

中国杂草稻种群的发芽期耐冷性研究

杨金玲, 强 胜, 张帮华, 宋小玲, 石志华, 蒋 倩, 戴伟民

(南京农业大学杂草研究室, 南京 210095)

摘要:以中国 75 个杂草稻种群及其对应采样田的水稻品种为试验材料, 研究了不同处理(破除休眠与不破除休眠、常温 25 °C 与低温 15 °C、7 d 测定和 14 d 测定)对种子发芽率的影响。结果表明, 杂草稻的发芽率与对应采样点水稻品种的发芽率呈现极显著相关性。杂草稻破除休眠处理的发芽率显著或极显著高于不破除休眠处理。破除休眠与不破除休眠下, 15 °C 处理的杂草稻种子发芽率均显著高于对应采样田的水稻品种, 证明杂草稻相对于采样田水稻品种具有更强的耐冷性, 可能进化出了新的耐冷性机制。25 °C 处理下杂草稻和对应水稻品种的发芽率均与纬度呈显著或极显著负相关, 表明休眠性有随着纬度的降低而减弱的趋势。

关键词:杂草稻; 水稻; 种子萌发率; 耐冷性

Cold Tolerance of Seed Germination for Weedy Rice Populations in China

YANG Jin-ling, QIANG Sheng, ZHANG Bang-hua,

SONG Xiao-ling, SHI Zhi-hua, JIANG Qian, DAI Wei-min

(Weed Research Laboratory, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095)

Abstract: 75 weedy rice populations and their coexisting cultivars of rice were collected. Seed germination was processed under 8 different treatments including with or without breaking dormancy, normal temperature (25 °C) or low temperature (15 °C), 7 days or 14 days, respectively. The results showed at germination ratio of weedy rice had extremely significant correlation with that of their coexisting cultivars without or with breaking dormancy. Germination ratio of weedy rice with breaking dormancy was significantly or extremely significantly higher than that of weedy rice without breaking dormancy. Without or with breaking dormancy, cold tolerance of weedy rice was stronger than that of coexisting cultivars, which indicated weedy rice might had evolved a novel mechanism of cold tolerance at 15 °C. Furthermore, germination ratio of weedy rice and their coexisting cultivars at 25 °C had negative correlation with latitude, which showed weaker dormancy with decreasing latitude.

Key words: weedy rice; rice; seed germination ratio; cold tolerance

低温冷害是水稻 (*Oryza sativa* L.) 生产中普遍突出的非生物逆境^[1-3]。起源于热带和亚热带地区的水稻, 属于喜温植物, 比其他粮食作物如小麦 (*Triticum aestivum* L.)、大麦 (*Hordeum vulgare* L.) 等对低温更敏感^[4]。全球每年受低温冷害的水稻面积达 1500 万 hm^2 以上^[5]。中国每年因低温冷害造成的水稻减产高达 30 亿 ~ 50 亿 kg ^[6]。筛选并聚合

耐冷性强的基因是当前培育耐冷性水稻品种的最重要途径之一^[4]。H. B. Li 等^[7]研究表明, 低温发芽率 (23 °C 和 23.6 °C) 与成熟期耐冷性、幼苗期耐冷性与成熟期耐冷性、插秧期耐冷性与开花期耐冷性均呈显著正相关。C. Ye 等^[8]选用 17 种不同来源水稻在不同生理期进行低温试验, 结果表明不同生长期之间耐冷性是相关的, 发芽期 (15 °C) 和幼苗期耐

收稿日期: 2016-04-12 修回日期: 2016-06-01 网络出版日期: 2016-12-16

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20161216.0926.002.html>

基金项目: 2013 公益性行业 (农业) 科研专项 (201303022); 转基因生物新品种培育科技重大专项 (2016ZX08011-001, 2009ZX08012-020B); 国家自然科学基金 (30800604); 国家重点研发计划 (2016YFC1201202)

第一作者主要从事杂草稻生物学研究。E-mail: jinlingyang123456@163.com

通信作者: 戴伟民, 主要从事农田杂草适应进化机制和转基因水稻生态安全。E-mail: daiweimin4@njau.edu.cn

冷品种在孕穗期和开花期也表现耐冷。金铭路等^[9]以 204 份中国水稻微核心种质为试验材料,进行了水稻发芽期(14 °C)、芽期、幼苗期、孕穗期等耐冷性鉴定及其相关性分析,结果表明低温下发芽期耐冷性和芽期耐冷性强的水稻种质一般表现为较强的孕穗期耐冷性。

杂草稻在稻田中受到外界环境的自然选择,已进化出适应环境的新机制^[10]。H. B. Xia 等^[11]通过研究 35 个杂草稻种群(热带地区 5 个,温带地区 30 个)在 25 °C 下的种子发芽率,结果表明温带地区杂草稻没有或弱休眠性。进一步分析了其中 18 个杂草稻种群的耐冷性,发现杂草稻已经进化出通过改变自身种子萌发的必需温度,以抵御不利的生长环境的新机制,且萌发必需温度与当地生境温度在纬度梯度上存在有显著相关性。N. Yao 等^[12]分析没有落粒性的水稻明恢 86 与强落粒性的杂草稻 WD1292 的 F₂ 后代,发现 3 个落粒性相关的数量性状位点(QTL) *wd-qsh1*、*wd-qsh3*、*wd-qsh5* 分别位于 1、3、5 号染色体上。对比分析表明这 3 个落粒性位点与之前研究的主要落粒性位点(*SH4*、*qSH1*、*sh-h*、*SHAT1*)没有重叠。这表明杂草稻通过独立进化产生适应环境的新机制,从而更能适应多样化的农田环境。

