



水稻扇型植硅体野生-驯化特征研究进展*

郇秀佳^{1**} 吕厚远^{1,2,3} 王 灿⁴ 张建平^{1,2}

1 中国科学院地质与地球物理研究所, 新生代地质与环境国家重点实验室, 北京 100029;

2 中国科学院青藏高原地球科学卓越创新中心, 北京 100101;

3 中国科学院大学, 北京 100049;

4 山东大学历史文化学院, 济南 250100

提要 近年来, 植硅体分析方法被广泛应用于考古学领域, 为世界农业起源、演化研究提供了新的手段和关键证据, 其中在稻作农业起源和传播的研究中, 水稻扇型植硅体对于发现、鉴定水稻遗存起到了重要的作用。研究农业起源的关键, 是找到地质考古记录中的植物遗存, 并准确鉴定野生-驯化特征, 本文介绍了水稻扇型植硅体鉴定方法从定性到定量研究的历史, 重点阐述了现代野生稻生长区、驯化水稻田、旱稻田表土中水稻扇型植硅体鱼鳞状纹饰研究的新进展, 明确了野生、驯化水稻扇型植硅体研究中关于个体鉴定、选择和鱼鳞状纹饰计数的标准, 在此基础上讨论了野生和驯化水稻扇型植硅体纹饰产生差异的可能原因和机制。希望通过本文的总结与讨论, 能够使植硅体分析方法在作物起源和传播的研究中得到更准确、更广泛的应用。

关键词 扇型植硅体 水稻 驯化 植硅体分析

中文引用 郇秀佳, 吕厚远, 王灿, 张建平, 2020. 水稻扇型植硅体野生-驯化特征研究进展. 古生物学报, 59(4): 467–478. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2020.025

英文引用 Huan Xiu-jia, Lu Hou-yuan, Wang Can, Zhang Jian-pin, 2020. Progress of rice bulliform phytolith research on wild-domesticated characteristics. Acta Palaeontologica Sinica, 59(4): 467–478. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2020.025

Progress of rice bulliform phytolith research on wild-domesticated characteristics

HUAN Xiu-jia¹, LU Hou-yuan^{1,2,3}, WANG Can⁴ and ZHANG Jian-ping^{1,2}

1 Institute of Geology and Geophysics, Chinese Academy of Sciences, Key Laboratory of Cenozoic Geology and Environment, Beijing 100029, China;

2 CAS Center for Excellence in Tibetan Plateau Earth Sciences, Beijing 100101, China;

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

4 Department of Archaeology, School of History and Culture, Shandong University, Jinan 250100, China

Abstract In recent years, phytolith analysis has been widely used in archaeological research, providing new

投稿日期: 2020-05-12; 改回日期: 2020-09-01; 录用日期: 2020-09-12

* 国家自然科学基金(41907372, 41830322)和中国科学院(B类)战略性先导科技专项(XDB26000000)联合资助。

** 通讯作者: 郇秀佳, 博士后; e-mail: huanxiujia@mail.iggcas.ac.cn

method and key evidence on the study of agriculture origin around the world. Among the studies on rice agriculture origin, rice bulliform phytolith plays an important role in the discovery and identification of rice remains. The key to study agriculture origin is to discover archaeological plant remains and accurately identify their wild-domesticated characteristics. This paper introduces the research history from qualitative to quantitative on the identification of rice bulliform phytoliths, focuses on the new progress of fish-scale decoration research in rice bulliform phytoliths from topsoil of modern wild rice growing areas, domesticated paddy fields, and dry paddy fields, clarified the criteria for individual phytolith identification, selection, and fish-scale decoration counting. On this basis, the possible causes and mechanism of the difference in fish-scale decorations between wild and domesticated rice bulliform phytolith are discussed. It is hoped that through the summary and discussion of this paper, phytolith analysis can be more accurately and widely used in the study of crop origin and spread.

Key words bulliform phytolith, rice, domestication, phytolith analysis

1 引 言

水稻(*Oryza sativa*)是东亚最早的驯化作物之一,为中华文明的起源和发展提供了重要的物质基础(Callaway, 2014)。但是,迄今对稻作农业起源时间、地点、种类、驯化过程和机制等方面的观点仍存在争议,如何发现早期沉积物中的水稻植物化石,如何鉴定它们是野生还是驯化的水稻,一直是学术界关注的热点问题。

传统的大植物遗存浮选分析方法,在稻作农业起源研究中取得了重要成果,例如Liu等(2007)通过综合研究考古遗址出土水稻颗粒的大小、形态等测量参数,认为在全新世早期(9000 cal.BP)中国新石器时代的人们可能已开始收获野生稻并开始种植栽培稻,最终导致水稻的驯化;Fuller等(2009)根据水稻小穗轴基盘形态特征,对田螺山遗址出土的遗存进行研究,发现水稻驯化发生在6500 cal.BP;Zheng等(2016)利用离层维管束组织结构对湖西遗址出土穗轴进行研究,认为水稻在9000年前已经开始驯化。虽然大植物遗存鉴定方法为稻作农业起源的时间提供了关键证据,但越是早期的地层越难以发现大植物遗存,而且相同的遗址不同的证据得出的驯化结果却不一致(Fuller et al., 2009; Zheng et al., 2016)。一个关键的原因是植物大遗存容易腐烂、灰化,早期的证据难以发现,鉴定特征难以量化,所以仅利用稻谷颗粒和小穗轴基盘,难以建立长时间尺度/高分辨率的水稻驯化演化序列。因此,寻找地质考古地层中含量丰富的、可鉴定的研究材料是解决这一问题的关键。

植硅体是沉淀在高等植物细胞中的非晶质二氧化硅胶凝体,具有产量高、分布广、抗风化、植物分类特征明确、可鉴定腐烂灰化植物遗存等特点(王永吉、吕厚远, 1993),近年来被广泛应用于世界农业起源研究中(Ball et al., 2016)。水稻具有三种典型的植硅体类型,分别是茎叶并排哑铃型、颖壳双峰型和叶表皮机动细胞扇型(吕厚远等, 1996)。其中,哑铃型植硅体的形态测量参数在野生稻和驯化稻中还没有发现明显差别,目前不能用于区分野生稻和驯化稻(Gu et al., 2013);稻壳中的双峰型植硅体的形态测量参数在驯化稻和野生稻中有明显差别(Gu et al., 2013),利用判别公式可以区分野生稻和驯化稻(Zhao et al., 1998),但是在考古遗存中通常含量相对较少;水稻扇型植硅体数量众多,在考古遗址地层中保存状况较好,表面具有特有的鱼鳞状纹饰,鉴定特征明显,在稻作农业起源和演化研究中发挥了重要作用(Lu et al., 2002)。

利用植硅体判定水稻野生-驯化性质,主要通过形态测量和鱼鳞状纹饰两种方法进行研究。在形态测量方面,扇型植硅体的大小和形状可能同时受到叶片成熟程度(Zheng et al., 2003)、水热条件(Wang et al., 2019)、种类(唐先干等, 2019)的影响,所以单纯的利用形态测量参数无法区分野生-驯化性质。对鱼鳞状纹饰的研究则经历了定性、半定量、定量研究的过程(Fujiwara, 1976; Lu et al., 2002; Huan et al., 2015),其数量差异可以用于判断水稻遗存的野生-驯化性质,但是由于水稻扇型植硅体的平面形态有大致对称和非对称两种,是否将大量的非对称形态的植硅体纳入野生-驯化研究中,从目前已经发表的文章(王灿、吕厚

