

张德宇, CHALI Biru Alemu, PHYU Phyu Thin, 等. 陆稻早期幼苗陆生适应性鉴定及综合评价 [J]. 华南农业大学学报, 2023, 44(6): 915-924.  
ZHANG Deyu, CHALI Biru Alemu, PHYU Phyu Thin, et al. Aerobic adaptability identification and comprehensive evaluation of upland rice at early seedling stage[J]. Journal of South China Agricultural University, 2023, 44(6): 915-924.

# 陆稻早期幼苗陆生适应性鉴定及综合评价

张德宇<sup>1,2</sup>, CHALI Biru Alemu<sup>1</sup>, PHYU Phyu Thin<sup>1</sup>, 路承凯<sup>1</sup>, 陆炳悦<sup>3</sup>,  
陆定科<sup>3</sup>, 王效宁<sup>4</sup>, 万金鹏<sup>1</sup>, 徐 鹏<sup>1</sup>

(1 中国科学院西双版纳热带植物园 热带植物资源可持续利用重点实验室, 云南 昆明 650223; 2 中国科学院大学, 北京 101408; 3 广南县农业技术推广服务中心, 云南 广南 663300; 4 海南省农业科学院 粮食作物研究所/海南省农作物遗传育种重点实验室, 海南海口 570216)

**摘要:**【目的】鉴定陆稻种质资源早期幼苗的陆生适应性, 筛选出具备低水分胁迫萌发、深土出苗能力的优势种质资源, 为培育具有优良陆生适应性的新品种提供种质资源和参考依据。【方法】在 150 g/L 乙二醇 (PEG6000) 模拟低水分胁迫及 8 cm 深土壤播种条件下, 评价 ‘黄华占’ ‘龙粳 39’ ‘京越 1 号’ 等 24 份水稻和 ‘陆引 46’ ‘IRAT318’ ‘IRAT11’ 等 24 份陆稻改良品种的陆生适应性指标, 同时对 246 份地方陆稻种质资源进行相关指标测定。通过主成分分析、隶属函数和陆生适应性综合评价值对参试种质资源进行评价, 并利用聚类分析进行分类。【结果】在低水分胁迫条件下, 典型水、陆稻品种的相对发芽率、发芽势、根长、芽长、根数均存在极显著差异, 可作为陆稻早期幼苗陆生适应性的鉴定指标。在深土播种条件下, 根长、芽长、中胚轴长和胚芽鞘长对幼苗出土起着主效作用。根据它们陆生适应性的差异, 可将 294 份供试材料的陆生适应性划分为极强型 (I 类)、强型 (II 类)、中间型 (III 类)、弱型 (IV 类) 和极弱型 (V 类) 5 类, 最终筛选出 7 份陆生适应性强的种质资源。【结论】本研究初步确定了陆稻早期幼苗的陆生适应性鉴定指标, 并对云南地方陆稻进行综合评价, 可为旱直播稻新品种的培育提供基础。

**关键词:** 陆稻; 陆生适应性; 低水分胁迫; 种子萌发; 幼苗出土

中图分类号: S511; S502

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2023)06-0915-10

## Aerobic adaptability identification and comprehensive evaluation of upland rice at early seedling stage

ZHANG Deyu<sup>1,2</sup>, CHALI Biru Alemu<sup>1</sup>, PHYU Phyu Thin<sup>1</sup>, LU Chengkai<sup>1</sup>, LU Bingyue<sup>3</sup>,  
LU Dingke<sup>3</sup>, WANG Xiaoning<sup>4</sup>, WAN Jinpeng<sup>1</sup>, XU Peng<sup>1</sup>

(1 Key Laboratory of Sustainable Utilization of Tropical Plant Resources, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2 University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China; 3 Agricultural Technology Extension Service Center of Guangnan County, Guangnan 663300, China; 4 Institute of Cereal Crops, Hainan Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop Genetics and Breeding of Hainan Province, Haikou 570216, China)

收稿日期: 2023-08-28 网络首发时间: 2023-10-16 20:23:25

首发网址: <https://link.cnki.net/urlid/44.1110.S.20231013.1243.002>

**作者简介:**张德宇, 硕士研究生, 主要从事作物遗传育种相关研究, E-mail: [zhangdeyu@xtbg.ac.cn](mailto:zhangdeyu@xtbg.ac.cn); 通信作者: 王效宁, 研究员, 硕士, 主要从事作物育种相关研究, E-mail: [wxning2599@163.com](mailto:wxning2599@163.com); 万金鹏, 副研究员, 博士, 主要从事作物营养与环境适应性相关研究, E-mail: [wanjinpeng@xtbg.org.cn](mailto:wanjinpeng@xtbg.org.cn); 徐 鹏, 研究员, 博士, 主要从事作物遗传育种相关研究, E-mail: [xupeng@xtbg.ac.cn](mailto:xupeng@xtbg.ac.cn)

**基金项目:**云南省对外科技合作专项 (202003AD150007); 云南省基础研究专项 (202301AT070329); 中国科学院 “西部之光-西部交叉团队” 重点实验室专项 (XBZG-ZDSYS-202111); 崖州湾种子实验室 “揭榜挂帅” 项目 (B21HJ0106, B21HJ0220); 海南省农作物遗传育种重点实验室开放课题 (HAAS2022PT0104)

**Abstract:** 【Objective】 The goal was to identify the aerobic adaptation of early seedlings of upland rice germplasm resources, screen out the superior germplasm resources with the abilities of seed germination under low water stress and seedling emergence from deep soil, and provide genetic materials and valuable guidance for breeding new varieties with excellent aerobic adaptation. 【Method】 Under the conditions of 150 g/L polyethylene glycol (PEG6000) mimicking low water stress and 8 cm soil deep-seeding, 24 lowland rice (including ‘Huanghuazhan’, ‘longjing39’ and ‘jingyue1’) and 24 improved upland rice (including ‘Luying46’, ‘IRAT318’ and ‘IRAT11’) varieties were used to evaluate the aerobic adaptability indicators. In addition, these indicators were assessed for 246 upland rice landraces. The principal component analysis, membership function and comprehensive evaluation value of aerobic adaptation were used to evaluate these germplasms, and they were classified by cluster analysis. 【Result】 The relative germination potential, germination rate, root length, bud length and root number between lowland and upland rice varieties under low water stress were significantly different, and could be used as indicators for identifying aerobic adaptation at the early seedling stage. Under deep-seeding condition, root length, shoot length, mesocotyl length and coleoptile length were mainly responsible for seedling emergence. According to their differences in aerobic adaptability, the germplasms could be divided into five types, including highly strong type (type I), strong type (type II), intermediate type (type III), weak type (type IV) and extremely weak type (type V). Finally, seven varieties with elite aerobic adaptability were obtained. 【Conclusion】 This study identified the indicators of aerobic adaptation and comprehensively assessed the upland rice landraces in Yunan, which could provide a basis for fostering dry direct-seeding rice varieties.

