

中国主要农区稻田稗草分类与多样性研究

陆永良¹, 刘德好^{1,2}, 余柳青¹, 刘都才³, 郭水良^{1,2*}

(1. 中国水稻研究所, 杭州 311400; 2. 上海师范大学生命与环境科学学院, 上海 200234;

3. 湖南农科院植物保护研究所, 长沙 410425)

摘要: 将来自中国 15 个省和 1 个直辖市的 206 份稗属(*Echinochloa*)植物种子分别播种在相同栽培条件下, 获得了 206 份子代样本及其 21 项形态性状数据, 基于这些形态性状对 206 份稗属植物样本进行了聚类分析和主成分分析。结果表明: (1) 从 206 份稗属植物样本中鉴别出了形态性状相对一致的 8 个分类群(G1~G8), 依次对应于湖南稗子(*Echinochloa frumentaceae*, 2 份样本)、水田稗(*E. oryzoides*, 5 份)、细叶旱稗(*E. crus-galli* var. *praticola*, 6 份)、硬稗稗(*E. glabrescens*, 14 份)、光头稗(*E. colona*, 2 份)、长芒稗(*E. caudata*, 16 份)、孔雀稗(*E. crus-pavonis*, 8 份)、稗复合群(稗原变种 *E. crus-galli* var. *crus-galli*、稗的变种无芒稗 var. *mitis*、短芒稗 var. *brevisetata* 和西来稗 var. *zelayensis*, 共 150 份), 还有 3 份样本没有聚合成组。它们依次占总样本量的 0.97%、0.97%、2.42%、2.91%、3.88%、7.77%、6.80%、72.81%和 1.46%, 反映出中国主要农区稻田稗属植物主要以稗及其变种为主; (2) 单因素方差分析表明, 9 个数量性状, 包括叶长、叶宽、圆锥花序长度、总状花序长度、小穗芒长、小穗长度、第 1 颖长度/小穗长度、主茎直径和株高, 在稗属植物的 8 个分类群(G1~G8)之间有显著差异; (3) 根据 8 个分类群之间的形态性状特点及差异, 给出了鉴别中国主要农区稻田稗属植物的分种检索表; (4) 由于细叶旱稗具有总状花序简单、小穗无芒、叶较宽、植株高大、小穗紫黑色等独特形态性状, 在 206 份稗属植物样本的聚类图上单独聚成一组, 故建议将细叶旱稗作为独立种处理。

关键词: 中国主要农区; 稻田; 稗属; 分类; 多样性; 性状

中图分类号: Q949.71+4.2

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2014)05-0435-11

Classification and Diversity of *Echinochloa* in Paddy Fields of Main Agricultural Regions in China

LU Yong-Liang¹, LIU De-Hao^{1,2}, YU Liu-Qing¹, LIU Du-Cai³, GUO Shui-Liang^{1,2*}

(1. China National Rice Research Institute, Hangzhou 311400, China;

2. College of Life and Environmental Science, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China;

3. Plant Protection Institute, Hunan Academy of Agricultural Science, Changsha 410425, China)

Abstract: The seeds of 206 *Echinochloa* samples from paddy regions of 15 provinces and one municipality of China were sown in the same cultivation environment and their offspring were obtained. We measured 21 morphological traits of the 206 *Echinochloa* offspring samples. Based on these 21 traits, cluster analysis and principal component analysis (PCA) were conducted. Results showed that: (1) Eight groups were identified from these 206 samples, corresponding to *E. frumentaceae* (2 samples), *E. oryzoides* (5 samples), *E. crus-galli* var. *praticola* (6 samples), *E. glabrescens* (14 samples), *E. colona* (2 samples), *E. caudate* (16 samples), *E. crus-pavonis* (8 samples), *E. crus-galli* complex (150 samples including *E. crus-galli* var. *crus-galli*, var. *mitis*, var. *brevisetata* and var. *zelayensis*) and three other samples, accounting for 0.97%, 0.97%, 2.42%, 2.91%, 3.88%, 7.77%, 6.80%, 72.81%

收稿日期: 2014-02-26, 退修日期: 2014-04-14。

基金项目: 国家水稻产业体系项目(ncytx-01)。

作者简介: 陆永良(1964-), 男, 副研究员, 研究方向为杂草科学(E-mail: 704169817@qq.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence): 郭水良, 教授, 主要从事植物分类与生态学研究(E-mail: gsg@shnu.edu.cn)。

and 1.46%, respectively. *Echinochloa crus-galli* and its varieties were the main taxa of the genus in the main paddy regions of China; (2) Analysis of variance showed that the main quantitative traits for identifying the eight groups of *Echinochloa* included leaf length, leaf width, panicle length, raceme length, awn length of spikelet, spikelet length, length of first glume/spikelet length, diameter of main stem, and individual height; (3) A key to the eight groups was given based on their morphological differences; (4) Taxonomically, *E. crus-galli* var. *praticola* was suggested as an independent species from the *E. crus-galli* complex due to its simple racemes, awnless spikelets, wider leaves, higher individuals, and purple spikelets.

Key words: Classification; Diversity; *Echinochloa*; Main agricultural region of China; Morphological trait; Paddy field

稗属(*Echinochloa* Beauv.)为一年生或多年生禾本科植物,分布于北纬 45°至南纬 40°之间的世界热带至温带区域^[1]。稗属植物大多为田间杂草,分布广泛,是世界性恶性杂草之一,对水稻危害特别严重。稗(*Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv.)对我国农作物的危害位居农田 15 种严重危害杂草之首^[2]。

稗属植物在不同生境中表现出强烈的形态变异。Gupta 等^[3]研究了不同地理来源的 194 份湖南稗子(*E. frumentacea* (Roxb.) Link),并根据它们的形态差异将其分成了 5 组。Emine 和 Husrev^[4]也发现,不同地理来源的稗(*E. crus-galli* (L.) Beauv.)在种子萌发率、开花时间、叶面积、植株高度、小穗长度、地上部分生物量、根干重、种子数量上均存在强烈变异,这些变异可能与耕作方式、农作物、地理位置及除草剂使用情况等有关。

目前,稗属植物的鉴定和分类检索主要以形态性状为依据,但稗属植物形态性状的高度变异使不同学者对该属植物种和种下单位的划分界限观点不同,因而稗属植物的分类问题还存在较多争议^[5]。如 Yamaguchi 等^[6]研究发现,水田稗(*E. oryzoides* (Ard.) Fritsch)和稗之间的形态鉴定很难;芒的长度一直是稗属植物形态性状的重要鉴定特征,但是 Ruiz-Santaella 等^[7]指出稗属植物芒的长度与生长环境有关。

