

·研究论文·

粳稻穗角与谷粒性状的相关性及谷粒性状遗传分析

江建华, 洪德林*, 郭媛, 张启武

南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京 210095

摘要 粳稻穗角小的品种产量高而品质差。谷粒性状与产量和品质都有关联。为培育产量与品质相协调的品种提供相关遗传信息, 测定了粳稻直立穗品种丙8979和弯曲穗品种C堡及其重组自交系349个株系的穗角和7个谷粒性状, 分析了穗角与谷粒性状之间的相关性, 并运用主基因+多基因混合遗传模型, 对7个谷粒性状进行了遗传分析。结果表明, 穗角与粒厚、长厚比和宽厚比均无显著相关, 而与千粒重、粒长、粒宽和长宽比均呈极显著正相关。7个谷粒性状均受2对主基因+多基因控制, 2对主基因的作用方式因性状而异。千粒重、粒长、长厚比和宽厚比4个性状以主基因遗传为主; 粒宽、粒厚和长宽比3个性状以多基因遗传为主。

关键词 相关性, 遗传分析, 谷粒性状, 粳稻, 穗角

江建华, 洪德林, 郭媛, 张启武 (2009). 粳稻穗角与谷粒性状的相关性及谷粒性状遗传分析. 植物学报 44, 167–177.

粳稻不同品种成熟时有直立穗和弯曲穗2种穗型。通常以穗角的大小来描述成熟稻穗弯曲的程度。穗角是指剑叶叶枕到穗尖连线与茎秆延长线的夹角。一般认为穗角在0° - 40°之间的品种为直立穗品种, 在40° - 50°之间的品种为半直立穗品种, 穗角在50°以上的品种为弯曲穗品种。生产实践中, 穗角小的直立穗品种产量较高, 但品质较差, 如江苏的镇稻88、浙江的丙8979、东北的辽粳5号等; 穗角大的弯曲穗品种品质较好, 但产量较低, 如从日本引进的粳稻品种越光、日本晴和江苏的盐粳系列等(吕文彦等, 1997; 杨杰等, 1999)。然而, 这种现实中观察到的穗角与品质性状和产量之间的关系, 是无意中选择的结果还是两者之间存在着某种必然的联系呢? 已有研究发现, 在未经穗角选择的群体中, 粳稻穗角只与品质性状中的粒长和长宽比呈极显著正相关, 而与其它性状均无显著相关性(江建华和洪德林, 2007; 江建华等, 2007), 说明穗角与品质性状间并无必然的联系。有关穗角与谷粒性状间的相关性研究尚未见报道。

谷粒性状是水稻的重要经济性状, 与产量和品质有着密切关系(徐正进等, 2004)。关于谷粒性状的遗

传, 有观点认为是由多基因控制的数量性状(Mckenzie and Rutger, 1983; 石春海和申宗坦, 1995; 马丽莲等, 2006), 以加性效应为主(熊振民和孔繁林, 1982; 符福鸿等, 1994; 石春海和申宗坦, 1995)。也有观点认为谷粒性状是由多基因和主基因共同控制的性状, 并在第8染色体上发现了1个控制粒重性状的主基因(Xie et al., 2006), 在第3染色体上发现1个控制粒长性状的主基因(Wan et al., 2006)。Song等(2007)在第2染色体上发现并克隆了控制粒重和粒宽性状的1个主基因GW2。该基因对细胞分裂具有负向调控作用, 其功能的缺失导致细胞数目增加, 颖壳增大, 灌浆速率加快, 从而增加粒宽、粒重和产量。但以上对谷粒性状的遗传研究主要集中在籼稻品种上, 以粳稻品种为对象的研究只有零星报道(李余生等, 2006), 而且是对临时性分离群体进行的分析。本文报道了粳稻直立穗品种丙8979与弯曲穗品种C堡杂交后代衍生的349个重组自交系的穗角和7个谷粒性状之间的遗传相关性, 并运用主基因+多基因混合遗传模型对粳稻的7个谷粒性状进行了遗传分析, 以期为粳稻育种提供一些参考信息。

收稿日期: 2007-10-12; 接受日期: 2008-02-22

基金项目: 长江学者和创新团队发展计划(No. IRT0432)和高等学校学科创新引智计划资助项目(No.B08025)

* 通讯作者。E-mail: delinhong@njau.edu.cn

1 材料和方法

1.1 植物材料

供试材料为穗角小的粳稻直立穗品种丙8979(P_1)、穗角大的弯曲穗品种C堡(P_2)以及由 P_1 和 P_2 杂交 F_2 通过单粒传法获得的349个株系组成的重组自交系(recombinant inbred line, RIL)群体。 P_1 是浙江省嘉兴市农科所选育的纯系粳稻品种(廖琴, 2001), 5月中旬在南京播种, 8月中旬抽穗, 株高90 cm, 产量较高, 但米质较差。 P_2 是由安徽省农业科学院选育的粳稻恢复系(王德正等, 2001), 生育期与 P_1 相近, 株高100 cm, 米质好, 但产量较低。RIL群体是本文通讯作者构建的, 2005年的世代为 $F_{7:8}$, 2006年为 $F_{8:9}$ 。

1.2 实验方法

1.2.1 田间种植

供试材料种植于南京农业大学江浦试验站水稻田。2005年5月8日浸种, 5月12日播种, 6月14日移栽。2006年5月9日浸种, 5月17日播种, 6月17日移栽。2年都是单本栽插; P_1 、 P_2 以及RIL群体每个株系种植3行, 每行12株; 设2次重复, 随机区组排列, 常规栽培管理。蜡熟期(抽穗后30~35天, 因稻穗大小而定)测量穗角, 每个重复亲本测量10株, RIL群体每个株系测量10株。完熟期(抽穗后40~45天), 亲本每个小区收获中间4个单株; RIL群体每个株系混收中间5株。晒干脱粒。