表 1 杂草稻和对应水稻样点信息

Table 1 Sample information of weedy rice and corresponding rice cultivars

省(市) Province (City)	样点信息 Sample information	种群编号 Population number	水稻 Cultivar	籼粳 类型 Type	样品量 Accessions number	经度(°E) Longitude	纬度(°N) Latitude
黑龙江	齐齐哈尔市甘南县 1	WRHL008	垦鉴 9031	粳	19	123.507	47.922
	黑河市爱辉区前拉腰子村	WRHL009	黑粳 8 号	粳	19	127.422	49.934
	佳木斯市建国乡	WRHL010	垦稻 9934	粳	20	130.566	46.880
	哈尔滨市五常市安家镇	WRHL011	松粳 9 号	粳	20	127.080	45.057
	齐齐哈尔市甘南县胜利村 2	WRHL013	垦鉴 9031	粳	18	124.307	48.427
吉林	长春市双阳区新安镇	WRJL006	秋田小町	粳	20	125.680	43.750
	通化市梅河口市红梅镇	WRJL007	吉农引 6 号	粳	16	125.632	42.430
	松原市宁江区单家围子村	WRJL008	吉粳 88	粳	15	124.788	45.110
辽宁	敦化市贤儒镇	WRJL013	延粳 26	粳	18	128.151	43.247
	沈阳市沈北新区救兵台村	WRLN003	辽粳 294	粳	16	123.362	42.044
	丹东市振兴区安民镇西安民村	WRLN004	丹粳 9 号	粳	20	124.301	39.985
	盘锦市盘山县大荒乡	WRLN007	富禾 70	粳	23	122.128	41.358
新疆	铁岭市铁岭县小莲花村	WRLN009	辽粳 9 号	粳	25	123.776	42.227
	温宿县水稻农场乡	WRXJ004	越光	粳	20	80.239	41.277
	察布查尔锡伯县绰霍尔乡	WRXJ005	90-13	粳	20	81.151	43.871
	霍城 66 团场	WRXJ007	农林 315	粳	20	81.094	43.965
	米东区羊毛工镇柳树庄村	WRXJ009	良粳 5 号	粳	20	87.652	43.977

中国是水稻原产地之一,水稻分布跨越热带、亚热带、暖温带、中温带、寒温带^[13]。本研究对中国(80°~131°E, 18°~53°N)的 75 个杂草稻种群及其对应采样田的水稻品种,进行 8 个处理(破除休眠与不破除休眠、常温 25 °C 与低温 15 °C、7 d 测定和 14 d 测定)的种子发芽率试验,确定中国杂草稻的耐冷性及其比对应采样田的水稻品种是否具有更强的耐冷性。

1 材料与方法

1.1 材料

根据我国稻区分布,选取南京农业大学杂草实验室 2009–2012 年采集的分布全国的 75 个杂草稻种群和对应采样田水稻样品(表 1)。相邻采样点间隔至少 10 km,每种群采集 8~33 个单株,每个样品之间相隔约 10 m。为了排除环境、种子成熟度和母性因素对杂草稻种子休眠性的影响,2013 年将 75 个杂草稻种群和对应采样田水稻样品统一种植于南京农业大学江浦农场水稻实验田,按照随机机组设计,每种群中每株系样品取 50 粒种子育秧,1 个月后移栽,每株间距 30 cm,行间距 40 cm,2 行区,每行 6 株。抽穗后 40 d 12 株混合收获,种子室温 25 °C 保存 30 d 后进行萌发试验。

表 1(续)

省(市) Province (City)	样点信息 Sample information	种群编号 Population number	水稻 Cultivar	籼粳 类型 Type	样品量 Accessions number	经度(°E) Longitude	纬度(°N) Latitude
宁夏	石嘴山市平罗县通伏乡	WRNX001	D10	粳	20	106.538	38.735
	银川市兴庆区掌政镇	WRNX002	富源 4 号	粳	20	106.361	38.405
	吴忠市大坝镇大坝三队	WRNX005	D10	粳	20	105.980	37.961
	中卫市沙坡头区迎水桥镇	WRNX010	D10	粳	20	105.134	37.507
甘肃	张掖市甘州区乌江镇平原村	WRGS001	宁粳 1 号	粳	20	100.426	39.071
山西	忻州市代县新高乡南门苑村	WRSA001	辽粳 371	粳	20	112.976	39.030
	太原市晋源区晋祠镇王郭村	WRSA003	晋稻 7 号	粳	20	112.441	37.678
山东	济宁市安居镇西五里营村	WRSD003	临稻 11 号	粳	20	116.496	35.371
	枣庄市台儿庄区三里庄村	WRSD004	临稻 10 号	粳	20	117.604	34.757
	临沂市郯城县马头镇二郎村	WRSD002	临稻 16 号	粳	20	118.293	34.616
河北	济宁市鱼台县老砦乡	WRSD001	珍稻 88	粳	20	116.759	34.926
	唐山市滦南县胡各庄镇戚庄村	WRHE001	盐丰 47	粳	20	118.653	39.392
河南	秦皇岛市抚宁县东河南小庄村	WRHE002	盐丰 47	粳	20	119.374	39.781
	信阳市新县新集镇塘洼村	WRHN001	两优 1128	籼	21	114.898	31.616
安徽	信阳市侯川县来龙乡府庙村	WRHN002	II 优航 1 号	籼	17	115.142	32.295
	马鞍山市当涂县	WRAH017	皖稻 92	粳	21	118.505	31.570
江苏	宣城市宣城市绩溪县伏岭镇胡方村	WRAH026	Y 两优 6 号	籼	21	118.734	30.139
	常州市溧阳市上兴镇	WRJS044	武运粳 23	粳	19	119.256	31.526
	南通市海门市江心沙农场	WRJS050	淮粳 6 号	粳	17	121.095	31.815
	扬州市邗江区汉河镇	WRJS054	淮粳 6 号	粳	20	119.386	32.339
	盐城市射阳县泗明镇张庄	WRJS099	淮稻 5 号	粳	20	120.089	33.865
	连云港市赣榆县沙河镇竹林村	WRJS064	武连粳 6 号	粳	20	118.986	34.717
	徐州市邳州市唐山村	WRJS065	中稻 1 号	粳	20	117.891	34.205
	淮安市淮安区流均镇	WRJS070	淮稻 5 号	粳	19	119.511	33.441
	苏州市相城区高塘村	WRJS077	武运粳 23	粳	21	120.718	31.442
	南京市溧水县城南	WRJS079	武运粳 23	粳	20	119.012	31.631
上海	崇明县长江农场	WRSH002	03123	粳	20	121.707	31.675
浙江	嘉兴市	WRZJ008	嘉绍 3 号	粳	20	120.764	30.763
广西	柳州市柳江县成团镇	WRGX001	桂优 23	籼	20	109.241	24.258
	玉林市陆川县温泉镇关田村	WRGX002	粤优 1 号	籼	20	110.261	22.287
	钦州市钦南区犀牛脚镇新联村	WRGX006	博优 211	籼	20	108.746	21.642
	柳州市柳北区沙塘镇江湾村	WRGX009	金优 99	籼	20	109.378	24.449
	桂林市象山区二塘乡唐家村	WRGX014	博优 938	籼	20	110.262	25.210
贵州	安顺市普宁县	WRGZ003	滇杂 31	粳	20	105.943	26.229
	六盘水市水城县滥坝镇明洞村	WRGZ009	毕粳 37 号	粳	20	104.974	26.540
	六盘水市水城县住武村	WRGZ010	毕粳 37 号	粳	20	104.984	26.530
江西	上饶市灵溪镇松山村	WRJX005	T 优 898	籼	20	118.047	28.494
	南昌市新建县昌邑乡鄱阳湖稻区	WRJX006	嘉育 948	粳	20	116.062	29.017
	南昌市新建县恒湖农场	WRJX007	丰华占	粳	20	116.074	28.991
四川	绵阳江油	WRSC002		籼	33	104.771	31.781
湖南	益阳市石林村	WRHU011	黄华粘	籼	25	112.341	28.538
海南	东方市罗带村	WRHA008	香占	粳	20	108.652	19.095
	陵水县	WRHA014	科 63 号	籼	20	110.032	18.537
	儋州市光村镇	WRHA016	博优 II 108	籼	12	109.487	19.814
	海口市琼山区红旗镇	WRHA020	杂优 628	籼	21	110.513	19.818

