



• 研究报告 •

多地同质园实验揭示普通野生稻的表型可塑性与本地适应性

邵雯雯, 范国祯, 何知舟, 宋志平^{ID*}

复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室 上海 200438

摘要: 边缘种群的表型可塑性和本地适应性的解析是预测植物如何响应气候变化的基础。本研究以普通野生稻(*Oryza rufipogon*)的北缘种群为核心对象, 以中心种群(中部、南部种群)为对照, 进行3地同质园实验, 以“空间换时间”的策略模拟未来气温变化情形下普通野生稻种群的表型表现。结果显示, 普通野生稻各种群具有丰富的表型可塑性, 种群间表型可塑性存在差异。北缘种群在株高、种子量和越冬存活率等指标上表现出明显的本地适应性, 反映了对相对低温环境的适应。北缘种群无论北移还是南移都能够正常结实、完成生活史, 说明在未来气温变化情形下也能生存; 中部和南部种群在上海同质园都不能越冬存活, 提示极端低温对于低纬度种群影响较大。这些结果表明, 尽管普通野生稻存在明显的适应性分化, 但有较强的表型可塑性能力, 北缘种群和中心种群都能适应当前的气候变暖。

关键词: 普通野生稻; 表型可塑性; 本地适应性; 气候变化

邵雯雯, 范国祯, 何知舟, 宋志平 (2023) 多地同质园实验揭示普通野生稻的表型可塑性与本地适应性. 生物多样性, 31, 22311. doi: 10.17520/biods.2022311.

Shao WW, Fan GZ, He ZZ, Song ZP (2023) Phenotypic plasticity and local adaptation of *Oryza rufipogon* revealed by common garden trials. Biodiversity Science, 31, 22311. doi: 10.17520/biods.2022311.

Phenotypic plasticity and local adaptation of *Oryza rufipogon* revealed by common garden trials

Wenwen Shao, Guozhen Fan, Zhizhou He, Zhiping Song^{ID*}

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Fudan University, Shanghai 200438

ABSTRACT

Aims: Understanding of phenotypic plasticity and local adaptation in marginal populations is fundamental for predicting how plants will respond to climate change. Common wild rice *Oryza rufipogon* is an endangered but agriculturally important rice species, which has its northernmost range in China. Climate warming is the main environmental stress that the northern populations of *O. rufipogon* have to face in the global climate change scenario. However, relatively little attention has been paid to the phenotypic plasticity and local adaptation of *O. rufipogon*. Here we test the northern and central populations of *O. rufipogon* for variations in plant fitness traits under the exposure of different temperatures.

Methods: Focusing on the northern population of *O. rufipogon*, with the center populations (middle and southern populations) as the controls, we established experimental populations at three common gardens along a latitudinal-gradient. According to the method of space-for-time substitution, three common gardens were set up in the northernmost boundary, relatively northern and southern areas of the range of *O. rufipogon* in China (i.e., high, middle and low latitude) to model the phenotypic performance of common wild rice populations under a future climate change scenario.

Results: The examined populations of *O. rufipogon* displayed strong phenotypic plasticity, and the levels of phenotypic plasticity varied between populations. The northern population had higher plant height, seed number, and overwintering

收稿日期: 2022-06-08; 接受日期: 2022-08-12

基金项目: 国家自然科学基金(31570383; 31400327)和生态环境部重点高等植物调查与保护成效评估(2019-5-12)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: songzp@fudan.edu.cn

survival rate at native common garden, suggesting the population's adaption to relatively low temperature environment. This population could normally set seeds and complete life cycle regardless of whether it was planted northward or southward, demonstrating that it could survive under the future temperature changes. The middle and southern populations did not survive the winter in Shanghai common garden, implying that the low-latitude populations might be more vulnerable to extreme cold climate events.

Conclusion: These results indicate that *O. rufipogon* has adaptive differentiation between populations and strong phenotypic plasticity, by which both the northern and central populations can respond to climate warming.

Key words: *Oryza rufipogon*; phenotypic plasticity; local adaptation; climate change

气候变化包括全球变暖、极端天气频发等气候变动, 是地球生物正在面临的重大挑战之一(IPCC, 2019)。生物如何应对正在发生的气候变化, 是当前生态学和进化生物学面临的重大课题(Bjorkman et al, 2017)。植物的迁移能力有限, 其种群能否在气候变化情形下生存, 很大程度上取决于它们的适应性和表型可塑性(Parnesan, 2006)。本地适应性(local adaptation)是指自然选择作用于一个种群, 经过数个世代的时间, 该种群产生与当地环境条件相适应的表型和遗传变异, 即在当地环境种群适合度最高(Kawecki & Ebert, 2004)。当环境发生变化时, 已形成本地适应性的种群会变得不适应(maladaptation)。表型可塑性是指同一植物因生长环境变化而表现出不同表型的现象, 它可使植物在较短时间(一个世代)内对环境变化做出响应, 反映了植物快速响应环境变化的能力(Shaw & Etterson, 2012)。开展本地适应性和表型可塑性研究, 可帮助我们预测植物如何应对全球气候变化(Franks et al, 2014)。