远, 2012)和图版(Huan *et al.*, 2015; Luo *et al.*, 2016; Ma *et al.*, 2016)看, 选用标准并不一致; 此外, 鱼鳞状纹饰通常呈多排出现, 王灿和吕厚远(2012)认为应以看到的最顶面的鱼鳞状纹饰进行计数, 但地层中的鱼鳞状纹饰由于风化等原因会遭到破坏, 所以鱼鳞状纹饰的计数标准需要进一步细化。

本文主要回顾了近年来水稻扇型植硅体野生-驯化特征的研究进展, 针对目前水稻扇型植硅体应用过程中存在的个体选择标准不统一、鱼鳞状纹饰计数规则模糊等问题, 明确了在判断野生-驯化研究中水稻扇型植硅体个体的选择标准和鱼鳞状纹饰的计数标准; 着重讨论了现代稻田表土中水稻野生、驯化扇型植硅体鱼鳞状纹饰数量差异的研究进展, 以期使植硅体分析方法在作物起源和传播研究中得到更准确、更广泛的应用, 推动我国植硅体形态研究与植物考古研究的深入交叉和发展。

2 水稻扇型植硅体的鉴定特征与区分野生-驯化研究的历史

2.1 水稻扇型植硅体的鉴定特征

扇型植硅体产生于禾本科植物叶片表皮的机

动细胞, 位于叶脉之间, 与叶脉平行排列(图 1-A, 1-B), 禾本科中除早熟禾亚科之外, 其他亚科都发育扇型植硅体(吕厚远等, 1996)。由于黍亚科扇型与水稻扇型形态比较容易区分, 所以吕厚远等(1996)曾对除黍亚科之外的来自稻亚科、竹亚科、芦竹亚科和画眉草亚科的 33 种植物的扇型植硅体的形态参数进行判别分析, 发现仅通过形态测量参数在属间进行分类就能使正确率达到 90%, 唯一根据形态被判别到稻属的芦竹扇型植硅体, 由于其边缘不具有水稻扇型所具有的鱼鳞状纹饰, 所以也可以进行正确的区分。最近, Chen 等(2020)系统研究了台湾常见的禾本科植物的扇型植硅体, 通过引入扇缘弧度和长度等新的测量指标, 发现通过扇型植硅体的测量参数的判别可以将禾本科植物鉴定到亚科的级别。

综上, 与其他禾本科植物相比, 水稻扇型植硅体在形态和纹饰上有明确的鉴定特征(图 1-C, 1-D): 形态上, 水稻扇型的扇面完整, 半圆的弧度较圆滑; 纹饰上, 水稻扇型植硅体半圆面上具有排列较整齐的鱼鳞状纹饰, 两个侧面具有脊状突起(吕厚远等, 1996; 王灿、吕厚远, 2012)。由于水稻扇型植硅体明确的鉴定特征和良好的保存状况, 所以其形态参数和纹饰特征常常被用在考古中判定水稻遗存的性质。

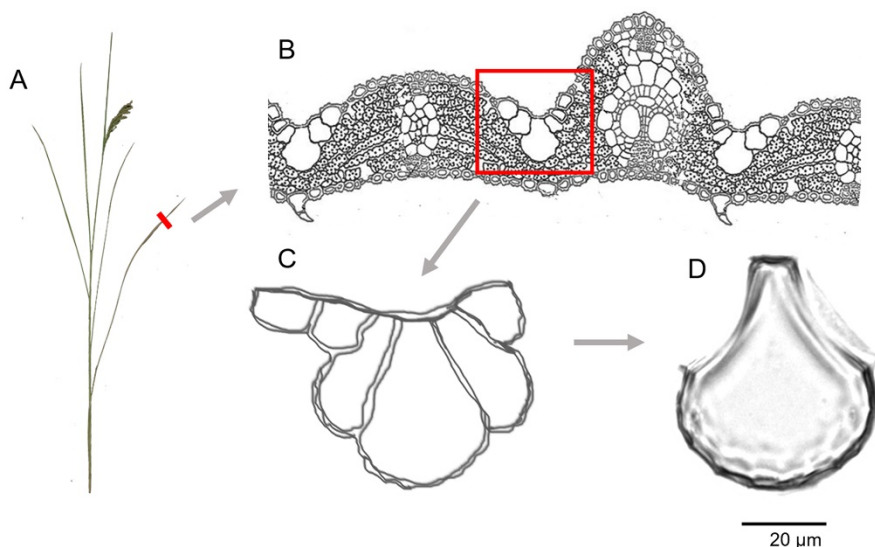


图1 水稻扇型植硅体的产生和鉴定特征

Fig. 1 Formation of rice bulliform phytolith and its morphological characteristics

A. 水稻植株; B. 水稻叶片横切面示意图 (改自星川清亲, 1980); C. 成组泡状细胞; D. 扇型植硅体。

A. Rice plant; B. The transverse section of rice leaf (modified after Hoshika, 1980); C. A group of rice bulliform cells; D. Rice bulliform phytolith.

2.2 利用水稻扇型植硅体形态区分野生-驯化研究的历史

一般来讲,驯化植物的植硅体相对于其野生种类而言,尺寸更大(Piperno, 1988)。因此,扇型植硅体的形态测量参数曾被用来区分野生稻和驯化稻,即通过测量扇型植硅体的长(VL)、宽(HL)、厚(LL)、扇柄长(a)、扇面长(b)等形状参数(图 2),对扇型植硅体的野生/驯化性质进行判别。然而,近年来学者们(Pearsall *et al.*, 1995; 张文绪、王莉莉, 1998; 马雪洧、房江育, 2007; Gu *et al.*, 2013)通过对比研究现代野生稻和驯化稻样品的扇型植硅体的形态测量参数,认为单独利用水稻扇型植硅体的测量特征是无法区分野生稻和驯化稻的;最近唐先干等(2019)通过对现代水稻叶片植硅体大样本数据的统计分析发现普通野生稻扇型植硅体的长和宽要大于驯化稻,与传统认识中驯化稻具有更大的植硅体相矛盾。这可能是由于扇型植硅体的大小并不是由单一的遗传因素控制的,叶片成熟程度(Zheng *et al.*, 2003)、水热条件(Wang *et al.*, 2019)等均会对扇型植硅体的大小产生一定影响。在考察考古遗存的水稻野生-驯化性质时,要慎重使用这一指标。

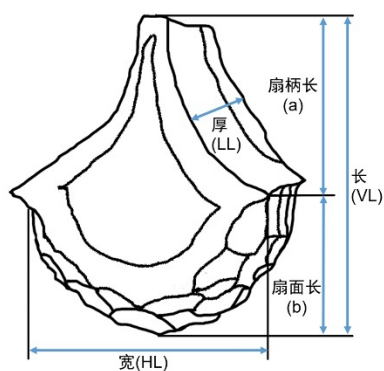


图 2 水稻扇型植硅体形态测量参数示意图(改自 Fujiwara, 1976; 王灿、吕厚远, 2012)