表 1(续)

省(市) Province (City)	样点信息 Sample information	种群编号 Population number	水稻 Cultivar	籼粳 类型 Type	样品量 Accessions number	经度(°E) Longitude	纬度(°N) Latitude
广东	湛江市徐闻县	WRGD035	深优 9516	籼	8	110.156	20.344
	肇庆市高要市金渡镇西头村	WRGD036	杂优 98	籼	21	112.538	23.029
	阳江市江城区白沙镇埠头村	WRGD039	粤香占	籼	20	112.323	21.838
	茂名市公馆镇蔗园村	WRGD040	粤晶丝苗	籼	20	110.842	21.680
	梅州市梅县南口镇车陂村	WRGD054	明优 06	籼	20	116.013	24.283
	河源市东源县双江镇龙镇村	WRGD058	丰两优 1 号	籼	20	114.746	23.788
云南	丽江市古城区大研镇文智村	WRYN009	丽粳 11 号	粳	20	100.252	26.811
	昭通市昭阳区旧圃镇沙坝村	WRYN013	合选 5 号	粳	20	103.673	27.367
	大理市凤仪镇石龙	WRYN017	凤稻 21	粳	20	100.312	25.584
	昆明市五华区沙朗乡北村	WRYN021	云粳 29	粳	20	102.663	25.161
	玉溪市元江县琳琅村	WRYN023	绵香 56	籼	20	101.980	23.623
福建	龙岩长汀县河田镇中街村	WRFJ001	宜优 673	籼	11	116.432	25.666

1.2 种子萌发检测

设 8 个处理,具体处理温度(25 °C/15 °C)、处理方式(不破除休眠处理/破除休眠)以及处理天数(7 d/14 d),详见表 2。破除休眠采用 50 °C 恒温箱内高温处理 48 h^[9]。种子萌发利用直径 9 cm 的培养皿,内垫 2 层滤纸,每个培养皿中放置 30 粒饱满种子,加入 6 mL 去离子水,3 次重复,用保鲜袋密封。植物培养箱(Percival E-26 H0)中培养,每天 12 h 光照和 12 h 黑暗。分别在 7 d 和 14 d 后测定发芽数。种子胚根或胚芽总长度大于 0.3 cm 的种子列为发芽种子,计算种子发芽率^[14]。

表 2 8 个处理下种子萌发试验

Table 2 Germination experiments under 8 different treatments

处理 Treatment	温度(°C) Temperature	是否破除休眠性 Breaking dormancy or not	时间(d) Time
T1	25	否	7
T2	25	否	14
T3	25	是	7
T4	25	是	14
T5	15	否	7
T6	15	否	14
T7	15	是	7
T8	15	是	14

1.3 数据分析

使用地理信息处理软件 Arcgis 10.0 制作采样点图;种子萌发率(%)=(发芽粒数/供试总粒

数)×100%,使用 Excel 2010 制作数据表格和作图。双变量的 pearson 相关性分析、独立样本 *T* 检验和配对样品 *T* 检验在 SPSS 20.0 中完成(双侧检验,bootstrap 1000),接着 Origin 8.0 中完成作图。

2 结果与分析

2.1 杂草稻和对应采样田水稻品种的种子萌发率

25 °C 不破除休眠处理下,7 d 时杂草稻及对应采样田的水稻品种中萌发率最低分别为 73.89%、72.22%,最高均达到 100%,平均萌发率分别为 94.57%、94.33%,变异系数分别为 5.51%、6.28%(图 1 T1);14 d 时杂草稻及对应采样田的水稻品种萌发率最低分别为 88.89% 和 83.33%,最高均达到 100%,平均萌发率分别为 97.13% 和 96.48%,变异系数分别为 2.59% 和 3.96%(图 1 T2)。