戴水连^[8]曾将中国分布的稗属植物分成 5 个类群:类群 1 为光头稗(*E. colonum* (L.) Link);类群 2 由水田稗和台湾稗(*E. formosensis* (Ohwi) Dai)组成;类群 3 包括稗、长芒野稗(*E. crus-galli* var. *caudate* (Roshevitz) Kitagawa.)、无芒稗

(*E. crus-galli* var. *mistis* (Pursh) Peterm.)、西来稗(*E. crus-galli* var. *zelayensis* (H. B. K.) Hitchc.);类群 4 包括孔雀稗(*E. crus-galli* var. *pavonis* (H. B. K.) Schult.)、短芒稗(*E. crus-galli* var. *breviseta* (Neilr.) Dai)、无芒旱稗(*E. crus-galli* var. *praticola* (Ohwi) Dai)、狭叶旱稗(*E. crus-galli* var. *austro-japonensis* (Ohwi) Dai);类群 5 由湖南稗子和紫穗稗(*E. utilis* Ohwi et Yabuno)组成。同时,他把短芒稗、无芒旱稗、狭叶旱稗从稗的变种改组为孔雀稗的变种,但是最新出版的 *Flora of China* 并没有接受这样的分类处理。

Nakayama 等^[9]和 Yasuda 等^[10]认为染色体数目及核型分析可以用来鉴定稗属植物。冯久焕和张廷璧^[11]发现中国稗属植物染色体数目分别是 $2n=36$ 或 $2n=54$,其中稗、西来稗、长芒稗、硬稗、水田稗的染色体数目为 $2n=54$,无芒稗、孔雀稗、旱稗为 $2n=36$;西来稗、孔雀稗及水田稗的染色体核型为 2B 型,无芒稗、旱稗、稗、硬稗及长芒稗的核型类别均为 2A 型。

Yabuno^[12-14]认为水田稗不仅是东亚稻田中最具有代表性的杂草,而且其作为四倍体($2n=4x=36$)是稗($2n=6x=54$)的祖先,也是六倍体栽培种紫穗稗的野生种形式。基于核糖体 DNA ITS 区和叶绿体基因序列分析,Aoki 和 Yamaguchi^[15]发现稗的西半球分布种群与欧亚种群存在着显著遗传分化。Yamaguchi 等^[6]利用非编码基因序列 *trnT-L-F* 对东亚分布的稗属植物进行了系统发育研究,并将稗属植物 9 个种分为 5 组。Yasuda 等^[10]利用 PCR-RFLP 对稻稗(*E. oryzicola*)、稗复合群及其 2 个变种(*E. crus-galli* var. *praticola* 和 var. *for-*

mosensis) 的遗传关系进行了分析, 结果表明 *E. oryzicola* 所有个体的扩增片段高度一致, 稗复合群的所有个体之间的扩增片段也完全相同, 即采用这种方法可将这 2 个物种区别开来。Yabuno^[16] 曾对野生稗 (*E. stagnina*) 的生长性状、染色体数目等进行观察, 发现野生稗的不同个体间形态变异强烈, 不同地区来源的野生稗在基因型和形态上也存在差异。Hilu^[17] 利用 RAPD 标记、Roy 等^[18] 通过 cpDNA 和 rDNA 序列分析也发现稗属植物种内存在高度变异。

我国稻作历史悠久, 稻田稗属植物种类多、分布广, 但是我国稻区稗属究竟有多少种类, 不同种类出现的频率如何尚不清楚。本研究拟通过对我国主要农区稻田稗属植物样本进行较系统地收集, 并播种于相同的栽培条件下以消除不同生境对表型性状的影响, 再通过形态数据采集及借助于聚类分析和主成分分析方法, 研究并明确我国主要农区稻田稗属植物的种类和多样性现状, 为稻田稗属杂草的综合治理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料来源及处理方法

2011 年 4–10 月, 从我国 15 个省和 1 个直辖市的稻田收集到 206 份稗属植物成熟种子。为更直观地展示采集地点的分布情况, 从国家基础地理信息系统网站 (<http://nfgis.nsdi.gov.cn/>) 下载中国地图后, 应用软件 ArcGis 9.3(美国 ESRI 公司开发的地理信息系统平台) 和 WGS-84 坐标系, 绘制了采集地点在中国主要农区稻田的分布图(图 1)。

对每一个采集地点内的稗属植物进行初步分类后分别采集。每一种稗属植物采集单棵植株上所有基本成熟的果穗, 单独存放并编号, 带回实验室, 经晒干、脱粒、去杂后, 置于室内干燥处常温保存备用。

2012 年 6 月 4 日, 从每份种子样本中选取约 100 枚种子, 用自来水常温浸种 48 h 后, 放入培养箱(35℃)催芽 48 h, 对部分不发芽的种子样本延长催芽时间(24 h)。种子催芽后, 按地区编号顺序撒播。每份样本的种植小区面积为 1.2 m²(长 1.2 m, 宽 1 m); 当稗属植物幼苗长至一心一叶



图 1 中国稻区稗属植物采样点示意图

Fig. 1 Collection locations of *Echinochloa* in China

时, 间苗、定苗, 并确保每小区 20 株, 株行距为 24 cm × 28 cm; 每小小区间隔 30 cm, 若干小区纵向排列成条块, 条块之间留 60 cm 操作沟。最后每份样本选取 5 棵成熟植株测量相关形态性状。

206 份稗属植物样本栽植于中国水稻研究所杭州富阳市实验基地(29°44′45″~30°11′45″N, 119°25′22″~120°9′18″E), 该地区属中亚热带北缘季风区, 四季分明, 年平均气温 16.4℃, 无霜期 231 d, ≥10℃活动积温为 4700℃, 持续时间约为 225 d。

1.2 形态特征的观测和赋值方法

根据 *Flora of China*^[19] 及戴水连^[8] 等关于稗属植物分类所选择的形态性状, 测定了 206 份稗属植物样本的 21 个性状特征。

叶长(M1)和叶宽(M2): 取植株花序轴顶部以下第 3 片成熟叶, 用直尺测量其长度和宽度(叶片横向最宽处);

圆锥花序长度(M3): 用直尺测量成熟圆锥花序的长度;

总状花序长度(M4): 用直尺测量倒数第 2 个总状花序的长度;

小穗芒长(M5): 用游标卡尺测量小穗芒长;

小穗长度(M6): 随机抽取植株顶部成熟小穗, 用游标卡尺测量小穗底部至顶部长度;

