

· 专题论坛 ·

复粒稻种质资源及其遗传育种利用

张现伟¹, 李经勇^{1*}, 郑家奎², 唐永群¹, 雷祖燕³, 程杨¹, 姚雄¹

¹重庆市农业科学院, 重庆 402160; ²四川省农业科学院, 德阳 618000; ³重庆科技学院, 重庆 401331

摘要 水稻(*Oryza sativa*)是世界上最重要的粮食作物之一,也是单子叶植物发育分子生物学的理想模式植物。穗部形态是影响水稻产量的重要因素,也是当前水稻遗传改良和发育生物学的热点之一。复粒稻是发生于水稻穗粒部的一种突变体材料,在形态上可分为小穗簇生型和颖壳多雌型两种,有自然突变、杂交变异和理化诱变等多种来源途径。作为一种特异的水稻种质资源,复粒稻在水稻新材料创建、复粒型新品种选育、改善杂交制种结实性及探讨单子叶植物成花机理等方面具有重要的研究价值,对创造复粒新型育种材料、提高穗着粒密度及穗粒数、有效缩短穗长度、改良水稻植株性状及提高产量等都具有重要意义。该文综述了复粒稻的资源类型、来源途径、遗传分析、基因定位及其育种利用价值等方面的研究进展,并提出了今后的研究方向,以期水稻遗传育种提供参考。

关键词 复粒稻, 种质资源, 遗传分析, 基因定位, 育种

张现伟, 李经勇, 郑家奎, 唐永群, 雷祖燕, 程杨, 姚雄 (2013). 复粒稻种质资源及其遗传育种利用. 植物学报 48, 438–446.

水稻(*Oryza sativa*)产量在经历了矮化育种和杂交稻育种两次大的飞跃后,便一直徘徊不前。种质资源是水稻新材料创建的基础,突破性育种成就依赖于种质资源的创新及关键性基因的发掘和利用。回顾水稻育种的发展历程,每一次重大突破都与水稻优异种质资源的发掘和利用有着密切的联系(韩龙植和曹桂兰, 2005)。充分利用特异的种质资源是水稻育种取得突破的重要前提(宋冰, 2006; 宫李辉等, 2011)。

复粒稻是发生于水稻穗粒部的一种特异突变体,具有重要的育种利用价值。创建穗着粒密度大且穗粒数多的复粒稻育种材料,对有效缩短穗长度、改良水稻植株性状、增强抗逆性及提高单产等都具有重要意义。有关复粒稻的研究,美国学者Jodon(1957)发现一种“簇生穗(clustered spikelets)”的突变,即在主穗轴和一次枝梗顶端的小枝梗上着生2–3朵颖花的簇生型复粒稻,此复粒稻作为一种新的种质资源引起了国内外遗传学者和水稻育种家的广泛关注。Nagao和Takahashi(1963)、陈红旗等(2002)、Thanga等(2004)及田翠等(2010)分别对复粒稻簇生性进行了遗传分析,并进一步就复粒性状进行了功能基因定位。颖壳多雌型是复粒稻的另一种形态类型,表现为多子房、

多柱头,并在一粒稻谷中生有多粒米(Chu et al., 2006)。目前,报道较多的有*fon1*(Suzaki et al., 2004; Moon et al., 2006)、*fon2*(Suzaki et al., 2006, 2009)、*fon3*(Jiang et al., 2005, 2007)、*fon4*(Chu et al., 2006)和*fon5*(张向前等, 2008)等。陈红旗等(2002)、李云武等(2008)和罗伟雄等(2011)也先后发现并研究了不同来源类型的多雌型复粒稻。目前,国内外遗传育种工作者的研究多集中在复粒稻的资源类型、遗传分析和基因定位等方面,对育种利用等的研究则相对较少,且命名不统一,也缺乏系统的总结。本文重点综述了国内外在复粒稻类型、产生方式及遗传育种等方面的研究,以期今后复粒稻的深入研究提供有益的参考。

1 复粒稻的类型

复粒稻按形态差异可分为颖壳多雌型和小穗簇生型两种(表1)。两种形态的复粒稻又分别具有自然突变型、杂交变异型和理化诱变型等多种来源类型。

1.1 颖壳多雌型复粒稻

颖壳多雌型复粒稻是指在一粒稻谷(颖果)中,有多粒

收稿日期: 2012-11-26; 接受日期: 2013-01-18

基金项目: 重庆市科技攻关计划(No.cstc2012ggB80005, No.cstc2012ggC80002, No.cstc2012ggB80004)

* 通讯作者。E-mail: ljj@cqagri.gov.cn

米(由多个雌蕊产生), 故也称多雌型复粒稻(图1)。现已发现的多雌型复粒稻又可分为双子房、多雌蕊和雄蕊雌蕊化等类型。复粒稻突变体 $tom1$ (Wang et al., 2000)、 $mp1$ 、 $mp2$ 、 $mp3$ (姜丽, 2003)、 $K940$ (李云武等, 2008)、 $mf1$ (李云峰等, 2011)、 POS (蔡美双, 2009)、农家复粒稻品种(李亚非, 2007)、 $fon1$ (Suzaki et al., 2004)、 $fon2$ (Nagasawa et al., 1996)、 $fon3$ (Jiang et al., 2005, 2007)、 $fon4$ (Chu et al., 2006)、 $fon5$ (张向前等, 2008)、 $fon6$ (罗伟雄等, 2011)、 $fon(t)$ (李云, 2006)和 ah (张全芳, 2007)等均为来源不同的多雌型复粒稻, 表现为每朵小花具多个雌蕊、多子房和多柱头, 成熟种子内具2个或多个正常饱满的米粒。其中, TOR (文雯等, 2007)、 lh (张绪梅, 2003)、 $fon(t)$ (Li et al., 2007)、 $mf1$ (李云峰等, 2004)和 $ISM(t)$ (周明镜等, 2011)等是在种间杂交后代中发现的复粒稻; $mp3$ 和 mh (张绪梅, 2003)则来源于籼稻和粳稻的杂交后代; $fon6$ (文雯等, 2007; 罗伟雄等, 2011)和 POS (蔡美双, 2009)是利用理化方法分别处理籼稻品种台中65和明恢86后, 从组培后代中发现的多雌型复粒稻。