15 °C 不破除休眠处理下,7 d 时杂草稻及对应采样田的水稻品种萌发率最低均为 0,最高为 49.44%、35.56%,平均萌发率分别为 3.78%、1.14%,变异系数分别为 7.80%、4.29%(图 1 T5);14 d 时杂草稻及对应采样田的水稻品种萌发率最低分别为 15.93%、12.22%,最高为 98.89%、100%,平均萌发率分别为 76.29%、67.27%,变异系数分别为 20.59% 和 22.06%(图 1 T6)。其中云南元江的杂草稻种群(WRYN023)及其对应采样田的水稻品种最耐冷,15 °C 处理下 7 d 平均萌发率分别达 49.44% 和 35.56%,14 d 平均萌发率分别为 96.67% 和 91.11%。

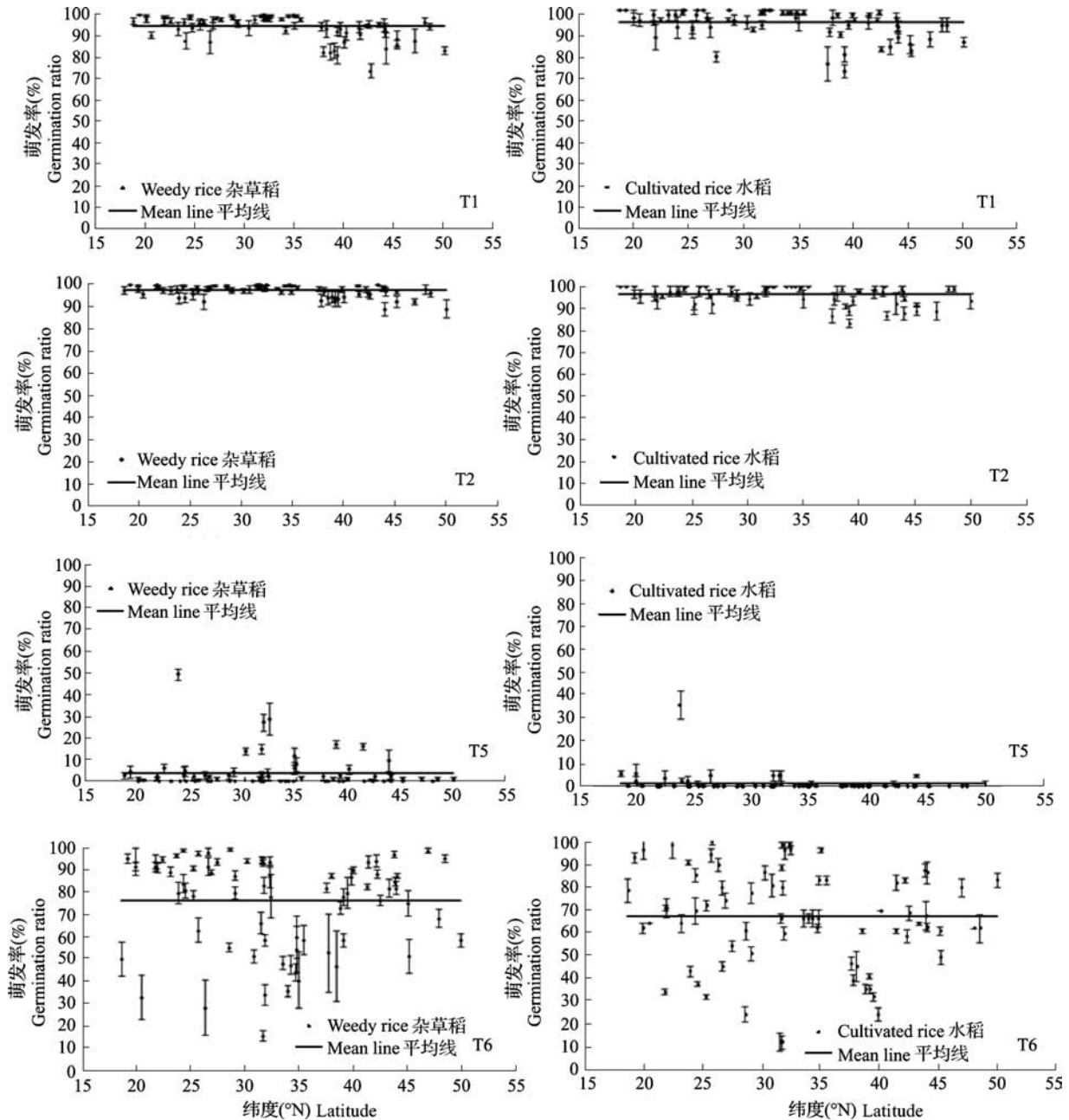


图 1 不破除休眠处理下杂草稻和对应水稻的种子萌发率

Fig. 1 Seed germination ratio of weedy rice and coexisting cultivars without breaking dormancy

不破除休眠处理下对杂草稻与对应采样田的水稻品种的萌发率进行 Pearson 相关性分析,结果表明不论 25 °C 还是 15 °C,杂草稻与对应采样田的水稻品种萌发率均呈现正相关性。分别是杂草稻 T1 与水稻 T1 ($r=0.343, P=0.001$);杂草稻 T2 与水稻 T2 ($r=0.221, P=0.001$);杂草稻 T5 与水稻 T5 ($r=0.140, P=0.035$);杂草稻 T6 与水稻 T6 ($r=0.258, P=0.000$)。

25 °C 破除休眠处理下,7 d 时杂草稻及对应采样田的水稻品种萌发率最低分别为 91.67%、

91.11%,最高均达到 100%,平均萌发率分别为 97.03%、97.08%,变异系数分别为 2.35%、2.54% (图 2 T3);14 d 后杂草稻及对应采样田的水稻品种萌发率最低均为 92.22%,最高均达到 100%,平均萌发率分别为 97.74%、97.32%,变异系数分别为 1.94%、2.60% (图 2 T4)。

15 °C 破除休眠处理下,7 d 时杂草稻及对应采样田的水稻品种萌发率最低均为 0,最高达到 95%、71.11%,平均萌发率分别为 7.47%、3.53%,变异系数分别为 14.62%、9.26% (图 2 中 T7);14 d 后

