

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.01711

## 超级稻协优 9308 衍生群体根系与地上部重要农艺性状的相关性

梁永书 占小登 高志强 林泽川 沈希宏 曹立勇\* 程式华\*

中国水稻研究所 / 水稻生物学国家重点实验室 / 国家水稻改良中心, 浙江杭州 310006

**摘要:** 利用超级稻协优 9308 重组自交系及其双回交群体, 结合水面无土栽培技术和大田栽培, 获得水稻地上部分穗数、抽穗期和单株产量等 10 个性状和根长、总根长和根干重等 7 个根系性状数据, 采用 DPS 统计软件分析 XBR、RIL 和 ZHR 群体这些性状相关性。结果表明, 这些性状双亲间表现出显著或极显著的遗传差异, 且在 3 个群体中都呈连续分布和双向超亲分离。根长分别与总根长、根表面积、根干重等 5 个性状呈极显著正相关, 根直径与其他 6 个根系性状呈不显著相关。抽穗期、株高和单株产量等 6 个性状分别与根长、总根长和根干重等 6 个性状呈极显著正相关, 但分蘖数、穗数、结实率、百粒重等 4 个性状与根系呈不显著相关, 10 个地上部农艺性状均与根直径呈不显著相关。这些结果为水稻根系遗传与育种提供了有价值的信息。本文还对利用地上部农艺性状与根系间相关性间接选择强根系超级稻的育种策略进行了探讨。

**关键词:** 水稻; 根系; 地上部性状; 相关分析; XBR、RIL 和 ZHR 群体

## Phenotypic Relationship between Roots and Important Shoot Agronomic Traits Using a RIL and Two Derived Backcross Populations of Super Rice Xieyou 9308

LIANG Yong-Shu, ZHAN Xiao-Deng, GAO Zhi-Qiang, LIN Ze-Chuan, SHEN Xi-Hong, CAO Li-Yong\*, and CHENG Shi-Hua\*

State Key Laboratory of Rice Biology / China National Rice Research Institute / Chinese National Center for Rice Improvement, Hangzhou 310006, China

**Abstract:** A RIL population of Xieyou 9308 and two derived backcross populations derived from the RIL backcrossing with its recurrent parents were used in this study. Morphological traits were investigated including seven root parameters and ten shoot parameters under water culture and field experiment, respectively. The phenotypic correlation between root traits and shoot traits was analyzed within XBR, RIL, and ZHR populations, carried out by ANOVA and correlation analysis utilizing DPS software. In both environments, the two recurrent parents showed significant difference in all traits. Transgressive-segregation and continuous distribution for all the traits were observed in three populations under two conditions. The root length (RL) correlated positively with five root traits including total root length (TRL), dry root weight (DRW), root surface area (RSA), root volume (RV), number of root tip (RT). However, the correlations between root diameter (RD) and the other six traits were negative. Six shoot agronomic traits including heading date (HD), plant height (PH), panicle length (PL), grain yield per plant (GYPP), number of spikelets per panicle (SPP), and grain setting density (GSD) showed a significantly positive correlation with the root traits while the other four aboveground traits correlated with root traits negatively. All the ten shoot traits correlated with RD negatively. The goal of this work was therefore to provide some reliable information for hybrid breeding, and an useful selection criteria for super rice combination based on root morphological traits.

**Keywords:** Rice (*Oryza sativa* L.); Roots; Shoot agronomic traits; Correlation analysis; XBR, RIL, and ZHR populations

20 世纪 50 年代水稻高秆变矮秆育种、中国 70 年代水稻杂交优势利用育种以及 1996 年国家农业部 启动超级稻育种计划都是基于“杂种优势+理想株型”育种策略来开展水稻新品种选育<sup>[1-3]</sup>, 即根据水

本研究由国家自然科学基金项目(31071398)和农业部超级稻研究专项(2010-3)资助。

\* 通讯作者(Corresponding authors): 曹立勇, E-mail: caolycgf@mail.hz.zj.cn; 程式华, shcheng@mail.hz.zj.cn

第一作者联系方式: E-mail: liangyongshu@tom.com

Received(收稿日期): 2011-02-18; Accepted(接受日期): 2011-05-25; Published online (网络出版日期): 2011-07-28.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20110728.1003.014.html>

稻株型、产量、品质、抗性农艺性状的遗传表现对亲本进行遗传改良与强优势组合筛选。因此,探寻水稻重要农艺性状遗传表现规律可为水稻遗传育种学研究提供有价值信息。前人对作物农艺性状研究仅对地上部性状的遗传表现采用方差分析<sup>[4-5]</sup>、相关分析<sup>[6-7]</sup>和通径分析<sup>[8-9]</sup>等方法做了大量的研究工作。众所周知,根系是水稻生长、发育、形态建成、产量形成、物质运输所必需的器官,具有固定、吸收、合成及分泌等多种功能<sup>[10-14]</sup>。虽然它不同于地上部产量、品质性状不被人们直接收获食用,但它直接决定着许多经济性状的形成。同时根系还与衰老、水肥吸收率、抗重金属胁迫、抗干旱、耐盐碱等生理性状息息相关<sup>[15-20]</sup>。但根系生长于土壤中,难以采用常规方法对其形态性状全面了解,导致水稻根系的遗传与育种学研究远远落后于人们对地上部农艺性状的认识深度<sup>[21-22]</sup>。在长期的育种实践中,育种学家大多在水稻成熟期根据地上部重要农艺性状的遗传表现对亲本和强优组合筛选,却难以对生长于土壤中的根系性状进行直接的表现选择,仅能根据地上部性状的遗传表现对根系性状进行间接地遗传改良。目前,我们仍然对水稻根系遗传育种学研究缺乏了解,水稻根系利用育种尚处于起步阶段。因此,水稻根系的研究具有重要的理论与应用意义,其潜在研究价值巨大,也越来越受到人们的关注。近年来,水面无土栽培法与根系扫描分析技术成功应用于水稻根系研究,为人们揭示根系形态建成的遗传规律和开展根系利用育种提供了可能<sup>[23-24]</sup>。只有对水稻根系遗传及其与地上部重要农艺性状的相关性有全面认识,根系利用育种研究才能促成水稻超高产的第三次飞跃<sup>[25]</sup>。当前,超级稻育种是水稻育种的热点,是提高水稻单产和增加粮食总产的重要手段<sup>[1]</sup>。

为此,选用2005年国家农业部认定的首批超级稻协优9308衍生群体为研究材料,采用水面无土栽培技术以及方差分析、相关性分析等方法对水稻7个根系性状和10个地上部重要农艺性状的遗传表现做全面分析,力求找到在育种学上极具遗传改良意义的根系性状,比较分析水稻根系与地上部重要农艺性状间的相关性,探讨通过地上部农艺性状遗传表现同步筛选到产量优势强、株型理想、地下部根系活力强、多抗、水肥效率高的超级稻新品种的育种策略,以期为水稻根系遗传基础研究和超级稻选育提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

选用超级稻协优9308亲本“协青早B”(简称为XQZB)和“中恢9308”(简称为ZH9308)杂交构建的包含226个F<sub>12</sub>株系的重组自交系(RIL)群体为亲本材料,于2009年3月在海南陵水县中国水稻研究所南繁实验站采用NCIII实验设计<sup>[26]</sup>,以协青早B为轮回亲本分别与RIL群体中的176个株系杂交,获得176个株系“协青早B/RILs”F<sub>0</sub>杂种,简称为XBR;以中恢9308为轮回亲本分别与RIL群体中的185个株系杂交,获得185个株系的“中恢9308/RILs”F<sub>0</sub>杂种,简称为ZHR。

2009年5月中旬将含有176个株系的XBR、226个株系的RIL和185个株系的ZHR群体播种于中国水稻研究所浙江富阳试验基地,秧龄25d,6月中旬将3个群体材料分成2份;一份移栽于实验场大田,按照20cm×23cm株行间距种植,每株系4行,每行6株,随机区组设计,采用常规水肥管理技术,用于水稻地上部重要农艺性状表型值测定。另一份采用水面无土栽培技术移栽于模拟水池浮床聚苯乙烯泡膜板上,用于水稻根系性状值调查。模拟水池长、宽、高分别为12m、3m和2m,泡膜板长、宽、厚分别为150cm、100cm和5cm。按照15cm×25cm株行间距种植于直径为5cm种植孔中,每株系单行种植4株,每块泡膜板上种植10个株系共计40个单株,采用精细水肥管理技术,全生育期施肥3次,采用配方施肥,以氮、磷、钾等大量元素为主、有机与无机肥混合、辅以微量元素,株系内各单株肥力水平均衡,确保水面无土栽培材料与大田种植材料生长势基本一致,具体栽培管理技术详见宋祥甫等<sup>[24]</sup>。模拟水池盛满自来水具有良好的缓冲功能,每2周换水1次以防根系分泌物影响根系生长和藻类浮游生物附着在水稻根系上,同时能保证全生育期水稻3个群体不同株系间水温稳定、pH7.0左右。因此,本试验设计能很好控制pH值、温度、根际分泌物和微生物影响根系生长、发育。