普通野生稻(*Oryza rufipogon*)是亚洲栽培稻(*O. sativa*)的祖先种(Khush, 1997), 是水稻育种最重要的野生基因库之一, 是国家粮食安全的战略性资源(Song et al, 2005)。温度是限制普通野生稻地理分布的关键气候因子(Huang et al, 2012), 普通野生稻最北分布到中国长江以南的亚热带地区。这些北缘种群已经适应当地较低温环境, 即具有本地适应性(Zhao et al, 2013; Zhou et al, 2013)。对于已适应较低温环境的普通野生稻北缘种群, 表型可塑性将决定其能否迅速响应气候变化情形下的环境变化, 从而维持种群生存。尽管已有研究检测了普通野生稻对土壤理化性质和水分条件变化的表型响应^①, 或探

讨了普通野生稻种群的本地适应性(Zhao et al, 2013; Zhou et al, 2013; 赵耀, 2014; Xu et al, 2020), 但我们对普通野生稻的表型可塑性仍然知之甚少。

同质园实验(common garden experiment)是检测表型可塑性的有效手段(Chevin et al, 2010)。本研究聚焦普通野生稻对未来气候变化的表型响应, 以“空间代替时间”的策略, 将纬度梯度分布且具有明显遗传分化的3个种群(北缘种群、中部种群、南部种群)分别进行南移(气候变暖)或北移(气候变冷)的同质园实验, 以探讨普通野生稻的响应环境变化的可塑性能力。我们侧重检测与普通野生稻适合度相关的繁殖性状, 从而: (1)通过比较同一种群在不同同质园的表型变化, 来确定表型可塑性能力与本地适应性的具体表现; (2)通过比较不同种群在不同同质园的表现来明确种群间的可塑性和本地适应性的差异, 并在普通野生稻物种层面探讨表型可塑性与本地适应性之间的关系。这些研究结果将促进我们对普通野生稻的表型可塑性和适应性的理解, 并对气候变化情形下普通野生稻的保护提供指导。

1 材料和方法

1.1 材料来源与同质园构建

本研究根据普通野生稻在我国分布状况, 沿纬度梯度, 选取北缘种群(江西省东乡县, 28°05' N) (Npop)、中部种群(广东省高州市, 21°56' N) (Mpop)和南部种群(海南省万宁市, 18°43' N) (Spop)作为研究对象。这些种群的生境的气候条件存在明显差异, 包括生长季的温度、日照长度、降水等。这些种群间存在明显与温度相关的遗传及表型分化, Npop表现出本地适应性(Zhao et al, 2013)。我们从每个种群中随机选取30株个体(相互间隔5 m), 移栽到复旦大学温室, 在温室中培养一年以上以减少母本效应, 然后通过无性扩繁(分蘖)来产生实验所需材料。

① 喻崎雯 (2012) 普通野生稻对不同pH和水分的生理生态响应. 硕士学位论文, 广西师范大学, 桂林.

分别在上海市(SH-com)、江西省南昌市(JX-com)和海南省三亚市(HN-com)构建同质园,不同同质园的气候环境存在明显差异(附录1)。SH-com位于上海市复旦大学江湾校区(31°20' N),属于亚热带季风气候,日照充分,四季分明,雨量充沛,年均温15–22℃,实验期间平均温度21.6℃。JX-com位于江西省南昌县(28°30' N),属于亚热带季风湿润气候,年均温16–23℃,实验期间平均温度23.1℃; HN-com同质园位于海南省三亚市(18°21' N),属于热带季风气候,长夏无冬,年均温25–31℃,实验期间平均温度26.8℃。JX-com同质园与Npop原生境邻近,气候环境相似; HN-com同质园与Spop原生境相距较近,气候环境相似; SH-com纬度上超出普通野生稻现有分布区的北界。HN-com同质园环境相对于Npop和Mpop两个种群来说是南移,其气候条件可用于模拟未来气候变暖情形下的普通野生稻种群面临的环境条件。JX-com同质园对于Mpop和Spop两个种群是北移,SH-com同质园位置则对所有种群都是北移,它们可用于检测普通野生稻对气候变冷的响应。

移栽前挖取稻菀,分成带完整根系的单个健康分蘖,每个同质园中每份材料包括3个克隆(分蘖),于2019年5月1日同时移栽,实验周期约为7个月,于2019年12月29日收获所有植株。每个同质园分成3个小区,每个种群为一个小区,小区之间间隔1.5 m,小区内每份材料3个重复随机种植,间距0.5 m,小区周边种植隔离行。每个同质园总计种植270株普通野生稻。3个同质园的田间管理(栽种之前施肥、灌溉以及人工除草等)保持同步,生长过程中保持约20 cm左右的水位。

1.2 表型检测

记录每株材料从移栽到开花的天数,即花期(days to flower, FD)。在繁殖期,用通风透水的网袋对未开花的稻穗进行套网袋处理,以保证自花授粉并收获全部种子,每株套袋3穗。待50%种子的种皮变为褐色(种子成熟)时,测定主蘖高度作为株高(plant height, HP),统计分蘖数(number of total tillers, TN)及有效分蘖数(number of effective tillers, ET);然后剪取套袋稻穗,带回实验室统计每穗颖花数(spikelet number per panicle, FN)、每穗实粒数(seed number per panicle, SN),称量每穗实粒重

(seed weight per panicle, SW),计算单株实粒数(grain number per individual, $GN = SN \times ET$)、单株实粒重(grain weight per individual, $GW = SW \times ET$)、以及结实率(seed set, $SS = SN / FN \times 100\%$)。另外,统计了上海同质园中普通野生稻的越冬存活率。

