

杂草稻的生物学特性及利用研究进展

吴文革, 季雅岚, 习敏, 许有尊, 孙雪原 (安徽省农业科学院水稻研究所, 安徽合肥 230031)

摘要 杂草稻是一种与栽培稻相伴而生的恶性杂草, 具有生长势强、耐不良环境生存适应性强的特性; 对栽培水稻的产量、品质均造成不利影响, 现已成为我国水稻特别是直播稻生产上潜在危害因素。论述了杂草稻的分类起源、生物学特性、危害及其防控综合技术; 分析了利用杂草稻有益性状研究进展, 探讨了利用杂草稻有益性状改良水稻品种的可行性及技术途径。

关键词 杂草稻; 生物学特性; 防控技术; 有益性状利用

中图分类号 S451 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)17-0030-04

Research Progress on Biological Characteristics of Weedy Rice and Its Utilization

WU Wen-ge, JI Ya-lan, XI Min et al (Rice Research Institute of Anhui Academy of Agricultural Sciences, Hefei, Anhui 230031)

Abstract Weedy rice is one of the most notorious weeds occurring in rice-planting areas, with strong growth vigor, stress resistance and adaptability, and thus being considered as a primary factor limiting rice productivity and grain quality. We presented the origin, classification, biological characteristics and damage, and prevention and control technology of weedy rice. Meanwhile, we analyzed the research advances on the utilization of beneficial traits, and discussed the possibility and technology to improve rice variety using these beneficial traits.

Key words Weedy rice; Biological characteristics; Prevention and control technology; Utilization of the beneficial trait

水稻 (*Oryza sativa*) 是主要的粮食作物, 水稻的产量和品质直接影响我国粮食安全^[1]。然而, 每年中国水稻都遭受侵害并损失惨重, 其中杂草稻 (Weedy Rice) 的危害最严重, 直接影响水稻的产量和稻米的品质。

目前, 杂草稻已成为水稻种植地区最普遍、危害最严重的杂草^[2]。杂草稻是一类在生长形态和植株性状上与栽培稻相似, 同时在结实率和质量品质等方面不符合栽培稻需求的杂草, 又叫杂草型稻或杂草种系^[3-5]。杂草稻最早发现于美国 (1946 年), 现已成为世界上公认的恶性杂草, 甚至在温带地区一些国家已成为仅次于稗草和千金子的第三大杂草^[2,6]。随着水稻栽培方式向轻简栽培的改变及种植面积的不断扩大, 近年来杂草稻呈暴发趋势, 普遍存在于全球水稻种植区。由于杂草稻的特殊性, 其研究显得极为重要, 目前国内外关于杂草稻的各方面报道很多, 笔者分别从杂草稻的起源、生物学特性、防控及有益性状利用等方面进行系统的分析和总结, 为今后深入研究提供理论基础。

1 杂草稻的起源与分类

杂草稻并不是自然界天然存在的一类植物, 它是由栽培稻逐渐演化而成的一类伴生物种, 因此杂草稻是与栽培稻伴生的作物。目前, 关于杂草稻的起源可归为以下几类^[4,7-10]: ①栽培稻个体间通过进化演变产生的; ②栽培稻与其他稻种间通过杂交进化的; ③栽培稻通过自身种子繁殖存留下来的。大多数研究表明, 栽培稻与杂草稻的遗传背景极其相近, 因此杂草稻可能是通过进化演变而来的^[11-12]。还有研究发现, 我国辽宁杂草稻很可能起源于粳稻杂交, 江苏杂草稻似是地方品种相互杂交分离的后代^[13-15]。马殿荣^[16]通过研究我国东北地区的杂草稻基因发现, 其起源和变化中存

在着少量的籼稻及野生稻基因, 其中籼稻基因的加入很可能同较长时间的杂交育种相关。另一方面, 杂草稻的起源还同人类的耕作水平和习惯有关, 这些都会不同程度地影响杂草稻的进化^[17]。Chen 等^[18]和马殿荣^[16]通过试验发现, 转基因栽培稻向杂草稻的转变与人为促进杂草稻的进化密切相关。综上所述, 杂草稻的转变与水稻栽培耕作条件和方式密切相关, 也与栽培稻有很大关系。