第 1 颖长度/小穗长度 (M7)：用游标卡尺测量第 1 颖长，再计算颖长与穗长的比例；

主茎直径 (M8)：用游标卡尺随机测量结穗茎倒数第 2 节的直径；

株高 (M9)：用直尺测量植株底部至自然顶部的垂直高度；

小穗颜色 (M10)：浅绿色 (1)、绿色 (2)、暗绿色 (3)、紫色 (4)、深紫色 (5) 和紫黑色 (6)；

谷粒脱粒性 (M11)：成熟时小穗不脱落 (1) 和容易脱落 (2)；

第一外稃质地 (M12)：草质 (1)、革质 (2)；

谷粒是否被稃片包裹 (M13)：不包裹 (1)、全包裹 (2)；

总状花序分枝程度 (M14)：无分枝 (1)、稍有分枝 (2)、明显分枝 (3)、强烈分枝 (4)；

圆锥花序弯曲程度 (M15)：直立 (1)、稍弯曲 (2)、明显弯曲 (3)；

总状花序疏密程度 (M16)：疏松 (1)、中等 (2)、紧密 (3)；

总状花序贴/不贴向主轴 (M17)：贴向花序轴 (1)、斜举 (2)；

总状花序弯曲程度 (M18)：直立 (1)、弯曲 (2)；

小穗在总状花序排列 (M19)：明显 4 列 (1)、非 4 列排列 (2)；

植株基部株形 (M20)：狭 (1)、微展开 (2)、展开 (3)；

植株基部颜色 (M21)：黄色 (1)、绿色 (2)、紫红色 (3)。

以上描述的前 9 项为定量性状，单位均为 cm，重复 5 次求平均值；后 12 项为二态或多态性状。

1.3 数据分析

数据分析前进行最大值标准化处理，使每个性状的数据处于 0~1 之间，再用 PCORD 4.0 软件进行聚类分析和主成分分析。PCORD 4.0 在运算前对质量性状和数量性状分别定义，运算时作不同的处理。聚类分析采用 Centroid 聚类策略，主成分分析时数据采用非中心化处理 (non-centered)。根据 206 份样本在聚类拓朴树和散点图上的位置关系，结合它们的形态特征进行分组。在此基础

上，应用 SPSS 16.0 统计 21 个形态性状在各组之间的差异。

2 结果与分析

2.1 形态性状的变异特点分析

对 206 份稗属植物样本 21 个形态性状指标进行描述性分析 (表 1)，发现变异幅度最大的为小穗芒长，可达 174.99%；其次是株高、主茎直径、叶宽和叶长，变异幅度均超过 30%；变异幅度最小的是小穗长度，仅有 13.87%。

2.2 聚类分析结果

基于 21 项形态性状数据对 206 份稗属植物样本进行聚类分析 (图 2)，根据样本在聚类图上的位置关系，并结合 *Flora of China*^[19] 对稗属植物种的分类标准，206 份样本可鉴别为 8 组 (G1~G8)，其中：

G1：包括 S16 和 S17 两份样本，为湖南稗子 (*E. frumentacea*)，其主要的分类特征为小穗不易脱落，圆锥花序弯曲明显，呈下垂状；

G2：包括 S141~S146，共 6 份样本，为细叶旱稗 (*E. crus-galli* var. *praticola*)，其主要的分类特征为植株高大粗壮，叶及圆锥花序较长；

G3：包括 S148~S161，共 14 份样本，为硬稃稗 (*E. glabrescens*)，该种第一外稃坚硬、光亮，叶片宽，总状花序排列紧密且二级分枝强烈；

G4：包括 S59~S61、S99、S147，共 5 份样本，为水田稗 (*E. oryzoides*)，均采自于黑龙江省，小穗长达到 4 mm 以上，谷粒外露；

G5：包括 S14 和 S15 两份样本，为光头稗 (*E. colona*)，其小穗在总状花序轴上排成 4 列，第一颖约为小穗的一半，植株偏矮；

G6：包括 S164、S168、S171~S172、S177、S180、S197~S206，共 16 份样本，为长芒稗 (*E. caudate*)，其小穗芒长约 20 mm，小穗紫色或绿色，总状花序简单、排列紧密；

G7：包括 S18~S25，共 8 份样本，为孔雀稗 (*E. cruspavonis*)，其小穗芒长超过 15 mm，紫色，总状花序由许多小短枝组成，排列较长芒稗稀疏；

G8：包括 S1~S13、S26~S58、S62~S76、S78~S80、S82~S98、S100~S140、S162~S163、

表 1 206 份稗属植物样本的性状描述性统计
Table 1 Descriptive morphological trait statistics of 206 *Echinochloa* specimens

形态性状 Morphological traits	编号 Codes	最大值 Maximal values	最小值 Minimal values	均值 Average values	标准误差 Standard errors	变异系数(%) Variation coefficients
叶长 (cm)	M1	45.40	6.20	25.08	0.58	32.98
叶宽 (cm)	M2	1.48	0.26	0.67	0.02	33.80
圆锥花序长度 (cm)	M3	34.73	3.98	15.30	0.27	25.23
总状花序长度 (cm)	M4	6.80	1.74	3.84	0.07	24.53
小穗芒长 (cm)	M5	3.36	0.00	0.43	0.05	174.99
小穗长度 (cm)	M6	0.45	0.18	0.32	0.00	13.87
第 1 颖长度/小穗长度	M7	0.66	0.30	0.45	0.01	20.84
主茎直径 (cm)	M8	0.72	0.08	0.31	0.01	37.31
株高 (cm)	M9	190.00	23.00	97.70	2.59	37.99
小穗颜色	M10	6	1	2.07	—	—
谷粒脱落性	M11	1	0	0.99	—	—
第一外稃质地	M12	1	0	0.93	—	—
谷粒是否被稃片包裹	M13	1	0	0.94	—	—
总状花序分枝程度	M14	3	1	1.73	—	—
圆锥花序弯曲程度	M15	3	1	1.22	—	—
总状花序疏密程度	M16	3	1	2.17	—	—
总状花序贴/不贴向主轴	M17	1	0	0.89	—	—
总状花序弯曲程度	M18	1	0	0.99	—	—
小穗在总状花序轴排列	M19	3	1	2.38	—	—
植株基部株形	M20	3	1	1.32	—	—
植株基部颜色	M21	1	0	0.99	—	—

Notes: M1, Leaf length; M2, Leaf width; M3, Panicle length; M4, Raceme length; M5, Awn length of spikelet; M6, Spikelet length; M7, Length of the first glume length/spikelet length; M8, Diameter of main stem; M9, Individual height; M10, Spikelet color; M11, Caryopsis abscission characteristic; M12, Lemma character; M13, Caryopsis wrapped by lemma or not; M14, Raceme branching degree; M15, Panicle bending degree; M16, Compact degree of raceme; M17, Raceme keeping close to rachis or not; M18, Raceme bending degree; M19, Spikelet arrangement in raceme rachis; M20, Morphological type of plant basal portions; M21, Color of plant basal portions. The same below.