Fig. 2 Morphometric parameters of rice bulliform phytolith (modified after Fujiwara, 1976; Wang and Lu, 2012)

近年来,水稻扇型植硅体的鱼鳞状纹饰(图 3)被越来越多的用于区分野生和驯化性状研究,其研究历史可以分为三个阶段。

(1) 定性描述阶段: Fujiwara 等(1976)最早认识到驯化稻和野生稻扇型植硅体前缘的鱼鳞状纹

饰有所不同,即野生稻扇型植硅体前缘纹饰大而 不规则,驯化稻前缘纹饰为龟甲状。然而,定性的标准在实际研究中难以应用,亟待建立定量鉴定标准。

(2) 定量描述阶段: Lu 等(2002)通过对 7 种野生稻和 6 种驯化稻扇型植硅体的对比研究,发现驯化稻扇型植硅体鱼鳞状纹饰的数量在 8 到 14 之间,而野生稻的大多数少于 9,虽然野生稻与驯化稻在鱼鳞状纹饰数量上有重叠,但仍可从统计学上将两者分开。因此,扇型植硅体鱼鳞状纹饰等于或大于 9 被认为是驯化稻的标志。然而,由于野生稻与驯化稻鱼鳞状纹饰的数量有重叠,单个扇型植硅体不足以辨别考古样品中水稻遗存的性质,需要通过建立统计学鉴定标准进行区分。

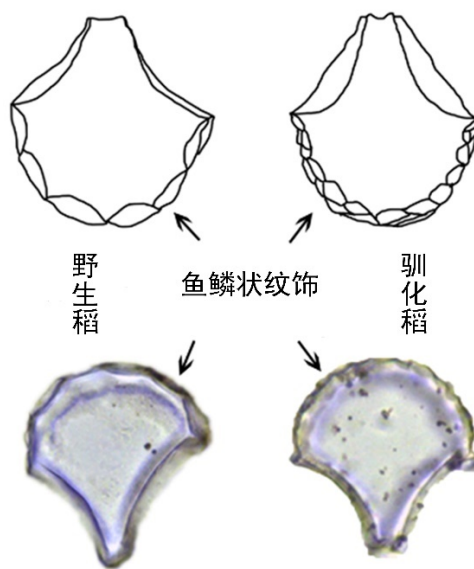


图 3 水稻扇型植硅体鱼鳞状纹饰示意图 (引自 Huan *et al.*, 2015)

Fig. 3 Fish-scale decorations on rice bulliform phytolith (cited by Huan *et al.*, 2015)

(3) 定量指标阶段: Huan 等(2015)通过对我国南方现代野生稻生长区和驯化水稻田表土中的水稻扇型植硅体的研究,发现在野生稻生长区表土样品中具有 ≥ 9 个的鱼鳞状纹饰的水稻扇型植硅体的比例是 $17.46\% \pm 8.29\%$,在驯化水稻田表土样品中具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的扇型植硅体的比例是 $63.70\% \pm 9.22\%$,说明具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的扇型植硅体比例不仅可以作为区分野生稻和驯化稻的指标,而且可以指示水稻驯化程度和

驯化速率。然而, 该研究涉及的驯化水稻田表土样品大都采自湖南省和海南省, 它们能否代表中国南方水稻种植区的整体水平还需检验; 其次, 该研究没有对如何计数鱼鳞状纹饰做出详细的说明; 第三, 该文仅对野生稻生长区表土和驯化水稻田表土进行了研究, 缺少对在我国局部地区种植的另一个水稻生态型——旱稻的研究。所以, 需要对覆盖范围更加广泛、包含品种更加多样的表土样品进行扇型植硅体鱼鳞状纹饰的进一步研究。

3 稻田表土扇型植硅体鱼鳞状纹饰研究进展

3.1 研究材料和方法

在 Huan 等(2015)研究的基础上, 本研究对采

集的 63 个驯化水稻田表土样品进行分析, 这些样品均匀分布在浙江省、福建省、江西省和湖南省(表 1, 图 4)。此外, 我们还对广西田林县八渡乡顶孟村(表 1, 图 4)的 4 个现代旱稻表土样品进行了水稻扇型植硅体鱼鳞状纹饰的分析。在前期研究的基础上, 样品进一步覆盖了长江中下游水稻起源中心地区。

植硅体提取方法采用湿式灰化法。首先称取 2 g 样品, 然后分别用 30% 的双氧水和 15% 的盐酸去除有机质和钙质, 最后利用比重为 2.35 的 $ZnBr_2$ 进行植硅体的提取, 对提取出的植硅体利用加拿大树胶封片。然后在放大 400 倍的莱卡 DM750 显微镜下对每一粒扇型植硅体的纹饰进行计数, 每个样品计数五十粒扇型植硅体, 最后计算每个样品中具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的扇型植硅体的比例。

表 1 本研究选择的驯化稻田和旱稻田表土样品信息及水稻扇型植硅体鱼鳞状纹饰统计结果
Table 1 The sample information of selected domesticated rice paddies and dry rice fields in this study and statistical results of fish-scale decorations in rice bulliform phytoliths

序号	编号	类别	经度(° E)	纬度(° N)	省份	县(市)	具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的水稻的扇型植硅体比例
1	DTHN1	驯化水稻表土	112.484	27.199	湖南	衡阳县	56.86%
2	DTHN2	驯化水稻表土	112.094	27.130	湖南	衡阳县	66.04%
3	DTHN3	驯化水稻表土	112.222	27.507	湖南	双峰县	54.90%
4	DTHN4	驯化水稻表土	112.430	27.898	湖南	湘乡市	48.28%
5	DTHN5	驯化水稻表土	112.109	27.937	湖南	宁乡县	58.49%
6	DTHN6	驯化水稻表土	112.424	28.198	湖南	宁乡县	42.00%
7	DTHN7	驯化水稻表土	112.622	28.295	湖南	宁乡县	49.02%
8	DTHN8	驯化水稻表土	112.321	28.747	湖南	益阳县	44.00%
9	DTHN9	驯化水稻表土	112.506	29.019	湖南	沅江市	46.00%
10	DTHN10	驯化水稻表土	112.757	29.007	湖南	沅江市	48.00%
11	DTHN11	驯化水稻表土	111.827	28.951	湖南	汉寿县	50.98%
12	DTHN12	驯化水稻表土	111.103	29.573	湖南	慈利县	50.00%
13	DTHN13	驯化水稻表土	110.092	28.981	湖南	永顺县	52.83%
14	DTHN14	驯化水稻表土	112.295	25.401	湖南	蓝山县	52.00%
15	DTHN15	驯化水稻表土	112.561	26.376	湖南	常宁县	47.17%
16	DTHN16	驯化水稻表土	112.819	27.007	湖南	衡东县	50.00%
17	DTHN17	驯化水稻表土	112.904	27.048	湖南	衡东县	56.00%
18	DTHN18	驯化水稻表土	113.035	27.081	湖南	衡东县	47.06%
19	DTHN19	驯化水稻表土	113.224	27.085	湖南	攸县	49.02%
20	DTHN20	驯化水稻表土	113.363	26.914	湖南	茶陵县	50.00%
21	DTHN21	驯化水稻表土	113.535	26.819	湖南	茶陵县	56.60%
22	DTJX1	驯化水稻表土	114.750	26.865	江西	泰和县	50.98%
23	DTJX2	驯化水稻表土	114.388	26.791	江西	泰和县	46.43%
24	DTJX3	驯化水稻表土	114.613	26.592	江西	万安县	47.46%
25	DTJX4	驯化水稻表土	114.937	25.351	江西	泰和县	44.00%