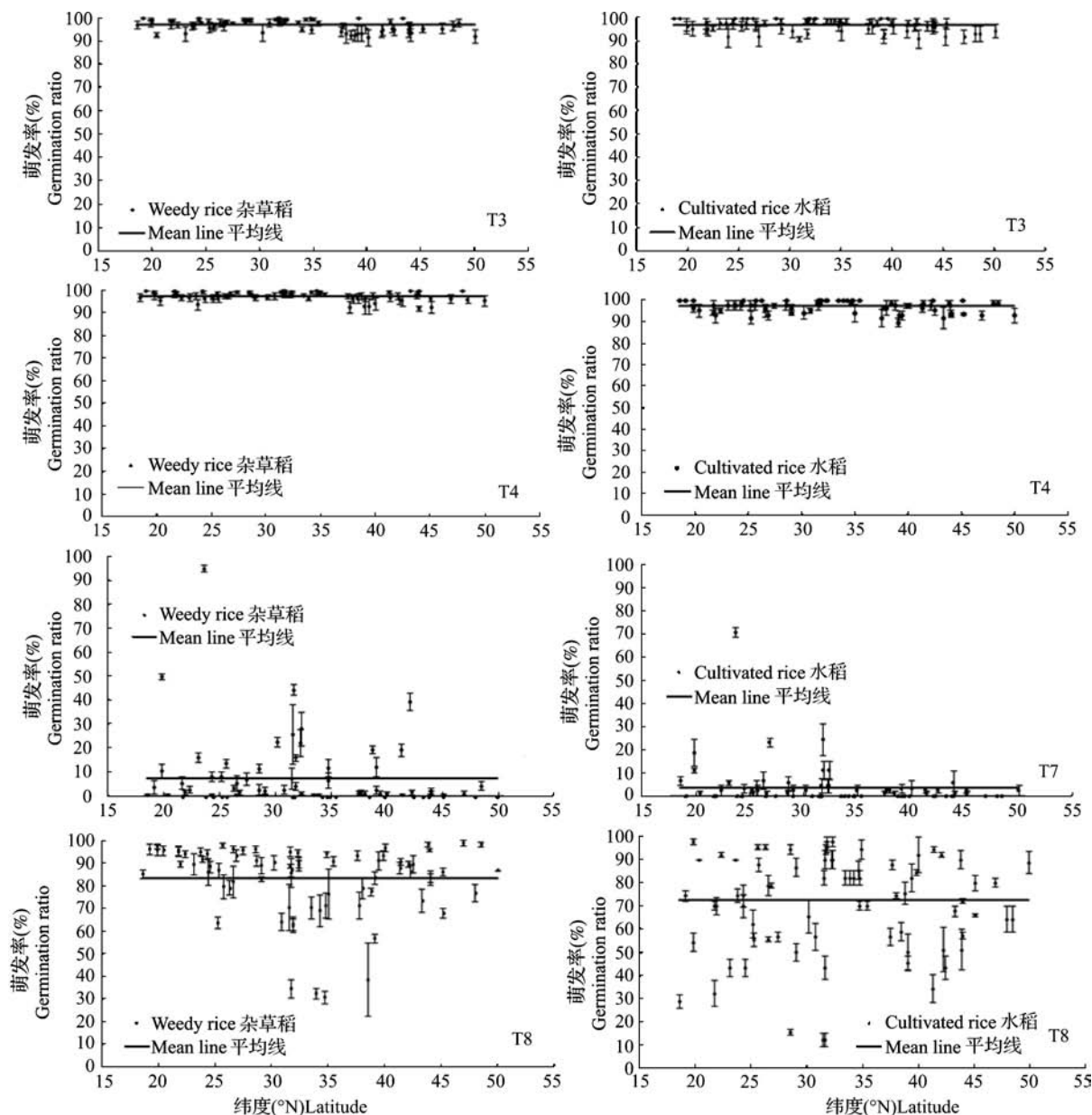


图 2 破除休眠处理下杂草稻和对应水稻的种子萌发率

Fig. 2 Seed germination ratio of weedy rice and coexisting cultivars with breaking dormancy

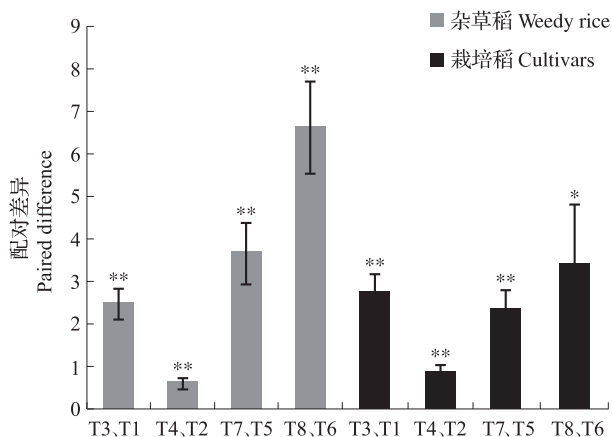
杂草稻及对应采样田的水稻品种萌发率最低分别为 30.56%、12.22%，最高达到 98.89%、97.78%，平均萌发率分别为 83.17%、71.32%，变异系数分别为 15.57%、21.50%（图 2 T8）。其中云南元江的杂草稻种群（WRYN023）及其对应采样田的水稻品种最耐冷，15℃处理下 7 d 平均萌发率分别达 95% 和 71.11%，14 d 平均萌发率分别为 95% 和 90%。

对破除休眠处理下对杂草稻与对应采样田的水稻品种的萌发率进行 Pearson 相关性分析，结果表明除 T8（15℃破除休眠处理后 14 d 萌发率）没有相关性，其他处理均呈极显著正相关。分别是杂草稻

T3 与水稻 T3 ($r = 0.599, P = 0.000$)；杂草稻 T4 与水稻 T4 ($r = 0.191, P = 0.004$)；杂草稻 T7 与水稻 T7 ($r = 0.702, P = 0.000$)；杂草稻 T8 与水稻 T8 ($r = 0.087, P = 0.196$)。