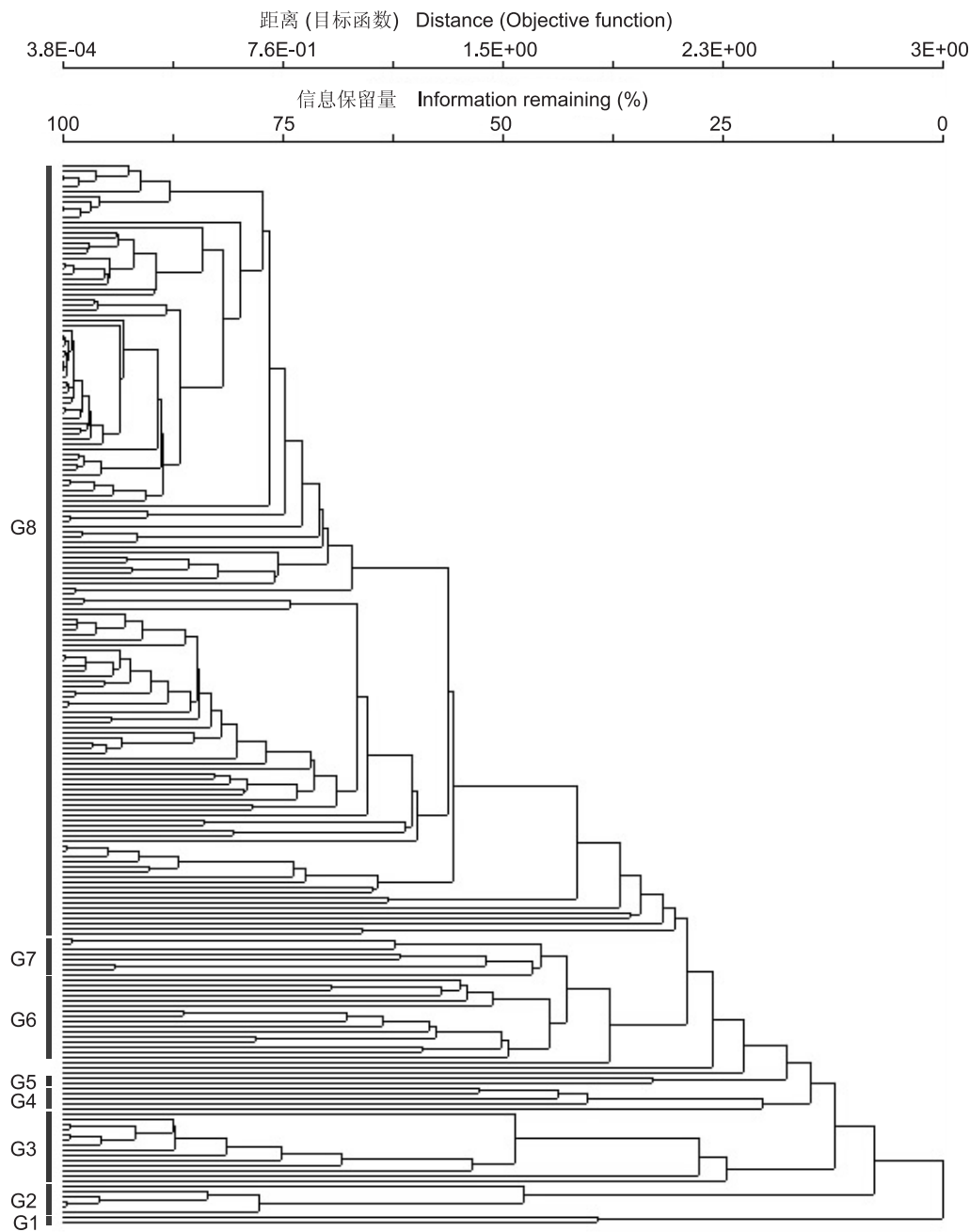
S165~S167、S169~S170、S173~S176、S178、S181~S196，共计 150 份样本，为稗 (*E. crus-galli*) 复合群，包括稗原变种 (*E. crus-galli* var. *crus-galli*) 和稗的变种无芒稗 (var. *mitis*)、短芒稗 (var. *breviseta*) 和西来稗 (var. *zelayensis*)。该类群小穗浅绿或绿色、总状花序简单或有不明显分枝，芒长 0~30 mm。其中，无芒稗小穗绿色相对较深，第一颖较短；西来稗叶片较窄，小于 5 mm；短芒稗小穗短于 3 mm，株型比较紧凑。

S77、S81、S179 三份样本没有聚合到相应的 G1~G8 分类群中。S77 植株偏矮，仅 42 cm，而圆锥花序特别长，达 34.7 cm。S81 采自新疆，其叶片较宽、总状花序特别长 (达 6.8 cm)，明显区别于其它样本。

此外，对 21 个形态性状在湖南稗子、细叶旱稗、硬稃稗、水田稗、光头稗、长芒稗、孔雀稗、

稗及其变种间的差异进行方差分析和 S-N-K 显著性检验，结果显示 (表 2)，叶长、叶宽、圆锥花序长度、总状花序长度、小穗芒长、小穗长度、第 1 颖长度/小穗长度、主茎直径、株高、小穗颜色、总状花序分枝程度、圆锥花序弯曲程度、总状花序疏密程度、总状花序贴/不贴向主轴、植株基部株型、植株基部颜色这 16 个表型性状指标在 G1~G8 分类群之间有显著差异。

对图 2 中的第 8 组 (G8) 稗复合群 150 份样本进一步进行聚类分析，可以将其分为 3 个亚组 (图 3)。根据中国稗属植物的分类检索表，亚组 1、2、3 分别对应于短芒稗、无芒稗、西来稗 3 个变种。对 21 个形态性状在 3 个亚组间进行方差分析及 S-N-K 检验，发现叶宽、小穗长度、第 1 颖长度/小穗长度、小穗颜色和植株基部株形这 5 个形态指标在 3 个变种之间差异显著 (表 3)。



G1: 湖南稗子 *E. frumentacea*; G2: 细叶旱稗 *E. crusgalli* var. *praticola*; G3: 硬稗稗 *E. glabrescens*; G4: 水田稗 *E. oryzoides*; G5: 光头稗 *E. colona*; G6: 长芒稗 *E. caudate*; G7: 孔雀稗 *E. cruspavonis*; G8: 稗复合群 Complex of *E. crus-galli*