1.2.2 性状测定

测定的7个谷粒性状是千粒重(1000GW)、粒长(GL)、

粒宽(GW)、粒厚(GT)、长宽比(GL/GW)、长厚比(GL/GT)和宽厚比(GW/GT)。从田间每个重复中随机取出饱满稻谷1 000粒, 用千分之一天平(Sartorius BS 200 S)称重(g), 求出2次重复的平均值即为千粒重。从测定过千粒重的稻谷样品中随机取出10粒, 用游标卡尺量出每粒稻谷的长度、宽度和厚度(mm)即为粒长、粒宽、粒厚, 精确度为0.1 mm, 求出2次重复的平均值。长宽比是谷粒平均长度与平均宽度的比值。长厚比是谷粒平均长度与平均厚度的比值。宽厚比是谷粒平均宽度与平均厚度的比值。

1.2.3 数据分析

穗角与7个谷粒性状的表型相关性及遗传相关性分析采用马育华(1982)的方法。RIL群体7个谷粒性状的次数分布按照盖钩镒(2000)的方法进行整理, 遗传分析运用盖钩镒等(2003)提出的主基因+多基因混合遗传模型进行。数据整理在Excel程序上进行。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 以及成分分布参数、一阶遗传参数和二阶遗传参数的计算采用南京农业大学章元明教授提供的植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型软件进行。

2 结果与分析

2.1 2005年粳稻穗角与7个谷粒性状的相关性

表1显示, 穗角与粒厚、长厚比和宽厚比3个性状线性相关不显著。穗角与千粒重、粒长、粒宽和长宽比均呈极显著正相关, 但与粒宽和长宽比之间的决定系数分别只有0.023和0.029, 即粒宽和长宽比的变异中, 分别

表1 粳稻穗角与7个谷粒性状的表型相关系数、遗传相关系数和环境相关系数

Table 1 Phenotypic, genetic and environmental correlation coefficients of panicle angle and grain traits

Traits	1000GW	GL	GW	GT	GL/GW	GL/GT	GW/GT
Phenotypic correlation coefficients	0.384**	0.385**	0.151**	0.092	0.171**	0.018 0	0.051
Genetic correlation coefficients	0.469	0.479	0.155	0.129	0.201	0.018 2	0.074
Environmental correlation coefficients	0.008	0.005	0.138	-0.043	0.033	0.017 0	0.028

1000GW: 千粒重; GL: 粒长; GW: 粒宽; GT: 粒厚; GL/GW: 长宽比; GL/GT: 长厚比; GW/GT: 宽厚比; ** 表示1%水平显著; 后同。

1000GW means 1 000-grain weight; GL means grain length; GW means grain width; GT means grain thickness; GL/GW means length-width ratio of grain; GL/GT means length-thickness ratio of grain; GW/GT means width-thickness ratio of grain. ** indicates significant at 1% level. The same below.

只有2.3%和2.9%是由穗角的变异引起的。因此,虽然统计学上表现为极显著相关,但在生物学上这种线性相关意义不大。穗角与千粒重和粒长之间的表型相关系数分别为 $r_p=0.384^{**}$ 和 $r_p=0.385^{**}$,呈极显著正相关(两性状的散点图分别见图1和图2),决定系数分别为

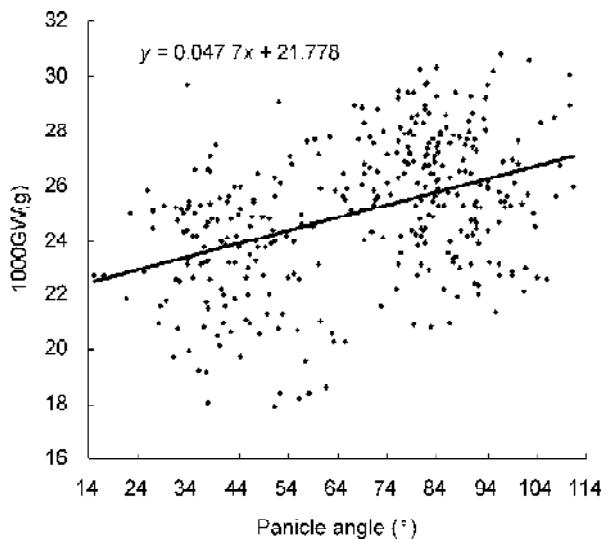


图1 丙8979/C堡组合RIL群体穗角与千粒重的散点图

Figure 1 Scattered dot of panicle angle and 1000GW in RIL population of Bing 8979/C Bao

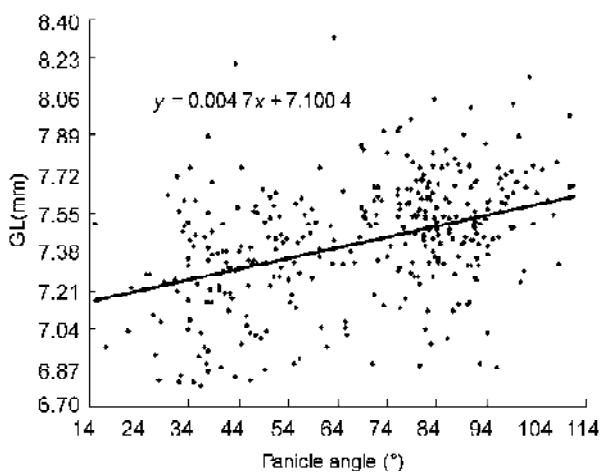


图2 丙8979/C堡组合RIL群体穗角与粒长的散点图

Figure 2 Scattered dot of panicle angle and grain length in RIL population of Bing 8979/C Bao