**Key words:** Upland rice; Aerobic adaptation; Low water stress; Seed germination; Seedling emergence

世界一半以上的人口以稻米为主食<sup>[1]</sup>。陆稻 (Upland rice) 和水稻 (Lowland rice) 是亚洲栽培稻 *Oryza sativa* L. 的 2 种生态型<sup>[2]</sup>。陆稻, 也称旱稻或者旱谷, 通常是指在旱地、坡地及干旱生态环境下正常生长的栽培稻类型<sup>[3]</sup>, 具有节约水资源、轻简宜机、劳动强度低和少甲烷排放等优点。陆稻种植不需灌溉水层, 水分供给主要依赖于自然降雨或少量灌溉<sup>[4]</sup>。陆稻在适应陆生旱地环境过程中, 形成了对陆生环境土壤养分、水分、季节和日长变化等的适应性<sup>[5-6]</sup>。与水稻相比, 典型的陆稻具备低水分条件下种子萌发、萌发后出土、苗期与杂草竞争、趋避不利环境 (如快速卷叶、快速灌浆成熟)、耐旱, 以及适应于水分供给的光周期反应等能力, 这些对陆生环境的适应表现被称为陆生适应性 (Aerobic adaptation)<sup>[6]</sup>。

陆稻在选择驯化过程中, 形成大量地方种质<sup>[7]</sup>。最近发现, 陆稻可能先于水稻更早从野生稻中驯化而来<sup>[8]</sup>。基于水田生态系统育成的水稻品种普遍不适应通气有氧的陆生旱地环境<sup>[9-10]</sup>。传统的陆稻生产主要分布在我国云南、贵州、海南等山区及东南亚国家, 具有深播出土、抗 (耐) 旱等特性<sup>[11-12]</sup>。虽然传统陆稻的产量低, 但其蕴含的优异基因是稻作遗传育种的宝库。在全球气候变化背景下, 水资源短缺已成为传统水稻生产最为主要的限制因素<sup>[13]</sup>。

将传统陆稻与现代水稻改良品种相结合进行遗传改良, 是应对水资源短缺和干旱等挑战的有效途径<sup>[14-15]</sup>。因此, 有待进一步加强特异陆稻种质的挖掘和创新利用, 但目前缺乏对陆稻陆生适应性关键节点性状简便、高效的系统鉴定方法, 极大地限制了陆稻在遗传育种中的利用价值。

目前关于陆稻早期幼苗陆生适应性的综合性评价, 特别是与陆稻生产实践紧密结合的低水分胁迫条件下的萌发和深土出土能力, 仍缺乏系统深入地研究。现阶段对于水、陆稻种子低水分胁迫条件下萌发的研究, 主要以聚乙二醇 (Polyethylene glycol 6000, PEG6000) 作为诱导条件<sup>[16]</sup>。李自超等<sup>[17]</sup>对比了陆稻和水稻在不同质量浓度 PEG6000 处理条件下幼苗的生长情况, 陆稻生长势比水稻更好。在 200 g/L PEG6000 溶液中培养时, 陆稻仍有一定的生长量, 而水稻均不能发芽。胡德勇等<sup>[18]</sup>调查了不同水分处理对陆稻种子萌发的影响, 发现陆稻品种 ‘IAPAR’ 种子萌发的临界含水率可低至田间持水量的 30%。徐建欣等<sup>[19]</sup>发现, 在 150 g/L PEG6000 处理下, 陆稻的相对发芽率、相对幼根长度等性状指标优于水稻, 可视为陆稻对低水分环境萌发的适应特征。基于此方法, 科学家已从陆稻中鉴定出许多抗旱基因<sup>[11, 20-21]</sup>。

深播被认为是旱直播栽培中抗旱保墒的重要途径<sup>[22]</sup>。胚芽鞘具有保护胚芽中幼叶和生长锥的作用<sup>[23]</sup>,在其下方有一个短茎,称为中胚轴。胚芽鞘和中胚轴在幼苗出土过程中起到关键作用。不同作物的种子在萌发出土过程中延伸器官可能不同。高粱深播中胚轴伸长使其幼苗顶出土壤表面,大麦和小麦的中胚轴几乎没有伸长,而它们的胚芽鞘显著伸长<sup>[24-25]</sup>。有研究表明,胚芽鞘和中胚轴伸长被认为是水稻幼苗出土的主要动力源<sup>[26-28]</sup>。当前研究主要用出苗率来表示出土能力,出苗率越高其出土能力越强<sup>[29-30]</sup>,而大多研究均以水稻为主<sup>[31-32]</sup>,缺乏对特有陆稻种质资源出土能力相关指标的综合评价<sup>[33]</sup>。通过开展陆稻早期幼苗陆生适应性的综合评价,筛选具有较强低水分胁迫萌发及深土出苗能力的种质资源,可为后续陆生适应性遗传机理解析、节水栽培和耕作研究及陆稻育种奠定基础。

世界各地的陆稻,包括低纬度低海拔(含赤道附近)的陆稻地方品种及改良品种以粳稻为主,水稻与陆稻的遗传分化主要发生在粳稻亚种内<sup>[15]</sup>。云南省是中国稻种遗传和生态多样性中心之一,其南部雨热同季、多山的环境孕育了丰富的陆稻资源,为筛选具有优良陆生适应性的种质提供了大量的资源<sup>[34-35]</sup>。本研究利用 150 g/L PEG6000 模拟低水分胁迫和 8 cm 深土播种进行典型水、陆稻早期幼苗陆生适应性的差异指标筛选,同时对 246 份地方陆稻种质资源进行综合评价,以期明确评价标准,筛选出具有优良陆生适应性的代表性品种,为进一步创新利用云南陆稻种质资源提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