在植物分类上, 杂草稻和栽培稻都属于禾本科 (Poaceae) 稻属 (*Oryza*), 这是因为杂草稻同栽培稻具有相同的基因组型, 且其外观表现同亚洲的栽培稻相似^[18]。已有不少学者对其进行了收集和分类, 但由于分类的依据不同及各地区的不一致性, 杂草稻又被细分为不同的种类。早期美国将杂草稻划分为 4 种类型, 之后又详细划分为 50 多类^[19]。杂草稻因多具有特殊的颖壳颜色, 所以常被误以为是一种特异的生态类型^[20]。由于杂草稻的稻芒长度、颜色和颖壳颜色有差异, 因此有学者根据其特定的形态将中国地区的杂草稻划分为长芒、短芒和无芒、红色和白色 5 种类别, 颖壳颜色有黄颖、黄棕颖、紫颖 3 种^[21]。同时, 杂草稻的落粒、休眠、粒重等方面也有差异, Tang 等^[10]依此划分为 3 类: 第一类为似籼型 (日本、巴西、美国和中国长江上游地区); 第二类为籼型自生型 (亚洲热带地区); 第三类为粳型自生型 (韩国和中国长江下游地区)。Suh 等^[4]又根据栽培型和野生型将籼型杂草稻和粳型杂草稻各细分为 2 类, 这与其他研究相一致, 由此发现杂草稻有偏野生型和偏栽培型的区别^[11]。在其亚种归属方面, 大多数研究均证明杂草稻有籼型和粳型 2 种, 其中类似籼稻的杂草稻主要分布在印度和我国海南等地区, 而类似粳稻的杂草稻主要分布在江苏和韩国等地区, 因此可以将杂草稻划分到栽培稻下面的籼粳亚种, 同时在南方地区的杂草稻还可归属到籼亚种^[22-24]。目前, 杂草稻尚缺乏统一分类标准, 世界主要国家 (地区) 的杂草稻归属不同而导致其分类方法多样, 因此还需进一步进行试验研究, 以统一规范杂草稻的分类标准。

基金项目 国家重点研发计划 (2018YFD0300906, 2017YFD0301304, 2016YFD0300503); 国家 863 计划 (2014AA10A605-6); 国家水稻产业技术体系 (CARS-01-68)。

作者简介 吴文革 (1967—), 男, 安徽桐城人, 研究员, 博士, 从事水稻栽培生理生态研究。

收稿日期 2018-03-08

2 杂草稻生物学特征

杂草稻为一年生(水生或陆生)草本植物,其须根系发达,特别在苗期具有耐低温特性和深水出苗能力^[25]。通过大量研究发现,苗期杂草稻的秧苗高,叶片颜色较淡,对肥、水特别是光竞争能力显著强于普通栽培稻,因此生长势强、分蘖数多、苗体相对健壮;同时植株的叶片长且宽,有毛,大多数部位都有色素积累,表现出红或褐色;杂草稻的抽穗期比同时期的栽培稻早,穗型比栽培稻大,且粒数多细长;有短芒、长芒和无芒之分^[26-28]。杂草稻具有较强的落粒性,最早的花 9 d 后籽粒就开始凋落,之后(30 d 内)掉落的籽粒数增多,约占总粒数的 65%,且落粒性可达 85% 以上^[29]。