$R^2=0.147$ 和 $R^2=0.148$,说明在千粒重和粒长的变异中,有15%左右的变异是由穗角的变异引起的。这种极显著的线性正相关具有一定的生物学意义。

表1还显示,穗角与7个谷粒性状的任一性状的遗传相关系数均一致地大于表型相关系数,环境相关系数均较小,说明环境条件对上述性状之间相关性影响较小。

综上所述,在未经穗角选择的群体中,稗稻穗角与粒厚、长厚比和宽厚比3个性状无线性相关,与千粒重、粒长、粒宽和长宽比均有0.01水平的线性正相关,但与粒宽和长宽比的决定系数都很小,只有与千粒重和粒长的决定系数具有一定的生物学意义。即穗角大小对千粒重和粒长的影响较大,而对其它谷粒性状的影响甚微。弯曲穗品种的粒重较大以及籼稻中至今尚未发现长粒直立穗品种,可能与此有关。

2.2 P_1 、 P_2 和RIL群体7个谷粒性状次数分布及其遗传分析

表2显示,千粒重性状,2005年丙8979平均为 24.83 ± 0.11 g,C堡平均为 21.24 ± 0.06 g,RIL群体平均为 25.01 ± 2.60 g,高于高值亲本。RIL群体中存在大量千粒重高于高值亲本的株系和低于低值亲本的株系,表现连续分布且多峰,说明该组合千粒重发生了明显的超亲分离。2006年也表现相同的趋势。粒厚性状的表现与千粒重性状类似。粒长、粒宽、长宽比3个性状,RIL群体平均值介于双亲之间;长厚比性状,RIL群体平均值低于低值亲本,次数分布特点均与千粒重性状类似。

以7类38种模型配合表2千粒重次数分布求出各种遗传模型的极大似然值和AIC值(表略)。AIC值最小的模型为最适可能模型。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 和 D_n),选择最适遗传模型。结果2005年千粒重性状E-1-4模型的AIC值最小,为1 628.06;但E-1-5、E-2-4和E-2-53个模型的AIC值与之相近,都可作为备选模型。2006年备选模型是E-2-4、E-2-5、E-2-7和E-2-8。对于粒长、粒宽等另外6个性状,应用与千粒重

表2 丙8979/C 堡组合 RIL 群体 7个谷粒性状次数分布

Table 2 Frequency distributions of seven grain traits in RIL population of Bing 8979/ C Bao

		No. of plants with different 1000GW									
I	P1	16.5 - 17.5 17.5 - 18.5 18.5 - 19.5 19.5 - 20.5 20.5 - 21.5 21.5 - 22.5 22.5 - 23.5 23.5 - 24.5 24.5 - 25.5									
	P2										7
II	RILs	0	2	53	6	16	16	32	36	51	1
	P1										
II	P2										
	RILs	0	1	3	5	3	8	18	35	53	
No. of plants with different GL											
I	P1	6.48 - 6.60 6.60 - 6.72 6.72 - 6.84 6.84 - 6.95 6.95 - 7.07 7.07 - 7.19 7.19 - 7.31 7.31 - 7.43 7.43 - 7.55									
	P2										
II	RILs	0	0	6	14	21	20	36	61	71	
	P1										
II	P2										
	RILs	1	2	3	8	20	39	70	76	72	
No. of plants with different GW											
I	P1	2.92 - 2.97 2.97 - 3.03 3.03 - 3.08 3.08 - 3.13 3.13 - 3.19 3.19 - 3.24 3.24 - 3.29 3.29 - 3.34 3.34 - 3.40									
	P2										
II	RILs	1	1	3	5	17	25	36	60	53	
	P1										
II	P2										
	RILs	1	1	3	5	7	18	41	58	81	
No. of plants with different GT											
I	P1	1.85 - 1.89 1.89 - 1.92 1.92 - 1.96 1.96 - 1.99 1.99 - 2.03 2.03 - 2.07 2.07 - 2.10 2.10 - 2.14 2.14 - 2.17									
	P2										5
II	RILs	2	3	3	4	11	12	29	36	49	
	P1										
II	P2										
	RILs	0	0	0	0	0	5	3	33	52	
No. of plants with different GL/GW											
I	P1	1.91 - 1.94 1.94 - 1.98 1.98 - 2.02 2.02 - 2.06 2.06 - 2.10 2.10 - 2.13 2.13 - 2.17 2.17 - 2.21 2.21 - 2.25									
	P2										
II	RILs	1	4	6	8	20	30	45	57	58	
	P1										
II	P2										
	RILs	1	3	9	12	25	40	52	69	61	
No. of plants with different GL/GT											
I	P1	2.92 - 2.98 2.98 - 3.04 3.04 - 3.09 3.09 - 3.15 3.15 - 3.21 3.21 - 3.27 3.27 - 3.33 3.33 - 3.38 3.38 - 3.44									
	P2										
II	RILs	2	3	3	11	22	25	43	46	52	
	P1										
II	P2										
	RILs	1	3	5	17	24	47	74	65	51	
No. of plants with different GW/GT											
I	P1	1.37 - 1.39 1.39 - 1.42 1.42 - 1.44 1.44 - 1.47 1.47 - 1.50 1.50 - 1.52 1.52 - 1.55 1.55 - 1.57 1.57 - 1.60									
	P2										
II	RILs	1	1	6	14	33	73	83	60	33	
	P1										
II	P2										
	RILs	0	1	11	21	52	70	98	44	29	2

I 和 II 分别表示 2005 年和 2006 年。

I and II indicate the year 2005 and 2006, respectively.