图 2 基于 21 个形态性状的 206 份稗属植物样本聚类图
Fig. 2 Cluster analysis of 206 specimens of *Echinochloa* based on their 21 morphological traits

2.3 206 份稗属植物样本表型性状的主成分分析

对 206 份稗属植物样本 21 个形态性状进行主成分分析, 结果显示(表 4), 第 1 主成分方差贡献率高达 92. 516%, 谷粒脱落性、谷粒是否被稃片包裹、第一外稃质地、植株基部株形、总状花序疏密程度、小穗长度、第 1 颖长度/小穗长度、总状花序分枝程度的信息负荷量绝对值较高, 分别为

0. 3644、0. 3475、0. 3428、0. 2919、0. 2677、0. 2565、0. 2501、0. 2146, 这 6 个性状是 206 份稗属植物样本分种的重要鉴别性状。第二主成分的方差贡献率仅为 2. 061%, 但株高、第一外稃质地、小穗颜色、植株基部株形、叶长、小穗芒长、总状花序分枝程度、主茎直径和叶宽的信息负荷量绝对值较高, 分别为 0. 3467、0. 3314、0. 3251、

表 2 16 个形态性状在 8 组稗属植物分类群之间的差异显著性分析
Table 2 Differences in sixteen morphological traits among eight *Echinochloa* groups

形态性状 Morphological traits	湖南稗子 <i>E. frumentacea</i>	细叶旱稗 <i>E. crus-galli</i> var. <i>praticola</i>	硬稗稗 <i>E. glabrescens</i>	水田稗 <i>E. oryzoides</i>	光头稗 <i>E. colona</i>	长芒稗 <i>E. caudate</i>	孔雀稗 <i>E. cruspa- vonis</i>	稗复合群 Complex of <i>E. crus-galli</i>	方差 F	显著度 Sig.
叶长 (M1)	29.30 ± 2.10 b	33.67 ± 2.85 b	33.49 ± 2.29 b	14.43 ± 2.13 a	21.10 ± 11.30 ab	29.98 ± 2.04 b	21.98 ± 2.34 ab	23.98 ± 0.61 ab	6.81	0.00
叶宽 (M2)	0.64 ± 0.08 ab	0.88 ± 0.04 b	0.92 ± 0.05 b	0.45 ± 0.04 a	0.57 ± 0.15 ab	0.83 ± 0.07 ab	0.75 ± 0.08 ab	0.63 ± 0.02 ab	7.10	0.00
圆锥花序长度 (M3)	14.50 ± 1.50 ab	18.10 ± 1.77 b	18.07 ± 1.22 b	9.56 ± 1.59 a	10.00 ± 5.80 a	16.25 ± 1.06 ab	15.79 ± 1.37 ab	15.10 ± 0.28 ab	4.27	0.00
总状花序长度 (M4)	2.75 ± 0.850 a	3.10 ± 0.330 a	4.03 ± 0.278 a	2.86 ± 0.333 a	2.70 ± 0.900 a	3.57 ± 0.265 a	4.18 ± 0.437 a	3.93 ± 0.072 a	2.83	0.01
小穗芒长 (M5)	0.29 ± 0.29 a	0.00 a	0.30 ± 0.16 a	0.23 ± 0.23 a	0.00 a	1.98 ± 0.19 b	1.65 ± 0.13 b	0.23 ± 0.04 a	30.30	0.00
小穗长度 (M6)	0.37 ± 0.05 bc	0.28 ± 0.00 a	0.30 ± 0.00 ab	0.40 ± 0.03 c	0.30 ± 0.02 ab	0.30 ± 0.01 ab	0.30 ± 0.01 ab	0.32 ± 0.01 ab	5.96	0.00
第 1 颖长/小穗长度 (M7)	0.50 ± 0.00 b	0.30 ± 0.00 a	0.43 ± 0.03 ab	0.38 ± 0.05 ab	0.50 ± 0.00 b	0.40 ± 0.03 ab	0.48 ± 0.03 b	0.46 ± 0.01 b	4.38	0.00
主茎直径 (M8)	0.30 ± 0.06 bc	0.46 ± 0.03 c	0.42 ± 0.03 bc	0.13 ± 0.02 a	0.24 ± 0.15 ab	0.40 ± 0.02 bc	0.39 ± 0.05 bc	0.29 ± 0.01 bc	10.74	0.00
株高 (M9)	112.5 ± 2.05 ab	152.5 ± 11.46 b	127.64 ± 6.54 ab	73.56 ± 14.17 a	84.00 ± 61.00 a	123.50 ± 9.71 ab	118.38 ± 18.79 ab	89.76 ± 2.60 a	7.44	0.00
小穗颜色 (M10)	3.00 ± 0.00 ab	5.00 ± 0.00 c	2.14 ± 0.14 a	2.80 ± 0.74 ab	2.00 ± 0.00 a	4.19 ± 0.46 bc	4.00 ± 0.00 bc	1.59 ± 0.06 a	37.29	0.00
总状花序分枝程度 (M14)	1.00 ± 0.00 ab	1.00 ± 0.00 ab	2.86 ± 0.09 b	1.60 ± 0.25 ab	1.00 ± 0.00 ab	1.81 ± 0.14 ab	3.00 ± 0.00 b	1.61 ± 0.05 ab	16.41	0.00
圆锥花序弯曲程度 (M15)	3.00 ± 0.00 c	1.00 ± 0.00 a	1.00 ± 0.00 a	1.20 ± 0.20 a	1.00 ± 0.00 a	1.69 ± 0.12 b	2.00 ± 0.00 b	1.13 ± 0.03 a	21.82	0.00
总状花序疏密程度 (M16)	1.00 ± 0.00 a	2.00 ± 0.00 b	2.93 ± 0.07 c	2.00 ± 0.00 b	2.50 ± 0.50 bc	2.88 ± 0.085 c	2.13 ± 0.13 b	2.05 ± 0.03 b	23.20	0.00
总状花序贴/不贴向主轴 (M17)	1.00 ± 0.00 b	0.17 ± 0.17 a	1.00 ± 0.00 b	1.00 ± 0.00b	1.00 ± 0.00 b	0.00 a	1.00 ± 0.00 b	0.99 ± 0.01 b	271.29	0.00
植株基部株形 (M20)	2.50 ± 0.50 a	1.83 ± 0.17 a	2.00 ± 0.11 a	2.40 ± 0.25 a	2.00 ± 0.00 a	2.19 ± 0.10 a	2.00 ± 0.00 a	2.49 ± 0.05 a	4.19	0.00
植株基部颜色 (M21)	2.00 ± 0.00 a	3.00 ± 0.00 b	1.14 ± 0.14 a	1.40 ± 0.40 a	1.00 ± 0.00 a	1.25 ± 0.14 a	2.00 ± 0.38 a	1.23 ± 0.04 a	11.93	0.00