试验材料选用典型水稻和改良陆稻品种。24 份典型的水稻品种主要来源于长江中下游及东北地区;24 份典型陆稻品种主要来源于国内外改良品种,246 份地方陆稻品种均来源于云南省,由中国科学院西双版纳热带植物园作物保护与育种基地扩繁保育提供试验。

### 1.2 试验方法

1.2.1 陆稻低水分胁迫萌发能力鉴定 试验于 2022 年 9—12 月在中国科学院西双版纳热带植物园温室内进行。参试材料选取籽粒饱满、大小一致的种子 60 粒,使用质量分数为 1% 的次氯酸钠消毒液消毒 15 min,清洗干净后将种子置于垫有滤纸的 9 cm 培养皿中。设置对照组(蒸馏水)和低水分胁迫组(150 g/L PEG6000 溶液) 2 个处理,每处理

3 个重复。处理组加入 5 mL 的 150 g/L PEG6000 溶液,对照组加入等体积的蒸馏水,培养皿加盖置于 28 °C 恒温、光周期为 14 h 光照/10 h 黑暗的温室中培养。从种子置床之日起开始观察,以胚根或胚芽达种子长的 1/2 为发芽标准,每天定时统计发芽种子数<sup>[36]</sup>。处理 7 d 后,每个处理取 10 株幼苗,测量芽长、根长、根数等指标。

1.2.2 陆稻深土出苗能力鉴定 每个参试材料选取 45 粒饱满的种子,使用孔径为 8 mm 的筛子除去土壤大颗粒,填充于 11 cm 深、底部钻有 9 个孔的黑色塑料培养盒中,每个塑料盒先平铺 3 cm 土壤,播种后将盒子填满(播种深度 8 cm),以模拟田间土壤播种条件。然后将培养盒放入 3 cm 水深的容器中,反渗吸水确保土壤充分浸润,放置 24 h 后取出置于苗床上培养。每盒播种 3 个材料,设置 3 个重复。7 d 后调查幼苗生长情况,取样测量胚芽鞘长、中胚轴长、根数和根长等指标。

### 1.3 数据处理与分析

试验数据采用 Excel 2016 录入并绘制图表,利用 SPSS 软件进行描述性统计、方差和主成分分析。采用模糊数学隶属函数法进行综合鉴定,并进行聚类分析<sup>[37]</sup>。具体计算公式如下:

$$\text{发芽势} = \frac{\text{第3天发芽种子数}}{\text{种子总数}} \times 100\%, \quad (1)$$

$$\text{发芽率} = \frac{\text{第7天发芽种子数}}{\text{种子总数}} \times 100\%, \quad (2)$$

$$\text{相对值} = \frac{\text{PEG胁迫处理下的值}}{\text{对照值}} \times 100\%, \quad (3)$$

隶属函数值计算公式:

$$u(X_j) = \frac{(X_j - X_{\min})}{(X_{\max} - X_{\min})}, \quad (4)$$

权重 ( $W_j$ ) 计算公式:

$$W_j = \frac{P_j}{\sum_{j=1}^n P_j}, \quad (5)$$

综合低水分胁迫萌发/出土能力 ( $D$ ) 计算公式:

$$D = \sum_{j=1}^n u_j W_j, \quad (6)$$

式中,  $X_j$  为某项指标的测定值,  $X_{\max}$  为全部供试材料某项指标的最大值,  $X_{\min}$  为全部供试材料某项指标的最小值;  $P_j$  表示第  $j$  个综合指标贡献率;  $u_j$  表示第  $j$  个综合指标的隶属函数,  $W_j$  表示第  $j$  个权重。

## 2 结果与分析

### 2.1 典型水稻和改良陆稻品种早期幼苗的陆生适应性评价

在早期幼苗陆生适应性的相关性状中,典型水稻、改良陆稻品种间观测的几乎所有指标均表现出

极显著差异, 陆稻的相对发芽率与相对发芽势大于 0.700, 而水稻则小于 0.150。陆稻的相对根长、相对根数分别为水稻的 5 倍和 3 倍; 此外, 水稻的各相对指标的变异系数均大于 200%, 而陆稻除相对根长外均低于 70%, 表现出更稳定、更强的适应性。

对这些材料的深土出苗观察分析发现, 除根数外, 其余性状指标在水、陆稻间均存在显著的差异, 特别是根长、中胚轴长显示出极显著差异, 根长、根数、胚芽鞘与芽长较水稻的变异程度更低, 陆稻表现出更强的适应深播的能力(表 1)。

表 1 典型水、陆稻陆生适应性差异性分析

Table 1 Difference analysis of aerobic adaptability between typical lowland rice and upland rice

生态型 Ecotype	性状 Trait	平均值 <sup>1)</sup> Mean	最大值 Max	最小值 Min	极差 Range	标准差 SD	变异系数/% CV
Upland rice	陆稻 相对发芽势 Relative germination potential	0.796**	1.267	0.105	1.162	0.252	31.7
	相对发芽率 Relative germination rate	0.856**	1.333	0.100	1.233	0.255	29.8
	相对根长 Relative root length	0.724**	3.273	0.021	3.252	0.718	99.2
	相对芽长 Relative bud length	0.142**	0.341	0.000	0.341	0.095	67.2
	相对根数 Relative root number	0.366**	0.857	0.118	0.739	0.208	56.9
	根长/cm Root length	7.634**	10.400	4.667	5.733	1.481	19.4
	根数 Root number	3.812	5.333	1.500	3.833	0.966	25.3
	中胚轴长/cm Mesocotyl length	0.271**	0.817	0.100	0.717	0.192	70.6
	胚芽鞘长/cm Coleoptile length	2.835*	3.900	2.033	1.867	0.486	17.1
Lowland rice	水稻 相对发芽势 Relative germination potential	0.139	0.950	0.000	0.950	0.298	215.0
	相对发芽率 Relative germination rate	0.133	10.000	0.000	1.000	0.290	218.6
	相对根长 Relative root length	0.132	1.631	0.000	1.631	0.378	286.9
	相对芽长 Relative bud length	0.038	0.385	0.000	0.385	0.104	274.9
	相对根数 Relative root number	0.106	1.000	0.000	1.000	0.241	226.9
	根长/cm Root length	6.237	10.133	3.150	6.983	1.981	31.8
	根数 Root number	3.299	4.833	1.400	3.433	1.075	32.6
	中胚轴长/cm Mesocotyl length	0.148	0.250	0.100	0.150	0.057	38.2
	胚芽鞘长/cm Coleoptile length	2.483	3.433	1.300	2.133	0.561	22.6
芽长/cm Bud length	3.406	5.133	1.625	3.508	1.032	30.3	