No. of plants with different 1000GW							No. of plants	Mean±SD
25.5 - 26.5	26.5 - 27.5	27.5 - 28.5	28.5 - 29.5	29.5 - 30.5	30.5 - 31.5	31.5 - 32.5		
1							8	24.83±0.11
							8	21.24±0.06
61	42	42	22	13	5	0	349	25.01±2.60
7							8	25.31±0.18
							8	21.38±0.23
73	63	48	26	7	7	0	349	25.56±2.20
No. of plants with different GL								
7.55 - 7.67	7.67 - 7.79	7.79 - 7.90	7.90 - 8.02	8.02 - 8.14	8.14 - 8.26	8.26 - 8.38		
12	2	4					8	7.76±0.10
							8	6.90±0.08
64	34	11	6	2	2	1	349	7.43±0.27
3	3	2					8	7.75±0.08
							8	6.84±0.07
43	11	4	0	0	0	0	349	7.35±0.21
No. of plants with different GW								
3.40 - 3.45	3.45 - 3.50	3.50 - 3.56	3.56 - 3.61	3.61 - 3.66	3.66 - 3.71	3.71 - 3.77		
1	4	2	1				8	3.23±0.04
47	50	19	19	6	5	2	349	3.37±0.13
							8	3.22±0.03
4	2	2					8	3.46±0.04
68	37	17	9	2	1	0	349	3.36±0.11
No. of plants with different GT								
2.17 - 2.21	2.21 - 2.25	2.25 - 2.28	2.28 - 2.32	2.32 - 2.35	2.35 - 2.39	2.39 - 2.43		
3							8	2.16±0.02
							8	2.00±0.02
74	42	36	26	14	7	1	349	2.18±0.09
6	1	1					8	2.21±0.03
							8	2.12±0.03
100	57	58	24	14	2	1	349	2.21±0.06
No. of plants with different GL/GW								
2.25 - 2.29	2.29 - 2.33	2.33 - 2.36	2.36 - 2.40	2.40 - 2.44	2.44 - 2.48	2.48 - 2.52		
		1	2	4	1		8	2.41±0.04
							8	1.98±0.04
46	31	17	14	8	3	1	349	2.21±0.10
			1	4	3		8	2.44±0.03
							8	2.00±0.03
40	12	12	5	4	3	1	349	2.19±0.09
No. of plants with different GL/GT								
3.44 - 3.50	3.50 - 3.56	3.56 - 3.62	3.62 - 3.67	3.67 - 3.73	3.73 - 3.79	3.79 - 3.85		
	3	1	4				8	3.60±0.05
2	3						8	3.46±0.05
43	33	25	14	15	10	2	349	3.41±0.17
	1	4	3				8	3.59±0.03
3							8	3.41±0.05
31	12	7	4	5	2	1	349	3.34±0.13
No. of plants with different GW/ GT								
1.60 - 1.63	1.63 - 1.65	1.65 - 1.68	1.68 - 1.71	1.71 - 1.73	1.73 - 1.76	1.76 - 1.78		
		1	1	2	3	1	8	1.48±0.03
							8	1.43±0.02
21	11	6	2	2	2	1	349	1.54±0.05
							8	1.73±0.03
3	1	2					8	1.62±0.02
14	5	4	0	0	0	0	349	1.53±0.05

性状相同的方法选择备选模型。7个性状备选模型的极大似然值和AIC值见表3。

经适合性检验千粒重性状2年的结果都是以E-2-4模型为最适遗传模型(适合性检验结果表略)。说明该性状在丙8979/C组合表现为受2对主基因+多基因控制, 2对主基因连锁, 具有显性上位性作用。这意味着2对增效主基因在一起时, 千粒重有较大幅度的提高。表2中千粒重最大的株系高出高值亲本5 g, 推测是2对增效主基因的聚合体。

应用与千粒重性状相同的方法选择其它6个性状的最适遗传模型。结果粒长性状2年的资料均显示E-2-0模型为其最适遗传模型, 说明该性状受2对加性-上位性

主基因+多基因控制, 2对主基因连锁。RIL群体平均粒长介于双亲之间, 但有11个株系粒长超过高值亲本, 3个株系粒长低于低值亲本, 推测是双亲重组形成的2对增效基因重组体和2对减效基因重组体, 而双亲在这2对主基因上则可能是相斥型基因型。粒宽和长宽比性状的最适遗传模型均为E-1-7模型, 说明这2个性状受2对主基因+多基因控制, 2对主基因独立遗传, 具有互补作用和加性×加性的上位性作用。RIL群体中有12个株系粒宽超过高值亲本, 推测是分离出来的2对独立遗传基因分别处于显性状态的株系。粒厚性状的最适遗传模型为E-2-5模型, 说明该性状受2对主基因+多基因控制, 2对主基因连锁, 具有隐性上位性作用。分离

表3 7个谷粒性状备选模型配合表型分布的极大似然函数值和AIC值(IECM算法)

Table 3 MLV and AIC values of candidate models calculated with IECM method for seven grain traits