杂草稻的环境适应能力比一般的栽培稻强,在较长时间的天然选择过程中产生许多特异性状,如耐低温性、耐盐碱性、耐镉性、落粒性和休眠性等^[30-32]。有研究认为杂草稻的落粒性在某种意义上是一种物种的自我保护习性和能力。另外,相关研究发现杂草稻的休眠性比栽培稻持续时间长,其中休眠期最长的稻种是南亚的杂草稻,其平均休眠期为 125.3 d,最长时期可达 300 d^[33-34]。因此,杂草稻和栽培稻虽然相似性较大,但在生物学特性方面,与普通稻相比具有一定的特殊性和抗逆性。李茂柏等^[35]通过大量对比试验发现,大多数杂草稻比栽培稻有更强的耐老化性,是优良的耐储藏特性材料,有较好的利用价值。随着直播稻田面积的不断增加,杂草稻的危害也日益加重^[36-37]。代磊等^[38]研究发现,杂草稻的芒长和芒色的变异系数较大,且育期也存在多样性,一般早于栽培稻。多数研究证明二者在生物学特性方面具有明显的差异,杂草稻对大多数不良环境因子的忍耐能力都远强于栽培稻。因此解决杂草稻的危害也比较困难。

我国水稻种植区域广,六大稻区气候生态及种植条件各异,杂草稻的生物学特性也有较大的差异^[39]。研究发现北方地区杂草稻的耐低温性高于其他地区,而常规栽培稻种却不能越冬^[34]。在南方的长江中下游稻区,戴伟民等^[40]和仲维功等^[41]研究发现江苏地区的杂草稻的危害指数为 0.22~0.64,生长密度达 10 株/m² 以上。吴川等^[42]对比了南北两大稻区的杂草稻发生特点,认为江淮地区杂草稻在早期营养生长势强,分蘖能力明显强于普通栽培稻,后期株型披散、茎秆硬度较低,与正常水稻的株型紧凑形成鲜明对比。

3 杂草稻的分布与危害

杂草稻在全球分布极为广泛,由于杂草稻作为伴生杂草的形式存在,在自然环境中很难长期单独繁殖,绝大多数水稻生产田都有存在^[24,43]。目前在世界各大洲的 50 多个地区发现有杂草稻的分布,甚至在没有野生稻分布的美国、欧洲、韩国等温带地区也均有不同程度的杂草稻发生^[11,44]。早在 20 世纪 60 年代前,我国有不少水稻主产省都发现有杂草稻,但随着精耕细作生产方式的普遍,杂草稻几近灭绝^[45]。但近年来,随着直播栽培方式的推广,稻田翻耕次数减少,导致了杂草稻的危害蔓延。

直播稻田容易滋生、诱发杂草稻,特别是连续直播 3 年以上的稻田杂草稻危害指数逐年升高。与移栽水稻不同,直

播稻的苗期管理多采取半旱式,这有利于诱发杂草稻和杂草,同时促进了早期杂草稻的竞争能力,从而导致后期危害更重^[42];另外苗期杂草稻与正常栽培稻的形态相似,不利于鉴别和除去。近年来,我国水稻直播栽培方式快速发展^[24,43],同时还有部分地区发展少免耕直播栽培,都加速了杂草稻的发生与发展。研究表明,我国水稻直播种植区域都相应发现杂草稻的分布^[25,46-47],其中北方稻区的辽宁、黑龙江、吉林和江苏、安徽等地频繁出现大量的杂草稻,且蔓延趋势逐年加强^[3,34,48-49];南方的江淮流域杂草稻危害呈上升趋势。郭勋斌等^[50]和戴伟民等^[40]研究发现,江苏省早期杂草稻仅在沿江地区严重发生,而近年危害面积迅速扩大,且呈现逐年递增趋势。

杂草稻与栽培稻相伴而生,特别在多年连续直播稻田,二者具有极其相似的形态特征,通常田间很难鉴别,同时杂草稻较栽培稻具有更强的生长势和抗逆能力,侵占栽培稻的肥、水营养资源和生长空间,严重影响正常水稻的生长发育,直接造成栽培稻的产量下降;同时杂草稻降低了栽培稻米的商品价值,给农民造成巨大的经济损失^[51]。杂草稻严重干扰栽培稻的正常生育和产量、品质形成。相关试验结果发现 2~15 穗/m² 的杂草稻可使栽培水稻减产 19%~39%、15~20 穗/m² 时水稻减产 50%~60%、20~30 穗/m² 时减产 70%~87%^[50,52-53];2015—2017 年笔者在安徽沿淮及沿江稻区的调研结果显示,连续直播 4 年以上的稻田 80% 以上出现杂草稻,其分布密度为 1 965~39 555 株/hm²,造成减产 12%~79%,而不采取任何拔除措施的田块甚至绝收;有资料显示,美国每年因杂草稻损失约 5 000 万美元,给当地水稻生产造成重大影响^[21,48]。