试验期间根据水稻株型、叶型、生育期、粒型等重要性状的遗传表现对XBR和ZHR群体中各株系内真伪杂株进行鉴定,根据农艺性状田间遗传表型不能鉴定的株系利用双亲间呈多态性的SSR标记进行分子鉴定,一旦发现假杂株及时拔除,确保所有供试验材料均为真杂种。

## 1.2 性状调查

1.2.1 根系性状 在抽穗期分别从水稻双亲、XBR、RIL 和 ZHR 群体每株系随机取 2 个单株, 抽穗期水稻停止分蘖且达到极值、活力最旺盛, 根长、总根长、根表面积、根直径、根体积、根尖数等 7 个性状遗传表现稳定, 该时期根系性状值最能表征其遗传特性<sup>[27]</sup>。将水稻完整根系从植株上分离下来, 按单根一条条分开、不重叠、不交叠并排于专用根盘, 利用 WinRHIZO LA6400XL 根系专用大幅面透视扫描仪扫描根系, 把扫描好图片按群体株系号、重复、分类保存在不同文件夹。然后用根系专用 WinRHIZOPro 软件分析各株系扫描图片并汇总成群体株系为单位根系性状表型数据。根系扫描分析技术可获得诸如总根长、根表面积、根直径和根尖数等采用常规性状测定方法难以获得的根系性状表型数据, 为根系性状研究提供了准确的、完整的表观数据。测定的性状包括根长、总根长、根表面积、根直径、根体积、根尖数、根干重。基于株系内 2 株平均值用于统计分析。

1.2.2 地上部重要农艺性状 选择最佳时期分别调查亲本、XBR、RIL 和 ZHR 群体各株系地上部农艺性状包括分蘖数、抽穗期、株高、单株穗数、穗长、穗粒数、穗粒密度、结实率、百粒重和单株产量。调查标准参考申宗坦主编的《作物育种学实验》中附录 1 的“水稻育种试验的性状记载标准”<sup>[28]</sup>。对于各性状每株系内调查 5 株,

## 1.3 数据分析

采用 Microsoft Excel 2003 软件处理数据和作图, DPS 软件统计分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 亲本、XBR、RIL 及 ZHR 群体根系性状表现

表 1 和图 1 表明双亲之间在根长、总根长、根表面积、根体积、根尖数和根干重等 6 个性状值均呈极显著差异, ZH9308 极显著高于 XQZB, 仅根直径呈不显著差异。正反交 XQZB/ZH9308 杂种  $F_1$  的根长、总根长、根表面积、根体积、根尖数、根干重等 6 个性状呈超高值亲本遗传, 而根直径呈中亲遗传, 这充分说明双亲遗传差异越显著, 杂种  $F_1$  根系性状同样表现出较强杂种优势。水稻 3 个群体 7 个根系性状均值界于双亲之间, 根系性状均呈连续正态分布, 并存在不同程度双向超亲分离分布, 表明根系性状同样受数量性状基因(QTL)控制。从图 1 看出根长、总根长、根表面积、根体积、根尖数、根

干重等 6 个性状在 3 个群体中呈有规律变化, 根系变异系数值为水稻 XBR 最大、RIL 次之、ZHR 最小, 根长在 XBR 为 29.71%、RIL 为 29.09%、ZHR 仅为 16.46%。说明在 XBR 和 ZHR 群体根系性状受轮回亲本遗传背景的影响。

### 2.2 亲本、XBR、RIL 及 ZHR 群体地上部重要农艺性状表现

表 2 和图 2 表明双亲之间在分蘖数、抽穗期、株高、穗数、单株产量等 10 个性状呈极显著差异。其中, 分蘖数、单株穗数、结实率和粒重等 4 个性状 XQZB 极显著高于 ZH9308, 其余 6 个性状则为 ZH9308 极显著高于 XQZB。XQZB/ZH9308 杂种  $F_1$  的分蘖数、株高、穗长和粒重等 4 个性状呈超高值亲本遗传, 其余 6 个性状均呈中亲遗传。水稻 XBR、RIL 和 ZHR 群体 10 个性状均值界于双亲之间, 水稻 RIL 群体抽穗期、穗数、穗长、穗粒数、穗粒密度、结实率等 6 个性状均值界于 XBR 和 ZHR 群体之间, 这些性状在 ZHR 最大、RIL 次之、XBR 最小, 株高、粒重和单株产量等 3 个性状在 ZHR 最大、XBR 次之、RIL 最小, 然而分蘖数在 XBR 最大、ZHR 次之、RIL 最小。从变异系数看, 分蘖数、抽穗期、穗长、穗粒数、穗粒密度、结实率、株高等 7 个性状的变异系数在水稻 RIL 最大、XBR 次之、ZHR 最小, 单株穗数在 ZHR 最大、RIL 最小、XBR 次之, 粒重和单株产量表现为 XBR 最大、ZHR 次之、RIL 最小, 这些性状在 3 个群体的变异规律不及根系性状强。3 个群体 10 个性状除了结实率外, 其余 9 个性状均呈连续正态分布。从频率分布曲线峰值来看, 水稻 RIL 群体 10 个性状频率分布较离散, 存在明显双向超亲遗传分离分布。但在水稻 XBR 和 ZHR 群体频率分布较集中, 范围较窄。说明根系性状与地上部农艺性状遗传表现规律存在微弱差异。

### 2.3 水稻 XBR、RIL 及 ZHR 群体 7 个根系性状间的相关分析

从表 3 可以看出, 水稻 XBR 群体 7 个根系性状与亲本 RILs 呈极显著正相关, 根长相关性最强( $r = 0.57^{**}$ ), 根直径相关性最弱( $r = 0.20^{**}$ ); 水稻 ZHR 群体根长与亲本 RILs 呈极显著正相关, 其余 6 个性状与亲本 RILs 呈不显著相关。XBR 和 ZHR 群体, 根长的遗传力最高, 亲本 XQZB 根长极显著短于亲本 ZH9308, XQZB 与亲本 RILs 杂交, 水稻 XBR 群体平均根长显著变长, 说明根系性状遗传表现同样受轮回亲本遗传背景影响。因此, 在育种上同样可以通过有性杂交来改良根系性状。

表 1 水稻 3 个群体 7 个根系形态性状的遗传表现 Table 1 Genetic performance of seven root morphological traits in three populations									
群体 Population	项目 Item	根长 RL (cm)	总根长 TRL (cm)	根表面积 RSA (cm <sup>2</sup> )	根直径 RD (mm)	根体积 RV (cm <sup>3</sup> )	根尖数 RT	根干重 RDW (g)	
XBR	变异范围 Variance range	18.9–62.8	6781.7–121827.7	1260.5–19874.9	0.39–0.91	18.7–262.8	33262–1533413	0.62–16.61	
	平均值±标准差 Means±SD	30.06±8.93	28355.61±20193.59	5174.22±3317.63	0.62±0.10	78.71±48.49	384253±295071.12	3.56±2.81	
	变异系数 CV (%)	29.71	71.22	64.12	16.13	61.61	76.79	78.93	
RIL	变异范围 Variance range	18.7–75.5	3119.5–82530.7	874.6–16898.6	0.45–1.16	17.3–318.8	11537–1433205	0.38–12.55	
	平均值±标准差 Means±SD	29.04±8.45	23854.35±14087.34	4698.69±2686.04	0.65±0.13	78.09±50.10	335340±255229.71	3.00±1.90	
	变异系数 CV (%)	29.09	59.06	57.16	20.00	64.16	76.11	63.33	
ZHR	变异范围 Variance range	25.7–75.5	13535.5–112829.9	2179.3–17388.2	0.37–1.02	28.2–247.3	114662–1745612	1.39–11.3	
	平均值±标准差 Means±SD	46.89±7.72	35903.27±15920.89	6443.52±2676.48	0.59±0.11	96.98±46.27	503038±303573.01	3.70±1.52	
	变异系数 CV (%)	16.46	44.34	41.54	18.64	47.71	60.35	41.08	
协青早 B XQZB		22.39	19937.51	4033.27	0.69	68.93	271828.00	2.37	
中恢 9308 ZH9308		49.30	31865.90	5781.58	0.59	88.55	439181.00	4.90	
<i>t</i> 测验 <i>t</i> -test		80.37	34.36	25.92	5.09	35.92	8.75	175.11	
XQZB/ZH9308 F <sub>1</sub>		56.85	49799.72	8366.10	0.63	113.21	751280.00	6.77	

RL: root length; TRL: total root length; RSA: root surface area; RD: root diameter; RV: root volume; RT: number of root tip; RDW: root dry weight; CV: coefficient of variation; SD: standard deviation.