Traits	Model	I		II	
		MLV	AIC	MLV	AIC
1000GW	E-1-4	-808.03	1 628.06	E-2-4	-755.81
	E-1-5	-808.16	1 628.32	E-2-5	-755.81
	E-2-4	-807.19	1 628.37	E-2-7	-756.37
	E-2-5	-807.19	1 628.37	E-2-8	-756.37
GL	E-1-7	-13.24	36.48	E-1-8	73.51
	E-1-8	-13.24	36.48	E-2-0	78.88
	E-2-0	-10.08	38.16	E-2-1	77.46
	E-2-6	-11.94	37.88	G-2	74.95
GW	C-0	242.32	-474.64	E-1-7	319.88
	C-1	241.88	-475.75	E-2-0	326.26
	E-1-7	242.31	-474.63	E-2-1	326.50
	E-1-9	242.32	-474.64	E-2-6	326.50
GT	E-2-4	379.63	-745.27	C-0	505.64
	E-2-5	379.63	-745.27	E-1-9	505.38
	E-2-7	378.89	-745.78	E-2-4	506.88
	E-2-8	378.89	-745.78	E-2-5	506.88
GL/GW	C-0	342.74	-675.48	E-1-7	379.67
	E-1-7	342.74	-675.47	E-1-8	379.67
	E-1-8	342.74	-675.47	E-2-0	383.77
	E-1-9	342.74	-675.48	E-2-6	387.60
GL/GT	C-0	155.98	-301.95	E-1-9	245.38
	E-1-4	157.31	-302.62	E-2-4	252.15
	E-1-5	157.31	-302.61	E-2-7	251.36
	E-1-9	156.54	-303.07	E-2-8	251.36
GW/GT	E-2-4	569.23	-1 124.45	C-0	617.24
	E-2-6	569.24	-1 124.49	E-2-0	621.75
	E-2-7	569.21	-1 126.42	E-2-1	622.82
	E-2-8	569.21	-1 126.42	E-2-6	622.82

MLV代表极大似然函数值; AIC代表AIC值; I和II分别表示2005年和2006年。

MLV means Max-likelihood-value; AIC means Akaike's information criterion value; I and II indicate the year 2005 and 2006, respectively.

表4 7个谷粒性状最适遗传模型下的RIL群体成分分布均值、权重和标准差

Table 4 Means, weights and standard deviations of component distributions in RIL population under best-fitted genetic model for seven grain traits

Traits	Best-fitted model	Parameter	I				II			
			Component distribution of RILs							
			μ_{41}	μ_{42}	μ_{43}	μ_{44}	μ_{41}	μ_{42}	μ_{43}	μ_{44}
1000GW	E-2-4	M	24.77	27.18	21.30		24.77	27.18	21.30	
		W	0.50	0.34	0.16		0.50	0.34	0.16	
		SD	1.69	1.69	1.69		1.62	1.62	1.62	
GL	E-2-0	M	7.75	7.46	7.46	7.03	7.74	7.37	7.37	6.88
		W	0.14	0.35	0.35	0.16	0.05	0.45	0.45	0.05
		SD	0.17	0.17	0.17	0.17	0.18	0.18	0.18	0.18
GW	E-1-7	M	3.34	3.39			3.28	3.39		
		W	0.25	0.75			0.24	0.76		
		SD	0.13	0.13			0.10	0.10		
GT	E-2-5	M	1.99	2.23	2.16		2.14	2.27	2.22	
		W	0.07	0.43	0.50		0.11	0.38	0.51	
		SD	0.07	0.07	0.07		0.04	0.04	0.04	
GL/GW	E-1-7	M	2.17	2.23			2.17	2.26		
		W	0.25	0.75			0.24	0.76		
		SD	0.10	0.10			0.08	0.08		
GL/GT	E-1-9	M	3.37	3.53			3.3	3.49		
		W	0.75	0.25			0.79	0.21		
		SD	0.15	0.15			0.11	0.11		
GW/GT	E-2-6	M	1.54	1.54	1.67		1.46	1.52	1.60	
		W	0.05	0.90	0.05		0.13	0.73	0.14	
		SD	0.05	0.05	0.05		0.03	0.03	0.03	

M: 成分分布均值; W: 权重; SD: 标准差; I 和 II 分别表示 2005 年和 2006 年。

M: Mean of component distribution; W: Weight; SD: Standard deviation; I and II indicate the year 2005 and 2006, respectively.

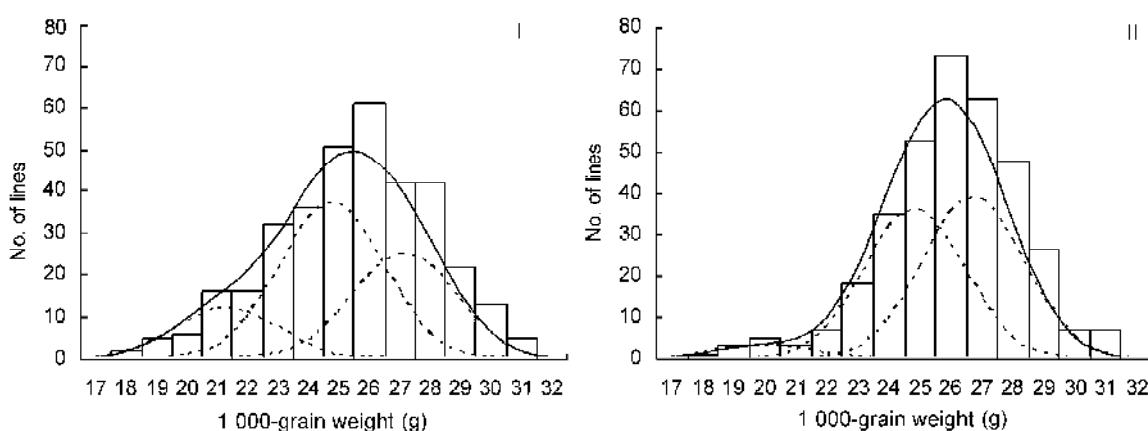


图3 丙 8979/C 堡组合 RIL 群体千粒重的次数分布和拟合混合分布及其成分分布

I 和 II 分别表示 2005 年和 2006 年

Figure 3 Frequency distribution, fitted mixed distribution and its component distribution for 1000GW of RIL population in the cross Bing 8979/C Bao