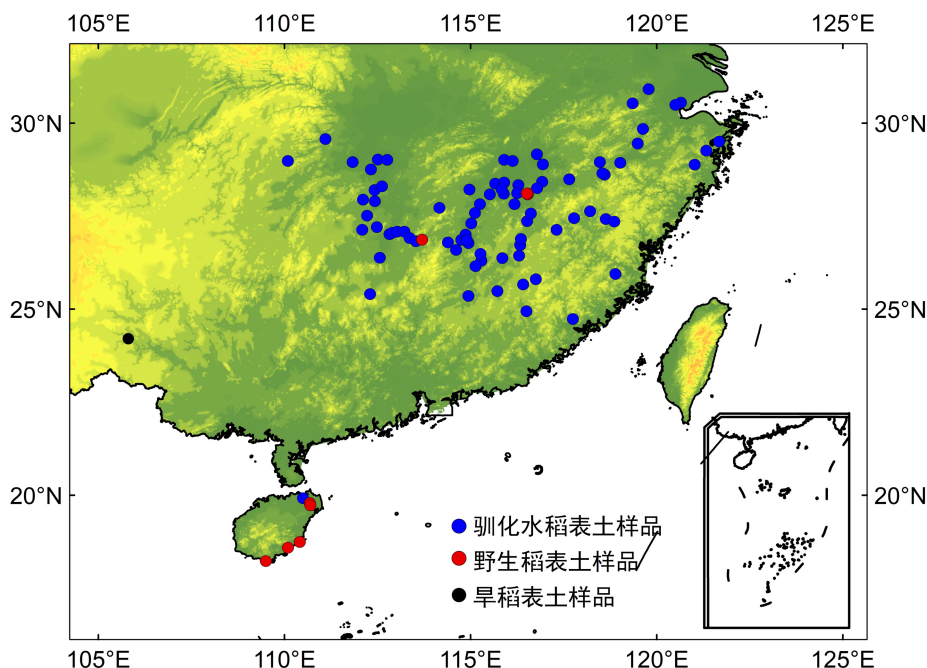
							续表
序号	编号	类别	经度(° E)	纬度(° N)	省份	县(市)	具有 ≥9 个鱼鳞状纹饰的水稻的扇型植硅体比例
26	DTJX5	驯化水稻表土	115.295	26.297	江西	兴国县	58.00%
27	DTJX6	驯化水稻表土	114.942	26.770	江西	信丰县	46.30%
28	DTJX7	驯化水稻表土	115.721	25.476	江西	会昌县	63.93%
29	DTJX8	驯化水稻表土	116.522	27.356	江西	南城县	51.79%
30	DTJX9	驯化水稻表土	116.180	27.816	江西	崇仁县	66.04%
31	DTJX10	驯化水稻表土	115.889	28.103	江西	丰城市	65.00%
32	DTJX11	驯化水稻表土	115.656	28.375	江西	新建县	50.00%
33	DTJX12	驯化水稻表土	117.652	28.491	江西	横峰县	54.00%
34	DTJX13	驯化水稻表土	116.917	28.416	江西	余江县	56.86%
35	DTJX14	驯化水稻表土	116.943	28.889	江西	波阳县	50.00%
36	DTJX15	驯化水稻表土	116.782	29.156	江西	波阳县	52.94%
37	DTJX16	驯化水稻表土	115.904	29.009	江西	新建县	61.54%
38	DTJX17	驯化水稻表土	116.127	28.981	江西	新建县	54.90%
39	DTJX18	驯化水稻表土	114.968	28.210	江西	上高县	62.00%
40	DTJX19	驯化水稻表土	114.163	27.716	江西	宜春市	60.00%
41	DTZJ1	驯化水稻表土	119.775	30.909	浙江	长兴县	52.94%
42	DTZJ2	驯化水稻表土	119.354	30.530	浙江	安吉县	58.00%
43	DTZJ3	驯化水稻表土	119.627	29.841	浙江	桐庐县	*
44	DTZJ4	驯化水稻表土	119.490	29.447	浙江	建德县	51.92%
45	DTZJ5	驯化水稻表土	118.600	28.609	浙江	江山市	55.77%
46	DTZJ6	驯化水稻表土	119.021	28.928	浙江	衢县	56.36%
47	DTZJ7	驯化水稻表土	121.017	28.882	浙江	临海市	64.00%
48	DTZJ8	驯化水稻表土	121.328	29.257	浙江	宁海县	54.90%
49	DTZJ9	驯化水稻表土	121.679	29.495	浙江	象山县	*
50	DTZJ10	驯化水稻表土	120.645	30.553	浙江	桐乡县	56.00%
51	DTZJ11	驯化水稻表土	120.503	30.486	浙江	海宁市	*
52	DTZJ12	驯化水稻表土	118.472	28.953	浙江	常山县	56.86%
53	DTZJ13	驯化水稻表土	118.544	28.651	浙江	江山市	50.00%
54	DTFJ1	驯化水稻表土	118.207	27.630	福建	崇安县	56.36%
55	DTFJ2	驯化水稻表土	117.778	27.438	福建	建阳县	60.78%
56	DTFJ3	驯化水稻表土	117.305	27.135	福建	邵武市	58.49%
57	DTFJ4	驯化水稻表土	116.748	25.799	福建	连城县	66.67%
58	DTFJ5	驯化水稻表土	116.412	25.657	福建	长汀县	50.85%
59	DTFJ6	驯化水稻表土	116.503	24.936	福建	上杭县	63.46%
60	DTFJ7	驯化水稻表土	117.752	24.733	福建	长秦县	70.91%
61	DTFJ8	驯化水稻表土	118.892	25.938	福建	永泰县	49.06%
62	DTFJ9	驯化水稻表土	118.634	27.422	福建	政和县	69.09%
63	DTFJ10	驯化水稻表土	118.865	27.346	福建	政和县	52.94%
64	GX1	旱稻表土	105.805	24.200	广西壮族自治区	田林县	12.00%
65	GX2	旱稻表土	105.805	24.200	广西壮族自治区	田林县	4.00%
66	GX3	旱稻表土	105.805	24.200	广西壮族自治区	田林县	14.00%
67	GX4	旱稻表土	105.805	24.200	广西壮族自治区	田林县	16.00%

注：* 代表样品中未发现水稻扇型植硅体或水稻扇型植硅体不足统计量。
Note: * represents samples found no rice bulliform phytoliths or rice bulliform phytoliths lack of statistics.