表 2 水稻 3 个群体 10 个地上部农艺性状的遗传表现 Table 2 Genetic performance of ten shoot agronomic traits in three populations											
群体 Population	项目 Item	分蘖数 TN	抽穗期 HD (d)	株高 PH (cm)	单株穗数 PPP	穗长 PL (cm)	穗粒数 SPP	穗粒密度 GSD	结实率 GSR (%)	百粒重 GW (g)	单株产量 GYPP (g)
XBR	变异范围 Variance range	10–27	57–102	74.33–115.50	11–34	17.21–29.93	86–304	3.77–10.41	62.98–97.32	2.62–3.57	26.21–99.28
	平均值±标准差 Means±SD	15.81±2.50	69.68±7.59	93.28±7.55	19±3.98	20.24±1.96	138±30.31	6.14±1.05	90.29±5.65	2.78±0.22	43.74±13.00
	变异系数 CV (%)	15.81	10.89	8.09	20.95	9.68	21.96	17.10	6.26	7.91	29.72
RIL	变异范围 Variance range	5–19	54–110	65.00–131.00	8–33	15.19–31.18	73–329	3.71–16.19	28.20–97.49	1.92–3.80	11.59–87.40
	平均值±标准差 Means±SD	10.60±2.69	79.11±10.39	76.94±11.85	16±4.70	20.72±2.92	166±53.30	7.21±1.83	84.74±10.28	2.44±0.30	32.76±11.45
	变异系数 CV (%)	25.37	13.13	15.40	29.38	14.09	32.11	25.38	12.13	12.29	34.95
ZHR	变异范围 Variance range	6–21	68–108	72.00–142.17	8–23	19.69–29.69	133–369	5.23–11.84	48.25–100	2.49–3.34	17.53–117.56
	平均值±标准差 Means±SD	13.17±2.80	86.88±8.11	113.01±11.30	14±3.33	25.53±2.04	226±49.28	8.17±1.47	83.09±9.02	2.59±0.19	46.85±14.92
	变异系数 CV (%)	21.26	9.35	10.00	23.79	7.99	21.81	19.99	10.86	7.33	31.85
协青早 B XQZB		12.25	70.00	94.60	18.25	19.49	102.00	5.03	89.54	2.89	34.23
中恢 9308 ZH9308		8.75	91.00	119.30	12.30	26.88	253.20	9.13	84.05	2.25	42.69
<i>t</i> 测验 <i>t</i> -test		6.43	21.54	13.75	3.29	11.70	9.35	47.12	2.38	15.44	17.00
XQZB/ZH9308 F <sub>1</sub>		13.33	86.00	120.83	12.40	27.10	205.00	7.98	71.22	2.93	35.83

TN: tiller number; HD: heading date; PH: plant height; PPP: number of panicles per plant; PL: panicle length; SPP: number of spikelets per panicle; GSD: grain setting density; GSR: grain setting rate; GW: 100-grain weight; GYPP: grain yield per plant; CV: coefficient of variation; SD: standard deviation.

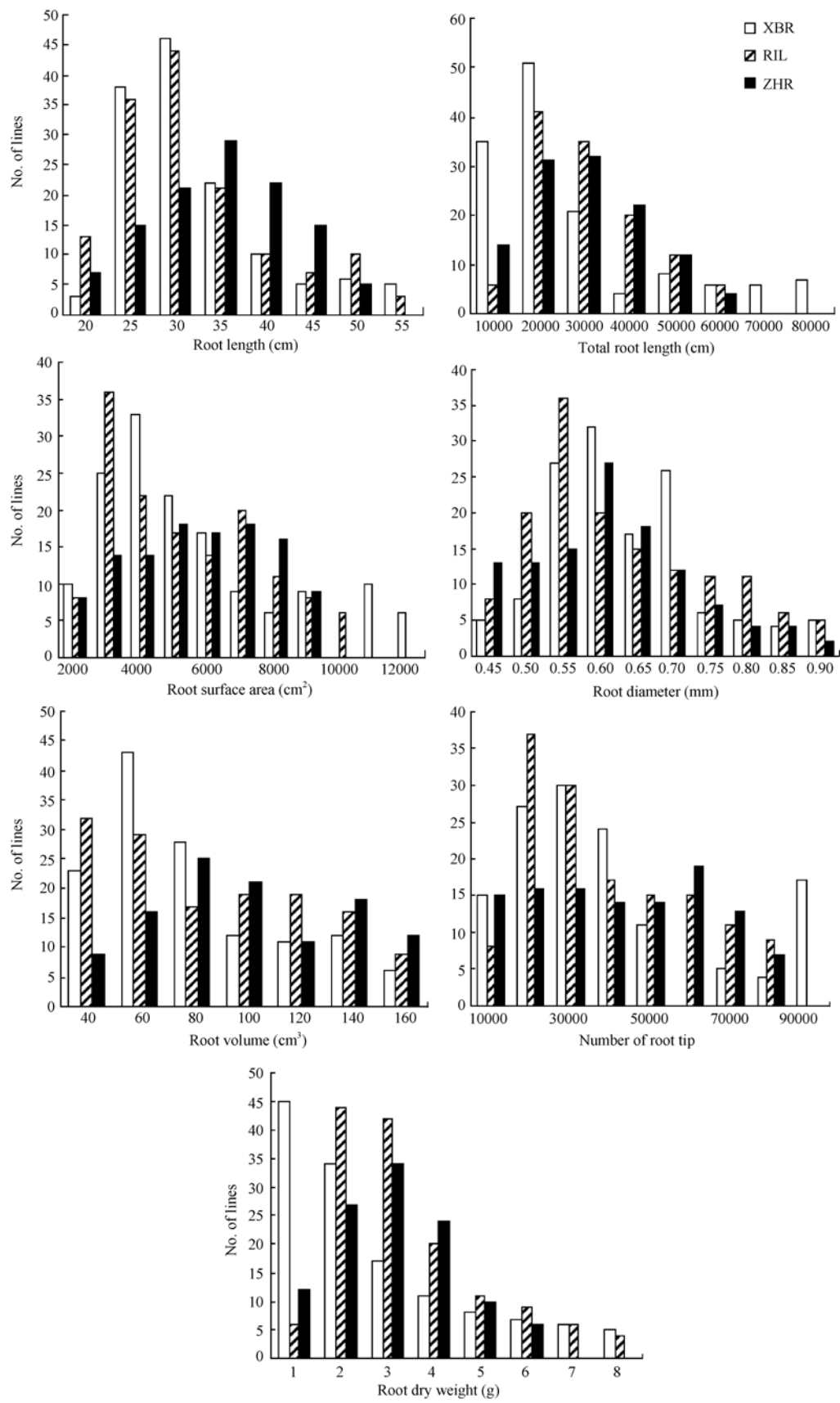
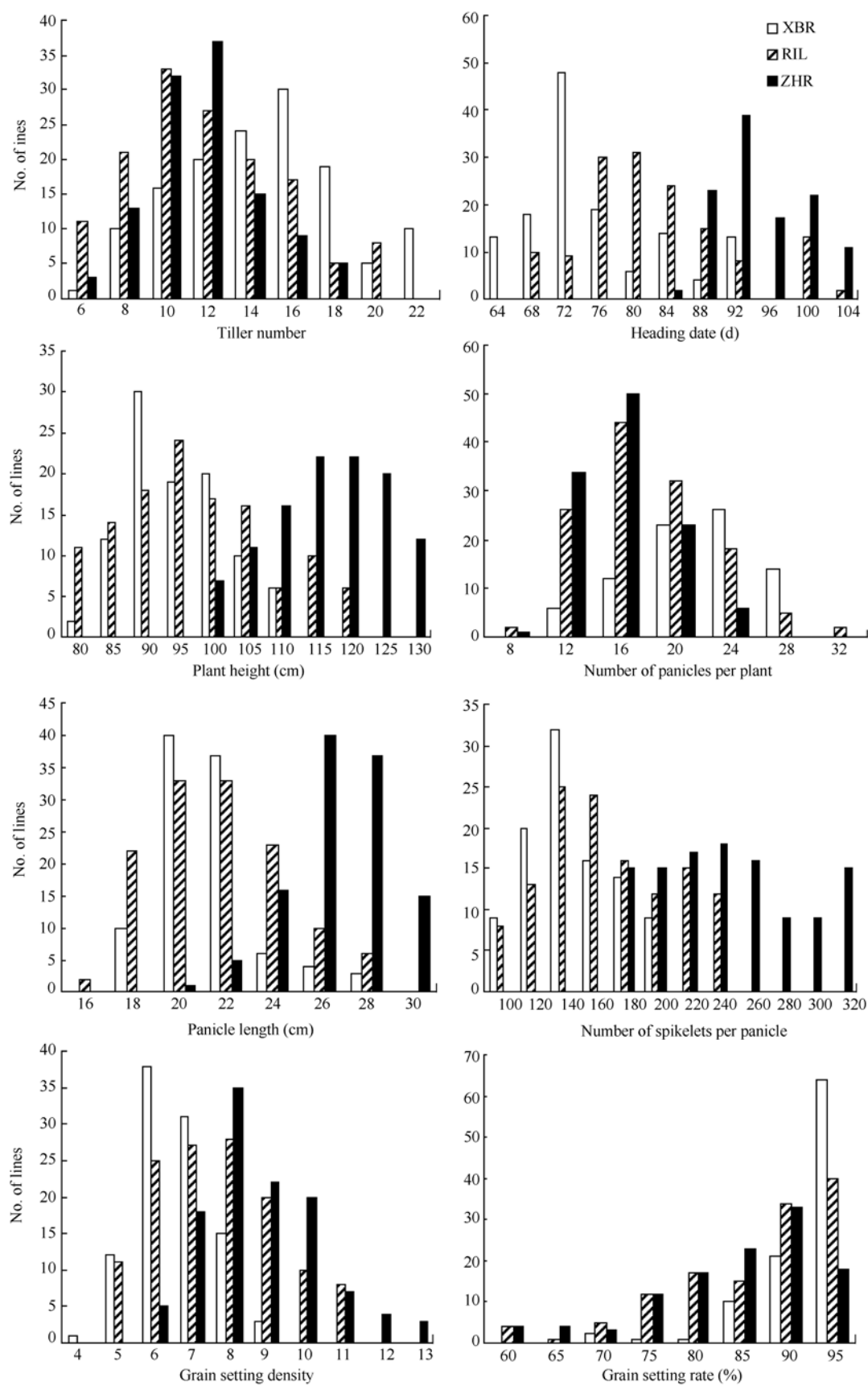


