

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.01229

籼稻与粳稻恢复系 C 堡籽粒灌浆速率的特征及遗传分析

张启武 江建华** 姚 瑾 洪德林*

南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏南京 210095

摘 要: 籼稻是一种分蘖力强、灌浆期短的较原始的亚洲栽培稻粳稻类型。大穗型杂交粳稻 F₁ 单株有效穗数偏少、部分籽粒充实度欠佳。为克服该缺点, 本研究调查了籼稻(P₁)与粳稻恢复系 C 堡(P₂)及其正反交 F₁、B₁、B₂ 和 F₂ 6 个世代各 6 个灌浆时段的灌浆速率, 并运用世代平均数分析方法和主基因+多基因混合遗传模型 6 个世代联合分析的方法, 对平均灌浆速率进行了遗传分析。正、反交没有发现平均灌浆速率的细胞质效应。P₁、P₂ 及其 F₁ 灌浆速率最大的时段都是开花后 8~14 d。籼稻全灌浆期 28 d, 比 C 堡短 14 d; 平均灌浆速率比 C 堡快 50%。世代平均数分析显示平均灌浆速率遗传符合加性-显性-上位性模型。主基因+多基因混合遗传模型分析显示, 平均灌浆速率受 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因共同控制, 以主基因遗传为主。

关键词: 籼稻; 粳稻恢复系; 籽粒灌浆速率; 主基因+多基因混合遗传模型; 遗传分析

Characterization and Genetic Analysis of Grain Filling Rate of Ludao and Restorer Line C-Bao in *Japonica* Rice (*Oryza sativa* L.)

ZHANG Qi-Wu, JIANG Jian-Hua**, YAO Jin, and HONG De-Lin*

State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: Plants of hybrid *japonica* rice with large panicles usually possess fewer productive panicles per plant and have poor plumpness for a number of fertilized grains. “Ludao” is a kind of primitive *japonica* rice of *O. sativa* L., which expressed strong tillering ability and short grain filling duration. In order to overcome the barrier of poor plumpness in *japonica* hybrid rice with large panicles, grain filling rate of 6 filling stages (1–7, 8–14, 15–21, 22–28, 29–35, and 36–42 d after flowering) were investigated using 6 generations (P₁, P₂, F₁, F₂, B₁, and B₂) in the reciprocal crosses derived from “Ludao” and C Bao, a restorer line of *japonica* rice. And genetic analysis for average grain filling rate over whole filling duration was conducted by using the methods of components of means and the mixed major gene plus polygene inheritance models. No cytoplasmic effect was found for average grain filling rate based on reciprocal analysis. The largest filling rate appeared in the second stage (8–14 d after flowing) in P₁, P₂ and their F₁. The whole filling duration of Ludao was 28 days, 14 days shorter than that of C-Bao, and average filling rate in Ludao was faster by 50% as compared with that in C-Bao. The inheritance of average grain filling rate fitted additive-dominance-epistasis model based on the analysis of components of means. The average filling rate was controlled by two major genes with additive-dominance-epistatic effects plus polygene with additive-dominance-epistatic effects based on the mixed major gene plus polygene inheritance models, and was mainly governed by major genes.

Keywords: Ludao; Restorer line in *japonica* rice; Grain filling rate; Mixed major genes plus polygene inheritance models; Genetic analysis

杂交粳稻产量优势主要表现在大穗性状上^[1]。大穗导致部分籽粒灌浆不足、充实度不好^[2]。充实度不好与籽粒灌浆启动时间早晚、灌浆持续长短(即灌浆速率)有关^[3-6]。大穗杂交粳稻的另一个普遍现象是单株有效穗数偏少^[7-11]。籼稻是曾经分布于江苏省

连云港(北纬 34°33′~34°46′, 东经 119°13′~119°30′)地区的一种不种自生、黑壳长芒稻, 具有很强的分蘖力^[12]。尽管前人关于籼稻的分类地位有不同的观点^[12-16], 但它与粳稻杂交 F₁ 代结实正常^[12], 为利用籼稻有利性状改良粳稻恢复系提供了便利条件。笔

本研究由高等学校学科创新引智计划项目(B08025)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 洪德林, E-mail: delinhong@njau.edu.cn; Tel: 025-84396626

第一作者联系方式: E-mail: 2006101091@njau.edu.cn(张启武); 2008201060@njau.edu.cn(江建华) **共同第一作者

Received(收稿日期): 2008-12-16; Accepted(接受日期): 2009-03-18.