3.2 水稻扇型植硅体鱼鳞状纹饰数量的计数标准

明确而统一的鱼鳞状纹饰计数标准, 是利用

水稻扇型植硅体区分野生稻和驯化稻的关键, 原因在于: (1) 水稻扇型植硅体厚度较大, 边缘的鱼

图 4 现代稻田表土研究样品分布图 (部分样品点引自 Huan *et al.*, 2015)Fig. 4 Locations of selected paddy soils (some samples are cited by Huan *et al.*, 2015)

鳞状纹饰呈多排叠层状发育, 镜下调焦的过程中会看到鱼鳞状纹饰呈现不同的层次; (2) 在制片过程中, 并不是每一个扇型植硅体都会露出清晰可数的纹饰, 所以要对其进行甄别。因此选择哪一排鱼鳞状纹饰进行计数, 将直接影响到统计结果。

鉴于此, 王灿和吕厚远(2012)曾建议选择镜下调焦的过程中看到的最顶面的鱼鳞状纹饰进行计数; 在样本的选择上, 一些发育不完全, 形态不对称, 在镜下呈现非平面形态的扇型植硅体个体, 在形态观察中应该予以摒除。但是, 发育扇型植硅体的泡状细胞是成组排列的, 只有中间的那个最大的个体才会呈现对称形态(图 1-C), 所以在鉴定过程中摒除同组发育的其他扇型植硅体可能会影响鱼鳞状纹饰数量整体的代表性。

因此, 在稻田表土植硅体的研究中, 我们对水稻扇型植硅体个体的选择标准做了改进和细化, 具体为: (1) 只要是被确认的水稻扇型植硅体, 无论其平面形态是否对称, 都计数其鱼鳞状纹饰的数量(图 5-A, 5-B); (2) 在光学显微镜下, 当水稻扇型植硅体仅呈现一层清晰的鱼鳞状纹饰时, 计数

该层鱼鳞状纹饰数量(图 5-D-5-F); 如果在制片时扇型植硅体有角度的倾斜, 视野中会出现多层鱼鳞状纹饰的情况, 此时我们计数最表面的一层纹饰数量(图 5-G-5-I); 如果不能清晰的看到扇型植硅体边缘的鱼鳞状纹饰, 则根据镜下调整焦距时出现的阴影(图 5-J-5-L)或者突出的点(图 5-C)进行计数。每个样品计数 50 粒以上扇型植硅体, 然后计算每个样品中具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的扇型植硅体的比例。

明确的扇型植硅体鱼鳞状纹饰计数标准, 可以有效避免样品鉴定过程中主观因素的影响, 提高实验结果的准确性、可重复性、可对比性和可操作性; 另外, 该计数标准不仅将对称和非对称形态的扇型植硅体纳入统计, 还包含了镜下不同平面形态的水稻扇型植硅体, 可以提高鉴定效率。

3.3 水稻扇型植硅体鱼鳞状纹饰数量统计结果

现代表土样品中水稻扇型植硅体含量丰富, 根据新的鉴定标准可以对水稻扇型植硅体进行精确的鉴定。在此次分析的 63 个驯化水稻表土样品中, 在 DTZJ9 和 DTZJ11 中没发现水稻扇型植硅

体, 在 DTZJ3 中仅统计出 20 粒水稻扇型植硅体, 不够统计量, 所以不做进一步的分析(表 1); 此次分析的 4 个旱稻表土中都发现了足够统计量的水稻扇型植硅体(表 1)。

将本研究的结果与 Huan 等(2015)的研究结果进行综合分析, 总体来说(图 6)野生稻生长区表土样品中具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的水稻扇型植

硅体的比例为 $17.5\% \pm 8.3\%$ (Huan *et al.*, 2015), 驯化水稻表土样品的比例是 $57.6\% \pm 8.7\%$, 与早期研究(Huan *et al.*, 2015) 的结果($63.70\% \pm 9.22\%$)在误差范围内一致, 说明中国南方地区驯化水稻中具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的扇型植硅体的比例是一个相对固定的数值, 可以作为指示驯化的标志。

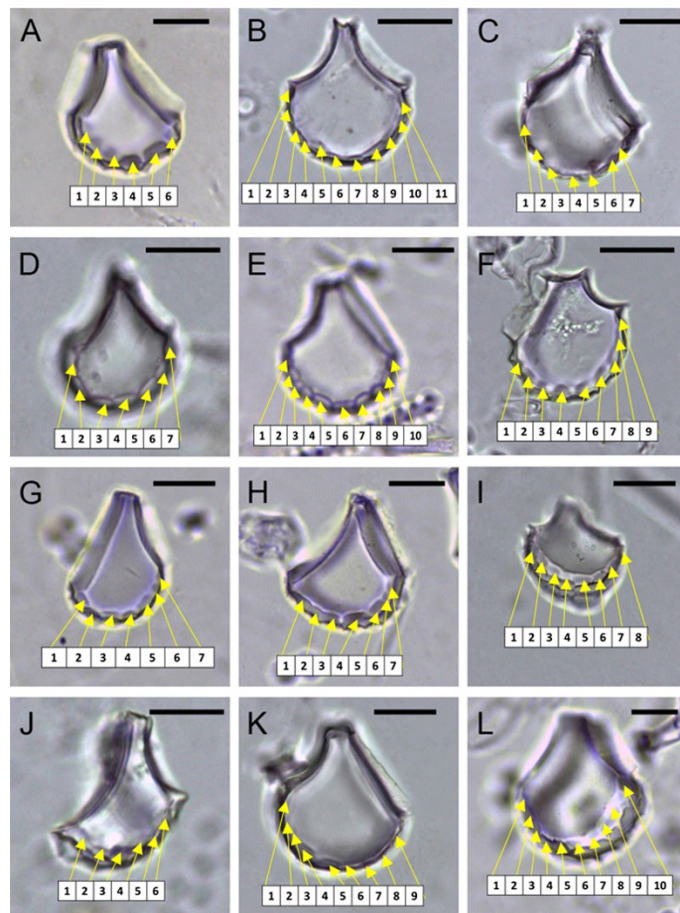


图 5 水稻扇型植硅体边缘的鱼鳞状纹饰计数标准示意图

Fig. 5 Schematic diagram of the counting standard of fish-scale decorations on the edge of rice bulliform phytolith

A, B. 不对称和对称的水稻扇型植硅体都进行鱼鳞状纹饰计数; C. 当鱼鳞状纹饰的平面在镜下被完全遮住时, 根据突出的点或阴影计数; D, E, F. 镜下计数纹饰最理想的状况, 只出现表层且纹饰清晰; G, H, I. 当视野下出现多层清晰的纹饰时, 仅对第一层纹饰进行计数; J, K, L. 当仅能清晰的看到一侧鱼鳞状纹饰时, 另一侧则可根据突出的点或镜下调整焦距计数。比例尺为 20 μm 。

A, B. both asymmetric and symmetrical rice bulliform phytoliths are adopted to fish-scale decoration counting; C. when the decorations are covered due to the angel of phytolith, they can be counted according to the protruding points or shadows; D, E, F. only the surface layer of clear fish-scale decorations appears is the most ideal condition for counting; G, H, I. when multiple layers of clear decorations appear, only the first layer of decorations will be counted; J, K, L. when only one side of the decorations can be clearly seen, the other side can be counted by adjusting the focus or protruding points. Scale bars = 20 μm .