图 1 水稻 3 个群体 7 个根系形态性状的频率分布

Fig. 1 Frequency distribution of seven root morphological traits in three population



(图 2)

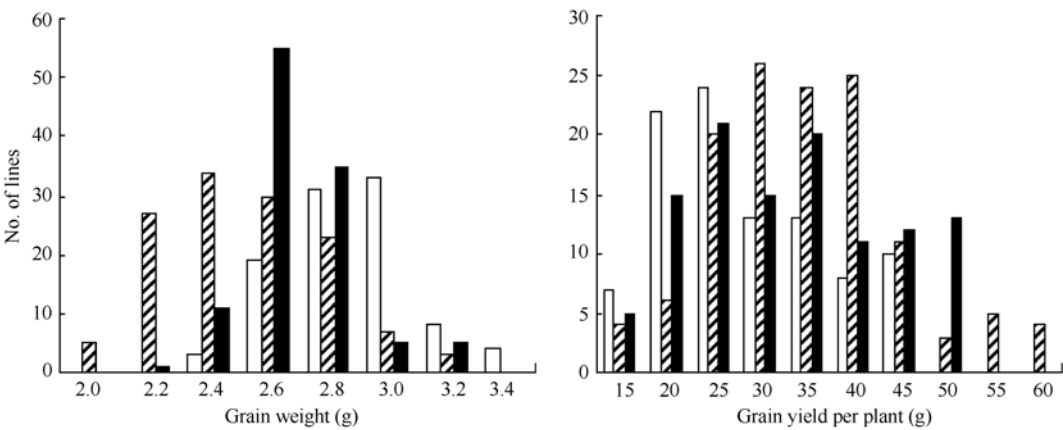


图 2 水稻 3 个群体 10 个地上部农艺性状的频率分布  
Fig. 2 Frequency distribution of ten agronomic traits in three population

表 3 双回交群体 7 个根系性状与亲本 RILs 间的相关系数

Table 3 Phenotypic correlation coefficients for roots between the mean trait values of RILs and two BC<sub>1</sub> performance

群体 Population	根长 RL (cm)	总根长 TRL (cm)	根表面积 RSA (cm <sup>2</sup> )	根直径 RD (mm)	根体积 RV (cm <sup>3</sup> )	根尖数 RT	根干重 RDW (g)
XBR	0.57**	0.37**	0.39**	0.20**	0.38**	0.30**	0.38**
ZHR	0.24**	0.05	0.07	-0.08	0.04	0.08	0.14

\*, \*\* 分别表示 5% 和 1% 显著水平 ( $\alpha_{0.05}, r = 0.146$ ;  $\alpha_{0.01}, r = 0.192$ )。  
\*, \*\* Significant at 5% and 1% probability levels, respectively ( $\alpha_{0.05}, r = 0.146$ ;  $\alpha_{0.01}, r = 0.192$ ). RL: root length; TRL: total root length; RSA: root surface area; RD: root diameter; RV: root volume; RT: number of root tip; RDW: root dry weight.

从表 4 可以看出, 水稻 XBR、RIL 和 ZHR 群体根长分别与总根长、根表面积、根体积、根尖数和根干重等 5 个性状呈极显著正相关, 在一定范围内, 根长越长, 其总根长、根表面积和根干重等 5 个性状值越大, 但 3 个群体根长都与根直径表现出极显著负相关, 在育种上可通过根长间接地改良对其他根系性状。总根长分别与根表面积、根体积、根尖数、根干重等 4 个性状呈极显著正相关, 该性状同样与根直径呈极显著负相关。根表面积分别与根直径、根体积、根干重等 3 个性状呈极显著正相关, 根表面积越大, 则根直径、根体积、根尖数、根干重等 4 个性状值越大, 水稻 XBR 群体根直径与根体积呈不显著相关, 但在水稻 RIL 和 ZHR 群体呈极显著正相关, 水稻 XBR 和 ZHR 群体, 根直径与根尖数呈不显著相关, 但在 RIL 群体 2 个性状却呈显著正相关; 3 个群体根直径均与根干重呈显著负相关, 但根体积分别与根尖数、根干重呈极显著正相关, 根尖数与根干重呈极显著正相关。从该相关性分析结果不难看出, 根系间相关性的强弱受轮回亲本遗传背景影响, 但相关性的方向不受其影响。因此, 在超级稻品种选育过程中, 筛选根长较长、根直径适中的育种材料可以提高总根长、根表面积、根体积、根尖数和

干重等农艺性状表现值, 进而增加根系与土壤的接触面积, 增强吸收水肥能力。同时, 根长越长越能提高水稻抗倒伏能力、更有利于高产、稳产。

2.4 水稻 XBR、RIL 及 ZHR 群体 10 个地上部重要农艺性状间的相关分析

表 4 和表 5 表明, 水稻 XBR 群体有 9 个性状与亲本 RILs 呈极显著或显著正相关, 但单株产量与亲本 RILs 没有显著正相关; 水稻 ZHR 群体, 只有抽穗期、结实率和单株产量等 3 个性状分别与亲本 RILs 没有显著正相关。说明 XBR 和 ZHR 群体地上部农艺性状的遗传表现受供体亲本的影响。

分蘖数与单株产量的关系, 水稻 RIL 和 ZHR 群体呈显著正相关, 但在水稻 XBR 群体呈不显著相关。

抽穗期与粒重的关系, 水稻 XBR 和 RIL 群体呈极显著正相关, 但在水稻 ZHR 群体呈极显著负相关, 这可能是 ZH9308 在杭州种植的光周期反应有关。株高在水稻 XBR 群体分别与穗粒数、穗粒密度、百粒重等 3 个性状呈极显著正相关, 与单株产量呈显著正相关; 水稻 RIL 和 ZHR 群体仅与百粒重呈极显著正相关, 说明株高是水稻产量形成的重要构成因子。单株穗数在水稻 XBR 群体仅与单株产量表现出极显著正相关, 但与结实率呈显著负相关; 水稻

