

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2008.00403

## 中国辽宁省杂草稻遗传多样性及群体分化研究

马殿荣 李茂柏 王楠 徐正进 陈温福\*

(沈阳农业大学水稻研究所 / 农业部作物生理生态遗传育种重点开放实验室 / 辽宁省北方粳稻遗传育种重点实验室, 辽宁沈阳 110161)

**摘要:** 杂草稻是指在稻田或周边作为杂草类型而伴随栽培稻生长的水稻植株, 现已严重发生于中国辽宁省。2003—2005 年对中国辽宁稻区的杂草稻进行了初步的考察、收集和整理, 对其植物学特性进行了初步研究; 利用收集到的部分杂草稻、栽培稻和野生稻, 采用 SSR 分子标记方法对其遗传多样性和群体分化进行了初步研究。发现杂草稻植物学特性变异较大。SSR 分子标记结果表明, 中国辽宁杂草稻具有较高的遗传多样性, 30 对 SSR 引物中有 26 对在杂草稻中扩增出多态产物, 多态性位点所占比例为 86.67%, Shannon 多样性指数平均为 0.762。杂草稻群体的基因分化系数( $G_{ST}$ )平均为 0.843, 杂草稻群体间的遗传分化较大, 遗传差异明显。中国辽宁杂草稻与当地粳型栽培稻血缘关系很近, 与籼稻和野生稻的遗传关系较远, 很可能起源于当地栽培稻品种, 是栽培稻种个体间自然杂交、回复突变等产生的退化类型, 远距离种子调运促进了它的进一步扩散。

**关键词:** 杂草稻; 分布; 形态特征; SSR; 遗传多样性; 起源; 群体分化

## Genetic Diversity and Population Differentiation of Weedy Rice in Liaoning Province of China

MA Dian-Rong, LI Mao-Bai, WANG Nan, XU Zheng-Jin, and CHEN Wen-Fu\*

(Rice Research Institute of Shenyang Agricultural University / Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology, Genetics and Breeding, Ministry of Agriculture / Key Laboratory of Northern Japonica Rice Breeding of Liaoning, Shenyang 110161, Liaoning, China)

**Abstract:** Weedy rice refers to rice plants growing in paddy field and its surrounding area as a weedy type, which is distributed in rice-transplanting areas in Liaoning Province of north China. Field surveys were conducted to define the distribution region of Chinese weedy rice, weedy rice resources were collected from the main rice-growing regions of Liaoning Province in the autumns 2003–2005, and the phenotypic diversity of weedy rice was tested at the Rice Research Institute of Shenyang Agricultural University in 2006. Weedy rice seeds were sown on 12 April and seedlings were transplanted to the field on 20 May 2006. Data were collected on various morphological variables of weedy rice. Samples of weedy rice were analysed with 30 SSR makers and compared with the collections of cultivated rice and wild rice *O. rufipogon*. The percentage of polymorphic loci was 86.67% and Shannon's information index was 0.762, showing that the genetic diversity of Liaoning weedy rice is very high. The  $G_{ST}$  of 0.843 suggested that the main genetic variation of weedy rice resided among populations. Weedy rice populations in Liaoning were closely related to cultivated japonica rice but distantly related to *O. rufipogon* and cultivated indica rice. Weedy rice in Liaoning most probably originated from the local cultivated japonica rice through natural hybridization and natural mutation. The weakness of breeding and cultivation methods promoted the producing of Liaoning weedy rice.

**Keywords:** Weedy rice; Distribution; SSR; Genetic diversity; Origin; Population differentiation

杂草稻是指在稻田或周边耕地里作为杂草类型而伴随栽培稻生长的水稻植株<sup>[1]</sup>, 又被称作杂草型稻或杂草种系, 多表现与野生稻相似的特性<sup>[2]</sup>。其行为通常类似于稻属中的各种类型<sup>[3]</sup>。其中的“秈稻”、

基金项目: 国家自然科学基金项目(30671262); 教育部高等学校博士学科点专项科研基金项目(20060157003); 辽宁省教育厅科研计划项目(20060779); 沈阳农业大学青年教师科研基金项目(2004004)

作者简介: 马殿荣(1974–), 男, 河北唐山人, 在职博士生, 副教授, 主要从事水稻种质创新及高产育种研究。Tel: 024-88487184;

E-mail: madianrong@163.com

\* 通讯作者(Corresponding author): 陈温福(1955–), 男, 教授, 博士生导师, 从事水稻超高产育种研究。Tel: 024-88487186;

E-mail: wfchen5512@yahoo.com.cn

Received(收稿日期): 2007-06-01; Accepted(接受日期): 2007-08-05.

“稗稻”、“稗稻”、“旅稻”在我国史书中早有记载<sup>[4]</sup>,过去在我国粗放栽培稻田里经常被发现,在安徽省巢湖、江苏连云港、海南、广东等部分稻区曾长期存在,被称为“塘稻”、“稗稻”、“鬼禾”、“落鹤”、“野禾”、“飞禾”等<sup>[5]</sup>,随着耕作栽培水平的提高,已逐渐减少甚至消失<sup>[6-7]</sup>。我国曾对江苏“稗稻”的分布、起源、分类地位有较多的研究<sup>[7-11]</sup>。近年来,杂草稻在中国北方移栽稻区开始发生,分布范围逐渐扩大,常被农户称作“疯稻子”、“落粒粳”或“落粒稻”<sup>[12-13]</sup>。

世界上许多国家和地区广泛分布着与栽培稻伴生的杂草稻<sup>[14-17]</sup>,已成为拉丁美洲、北美洲、加勒比地区、非洲等直播稻区突出的杂草问题<sup>[18]</sup>。由于杂草稻在栽培稻田中具有很强的竞争力,已严重影响了水稻的产量,杂草稻的蔓延使意大利个别地块最高减产可达22%<sup>[19]</sup>,拉丁美洲国家减产可达60%<sup>[20]</sup>。Suh等<sup>[2]</sup>通过对形态生理特性、同工酶和RAPD的研究,认为杂草稻来源于籼粳亚种间或野生稻与籼粳亚种间的基因交流以及古老栽培种的退化。Cho等<sup>[21]</sup>认为,杂草稻是栽培稻与野生稻或籼稻与粳稻自然串粉、在自然环境中野化的一类特殊材料。杂草稻多具有红色果皮,一般抽穗开花较早,茎秆、芒、颖尖等器官由于花色素类沉积而表现为多种颜色,在解剖学特性、生物学特性等方面具有丰富的变异类型<sup>[2,21-23]</sup>。其分蘖力强且茎秆细弱,叶片多毛呈浅绿色,植株偏高,小穗落粒性强<sup>[25-26]</sup>。