者田间观察到, 籼稻不仅分蘖成穗力高, 而且具有灌浆时间短、灌浆速率快的特点。因对改良杂交粳稻单株有效穗数偏少和 F_1 植株部分籽粒充实度欠佳具有利用价值。本文报道籼稻与粳稻恢复系 C 堡正反交组合各 6 个世代籽粒灌浆速率的特征, 以及对籽粒灌浆速率进行遗传分析的结果, 以期改良杂交粳稻有效穗数偏少和大穗籽粒充实度较差两个性状提供参考信息。

1 材料与方法

1.1 供试材料

原始分化类型粳稻-籼稻(P_1); 粳稻恢复系 C 堡(P_2)。正交组合籼稻 \times C 堡的 $F_1(P_1/P_2)$ 、 $B_{11}(F_1/P_1)$ 、籼稻/C 堡//籼稻)、 $B_{12}(F_1/P_2)$ 、籼稻/C 堡//C 堡)和 F_2 。反交组合 C 堡 \times 籼稻的 $F_1'(P_2/P_1)$ 、 $B_{11}'(F_1'/P_1)$ 、C 堡/籼稻//籼稻)、 $B_{12}'(F_1'/P_2)$ 、C 堡/籼稻//C 堡)和 F_2' 。

籼稻由江苏省农业科学院粮食作物研究所品种资源室提供。粳稻恢复系 C 堡由安徽省农业科学院选育, 本研究室保存。C 堡在南京 5 月中旬播种, 8 月中旬抽穗, 株高 100 cm。米质好。

1.2 田间种植与调查方法

各年试验材料均种植于南京农业大学江浦试验站。2005 年正季种植 2 个亲本, 开花期配制籼稻 \times C 堡正交 F_1 和 C 堡 \times 籼稻反交 F_1' 。2006 年正季种植 2 个亲本、 F_1 和 F_1' , 开花期配制 F_1 、 B_{11} 、 B_{12} 和 F_1' 、 B_{11}' 、 B_{12}' ; 成熟期收取正交组合 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_{11} 、 B_{12} 、 F_2 种子和反交组合 P_2 、 P_1 、 F_1' 、 B_{11}' 、 B_{12}' 、 F_2' 种子。2007 年正季种植正反交组合各 6 个世代的试验材料。5 月 4 日浸种, 5 月 8 日播种, 6 月 8 日移栽。正交组合 P_1 、 P_2 、 F_1 , 每材料栽 3 行, 每行 8 株; B_{11} 和 B_{12} 各栽 120 株, F_2 栽 300 株。反交组合 6 个世代栽插株数同正交组合相应世代的株数。株行距 17 cm \times 20 cm。单本种植, 常规栽培管理。

抽穗开花期, 在每组合每个世代的小区中选择生长整齐一致、同日开花的单株, 每个单株选取 6 个单穗, 挂牌记录开花日期。同一穗上同日开花的颖花用黑色记号笔在外颖表面涂黑作标记。自标记之日起, 每隔 7 d 取一个单穗, 至开花后 42 d 止, 共 6 次 (即开花后 7、14、21、28、35 和 42 d)。每穗取 10~15 粒, 置于 105℃的烘箱中烘干, 去壳后称 5 粒重, 求出平均粒重。各时期籽粒的平均灌浆速率等于测定时的平均粒重减去前一时期平均粒重除以 7 d, 单位为 mg 粒⁻¹ d⁻¹。正交组合 P_1 、 P_2 、 F_1 各调

查 10 株; B_{11} 、 B_{12} 和 F_2 3 个世代, 除去病虫危害株后, 分别调查 90、102 和 256 株。反交组合 P_2 、 P_1 、 F_1' 、 B_{11}' 、 B_{12}' 、 F_2' 分别调查 10、10、10、80、91 和 244 株。

籼稻成熟后, 从小区中间行取样 10 株, 考查单株有效穗数、株高、秆长、穗长、千粒重和谷粒芒长。稻谷经收获晒干后, 在室内随机选取 30 粒, 用游标卡尺测量粒长、粒宽 (精确到 0.02 mm), 计算谷粒长宽比。将干谷放置 3 个月后, 用砻米机脱壳, 测定糙米率。参照文献[17]的方法测定精米胶稠度、糊化温度和直链淀粉含量。3 次重复。

1.3 数据整理和统计分析

将数据按照文献[18]的方法在 Microsoft Excel 程序上整理成 6 个世代籽粒在全灌浆期平均灌浆速率的次数分布表。Marther 和 Jinks 的生统遗传学的分析方法和主基因+多基因混合遗传分析的原理和方法参照文献[19~22]。极大似然函数值、AIC 值、适合性检验统计量(U_1^2 , U_2^2 , U_3^2 , nW^2 , D_n)、成分分布参数和二阶参数的计算采用南京农业大学章元明教授提供的分析软件进行; 一阶参数的计算按照文献[19]的计算公式, 次数分布和拟合混合分布及成分分布图的制作参照文献[18,19], 遗传模型的测验和遗传方差分析参考文献[22], 均在 Microsoft Excel 中完成。