1) “\*” 和 “\*\*” 分别表示 2 种生态型在 0.05 和 0.01 水平上差异显著 (*t* 检验)

1) “\*” and “\*\*” indicate significant differences between two ecotypes at 0.05 and 0.01 levels, respectively (*t* test)

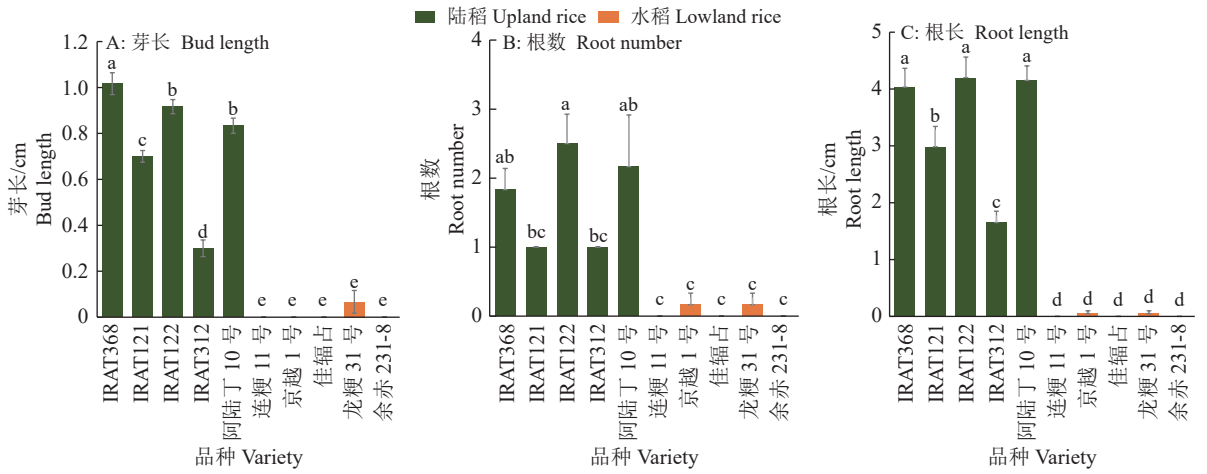
在 150 g/L PEG6000 处理下, 有 3 份典型水稻品种的芽长、根数和根长均为 0, 而 5 份改良陆稻品种的芽长和根数为典型水稻品种的 10 倍, 根长为典型水稻品种的 30~50 倍, 均显著强于典型的水稻品种(图 1)。

在深土萌发下, 陆稻品种的各项指标表现更好, 同时发现部分水稻品种的根数、根长上也有不错的表现, 可进一步用于发掘相关优良基因(图 2)。以上结果表明, 低水分胁迫萌发、出土能力等相关指标除根数外, 均可用于陆稻早期幼苗陆生适应性

的筛选。

## 2.2 早期幼苗陆生适应性性状的相关性分析

在 150 g/L PEG6000 胁迫条件下, 对 294 份供试材料的相对芽长、相对根数、相对发芽率等 5 个指标的相对值进行相关性分析, 结果表明各性状均呈现显著相关, 其中相对芽长与相对根数之间的相关系数达 0.611, 相对芽长与相对发芽率相关系数达 0.465。这些结果说明陆稻苗期的陆生适应性可以在多个性状指标上得以体现, 需要综合考虑多个指标, 才能进行更准确地鉴定

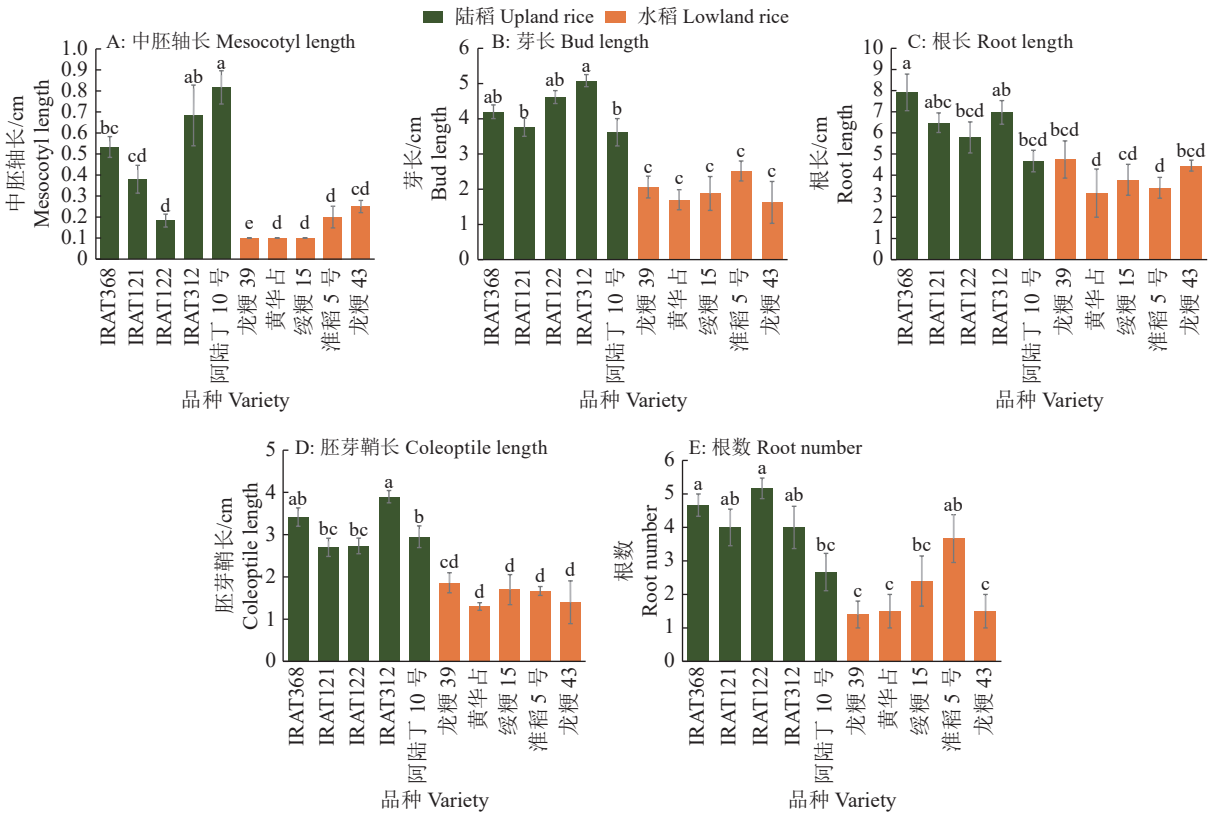


结果用平均值±标准差表示; 柱子上方的不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ , Duncan's 检验)