2.2 弱休眠对杂草稻和对应采样田水稻品种的萌发率影响

在破除休眠与不破除休眠处理下，分别对杂草稻的萌发率和水稻的萌发率进行配对样品 *T* 检验分析（图 3），表明杂草稻破除休眠的萌发率极显著高于不破除休眠的萌发率。同样，水稻萌发率，除 T8（15℃14 d 处理）为显著差异外，其余均为极显著高于不破除休眠处理。



T3, T1: 25 °C 处理 7 d 后破休眠、不破休眠之间的配对样品 *T* 检验;
T4, T2: 25 °C 处理 14 d 后破休眠、不破休眠之间的配对样品 *T* 检验;
T7, T5: 15 °C 处理 7 d 后破休眠、不破休眠之间的配对样品 *T* 检验;
T8, T6: 15 °C 处理 14 d 后破休眠、不破休眠之间的配对样品 *T* 检验。

** : 在 0.01 水平上显著; * : 在 0.05 水平上显著, 下同

T3, T1 represents paired sample *T* test of weedy rice/cultivar at 25 °C with breaking dormancy and without breaking dormancy after 7 days, T4, T2 represents paired sample *T* test of weedy rice/cultivar at 25 °C with breaking dormancy and without breaking dormancy after 14 days, T7, T5 represents paired sample *T* test of weedy rice/cultivar at 15 °C with breaking dormancy and without breaking dormancy after 7 days, T8, T6 represents paired sample *T* test of weedy rice/cultivar at 15 °C with breaking dormancy and without breaking dormancy after 14 days.

** indicates significance at the 0.01 level,

* indicates significance at the 0.05 level, the same as below

图 3 破休眠与不破休眠的杂草稻与水稻的配对样品 *T* 检验

Fig. 3 The paired sample *T* test of weedy rice and coexisting cultivars with and without breaking dormancy

2.3 杂草稻与对应采样田水稻品种的种子萌发率比较

对杂草稻与对应采样田的水稻品种的萌发率, 进行独立样本 *T* 检验(图 4)。在 25 °C 下(处理 T1、T2、T3、T4), 杂草稻与对应采样田的水稻品种的萌发率之间没有显著差异。而在 15 °C 下(处理 T5、T6、T7、T8), 杂草稻萌发率极显著高于对应采样田的水稻品种。结果表明, 中国杂草稻比其对应采样田水稻品种具有更强的耐冷性。

2.4 杂草稻和对应采样田水稻品种的种子萌发率与经纬度的关系

杂草稻的双变量的 pearson 相关性分析, 在 25 °C 处理下萌发率与纬度呈显著或极显著负相关(表 3)。说明随着纬度的增加, 杂草稻萌发率降低。

对应采样田的水稻品种的双变量的 pearson 相关性分析, 在 25 °C 处理下, 除 T4(25 °C 破除休眠萌发 14 d)外, 萌发率与纬度也呈显著或极显著负相关

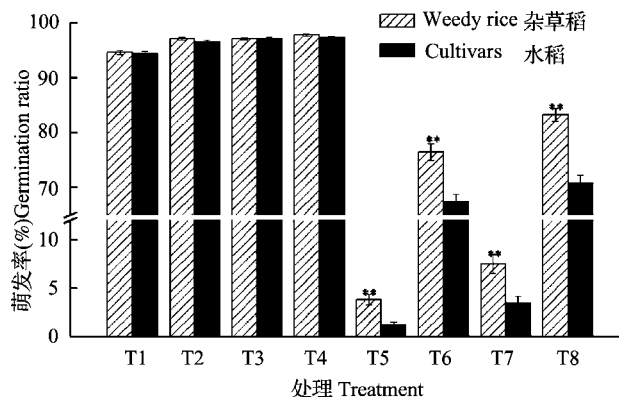


图 4 杂草稻与对应水稻的独立样本 *T* 检验

Fig. 4 Independent-Samples *T* test of weedy rice and coexisting cultivars

(表 3), 说明随着纬度的增加, 水稻品种萌发率降低。在 15 °C 处理下, 只有 T7(15 °C 破除休眠萌发 7 d)的萌发率与纬度呈显著负相关, 其余无显著相关。

表 3 杂草稻/对应水稻的种子萌发率与经纬度的相关关系

Table 3 Pearson correlation between seed germination of weedy rice/coexisting cultivars and longitude/latitude information

	处理 Treatment	经度 Longitude	纬度 Latitude
杂草稻 Weedy rice	T1	0.011	-0.486**
	T2	0.017	-0.388**
	T3	0.115	-0.392**
	T4	-0.058	-0.270*
	T5	-0.159	-0.076
	T6	-0.140	-0.076
	T7	-0.131	-0.190
	T8	-0.101	-0.150
水稻 Cultivars	T1	0.055	-0.398**
	T2	0.127	-0.316**
	T3	-0.059	-0.290*
	T4	0.158	-0.178
	T5	-0.161	-0.212
	T6	0.047	-0.124
	T7	-0.214	-0.237*
	T8	0.171	0.047

3 讨论

3.1 杂草稻可能进化出了比对应采样田水稻品种更强的发芽期耐冷性

杂草稻的起源有多种假说:(1)水稻品种、品系甚至亚种间的杂交后代分离、基因重组或回复突变等产生野生性状即返祖遗传的假说^[15-24];(2)野生稻在农田系统中经历了不断地筛选和适应而产生的杂草

类群^[25-26]; (3)野生稻与粳型或籼型水稻种间杂交的后代;在亚洲,水稻 *Oryza sativa* L. 和其野生稻祖先 *Oryza rufipogon* Griffith 之间容易发生杂交^[27]。目前关于中国杂草稻的起源,较多的研究支持第1种假说^[15,18-19,28-29]。本研究在 25 °C 下,无论破除休眠还是不破除休眠,杂草稻与对应水稻品种的种子萌发率之间均没有显著差异(图4),并且萌发率之间呈现出极显著相关性,这一结果支持了中国杂草稻来自水稻品种的假说。