同工酶谱分析、形态学和生理学特性、RFLP、RAPD标记等研究表明,韩国杂草稻一般划分为长粒型和短粒型,后者属粳型,前者更近于籼型<sup>[21,24,27-28]</sup>。Suh等<sup>[2]</sup>从全世界收集到152个杂草稻资源,对其主要的6个形态生理特性和14个同工酶谱带进行了分析,并从中选出6个杂草稻,对其Est-10基因位点、核基因的6个限制性片段长度多态位点和1个叶绿体位点进行了研究。不同国家来源的杂草稻具有不同的遗传多样性,遗传背景差异较大<sup>[29]</sup>,杂草稻与普通栽培稻亲缘较近而有些更近于普通野生稻<sup>[30]</sup>。Federici等<sup>[31]</sup>利用AFLP分子标记技术将乌拉圭杂草稻分为3个类群。利用微卫星标记对145个典型的栽培种和来自法国Camargue地区的杂草稻比较研究表明,杂草稻比地中海品种(温带粳稻)具有更丰富的遗传多样性<sup>[32]</sup>。

中国北方辽宁稻区属于温带季风型大陆气候,其生态条件有利于粳稻生产,是中国粳稻的主产区。近年来,在辽宁稻区水稻栽培田和稻田边的沟

壑中发现了多种类型的早熟、落粒性强、不种自生的杂草稻,且迅速扩散蔓延。初步估计,至2005年底,辽宁省有20万 $\text{hm}^2$ 稻田不同程度地受到杂草稻的影响<sup>[12]</sup>。有关中国杂草稻遗传多样性的研究还少见报道<sup>[33]</sup>。本文拟就辽宁杂草稻的遗传多样性和群体分化进行初步研究。

## 1 材料与方法

### 1.1 杂草稻的田间考察、收集

2003年9月至2005年9月,对中国北方辽宁稻区杂草稻的分布进行了实地考察,从铁岭、沈阳、辽阳、鞍山、盘锦、丹东等地收集到杂草稻资源93份,均单株采收并记录采集时间、地点等信息。其编号由英文weedy rice缩写wr加上采集年限、采集顺序组成,如编号wr03-1为2003年收集到的第一份杂草稻资源,依次类推。

### 1.2 杂草稻生物学特性研究

2006年在沈阳农业大学水稻研究所田间种植93份杂草稻。参照栽培稻进行育苗,4月12日浸种,4月18日播种,无纺布覆盖旱育秧,5月20日移栽,每穴插单苗,行株距 $30\text{ cm} \times 16.6\text{ cm}$ ,每份材料插植2行,行长6 m,田间管理同当地生产田。收获后每份材料取样10株进行室内考种,调查株高、有效穗数、1~2穗节长、穗粒数、芒长、千粒重等性状。

### 1.3 SSR分子标记试验

1.3.1 试验材料 共71份(表1),其中杂草稻46份,籼型和粳型栽培稻20份,野生稻5份。野生稻由华南农业大学野生稻核心收集圃提供。

1.3.2 SSR检测 参照Doyle<sup>[34]</sup>的CTAB法提取DNA。

扩增反应体系 $20\text{ }\mu\text{L}$ ,含DNA( $20\text{ ng L}^{-1}$ ) $2\text{ }\mu\text{L}$ , $\text{MgCl}_2$  $20\text{ mol L}^{-1}$ , $2\text{ }\mu\text{L}$   $10\times\text{PCR buffer}$ , $0.2\text{ }\mu\text{L}$ 引物 $1\text{ }\mu\text{L}$ , $0.2\text{ }\mu\text{L}$  dNTP, $1.8\text{ U Taq 酶}$ 。反应程序为 $94^\circ\text{C}$ 预变性5 min; $94^\circ\text{C}$  DNA变性1 min, $55^\circ\text{C}$  1 min, $72^\circ\text{C}$ 延伸1 min,35个循环;最后 $72^\circ\text{C}$ 延伸8 min。PCR产物在6%的聚丙烯酰胺变性凝胶上电泳分离,硝酸银染色检测。

1.3.3 SSR引物与统计分析 根据Cornell大学的水稻SSR图谱,选用均匀分布于水稻12条染色体上、扩增效果好的30对SSR引物(表2)进行统计分析。利用POPGENE软件和DPS软件进行数据处理和聚类分析<sup>[35-36]</sup>。