Data are represented as mean±SD; Different lowercase letters on bars indicate significant differences ( $P < 0.05$ , Duncan's test)

图 1 不同水、陆稻品种在 150 g/L PEG6000 条件下培养 7 d 后的生长情况

Fig. 1 Growth of different lowland rice and upland rice varieties after cultured for 7 days under 150 g/L PEG6000 conditions



结果用平均值±标准差表示; 柱子上方的不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ , Duncan's 检验)

Data are represented as mean±SD; Different lowercase letters on bars indicate significant differences ( $P < 0.05$ , Duncan's test)

图 2 不同水、陆稻品种在深土 8 cm 深土播种条件下培养 7 d 后的生长情况

Fig. 2 Growth of different lowland rice and upland rice varieties after cultured for 7 days under 8 cm deep-seeding conditions

(表 2)。

在 8 cm 深土播种条件下, 除中胚轴与根长、芽长之间无显著相关外, 其余各性状指标之间均显著相关。芽长与胚芽鞘长相关系数达 0.691, 这与在幼苗出土过程中, 胚芽鞘保护幼芽穿过土壤的生物学

过程一致 (表 3)。此外, 胚芽鞘长与中胚轴长间存在极显著相关性, 与前人关于中胚轴和胚芽鞘的伸长是种子出苗的主要动力源的观点相吻合<sup>[26]</sup>。根数在陆稻中与各指标均存在显著相关性, 而在典型水陆稻中不存在显著差异 (表 3)。这些结果表明数量

表 2 150 g/L PEG6000 胁迫下生长性状的相关性分析<sup>1)</sup>

Table 2 Correlation analysis of growth traits under 150 g/L PEG6000 conditions

性状 Trait	相对发芽势 Relative germination potential (RGP)	相对发芽率 Relative germination rate (RGR)	相对根长 Relative root length (RRL)	相对芽长 Relative bud length (RBL)	相对根数 Relative root number (RRN)
RGP	1				
RGR	0.345**	1			
RRL	0.133*	0.326**	1		
RBL	0.135*	0.465**	0.455**	1	
RRN	0.197**	0.460**	0.450**	0.611**	1

1) “\*” 和 “\*\*” 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著相关 (Pearson 相关性分析)

1) “\*” and “\*\*” indicate significant correlations at 0.05 and 0.01 levels, respectively (Pearson correlation analysis)

表 3 8 cm 深土播种条件下生长性状的相关性分析<sup>1)</sup>

Table 3 Correlation analysis of growth traits under 8 cm deep-seeding conditions

性状 Trait	根长 Root length (RL)	根数 Root number (RN)	中胚轴长 Mesocotyl length (ML)	胚芽鞘长 Coleoptile length (CL)	芽长 Bud length (BL)
RL	1				
RN	0.486**	1			
ML	0.021	0.149*	1		
CL	0.373**	0.291**	0.348**	1	
BL	0.628**	0.581**	0.111	0.691**	1

1) “\*” 和 “\*\*” 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著相关 (Pearson 相关性分析)

1) “\*” and “\*\*” indicate significant correlations at 0.05 and 0.01 levels, respectively (Pearson correlation analysis)

性状的复杂性,说明陆稻幼苗的出土能力受到多个性状的共同调控。

### 2.3 早期幼苗陆生适应性的主成分分析

主成分分析能够提取出数据中的主要特征和结构,保留数据中最重要的信息,可方便快捷地对供试样品的相似性进行科学评价。对早期幼苗陆生适应性的低水分胁迫萌发和出土能力指标分别进行主成分分析,以累计贡献率大于 80% 为原则选择主成分。在 150 g/L PEG6000 处理条件下,因子分析提取了 3 个主成分,其贡献率分别为 50.038%、19.683% 和 12.547%,累计贡献率达 82.268%,表明可以解释原始数据 82.268% 的总变异,涵盖了所有指标的大部分信息。在 8 cm 深土条件下,由于典型水陆稻间根数性状不存在显著差异,因而只对根长、中胚轴、胚芽鞘、芽长进行主成分分析,该过程将原来的 4 个单项指标组合为 2 个新的互相独立的综合指标,2 个主成分贡献率分别为 55.082% 和 26.351%,累计贡献率为 81.433%,可以代替大多数指标。

主成分与所有相关性状的因子负荷量反映了彼此间的相关性。在 150 g/L PEG6000 条件下,构成载荷分析表明,在第 1 主成分中所有性状指标均

起着重要作用;相对根数的特征向量 (0.814) 最高,表明了根系对于水分吸收的重要性;在第 2 主成分中,相对发芽势特征向量 (0.851) 数值最大,说明种子的自身活力同样对低水分萌发起着重要的作用;在第 3 主成分中,相对根长对应特征向量 (0.637) 数值最大,表明发达的根系对于适应低水分的重要性。对深土出苗评价发现,在第 1 主成分当中,除中胚轴外,其余指标的特征向量均较高,它们起着主要作用;在第 2 主成分中,中胚轴特征向量较高,对深土出苗发挥着主要作用,表明在深土条件下这些指标均需要考虑作为幼苗出土能力的重要评价指标 (表 4)。

### 2.4 早期幼苗陆生适应性的聚类分析

通过主成分分析得到因子得分值,作为鉴定陆生适应性的综合指标。利用公式 (4) 计算各综合指标的隶属函数值,再用公式 (5) 通过综合指标的贡献率计算权重。在 150 g/L PEG6000 胁迫下,3 个主成分的权重依次是 0.608、0.239 和 0.153。在 8 cm 深土条件下,2 个主成分的权重依次是 0.608 和 0.392。最后采用公式 (5) 计算得到综合评价值  $D$ 。对  $D$  均值采用欧式距离平方法进行系统聚类分析 (表 5)。