1.3 数据分析

采用SPSS 19.0中广义线性模型(general linear model, GLM)检验种群、栽培地点、以及两者交互作用对各个表型参数的效应,设置区块为协变量。采用可塑性指数(index of plasticity)来表征种群的表型可塑性能力,计算方法为:特定性状参数值在不同条件下的极值的差的绝对值与最大值的比值($|Max - Min| / Max$) (Valladares et al, 2007)。该算法得到的可塑性指数无需再次标准化处理,可直接用于不同实验组之间的比较,不受计量单位影响。运用Bonferroni校正的成对 t 检验来比较种群间表型性状和可塑性指数的差异。

2 结果

2.1 普通野生稻的表型变异

GLM分析结果显示,普通野生稻所有指标均没有受区块效应影响($P > 0.05$)。仅有花期(FD) ($F = 6.038$, $P < 0.05$)和每穗颖花数(FN) ($F = 10.648$, $P < 0.05$)两个指标在种群间差异显著,其他指标在种群间没有检测到差异。除了每穗颖花数(FN) ($F = 1.661$, $P = 0.436$)、每穗实粒重(SW) ($F = 0.097$, $P = 0.953$)和单株实粒重(GW) ($F = 0.772$, $P = 0.68$)不受栽培地点影响外,其余指标均因栽培地点不同而存在明显变化($P < 0.05$) (表1)。

与南移或北移相比(JX-com vs. HN-com/SH-com),北缘种群(Npop)的株高(HP)、每穗实粒数(SN)、单株实粒数(GN)、单株实粒重(GW)以及结实率(SS)指标都表现出一定的本地优势。北移后(JX-com vs. SH-com),Npop除SN、SW和SS略有上升外,其他指标都呈下降趋势,其中HP显著降低(LSD test, $P < 0.05$);南移后(JX-com vs. HN-com)则总体上呈相反趋势,其中HP、有效分蘖数(ET)、SN和SW均显著下降($P < 0.05$),总分蘖数(TN)显著增加($P < 0.05$) (图1, 附录1)。中部种群(Mpop)北移到JX-com与南移到HN-com (JX-com vs. HN-com)相比,在HP、FN、SN、SW、GN、GW、SS都显著增加($P < 0.05$);

表 1 种群来源和栽培地点及其相互作用、区块对普通野生稻的表型性状的效应的广义线性模型分析结果(* < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001)。

Table 1 *F*-values generated from general linear model (GLM) analysis in testing the effects of population, growing site, their interaction and block on the traits of *Oryza rufipogon* (* < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001). FD, Days to flower; HP, Plant height; TN, Number of total tillers; ET, Number of effective tillers; FN, Spikelet number per panicle; SN, Seed number per panicle; SW, Seed weight per panicle; GN, Grain number per individual; GW, Grain weight per individual; SS, Seed set.

变异来源 Source	df	花期 FD	株高 HP	分蘖数 TN	有效分蘖数 ET	每穗颖花数 FN	每穗实粒数 SN	每穗实粒重 SW	单株实粒数 GN	单株实粒重 GW	结实率 SS
种群 Population	2	6.038*	1.832	0.159	0.666	10.648*	4.025	0.217	4.675	0.039	5.182
地点 Site	2	14.906*	6.387*	17.029**	8.525*	1.661	17.338***	0.097	18.283***	0.772	33.757***
区块 Block	1	2.067	0.256	0.444	0.094	1.696	1.306	0	0.307	0.001	1.459
种群 × 地点的交互 Population × Site	4	16.041**	2.577	1.779	1.982	5.081	7.256	4.277	0.387	3.194	2.653