表 1 植物材料  
Table 1 Plant materials

编号 Number	材料 Material	来源 Origin	编号 Number	材料 Material	来源 Origin
1	WR03-1	中国辽宁铁岭凡河 Fanhe, Tieling, Liaoning, China	37	WR05-1	中国辽宁法库冯贝堡 Fengbeipu, Faku, Liaoning, China
2	WR03-2	中国辽宁铁岭凡河 Fanhe, Tieling, Liaoning, China	38	WR05-2	法库冯贝堡 Fengbeipu, Faku, Liaoning, China
3	WR03-3	中国辽宁铁岭凡河 Fanhe, Tieling, Liaoning, China	39	WR05-4	中国辽宁法库冯贝堡 Fengbeipu, Faku, Liaoning, China
4	WR03-4	中国辽宁铁岭凡河 Fanhe, Tieling, Liaoning, China	40	WR05-10	中国辽宁丹东 54 农庄 Dandong, Liaoning, China
5	WR03-5	中国辽宁海城西四 Xisi, Haicheng, Liaoning, China	41	WR05-11	中国辽宁丹东 54 农庄 Dandong, Liaoning, China
6	WR03-6	中国辽宁海城西四 Xisi, Haicheng, Liaoning, China	42	WR05-13	铁岭腰堡 Yaopu, Tieling, Liaoning, China
7	WR03-7	中国辽宁沈阳法库 Faku, Shengyang, Liaoning, China	43	WR05-18	中国辽宁辽阳静安村 Jingan, Liaoyang, Liaoning, China
8	WR03-10	中国辽宁沈阳于洪 Yuhong, Shengyang, Liaoning, China	44	WR05-19	中国辽宁辽阳沙岭 Shaling, Liaoyang, Liaoning, China
9	WR03-12	中国辽宁沈阳于洪 Yuhong, Shengyang, Liaoning, China	45	WR05-20	中国辽宁辽阳沙岭 Shaling, Liaoyang, Liaoning, China
10	WR03-14	中国辽宁新民市 Xinmin, Liaoning, China	46	WR05-21	铁岭老河湾 Laohewan, Tieling, Liaoning, China
11	WR03-16	中国辽宁铁岭老河湾 Laohewan, Tieling, Liaoning, China	47	铁粳 9466	中国辽宁 Liaoning, China
12	WR03-18	中国辽宁铁岭老河湾 Laohewan, Tieling, Liaoning, China	48	沈农 604	中国辽宁 Liaoning, China
13	WR03-24	中国辽宁新民胡台 Hutai, Xinmin, Liaoning, China	49	沈农 606	中国辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning, China
14	WR03-27	中国辽宁新民张屯 Zhangtun, Xinmin, Liaoning, China	50	沈农 265-2	中国辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning, China
15	WR03-29	中国辽宁铁岭杨威楼 Yangweilou, Tieling, Liaoning, China	51	辽粳 294	中国辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning, China
16	WR03-31	中国辽宁海城西四 Xisi, Haicheng, Liaoning, China	52	辽粳 5	中国辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning, China
17	WR03-35	中国辽宁沈阳于洪 Yuhong, Shenyang, Liaoning, China	53	辽粳 454	中国辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning, China
18	WR03-39	沈阳白塔堡 Baitapu, Shenyang, Liaoning, China	54	辽盐 16	中国辽宁盘锦 Panjin, Liaoning, China
19	WR03-41	中国辽宁盘锦 Panjin, Shenyang, Liaoning, China	55	丰锦	日本 Japan
20	WR03-44	中国辽宁盘锦 Panjin, Liaoning, China	56	秋光	日本 Japan
21	WR03-45	中国辽宁沈阳苏家屯 Sujiatun, Shenyang, Liaoning, China	57	越光	日本 Japan
22	WR04-1	中国辽宁铁岭杨威楼 Yangweilou, Tieling, Liaoning, China	58	大红毛	中国北京 Beijing, China
23	WR04-2	中国辽宁铁岭凡河 Fanhe, Tieling, Liaoning, China	59	特矮稻	中国辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning, China
24	WR04-4	中国辽宁开原八宝 Babao, Kaiyuan, Liaoning, China	60	Unbong	韩国 Korea
25	WR04-6	中国辽宁开原八宝 Babao, Kaiyuan, Liaoning, China	61	02428	中国江苏南京 Nanjing, Jiangsu, China
26	WR04-8	中国辽宁铁岭老河湾 Laohewan, Tieling, Liaoning, China	62	中优早八	中国广东 Guangdong, China
27	WR04-16	中国辽宁开原八宝 Babao, Kaiyuan, Liaoning, China	63	七山占	中国广东 Guangdong, China
28	WR04-19	中国辽宁开原八宝 Babao, Kaiyuan, Liaoning, China	64	IR50	国际水稻所 IRRI
29	WR04-22	中国辽宁法库 Faku, Liaoning, China	65	IR70	国际水稻所 IRRI

(续表 1)

编号 Number	材料 Material	来源 Origin	编号 Number	材料 Material	来源 Origin
30	WR04-24	中国辽宁铁岭杨威楼 Yangweilou, Tieling, Liaoning, China	66	沈农 265-11 Shennong 265-11	中国辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning, China
31	WR04-26	中国辽宁海城西四 Xisi, Haicheng, Liaoning, China	67	DXW011	中国江西东乡 Dongxiang, Jiangxi, China
32	WR04-28	中国辽宁海城西四 Xisi, Haicheng, Liaoning, China	68	GZW005	中国广东高州 Gaozhou, Guangdong, China
33	WR04-35	中国辽宁海城西四 Xisi, Haicheng, Liaoning, China	69	0MW1	中国海南羊栏 Yanglan, Hainan, China
34	WR04-39	中国辽宁铁岭凡河 Fanhe, Tieling, Liaoning, China	70	OMW29	中国广西思灵 Siling, Guangxi, China
35	WR04-44	中国辽宁铁岭杨威楼 Yangweilou, Tieling, Liaoning, China	71	Y16	中国江西东乡 Dongxiang, Jiangxi, China
36	WR04-49	铁岭杨威楼 Yangweilou, Tieling, Liaoning, China			