表 4 在 150 g/L PEG6000 和 8 cm 深土播种条件下主成分性状特征值、贡献率和累积贡献率<sup>1)</sup>

Table 4 The characteristic value, contribution rate and cumulative contribution rate of principal component traits under 150 g/L PEG6000 and 8 cm deep-seeding conditions

处理 Treatment	指标 Index	C1	C2	C3
150 g/L PEG6000	相对发芽势 Relative germination potential	0.411	0.851	0.227
	相对发芽率 Relative germination rate	0.742	0.276	-0.324
	相对根长 Relative root length	0.686	-0.290	0.637
	相对芽长 Relative bud length	0.806	-0.264	-0.205
	相对根数 Relative root number	0.814	-0.176	-0.152
	特征值 Eigen value	2.502	0.984	0.627
	贡献率/% Contribution rate	50.038	19.683	12.547
	累积贡献率/% Cumulative contribution rate	50.038	69.722	82.268
8 cm深土播种 8 cm deep-seeding	根长 Root length	0.741	-0.422	
	中胚轴长 Mesocotyl length	0.341	0.886	
	胚芽鞘长 Coleoptile length	0.848	0.226	
	芽长 Bud length	0.905	-0.200	
	特征值 Eigen value	2.203	1.054	
	贡献率/% Contribution rate	55.082	26.351	
	累积贡献率/% Cumulative contribution rate	55.082	81.433	

1) C1~C3分别为第1~3主成分

1) C1-C3 are the first to third principal components, respectively

表 5 294 份参试材料的陆生适应性等级及分类

Table 5 Aerobic adaptation level and classification of 294 tested germplasms

类群 Group	品种数量 No. of varieties	水稻品种数量 No. of lowland rice varieties	地方陆稻品种数量 No. of local upland rice varieties	改良陆稻品种数量 No. of improved upland rice varieties	D均值 <sup>1)</sup> D mean
I	7	0	7	0	0.636a
II	96	0	92	4	0.483b
III	157	3	139	15	0.391c
IV	29	16	8	5	0.260d
V	5	5	0	0	0.140e

1) 该列数据后的不同小写字母表示不同类群陆生适应性差异显著( $P < 0.05$ , Duncan's 检验)

1) Different lowercase letters of this column indicate significant differences in aerobic adaptation of different groups ( $P < 0.05$ , Duncan's test)

结果表明, 在欧式距离等于 5 时, 可将 294 份供试材料的陆生适应性划分为极强型 (I 类)、强型 (II 类)、中间型 (III 类)、弱型 (IV 类)、极弱型 (V 类) 5 类。第 I 类群包含 ‘N90-253 大长谷’ ‘黑花谷’ ‘夺哥谷 2’ ‘大香糯’ ‘大麻谷’ ‘红壳谷’ 和 ‘黄壳谷’ 等 7 份种质, 为来自于云南的地方陆稻品种, 说明地方种质具有优异的陆生适应性特性, 对地方资源的挖掘评价具有重大意义。第 II 类群包含 96 份种质, 除地方品种外, 还涵盖有 4 份改良的陆稻品种。第 III 类群包含 157 份种质, 除了 3 份水稻外, 绝大多数为地方及改良陆稻品

种。第 IV 类群包含 29 份种质, 大部分为典型水稻品种, 但也有 5 份改良的陆稻品种, 这表明在陆稻改良品种时可能注重于单个性状, 而忽视了对其陆生适应性的方面。第 V 类群包含 5 份种质, 全为典型水稻品种, 说明典型水稻品种的陆生适应性确有很大的提升潜力 (表 5)。这些结果表明, 陆生适应性的评价是一个全面综合的评价过程, 一些改良的陆稻由于育种过程可能仅注重单方面抗性的提高, 忽略了出土能力等性状的改良, 导致其在陆生适应性综合评价中依旧表现不佳。参试云南地方陆稻品种的陆生适应性强弱参差不齐, 说明该省陆稻地方种

质资源类型多样、遗传丰富,筛选出的陆生适应性强的地方陆稻品种可深入挖掘并加以利用。

### 3 讨论与结论

水、陆稻在陆生适应性相关性状方面存在明显的遗传差异,陆稻适应性关键遗传差异是水、陆稻遗传差异的基础<sup>[38-39]</sup>;陆稻的陆生适应性需在生长发育过程中与土壤水分供应特征保持一致,并具备对干旱逆境的抵抗、忍耐与恢复能力,以及较强的出土能力<sup>[40]</sup>。目前,缺乏有效的陆生适应性系统鉴定评价方法,极大地限制了优良陆稻种质资源在育种中的利用。在幼苗的抗旱性鉴定研究中,主要利用 PEG6000 溶液模拟低水分胁迫环境,将萌发相关的生长指标作为抗旱鉴定的指标,已成为幼苗抗旱鉴定研究的重要手段<sup>[41]</sup>。杨瑰丽等<sup>[42]</sup>研究发现,干旱胁迫严重影响了水稻的萌发,明显抑制根的生长,与芽相比,根中的干物质积累易受干旱胁迫的抑制。李其勇等<sup>[43]</sup>研究模拟干旱对水稻育种材料‘川香 29B’近等基因导入系种子萌发的影响,发现从轻度到重度的水分胁迫对种子发芽的抑制作用呈现增强的趋势。丁国华等<sup>[44]</sup>发现,干旱胁迫条件下杂草稻的发芽率、茎长、根长、根数、茎干质量、根干质量和根冠比等指标均显著降低,与水稻对同样胁迫条件的表现没有显著差异。

水、陆稻对干旱胁迫响应存在着巨大的遗传多样性,特别是地方陆稻品种往往具有很强的干旱胁迫耐受性<sup>[45-46]</sup>。陆稻地方品种虽然存在较多不足,但其适应于干旱环境等潜在的遗传变异可以用于稻作新品种耐旱性的遗传改良。传统的陆稻主要分布于湿润旱地,生长季节与雨热同期,耐旱性可能不是陆稻驯化的主要推动力<sup>[47]</sup>。陆稻耐直播性使其适应低水分萌发、耐深埋、扎根快,有利于其适应陆生有氧的旱地环境并快速完成苗期形态建成,是陆稻陆生适应性的重要体现。发达的根系通过维持水分和矿物质,在赋予植物耐旱性方面发挥着重要作用,陆稻品种深、粗的根系使其能从深层土壤中获取水分来抵御水分亏缺<sup>[48]</sup>。Gao 等<sup>[12]</sup>发现水稻根系发育的负调控因子 *Robust Root System 1(RRS1)* 在抗旱性中起着重要作用。我们的研究发现相对根数、根长与低水分胁迫萌发能力显著相关,表明发达的根系对于适应旱生环境具有重要作用。