已有研究发现,在东亚、南亚、南美洲、北美洲、欧洲等地水稻集中区杂草稻均有不同程度危害,不仅显著降低了栽培稻的产量,而且恶化了稻米品质^[48,53-56]。孟英等^[21]调研表明,我国黑龙江省的粳生稻每年造成的损失有 3 亿~4 亿元人民币,许美刚等^[57]研究认为,江苏省稻田中杂草稻的发生率最高可达 90% 以上;笔者调研发现,安徽省白湖监狱管理分局近 10 000 hm² 水稻中,2013 年 600 hm² 直播稻田的杂草稻拔除人工成本高达 900 万元。

4 杂草稻防治技术

由于杂草稻与栽培稻的亲缘关系极近,形态结构和生理特性又较为相似,因此很难在不损害栽培稻的前提下通过某种单一的途径进行有效控制。国内外有关杂草稻的防治技术较多,总体来看可以归为以下几种^[26,48-49]:①人工拔除;②使用纯净的水稻种子;③改变耕作方式;④在栽培稻种植前,通过一定方法使杂草稻先萌发,然后对其进行化学和机械控制;⑤使用专用除草剂。由于杂草稻的生物特性与栽培稻相似,通过农艺表型难以区分,因此普通的除草剂很难从源头上有效控制杂草稻的危害。在我国大多采用人工拔除,但显著增加人工投入成本。

Ferrero^[58]研究发现,采用高秆和生育期长的栽培稻品种比选用早熟、矮秆品种更有利于控制杂草稻的发生。Maria

等^[59]和Choi等^[17]发现,翻耕后轮作的田块不发生杂草稻。徐世林等^[48]对长江中下游的稻麦两熟地区改良方法种植,发现水稻土壤翻耕能有效地控制稻田中杂草稻的危害。

目前,对杂草稻的控制主要采用预防、轮作、栽培措施和化学控制的综合措施,在播种时对耕作栽培的土壤进行翻耕等处理,然后对土壤灌水并改善其生长条件促使稻田中杂草稻的快速萌发,再施用特定的除草剂进行灭除,最后再播种培育栽培稻或杂交稻。综上所述,杂草稻的防治应采取多种方法协同处理,而且不同区域杂草稻的生物学性质和发生规律存在一定差异,因此解决杂草稻危害还应根据不同地区的环境条件和耕作制度,因地制宜采取处理措施。

5 杂草稻有益性状利用研究

杂草稻对不同环境有很强的适应性和很多其他特异性状。因此,国内外均有不少学者尝试发掘并利用杂草稻的有益性状和优良基因^[30-32]。

在休眠性方面,Gu等^[60]对杂草稻品系LD、SS18-2、TKN12-2和栽培稻“N22”构建的F₂群体的休眠性进行研究,发现杂草稻的广义遗传力高于收获当天;SS18-2的休眠性被3对主效基因影响;同时杂草稻休眠性的遗传还与芒、黑色的颖壳和红色的果皮有密切的关系。之后Gu等又对SS18-2品系的相关基因进行分析,发现杂草稻可能是在种子发育早期增强ABA的积累,从而影响种子的休眠时间,同时栽培稻品种在驯化及育种过程中直接或间接丧失的休眠基因可以从杂草稻种质资源中重新获得^[61]。

在耐抗性方面,杂草稻比栽培稻更具有抗低温的能力,中国丹东杂草稻种子比对照越光具有较强的耐冻性,杂草稻发芽临界温度为11℃,比对照品种越光低20℃^[62]。张丽丽等^[63]对300余份来源不同的杂草稻进行分析,筛选出耐高盐的材料WR03-12,认为该品种与越光对盐胁迫的应答机制可能在转录调控方面存在差异。Sun等^[64]对142个杂草稻进行分析得出,Rc、Bh4、Phrl基因对杂草稻种子的寿命影响显著。