表 2 本研究选用的引物  
Table 2 SSR loci used in the study

引物名称 Primer name	染色体位点 Locus	重复序列 Repeat sequence (5'–3')	引物序列 Primer sequence (F, 5'–3')	引物序列 Primer sequence (R, 5'–3')
RM9	1	(GA)15GT(GA)2	GGTGCCATTGTCGTCCTC	ACGGCCCTCATCACCTTC
RM237	1	(CT)18	CAAATCCCGACTGCTGTCC	TGGGAAGAGAGCACTACAGC
RM341	2	(CTT)20	CAAGAAACCTCAATCCGAGC	CTCCTCCCGATCCCAATC
RM475	2	(TATC)8	CCTCACGATTTTCTCCAAC	ACGGTGGGATTAGACTGTGC
RM525	2	(AAG)12	GGCCCGTCCAAGAAATATTG	CGGTGAGACAGAATCCTTACG
RM16	3	(TCG)5(GA)16	CGCTAGGGCAGCATCTAAA	AACACAGCAGGTACGCGC
RM468	3	(TAT)8	CCCTTCCTTGTTGTGGCTAC	TGATTTCTGAGAGCCAACCC
RM218	3	(TC)24ACT5(GT)11	TGGTCAAACCAAGGTCCTTC	GACATACATTCTACCCCCGG
RM185	4	(AGG)9	AGTTGTTGGGAGGGAGAAAGGCC	AGGAGGCGACGGCGATGTCCTC
RM241	4	(CT)31	GAGCCAAATAAGATCGCTGA	TGCAAGCAGCAGATTTAGTG
RM169	5	(GA)12	TGGCTGGCTCCGTGGGTAGCTG	TCCCGTTGCCGTTTCATCCCTCC
RM437	5	(AG)13	ACACCAACCAGATCAGGGAG	TGCTCGTCAATGGTGAGTTC
RM430	5	(GA)25	AAACAACGACGTCCCTGATC	GTGCCTCCGTGGTTATGAAC
RM253	6	(GA)25	TCCTTCAAGAGTGCAAAACC	GCATTGTCATGTGCGAAGCC
RM204	6	(CT)44	GTGACTGACTTGATCATAGGG	GCTAGCCATGCTCTCGTACC
RM234	7	(CT)25	ACAGTATCCAAGGCCCTGG	CACGTGAGACAAAGACGGAG
RM321	7	(CAT)5	CCAACACTGCCACTCTGTTC	GAGGATGGACACCTTGATCG
RM500	7	(AAG)9	GAGCTTGCCAGAGTGGAAG	GTTACACCGAGAGCCAGCTC
RM515	8	(GA)11	TAGGACGACCAAGGGTGAG	TGGCCTGCTCTCTCTCTC
RM339	8	(CTT)8CCT(CTT)5	GTAATCGATGCTGTGGGAAG	GAGTCATGTGATAGCCGATATG
RM242	9	(CT)26	GGCCAACGTGTGTATGTCTC	TATATGCCAAGACGGATGGG
RM257	9	(CT)24	CAGTTCCGAGCAAGAGTACTC	GGATCGGACGTGGCATATG
RM566	9	(AG)15	ACCCAACACGATCAGCTCG	CTCCAGGAACACGCTCTTTC
RM304	10	(GT)2(AT)10(GT)33	TCAAACCGGCACATATAAGAC	GATAGGGAGCTGAAGGAGATG
RM228	10	(CA)6(GA)36	CTGGCCATTAGTCCTTGG	GCTTGCGGCTCTGCTTAC
RM216	10	(CT)18	GCATGGCCGATGGTAAAG	TGTATAAAACCACACGGCCA
RM286	11	(GA)16	GGCTTCATCTTTGGCGAC	CCGATTACAGAGATAAACTC
RM224	11	(AAG)8(AG)13	ATCGATCGATCTTCACGAGG	TGCTATAAAAGGCATTCTGGG
RM519	12	(CT)25	ACAGTATCCAAGGCCCTGG	CACGTGAGACAAAGACGGAG
RM19	12	(ATC)10	CAAAAACAGAGCAGATGAC	CTCAAGATGGACGCCAAGA

2 结果与分析

2.1 杂草稻的分布

实地考察表明，杂草稻在辽宁省分布广泛，在铁岭、沈阳、辽阳、营口、鞍山、盘锦、丹东等水稻主产区均有不同程度的分布，且杂草稻的发生程度与当地的生产水平和栽培管理水平关系密切。杂草稻不仅发生在水稻栽培田，在稻田边池埂上、沟壑中均有发现。其多发现于常规稻中，作为主栽品种种植多年的辽粳 454、辽粳 294、辽盐 16、秋光以及近年生产上种植的辽粳 9、辽粳 263、盐丰 47、沈农 265、沈农 606 等新品种中均有不同程度的杂草稻发生，这也充分表明辽宁省杂草稻的发生越来越普遍。在多年种植杂交稻的地块中较少发现杂草稻分布。据国内外文献记载，杂草稻也主要分布在常规稻区，我国杂交稻区还没有发现杂草稻的记载。其原因很可能与种子生产及扩繁体系有关。

2.2 杂草稻的植物学特性

杂草稻的株高、单株有效穗数、穗长、一次枝

梗个数、每穗颖花数、千粒重、芒长等植物学特性均有较大的变异，几乎呈连续分布。杂草稻株高的变异幅度最大，芒长的变异系数最小(表 3)。

2.3 杂草稻的遗传多样性

采用 30 对 SSR 引物对辽宁省杂草稻的遗传多样性进行分析，结果见表 4。不同杂草稻群体的遗传多样性表现出了较大差异，不同群体分别扩增出 12、16、17、18、20、21、24 个多态位点。沈阳杂草稻群体的多态性最高，有 24 个多态位点，多态百分率为 80%，有效等位基因为 1.891，Shannon 多样性指数(*I*)为 0.638，实际杂合度(*Ho*)与期望杂合度(*He*)分别为 0.150 和 0.417。铁岭老河湾村和铁岭杨威楼村杂草稻群体的多态性也很高，分别有 21 个和 20 个多态位点，多态百分率分别为 70%和 66%，Shannon 多样性指数(*I*)分别为 0.426 和 0.485。来自法库县、辽阳市、盘锦市、海城市和开原市的杂草稻群体的多态性也比较高，多态位点百分率均在 50%以上。来自新民市、铁岭凡河镇、丹东市杂草稻群体的多态性最低，多态位点百分率低于 50%，

表 3 辽宁省杂草稻的植物学性状  
Table 3 Phytological characteristics of Liaoning weedy rice

植物学性状 Phytological characteristics	最大值 Max.	最小值 Min.	变异幅度 Variation	平均值 Average	标准差 SD	变异系数 CV (%)
株高 Plant height (cm)	177.4	100.6	76.6	140.4	198.3	141.2
单株有效穗数 Effective panicles per plant	22.3	7.9	14.4	14.6	11	75.3
穗长 Panicle length (cm)	32.7	15.8	16.9	23.2	9.5	70.9
一次枝梗数 1 <sup>st</sup> branch number per panicle	16	8	8	11	2.4	21.8
每穗颖花数 Spikelets per panicle	221	99	122	154.3	73.1	47.4
千粒重 1 000-grain weight (g)	33.5	13.6	19.9	20.4	13.3	65.2
芒长 Awn length (cm)	6.9	0	6.9	2.3	4.6	20.0

表 4 辽宁省杂草稻群体的遗传多样性  
Table 4 Genetic diversity of weedy rice from different regions of Liaoning Province