2 结果与分析

2.1 在南京江浦种植的籼稻生物学特征

籼稻于 5 月 8 日播种, 8 月 12 日始穗, 播始历期 94 d; 9 月 10 日完熟, 灌浆期 28 d; 全生育期 122 d。以 17 cm \times 20 cm 的密度单本栽插, 单株有效穗 29.7 \pm 1.7 个, 分蘖力强。株高 143 cm, 秆长 124 cm, 穗长 19 cm。抽穗时颖壳绿色, 随着灌浆过程的推进, 颖壳颜色逐渐加深, 成熟时饱满谷粒颖壳黑色 (图 1), 空粒颖壳淡黄色。饱满谷粒极易落粒。籼稻谷粒长芒, 芒长 7.04 \pm 0.47 cm, 谷粒长宽比 2.08, 糙米种皮红色, 糙米长宽比 1.81, 粒形偏粳。谷粒千粒重 29.85 g, 糙米千粒重 24.00 g, 出糙率 80.4%。精米胶稠度 103.5 mm (软), 糊化温度碱消值 4 级 (中等), 直链淀粉含量 19.5%。

2.2 籼稻与 C 堡正反交 F_1 植株的籽粒平均灌浆速率的表现

正交组合籼稻 \times C 堡 F_1 植株上的籽粒在全灌浆期的平均灌浆速率为 0.60 \pm 0.01 mg 粒⁻¹ d⁻¹, 反交组



图 1 籼稻成熟期植株、谷粒和糙米
Fig. 1 Plant, un-hulled grain and brown rice of Ludao

合 C 堡×籼稻 F₁’在全灌浆期的平均灌浆速率为 0.62±0.02 mg 粒⁻¹ d⁻¹，正反交差异不显著($t=1.871<t_{0.05}=2.262$, $P>0.05$)。说明在该组合中全灌浆期的平均灌浆速率不存在细胞质效应。可以将正反交数据合并起来分析。合并后 6 个世代简单地表示为 P₁(籼稻)、P₂(C 堡)、F₁(F₁ 加 F₁’)、B₁(B₁₁ 加 B₁₁’)、B₂(B₁₂ 加 B₁₂’)、F₂(F₂ 加 F₂’)。

2.3 籼稻与 C 堡及其杂种 F₁ 植株在全灌浆期 6 个灌浆时段的籽粒灌浆速率特征

图 2 显示，正反交数据合并后籼稻与 C 堡及其

F₁ 在 6 个灌浆时段的籽粒灌浆速率表现。从中可以看出 3 个明显的特征：第一，双亲及其 F₁ 灌浆速率最大的时段均为第 2 时段即开花后 8~14 d；第二，籼稻全灌浆期 28 d，比 C 堡和 F₁ 均短 14 d。用全灌浆天数乘以平均灌浆速率(表 1)可以算出，籼稻糙米粒重为 22.68 mg，C 堡糙米粒重为 21.00 mg，故籼稻的灌浆速率比 C 堡快 50%。第三，F₁ 植株的籽粒灌浆速率除第 2 灌浆时段和第 4 灌浆时段外均高于高亲。

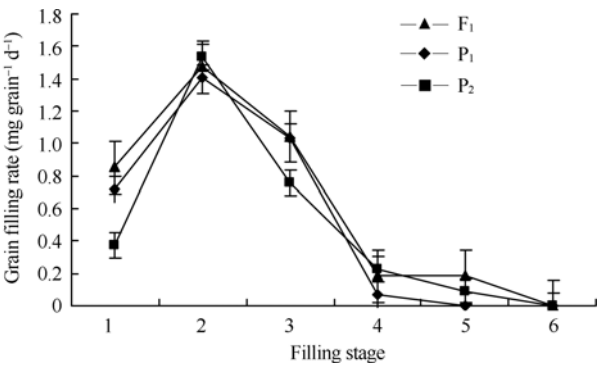


图 2 籼稻、C 堡及其 F₁ 在 6 个灌浆时段的灌浆速率表现
Fig. 2 Performance of grain filling rate in six filling stages of Ludao, C-Bao, and their F₁

2.4 籼稻与 C 堡组合 6 个世代全灌浆期平均灌浆速率的次数分布和根据世代平均数的遗传分析

表 1 显示，全灌浆期平均灌浆速率性状，F₁ 代介于双亲之间，偏向于小值亲本 C 堡。B₁、B₂、F₂ 均表现出连续变异。B₁ 均值高于 F₁、低于 P₁。B₂ 均值

表 1 籼稻与 C 堡组合的 P₁、P₂、F₁、B₁、B₂ 和 F₂ 代全灌浆期平均灌浆速率的次数分布
Table 1 Frequency distributions of average filling rate during grain filling in P₁, P₂, F₁, B₁, B₂, and F₂ populations from the cross between Ludao and C-Bao