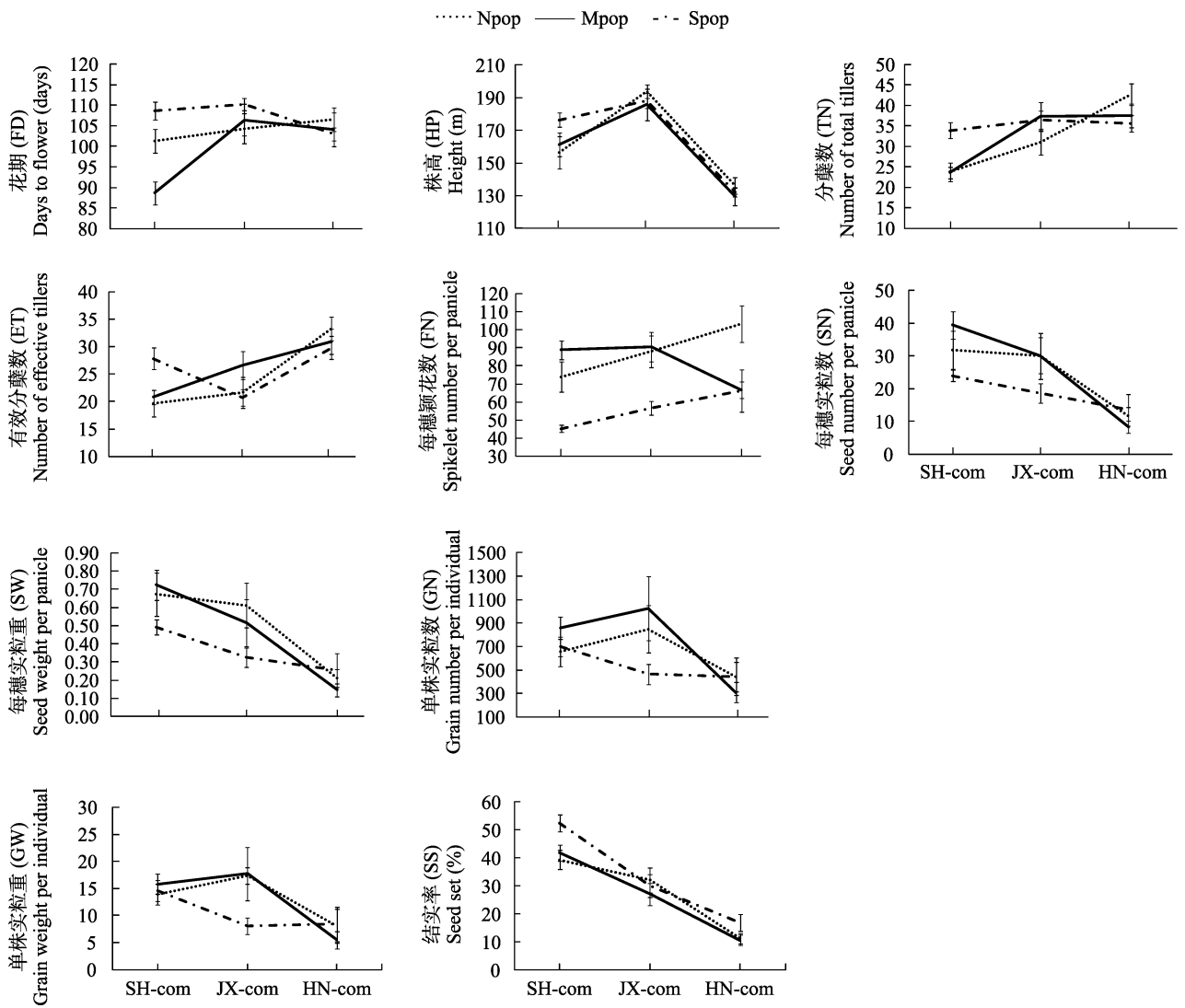


图1 3个普通野生稻种群在不同同质园的表型性状变化(均值 ± 标准误)。误差棒表示95%的置信区间。Npop: 北缘种群; Mpop, 中部种群; Spop: 南部种群。SH-com: 上海同质园; JX-com: 江西同质园; HN-com: 海南同质园。

Fig. 1 Variations of phenotypic traits of three *Oryza rufipogon* populations in different common gardens. Error bars indicate 95% confidence intervals. Npop, Northern population; Mpop, Middle population; Spop, Southern population. SH-com, Shanghai common garden; JX-com, Jiangxi common garden; HN-com, Hainan common garden.

再往北移到SH-com (SH-com vs. JX-com), 则花期(FD)显著提前($P < 0.05$), SN、SW显著提高($P < 0.05$), 其他指标呈下降趋势(图1, 附录2)。南部种群(Spop)北移到JX-com (JX-com vs. HN-com)后, HP和SS显著增加($P < 0.05$), ET显著减少($P < 0.05$); 进一步北移(即SH-com vs. HN-com), 除SN、SW、GN、GW、SS仍上升外, 其他指标都下降, 特别是花期(FD)明显提前($P < 0.05$); 随着北移距离增加(即SH-com vs. JX-com), 3个普通野生稻种群都表现出ET降低($P = 0.0001$), SS升高($P < 0.0001$), 其他指标没有检测到显著差异(图1, 附录2)。

上海同质园对普通野生稻来说是超过其分布北缘的相对寒冷生境, 越冬率的结果可以反映植株耐受寒冷环境的能力。越冬率的结果显示, Npop种群有60% (18/30)的样本能在上海越冬存活, Mpop和Spop种群均无越冬存活样本。

2.2 可塑性指数

可塑性指数估算结果显示, 各种群种子繁殖相关性状SN、SW、GW、GN以及SS的表型可塑性指数都大于0.7, 且这些指标的可塑性指数在种群间没有显著差异。FD、TN和ET等指标的可塑性指数在种群间存在明显差异, 其中中间种群Mpop的FD可塑性最大, 南部种群Spop的TN可塑性最小(图2, 附录3, 附录4)。

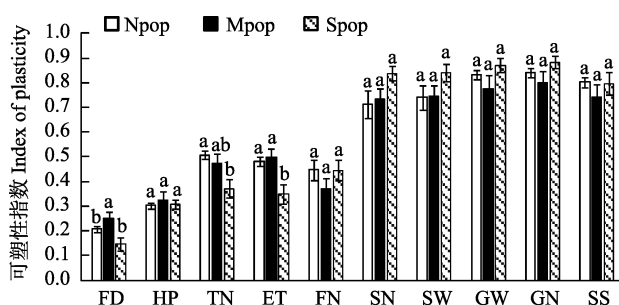


图 2 3 个普通野生稻种群的可塑性指数(= $[\text{Max}-\text{Min}] / \text{Max}$)。Max: 最大值; Min: 最小值。Npop: 北缘种群; Mpop, 中部种群; Spop: 南部种群。FD: 花期; HP: 株高; TN: 分蘖数; ET: 有效分蘖数; FN: 每穗颖花数; SN: 每穗实粒数; SW: 每穗实粒重; GN: 单株实粒数; GW: 单株实粒重; SS: 结实率。

Fig. 2 Index of plasticity (= $[\text{Max}-\text{Min}] / \text{Max}$) of three *Oryza rufipogon* populations. Max, Maximum value; Min, Minimum value. Npop, Northern population; Mpop, Middle population; Spop, Southern population. FD, Days to flower; HP, Plant height; TN, Number of total tillers; ET, Number of effective tillers; FN, Spikelet number per panicle; SN, Number per panicle; SW, Seed weight per panicle; GN, Grain number per individual; GW, Grain weight per individual; SS, Seed set.