群体 Population	多态位点数 Polymorphic bands number	多态位点 百分率 P (%)	等位基因 观察值 <i>Na</i>	等位基因 有效值 <i>Ne</i>	Shannon 多样性指数 <i>I</i>	实际杂合度 <i>Ho</i>	期望杂合度 <i>He</i>	固定指数 <i>F</i>
沈阳 Shenyang	24	80.0	2.400	1.891	0.638	0.150	0.417	0.640
新民 Xinmin	12	40.0	1.733	1.490	0.390	0.150	0.036	- 3.214
法库 Faku	18	60.0	1.700	1.420	0.355	0.050	0.257	0.806
辽阳 Liaoyang	17	56.7	1.800	1.663	0.456	0.100	0.356	0.719
盘锦 Panjin	18	60.0	1.467	1.404	0.287	0.133	0.261	0.490
凡河 Fanhe	12	40.0	2.100	1.858	0.584	0.000	0.404	1.000
老河湾 Laohewan	21	70.0	1.700	1.599	0.426	0.022	0.347	0.936
杨威楼 Yangweilou	20	66.7	2.000	1.619	0.485	0.028	0.327	0.915
海城 Haicheng	18	60.0	2.067	1.783	0.538	0.100	0.369	0.729
开原 Kaiyuan	16	53.3	1.667	1.490	0.369	0.025	0.276	0.910
丹东 Dandong	12	40.0	1.400	1.327	0.257	0.000	0.218	1.000

P: percentage of polymorphic loci; *Na*, mean number of alleles per locus; *Ne*: effective number of alleles per locus; *I*: Shannon diversity index; *Ho*: observed heterozygosity; *He*: expected heterozygosity; *F*: fixation index.

丹东市杂草稻群体有效等位基因数为 1.327, Shannon 多样性指数( $I$ )为 0.256, 实际杂合度( $H_o$ )与期望杂合度( $H_e$ )分别为 0 和 0.218。固定指数  $F$  值反映了群体杂合度超过或低于期望值的程度, 新民市杂草稻群体的  $F$  值低于期望值, 其他群体的杂合度均高于期望值。研究还发现, 来自同一稻区不同村镇杂草稻群体的遗传多样性也有较大差异, 凡河镇、老河湾村、杨威楼村、开原市均为铁岭市管辖, 但是 SSR 分子标记扩增出的产物却表现了不同的遗传多样性特点。

2.4 杂草稻群体的遗传结构

采用 30 对均匀分布在水稻 12 条染色体的 SSR 引物对 46 份杂草稻进行扩增, 获得杂草稻群体结构参数如表 5。每对引物均能扩增出 1~7 个等位基因, 其中 RM218、RM304 各扩增出 7 个等位基因, RM9、RM241 各扩增出 6 个等位基因, 大多数位点能扩增

出 2~5 个等位基因, RM16、RM185、RM519 和 RM19 则不存在多个等位基因, 只扩增出一条带(表中没有列出)。30 对 SSR 引物中 26 对在杂草稻中扩增出多态产物, 多态性位点所占的比例为 86.67%。

对于存在多态的 26 个 SSR 位点进行  $F$  统计的结果表明, 杂草稻等位基因观察值平均为 3.923, 等位基因有效值平均为 2.110, Shannon 多样性指数平均为 0.762, 群体内基因多样性平均为 0.067, 总的基因多样性平均为 0.425, 群体间基因多样性平均为 0.358。

SSR 不同位点的变异来源有些差别, RM437、RM204 的变异全部来自群体内, 其基因分化系数( $G_{ST}$ )为 0; RM341、RM486、RM169、RM234、RM242 的变异全部来自群体间, 其基因分化系数( $G_{ST}$ )为 1; 其他位点的变异也主要来自于群体间, 其基因分化系数( $G_{ST}$ )均在 0.5 以上, 且有很多位点的基因分化

表 5 辽宁杂草稻的遗传结构及群体分化  
Table 5 Genetic structure and differentiation of weedy rice populations in Liaoning Province

位点 Locus	等位基因 观察值 $N_a$	等位基因 有效值 $N_e$	Shannon 多样 性指数 $I$	群体内遗 传多样性 $H_s$	总群体遗 传多样性 $H_T$	群体间基 因多样性 $D_{ST}$	基因分化系数 $G_{ST}$
RM9	6	3.581	1.463	0.067	0.729	0.662	0.909
RM237	4	2.091	0.825	0.109	0.527	0.419	0.794
RM341	3	1.497	0.619	0.000	0.335	0.335	1.000
RM475	3	1.276	0.436	0.065	0.219	0.153	0.702
RM525	5	3.073	1.302	0.130	0.682	0.552	0.809
RM486	2	1.044	0.105	0.000	0.043	0.043	1.000
RM218	7	3.590	1.537	0.130	0.729	0.599	0.821
RM241	6	3.263	1.342	0.022	0.701	0.679	0.969
RM169	2	2.000	0.693	0.000	0.506	0.506	1.000
RM437	2	1.022	0.060	0.022	0.023	0.000	0.000
RM430	5	2.581	1.104	0.023	0.620	0.596	0.962
RM253	3	1.904	0.735	0.022	0.480	0.458	0.955
RM204	2	1.022	0.060	0.022	0.022	0.000	0.000
RM234	2	1.044	0.105	0.000	0.043	0.043	1.000
RM321	4	1.738	0.776	0.087	0.429	0.342	0.797
RM500	5	2.989	1.283	0.109	0.673	0.564	0.838
RM515	4	2.611	1.086	0.130	0.624	0.493	0.791
RM339	5	3.002	1.211	0.273	0.675	0.402	0.596
RM257	4	2.858	1.174	0.022	0.657	0.635	0.966
RM242	4	1.759	0.825	0.000	0.437	0.437	1.000
RM566	4	1.954	0.810	0.152	0.494	0.341	0.692
RM216	2	1.999	0.693	0.109	0.505	0.397	0.785
RM304	7	3.614	1.489	0.196	0.731	0.536	0.732
RM228	4	2.999	1.172	0.087	0.674	0.587	0.871
RM224	3	2.084	0.782	0.022	0.526	0.504	0.959
RM286	4	2.948	1.169	0.200	0.668	0.468	0.701
平均 Mean	3.9230	2.118	0.762	0.067	0.420	0.358	0.843

P: percentage of polymorphic loci;  $N_a$ : mean number of alleles per locus;  $N_e$ : effective number of alleles per locus;  $I$ : Shannon diversity index;  $H_o$ : observed heterozygosity;  $H_e$ : expected heterozygosity;  $F$ : fixation index.  $H_s$ : gene diversity inter populations;  $H_T$ : gene diversity among different populations,  $D_{ST}$ : total gene diversity;  $G_{ST}$ : coefficient of gene differentiation.