在杂交育种方面,由于杂草稻与栽培稻的关系较近,且具有较好的亲和性,杂草稻中抗逆性等优良性状更易于在育种中直接利用。在杂种不育性状基因方面,Jing等^[65]用粳稻秋光与来自江苏的杂草稻品系杂交,用回交群体在3号和1号染色体上定位了2个新的杂种不育位点S33和S34,其中S33定位于SSR标记RM15621和RM15627之间86kb的范围内。王楠等^[66]研究发现,辽宁杂草稻在深覆土条件下具有较强的顶土发芽能力,这种特性对直播稻育种和旱稻育种可能更有价值。

6 展望

杂草稻广泛存在于世界各地,它的起源和进化是研究水稻来源及发展的重要内容,同时由于杂草稻的一些优良性状也给水稻育种提供了宝贵的利用价值。笔者通过对杂草稻资源的挖掘和收集,论述杂草稻的生物学特征,并对其进行相关归纳分类,为今后的研究奠定基础。鉴于杂草稻与栽培稻具有较好的杂交亲和性,水稻育种专家希望通过杂交转移

或利用杂草稻的有益性状^[67]。在颜色基因方面,Gu等^[68]和杨杰等^[69]对杂草稻的果皮颜色基因进行了研究,选育出了新的果皮性状。在落粒性基因方面,有学者通过对该基因进行分析,发现杂草稻与水稻之间都存在1个碱基位点差异,可以用此来减少栽培稻的落粒数量^[68]。在转基因水稻方面,杂草稻资源在转基因水稻生物安全性评价中已得到应用^[70]。在抗性方面,Chen等^[71]对杂草稻的抗除草剂基因的环境危害和稻种资源保护的影响作出有效的评估和预测,作为转基因水稻生物安全评价的特殊试验材料。此外,还有关于在杂草稻的耐盐性、耐储藏性、杂种不育等基因的研究^[63-64]。杂草稻的这些有益性状及其发展规律对研究杂草稻的起源、基因性状,栽培稻的分类、品种的演变,杂交稻的产量等方面都具有很大的意义。目前大多数研究仍在探讨杂草稻的防控。因此,在广泛收录杂草稻特性的基础上,对杂草稻的优良性状进行深入研究,达到在防控的基础上对其有益性状进行改良吸收,从而为粮食质量安全提供更大的帮助。