3 讨论

多地同质园实验结果显示各种群具有较强表型可塑性, 3个普通野生稻种群几乎所有检测的表型指标都因生长地点不同而存在明显变化(表1)。特别是种子繁殖性状结实率、种子数量和重量相关性指标(SN、SW、GW、GN)表现出较强可塑性(图2)。Zhou等(2013)也发现普通野生稻在繁殖相关性性状, 如种子产量、旗叶长/宽度、穗长、平均每穗可育/不育颖花等指标上表现出明显的可塑性。这些结果, 一方面说明普通野生稻具有较强的表型可塑性, 能够对环境变化做出快速响应; 另一方面也支持草本植物的某些性状的可塑性与种群来源无关, 而与物种属性有关的观点(Hamann et al, 2017)。可塑性指数估算结果还显示, 普通野生稻的花期(FD)和分蘖数(TN和ET)等指标在种群间表现出明显差异, 中部种群(Mpop)的花期变化明显大于另外两个种群, 而南部种群(Spop)的分蘖变化最小(图2), 表明这些性状的可塑性在种群间出现了分化, 暗示了不同种群对环境变化的响应差异。变化趋势(反应规范)的分析结果也显示, 各种群南移或北移后, 除了株高和结实率的变化趋势类似之外, 其余性状的反应规范都存在不同程度的差异(图1), 进一步说明种群间表型可塑性存在差异(Bjorkman et al, 2017)。种群间可塑性差异与种群遗传分化有关(Albecker et al, 2022), 这暗示种群发生了适应性分化(Simón-Porcar et al, 2021)。

另外, 各种群在本地适应性上表现出明显差异。本地适应性假说认为, 种群在当地环境下的表型表现明显优于其他环境(Kawecki & Ebert, 2004; Hereford, 2017)。JX-com与北缘种群(Npop)原生境邻近, HN-com与南部种群(Spop)原生境邻近, 因此本研究可以检验Npop或Spop是否存在明显的本地适应性。Npop的HP、SN和GW在当地(JX-com)的表现明显优于南移(HN-com)或北移(SH-com) (图1), 说明该种群具有本地适应性。Npop的花期虽然不是JX-com最短, 但总体呈现随着纬度升高而逐渐提前, 中部种群(Mpop)和南部种群(Spop)则无此变化趋势(图1), 表明Npop会因短日照出现而开花, 即具有感光性。感光性可保障普通野生稻北缘种群在较短生长季中完成生活史, 已被证实是本地适应性表

现之一(Zhao et al, 2013)。此外, 所有种群北移之后, 仅有Npop种群保持越冬成活, 表现出很强的耐低温能力, 适应北缘生境的低温环境。普通野生稻北缘种群的低温适应性的分子机制已被部分解析, Xu等(2020)的移植实验发现普通野生稻边缘种群(江西省茶陵种群)北移能够安全越冬, 指示其具有超过边缘限制的扩散能力。相反, Spop仅有表型指标SW在当地(HN-com)表现较好(图1), 没有表现出明显的本地适应性。本地适应性是当地环境条件作为选择压力长期作用于种群的结果(Kawecki & Ebert, 2004)。北缘种群长期生活在温度相对低、短日照出现较早以及生长季较短的环境下, 因此形成了耐低温、感光性等本地适应性。这些结果总体上显示, 普通野生稻不同种群的本地适应性存在明显差异, 种群间存在明显的适应性分化(Zhao et al, 2013); 这也间接支持了边缘-中心理论(Lee-Yaw et al, 2016)。

一般认为, 种群的本地适应性在某种程度上限制表型可塑性(Simón-Porcar et al, 2021), 而本研究普通野生稻的相关结果中并没有发现本地适应性对表型可塑性的限制。本研究结果显示, 尽管北缘种群有较明显的本地适应性, 但各项检测指标均未表现出明显的表型可塑性下降; 相反, 南部种群却在分蘖性状(TN、ET)上可塑性明显较低(图2)。这种现象可能与同质园的地理位置有关。3个同质园的温度差异为Npop提供了较低-适宜-较高的完整温度梯度, 为Mpop提供了较低-较高的温度梯度, 却只为Spop提供了较低-适宜的温度梯度, 因而能够较完整反映Npop和Mpop对于温度的表型变化, 但不能完整反映Spop对温度的表型可塑性。这一结果暗示Spop也具有某种程度的本地适应性(适宜温暖环境), 进一步说明普通野生稻种群存在明显的沿温度(纬度)梯度的适应性分化(Zhao et al, 2013; Zhou et al, 2013)。设置更详细的温度梯度的栽培实验, 将会全面检测来自热带地区的普通野生稻种群的表型可塑性以及本地适应性。

气候变化影响种群生存, 本地适应性降低了种群的耐受性, 使种群对环境变化敏感(Sexton et al, 2011), 表型可塑性则使种群对环境变化做出迅速响应, 为适应新环境提供了可能性(Parmesan & Hanley, 2015)。边缘种群由于其独特的地理位置, 被认为是物种能否适应气候变化的关键(Bontrager &