此外, 四个旱稻表土样品中具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的水稻扇型植硅体的比例分别为 4%、12%、14%和 16%, 平均值为 $11.5\% \pm 5.3\%$; 该比例处在野生稻表土的范围中, 但是整体比野生稻

低, 由于目前仅分析了一个地点的四个旱稻表土样品, 样品数量和代表性有限, 所以要进行深入的对比较分析, 需要以后采集更多的样品。但无论如何, 这都是一个新问题, 即如何区分旱稻和野

生稻的扇型植硅体。

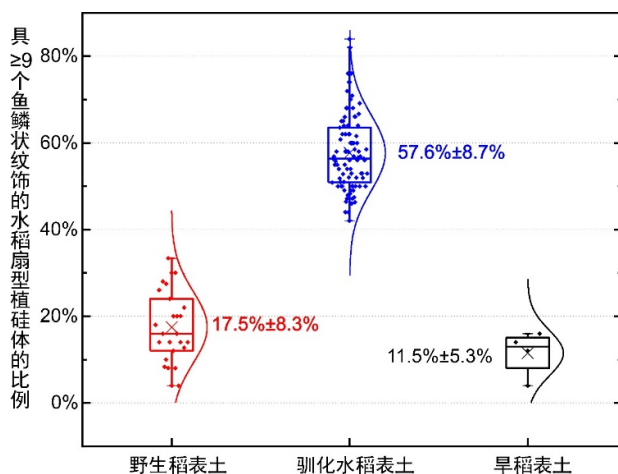


图 6 不同稻田表土中具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的水稻扇型植硅体的比例
Fig. 6 Proportion of rice bulliform phytoliths with ≥ 9 fish-scale decorations in the topsoil of different paddy fields

具体从野生稻生长区表土和驯化水稻表土扇

型植硅体鱼鳞状纹饰数量分布频率来看, 在分析的 26 个野生稻表土样品中共统计 1305 粒水稻扇型植硅体, 这些植硅体鱼鳞状纹饰数量均值为 7.18 ± 1.565 , 其中具有 7 个鱼鳞状纹饰的扇型植硅体频数最高为 335 粒, 其次为具有 8 个鱼鳞状纹饰的扇型植硅体有 300 粒, 具有 10 个及以上的鱼鳞状纹饰的扇型植硅体的频数都不超过 100 粒 (图 7-A); 在分析的 90 个驯化稻表土样品中共统计出 4660 粒水稻扇型植硅体, 这些植硅体具有的鱼鳞状纹饰数量均值为 8.89 ± 1.908 , 其中具有 9 个鱼鳞状纹饰的扇型植硅体频数最高为 1060 粒, 其次为具有 8 个纹饰的植硅体数为 856, 具有 10 个纹饰的植硅体数为 721 (图 7-B); 野生稻表土和驯化稻表土扇型植硅体鱼鳞状纹饰数量分布频率的交点在 8 和 9 之间 (图 7-C), 这说明选择具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的扇型植硅体作为区分野生稻和驯化稻的标准在统计上是合理的。

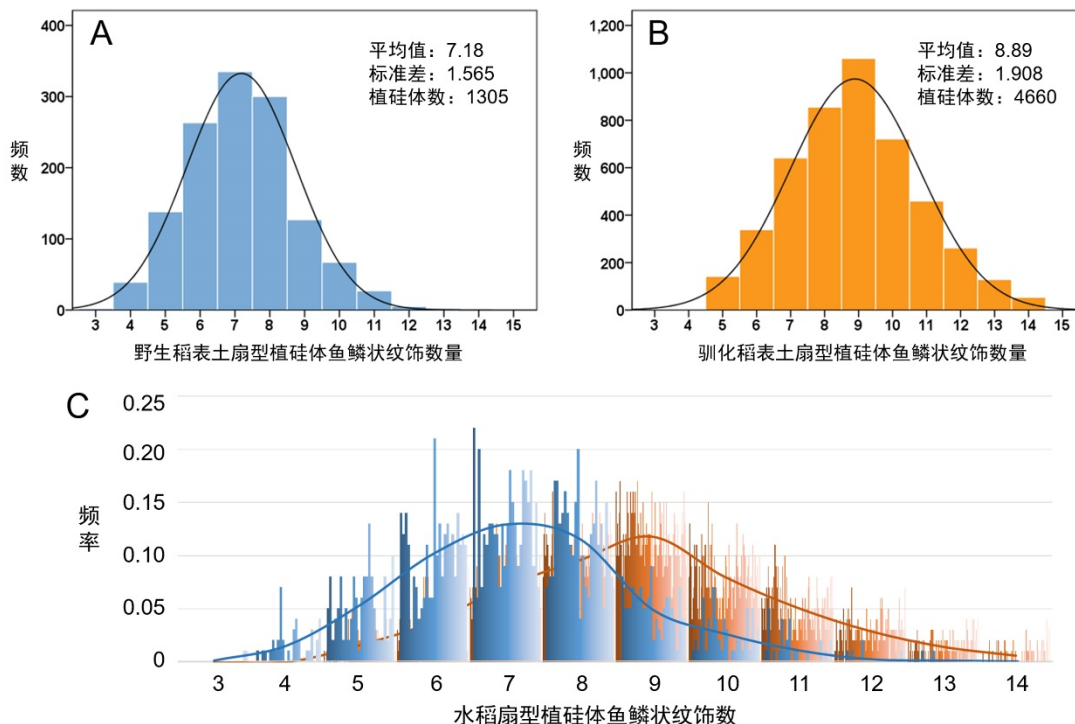


图 7 野生稻和驯化稻表土样品中水稻扇型植硅体鱼鳞状纹饰数量的频数(A、B)和频率(C)分布
Fig. 7 Frequency distribution of the number of rice bulliform phytolith fish-scale decorations in topsoil samples of wild rice (A, B) and domesticated rice (C)

4 鱼鳞状纹饰数量差异机制的可能解释

扇型植硅体来源于禾本科叶片表皮的泡状细胞,水稻中的泡状细胞位于近轴面(上表皮)两个维管束之间(Chauhan *et al.*, 2011),成组出现,中间的细胞最大,两侧的细胞较小。泡状细胞发育体积较大的中央液泡,主要功能是控制叶片的卷曲(Jane and Chiang, 1991; Vecchia *et al.*, 1998),当水分大量流失的时候,泡状细胞会皱缩使叶片卷曲以保持水分;当水分充足时,泡状细胞会充满水分,再次使叶片展平(Parry and Smithson, 1958; 王元军, 2005)。