系数( $G_{ST}$ )在 0.8 以上, 甚至接近于 1。杂草稻群体的基因分化系数( $G_{ST}$ )平均为 0.843, 这表明杂草稻群体的变异大部分来自群体间, 杂草稻群体间的遗传分化比较大, 遗传差异明显。

## 2.5 聚类分析

利用 SSR 分子标记分析, 把获得的 0-1 矩阵在 DPS 软件进行转换, 按照 Nei 氏距离计算各参试材料的遗传距离, 采用 UPGMA 聚类得到图 1。图 1 在一定程度上揭示了辽宁杂草稻和栽培稻、野生稻的遗传关系。整个聚类图明显划分为 3 大类, 第一大

类为辽宁杂草稻和粳型栽培稻品种(包括日本、韩国品种), 第二大类为籼型栽培稻品种, 第三大类为野生稻材料, 这说明辽宁杂草稻和粳型栽培稻的遗传关系相对较近, 与籼稻和野生稻的遗传关系相对较远。

第一大类又可明显地划分为两类, 一类为杂草稻材料, 另一类包括北方粳型栽培稻品种(包括日本、韩国品种)和 WR03-1、WR03-2、WR05-18 等少数杂草稻材料。不同杂草稻群体之间的遗传关系非常复杂, 各群体遗传距离的远近与地理分布关系不大, 这也从另一方面说明了辽宁杂草稻群体的分化非常复杂。研究表明, 辽宁杂草稻与当地的栽培稻血缘关系很近, 其从外地传入的可能性较小, 很可能起源于当地栽培稻品种, 杂草稻很可能是栽培稻种个体间自然杂交、基因重组或回复突变等产生的退化类型。

## 3 讨论

### 3.1 杂草稻遗传多样性及其群体分化

辽宁省杂草稻具有较高的遗传多样性, 不同稻区来源的杂草稻遗传多样性也存在较大的差异。辽宁杂草稻群体的变异大部分来自群体间, 不同杂草稻群体间的遗传分化比较大。辽宁杂草稻群体不能按照地理分布严格区分, 很多地理分布较远的杂草稻群体却具有较近的遗传相似性, 而一些地理分布较近的杂草稻遗传关系却很远。由于缺乏有效的检查、检疫和种植管理措施, 使得辽宁省许多商品种子田受到了杂草稻的污染, 杂草稻通过种子生产和销售可跨县市大范围扩散, 甚至有些不正规的种子公司将杂草稻污染的种子做为原种进行种子扩繁, 从而使杂草稻在年季间进一步扩散<sup>[13]</sup>, 辽宁省杂草稻群体分化特点很可能与辽宁省种子生产体系及种子调运有关。

杂草稻作为一种特殊类型的稻田杂草在中国辽宁省乃至东北稻区发生越来越普遍, 在田间管理粗放、农村劳动力短缺地区杂草稻分布较重, 严重影响水稻生产。辽宁杂草稻变异类型丰富, 杂草稻在生长前期与栽培稻很难区分开来, 直到拔节期甚至抽穗开花期以后, 才越来越多地表现出不同的形态特性。杂草稻多数落粒性较强, 部分杂草稻种子在田间能够自然越冬, 年后自生。初步的研究还表明, 辽宁杂草稻还具有较强的耐盐性<sup>[37]</sup>、耐寒性<sup>[38-39]</sup>以及耐深播的能力(资料待发表), 在与栽培稻甚至其他杂草混生时具有极强的生存能力。

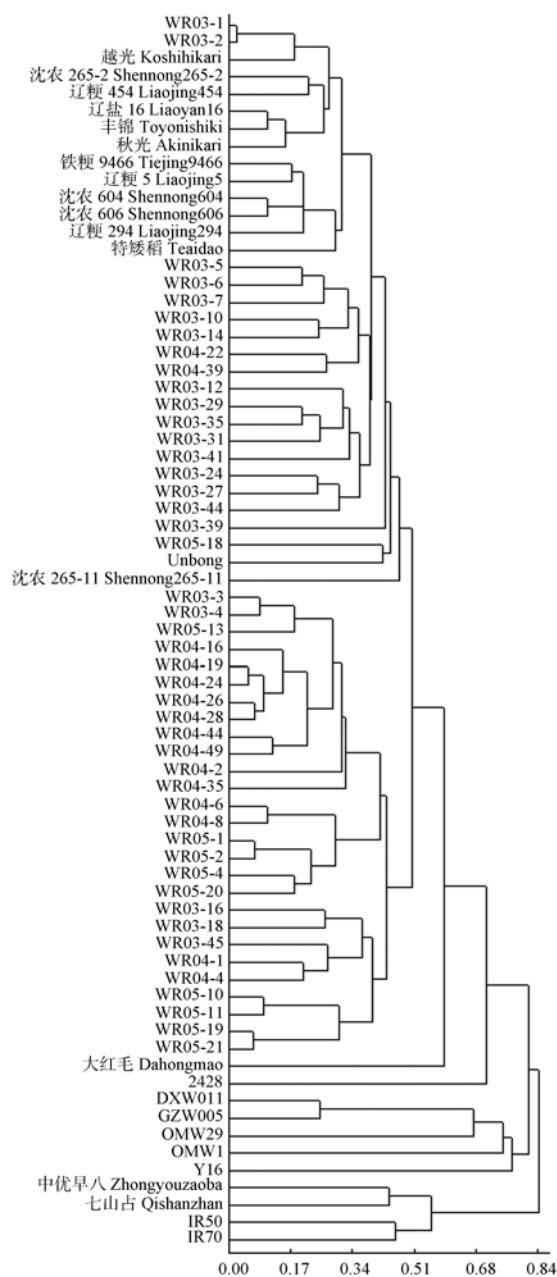


图 1 杂草稻、栽培稻和野生稻基于遗传距离的聚类图(UPGMA)  
Fig. 1 Dendrogram of Liaoning weedy rice, cultivated, and wild rice based on polymorphisms of 30 SSR loci by UPGMA