频次 Frequency	P ₁	F ₁	P ₂	B ₁	B ₂	F ₂
0.405–0.435					6	
0.435–0.465				2	8	7
0.465–0.495			12	9	40	32
0.495–0.525			4	7	34	19
0.525–0.555			4	14	18	47
0.555–0.585		1		23	39	76
0.585–0.615		11		18	22	85
0.615–0.645		7		12	21	67
0.645–0.675		1		7	1	73
0.675–0.705				13	1	26
0.705–0.735				33	1	22
0.735–0.765				7	1	14
0.765–0.795	4			12		8
0.795–0.825	16			8		12
0.825–0.855				5	1	9
0.855–0.885						3
总株数 Total plants	20	20	20	170	193	500
平均数±标准差 Mean ± SD	0.81±0.01	0.61±0.02	0.50±0.02	0.65±0.10	0.54±0.06	0.62±0.08

低于 F_1 、高于 P_2 。 F_2 均值与 F_1 相近, 偏向于小值亲本 P_2 。

运用 Mather 和 Jinks^[22]提出的 A、B、C 三个尺度对上述 6 个世代的平均数进行加性-显性遗传模型测验, 结果表明粳稻与 C 堡组合全灌浆期平均灌浆速率性状不符合加性-显性遗传模型($P<0.05$)。进一步用联合尺度测验加性-显性遗传模型^[23], 结果表明该性状仍不符合加性-显性遗传模型($\chi^2 = 61.02 > \chi^2_{0.05,3} = 7.81$)。对全灌浆期平均灌浆速率进行对数转换后, 联合尺度测验的结果表明该性状仍然不符合加性-显性遗传模型($\chi^2 = 71.96 > \chi^2_{0.05,3} = 7.81$)。进一步将加性-显性遗传模型扩展为加性-显性-上位性遗传模型, 根据 6 个世代的平均数估计出 6 个遗传参数 $[m] = 0.736 \pm 0.023$, $[d] = 0.153 \pm 0.002$, $[h] = -0.354 \pm 0.061$, $[i] = -0.083 \pm 0.023$, $[j] = -1.181 \pm 0.018$, $[l] = 0.229 \pm 0.039$ 。 t 测验结果表明 6 个遗传参数均达到极显著水平, 表明粳稻与 C 堡组合全灌浆期平均灌浆速率性状的遗传存在上位性效应, 符合加性-显性-上位性模型。由于缺乏回交二代及 F_3 代数据, 无法估计二级统计量 D、H 和遗传率以及每对等位基因的加性效应 d_a 、 d_b 和显性效应 h_a 、 h_b 。因而, 进一步采用主基因+多基因混合遗传模型对该组合籽粒平均灌浆速率进行遗传分析。

2.5 运用主基因+多基因模型对籽粒平均灌浆速率的遗传分析

表 1 显示, 在全灌浆期中, 粳稻平均灌浆速率为 $0.81 \pm 0.01 \text{ mg 粒}^{-1} \text{ d}^{-1}$, C 堡平均灌浆速率为 $0.50 \pm 0.02 \text{ mg 粒}^{-1} \text{ d}^{-1}$, 双亲差异显著。 F_1 平均灌浆速率为 $0.61 \pm 0.02 \text{ mg 粒}^{-1} \text{ d}^{-1}$, 偏向于低值亲本。 B_1 平均灌浆速率为 $0.65 \pm 0.10 \text{ mg 粒}^{-1} \text{ d}^{-1}$, 等于双亲平均值 ($0.65 \text{ mg 粒}^{-1} \text{ d}^{-1}$)。 B_2 平均灌浆速率为 $0.54 \pm 0.06 \text{ mg 粒}^{-1} \text{ d}^{-1}$, 略高于低值亲本。 F_2 平均灌浆速率为 $0.62 \pm 0.08 \text{ mg 粒}^{-1} \text{ d}^{-1}$, 接近 F_1 。 B_1 、 B_2 和 F_2 平均灌浆速率均呈连续分布且显示多峰(图 3)。

根据 5 类 24 种模型配合表 1 灌浆速率次数分布求出各种遗传模型的极大似然值和 AIC 值(表略)。AIC 值表示观测值概率的估计分布与真实分布间的适合性程度。AIC 值最小的模型为最佳可能模型。模型间 AIC 值差异不大时, 可以有几个备选模型。再进行一组样本分布与模型所代表的理论分布间的适合性检验(U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 nW^2 、 D_n), 选择最佳遗传模型。粳稻与 C 堡组合, 全灌浆期平均灌浆速率, E-0 模型的 AIC 值最小, 为-2284.3850; 但 B-1、D-0 和 E-1 模型的 AIC 值与之相近, 故 B-1、D-0、E-0

和 E-1 模型都可作为备选模型。备选模型的极大似然值和 AIC 值列于表 2。

在适合性检验的 30 个统计量中, B-1、D-0、E-0 和 E-1 分别有 8 个、4 个、4 个和 5 个达到显著($\alpha=0.05$)或极显著($\alpha=0.01$), 说明 D-0 和 E-0 的适合性比 B-1 和 E-1 好。E-0 模型理论分布配合实际分布适合性的概率比 D-0 模型的高。因此, 粳稻与 C 堡组合平均