泡状细胞的形态、大小、数量、排列方式、分布位置以及底部与其相连的无色细胞的特征在禾本科植物之间存在差别,可以为禾本科植物分类提供依据(Ellis, 1976; Alvarez *et al.*, 2008)。无色细胞比泡状细胞体积小,透明且高度液泡化,充斥在维管束和泡状细胞之间(Alvarez *et al.*, 2008),其形状和大小都不同(Ellis, 1976)。鱼鳞状纹饰就是泡状细胞底部受到无色细胞挤压产生的(王灿、吕厚远, 2012),叶片的卷曲会增加这些纹饰的数量。

关于野生稻和驯化稻扇型植硅体中鱼鳞状纹饰数量出现差异的一个可能的机制是,野生稻通常生长在水分充足的沼泽型环境中(董玉琛等, 2006),基本不受水分胁迫,所以叶片卷曲次数少;驯化稻与野生稻生长的土壤水文环境不一样,驯化稻灌浆期必须要放水,需要有适度干早期,造成驯化稻植株挺拔远离水面,叶片卷曲次数增加以保持水分,叶片卷曲造成泡状细胞失水萎焉-皱缩。泡状细胞在反复膨胀-萎焉-皱缩过程中,底部受到无色细胞挤压形成多而明显的凹坑-鱼鳞状纹饰,而且泡状细胞的硅化多集中在适度干旱的灌浆期及以后完成的(Ma and Yamaji, 2006)。

值得注意的是,叶片卷曲不仅与水稻抵抗水分胁迫有关,更重要的是叶片卷曲在水稻育种和提高产量方面意义重大。袁隆平(1997)提出超高产水稻的理想株型,形态上最主要的特点是上部三片功能叶要“长、直、窄、凹、厚”,其中的凹就是指叶片内卷,这样叶片所占空间面积小但整叶的面积却不小,它可以减少群体叶片之间的

遮蔽率,改善群体光合作用效率,为提高产能提供充足的源,所以在早期选择结实率高、产量高的性状时,也就是选择了叶片内卷能力强的高产株型。

可遗传的卷叶性状受到遗传基因的调控,目前已经定位和克隆的水稻卷叶突变体有 31 个,大多数为隐性基因控制,也有受不完全显性或显性基因控制(张俊杰, 2015),从这个角度看,水稻卷叶性状很可能是人类选择的结果,水稻扇型植硅体鱼鳞状纹饰的增加,应该反映了驯化程度增加。然而,学界目前对于不同卷叶基因之间的关系还没有理清,控制卷叶性状的分子调控网络也没有建立,所以对驯化水稻鱼鳞状纹饰数量增加的原因仍将依赖于分子生物学的深入研究。

虽然水稻卷叶的机制为驯化稻扇型植硅体鱼鳞状纹饰数量较多提供了一个植物生理上的解释,但无法说明早稻表土样品中具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的水稻扇型植硅体的比例为何基本落在野生稻范围内的现象。我们推测这是由于早稻和水稻在抗旱性和产量之间存在不同的应对策略造成的(Xia *et al.*, 2019)。早稻抗旱性强但产量低,所以在早稻中与产量相关的基因一直处在与抗旱基因之间的权衡中,而驯化水稻中与产量相关的基因则是主要被选择的对象。

5 结 论

本文总结了水稻扇型植硅体的产生及鉴定特征,回顾了水稻扇型植硅体研究从定性到定量研究的历史;在定量研究方面,明确提出了在光学显微镜视野下统计鱼鳞状纹饰数量的鉴定标准,完善了早期现代野生稻表土和驯化稻表土扇型植硅体鱼鳞状纹饰数量的研究,在增加了 63 个长江中下游地区驯化水稻表土样品的基础上,将驯化水稻田表土样品中具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的扇型植硅体的比例更新为 $57.6\% \pm 8.7\%$,初步发现早稻扇型植硅体中具有 ≥ 9 个鱼鳞状纹饰的比例只有 11% 左右;最后提出了野生稻和驯化稻扇型植硅体鱼鳞状纹饰数量产生差异的可能解释机制。

致谢 评审专家提出的宝贵修改建议; 北京大学邓振华研究员提供旱稻田表土样品; 江西农业科学院唐先干, 中国科学院武汉植物园韩月彭研究员、周雯博士, 华中农业大学邢永忠教授, 中国科学院南京地质古生物研究所毛礼米研究员提供部分稻田表土样品; 贺可洋博士提供重要意见; 在此一并致谢。

参考文献 (References)