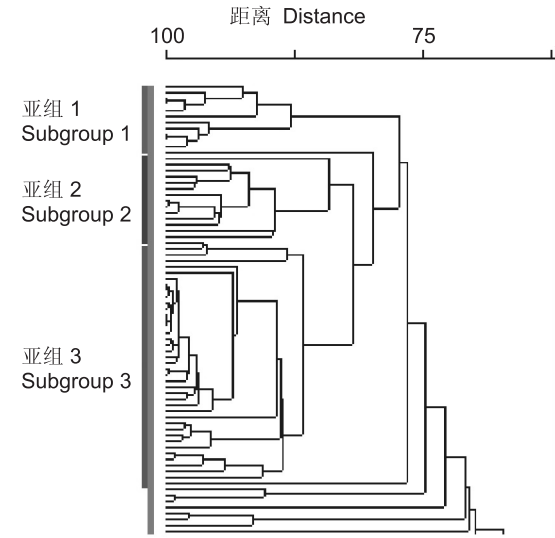


图 3 稗复合群 3 个亚组的表征关系
Fig. 3 Phenetic relationship among three subgroups of *E. crus-galli* complex

0. 3179、0. 2824、0. 2804、0. 2783、0. 2780、0. 2656。综合考虑前二个主成分的方差贡献率和各性状的信息负荷量，我们认为谷粒脱落性、谷粒是否被稃片包裹、第一外稃质地、植株基部株形、

总状花序疏密程度、小穗长度、第 1 颖长度/小穗长度、总状花序分枝程度、株高、小穗颜色、植株基部株形、叶长、小穗芒长、主茎直径和叶宽是鉴别稗属植物不同种类的重要参考性状。

此外，基于 21 个形态性状对 206 份稗属植物样本进行主成分排序的二维散点图 (图 4)，可从 206 份样本中识别出细叶旱稗、湖南稗子、水田稗、硬稗稗、长芒稗-孔雀稗、稗及其变种 6 个类群。

3 讨论

3.1 关于中国主要农区稻田稗属植物的分类

戴水连^[8]曾将中国稗属植物分成 5 个类群，其中类群 1(光头稗)、类群 2(水田稗)、类群 5(湖南稗子)在本实验中得到了确认；而类群 3(包括长芒稗、稗及其变种无芒稗和西来稗)、类群 4(包括孔雀稗、短芒稗、无芒旱稗、细叶旱稗)与本研究结果不同；同时，他将短芒稗(*E. crus-galli* var. *breviseta*)、细叶旱稗(*E. crus-galli* var. *praticola*)、小旱稗(*E. crus-galli* var. *austro-japonensis*)从稗的变种改为孔雀稗的变种。这些基于细胞

表 3 5 个形态性状在稗 3 个变种之间的差异显著性分析
Table 3 Analysis of variance on five traits among three *Echinochloa crus-galli* varieties

形态性状 Morphological traits	短芒稗 <i>E. crus-galli</i> var. <i>brevisetata</i>	无芒稗 <i>E. crus-galli</i> var. <i>mitis</i>	西来稗 <i>E. crus-galli</i> var. <i>zelayensis</i>	组内均方 MS	方差 <i>F</i>	显著度 Sig.
叶宽 (M1)	0.61 ± 0.022 b	0.576 ± 0.029 b	0.44 ± 0.014 a	0.166	20.674	0
小穗长度 (M6)	0.28 ± 0.004 a	0.34 ± 0.010 b	0.35 ± 0.005 b	0.025	23.657	0
第 1 颖长/小穗长度 (M7)	0.500 ± 0.000 b	0.40 ± 0.028 a	0.50 ± 0.005 b	0.051	17.598	0
小穗颜色 (M10)	1.09 ± 0.091 a	2.00 ± 0.000 b	1.13 ± 0.053 a	4.281	50.231	0
株基部株形 (M20)	2.45 ± 0.157 a	3.00 ± 0.000 b	2.90 ± 0.048 b	1.067	10.457	0

注：表中同一行中的不同字母表示变种之间在 $P = 0.05$ 水平上有显著差异。
Note: Different letters on the same line indicate significant difference at the $P = 0.05$ level.

表 4 21 个形态性状在第 1 和第 2 主成分上的信息负荷量
Table 4 Information load capacity of 21 morphological traits in first and second principal components

形态性状 Morphological traits	第 1 主成分 Principal component 1	第 2 主成分 Principal component 2	形态性状 Morphological traits	第 1 主成分 Principal component 1	第 2 主成分 Principal component 2
叶长 (M1)	-0.2071	-0.2824	第一外稃质地 (M12)	-0.3428	0.3314
叶宽 (M2)	-0.1685	-0.2656	谷粒是否被稃片包裹 (M13)	-0.3475	0.1699
圆锥花序长度 (M3)	-0.1631	-0.0833	总状花序分枝程度 (M14)	-0.2146	-0.2783
总状花序长度 (M4)	-0.2094	0.0429	圆锥花序弯曲程度 (M15)	-0.1503	-0.1012
小穗芒长 (M5)	-0.0494	-0.2804	总状花序疏密程度 (M16)	-0.2677	-0.1383
小穗长度 (M6)	-0.2565	0.1415	总状花序贴/不贴向主轴 (M17)	-0.1643	0.2153
第 1 颖长/小穗长度 (M7)	-0.2501	0.1669	总状花序弯曲程度 (M18)	-0.0027	-0.0065
主茎直径 (M8)	-0.1593	-0.2780	小穗在总状花序轴排列 (M19)	-0.2919	0.3179
株高 (M9)	-0.1891	-0.3467	植株基部株形 (M20)	-0.1642	-0.1159
小穗颜色 (M10)	-0.1258	-0.3251	植株基部颜色 (M21)	-0.0034	0.0148
谷粒脱落性 (M11)	-0.3644	0.0672	累计贡献率 (%)	92.516	93.557

学观察结果的分类工作，主要探讨了中国稗属植物可能的起源和演化关系，并没有给出稗属植物分种的具体鉴别性状，而且关于短芒稗、细叶旱稗和小旱稗的分类处理观点也没有得到 *Flora of China* 的认同。