表 4 水稻 3 个群体根系与地上部农艺性状间的相关系数

Table 4 Phenotypic correlation coefficients between roots and shoot agronomic traits in three populations

性状 Trait	群体 Population	抽穗期 HD	株高 PH	单株穗数 PPP	穗长 PL	穗粒数 SPP	穗粒密度 GSD	结实率 GSR	百粒重 GW	单株产量 GYPP	根长 RL	总根长 TRL	根表面积 RSA	根直径 RD	根体积 RV	根尖数 RT	根干重 RDW
分蘖数 TN	XBR	-0.04	0.18 <sup>*</sup>	0.04	-0.10	-0.03	-0.02	0.08	0.02	-0.04	-0.03	0.13	0.11	-0.24 <sup>**</sup>	0.06	0.09	0.16 <sup>*</sup>
	RIL	-0.01	-0.09	0.25 <sup>**</sup>	-0.04	0.09	0.13	0.18	-0.26 <sup>**</sup>	0.21 <sup>**</sup>	-0.24 <sup>*</sup>	-0.04	-0.01	0.00	0.00	-0.04	-0.04
	ZHR	0.02	0.04	0.10	0.01	-0.08	-0.07	-0.03	0.04	0.15 <sup>*</sup>	0.11	0.50 <sup>**</sup>	0.48 <sup>**</sup>	-0.08	0.36 <sup>**</sup>	0.43 <sup>**</sup>	0.47 <sup>**</sup>
抽穗期 HD	XBR		-0.04	0.11	-0.05	-0.04	-0.04	-0.03	0.48 <sup>**</sup>	0.02	0.91 <sup>**</sup>	0.86 <sup>**</sup>	0.84 <sup>**</sup>	-0.29 <sup>**</sup>	0.76 <sup>**</sup>	0.71 <sup>**</sup>	0.87 <sup>**</sup>
	RIL		-0.11	-0.03	0.07	0.14	0.11	-0.06	0.23 <sup>**</sup>	0.06	0.78 <sup>**</sup>	0.66 <sup>**</sup>	0.65 <sup>**</sup>	-0.09	0.52 <sup>**</sup>	0.51 <sup>**</sup>	0.65 <sup>**</sup>
	ZHR		0.13	0.01	-0.01	0.16 <sup>*</sup>	0.18 <sup>*</sup>	-0.11	-0.36 <sup>**</sup>	0.03	0.71 <sup>**</sup>	0.21 <sup>**</sup>	0.20 <sup>**</sup>	-0.05	0.17 <sup>*</sup>	0.13	0.33 <sup>**</sup>
株高 PH	XBR			-0.03	0.13	0.24 <sup>**</sup>	0.22 <sup>**</sup>	0.08	0.34 <sup>**</sup>	0.15 <sup>*</sup>	0.27 <sup>**</sup>	0.31 <sup>**</sup>	0.28 <sup>**</sup>	-0.25 <sup>**</sup>	0.21 <sup>**</sup>	0.24 <sup>**</sup>	0.30 <sup>**</sup>
	RIL			0.00	-0.07	0.01	0.07	0.05	0.26 <sup>**</sup>	-0.07	0.42 <sup>**</sup>	0.46 <sup>**</sup>	0.40 <sup>**</sup>	-0.17 <sup>*</sup>	0.29 <sup>**</sup>	0.39 <sup>**</sup>	0.46 <sup>**</sup>
	ZHR			-0.01	0.13	0.09	0.09	-0.23 <sup>**</sup>	0.23 <sup>**</sup>	-0.06	0.19 <sup>*</sup>	0.19 <sup>*</sup>	0.14	-0.10	0.07	0.17 <sup>*</sup>	0.20 <sup>**</sup>
单株穗数 PPP	XBR				-0.13	-0.09	-0.12	-0.18 <sup>*</sup>	-0.04	0.46 <sup>**</sup>	0.15 <sup>*</sup>	0.18 <sup>*</sup>	0.15 <sup>*</sup>	-0.07	0.11	0.13	0.14
	RIL				-0.45 <sup>**</sup>	-0.34 <sup>**</sup>	-0.21 <sup>**</sup>	-0.13	-0.28 <sup>**</sup>	0.27 <sup>**</sup>	-0.19 <sup>*</sup>	-0.19 <sup>*</sup>	-0.24 <sup>**</sup>	-0.03	-0.24 <sup>**</sup>	-0.19 <sup>*</sup>	-0.21 <sup>**</sup>
	ZHR				-0.40 <sup>**</sup>	-0.30 <sup>**</sup>	-0.21 <sup>**</sup>	0.14	0.14	0.61 <sup>**</sup>	-0.12	-0.02	-0.05	-0.02	-0.06	0.03	-0.07
穗长 PL	XBR					0.67 <sup>**</sup>	0.42 <sup>**</sup>	-0.19 <sup>*</sup>	0.44 <sup>**</sup>	0.64 <sup>**</sup>	0.37 <sup>**</sup>	0.35 <sup>**</sup>	0.33 <sup>**</sup>	-0.22 <sup>**</sup>	0.27 <sup>**</sup>	0.27 <sup>**</sup>	0.32 <sup>**</sup>
	RIL					0.59 <sup>**</sup>	0.26 <sup>**</sup>	-0.01	0.18 <sup>*</sup>	0.06	0.54 <sup>**</sup>	0.46 <sup>**</sup>	0.41 <sup>**</sup>	-0.14	0.29 <sup>**</sup>	0.26 <sup>**</sup>	0.47 <sup>**</sup>
	ZHR					0.65 <sup>**</sup>	0.44 <sup>**</sup>	-0.17 <sup>*</sup>	-0.09	0.22 <sup>**</sup>	0.31 <sup>**</sup>	0.19 <sup>*</sup>	0.18 <sup>*</sup>	-0.06	0.13	0.10	0.31 <sup>**</sup>
穗粒数 SPP	XBR						0.92 <sup>**</sup>	-0.09	0.16 <sup>*</sup>	0.66 <sup>**</sup>	0.27 <sup>**</sup>	0.26 <sup>**</sup>	0.24 <sup>**</sup>	-0.14	0.19 <sup>*</sup>	0.19 <sup>*</sup>	0.25 <sup>**</sup>
	RIL						0.91 <sup>**</sup>	-0.04	-0.05	0.17 <sup>*</sup>	0.43 <sup>**</sup>	0.41 <sup>**</sup>	0.39 <sup>**</sup>	-0.04	0.32 <sup>**</sup>	0.25 <sup>**</sup>	0.50 <sup>**</sup>
	ZHR						0.95 <sup>**</sup>	-0.30 <sup>**</sup>	-0.18 <sup>*</sup>	0.26 <sup>**</sup>	0.37 <sup>**</sup>	0.32 <sup>**</sup>	0.27 <sup>**</sup>	-0.10	0.18 <sup>*</sup>	0.21 <sup>**</sup>	0.42 <sup>**</sup>
穗粒密度 GSD	XBR							0.03	0.01	0.53 <sup>**</sup>	0.19 <sup>*</sup>	0.19 <sup>*</sup>	0.18 <sup>*</sup>	-0.12	0.15 <sup>*</sup>	0.14	0.20 <sup>**</sup>
	RIL							0.01	-0.10	0.21 <sup>**</sup>	0.27 <sup>**</sup>	0.31 <sup>**</sup>	0.29 <sup>**</sup>	0.00	0.26 <sup>**</sup>	0.21 <sup>**</sup>	0.41 <sup>**</sup>
	ZHR							-0.34 <sup>**</sup>	-0.19 <sup>*</sup>	0.25 <sup>**</sup>	0.35 <sup>**</sup>	0.33 <sup>**</sup>	0.27 <sup>**</sup>	-0.13	0.16 <sup>*</sup>	0.23 <sup>**</sup>	0.40 <sup>**</sup>
结实率 GSR	XBR								-0.19 <sup>*</sup>	-0.16 <sup>*</sup>	-0.12	-0.10	-0.09	-0.01	-0.07	-0.07	-0.09
	RIL								-0.04	0.26 <sup>**</sup>	0.04	0.13	0.14	0.00	0.12	0.17 <sup>*</sup>	0.10
	ZHR								-0.04	0.15 <sup>*</sup>	-0.21 <sup>**</sup>	-0.12	-0.08	0.05	-0.05	-0.13	-0.12
百粒重 GW	XBR									0.26 <sup>**</sup>	0.31 <sup>**</sup>	0.28 <sup>**</sup>	0.31 <sup>**</sup>	-0.10	0.31 <sup>**</sup>	0.25 <sup>**</sup>	0.26 <sup>**</sup>
	RIL									-0.01	0.16 <sup>*</sup>	0.23 <sup>**</sup>	0.21 <sup>**</sup>	-0.13	0.15 <sup>*</sup>	0.26 <sup>**</sup>	0.18 <sup>*</sup>
	ZHR									0.16 <sup>*</sup>	-0.12	0.03	0.00	-0.03	-0.02	0.03	0.07