参考文献

- [1] MIURA K, IKEDA M, MATSUBARA A, et al. *OsSPL14* promotes panicle branching and higher grain productivity in rice[J]. *Nature genetics*, 2010, 42(6): 545-549.
- [2] GEALY D R, BRYANT R J. Seed physicochemical characteristics offield-grown US weedy red rice (*Oryza sativa*) biotypes: Contrasts with commercial cultivars[J]. *Journal of cereal science*, 2009, 49: 239-245.
- [3] 王渭霞, 朱廷恒, 邵国胜, 等. 杂草稻的分类、起源及利用研究进展[J]. *杂草科学*, 2005(2): 1-5.
- [4] SUH H S, SATO Y I, MORISHIMA H. Genetic characterization of weedy rice (*Oryza sativa* L.) based on morpho-physiology, isozymes and RAPD makers[J]. *Theoretical and applied genetics*, 1997, 94(3/4): 316-321.
- [5] 马殿荣, 李茂柏, 王楠, 等. 中国辽宁省杂草稻遗传多样性及群体分化研究[J]. *作物学报*, 2008, 34(3): 403-411.
- [6] ARRIETA-ESPINOZA G, SÁNCHEZ E, VARGAS S, et al. The weedy rice complex in Costa Rica. I. Morphological study of relationship between commercial rice varieties, wild *Oryza* relatives and weedy types[J]. *Genetic resources and crop evolution*, 2005, 52(5): 575-587.
- [7] CHO Y C, CHOI I S, HAN S S, et al. Inheritance of resistance to blast (*Pyricularia grisea* Sacc.) in Korean weedy rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Korean journal of breeding*, 1996, 28(3): 309-316.
- [8] HEU M. Weed rice "Sharei" showing closer cross affinity to Japonica type [J]. *Rice genetics newsletter*, 1988, 5: 72-74.
- [9] MORISHIMA H, SANO Y, OKA H I. Differentiation of perennial and annual types due to habitat conditions in the wild rice *Oryza perennis* [J]. *Plant systematics and evolution*, 1984, 144(2): 119-135.
- [10] TANG L H, MORISHIMA H. Characteristics of weed rice strains [J]. *Rice genetics newsletter*, 1988, 5: 70-72.
- [11] FEDERICI M T, VAUGHAN D, TOMOOKA N, et al. Analysis of Uruguayan weedy rice genetic diversity using AFLP molecular markers [J]. *Electron J Biotechnol*, 2001, 4(3): 5-6.
- [12] REAGON M, THURBER C S, GROSS B L, et al. Genomic patterns of nucleotide diversity in divergent populations of U. S. weedy rice [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2010, 10: 1-16.
- [13] YU G Q, BAO Y, SHI C H, et al. Genetic diversity and population differentiation of Liaoning weedy rice detected by RAPD and SSR markers [J]. *Biochemical genetics*, 2005, 43: 261-270.
- [14] 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]. *Annals of botany*, 2006, 98(6): 1241-1252.
- [15] 汤玉庚. 中国古书中的籼水稻和江苏连云港籼稻是否野生稻质疑 [J]. *江苏农业科学*, 1992(4): 9-12.
- [16] 马殿荣. 杂草稻遗传多样性及其对稻田生态系统影响的研究 [D]. 沈阳, 沈阳农业大学, 2009.