人们普遍将细叶旱稗作为稗的变种，但对 206 份稗属植物样本的聚类分析(图 2)表明，细叶旱稗与稗的其它变种(孔雀稗、长芒稗等)在种的分类水平上有明显的形态差异。该类群(图 2, G2)由于总状花序简单、小穗无芒、叶较宽、植株高大、小穗紫黑色等特点而单独聚成一组，从该组在聚类图上的位置来推测，细叶旱稗作为独立的种更为合适，但这一分类处理意见还需进一步的分子数据来验证。

聚类分析是数量分类学的一种重要方法，到目前为止，尚无严格的标准确定聚类分组的阈值。聚类分析树状图作为一种辅助分析依据，取多大的阈

值，具体分成几组，如何对结果进行解释，要结合具体的生物学问题进行分析^[20]。对本实验的 206 份稗属植物样本，若采用统一的阈值进行分组，可以选择在距离为 2.45E+00 的位置(图 2)将所有样本分成 6 组。其中，G1~G5 五个组分别对应于湖南稗子、细叶旱稗、硬稃稗、水田稗、光头稗；而 G6、G7 和 G8 聚成一大组，且 G6 和 G7 较好地对应于长芒稗和孔雀稗。考虑到孔雀稗和长芒稗在总状花序的分枝式样上有明显的区别，以长芒稗染色体 $2n = 54$ ，核型为 2A 型，孔雀稗的 $2n = 36$ ，核型为 2B 型^[11]，本研究按 8 个分类群进行分组讨论，没有采用统一的某一阈值来划分，而是结合传统的形态分类学特征对稗属植物进行分种鉴定。

作为一种表征分类学，聚类分析的结果只能辅助于人们对分类系统的认识，目前还没有一个被广泛接受的标准来确定分组阈值。本研究虽没有提出一个自然的分类系统，但其结果对于更好地了解中

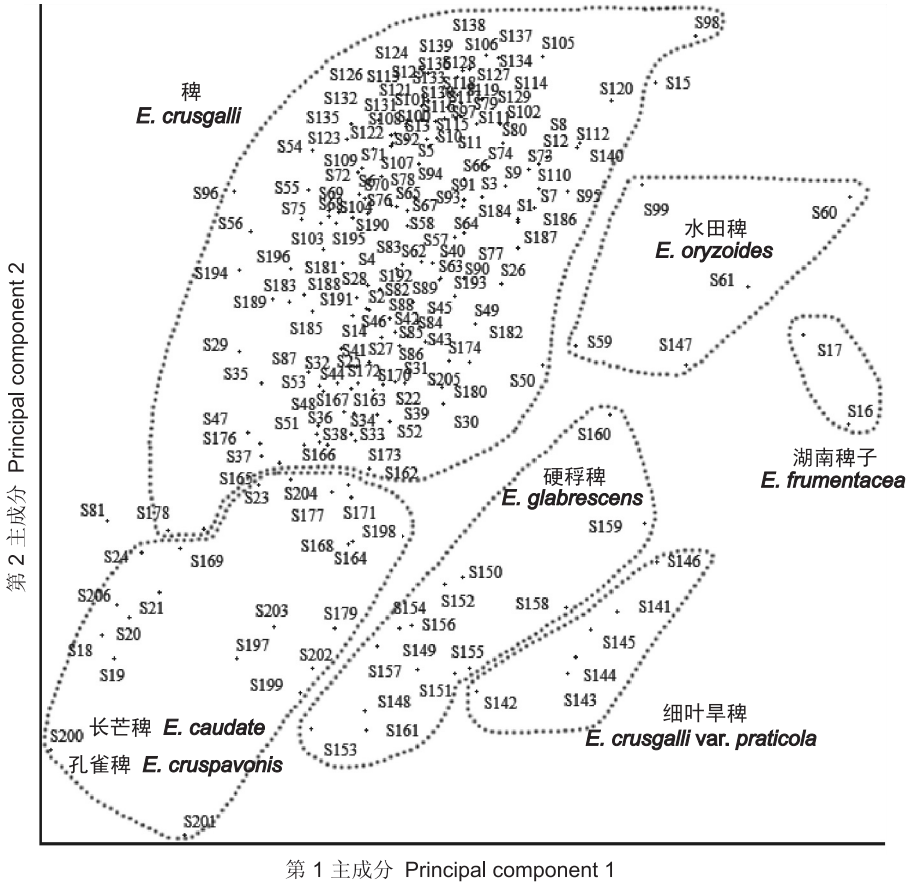


图 4 基于 21 个形态性状 206 份稗属植物样本在第 1 和第 2 主成分上的二维散点图
Fig. 4 PCA two-dimensional scatter plot of 206 *Echinochloa* specimens in the first two principal component based on 21 morphological traits

国主要农区稻田稗属植物种间及种下分类单位的形态分化情况、分类识别等提供了参考依据。

在稗属植物中，植株基部的颜色变异很大，从黄色至紫红色，其中黄色、绿色和紫红色比较有代表性。同样小穗的颜色也存在着连续的变异(从浅绿至紫黑色)，但从小穗的表型特征统计上只能区分出浅绿色、绿色、暗绿色、紫色、深紫色和紫黑色。对稗属植物的这些形态特征或性状只有赋予一定数值后才能参与数据运算^[20,21]，这类数据是典型的顺序多态数据或有序多态数据，恰似生态学研究中的盖度、多度，需先分成若干等级，再数值化参与运算。

3.2 中国主要农区稻田稗属植物分类检索表

基于 21 个形态性状在 206 份稗属植物样本中分组识别的信息负荷量，我们认为谷粒脱落性、谷粒是否被外稃包裹、第一外稃质地、植株基部株形、总状花序疏密程度、小穗长度、第 1 颖长并/

小穗长度、总状花序分枝程度、株高、小穗颜色、植株基部株形、叶长、小穗芒长、主茎直径和叶宽是鉴别稗属植物种类的重要性状。再结合前人关于稗属植物种和变种的分类处理和建议，编制了中国主要农区稻田稗属植物分种检索表。

3.3 中国主要农区稻田稗属植物多样性

本研究中的稗属植物材料是基于“国家水稻产业体系项目(nycytx-01)-稻田杂草防控技术研究与示范”平台收集的，由各地基层植保站提供稻田稗属植物样本，在材料来源上具有随机性，因此稗属植物杂草种类出现的频率可反映其在我国主要农区稻田中的发生情况。206 份稗属植物样本中，湖南稗子、光头稗、水田稗、细叶旱稗、孔雀稗、长芒稗、硬稗稗、稗复合群的样本数分别为 2、2、5、6、8、16、14、150 份，占总样本量的 0.97%、0.97%、2.42%、2.91%、3.88%、7.77%、6.80%、72.81%。另外，有 3 份样本没有聚合成组，仅占