I and II indicate the year 2005 and 2006, respectively

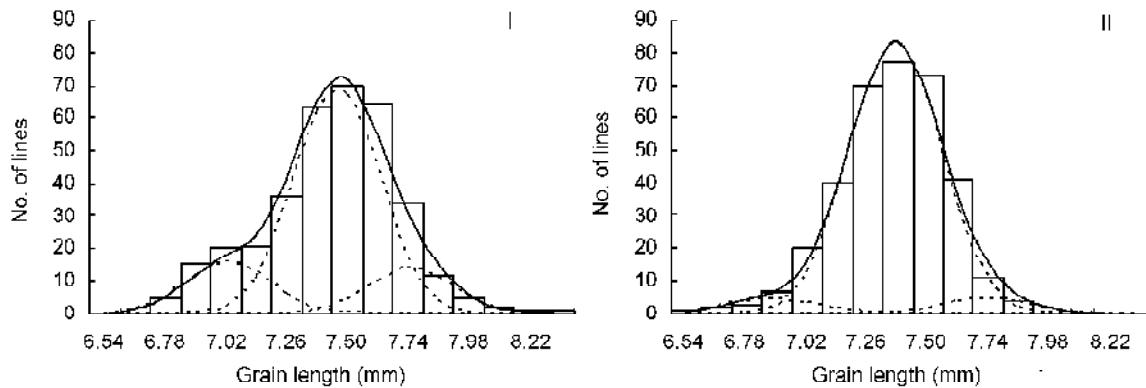


图4 丙8979/C 堡组合 RIL 群体粒长的次数分布和拟合混合分布及其成分分布

I 和II 分别表示2005年和2006年

Figure 4 Frequency distribution, fitted mixed distribution and its component distribution for GL of RIL population in the cross Bing 8979/C Bao

I and II indicate the year 2005 and 2006, respectively

表5 RIL 群体7个谷粒性状遗传参数的估计值

Table 5 Estimates of genetic parameters for 7 grain traits in RIL population

Trait	Estimate value														
	1000GW		GL		GW		GT		GL/GW		GL/GT		GW/GT		
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	
1st order parameter	m	24.51	24.55	7.32	7.21	3.36	3.34	8.63	2.22	2.20	2.21	3.45	3.39	1.58	6.11
	d													-0.03	-0.14
	d_a	0.26	2.16	0.18	0.12			-0.10	-0.01						
	d_b	2.94	2.42	0.18	0.12			-0.24	-0.07						
	i			-0.03	-0.12									0.03	0.01
	i^*					-0.05	-0.11			-0.03	-0.05	0.08	0.10		
2nd order parameter	s_p^2	6.75	4.84	0.07	0.04	0.02	0.11	0.01	0.004	0.01	0.09	0.10	0.02	0.003	0.003
	s_{mg}^2	3.91	2.62	0.04	0.02	0.002	0.02	0.004	0.001	0.001	0.02	0.09	0.01	0.002	0.002
	s_{pg}^2	2.84	2.18	0.02	0.01	0.01	0.09	0.004	0.001	0.01	0.07	0.01	0.002	0.0004	0.0004
	$h_{mg}^2(\%)$	57.89	54.15	58.97	53.78	14.16	16.31	46.11	38.68	7.16	26.15	90.39	79.87	53.02	71.43
	$h_{pg}^2(\%)$	42.00	45.00	28.89	32.39	81.52	82.62	48.23	39.62	77.99	73.03	8.19	9.89	14.87	12.83

s_p^2 : 表型方差; s_{pg}^2 : 多基因方差; s_{mg}^2 : 主基因方差; $h_{mg}^2(\%)$: 主基因遗传率; $h_{pg}^2(\%)$: 多基因遗传率。I 和II 分别表示2005年和2006年。

s_p^2 : Phenotypic variance; s_{pg}^2 : Polygene variance; s_{mg}^2 : Major gene variance; $h_{mg}^2(\%)$: Major gene heritability; $h_{pg}^2(\%)$: Polygene heritability. I and II indicate the year 2005 and 2006, respectively.