(续表 4)

性状 Trait	群体 Population	抽穗期 HD	株高 PH	单株穗数 PPP	穗长 PL	穗粒数 SPP	穗粒密度 GSD	结实率 GSR	百粒重 GW	单株产量 GYPP	根长 RL	总根长 TRL	根表面积 RSA	根直径 RD	根体积 RV	根尖数 RT	根干重 RDW
单株产量 GYPP	XBR										0.40**	0.43**	0.42**	-0.18*	0.37**	0.34**	0.40**
	RIL										0.37**	0.39**	0.29**	-0.20**	0.16*	0.25**	0.43**
	ZHR										0.15*	0.21**	0.16*	-0.10	0.09	0.19*	0.23**
根长 RL	XBR											0.85**	0.80**	-0.35**	0.70**	0.70**	0.88**
	RIL											0.77**	0.67**	-0.16*	0.47**	0.74**	0.75**
	ZHR											0.59**	0.49**	-0.29**	0.30**	0.45**	0.68**
总根长 TRL	XBR												0.97**	-0.35**	0.86**	0.93**	0.94**
	RIL												0.91**	-0.08	0.70**	0.94**	0.94**
	ZHR												0.90**	-0.24**	0.64**	0.91**	0.90**
根表面积 RSA	XBR													0.14	0.96**	0.94**	0.90**
	RIL													0.29**	0.93**	0.97**	0.81**
	ZHR													0.17*	0.90**	0.93**	0.80**
根直径 RD	XBR														0.12	-0.24**	-0.33**
	RIL														0.60**	0.16*	-0.15*
	ZHR														0.55**	-0.01	-0.25**
根体积 RV	XBR															0.88**	0.88**
	RIL															0.85**	0.58**
	ZHR															0.77**	0.54**
根尖数 RT	XBR																0.78**
	RIL																0.81**
	ZHR																0.73**

\*, \*\*分别表示 5%和 1%显著水平( $\alpha_{0.05}$ ,  $r=0.146$ ;  $\alpha_{0.01}$ ,  $r=0.192$ )。

\*, \*\* Significant at 5% and 1% probability levels, respectively ( $\alpha_{0.05}$ ,  $r=0.146$ ;  $\alpha_{0.01}$ ,  $r=0.192$ ). TN: tiller number; HD: heading date; PH: plant height; PPP: number of panicles per plant; PL: panicle length; SPP: number of spikelets per panicle; GSD: grain setting density; GSR: grain setting rate; GW: 100-grain weight; GYPP: grain yield per plant; RL: root length; TRL: total root length; RSA: root surface area; RD: root diameter; RV: root volume; RT: number of root tip; RDW: root dry weight.

表 5 双回交群体 10 个地上部农艺性状与亲本 RILs 间的相关系数  
Table 5 Phenotypic correlation (*r*) coefficients for shoot agronomic traits between the mean trait values of RILs and two BC<sub>1</sub> performance

群体 Population	分蘖数 TN	抽穗期 HD (d)	株高 PH (cm)	单株穗数 PPP	穗长 PL (cm)	穗粒数 SPP	穗粒密度 GSD	结实率 GSR (%)	百粒重 GW (g)	单株产量 GYPP (g)
XBR	0.28**	0.53**	0.60**	0.28**	0.66**	0.22**	0.16*	0.17*	0.57**	0.05
ZHR	0.29**	0.09	0.33**	0.33**	0.47**	0.32**	0.35**	0.04	0.54**	0.07

\*, \*\* 分别表示 5% 和 1% 显著水平 ( $\alpha_{0.05}$ ,  $r=0.146$ ;  $\alpha_{0.01}$ ,  $r=0.192$ ).  
\*, \*\* Significant at 5% and 1% probability levels, respectively ( $\alpha_{0.05}$ ,  $r=0.146$ ;  $\alpha_{0.01}$ ,  $r=0.192$ ). TN: tiller number; HD: heading date; PH: plant height; PPP: number of panicles per plant; PL: panicle length; SPP: number of spikelets per panicle; GSD: grain setting density; GSR: grain setting rate; GW: 100-grain weight; GYPP: grain yield per plant.

RIL 群体与单株产量呈极显著正相关, 与穗长、穗粒数、穗粒密度、粒重呈极显著负相关; 水稻 ZHR 群体仅与单株产量呈极显著正相关, 与穗长、穗粒数、穗粒密度呈极显著负相关。因此, 水稻育种中应该选育穗数适中的材料, 穗数过多, 穗长、穗粒数、穗粒密度和粒重会下降, 未必能实现高产目标。穗长在水稻 XBR 群体分别与穗粒数、穗粒密度、粒重、单株产量呈极显著相关, 但与结实率呈显著负相关; 水稻 RIL 群体与穗粒数、穗粒密度呈极显著相关, 与粒重呈显著正相关; 水稻 ZHR 群体与穗粒数、穗粒密度、单株产量呈极显著相关, 但与结实率呈显著负相关。穗粒数在水稻 XBR 群体分别与穗粒密度、单株产量呈极显著正相关, 与百粒重呈显著正相关; 水稻 RIL 群体与穗粒密度呈极显著正相关, 与单株产量呈显著正相关; 水稻 ZHR 群体, 穗粒数分别与穗粒密度、单株产量呈极显著正相关, 与百粒重呈显著正相关, 与结实率呈极显著负相关。穗粒密度在水稻 XBR 群体与单株产量呈极显著正相关; 水稻 RIL 群体与单株产量呈极显著正相关; 水稻 ZHR 群体与单株产量呈极显著正相关, 与结实率呈极显著正相关, 但与百粒重呈显著负相关。结实率在水稻 XBR 群体分别与粒重、单株产量呈显著负相关; 水稻 RIL 群体与单株产量呈极显著正相关; 水稻 ZHR 群体与单株产量呈显著正相关。百粒重在水稻 XBR 群体与单株产量呈极显著正相关。而在水稻 RIL 群体, 粒重与地上部其他性状没明显的相关; 水稻 ZHR 群体, 粒重与单株产量呈显著正相关。说明性状间的相关性受亲本遗传背景影响, 也是个复杂的联动体系, 育种学家应根据手中材料遗传特性来遗传改良和优化同一品种的不同性状从而发挥其最大产量潜力。

2.5 水稻 XBR、RIL 及 ZHR 群体地上部重要农艺性状与根系性状间的相关分析

由表 4 不难看出, 水稻 XBR、RIL 及 ZHR 群体

10 个地上部农艺性状分别与根直径呈不显著相关。然而, 3 个群体抽穗期、株高、穗长、穗粒数、穗粒密度和单株产量等 6 个性状分别与根长、总根长、根表面积、根体积、根尖数和根干重等 6 个性状呈极显著或显著正相关, 个别性状呈不显著相关。水稻 XBR 群体, 穗数分别与根长、总根长、根表面积、根体积、根尖数和根干重等 6 个性状呈显著正相关, 个别性状相关性不显著; 水稻 RIL 群体分别与这 6 个性状呈极显著或显著负相关, 水稻 ZHR 群体仅与根尖数表现出正相关、与其它根系性状表现出微弱的负相关。水稻 XBR 和 ZHR 群体, 结实率分别与根长、总根长和根干重等 6 个性状呈不显著相关, 个别性状呈显著负相关关系, 但在 RIL 群体, 结实率分别与根长、总根长和根干重等 6 个性状呈不显著相关。水稻 XBR 和 RIL 群体, 百粒重分别与根长、总根长和根干重等 6 个性状呈极显著或显著正相关, 但水稻 ZHR 群体与 6 个根系性状呈不显著相关性。

本研究结果说明 3 个群体中抽穗期、株高、穗长、穗粒数、穗粒密度和单株产量等 6 个性状分别与 7 个根系性状间的相关性方向不受轮回亲本遗传背景的影响, 轮回亲本遗传背景仅影响其相关性的显著性, 穗数、结实率和百粒重等 3 个性状与 7 个根系性状间相关性方向受轮回亲本遗传背景的影响, 同类性状在不同群体中相关性的方向和显著性不一致。因此, 水稻育种上, 我们可利用地上部农艺性状与根系性状间的相关性不受遗传背景影响, 且呈极显著正相关的性状。根据地上部农艺性状的田间表现同步改良、筛选根系性状, 即根据水稻抽穗期、株高、穗长、穗粒数、穗粒密度和单株产量等重要农艺性状的遗传表现。这些性状值越大的亲本材料或杂交组合, 其根系形态性状包括根长、总根长、根表面积、根干重等性状表现值越大, 越有利于水稻高产。但我们同时要兼顾地上部农艺性状, 生育期越长、品种生态适应性差, 株高越高、抗倒伏性越差。

