OL]. Frontiers Ecol Evol, 2017, 5; doi: org/10.3389/fevo.2017.00017
- [54] Guo L B, Qiu J, Han Z J, et al. A host plant genome (*Zizania latifolia*) after a century-long endophyte infection [J]. Plant J, 2015, 83(4): 600-609
- [55] Xiao J H, Grandllo S, Ahn S N, et al. Genes from wild rice improve yield [J]. Nature, 1996, 384: 223-224
- [56] Yuan L P. Hybrid rice breeding for super high yield [J]. Hybrid Rice, 1997, 63: 1-6
- [57] Brar S, Khush G S. Alien introgression in rice [J]. Plant Mol Biol, 1997, 35: 35-47
- [58] Song W Y, Wang G L, Chen L L, et al. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21* [J]. Science, 1995, 15: 1804-1806
- [59] Li D J, Sun C Q, Fu Y C, et al. Identification and mapping of genes for improving yield from Chinese common wild rice (*O. rufipogon* Griff.) using advanced backcross QTL analysis [J]. Chinese Sci Bull, 2002, 47(18): 1533-1537
- [60] 富威力, 王晓丽, 顾德峰, 等. 菰 (*Zizania*) DNA 导入水稻引起的性状变异初报 [J]. 吉林农业大学学报, 1992, 14(1): 15-18
- [61] 朴亨茂, 赵粉善, 赵基洪, 等. 对 2 个源自“水稻 × 菰”非常规远缘杂种的优良品系的分子分析 [J]. 木本植物研究, 2000, 20(3): 260-263
- [62] Liu B, Piao H M, Zhao F S, et al. Production and molecular characterization of rice lines with introgressed traits from a wild species *Zizania latifolia* (Griseb.) [J]. J Genet Breed, 1999, 29(7): 849-857
- [63] Liu B, Liu Z L, Li X W. Production of a highly asymmetric somat-

- ic hybrid between rice and *Zizania latifolia* (Griseb.) : evidence for inter-genomic exchange [J]. Theor Appl Genet, 1999, 98(6) : 1099-1103
- [64] 孙振, 包淑英. 水稻和菰远缘杂交后代抗旱性初探 [J]. 北京农学院学报, 1996 (1) : 10-16
- [65] Yi C D, Wang M S, Jiang W, et al. Development and characterization of synthetic amphiploids of *Oryza sativa*, and *Oryza latifolia* [J]. Sci Bull, 2015, 60(23) : 2059-2062
- [66] Zhan Q C, Che K P, Wang Z P, et al. Novel rice variety development for sheath blight resistance by transferring nuclear DNA of *Zizania caduciflora* into rice cultivar [C]. Chinese Sci Abst, 2001, 7: 665
- [67] 李岩, 侯文平, 董本春, 等. 水稻/菰远缘杂交低世代材料遗传变异情况分析 [J]. 北方水稻, 2012, 42(6) : 7-11
- [68] 沈玮玮, 宋成丽, 陈洁, 等. 转菰候选基因克隆获得抗白叶枯病水稻植株 [J]. 中国水稻科学, 2010, 24(5) : 447-452
- [69] 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 [J]. Genome, 2006, 49(2) : 150-158
- [70] Kong F N, Jiang S M, Shi L X, et al. Construction and characterization of a transformation-competent artificial chromosome (TAC) library of *Zizania latifolia* (Griseb.) [J]. Plant Mol Biol Repor, 2006, 24(2) : 219-227
- [71] Kong F N, Jiang S M, Meng X, et al. Cloning and characterization of the DHDPS gene encoding the lysine biosynthetic enzyme dihydrodipicolinate synthase from *Zizania latifolia* (Griseb) [J]. Plant Mol Biol Repor, 2009, 27(2) : 199-208
- [72] Dong Z Y, Wang H Y, Dong Y Z, et al. Extensive microsatellite variation in rice induced by introgression from wild rice (*Zizania latifolia* Griseb.) [J]. PLoS One, 2013, 8(4) : e62317
- [73] Shan X H, Ou X F, Liu Z L, et al. Transpositional activation of mPing in an asymmetric nuclear somatic cell hybrid of rice and *Zizania latifolia* was accompanied by massive element loss [J]. Theor Appl Genet, 2009, 119(7) : 1325-1333
- [74] Wang N N, Wang H Y, Hui W, et al. Transpositional reactivation of the Dart transposon family in rice lines derived from introgressive hybridization with *Zizania latifolia* [J]. BMC Plant Biol, 2010, 10(1) : 190
- [75] Torroni A, Schurr T G, Cabell M F, et al. Asian affinities and continental radiation of the four founding native American mtDNAs [J]. Am J Human Genet, 1993, 53(3) : 563-590