中国主要农区稻田稗属植物分种检索表

- 1. 谷粒成熟时不脱落，圆锥花序弯曲，常下垂直状，总状花序稀疏 湖南稗子 (*E. frumentacea*)
- 1. 谷粒成熟时易脱落，圆锥花序直立或倾立，不或略弯曲，总状花序紧密
 - 2. 下部稃片隆起，坚硬，光亮 硬稃稗 (*E. glabrescens*)
 - 2. 下部稃片背部扁平，草质
 - 3. 小穗长于 4 mm，叶短，6~18 cm 水田稗 (*E. oryzoides*)
 - 3. 小穗 2~4 mm，叶长，18~45 cm
 - 4. 小穗无芒
 - 5. 总状花序整齐排成 4 列，小穗绿色，第一颖长为小穗长度的一半 光头稗 (*E. colona*)
 - 5. 总状花序排列不整齐，小穗紫色，第一颖长为小穗长度的 1/3 细叶早稗 (*E. crus-galli* var. *praticola*)
 - 4. 小穗有芒或至少部分有芒
 - 6. 小穗均具长芒，15~24 mm
 - 7. 总状花序由许多小短枝组成，总状花序稀疏，长芒常紫色 孔雀稗 (*E. cruspavonis*)
 - 7. 总状花序单一，没有明显的次级分枝，总状花序紧密，长芒常绿色 长芒稗 (*E. caudate*)
 - 6. 小穗芒长短不一，0~10 mm
 - 8. 总状花序柔软，下稃的芒长 5~10 mm 稗 (*E. crus-galli* var. *crus-galli*)
 - 8. 总状花序坚硬，下稃无芒或短于 5 mm
 - 9. 叶较窄，2.6~5.5 mm 西来稗 (*E. crus-galli* var. *zelayensis*)
 - 9. 叶较宽，5.0~7.4 mm
 - 10. 小穗长 3.0~4.2 mm，小穗绿色 无芒稗 (*E. crus-galli* var. *mitis*)
 - 10. 小穗长 2.6~3.0 mm，小穗浅绿色 短芒稗 (*E. crus-galli* var. *brevisetata*)

总样本量的 1.45%。

稗的原变种及其它变种较集中地聚合成一复合群，共 150 份样本，这表明在种的水平上稗及其变种作为一个种来处理是合适的。稗复合群的 150 份样本中，短芒稗、无芒稗和西来稗样本各自聚集成相应的亚组，其样本量分别为 11、14、40 份，占稗复合群样本量的 5.34%、6.80%、19.42%；其余的 85 份样本中以稗原变种为主(41.24%)。

参考文献：

[1] 唐恩全，汪矛. 稗草的特性及防除[J]. 植物杂志，1994(2)：18-19.

[2] 全国农田考察组. 中国农田杂草区划[J]. 杂草学报，1989，3(2)：1-5.

[3] Gupta A, Mahajan V, Kumar M, Gupta HS. Biodiversity in the barnyard millet (*Echinochloa frumentacea* Link, Poaceae) germplasm in India[J]. *Genet Resour Crop Evol*, 2009, 56(6)：883-889.

[4] Emine KA, Husrev M. Genetic and morphologic diversity of *Echinochloa crus-galli* populations from different origins [J]. *Phytoparasitica*, 2011, 39 (1)：93-102.

[5] 叶承道. 稗属种类、分布及其防除[J]. 上海农业科技，1984 (5)：16-19.

[6] Yamaguchi H, Yasuda UK, Yano A, Soejima A. A molecular phylogeny of wild and cultivated *Echinochloa* in East Asia inferred from non-coding region sequences of *trnT-L-F* [J]. *Weed Biol Manag*, 2005, 5(4)：210-218.

[7] Ruiz-Santaella JP, Bastida F, Franco AR, De Prado R. Morphological and molecular characterization of different *Echinochloa* spp. and *Oryza sativa* populations[J]. *J Agric Food Chem*, 2006, 54 (4)：1166-1172.

[8] 戴水连. 中国稗属 *Echinochloa* 分类系统的初步研究 [J]. 中山大学学报，1986(3)：76-80.

[9] Nakayama Y, Umemoto S, Yamaguchi H. Identification of polyploid groups in the genus *Echinochloa* by isozyme analysis [J]. *J Weed Sci Tech*, 1999, 44(3)：205-217.

[10] Yasuda K, Yano A, Nakayama Y, Yamaguchi H. Molecular identification of *Echinochloa oryzicola* Vasing. and *E. crus-galli* (L.) Beauv using a polymerase chain reaction-restriction fragment length

polymorphism technique [J]. *Weed Biol Manag*, 2002, 2(1): 11–17.

[11] 冯久焕, 张廷璧. 国产稗属植物的细胞学研究[J]. 武汉植物学研究, 1993, 11(4): 293–302.

[12] Yabuno T. Morphological and cytological studies in the genus *Echinochloa* [J]. *Seiken Ziho*, 1953 (6): 66–71.

[13] Yabuno T. Cytotaxonomic studies on the two cultivated species and the wild relatives in the genus *Echinochloa* [J]. *Cytologia*, 1962, 27(3): 296–305.

[14] Yabuno T. Biosystematic study of the genus *Echinochloa* [J]. *Jap J Bot*, 1966, 19(2): 277–323.

[15] Aoki D, Yamaguchi H. Genetic relationship between *Echinochloa crus-galli* and *Echinochloa oryzicola* accessions inferred from internal transcribed spacer and chloroplast DNA sequences [J]. *Weed Biol Manag*, 2008, 8(4): 233–242.

[16] Yabuno T. Biosystematics of *Echinochloa stagnina* (Retz.) P. Beauv., cytological relationship between the 12-and 14-ploid strains [J]. *Genetica*, 1970, 122(4): 311–315.

[17] Hilu KW. Evidence from RAPD markers in the evolution of *Echinochloa millets* (Poaceae) [J]. *Pl Sys Evol*, 1994, 189(3): 247–257.

[18] Roy S, Simon JP, Lapointe FJ. Determination of the origin of the cold-adapted populations of barnyard grass (*Echinochloa crus-galli*) in eastern North America: a total-evidence approach using RAPD DNA and DNA sequences [J]. *Can J Bot*, 2000, 78(12): 1505–1513.

[19] Wu ZY, Raven P, Hong DY, eds. Flora of China: Vol. 22 [M]. Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Botanical Garden, 2006.

[20] 钟扬, 陈家宽, 黄德世. 数量分类的方法与程序 [M]. 武汉: 武汉大学出版社, 1990.

[21] 张金屯. 植被数量生态学方法 [M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1995.

(责任编辑: 刘艳玲)