### 3 讨论

近年来, 水稻根系研究方法不断改进与创新<sup>[24,29-30]</sup>, 水稻根系突变体材料的不断创制, 基因图位克隆技术的不断推进<sup>[31]</sup>, 根系形态性状、营养元素吸收、耐盐、耐涝等相关基因被成功克隆<sup>[32-37]</sup>, 促使水稻根系遗传研究的深度和广度得到不断拓展。然而, 水稻根系利用育种尚处在启蒙阶段, 根系利用育种在育种实践中仍不具可操作性。就其原因还是在于根系生长在土壤环境中, 水稻育种家不能对全生育期的任何时期的根系形态性状进行直接观察、记载、统计、分析, 更难以对其进行遗传改良和表观选择。育种生产上大多在水稻成熟期根据地上部农艺性状的遗传表现选育水稻新品种, 成熟期根系开始腐烂, 采用简单挖掘法也难以对水稻根系形态性状进行表观选择, 并且没有弄清根系与地上部重要农艺性状、尤其是根系与产量性状间密切相关性的前提下, 盲目地对根系形态性状进行遗传改良和表观选择也是徒劳的。

水稻根系形态性状与地上部众多农艺性状诸如生育期、株高、产量性状、品质性状、株叶形以及抗逆性等都具有联动关系<sup>[38-39]</sup>。弄清楚地上部农艺性状与根系间的联动关系, 通过地上部农艺性状的遗传改良同步改良根系性状, 方可提高根系利用育种的效率。因此, 开展根系利用育种前有必要做好以下几个方面工作: (1)明确水稻根系形态性状与根系衰老的遗传发生、发展规律。找到根系性状中直接影响根系衰老生理特性的性状, 进而对其进行遗传改良, 使根系在全生育期保持旺盛的活力, 源源不断地向植株地上部吸收水肥、合成、输送有机物质, 充分发挥根系在水稻产量、品质、抗逆性等方面的重要功能。(2)明确水稻根系形态性状与根系水肥吸收利用的遗传发生、发展规律。尤其是根系形态性状与根系高效吸收水分、养分间的相关性, 找到根系性状中与根系高效吸肥、吸水密切相关性状, 进而对其进行遗传改良。筛选吸肥效率高、耐肥水稻新品种。(3)明确水稻根系形态性状与抗逆性的遗传发生、发展规律, 特别是根系形态性状与抗旱、抗倒伏、耐涝、耐盐碱等生理特性间的相关性, 找到根系性状中与抗逆性密切相关的性状, 制定出抗性标准进而筛选多抗水稻新品种。(4)弄清根系形态性状间的遗传相关性, 找到制约水稻根系形态建成的重要性状, 将其作为根系遗传机制和育种利用研究的重点。(5)弄清根系形态性状与地上部重要农艺

性状诸如生育期、株高、产量、品质、抗逆性等农艺性状间的遗传相关性, 对于地上部农艺性状与根系间呈极显著相关的性状, 可通过对地上部农艺性状的遗传改良和表观选择同步地对该根系性状进行改良。

相关性研究的意义在于揭示事物之间的关联性, 更是解析根系与地上部农艺性状间联动关系的重要手段。任何作物农艺性状间的相关性分析就是探寻到所有农艺性状中至关重要性状, 期望通过该性状遗传改良和表观选择从而间接地同步改良次要性状, 起到事半功倍的效率, 加速育种研究进程。本研究以超级稻协优 9308 衍生群体为研究材料分析根系性状间的相关性, 明确了根长是所有根系性状中最重要性状, 该性状直接决定着其他根系性状的表现, 水稻 XQZB 为遗传背景 XBR 群体的根长、总根长、根表面积、根体积、根尖数和根干重等 6 个性状比轮回亲本 XQZB 极显著增加了 34.26%、42.22%、28.29%、14.19%、41.36%和 50.21%。因此, 在根系遗传基础理论研究方面, 重点挖掘控制水稻根长的基因(QTL), 分离、克隆一系列控制根长的基因便于定向改良水稻根系性状, 不改变地上部农艺性状的遗传表现。水稻根长改良后, 水稻植株的总根长、根表面积、根体积和根尖数等性状也同步改良, 根系与土壤的接触面积增大, 提高了根系吸收水肥效率, 增强了水稻植株抗倒伏性, 有望实现水稻超高产育种。因此, 本研究结果信息为根长基因(QTL)挖掘提供了指导。同时, 还证实了地上部重要农艺性状与根系呈极显著正相关。水稻育种上, 育种家利用地上部农艺性状与根系间极显著相关性, 尝试通过地上部农艺性状的遗传改良同步地对根系进行改良的育种策略。以往的水稻育种大多在成熟期根据地上部重要农艺性状表现选育强优势组合, 忽视了地下部的根系性状在产量形成中所扮演的重要角色。籼粳杂种优势利用育种常常会筛选到产量优势显著、株型理想, 但后期灌浆充实度差、早衰的水稻新品种, 这类水稻品种最终不能应用于生产。因此, 借助本研究结果信息, 在一定范围内, 生育期、株高、穗长、穗粒数、单株产量等性状与根长极显著正相关, 通过对这些性状间接地对根系性状进行同步改良、表观选择是有效的。但我们对根系性状进行遗传改良时也要兼顾地上部重要农艺性状的遗传表现, 过多注重根系性状改良、忽略了地上部产量、品质性状也是得不偿失工作。诸如水稻生育期越长其根长越长, 但其生态适应性差, 水稻品种推

广面积小,株高越高其根长越长但其抗倒伏性差,根系与地上部农艺性状间呈复杂的联动关系。因此,水稻育家必须明确农艺性状间复杂的相关性,探寻到地上部农艺性状与根系性状联动关系并对其进行优化设计,挖掘出水稻最大增产潜力。由于时间紧、任务重,本研究仅分析了地上10个重要农艺性状与根系性状间的相关性,其他诸如外观品质、碾磨品质、蒸煮品质、株型、叶型等性状与根系间相关性未作分析。在未来的研究中有必要对地上部所有农艺性状与根系性状间相关性作全面分析,修正过去性状遗传改良以及表观选择的错误做法,制定出根系利用育种切实可行的标准,使其成为培育高产、优质、多抗、广适等众多优良性状于一体的水稻新品选育方法<sup>[40]</sup>。本研究根系数据源于水面上无土栽培法,地上部分农艺性状数据源于常规田间栽培技术,虽然两套数据源于不同试验环境,但已有研究表明性状间相关性方向不受环境影响,环境仅影响他们间相关性强弱<sup>[4]</sup>。因此,本研究信息量丰富、理论与实践指导意义强,希望能给水稻育种家提供参考和借鉴。

#### 4 结论

超级稻协优9308衍生的3个群体中根长分别与总根长、根表面积、根体积、根尖数和根干重等5个性状呈极显著正相关,根长直接决定着其他根系性状的遗传表现,根直径与其他6个根系性状呈不显著相关。同时,地上部农艺性状诸如抽穗期、株高、穗长、穗粒数、穗粒密度、粒重和单株产量等7个性状分别与根长呈极显著正相关。在育种上可利用地上部重要农艺性状与根系间极显著相关性,实现通过地上部农艺性状遗传表现同步地筛选到产量优势强、株型理想、根系活力强、抗倒伏的超级稻的育种新策略。