### 3.2 辽宁杂草稻的起源

辽宁杂草稻的起源目前还不清楚,陈惠哲等<sup>[38]</sup>认为丹东杂草稻可能通过边贸从朝鲜传入,这一观点还有待商榷。笔者在对辽宁省杂草稻考察过程中了解到,辽宁丹东地区在20世纪50年代期间就发现了杂草稻分布。辽宁省地处温带,现无野生稻的存在,历史上也无有关野生稻分布的记载,这排除出了辽宁省杂草稻起源于野生稻的说法。从目前辽宁省杂草稻分布的广泛程度来看,杂草稻由外地传入的可能性也非常小。辽宁省杂草稻的起源很可能与当地长期的粳粳稻杂交育种和地理远缘杂交育种有关,很可能是栽培稻种个体间自然杂交、基因重组或回复突变等产生的返祖现象。

国内外学者对不同地区杂草稻的起源进行过较多的研究,也提出了一些观点,认为杂草稻可能是野生稻与栽培稻发生基因交换的产物,也可能是栽培稻的一年生近缘种靠种子繁衍、异交的后代,或是栽培稻种个体间杂交、基因重组或回复突变等产生的返祖现象<sup>[29,40-43]</sup>,但是这些学者仅对不同地区杂草稻发生的可能机制进行了分别探讨,并没有说明杂草稻起源的时间和空间问题。实际上,杂草稻在不同地区很可能是分散起源的,在有稻属植物存在的每一个历史时段,每一地理空间都有可能杂草稻的发生;在不同历史时段和不同地理空间杂草稻的发生机制可能有所不同,包括野生稻与栽培稻的渐渗杂交、栽培稻个体间杂交、基因重组或回复突变等;与稻属植物所经受的自然选择和人工选择压力有关,是一个复杂的过程,当育种及栽培措施等人工选择压力弱化时,杂草稻就容易退化成对水稻生产有害的杂草类型。

杂草稻是否已经成为影响中国北方水稻生产的有害生物还需要进一步深入研究。鉴于杂草稻已经发生的事实,必须借鉴国外杂草稻发生发展的规律,将辽宁杂草稻控制在一定范围和一定程度之内。在积极控制杂草稻的同时,对杂草稻中有利基因的发掘和利用研究也亟待开展起来。

## 4 结论

辽宁省杂草稻越来越普遍发生,且变异类型丰富,具较高遗传多样性,其群体间遗传分化和变异较大。杂草稻在不同地区很可能是分散起源的。辽宁杂草稻与粳型栽培稻的遗传关系相对较近,与粳稻和野生稻的遗传关系相对较远,很可能起源于当地粳型栽培稻品种。辽宁杂草稻的发生与育种手段

和栽培措施的弱化有关,种子生产和种子销售体系的不完善促进了它的进一步扩散。

致谢:野生稻材料由华南农业大学野生稻核心收集圃提供,谨此致谢。

## References

- [1] Tang L-H(汤凌华), Morishima H(森岛启子). Genetics characteristics and origin of weedy rice. In: Wang X-K(王象坤), Zhang J-Z(张居中) eds. A Collection Paper on Origin and Dissemination of Cultivated Rice in China (中国栽培稻的起源和分化论文集). Beijing: China Agricultural University Press, 1996. pp 211-218 (in Chinese)
- [2] Suh H S, Sato Y I, Morishima H. Genetic characterization of weedy rice (*Oryza sativa* L.) based on morpho-physiology, isozymes and RAPD makers. *Theor Appl Genet*, 1997, 94: 316-321
- [3] Ferrero A. Weedy rice, biological features and control. [2005-04-15]. <http://www.fao.org/DOCREP/006/y5031e/y5031e09.htm>
- [4] You X-L(游修龄). Rice History of China (中国稻作史). Beijing: China Agriculture Press, 1995. pp 3-10 (in Chinese)
- [5] Chinese Academy of Agricultural Sciences (中国农业科学院). China Rice Science (中国稻作学). Beijing: Agriculture Press, 1986. p 2 (in Chinese)
- [6] Chinese Academy of Agricultural Sciences (中国农业科学院). Crop Variety and Resource (作物品种资源研究). Beijing: Agriculture Press, 1984. pp 35-44 (in Chinese)
- [7] Jiang H(蒋荷), Wu J-L(吴竟仑), Wang G-L(王根来), Wang S(王苏). Study on Lu Dao in Lianyungang. *China Seeds* (中国种业), 1985, (2): 4-7 (in Chinese)
- [8] Crop Variety and Resource Laboratory of Jiangsu Academy of Agricultural Sciences (江苏农业科学院作物品种资源研究室). Primary investigation of Lu Dao in Lianyungang. *J Jiangsu Agric Sci* (江苏农业科学), 1984, (3): 6 (in Chinese)
- [9] Chen Z-J(陈增建), Zhu L-H(朱立宏). Preliminary studies on the relationship between Lu Dao and native rice varieties in Yunnan (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 1990, 16(3): 219-227 (in Chinese with English abstract)
- [10] Chen Z-J(陈增建), Zhu L-H(朱立宏). Karyotype analysis of Lu Dao: An indigenous rice germplasm of Jiangsu Province. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 1990, 17(1): 1-5 (in Chinese with English abstract)
- [11] Wei X-H(魏兴华), Yang Z-R(杨致荣), Dong L(董岚), Yu H-Y(余汉勇), Wang Y-P(王一平), Yuan Y-P(袁筱萍), Tang S-X(汤圣祥). SSR evidence for taxonomic position of weedy rice 'Ludao'. *Sci Agri Sin* (中国农业科学), 2004, 37(7): 937-942 (in Chinese with English abstract)
- [12] Ma D-R(马殿荣), Chen W-F(陈温福), Xu Z-J(徐正进), Zhang W-Z(张文忠). Primary investigation of Liaoning weedy rice. *J Liaoning Agric Sci* (辽宁农业科学), 2005, (6): 22-24 (in Chinese)
- [13] Ma D-R(马殿荣), Chen W-F(陈温福), Xu Z-J(徐正进), Zhang W-Z(张文忠). Origin and control measurement of weedy rice in Liaoning. *Agric Sci Bull* (中国农学通报), 2005, 21(8): 358-360 (in Chinese with English abstract)