后代中不会出现双隐性造成的谷粒特别薄的株系。长厚比性状的最适遗传模型为E-1-9模型, 说明该性状受2对主基因+多基因控制, 2对主基因独立遗传, 具有抑制作用和加性×加性的上位性作用。宽厚比性状的

最适遗传模型为E-2-6模型, 说明该性状受2对主基因+多基因控制, 2对主基因连锁, 具有累加作用和加性×加性的上位性作用。比值性状的变异既受分子性状的影响, 也受分母性状的影响, 其遗传解释比直接测定

性状复杂。

比较千粒重、粒长、粒宽、粒厚4个直接测定性状的遗传方式, 它们都是受2对主基因+多基因控制的, 而且除粒宽性状外, 2对主基因都是连锁遗传的, 但2对主基因的互作方式各不相同。从生物学本身来看, 粒长、粒宽、粒厚的乘积是谷粒体积, 体积大的千粒重大, 这4个性状之间存在一定的内在联系。但各性状的2对主基因是否在染色体的相同位置或相邻位置有待进一步研究。

RIL群体7个谷粒性状在各自最适遗传模型下的成分分布均值、权重和标准差详见表4。粒宽、长宽比和长厚比3个性状在RIL群体中有2个成分分布, 千粒重、粒厚和宽厚比3个性状有3个成分分布, 粒长有4个成分分布。千粒重和粒长2个性状分别在其最适遗传模型下理论分布拟合曲线与实际分布曲线如图3和图4所示。粒长性状有4个成分分布, 但第2和第3个成分分布重叠, 因此只表现出3个峰。

2.3 谷粒性状的遗传参数估计

表5中的一阶参数显示, 2005年, 千粒重和粒厚2个性状, 均是 $|d_a| > |d_b|$, 说明这2个性状均是第1对主基因的加性效应大于第2对主基因的加性效应。粒长性状, $|d_a| = |d_b|$ 以及 $|d_a| + |d_b| > |i|$, 说明控制粒长性状的2对主基因的加性作用相等且加性效应要大于上位性效应。宽厚比性状, $|d_a| > |i|$, 说明控制宽厚比性状的加性效应大于上位性效应。从表5还可看出, 2006年各个性状的一阶参数估计值与2005年的结果相近。

从表5中的二阶参数看, 2年的资料均显示, 千粒重、粒长、长厚比和宽厚比4个性状均是主基因遗传率大于多基因遗传率, 说明这4个性状均以主基因遗传为主; 粒宽、粒厚和长宽比3个性状则是多基因遗传率大于主基因遗传率, 说明这3个性状均以多基因遗传为主。

3 讨论

本研究的一个重要发现是水稻穗角与谷粒长度呈极显著

的线性正相关。这个发现解释了为什么迄今穗角小的直立穗品种都是粳稻品种而没有谷粒长的直立穗籼稻品种这一现象。谷粒长的籼稻稻穗直立不起来可能与穗颈大小维管束有关(章志宏等, 2002; 朱春杰等, 2007)。另外还发现穗角与谷粒千粒重之间呈极显著正相关, 这一结果与贾宝艳等(2004)利用经过穗角选择的品种群体研究结果一致, 与周维永等(2006)利用直立穗品系G83与培矮64S的杂种F₂群体的研究结果也一致。由此看来弯曲穗的千粒重大于直立穗的千粒重具有一定的普遍性。本研究没有发现穗角与粒厚、穗角与长厚比、穗角与宽厚比之间的显著相关性; 穗角与粒宽、穗角与长宽比的正相关虽达极显著水平, 但它们的决定系数都小于3%, 生物学意义不大。因此, 在分离群体中是可以按照育种目标对穗角、粒宽、粒厚、长宽比、长厚比和宽厚比几个性状同时进行选择的。

本研究遗传分析表明, 千粒重、粒长、粒宽、粒厚4个直接测定性状均受2对主基因+多基因控制, 除粒宽性状外, 2对主基因都是连锁遗传的。已知在第2和第8染色体上分别定位了1个控制粒重性状的主基因GW2和GW8.1, 并且GW2已被克隆(Xie et al., 2006; Song et al., 2007), 证明确实存在控制粒重性状的主基因。至于本研究中控制粒重性状的2对主基因是连锁的而不是分布在不同染色体上的独立遗传基因, 可能与实验材料有关, 也可能与本研究只根据表型数据分析有关, 还可能与基因互作有关。同样, 已知粒长性状的主基因GL-3已被精确定位于SSR标记RMw357和RMw353之间87.5 kb的范围内(Wan et al., 2006), 相信未来还会有粒长主基因被定位和克隆。粒宽和粒厚性状尚无主基因被定位和克隆的报道, 本研究初步表明这2个表型上呈连续变异的性状亦有主基因在起作用, 正如每穗颖花数等连续性变异性状一样(刘金波和洪德林, 2005; 陈献功等, 2006; 江建华等, 2007)。长宽比、长厚比和宽厚比这些性状比值的大小既受分子性状的影响, 也受分母性状的影响, 其遗传分析结果不如直接测定性状那样容易解释, 本研究结果仅供参考。同时也作为一个问题, 即比值性状、百分率性状(如结实率)应怎样进行遗传分析更加合理, 提出来供同行们讨论。