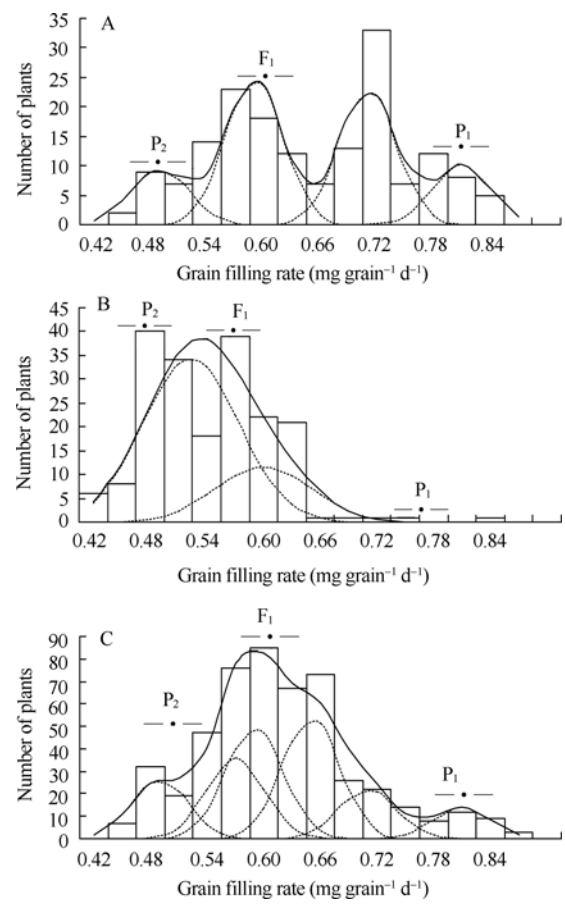


图 3 粳稻与 C 堡组合在全灌浆期 B_1 (A)、 B_2 (B) 和 F_2 (C) 灌浆的次数分布和拟合混合分布及成分分布
Fig. 3 Frequency distribution, fitted mixed distribution and its component distribution of average filling rate over whole period in B_1 (A), B_2 (B), and F_2 (C) populations of Ludao/C-Bao cross

表 2 备选遗传模型配合平均灌浆速率表型分布的极大似然值和 AIC 值
Table 2 MLV and AIC values of candidate genetic models fitted phenotypic distributions of average grain filling rate

模型 Model	极大似然函数值 MLV	AIC 值 AIC
B-1	1109.1810	-2198.3621
D-0	1128.1281	-2232.2561
E-0	1160.1925	-2284.3850
E-1	1147.3121	-2264.6243

MLV : Max-likelihood-value; AIC : Akaike's information criterion.

灌浆速率的最佳遗传模型为 E-0 模型, 即该性状表现为 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因混合遗传。

籼稻与 C 堡杂交组合平均灌浆速率最佳遗传模型 E-0 下的 3 个分离世代 B₁、B₂ 和 F₂ 的成分分布均值、权重和标准差列于表 3。B₁ 群体 4 个成分分布

比例符合 1 : 2 : 1 : 2(表 3), 有 4 个峰(图 3-A); B₂ 群体 4 个成分分布比例符合 1 : 1 : 1 : 1(表 3), 3 个成分分布重叠, 故有 2 个峰(图 3-B); F₂ 群体 9 个成分分布比例符合 1 : 2 : 1 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1(表 3), 分别有 3 个和 2 个成分分布重叠, 故有 6 个峰(图 3-C)。

表 3 籼稻与 C 堡组合平均灌浆速率 E-0 模型下的 B₁、B₂ 和 F₂ 世代成分分布均值、权重及标准差
Table 3 Means, weights and standard deviation of component distributions of B₁, B₂, and F₂ generations under E-0 models for average filling rate in the cross of Ludao and C-Bao

参数 Parameter	B ₁ 的成分分布 Component of B ₁				B ₂ 的成分分布 Component of B ₂			
	μ ₄₁	μ ₄₂	μ ₄₃	μ ₄₄	μ ₅₁	μ ₅₂	μ ₅₃	μ ₅₄
M	0.81	0.71	0.49	0.59	0.53	0.52	0.60	0.52
W	0.15	0.34	0.14	0.37	0.25	0.25	0.24	0.25
SD	0.03	0.03	0.03	0.03	0.05	0.05	0.05	0.05

参数 Parameter	F ₂ 的成分分布 Component of F ₂								
	μ ₆₁	μ ₆₂	μ ₆₃	μ ₆₄	μ ₆₅	μ ₆₆	μ ₆₇	μ ₆₈	μ ₆₉
M	0.81	0.71	0.65	0.49	0.59	0.57	0.65	0.65	0.57
W	0.07	0.11	0.07	0.13	0.25	0.12	0.07	0.13	0.06
SD	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03

M : 成分分布均值; W : 权重; SD : 标准差。
M: mean of component distributions; W: weight; SD: standard deviation.