- [14] Paker C, Dean M L. Control of wild rice in rice. *Pestic Sci*, 1976, 7: 403–416
- [15] Ferrero A, Finassi A. Viability and soil distribution of red rice (*Oryza sativa* L. var. *sylvatica*) seeds. In: Med. Fac. Landbouw, Rijksunv. Gent. 1995. pp 205–211
- [16] FAO. Report of the Global Workshop on Red Rice Control. Varadero, Cuba, 30 August–3 September. 1999. pp 55, 149
- [17] Baki B B, Chin D V, Mortimer M eds. Wild and Weedy Rice in Rice Ecosystems in Asia—A review. International Rice Research Institute. Los Banos, 2000. p 118
- [18] Oka H I. Origin of Cultivated Rice. Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1988. pp 107–114
- [19] Ferrero A, Vidotto F, Balsari P, Airolti G. Mechanical and chemical control of red rice (*Oryza sativa* L. var. *sylvatica*) in rice (*Oryza sativa* L.) pre-planting. *Crop Prot*, 1999, 18: 245–251
- [20] Galli J. Commentary, Integrated Red Rice Management by Roy J. Smith, Jr. In: Cuevas-Perez F eds. Rice in Latin America: Improvement, Management, and Marketing. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) and International Rice Research Institute (IRRI). Cali, Colombia. 1992. pp 159–162
- [21] Cho Y C, Chung T Y, Park Y H, Suh H S. Genetic polymorphisms and phylogenetic relationships of Korean red rice (weedy rice in *Oryza sativa* L.) based on randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) makers. *Korean J Breed*, 1995, 27: 86–93
- [22] Craigmiles J P. Introduction. In: Eastin E F eds. Red Rice Research and Control, Texas Agric. Exp. Stn. Bull. 1978, 1270: 5–6
- [23] Kwon S L, Smith R J, Talbert R E. Comparative growth and development of red rice (*Oryza sativa*) and rice (*O. sativa*). *Weed Sci*, 1992, 40: 57–62
- [24] Cho J H, Chung T Y, Suh H S. Genetics characteristics of Korean weedy rice (*Oryza sativa* L.) by RFLP makers diversity. *Euphytica*, 1995, 86: 103–110
- [25] Kwon S L, Smith R J, Talbert R E. Comparative growth and development of red rice (*Oryza sativa*) and rice (*O. sativa*). *Weed Sci*, 1992, 40: 57–62
- [26] Baker J B, Sonnier E A, Shreffler J W. Integration of molinate use with water management for red rice (*Oryza sativa* L.) control in water-seeded rice (*Oryza sativa* L.). *Weed Sci*, 1994, 34: 916–922
- [27] Cho J H, Suh H S, Chung T Y, Eun M Y. Collection and evaluation of Korean red rices: IV. Affinity of Korean red rices with cultivars and foreign red rices based on isozyme polymorphism. *Korean J Breed*, 1993, 24: 327–334
- [28] Sato Y I, Morishima H. Genetics characterization of weedy rice (*Oryza sativa* L.) based on morpho-physiology, isozymes and RAPD makers. *Theor Appl Genet*, 1997, 94: 316–321
- [29] Watanabe H, Vaughan D A, Tomooka N. Weedy rice complexes: Case studies from Malaysia, Vietnam, and Surinam. In: Chin D V, Baker B, Mortimer M eds. Wild and Weedy Rice in Rice Ecosystems in Asia: A Review, International Rice Research Institute, Philippines, 2000. pp 25–34
- [30] Vaughan K L, Ottis B V, Prazak-Havey A M, Sneller C, Chandler J M, Park W D. Is all red rice found in commercial rice really *Oryza sativa*? *Weed Sci*, 2001, 49: 468–476
- [31] Federici M T, Vaughan D, Tomooka N, Kaga A, Wang X W, Doi K, Francis M, Zorrilla G, Saldain N. Analysis of Uruguayan weedy rice genetic diversity using AFLP molecular markers. *Electron J Biotechnol*, 2001, 4(3) [2005-01-07]. <http://www.ejbiotechnology.info/content/vol4/issue3/full/3/>
- [32] Bres-Party C, Bangratz M, Ghesquiere A. Genetic diversity and population dynamics of weedy rice in France. *Genet Sel Evol*, 2001, 33: 425–440
- [33] Yu G Q, Bao Y, Shi C, Dong C Q, Ge S. Genetic diversity and population differentiation of Liaoning weedy rice detected by RAPD and SSR markers. *Biochem Genet*, 2005, 43: 261–270
- [34] Doyle J J, Doyle J L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem Bull*, 1987, 19: 11–15
- [35] Yeh F C, Yang R C, Boyle T, Ye Z H, Mao J X. POPGENE, the User-friendly Shareware for Population genetic Analysis. Molecular Biology and Biotechnology Centre. University of Alberta Edmonton. Alberta, Canada. 1997
- [36] Nei M, Roychoudhary A K. Sampling variances of heterozygosity and genetic distance. *Genetics*, 1974, 76: 379–390
- [37] Zhao N(赵娜), Ma D-R(马殿荣), Chen W-F(陈温福). Primary study of salt tolerance of weedy rice in germination stage in North China. *China Rice* (中国稻米), 2007, (2): 20–24 (in Chinese)
- [38] Chen H-Z(陈惠哲), Xuan S-N(玄松南), Wang W-X(王渭霞), Shao G-S(邵国胜), Sun Z-X(孙宗修). Freezing tolerance and germination ability at low temperature of Dandong weedy rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2004, 18(2): 109–112 (in Chinese with English abstract)
- [39] Gao N(高男), Ma D-R(马殿荣), Chen W-F(陈温福), Zhao P-P(赵培培). Primary study of cold tolerance of weedy rice in germination stage in North China. *China Rice* (中国稻米), 2007, (3): 5–7 (in Chinese)
- [40] Cho Y C, Choi I S, Han S S. Inheritance of resistance to (*Pyricularia grisea* Sacc.) in Korean weedy rice (*Oryza sativa* L.). *Korean J Breed*, 1996, 28: 309–316
- [41] Heu M H. Weed rice “Sharei” showing closer cross-affinity to Japonica type. *Rice Genet Newsl*, 1988, 5: 72–74
- [42] Morishima H, Sano Y, Oka H I. Differentiation of perennial and annual types due to habitat conditions in the wild rice *Oryza perennis*. *Plant Syst Evol*, 1984, 144: 119–135
- [43] Tang L H, Morishima H. Characteristics of weed rice strains. *Rice Genet Newsl*, 1988, 5: 70–72