- [17] CHOI C D, MOON B C, KIM S C, et al. Ecology and growth of weeds and weedy rice in direct-seeded rice fields[J]. Korean journal of weed science, 1995, 15(1): 39-45.
- [18] CHEN L J, LEE D S, SONG Z P, et al. Gene flow from cultivated rice (*Oryza sativa*) to its weedy and wild relatives[J]. Annals of botany, 2004, 93(1): 67-73.
- [19] NOLDIN J A, CHANDLER J M, MCCAULEY G N. Red rice (*Oryza sativa*) biology. I. Characterization of red rice ecotypes[J]. Weed technology, 1999, 13(1): 12-18.
- [20] LONDO J P, SCHAAL B A. Origins and population genetics of weedy red rice in the USA[J]. Molecular ecology, 2007, 16(21): 4523-4535.
- [21] 孟英, 魏永海, 栾浩文, 等. 寒地粳生稻发生原因及防御对策[J]. 黑龙江农业科学, 2005(2): 55-56.
- [22] VAUGHAN L K, OTTIS B V, PRAZAK-HAVEY A M, et al. Is all red rice found in commercial rice really *Oryza sativa*? [J]. Weed science, 2001, 49(4): 468-476.
- [23] PARK J S, CHO Y C, HAN S W, et al. Characteristics of weedy rice on paddy field in Kyonggi area[J]. Korean J Breed, 1999, 19(4): 299-306.
- [24] 许聪, 吴万春. 海南岛杂草稻的生态考察和鉴定[J]. 中国水稻科学, 1996, 10(4): 247-249.
- [25] 中国农业科学院. 中国稻作学[M]. 北京: 农业出版社, 1986.
- [26] 孙敬东, 肖跃成, 黄秀芳, 等. 中粳稻田杂草稻发生特点及控制技术初探[J]. 杂草科学, 2005(2): 21-23, 56.
- [27] 李茂柏, 马殿荣, 徐正进, 等. 辽宁省杂草稻生物学特性研究[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(20): 5224-5225.
- [28] 曹海瑞, 田奉俊, 曹海鑫, 等. 杂草稻的发生特点、危害及防控措施[J]. 农业与技术, 2007, 27(6): 110-111.
- [29] FERRERO A, VIDOTTO F. Germinability after flowering, shattering ability and longevity of red rice seeds[C]//Proceeding of the 6th European Weed Research Society Mediterranean Symposium, Montpellier, France. Doorwerth, The Netherlands; European Weed Science Society, 1998: 205-211.
- [30] 张忠林, 谭学林, 邓安凤. 杂草稻种质资源的综合评价[J]. 植物遗传资源科学, 2002, 3(4): 47-50.
- [31] 邵国胜, 谢志奎, 张国平. 杂草稻和栽培稻氮代谢对镉胁迫反应的差异[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(2): 189-193.
- [32] 赵培培, 马殿荣, 陈温福. 北方杂草稻种子抗冻性的初步研究[J]. 北方水稻, 2008, 38(3): 28-31.
- [33] 袁晓丹. 东北地区杂草稻亲缘关系及其生物学、生态学主要特征的研究[D]. 延吉: 延边大学, 2007: 6.
- [34] 余柳青, MORTIMER A M, 玄松南, 等. 杂草稻落粒梗的抗逆境特性研究[J]. 应用生态学报, 2005, 16(4): 717-720.
- [35] 李茂柏, 王慧, 朴钟泽, 等. 杂草稻人工老化和耐储藏特性的初步研究[J]. 作物杂志, 2010(5): 30-33.
- [36] 周林杰, 罗兵前. 江苏省直播稻技术应用现状与对策[J]. 江苏农业科学, 2008(3): 16-19.
- [37] 夏国权, 肖桂元. 夏后早直播稻作的应用价值及技术要点[J]. 江苏农业科学, 2007(5): 58-59.
- [38] 代磊, 戴伟民, 宋小玲, 等. 江苏省杂草稻植物学性状的多样性[J]. 杂草科学, 2014, 32(1): 10-18.
- [39] 张忠林, 彭桂峰, 田卫东, 等. 杂草稻种质资源农艺性状的主成分及聚类分析[J]. 西南农业学报, 2004, 17(S1): 236-240.
- [40] 戴伟民, 宋小玲, 吴川, 等. 江苏省杂草稻危害情况的调研[J]. 江苏农业学报, 2009, 25(3): 712-714.
- [41] 仲维功, 杨杰, 陈志德, 等. 江苏扬中“杂草稻”的籼粳分类[J]. 江苏农业学报, 2006, 22(3): 238-242.
- [42] 吴川, 戴伟民, 宋小玲, 等. 辽宁和江苏两省杂草稻植物性状多样性[J]. 生物多样性, 2010, 18(1): 29-36.
- [43] 马殿荣, 陈温福, 徐正进, 等. 辽宁省杂草稻的初步考察[J]. 辽宁农业科学, 2005(6): 22-24.
- [44] BAKI B B, CHIN D V, MORTIMER M. Wild and weedy rice in rice ecosystems in Asia: A review[M]. Los Banos, Philippines: International Rice Research Institute, 2000: 118.
- [45] 钱卫红, 陈立勇, 秦礼宝, 等. 水稻田杂草稻的发生特点和防控措施[J]. 中国种业, 2008(5): 14-15.
- [46] 中国农业科学院作物品种资源研究所. 作物品种资源研究[M]. 北京: 农业出版社, 1984: 35-44.
- [47] 蒋荷, 吴竟仑, 王根来, 等. 连云港鲁稻研究[J]. 作物品种资源, 1985(2): 4-7.
- [48] 徐世林, 陈德辉, 李群, 等. 稻田杂草稻发生规律及控制技术探讨[J]. 作物研究, 2007(1): 35-37.