2.6 籼稻与 C 堡组合 6 个世代平均灌浆速率最佳模型下的遗传参数估计

籽粒平均灌浆速率性状遗传参数估计值列于表 4。从表 4 一阶参数中两对主基因加性效应看, $|d_a|=|d_b|$ 表明第一对主基因的加性作用与第二对主基因加性作用一样大; 从两对主基因显性效应看, $|h_a| > |h_b|$ 表明第一对主基因的显性作用大于第二对主基因显性作用。从两对主基因显性效应与加性效应的比值看, $|h_a/d_a| > 1$ 和 $|h_b/d_b| < 1$, 即第一对主基因的显性效应值大于相应的加性效应值, 第二对主基因的显性效应值小于相应的加性效应值, 说明控制全时期灌浆速率的 2 对主基因中一对以显性为主, 另一对以加性效应为主。加性×加性互作(i)和显性×显性互作(l)均为正值, 说明两对增效等位基因在一起, 无论处于纯合还是处于杂合状态, 都将增加平均灌浆速率。加性×显性互作(j_{ab})和显性×加性互作(j_{ba})均为负值, 说明一对基因纯合另一对基因杂合都将降低平均灌浆速率。

从表 4 二阶参数看, B₁ 群体的主基因遗传率为 99.20%, 多基因遗传率为 0.54%。B₂ 群体的主基因遗传率为 95.21%, 多基因遗传率为 4.39%。F₂ 群体的主基因遗传率为 99.14%, 多基因遗传率为 0.56%,

均是主基因遗传率大于相应世代的多基因遗传率。说明籼稻与 C 堡组合平均灌浆速率以主基因遗传为主。

表 4 最佳模型下平均灌浆速率遗传参数估计值
Table 4 The estimates of genetic parameters for average filling rate under best-fitted model

一阶参数 1st order parameter	估计值 Estimate	二阶参数 2nd order parameter	世代 Generation	估计值 Estimate
m_1	0.67	σ_p^2	B ₁	0.0981
m_2	0.69	σ_{pg}^2		0.0005
m_3	0.59	σ_{mg}^2		0.0973
m_4	0.67	$h_{mg}^2(\%)$		99.20
m_5	0.62	$h_{pg}^2(\%)$		0.54
m_6	0.62	σ_p^2	B ₂	0.0631
d_a	0.06	σ_{pg}^2		0.0028
d_b	0.06	σ_{mg}^2		0.06
h_a	-0.12	$h_{mg}^2(\%)$	F ₂	95.21
h_b	0.01	$h_{pg}^2(\%)$		4.39
i	0.02	σ_p^2		0.0845
j_{ab}	-0.03	σ_{pg}^2		0.0005
j_{ba}	-0.10	σ_{mg}^2		0.0838
l	0.04	$h_{mg}^2(\%)$		99.14
h_a/d_a	-1.99	$h_{pg}^2(\%)$		0.56
h_b/d_b	0.20			

3 讨论

本研究观察测定表明, 稽稻 5 月上旬在南京江浦播种, 全生育期、株高、分蘖力、成熟时饱满谷粒颖壳色、糙米色、谷粒芒、谷粒长宽比和粒形(图 1)与蒋荷等^[12]、陈增建等^[13]及汤玉庚^[25]的观察结果基本一致。稽稻精米胶稠度软、糊化温度碱消值中等、直链淀粉含量 19.5%, 这些结果支持稽稻是一种原始分化类型粳稻的观点^[16]。

稽稻和 C 堡及其 F_1 灌浆速率最大的时期都是开花后 8~14 d, 这与人用其他水稻品种对籽粒灌浆速率研究结果一致^[24-30]。本研究进一步明确稽稻全灌浆期平均灌浆速率比 C 堡快 50%, 说明稽稻不仅具有分蘖力强的优点, 还有灌浆时间短、灌浆速率快的特点。稽稻分蘖能力强和早期灌浆速率快的有利性状, 可用于改良杂交粳稻单株有效穗数偏少和 F_1 植株部分籽粒充实度欠佳的缺点。

运用世代平均数的分析方法, 对 6 个世代的籽粒平均灌浆速率的平均数进行 A、B、C 三个尺度测验和联合尺度测验(包括原始数据和对数转换数据), 结果均不符合加性-显性遗传模型; 扩展到加性-显性-上位性模型后, 估计出 $[m]$ 、 $[d]$ 、 $[h]$ 、 $[i]$ 、 $[j]$ 和 $[l]$ 值, 经 t 测验均达极显著水平, 说明该性状符合加性-显性-上位性遗传模型。但是由于缺乏回交二代及 F_3 代数据, 所以无法估计二级统计量 D、H 和遗传率以及每对等位基因的加性效应 d_a 、 d_b 和显性效应 h_a 、 h_b 。因而, 进一步采用主基因+多基因混合遗传模型对该组合籽粒平均灌浆速率进行遗传分析, 结果显示, 该性状是由 2 对加性-显性-上位性基因控制的, 这一点与世代平均数分析结果一致, 但主基因+多基因混合遗传模型分析能进一步剖析两对基因的加性、显性以及加 \times 加、加 \times 显、显 \times 加、显 \times 显互作效应及主基因和多基因遗传率。即在 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 和 B_2 6 个基本世代的情况下, 若存在上位性, 则用主基因+多基因分析方法比世代平均数分析方法能得到更多的遗传参数。而世代平均数分析方法要估计各对等位基因的加性、显性等遗传效应以及遗传方差和遗传率则需要更多的世代。