Angert, 2019)。本研究以普通野生稻的北缘种群为核心对象, 以中部和南部种群为对照, 进行移植实验, 以“空间换时间”的策略来模拟未来气候变化情形下普通野生稻种群的表型表现。根据IPCC (2019)报告估计, 北缘种群2080年的环境温度约上升1.5–3℃, 在这种情况下, 南部同质园当前环境温度相当于气候变暖情形下2080年中部种群Mpop面临的环境温度, 比Npop的当前气温高4–6℃, 对于Npop来说属于极端的升温情形。北移实验则相当于模拟了极端低温情形(比如, 明朝小冰河时期(竺可桢, 1972))对普通野生稻种群的影响。Npop南移或北移后的种子量和株高都不同程度下降(图1), 据此推测气候变暖或变冷对北缘种群的繁殖和营养生长都有一定的影响。然而, 无论是北移还是南移, Npop都能够正常结实、完成生活史, 说明普通野生稻北缘种群在未来气候变暖, 即使是极端变暖情形下也能生存。Mpop和Spop种群在JX-com和HN-com同质园中都能正常结实, 甚至北移后繁殖量都有不同程度的提高(图1), 但在SH-com同质园都不能越冬存活。普通野生稻为多年生物种, 越冬存活是种群生存的重要基础。因此, 超出普通野生稻现有分布区的北缘即极端低温环境, 低纬度种群(Mpop、Spop)生存受影响较大。

不同植物对于气候环境变化的响应模式存在差异。多年生草本植物泉卷耳(*Cerastium fontanum*) 在开花物候上表现出对温度变化的表型可塑和逆梯度的局部适应, 即环境温度升高开花相对延后(Valdés et al, 2019)。麒麟菊(*Liatris ligulistylis*)北移有相对更好的繁殖表现(花蕾数量和结实率), 南移则表现出劣势, 体现了其对低温环境的适应。美耳草属植物*Houstonia longifolia*南移和北移都表现出适应不良, 表型可塑性能力较弱(Wang et al, 2019)。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*, Wilczek et al, 2014)和美国花旗松(*Pseudotsuga menziesii*, Bansal et al, 2015)的多地同质园实验则揭示来自温暖地区的种群更适应变暖的环境。本研究尽管所选种群数量较少, 且只有一年的结果, 但仍然可以清晰显示普通野生稻种群与温度相关的适应性和可塑性。特别是, 无论北缘种群(Npop)还是分布中心的种群(Mpop、Spop)都具有较强的表型可塑性, 暗示了普通野生稻响应气候变化的潜力。未来的研究应在不同气候

区同时比较不同地理梯度上多个种群的表现, 以进一步探究本地适应性与表型可塑性的关系及其对普通野生稻适应气候变化的影响。

ORCID

宋志平  <https://orcid.org/0000-0001-8029-3787>

参考文献

- Albecker MA, Trussell GC, Lotterhos KE (2022) A novel analytical framework to quantify co-gradient and countergradient variation. *Ecology Letters*, 25, 1521–1533.
- Bansal S, Harrington CA, Gould PJ, St Clair JB (2015) Climate-related genetic variation in drought-resistance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Global Change Biology*, 21, 947–958.
- Bjorkman AD, Vellend M, Frei ER, Henry GHR (2017) Climate adaptation is not enough: Warming does not facilitate success of southern tundra plant populations in the high Arctic. *Global Change Biology*, 23, 1540–1551.
- Bontrager M, Angert AL (2019) Gene flow improves fitness at a range edge under climate change. *Evolution Letters*, 3, 55–68.
- Chevin LM, Lande R, Mace GM (2010) Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a predictive theory. *PLoS Biology*, 8, e1000357.
- Franks SJ, Weber JJ, Aitken SN (2014) Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. *Evolutionary Applications*, 7, 123–139.
- Hamann E, Kesselring H, Stöcklin J (2017) Plant responses to simulated warming and drought: A comparative study of functional plasticity between congeneric mid and high elevation species. *Journal of Plant Ecology*, 11, 364–374.
- Hereford J (2017) Genetic divergence for physiological response to temperature between populations of a C3–C4 intermediate annual. *International Journal of Plant Sciences*, 178, 431–438.
- Huang P, Molina J, Flowers JM, Rubinstein S, Jackson SA, Purugganan MD, Schaal BA (2012) Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*: A genome-wide view. *Molecular Ecology*, 21, 4593–4604.
- IPCC (2019) 2019 refinement to the 2006 IPCC guidelines for national greenhouse gas inventories. In: *Key Concepts Unchanged from the 2006 IPCC Guidelines* (eds Calvo BE, Tanabe K, Kranjc A, Baasansuren J, Fukuda M, Ngarize S, Osako A, Pyrozhenko Y, Shermanau P, Federici S), pp. 45. IPCC, Interlaken.
- Kawecki TJ, Ebert D (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7, 1225–1241.
- Khush GS (1997) Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. *Plant Molecular Biology*, 35, 25–34.
- Lee-Yaw JA, Kharouba HM, Bontrager M, Mahony C, Csörgő AM, Noreen AME, Li Q, Schuster R, Angert AL (2016) A synthesis of transplant experiments and ecological niche models suggests that range limits are often niche limits. *Ecology Letters*, 19, 710–722.
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669.
- Parmesan C, Hanley ME (2015) Plants and climate change: Complexities and surprises. *Annals of Botany*, 116, 849–864.
- Sexton JP, Strauss SY, Rice KJ (2011) Gene flow increases fitness at the warm edge of a species' range. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 11704–11709.
- Shaw RG, Etterson JR (2012) Rapid climate change and the rate of adaptation: Insight from experimental quantitative genetics. *New Phytologist*, 195, 752–765.
- Simón-Porcar VI, Silva JL, Vallejo-Marin M (2021) Rapid local adaptation in both sexual and asexual invasive populations of monkeyflowers (*Mimulus* spp.). *Annals of Botany*, 127, 655–668.
- Song ZP, Li B, Chen JK, Lu BR (2005) Genetic diversity and conservation of common wild rice (*Oryza rufipogon*) in China. *Plant Species Biology*, 20, 83–92.
- Valdés A, Marteinsdóttir B, Ehrlén J (2019) A natural heating experiment: Phenotypic and genotypic responses of plant phenology to geothermal soil warming. *Global Change Biology*, 25, 954–962.
- Valladares F, Gianoli E, Gómez JM (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176, 749–763.
- Wang YZ, Pedersen JLM, Macdonald SE, Nielsen SE, Zhang J (2019) Experimental test of assisted migration for conservation of locally range-restricted plants in Alberta, Canada. *Global Ecology and Conservation*, 17, e00572.
- Wilczek AM, Cooper MD, Korves TM, Schmitt J (2014) Lagging adaptation to warming climate in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 7906–7913.
- Xu M, Li X, Mo X, Tu S, Cui Y, Yang D (2020) Studies on the cold tolerance of ratoon 'Chaling' common wild rice. *Biological Research*, 53, 8.
- Zhao Y (2014) The Mechanism Shaping Distribution Pattern of Population Variations in *Oryza rufipogon* Griff. PhD dissertation, Fudan University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [赵耀 (2014) 普通野生稻种群变异分布格局及其形成机制. 博士学位论文, 复旦大学, 上海.]
- Zhao Y, Vrieling K, Liao H, Xiao MQ, Zhu YQ, Rong J, Zhang WJ, Wang YG, Yang J, Chen JK, Song ZP (2013) Are habitat fragmentation, local adaptation and isolation-by-distance driving population divergence in wild rice *Oryza rufipogon*? *Molecular Ecology*, 22, 5531–5547.
- Zhou W, Wang ZX, Davy AJ, Liu GH (2013) Geographic