参考文献

- 陈献功, 刘金波, 洪德林 (2006). 粳稻直立穗与弯曲穗3个杂交组合6个世代穗角和每穗颖花数的遗传分析. 作物学报 **32**, 1143-1150.
- 符福鸿, 王丰, 黄文剑, 彭惠普, 伍应运, 黄德娟 (1994). 杂交水稻谷粒性状的遗传分析. 作物学报 **20**, 39-45.
- 盖钧镒 (2000). 试验统计方法 (第3版). 北京: 中国农业出版社. pp. 99-126, 157-189.
- 盖钧镒, 章元明, 王建康 (2003). 植物数量性状遗传体系. 北京: 科学出版社. pp. 63-71, 120-126.
- 贾宝艳, 蒋文春, 王术, 赵新华, 王伯伦 (2004). 粳稻品质与穗部性状关系的研究. 沈阳农业大学学报 **35**, 340-345.
- 江建华, 郭媛, 陈献功, 徐红梅, 侯一甲, 洪德林 (2007). 粳稻穗角与稻米品质的相关性及稻米品质遗传分析. 遗传 **29**, 714-724.
- 江建华, 洪德林 (2007). 粳稻碾磨品质与植株农艺性状相关性研究. 中国稻米 **2**, 30-32.
- 李余生, 王州飞, 唐海娟, 管荣展, 张红生 (2006). 太湖流域粳稻地方品种产量相关性状的遗传分析. 中国水稻科学 **20**, 272-276.
- 廖琴 (2001). 全国农作物审定品种 (1996-1998). 上册: 粮食作物. 北京: 西苑出版社. pp. 44-44.
- 刘金波, 洪德林 (2005). 粳稻穗角和每穗颖花数的遗传分析. 中国水稻科学 **19**, 223-230.
- 吕文彦, 曹萍, 邵国军, 曹炳晨 (1997). 辽宁省主要水稻品种品质性状研究. 辽宁农业科学 **5**, 7-11.
- 马丽莲, 郭龙彪, 钱前 (2006). 水稻大粒种质资源和遗传分析. 植物学通报 **23**, 395-401.
- 马育华 (1982). 植物育种的数量遗传学基础. 南京: 江苏科学技术出版社. pp. 334-341.
- 石春海, 申宗坦 (1995). 早籼粒形的遗传和改良. 中国水稻科学 **9**, 27-32.
- 王德正, 王守海, 李成荃, 罗彦长 (2001). 安徽省杂交粳稻的研究与利用. 安徽农业科学 **29**, 12-15.
- 熊振民, 孔繁林 (1982). 水稻粒重的超亲遗传及其在育种中的应用. 浙江农业大学学报 **8**, 17-25.
- 徐正进, 陈温福, 马殿荣, 吕英娜, 周淑清, 刘丽霞 (2004). 稻谷粒形与稻米主要品质性状的关系. 作物学报 **30**, 894-900.
- 杨杰, 仲维功, 张兆兰, 宋小禄, 陈志德, 吉健安 (1999). 江苏省粳稻的品质现状与改良策略. 江苏农业科学 **3**, 6-8.
- 章志宏, 陈明明, 唐俊, 胡中立 (2002). 水稻穗颈维管束和穗部性状的遗传分析. 作物学报 **28**, 86-89.
- 周维永, 白德朗, 杨新庆, 李小勇, 刘宇锋, 陈英之, 韦鹏霄, 岑秀芬, 冯斗, 李荣柏 (2006). 水稻直立穗型的遗传及其对籼稻农艺性状的影响. 广西农业科学 **37**, 490-493.
- 朱春杰, 徐海, 郭艳华, 王嘉宇, 刘宏光, 徐正进 (2007). 籼粳交重组自交系亚种属性判别及维管束性状的变异. 中国水稻科学 **21**, 619-624.
- Mckenzie KS, Rutger JN** (1983). Genetic analysis of amylase content, alkali spreading score, and grain dimensions in rice. *Crop Sci* **23**, 306-313.
- Song XJ, Wei H, Min S, Zhu MZ, Li HX** (2007). A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet* **39**, 623-630.
- Wan XY, Wan JM, Jiang L, Wang JK, Zhai HQ, Weng JF, Wang HL, Lei CL, Wang JL, Zhang X, Cheng ZJ, Guo XP** (2006). QTL analysis for rice grain length and fine mapping of an identified QTL with stable and major effects. *Theor Appl Genet* **112**, 1258-1270.
- Xie XB, Song MH, Jin FX, Ahn AN, Suhs JP, Hwang HG, Mccouch SR** (2006). Fine mapping of a grain weight quantitative trait locus on rice chromosome 8 using near-isogenic lines derived from a cross between *Oryza sativa* and *Oryza rufipogon*. *Theor Appl Genet* **113**, 885-894.

Correlation Between Panicle Angle and Grain Traits, and Genetic Analysis of Grain Traits in Japonica Rice (*Oryza sativa*)

Jianhua Jiang, Delin Hong*, Yuan Guo, Qiwu Zhang

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

Abstract Cultivars of japonica rice (*Oryza sativa*) with small panicle angle have high yield and poor quality. Grain traits are associated with both yield and quality. To offer useful information for breeding cultivars with both high yield and good quality, we investigated the correlation between panicle angle and seven grain traits of Bing 8979 (erect panicle; P₁), C Bao (curved panicle; P₂) and 349 recombinant inbred lines derived from the cross P₁×P₂. Coefficients of linear correlation between panicle angle and the seven grain traits were calculated, and genetic patterns were analyzed by mixed major-gene plus polygene inheritance models. No significant linear correlation was found between panicle angle (PA) and grain thickness (GT), PA and grain length/GT (GL/GT), and PA and grain width/GT (GW/GT). A significant linear correlation was found between PA and 1 000-grain weight (1000GW), PA and GL, PA and GW, and PA and GL/GW ($P < 0.01$). Genetic analysis revealed that the seven grain traits were controlled by two major genes plus polygenes. Interactions of the two major genes varied with the traits. The traits 1000GW, GL, GL/GT and GW/GT were mainly controlled by the two major genes, and GW, GT and GL/GW were mainly governed by polygenes.

Key words correlation, genetic analysis, grain traits, japonica rice, panicle angle

Jiang JH, Hong DL, Guo Y, Zhang QW (2009). Correlation between panicle angle and grain traits, and genetic analysis of grain traits in japonica rice (*Oryza sativa*). *Chin Bull Bot* **44**, 167–177.

* Author for correspondence. E-mail: delinhong@njau.edu.cn

(责任编辑: 刘慧君)