图 3-B 理论分布与实际分布配合得不是很好, 主要原因可能是所用的混合分布模型假设各个成分分布的方差是相同的, 而从实际的分布看, 各个成分分布的方差并不完全相同。另外, B_2 世代成分分布的方差比 B_1 和 F_2 世代大, 也可能是图 3-B 拟合得不好的原因之一。

4 结论

对稽稻与 C 堡正反交 F_1 平均灌浆速率未发现细胞质效应。稽稻和 C 堡及其 F_1 灌浆速率最大的时期都是开花后 8~14 d。稽稻全灌浆期平均灌浆速率比 C 堡高 50%。稽稻精米胶稠度软, 糊化温度碱消值中等, 直链淀粉含量 19.5%, 属粳稻类型。全灌浆期平均灌浆速率受 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因共同控制, 以主基因遗传为主。

致谢: 稽稻种子由江苏省农业科学院粮食作物研究所汤陵华研究员提供, 在此深表感谢。

References

- [1] Hong D L, Leng Y. Genetic analysis of heterosis for number of spikelets per panicle and panicle length of F_1 hybrids in *japonica* rice hybrids. *Rice Sci*, 2004, 11(5/6): 255–260
- [2] Yuan L P. Increasing yield potential in rice by exploitation of heterosis. In: Virmani S S ed. *Hybrid Rice Technology: New Developments and Future Prospects. Selected Papers from the International Rice Research Conference*. Manila, Philippines: International Rice Research Institute, 1994. pp 2–6
- [3] Xu Q-S(徐秋生), Li Z-W(李卓吾). Studies on the filling characteristics and the plumpness of grains in intersubspecific hybrid rice. *Hybrid Rice* (杂交水稻), 1994, 9(2): 26–29 (in Chinese with English abstract)
- [4] Duan J(段俊), Liang C-Y(梁承邨), Huang Y-W(黄毓文), Chen B-Y(陈宝源), Luo L-Y(罗廉源). Comparative studies on the grain filling characteristics and relationship between source and sink among various types of rice. *Chin J Agric Sci* (中国农业科学), 1996, 29(3): 66–73 (in Chinese with English abstract)
- [5] Xie G-H(谢光辉), Yang J-C(杨建昌), Wang Z-Q(王志琴), Zhu Q-S(朱庆森). Grain filling characters of rice and relationships to physiological activities of grains. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2001, 27(5): 557–565 (in Chinese with English abstract)
- [6] Wang J-L(王建林), Xu Z-J(徐正进), Ma D-R(马殿荣). Comparison on grain filling characters between hybrid and conventional rice in northern China. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2004, 18(5): 425–430 (in Chinese with English abstract)
- [7] Tang Y-G(汤玉庚), Liu Y-S(刘云松), Zhang Z-L(张兆兰), Tang S-Z(汤述翥). Several problems about breeding of *japonica* hybrid rice (*Oryza sativa* L.) in the area of Yangtze River. *Hybrid Rice* (杂交水稻), 1986, 1(2): 8–11 (in Chinese)
- [8] Tang Y-G(汤玉庚), Wang C-L(王才林), Zhang Z-L(张兆兰), Tang S-Z(汤述翥), Shi J-D(施建达). Comments again on problems about breeding of *japonica* hybrid rice (*Oryza sativa* L.) in the area of Yangtze River. *Hybrid Rice* (杂交水稻), 1990, 5(6): 3–6 (in Chinese)
- [9] Li J-H(李建红), Hong D-L(洪德林). Combining ability analysis of main agronomic and quality characters of BT type cytoplasmic male sterile lines newly bred in *japonica* rice. *J Nanjing Agric*