- [49] 马国兰, 刘德才, 刘雪源. 杂草稻的发生及其控制措施[J]. 杂草科学, 2008(1): 12-15.
- [50] 郭勋斌, 顾克礼, 袁秦. 越冬杂草稻的发生与防治研究[J]. 安徽农业科学, 2005, 33(7): 1180-1181.
- [51] 杨杰, 仲维功, 陈志德, 等. 江苏省扬中杂草稻生物学特性初步研究[J]. 杂草科学, 2007(3): 13-15.
- [52] 潘学彪, 陈宗祥, 左示敏, 等. 江苏省杂草稻成因及防控策略[J]. 江苏农业科学, 2007(4): 52-54.
- [53] ESTORNINOS L E JR, GEALY D R, GBUR E E, et al. Rice and red rice interference. II. Rice response to population densities of three red rice (*Oryza sativa*) ecotypes[J]. Weed science, 2005, 53(5): 683-689.
- [54] GEALY D R, GRESSEL J. Gene movement between rice (*Oryza sativa*) and weedy rice (*Oryza sativa*): A US temperate rice perspective[M]//GRESSEL J. Crop ferality and volunteerism. Boca Raton: CRC Press, 2005: 323-354.
- [55] KARIM S M R, ISMAIL B S, AZMI M. A short review of the impact and management of weedy rice[J]. Plant protection quarterly, 2006, 21(1): 13-19.
- [56] VARADERO C. Report of the global workshop on red rice control[R]. FAO, 1999, 30, 55, 149.
- [57] 许美刚, 范仁春, 郭恒龙, 等. 麦套稻大田杂草稻的特征特性及防除技术[J]. 农技服务, 2008, 25(2): 100-101.
- [58] FERRERO A. Weedy rice, biological features and control[M]//LABRADA R. Weed management for developing countries. Italy: FAO Plant Production and Protection, 2003: 251-259.
- [59] MARIA DEL MAR CATALÁFORNER. Chemical and cultural practices for red rice control in rice fields in Ebro Delta (Spain) [J]. Crop protection, 1995, 14(5): 405-408.
- [60] GU X Y, CHEN Z X, FOLEY M E. Inheritance of seed dormancy in weedy rice[J]. Crop science, 2003, 43(3): 835-843.
- [61] GU X Y, LIU T L, FENG J H, et al. The *qSD12* underlying gene promotes abscisic acid accumulation in early developing seeds to induce primary dormancy in rice[J]. Plant Mol Biol, 2010, 73(1/2): 97-104.
- [62] 陈惠哲, 玄松南, 王霄霞, 等. 丹东杂草稻种子的耐冻能力和低温发芽特性研究[J]. 中国水稻科学, 2004, 18(2): 109-112.
- [63] 张丽丽, 孙健, 马殿荣, 等. 耐盐杂草稻 3 个锌指蛋白基因家族的实时定量分析[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(6): 529-536.
- [64] SUN J, QIAN Q, MA D R, et al. Introgression and selection shaping the genome and adaptive loci of weedy rice in northern China[J]. New phytologist, 2013, 197(1): 290-299.
- [65] JING W, ZHANG W W, JIANG L, et al. Two novel loci for pollen sterility in hybrids between the weedy strain Ludao and the *Japonica* variety Akihikari of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2007, 114(5): 915-925.
- [66] 王楠, 马殿荣, 贾德涛, 等. 北方杂草稻出苗特性的研究[J]. 华中农业大学学报, 2007, 26(6): 755-758.
- [67] HEU M H, CHO Y C, SUH H S. Cross affinity of Korean weedy rice to the cultivars[J]. Korean journal of crop science, 1990, 35(3): 235-238.
- [68] GU X Y, KIANIAN S F, FOLEY M E. Multiple loci and epistases control genetic variation for seed dormancy in weedy rice (*Oryza sativa*) [J]. Genetics, 2004, 166(3): 1503-1516.
- [69] 杨杰, 王军, 曹卿, 等. 杂草稻红色果皮基因的功能标记开发[J]. 分子植物育种, 2009, 7(4): 721-726.
- [70] FOGHER C, BALDI G, LORENZONI C. Field assessment of the gene flow from genetically modified rice to cultivated varieties [J]. Sementi-elette, 2001, 47(5): 45-47.
- [71] CHEN L J, LEE D S, SONG Z P, et al. Gene flow from cultivated rice (*Oryza sativa*) to its weedy and wild relatives[J]. Annals of botany, 2004, 93(1): 67-73.