胚芽鞘和中胚轴的伸长被认为是幼苗出土的主要动力源<sup>[26-28]</sup>。中胚轴长是影响水稻种子出苗的主要因素,中胚轴伸长对深播种子的出苗起关键作用,长胚轴种质出土动力来自于胚芽鞘与中胚轴的

共同作用;而短中胚轴出苗动力主要来源于胚芽鞘的伸长<sup>[28]</sup>。我们的研究发现,芽长与胚芽鞘长、胚芽鞘长与中胚轴长间存在显著相关性,说明胚芽鞘在保护嫩芽穿过土壤中起着重要作用<sup>[23,27]</sup>。已有研究通过数量性状位点(QTL)定位和全基因组关联分析的方法,发掘了 50 余个水稻中胚轴伸长相关位点,分布在水稻全基因组中<sup>[31]</sup>。Zhao 等<sup>[49]</sup>发现控制中胚轴伸长的 2 个主效基因 *OsML1* 和 *OsML2*,其优良单倍型组合可使水稻中胚轴长度增加。通过 GWAS 对 208 个水稻种质的中胚轴进行分析,发现 16 个与中胚轴伸长显著相关的基因座<sup>[31]</sup>。利用长中胚轴品种‘Changai’和短中胚轴品种‘IR 145’构建 F<sub>2</sub> 遗传分离群体,发现 *LOC\_Os03g52450*、*LOC\_Os03g56060* 和 *LOC\_Os03g58290* 为水稻中胚轴伸长相关的候选基因,它们参与植物激素和细胞分裂调控<sup>[32]</sup>。通过研究播种深度与中胚轴和胚芽鞘长度相关的 QTL,发现 *qMel-1* 和 *qMel-3* 增加品种‘Kasalath’中胚轴长,而 *qMel-6* 增加‘Nipponbare’的中胚轴长;另外,*qCol-3* 和 *qCol-5* 增加‘Nipponbare’的胚芽鞘长<sup>[50]</sup>。本研究发掘 7 个优异陆稻种质资源将可用于胚芽鞘和中胚轴等关键性状调控机理的研究。

在我国的云南、海南、四川和贵州等山区,坡地种植陆稻的生长主要依赖于自然降雨,较强的陆生适应性是保障前期出苗率和后期齐苗、壮苗的关键环节。本研究紧密结合陆稻生产中种子低水分胁迫萌发和深播幼苗出土问题,通过对早期幼苗低水分胁迫萌发和出土能力鉴定,采用相关性状指标相对值的主成分、隶属函数等分析方法对陆生适应性进行综合评价。发现 150 g/L PEG6000 胁迫下的相对发芽率、相对发芽势和相对根长,以及 8 cm 深土下的胚芽鞘长和中胚轴长,可作为陆稻早期幼苗陆生适应性鉴定的主要指标。通过聚类分析,将 294 份种质资源分为陆生适应性极强型(7 个)、强型(96 个)、中间型(157 个)、弱型(29 个)和极弱型(5 个)。本研究建立了陆稻早期幼苗陆生适应性的筛选评价体系,为后续陆稻种质资源挖掘、创新利用及优良陆生适应性新品种的培育提供了种质资源和理论依据。

#### 参考文献:

- [1] XIAO N, PAN C, LI Y, et al. Genomic insight into balancing high yield, good quality, and blast resistance of  *japonica* rice[J]. *Genome Biology*, 2021, 22: 283.
- [2] LYU J, LI B, HE W, et al. A genomic perspective on the important genetic mechanisms of upland adaptation of