#### References

- [1] Cheng S-H(程式华). Chinese Super Rice Breeding (中国超级稻育种). Beijing: Science Press, 2010
- [2] Donald C M. The breeding of crop idea plant types. *Euphytica*, 1968, 17: 385–403
- [3] Yuan L-P(袁隆平). The strategic thinking of hybrid rice breeding. *Hybrid Rice* (杂交水稻), 1987, 2(1): 1–3 (in Chinese with English abstract)
- [4] Liang Y-S(梁永书), Li Y-P(李艳萍), Sun H-B(孙海波), Zou M-Z(邹美智), Wang J-Y(王景余), Liu X-J(刘学军), Li P(李平). Analysis of major agronomic traits of  $F_2$ ,  $F_3$  and  $F_6$  progenies derived from a rice subspecies cross Pei'ai 64s/Nipponbare. *Chin Bull Bot* (植物学通报), 2008, 25(1): 59–66 (in Chinese with English abstract)
- [5] Guo L-B(郭龙彪), Luo L-J(罗利军), Zhong D-B(钟代斌), Mei H-W(梅捍卫), Wang Y-P(王一平), Yu X-Q(余新桥), Ying C-S(应存山). Analysis on main agronomic traits of a set of *indica-japonica* rice recombinant inbred lines (RIL). *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2001, 15(3): 221–224 (in Chinese with English abstract)
- [6] Kang H-Q(康海岐), Lu X-J(陆贤军), Gao F-Y(高方远), Liu G-C(刘光春), Ren M-X(任明鑫), Ren G-J(任光俊). Genetic and correlation analyses of cooked rice elongation (CRE) of the progenies from Basmati 370 backcrossed by Chenghui 448. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(9): 1361–1370 (in Chinese with English abstract)
- [7] Guo L-B(郭龙彪), Luo L-J(罗利军), Xing Y-Z(邢永忠), Xu C-G(徐才国), Mei H-W(梅捍卫), Wang Y-P(王一平), Yu X-Q(余新桥), Ying C-S(应存山), Shi C-H(石春海). Genetic analysis and utilization of the important agronomic traits on Zhenshan 97×Minghui 63 recombinant inbred lines (RIL) in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2002, 28(5): 644–649 (in Chinese with English abstract)
- [8] Li Q(李强), Wang J-G(王敬国), An G-R(安光日), Zhang M(张明), Zou D-T(邹德堂), Cui C-H(崔成焕), Wang F-Y(王凤义), Han L-Z(韩龙植). Correlation and path coefficient analysis between grain yield and traits of plant type in rice. *J Agric Sci & Technol* (中国农业科技导报), 2008, 10(4): 48–55 (in Chinese with English abstract)
- [9] He Z-T(何震天), Han Y-P(韩月鹏), Chen X-L(陈秀兰), Yang H-F(杨鹤峰). The application of path coefficient analysis in irradiation selection of single plant of rice. *Acta Agric Nucl Sin* (核农学报), 1998, 12(6): 372–374 (in Chinese with English abstract)
- [10] Teo Y H, Beyrouthy C A, Norman R J, Gbur E E. Nutrient uptake relationship to root characteristics of rice. *Plant Soil*, 1995, 171: 297–302
- [11] Kwak K S, Iijima M, Yamauchi A, Kono Y. Carbon and nitrogen dynamics with aging in seminal root system of rice seedling. *Crop Sci*, 1995, 64: 629–635
- [12] Kwak K S, Iijima M, Yamauchi A, Kono Y. Changes with aging of endogenous abscisic acid and zeatin riboside in the root system of rice. *Crop Sci*, 1996, 65: 686–692
- [13] Terashima K, Ogata T, Akita S. Eco-physiological characteristics related with lodging tolerance of rice in direct sowing cultivation. *Crop Sci*, 1994, 63: 34–41
- [14] Gregory P J, Lake J V, Rose D A. Root Development and Function. London: Cambridge University Press, 1987
- [15] Luo L-J(罗利军), Zhang Q-F(张启发). The status and strategy on drought resistance of rice (*Oryza sativa* L.). *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2001, 15(3): 50–55 (in Chinese with English abstract)
- [16] Luo Z-X(罗志祥), Su Z-S(苏泽胜), Shi F-Z(施伏芝). The present situation and forecasting for high efficient nitrogen utilization of rice breeding. *Chin Agric Sci Bull* (中国农学通报), 2003, 19(1): 66–67 (in Chinese with English abstract)
- [17] Cao S-Q(曹树青), Deng Z-R(邓志瑞), Zhai H-Q(翟虎渠).

- Analysis on heterosis and combining ability for root activity and its declined properties in *indica* hybrid rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2002, 16(1): 19–23 (in Chinese with English abstract)
- [18] Pan X-H(潘晓华), Wang Y-R(王永锐), Fu J-R(傅家瑞). Advance in the study on the growth-physiology of root system in rice (*Oryza sativa* L.). *Chin Bull Bot* (植物学通报), 1996, 13(2): 13–20 (in Chinese with English abstract)
- [19] Sun C-Q(孙传清), Zhang W-X(张文绪). Inheritance and correlation of root characteristics and leaf water potential in rice (*Oryza sativa* L.). *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1995, 28(1): 42–48 (in Chinese with English abstract)
- [20] Shi Q-H(石庆华), Huang Y-J(黄英金), Li M-Y(李木英). Studies on the heredity of root characteristics and correlation between the characteristics of roots and upper-ground parts in rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1997, 30(4): 61–67 (in Chinese with English abstract)
- [21] Cheng J-F(程建锋), Pan X-Y(潘晓云), Liu Y-B(刘宜柏). The latest progress on methods of studying crop root system. *Acta Agric Jiangxi* (江西农业学报), 1999, 11(4): 55–59 (in Chinese with English abstract)
- [22] Huang H(黄亢), Chen G-F(陈光辉). Status and prospects of research on rice root breeding. *J Hunan Agric Univ* (Nat Sci) (湖南农业大学学报·自然科学版), 2009, 35(10): 35–39 (in Chinese with English abstract)
- [23] Wu W-M(吴伟明), Song X-F(宋祥甫), Sun Z-X(孙宗修), Yu Y-H(于永红), Zou G-Y(邹国燕). Comparison of root distribution between different type rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2001, 14(4): 279–285 (in Chinese with English abstract)
- [24] Song X-F(宋祥甫). Rice Water Soilless Cultivation (水稻无土栽培). Jinan: Shandong Science and Technology Press, 2001
- [25] Wei W-M(吴伟明), Cheng S-H(程式华). Significance and prospects of breeding for root system in rice (*Oryza sativa* L.). *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2005, 19(2): 174–180 (in Chinese with English abstract)
- [26] Comstock R E, RoBinson H F. The components of genetic variance in a population of bi-parental progeny and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics*, 1948, 4: 254–266
- [27] Yoshida S, Hasegawa S. The rice root system: its development and function. In: Drought resistance in crops, with emphasis on rice. International Rice Research Institute, Manila, Philippines, 1982
- [28] Shen Z-T(申宗坦). Crop Breeding Experimental Design (作物育种实验设计). Beijing: Agriculture Press, 1992
- [29] Bohm W. Methods of Studying Root System. Berlin: Springer, 1979
- [30] Yamaguchi J, Tanaka A. Quantitative observation on the root system of various crops growing in the field. *Soil Sci Plant Nat*, 1990, 36: 483–493
- [31] Coulson A, Sulston J, Brenner S, Karm J. Toward a physical map of the genome of the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1986, 83: 7821–7825
- [32] Ren Z H, Gao J P, Li L G, Cai X L, Huang W, Chao D Y, Zhu M Z, Wang Z Y, Luan S, Lin H X. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nat Genet*, 2005, 37: 1141–1146
- [33] Inukai Y, Miwa M, Nagato Y, Kitano H, Yamauchi A. Characterization of rice mutants deficient in the formation of crown roots. *Breed Sci*, 2001, 51: 123–129
- [34] Yao S G, Mushika J, Taketa S, Ichii M. The short-root mutation *srt5* defines a sugar-mediated root growth in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Sci*, 2004, 167: 49–54
- [35] Ma J F, Goto S, Tamai K, Ichii M. Role of root hairs and lateral roots in silicon uptake by rice. *Plant Physiol*, 2001, 127: 1773–1780
- [36] Naimatullah B, Hirota Y, Naoko K. Nishizawa, Hiromi N, Sato-toshi M. Cloning an iron-regulated metal transporter from rice. *J Exp Bot*, 2002, 53: 1677–1682
- [37] Zhao Y, Hu Y F, Dai M G, Huang L M, Zhou D Y. The WUSCHEL-related homeobox gene *WOX11* is required to activate shoot-borne crown root development in rice. *Plant Cell*, 2009, 21: 736–748
- [38] Morita S, Suga T, Yamazaki K. The relationship between root length density and yield in rice plants. *Crop Sci*, 1988, 57: 438–443
- [39] Morita S, Iwabuchi A, Yamazaki K. Relationships between the growth direction of primary roots and yield in rice plants. *Crop Sci*, 1996, 55: 520–525
- [40] Cheng S-H(程式华), Cao L-Y(曹立勇), Chen S-G(陈深广), Zhu D-F(朱德峰), Wang X(王熹), Min S-K(闵绍楷), Zhai H-Q(翟虎渠). Conception of late-stage vigor super hybrid rice and its biological significance. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2005, 19(3): 280–284 (in Chinese with English abstract)