邵雯雯等: 多地同质园实验揭示普通野生稻的表型可塑性与本地适应性

variation and local adaptation in *Oryza rufipogon* across its climatic range in China. *Journal of Ecology*, 101, 1498–1508.
Zhu KZ (1972) A preliminary study of climate change in China over the past 5,000 years. *Acta Archaeologica Sinica*, (1),

15–38. (in Chinese) [竺可桢 (1972) 中国近五千年来气候变迁的初步研究. *考古学报*, (1), 15–38.]

(责任编辑: 杨庆文 责任编辑: 李会丽)

附录 Supplementary Material

附录1 实验期间3个同质园的气候条件

Appendix 1 Climatic conditions of the three common gardens during the experiment
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022311-1.pdf>

附录2 3个普通野生稻种群在不同同质园的表型差异的LSD检验结果(P值)

Appendix 2 LSD results of phenotypic trait of three *Oryza rufipogon* populations in different common gardens (*P* value)
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022311-2.pdf>

附录3 3个普通野生稻种群在不同同质园的表型可塑性(index of plasticity)的统计结果

Appendix 3 Statistical results of index of plasticity of three *Oryza rufipogon* populations in different common gardens
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022311-3.pdf>

附录4 3个普通野生稻种群在不同同质园的表型可塑性的LSD检验结果(P值)

Appendix 4 LSD results of phenotypic plasticity of three *Oryza rufipogon* populations in different common gardens (*P* value)
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022311-4.pdf>

附录 1 实验期间 3 个同质园的气候条件
Appendix 1 Climatic conditions of the three common gardens during the experiment

	地点 Site	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 August	9 月 September	10 月 October	11 月 November	12 月 December	均值 Average
月平均气温 Monthly mean temperature (°C)	上海 Shanghai	21.5	24.2	27.9	28.8	24.9	20.4	15.4	9.7	21.6
	南昌 Nanchang	23.1	26.7	28.8	31.6	27.4	21.6	15.6	9.7	23.1
	三亚 Sanya	28.5	29.0	28.5	28.1	27.4	26.4	24.3	22.1	26.8
月极端最高温 Month extreme maximum temperature (°C)	上海 Shanghai	34.3	33.6	37.9	37.1	33.6	30.1	24.2	19.9	31.3
	南昌 Nanchang	31.2	36.2	37.3	37.5	37.1	36.1	28.6	24.2	33.5
	三亚 Sanya	35.4	35.6	34.3	34.1	33.5	31.2	29.3	24.6	32.3
月极端最低温 Monthly extreme lowest temperature (°C)	上海 Shanghai	12.9	17	21.2	20.2	18.7	14	6.1	1.1	13.9
	南昌 Nanchang	15.1	19.8	21.3	24.4	19.5	12.1	5.2	3.3	15.1
	三亚 Sanya	26.5	27.3	26.4	26.2	25.3	22.2	21.4	17.8	24.1
月降水量 Monthly precipitation (mm)	上海 Shanghai	49.3	353.3	170	369.5	279.8	123.9	20.6	91	182.2
	南昌 Nanchang	95.3	329.9	257.8	45	18.6	5.7	16.2	63	103.9
	三亚 Sanya	385	198.6	172.8	523	263.8	144.8	12.3	10.1	213.8
日照时数 Insolation duration (h)	上海 Shanghai	163.2	101.7	127.4	141.1	133.6	112	113.5	84	122.1
	南昌 Nanchang	104.5	120.8	158.9	254.1	267.1	159.1	163.6	134.5	170.3
	三亚 Sanya	163.3	209.7	221.7	170.8	183.8	175.6	154	125	175.5
相对湿度 Relative humidity (%)	上海 Shanghai	60.1	77.1	79.4	77.4	76.5	71.2	67.9	71.4	72.6
	南昌 Nanchang	71	79.2	79	63.3	57.4	65.6	61.4	70	68.4
	三亚 Sanya	82.8	76.6	77.2	82.7	80.3	76.5	76.4	76.2	78.6