- rice[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1): 1-16.
- [3] XIA H, HUANG W, XIONG J, et al. Adaptive epigenetic differentiation between upland and lowland rice ecotypes revealed by methylation-sensitive amplified polymorphism[J]. *PLoS One*, 2016, 11(7): e0157810.
- [4] 彭永康, 林绪创. 世界旱稻生产[J]. 世界农业, 1984, 2: 24-25.
- [5] CHANG T T. The origin, evolution, cultivation, dissemination, and diversification of Asian and African rice[J]. *Euphytica*, 1976, 25(1): 425-441.
- [6] XU P, YANG J, MA Z, et al. Identification and validation of aerobic adaptation QTLs in upland rice[J]. *Life*, 2020, 10(5): 65.
- [7] SATO Y. The Indica Japonica differentiation of rice cultivars in Thailand and its neighbouring countries[C]//Kasetsart University. Proceedings of the New Frontier Breeding Researches Proc 5th SABRAO Intern Congress. Bangkok: Kasetsart University, 1986: 185-193.
- [8] LUO Z, XIA H, BAO Z, et al. Integrated phenotypic, phylogenomic, and evolutionary analyses indicate the earlier domestication of Geng upland rice in China[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(10): 1506-1509.
- [9] BOUMAN B. Water-efficient management strategies in rice production[J]. *International Rice Research Notes*, 2001, 16(2): 17-22.
- [10] MATSUO N, OZAWA K, MOCHIZUKI T. Physiological and morphological traits related to water use by three rice (*Oryza sativa* L.) genotypes grown under aerobic rice systems[J]. *Plant and Soil*, 2010, 335: 349-361.
- [11] SUN X, XIONG H, JIANG C, et al. Natural variation of *DROT1* confers drought adaptation in upland rice[J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 4265.
- [12] GAO J, ZHAO Y, ZHAO Z, et al. *RRS1* shapes robust root system to enhance drought resistance in rice[J]. *The New Phytologist*, 2023, 238(3): 1146-1162.
- [13] GUPTA A, RICO-MEDINA A, CAÑO-DELGADO A I. The physiology of plant responses to drought[J]. *Science*, 2020, 368(6488): 266-269.
- [14] LUO L, MEI H, YU X, et al. Water-saving and drought-resistance rice: From the concept to practice and theory[J]. *Molecular Breeding*, 2019, 39: 1-15.
- [15] 罗利军. 节水抗旱稻的概念与发展历程[J]. 上海农业学报, 2022, 38(4): 1-8.
- [16] PURWANTO E, SAMANHUDI S, EFFENDI Y. Response of some upland rice varieties to drought stress[J]. *International Journal of Tropical Drylands*, 2017, 1(2): 69-77.
- [17] 李自超, 刘文欣, 赵笃乐. PEG胁迫下水、陆稻幼苗生长势比较研究[J]. 中国农业大学学报, 2001, 6(3): 16-20.
- [18] 胡德勇, 姚帮松, 孙松林, 等. 不同水分处理对巴西陆稻 IAPAR9 种子萌发的影响[J]. 江西农业大学学报, 2005, 27(6): 822-825.
- [19] 徐建欣, 杨洁, 胡祥伟, 等. 云南陆稻芽期抗旱性鉴定指标筛选及其综合评价[J]. 西南农业学报, 2015, 28(4): 1455-1464.
- [20] LIAN H L, YU X, YE Q, et al. The role of aquaporin RWC3 in drought avoidance in rice[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2004, 45(4): 481-489.
- [21] WANG H, XU X, ZHAN X, et al. Identification of qRL7, a major quantitative trait locus associated with rice root length in hydroponic conditions[J]. *Breeding Science*, 2013, 63(3): 267-274.
- [22] ZHANG H, MA P, ZHAO Z, et al. Mapping QTL controlling maize deep-seeding tolerance-related traits and confirmation of a major QTL for mesocotyl length[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 124: 223-232.
- [23] FRÖHLICH M, KUTSCHERA U. Changes in soluble sugars and proteins during development of rye coleoptiles[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1995, 146(1/2): 121-125.
- [24] YASUE T, FUJII K. Studies on the elongation of mesocotyl and coleoptile in gramineous crops: I. On the elongation ratio of mesocotyl and coleoptile[J]. *Japanese Journal of Crop Science*, 1979, 48(3): 356-364.
- [25] SUGE H, NISHIZAWA T, TAKAHASHI H, et al. Phenotypic plasticity of internode elongation stimulated by deep-seeding and ethylene in wheat seedlings[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20(7): 961-964.
- [26] TURNER F, CHEN C, BOLLICH C. Coleoptile and mesocotyl lengths in semidwarf rice seedlings[J]. *Crop Science*, 1982, 22(1): 43-46.
- [27] DILDAY R, MGONJA M, AMONSILPA S, et al. Plant height vs. mesocotyl and coleoptile elongation in rice: Linkage or pleiotropism?[J]. *Crop Science*, 1990, 30(4): 815-818.
- [28] 张光恒, 林建荣, 吴明国, 等. 水稻出苗顶土动力源研究[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(1): 59-62.
- [29] 马殿荣, 王楠, 王莹, 等. 中国北方杂草稻深覆土条件下出苗动力源分析[J]. 中国水稻科学, 2008, 22(2): 215-218.
- [30] 杨庆. 不同播种深度对水稻苗期形态特征的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2016(6): 7-10.
- [31] LIU H, ZHAN J, LI J, et al. Genome-wide association study (GWAS) for mesocotyl elongation in rice (*Oryza sativa* L.) under multiple culture conditions[J]. *Genes*, 2019, 11(1): 49.
- [32] 刘畅孟, 刘金栋, 王雅美, 等. 结合 QTL-seq 和连锁分析发掘水稻中胚轴伸长相关 QTL[J]. 作物学报, 2021, 47(10): 2036-2044.
- [33] YANG W, XU D, LI S, et al. Emergence and seedling establishment of rice varieties at different sowing depths[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2022, 41(4): 1672-1686.
- [34] 戴陆园, 王平盛, 叶昌荣, 等. 云南省农作物遗传资源现状[J]. 云南植物研究, 2001(S1): 22-27.
- [35] 汤翠凤, 张恩来, 董超, 等. 云南新收集水稻地方品种的表现型多样性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2018, 19(6):

- 1106-1116.
- [36] 袁杰, 王奉斌, 贾春平, 等. 新疆主栽粳稻品种芽期抗旱性鉴定[J]. 分子植物育种, 2019, 17(16): 5398-5405.
- [37] 龚明. 作物抗旱性鉴定方法与指标及其综合评价[J]. 云南农业大学学报, 1989, 4(1): 73-81.
- [38] XIA H, LUO Z, XIONG J, et al. Bi-directional selection in upland rice leads to its adaptive differentiation from lowland rice in drought resistance and productivity[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(2): 170-184.
- [39] 徐鹏. 陆稻陆生适应性相关性状遗传解析[D]. 北京: 中国农业大学, 2020.
- [40] 杨君. 调控陆稻陆生适应性功能基因的挖掘与解析[D]. 北京: 中国科学院大学, 2020.
- [41] MUSCOLO A, SIDARI M, ANASTASI U, et al. Effect of PEG-induced drought stress on seed germination of four lentil genotypes[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2014, 9(1): 354-363.
- [42] 杨瑰丽, 杨美娜, 李帅良, 等. 水稻萌芽期抗旱指标筛选与抗旱性综合评价[J]. 华南农业大学学报, 2015, 36(2): 1-5.
- [43] 李其勇, 朱从桦, 李星月, 等. 水稻近等基因导入系芽期抗旱性鉴定及抗旱指标筛选[J]. *核农学报*, 2021, 35(1): 192-201.
- [44] 丁国华, 马殿荣, 杨光, 等. 聚乙二醇模拟干旱胁迫对杂草稻发芽特性的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2013, 44(6): 721-726.
- [45] 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]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(25): 9578-9583.
- [46] MCNALLY K L, CHILDS K L, BOHNERT R, et al. Genomewide SNP variation reveals relationships among landraces and modern varieties of rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(30): 12273-12278.
- [47] PHULE A S, BARBADIKAR K M, MAGANTI S M, et al. RNA-seq reveals the involvement of key genes for aerobic adaptation in rice[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9: 5235.
- [48] PRICE A, COURTOIS B. Mapping QTLs associated with drought resistance in rice: progress, problems and prospects[J]. *Plant Growth Regulation*, 1999, 29: 123-133.
- [49] ZHAO Y, ZHAO W, JIANG C, et al. Genetic architecture and candidate genes for deep-sowing tolerance in rice revealed by non-syn GWAS[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 332.
- [50] LEE H S, SASAKI K, KANG J W, et al. Mesocotyl elongation is essential for seedling emergence under deep-seeding condition in rice[J]. *Rice*, 2017, 10(1): 1-11.

【责任编辑 庄 延】