- Univ* (南京农业大学学报), 2004, 27(4): 11–16 (in Chinese with English abstract)
- [10] Li J-H(李建红), Hong D-L(洪德林). Combining ability for agronomic and quality characters of BT type iso-cytoplasmic restorer lines newly bred in *japonica* rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(7): 851–857 (in Chinese with English abstract)
- [11] Jin W-D(金伟栋), Zhang W(张旺), Hong D-L(洪德林). Heterosis of late-maturing *japonica* hybrids (*Oryza sativa* L.) and parent's combining ability in south Jiangsu region. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(11): 1478–1484 (in Chinese with English abstract)
- [12] Jiang H(蒋荷), Wu J-L(吴竞仑), Wang G-L(王根来), Wang S(王苏). Studies on Ludao in Lianyungang, Jiangsu, China. *Crop Genet Resour* (作物品种资源), 1985, 4(2): 4–7 (in Chinese)
- [13] Chen Z-J(陈增建), Zhu L-H(朱立宏). Studies on the relationship between Ludao 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)
- [14] Chen Z-J(陈增建), Zhu L-H(朱立宏). Karyotype 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)
- [15] Tang Y-G(汤玉庚). Is the Ludao recorded in ancient Chinese books and existed in Lianyungang, Jiangsu province wild rice (*Oryza sativa* L.). *Jiangsu Agric Sci* (江苏农业科学), 1992, (4): 9–12 (in Chinese)
- [16] 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 X-P(袁筱萍), Tang S-X(汤圣祥). SSR evidence for taxonomic position of weedy rice 'Ludao'. *Chin J Agric Sci* (中国农业科学), 2004, 37(7): 937–942 (in Chinese with English abstract)
- [17] Jiang J-H(江建华), Zhang Q-W(张启武), Hong D-L(洪德林). Correlation analysis among panicle angle and grain traits and qualitative characteristics in *japonica* rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agric Jiangxi* (江西农业学报), 2008, 20(1): 1–4 (in Chinese with English abstract)
- [18] Gai J-Y(盖钧铭). Experimental and Statistical Methods (试验统计方法). Beijing: China Agriculture Press, 2000. pp 35–47, 58–65, 130–137 (in Chinese)
- [19] Gai J-Y(盖钧铭), Zhang Y-M(章元明), Wang J-K(王建康). Genetic System of Quantitative Traits in Plants (植物数量性状遗传体系). Beijing: Science Press, 2003. pp 8–94, 224–260, 351–369 (in Chinese)
- [20] Liu J-B(刘金波), Hong D-L(洪德林). Genetic analysis on panicle angle and number of spikelets per panicle in *japonica* rice (*Oryza sativa*). *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2005, 19(3): 223–230 (in Chinese with English abstract)
- [21] Chen X-G(陈献功), Liu J-B(刘金波), Hong D-L(洪德林). Genetic analysis on panicle angle and number of spikelets per panicle by using six generations of three crosses derived from erect × curve panicles in *japonica* rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(8): 1143–1150 (in Chinese with English abstract)
- [22] Mather K, Jinks J L. Biometrical Genetics, 3rd edn. London and New York: Chapman & Hall. 1982
- [23] Ma Y-H(马育华). Foundation of Quantitative Genetics for Plant Breeding (植物育种的数量遗传学基础). Nanjing: Jiangsu Science and Technology Publishing House, 1985. pp 101–109 (in Chinese)
- [24] Guo Y-C(郭玉春), Lin W-X(林文雄), Liang Y-Y(梁义元), Yu G-J(余高镜), Chen H-F(陈鸿飞). Physioecological studies on dry mater production and yield formation in new plant type (NPT) rice: I. Dry matter production and grain-filling characters in NPT rice. *J Fujian Agric Univ* (福建农业大学学报), 2001, 30(1): 16–21 (in Chinese with English abstract)
- [25] Gu S-L(顾世梁), Zhu Q-S(朱庆森), Yang J-C(杨建昌), Peng S-B(彭少兵). Analysis on grain filling characters for different rice types. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2001, 27(1): 7–14 (in Chinese with English abstract)
- [26] Wang J-L(王建林), Xu Z-J(徐正进), Ma D-R(马殿荣). Comparison on grain filling characters between hybrid and conventional rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2004, 18(5): 425–430 (in Chinese with English abstract)
- [27] Zhu S-H(朱世华), Wang X-M(汪向明), Wang M-Q(王明全). Chloroplast DNA restriction fragment length polymorphism in the genus *Oryza*. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 1999, 13(3): 139–142 (in Chinese with English abstract)
- [28] Zhu Q-S(朱庆森), Cao X-Z(曹显祖), Luo Y-Q(骆亦其). Growth analysis on the process of grain filling in rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1988, 14(3): 183–193 (in Chinese with English abstract)
- [29] Zuo Q-F(左清凡), Xie P(谢平), Song Y(宋宇), Chen Y(陈莹), Li W(李伟), Liu Y-Y(刘亚云). Analyses of genotype and environment interaction and heredity of filling rate in the different developmental stages of rice grain. *Chin J Agric Sci* (中国农业科学), 2002, 35(5): 465–470 (in Chinese with English abstract)
- [30] Wu C(武翠), Shao G-Z(邵国军), Lü W-Y(吕文彦), Ma L-J(马莲菊), Cui X-F(崔鑫福), Cao P(曹萍), Hou X-Y(侯秀英). Genetic analysis of grain filling rate in different growth stages of superior and inferior grains in rice. *Chin J Agric Sci* (中国农业科学), 2007, 40(6): 1135–1141 (in Chinese with English abstract)