附录 2 3 个普通野生稻种群在不同同质园中的表型差异的 LSD 检验结果(*P* 值)
Appendix 2 LSD results of phenotypic trait of three *Oryza rufipogon* populations in different common gardens (*P* value)

性状 Trait	Npop						Mpop						Spop					
	JX-com vs. SH-com		JX-com vs. HN-com		SH-com vs. HN-com		JX-com vs. SH-com		JX-com vs. HN-com		SH-com vs. HN-com		JX-com vs. SH-com		JX-com vs. HN-com		SH-com vs. HN-com	
花期 Days to flower (FD)	1.0000		1.0000		0.8800		0.0019		1.0000		0.0077		1.0000		0.0940		0.0140	
株高 Plant height (HP)	0.0012		< 0.0001		0.1586		0.0800		< 0.0001		0.0110		0.1600		< 0.0001		< 0.0001	
分蘖数 Number of total tillers (TN)	0.2020		0.0130		< 0.0001		0.0007		1.0000		0.0005		1.0000		1.0000		1.0000	
有效分蘖数 Number of effective tillers (ET)	1.0000		0.0094		0.0015		0.1311		0.4434		0.0013		0.0342		0.0038		1.0000	
每穗颖花数 Spikelet number per panicle (FN)	1.0000		0.9600		0.1400		1.0000		0.0350		0.0320		0.8100		1.0000		0.1400	
每穗实粒数 Seed number per panicle (SN)	1.0000		0.0900		0.0410		0.5260		0.0130		< 0.0001		0.8400		0.8900		0.1100	
每穗实粒重 Seed weight per panicle (SW)	1.0000		0.0730		0.0200		0.3390		0.0290		0.0001		0.2650		1.0000		0.0460	
单株实粒数 Grain number per individual (GN)	1.0000		0.2600		0.7800		1.0000		0.0260		0.0490		0.1800		1.0000		0.2200	
单株实粒重 Grain weight per individual (GW)	1.0000		0.3600		1.0000		1.0000		0.0140		0.0520		0.5000		1.0000		0.4000	
结实率 Seed set (SS)	0.5624		0.0021		< 0.0001		0.8400		1.0000		0.6700		0.0001		0.0310		< 0.0001	

黑色加粗表示具有显著统计学意义($P < 0.05$)。Npop, 北缘种群; Mpop, 中部种群; Spop, 南部种群。SH-com, 上海同质园; JX-com, 江西同质园; HN-com, 海南同质园。
Value in bold represents statistical significance ($P < 0.05$). Npop, north population; Mpop, middle population; Spop, south population. SH-com, Shanghai common garden; JX-com, Jiangxi common garden; HN-com, Hainan common garden.

附录 3 3 个普通野生稻种群在不同同质园中的表型可塑性(index of plasticity)的统计结果
Appendix 3 Statistical results of index of plasticity of three *Oryza rufipogon* populations in different common gardens

Popopualtion	FD		HP		TN		ET		FN		SN		SW		GN		GW	
	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE
Npop	0.21	0.01	0.3	0.01	0.51	0.02	0.48	0.02	0.45	0.04	0.71	0.06	0.74	0.05	0.83	0.02	0.84	0.02
Spop	0.15	0.03	0.31	0.02	0.37	0.04	0.35	0.04	0.45	0.04	0.84	0.03	0.84	0.03	0.87	0.03	0.88	0.03
Mpop	0.25	0.03	0.32	0.04	0.47	0.04	0.5	0.03	0.37	0.04	0.73	0.04	0.75	0.04	0.78	0.05	0.8	0.05

Npop, 北缘种群; Mpop, 中部种群; Spop, 南部种群。Npop, North population; Mpop, Middle population; Spop, South population.

附录 4 3 个普通野生稻种群在不同同质园中的表型可塑性的 LSD 检验结果(*P* 值)

Appendix 4 LSD results of phenotypic plasticity of three *Oryza rufipogon* populations in different common gardens (*P* value)

性状 Trait	Mpop vs. Npop	Mpop vs. Spop	Npop vs. Spop
FD	0.012	0.071	1.000
HP	1.000	1.000	1.000
TN	1.000	0.857	0.562
ET	1.000	0.162	0.024
FN	0.700	0.600	0.160
SN	1.000	0.290	0.160
SW	1.000	0.360	0.350
GN	1.000	1.000	1.000
GW	1.000	1.000	1.000
SS	1.000	1.000	1.000

黑色加粗表示具有显著统计学意义($P < 0.05$)。Npop, 北缘种群; Mpop, 中部种群; Spop, 南部种群。

Value in bold represents statistical significance ($P < 0.05$). Npop, north population; Mpop, middle population; Spop, south population.