- 董玉琛, 刘旭, 郑殿升, 2006. 中国作物及其野生近缘植物: 粮食作物卷. 北京: 中国农业出版社. 1-605.
- 吕厚远, 吴乃琴, 王永吉, 1996. 水稻扇型硅酸体的鉴定及在考古学中的应用. 考古, 4: 82-86, 103.
- 马雪浅, 房江育, 2007. 8 个野生稻种的叶片硅体研究. 西北植物学报, 27: 1531-1536.
- 唐先干, 谢金水, 陈大洲, 刘光荣, 2019. 基于大样本数据的中国水稻扇型植硅体形态特征研究. 古生物学报, 58: 543-551.
- 王灿, 吕厚远, 2012. 水稻扇型植硅体研究进展及相关问题. 第四纪研究, 32: 269-281.
- 王永吉, 吕厚远, 1993. 植物硅酸体研究及应用. 北京: 海洋出版社. 1-228.
- 王元军, 2005. 禾本科植物的泡状细胞. 生物学教学, 30: 7-8.
- 星川清亲, 1980. 蒋彭炎, 许德海译. 解剖图说稻的生长. 上海: 上海科学技术出版社. 1-297.
- 袁隆平, 1997. 杂交水稻超高产育种. 杂交水稻, 12: 1-12.
- 张俊杰, 2015. 水稻卷叶突变体 *sl2* 的遗传分析及泡状细胞发育调控研究. 南京: 南京农业大学博士论文. 1-105.
- 张文绪, 王莉莉, 1998. 7 个稻种叶片硅酸体的研究. 中国农业大学学报, 3: 21-25.
- Alvarez J M, Joecildo F R, Silvia R M, 2008. Bulliform cells in *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert and *Tristachya leio-stachya* Nees (Poaceae): structure in relation to function. Brazilian Archives of Biology and Technology, 51: 113-119.
- Ball T, Chandler-Ezell K, Dickau R, Duncan N, Hart T C, Iriarte J, Lentfer C, Logan A, Lu Hou-yuan, Madella M, Pearsall D M, Piperno D R, Rosen A M, Vrydaghs L, Weisskopf A, Zhang Jian-ping, 2016. Phytoliths as a tool for investigations of agricultural origins and dispersals around the world. Journal of Archaeological Science, 68: 32-45.
- Callaway E, 2014. The birth of rice. Nature, 514: S58-S59.
- Chauhan D K, Tripathi D K, Kumar D, Kumar Y. 2011. Diversity, Distribution and Frequency Based Attributes of Phytolith in *Arundo donax* L. International Journal of Innovations in Biological and Chemical Sciences, 1: 22-27.
- Chen I, Li K T, Tsang C H. 2020. Silicified bulliform cells of Poaceae: morphological characteristics that distinguish subfamilies. Botanical Studies, 61: 5.
- Dong Yu-chen, Liu Xu, Zheng Dian-sheng, 2006. Crops and their wild relatives in China: food crops. Beijing: China Agriculture Press. 1-605 (in Chinese with English abstract).
- Ellis R P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section. Bothalia, 12: 65-109.
- Fujiwara H, 1976. Fundamental studies of plant opal analysis (1): On the silica bodies of motor cell of rice plants and their relatives, and the method of quantitative analysis. Archaeology and Nature Science, 9: 15-29.
- Fuller D Q, Qin Ling, Zheng Yun-fei, Zhao Zhi-jun, Chen Xu-gao, Hosoya L A, Sun Guo-ping. 2009. The domestication process and domestication rate in rice: spikelet bases from the Lower Yangtze. Science, 323: 1607-1610.
- Gu Yan-sheng, Zhao Zhi-jun, Pearsall D M, 2013. Phytolith morphology research on wild and domesticated rice species in East Asia. Quaternary International, 287: 141-148.
- Hoshikawa K, 1980. Translated by Jiang Pen-yan, Xu De-hai. Anatomization and Explanation of Rice Development. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. 1-297 (in Chinese).
- Huan Xiu-jia, Lu Hou-yuan, Wang Can, Tang Xian-gan, Zuo Xin-xin, Ge Yong, He Ke-yang, 2015. Bulliform Phytolith Research in Wild and Domesticated Rice Paddy Soil in South China. PLoS ONE, 10: e0141255.
- Jane W N, Chiang S H, 1991. Morphology and Development of Bulliform Cells in *Arundo Formosana* Hack. Taiwan, 36: 85-97.
- Liu Li, Lee G A, Jiang Le-ping, Zhang Ju-zhong, 2007. Evidence for the early beginning (c. 9000 cal. BP) of rice domestication in China: a response. The Holocene, 17: 1059-1068.
- Lu Hou-yuan, Liu Zhen-xia, Wu Nai-qin, Berne S, Saito Y, Liu Bao-zhu, Wang Luo, 2002. Rice domestication and climatic change: phytolith evidence from East China. Boreas, 31: 378-385.
- Lu Hou-yuan, Wu Nai-qin, Wang Yong-ji, 1996. Identification of fan-shaped phytolith of rice and its application in archaeology. Archaeology, 4: 82-86, 103 (in Chinese).
- Luo Wu-hong, Yang Yu-zhang, Yao Ling, Cheng Zhi-jie, Li Jia, Yin Cheng-long, Zhang Ju-zhong, Lin Liu-gen, Gan Hui-yuan, 2016. Phytolith records of rice agriculture during the Middle Neolithic in the middle reaches of Huai River region, China. Quaternary International, 426: 133-140.
- Ma Jian-feng, Yamaji N, 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. Trends in Plant Science, 11: 392-397.
- Ma Xue-long, Fang Jiang-yu, 2007. Silicas in leaves of eight wild rice species. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 27: 1531-1536 (in Chinese with English abstract).
- Ma Yong-chao, Yang Xiao-yan, Huan Xiu-jia, Wang Wei-wei, Ma Zhi-kun, Li Zhao, Sun Guo-ping, Jiang Le-ping, Zhuang Yi-jie, Lu Hou-yuan, 2016. Rice bulliform phytoliths reveal the process of rice domestication in the Neolithic Lower Yangtze River region. Quaternary International, 426: 126-132.
- Parry D W, Smithson F, 1958. Silicification of bulliform cells in grasses. Nature, 181: 1549-1550.
- Pearsall D M, Piperno D R, Dinan E H, Umlauf M, Zhao Zhi-jun, Benfer R A, 1995. Distinguishing rice (*Oryza sativa* Poaceae) from wild *Oryza* species through phytolith analysis: results of preliminary research. Economic Botany, 49: 183-196.
- Piperno D R, 1988. Phytolith Analysis: An Archaeological and Geological Perspective. London: Academic Press.

- Tang Xian-gan, Xie Jin-shui, Chen Da-zhou, Liu Guang-rong, 2019. The morphological characteristics of fan-shaped phytolith of rice based on large sample. *Acta Palaeontologica Sinica*, 58: 543–551 (in Chinese with English abstract).
- Vecchia F D, Asmar T E, Calamassi R, Rascio N, Vazzana C, 1998. Morphological and ultrastructural aspects of dehydration and rehydration in leaves of *Sporobolus stapfianus*. *Plant Growth Regulation*, 24: 219–228.
- Wang Can, Lu Hou-yuan, 2012. Research progress of fan-shaped phytolith of rice and relevant issues. *Quaternary Sciences*, 32: 269–281 (in Chinese with English abstract).
- Wang Can, Lu Hou-yuan, Zhang Jian-ping, Mao Li-mi, Ge Yong, 2019. Bulliform Phytolith Size of Rice and Its Correlation with Hydrothermal Environment: A Preliminary Morphological Study on Species in Southern China. *Frontiers in Plant Science*, 10: 15.
- Wang Yong-ji, Lu Hou-yuan, 1993. The Study of Phytolith and its application. Beijing: China Ocean Press. 1–228 (in Chinese).
- Wang Yuan-jun, 2005. The bulliform cells of Poaceae. *Biology Teaching*, 30: 7–8 (in Chinese).
- Xia Hui, Luo Zhi, Xiong Jie, Ma Xiao-song, Lou Qiao-jun, Wei Hai-bin, Qiu Jie, Yang Hua, Liu Guo-lan, Fan Long-jiang, Chen Liang, Luo Li-jun, 2019. Bi-directional Selection in Upland Rice Leads to Its Adaptive Differentiation from Lowland Rice in Drought Resistance and Productivity. *Molecular Plant*, 12: 170–184.
- Yuan Long-ping, 1997. Hybrid rice breeding for super high yield. *Hybrid Rice*, 12: 1–12 (in Chinese with English summary).
- Zhang Jun-jie, 2015. A genetic study of a rolling leaf mutant shalot-like 2 reveals complex nature in regulation of bulliform cell development in rice (*Oryza sativa* L.). Nanjing: Nanjing Agricultural University, PhD thesis. 1–105 (in Chinese with English abstract).
- Zhang Wen-xu, Wang Li-li, 1998. Phytoliths in leaves of 7 *Oryza* species. *Journal of China Agricultural University*, 3: 21–25 (in Chinese with English abstract).
- Zhao Zhi-jun, Pearsall D M, Benfer R A, Piperno D R, 1998. Distinguishing rice (*Oryza sativa* poaceae) from wild *Oryza* species through phytolith analysis, II Finalized method. *Economic Botany*, 52: 134–145.
- Zheng Yun-fei, Crawford G W, Jiang Le-ping, Chen Xu-gao, 2016. Rice domestication revealed by reduced shattering of archaeological rice from the Lower Yangtze valley. *Scientific Reports*, 6: 28136.
- Zheng Yun-fei, Dong Yan-jun, Matsui A, Udatsu T, Fujiwara H, 2003. Molecular genetic basis of determining subspecies of ancient rice using the shape of phytoliths. *Journal of Archaeological Science*, 30: 1215–1221.

(责任编辑: 王永栋)