H. B. Xia 等^[11]研究了来自不同纬度地区的 18 个杂草稻居群在不同温度人工气候箱培养下的种子萌发率,当处理温度达到 14 °C 时,所有杂草稻种群种子萌发率已超过 90%,而水稻品种只有一半达到 50%,说明杂草稻比水稻品种具有较强的耐冷性。高男等^[30]在对北方杂草稻低温发芽特性进行研究时发现北方杂草稻具有较强的低温发芽特性,而对照水稻样品的耐冷性很弱。陈惠哲等^[31]通过对丹东杂草稻的耐冻能力和低温发芽特性的研究说明杂草稻与常规的水稻相比有较明显差异,能够更好地适应冷害环境。本研究通过 15 °C 对中国杂草稻与对应采样田水稻品种进行低温萌发试验,独立样本 *T* 检验结果表明杂草稻低温萌发率极显著或显著高于对应采样田水稻品种(图4 T5、T6、T7、T8)。表明杂草稻相对于采样田水稻品种具有更强的耐冷性,可能进化出了新的耐冷性机制。

3.2 弱休眠性提高了杂草稻和对应采样田水稻品种的萌发率

休眠性对杂草稻的主要作用是使杂草稻种群增强了对外界环境的适应能力,从而增加种群生存能力^[14,32]。不同来源杂草稻种子具有不同程度的休眠性^[16,33-35]。J. Oard 等^[36]将收获美国杂草稻种子在 23 °C 后熟后,30 °C 培养箱中培养 14 d,种子萌发率仅 0~0.8%,8 周后萌发率最高仅 42%。J. C. Delouche 等^[37]报道美国杂草稻收获 3 d 后,有些样品萌发率超过 60%。意大利和越南的杂草稻种子收获后 20 d 萌发率才超过 50%^[33-34]。H. B. Xia 等^[11]在 28 °C 人工气候箱中对不同来源地的 35 个杂草稻居群进行萌发试验,结果显示温带地区的杂草稻平均种子萌发率为 86.8%,热带地区的杂草稻种子平均萌发率为 8.9%,说明温带地区杂草稻没有或弱休眠性,热带地区杂草稻有强休眠性。

本研究对我国 75 个杂草稻种群和对应采样田的水稻样品进行检测,7 d 时杂草稻及水稻萌发率

最低分别为 73.89%、72.22%,最高均达到 100%;14 d 时杂草稻及水稻萌发率最低分别为 88.89% 和 83.33%,最高达到 100%,均表现为无休眠性或者轻度休眠,这与 H. B. Xia 等^[11]的结果相似。进一步分析了杂草稻破除休眠后低温萌发率与不破除休眠低温萌发率比较表明,破除休眠后杂草稻低温萌发率显著提高,说明轻度的休眠性能显著提高耐冷性(图3)。

3.3 杂草稻萌发率与经纬度的相关性

种子休眠性和耐冷性除了受到物种本身遗传物质的控制外,与其长期生长环境也有关系^[38-40]。同一品种由于生长环境条件的不同会导致休眠和耐冷机制及相关基因表达方式或程度上的差异^[39]。C. C. Baskin 等^[41]通过对 3580 个物种进行数据收集分析,发现在热带亚热带地区,随着降雨量和温度的降低(与赤道距离的增加),非休眠性降低,休眠性增加。在温带和极地地区,常绿阔叶林、落叶林、干草原、沙漠等地非休眠性也随着降雨量和温度的降低而降低。本研究结果表明,25 °C 下杂草稻和对应采样田水稻品种的种子萌发率与纬度呈显著或极显著负相关,即随着纬度增加,种子萌发率降低,休眠性增加,这与 C. C. Baskin 等^[41]的调查结果相似。崔迪等^[42]在对低温胁迫下粳稻选育品种耐冷性性状的鉴定评价中指出,比较我国各省份品种间耐冷性差异时发现品种耐冷性与其来源地的关系密切性较低,没有呈现出规律。A. R. Baruah 等^[43]研究指出粳稻在发芽期的萌发率在温带和热带亚热带不同地区差异不大,并且发芽期耐冷性与品种来源地纬度没有相关性。本研究在比较我国杂草稻种群与对应采样田水稻品种的低温萌发率与其来源地的关系时发现也没有呈现出一定规律(表3)。

参考文献

- [1] Yoshida R, Kanno A, Sato T, et al. Cool-temperature-induced chlorosis in rice plants (I. Relationship between the induction and a disturbance of etioplast development) [J]. *Plant Physiol*, 1996, 110 (3): 997-1005
- [2] Nakagahra M, Kazutoshi O, Vaughan D. Rice genetic resources: history, conservation, investigative characterization and use in Japan [J]. *Plant Mol Biol*, 1997, 35 (1-2): 69-77
- [3] Xie G, Kato H, Imai R. Biochemical identification of the OsMKK6-OsMPK3 signalling pathway for chilling stress tolerance in rice [J]. *Biochem J*, 2012, 443 (1): 95
- [4] Zhang Q, Chen Q H, Wang S L, et al. Rice and cold stress: methods for its evaluation and summary of cold tolerance-related quantitative trait loci [J]. *Rice*, 2014, 7 (1): 24
- [5] Sthapit B R, Witcombe J R. Inheritance of tolerance to chilling stress in rice during germination and plumule greening [J]. *Crop Sci*, 1998, 38 (3): 660-665

- [6] 刘建丰,陈立云. 水稻耐冷性研究现状与展望[J]. 作物研究, 1996,10(2):41-43
- [7] Li H B, Zhang Q, Liu A M, et al. A genetic analysis of low-temperature sensitive sterility in indica-japonica rice hybrids[J]. Plant Breeding, 1996, 115(5):305-309
- [8] Ye C, Fukai S, Godwin I, et al. Cold tolerance in rice varieties at different growth stages[J]. Crop Past Sci, 2009, 60(4):328-338
- [9] 金铭路,杨春刚,余腾琼,等. 中国水稻微核心种质不同生育时期耐冷性鉴定及其相关分析[J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10(4):540-546
- [10] 刘冠明,林青山,江奕君,等. 杂草稻研究进展[J]. 中国农学通报, 2014, 30(21):9-13
- [11] Xia H B, Xia H, Norman C E, et al. Rapid evolutionary divergence and ecotypic diversification of germination behavior in weedy rice populations[J]. New Phytol, 2011, 191(4):1119-1127
- [12] Yao N, Wang L, Yan H, et al. Mapping quantitative trait loci (QTL) determining seed-shattering in weedy rice: evolution of seed shattering in weedy rice through de-domestication[J]. Euphytica, 2015, 204(3):513-522
- [13] 熊振民,蔡洪法. 中国水稻[M]. 北京:中国农业科技出版, 1992:5-10
- [14] Gu X Y, Kianian S F, Hareland G A, et al. Genetic analysis of adaptive syndromes interrelated with seed dormancy in weedy rice (*Oryza sativa*) [J]. Theor Appl Genet, 2005, 110(6):1108-1118
- [15] 丁颖. 丁颖稻作论文选集[M]. 北京:农业出版社, 1983:35-44
- [16] Suh H S, Sato Y I, Morishima H. Genetic characterization of weedy rice (*Oryza sativa* L.) based on morpho-physiology, isozymes and RAPD markers[J]. Theor Appl Genet, 1997, 94(3-4):316-321
- [17] Ishikawa R, Toki N, Imai K, et al. Origin of weedy rice grown in Bhutan and the force of genetic diversity[J]. Genet Resour Crop Ev, 2005, 52(4):395-403
- [18] Cao Q J, Lu B R, Xia H, et al. Genetic diversity and origin of weedy rice (*Oryza sativa* f. spontanea) populations found in north-eastern China revealed by simple sequence repeat (SSR) markers [J]. Ann Bot, 2006, 98(6):1241-1252
- [19] Zong Y, Chen Z, Innes J B, et al. Fire and flood management of coastal swamp enabled first rice paddy cultivation in east China [J]. Nature, 2007, 449(7161):459-462
- [20] Londo J P, Chiang Y C, Hung K H, et al. Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*, reveals multiple independent domestications of cultivated rice, *Oryza sativa* [J]. PNAS, 2006, 103(25):9578-9583
- [21] Londo J P, Schaal B A. Origins and population genetics of weedy red rice in the USA [J]. Mol Ecol, 2007, 16(21):4523-4535
- [22] Akasaka M, Ushiki J, Iwata H, et al. Genetic relationships and diversity of weedy rice (*Oryza sativa* L.) and cultivated rice varieties in Okayama Prefecture, Japan [J]. Breeding Sci, 2009, 59(4):401-409
- [23] 李亚卉,马静,吴斌,等. 宁夏杂草稻的遗传多样性及其亲缘关系分析[J]. 植物遗传资源学报, 2016, 17(1):32-38
- [24] 许红云,熊海波,朱骞,等. 栽培稻及其近缘野生种间杂交揭示杂草稻的起源[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(6):1031-1036
- [25] De Wet J, Harlan J R. Weeds and domesticates: evolution in the man-made habitat [J]. Econ Bot, 1975, 29(2):99-108
- [27] Hatfield J L, Stewart B A. Crops residue management [M]. India: CRC Press, 1994:1-31
- [27] Vaughan D A, Morishima H. Biosystematics of the genus *Oryza*. Rice: origin, history, technology, and production [M]. USA: Wiley Inter Science, 2003, 27-65
- [28] Zhang L J, Dai W M, Wu C, et al. Genetic diversity and origin of Japonica-and Indica-like rice biotypes of weedy rice in the Guangdong and Liaoning provinces of China [J]. Genet Resour Crop Evol, 2012, 59(3):399-410
- [29] 邵菁,戴伟民,张连举,等. 江苏省中部地区杂草稻遗传多样性及其起源分析[J]. 作物学报, 2011, 37(8):1324-1332
- [30] 高男,马殿荣,陈温福. 北方杂草稻耐低温发芽特性的初步研究[J]. 中国稻米, 2007(3):5-7
- [31] 陈惠哲,玄松南,王渭霞,等. 丹东杂草稻种子的耐冷能力和低温发芽特性研究[J]. 中国水稻科学, 2004, 18(2):109-112
- [32] Gu X Y, Chen Z X, Foley M E. Inheritance of seed dormancy in weedy rice [J]. Crop Sci, 2003, 43(3):835-843
- [33] Baki B B, Chin D V, Mortimer M. Wild and weedy rice in rice ecosystems in Asia-a review [J]. Inter Rice Res Inst Rep, 2013, 2:124
- [34] Vidotto F, Ferrero A. Germination behaviour of red rice (*Oryza sativa* L.) seeds in field and laboratory conditions [J]. Agronomie, 2000, 20(4):375-382
- [35] Schwanke A, Andres A, Noldin J, et al. Seed germination and dormancy of red rice ecotypes [J]. Planta Daninha, 2008, 26(3):497-505
- [36] Oard J, Cohn M A, Linscombe S, et al. Field evaluation of seed production, shattering, and dormancy in hybrid populations of transgenic rice (*Oryza sativa*) and the weed, red rice (*Oryza sativa*) [J]. Plant Sci, 2000, 157(1):13-22
- [37] Delouche J C, Burgos N R, Gealy D R. Weedy rice: origin, biology, ecology and control. Rome [M]. Italy: FAO, 2007:3-13
- [38] 王红飞,李锡香,董洪霞,等. 黄瓜种质芽期低温耐受性评价 [J]. 植物遗传资源学报, 2016, 17(1):6-12
- [39] 张露霞. 水稻芽期耐冷性 QTL 定位与分析 [D]. 南京:南京农业大学, 2006
- [40] Mackill D J, Lei X. Genetic variation for traits related to temperate adaptation of rice cultivars [J]. Crop Sci, 1997, 37(4):1340-1346
- [41] Baskin C C, Baskin J M. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination [M]. USA: Academic Press, 2001:559-613
- [42] 崔迪,杨春刚,汤翠凤,等. 低温胁迫下粳稻选育品种耐冷性状的鉴定评价 [J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(5):739-747
- [43] Baruah A R, Akhil R, Noriko I O, et al. Cold tolerance at the early growth stage in wild and cultivated rice [J]. Euphytica, 2009, 165(3):459-470