1.2 小穗簇生型复粒稻

小穗簇生型复粒稻是发生于水稻穗部的一种突变体材料, 小穗簇生是指主穗轴和枝梗顶端颖花与下面的颖花着生在一起(图2)。按复粒着生差异性, 又可分为顶小穗三粒突变型和顶小穗双粒突变型两种。Jodon (1957)、Nagao和Takahashi(1963)、郑雷英(2002)、郑雷英等(2003)、周鹏(2009)及田翠等(2010)所用研究材料均为顶小穗3粒突变型复粒稻, 形态上表现为在单位复小穗的基部丛生2-3个小穗, 簇生的籽粒大小无明显差异, 呈W形, 一般以每穗上第1次枝梗的顶端着生的多小穗表现型最稳定、最典型。复粒稻 TS (张艳丽等, 2010)和 $R4284$ (李经勇和唐永群, 2012)为顶小穗双粒突变体。从来源类型上看, 我们最早认识的复粒稻来源于自然突变。Nagao和Takahashi(1963)、李亚非(2007)及田翠等(2010)研究所选用的复粒稻材料均来源于自然突变。顶小穗双粒突变型复粒稻 $R4284$ (李经勇和唐永群, 2012)和 $CI-dz$ (周鹏, 2009)来源于品种间的杂交后代, 分别由籼稻恢复系渝恢7109与渝恢2100、籼稻保持系抗丰B与金谷B杂交产生。稗草复粒稻(李经勇和唐永群, 2012)和



图1 颖壳多雌型复粒稻的花期形态(周明镜等, 2011)

Figure 1 Florescence configuration of multi-pistil rice (from Zhou et al., 2011, in Chinese)



图2 小穗簇生型复粒稻的穗粒形

Figure 2 Ear characteristics of clustered spikelets rice

复粒稻 $K940$ (李云武等, 2008)则来源于远缘杂交后代。郑雷英(2002)利用理化诱变的方法处理粳稻品种中花11, 也选育出了簇生型复粒稻。

2 遗传分析与基因定位

2.1 遗传分析

2.1.1 多雌型遗传

已报道的复粒稻突变体见表2。李云峰等(2004)和李

表1 复粒稻的分类

Table 1 Category of multiple grain rice

形态类型	类别	形态特征	发生部位	复粒特征	雌蕊子房	育性/结实性	来源途径	来源类型
小穗簇生型	顶小穗2粒簇生型	发生于水稻穗部, 在一次枝梗或二次枝梗顶端丛生2粒、3粒	穗部枝梗	籽粒簇生	单	正常	自然突变	自然突变型
	顶小穗3或多粒簇生型	或多粒稻谷的现象, 簇生籽粒间呈W形。					杂交变异	品种间杂交型 亚种间杂交型
颖壳多雌型	多子房、多雌蕊型 雄蕊 雌蕊化型	发生于稻谷或颖果中, 表现为每朵小花具有多个雌蕊、多子房、多柱头, 成熟种子内具有2个或多个米粒。	颖壳内	颖壳多米	双或多	正常或异常	理化诱变	远缘杂交型 诱变因子处理型 组培变异型

云武等(2008)分别对多雌蕊复粒稻 $mf1$ 和 $K940$ 进行了遗传分析, 研究结果表明两个突变体均受1个隐性基因控制, 表现出稳定的遗传特性。张向前等(2008)和罗伟雄等(2011)先后在水稻品种中花11和台中65的后代中筛选到多雌型复粒稻突变体 $fon5$ 和 $fon6$, 主要表型为双子房, 多柱头, 7–8枚雄蕊, 研究发现这两个突变表型均受1对隐性核基因控制。罗洪发(2006)研究复粒稻雄蕊雌蕊化突变体 $ps1$ 和 $ps2$ 的遗传特征时发现, $ps1$ 和 $ps2$ 均由隐性单基因控制。姜丽(2003)、张绪梅(2003)、吴先军等(2004)、文雯等(2007)、李耘等(2008)和毛毕刚等(2008)也一致认为, 多雌型复粒稻受单隐性基因控制。由此可见, 多雌型复粒稻的遗传主要受1对隐性基因控制。

2.1.2 簇生型遗传

自然突变型复粒稻表现为2–3朵颖花在主穗轴和枝梗的顶端着生在一起, 经典遗传分析表明, 该性状由单基因控制, 表现为部分显性, 相关基因被命名为 Cl , 定位于第6染色体上(Kinoshita, 1990; 董凤高等, 1994)。肖巧珍(2007)和田翠等(2010)的研究也发现复粒稻的簇生性状由不完全显性单基因控制。陈红旗等(2002)对不同来源的簇生穗突变体进行了初步分析, 揭示了理化诱变产生的复粒稻相关基因可能与 Cl 基因不同, 并认为簇生型除受主基因控制外, 还受修饰基因的影响。张毅等(2005)用簇生型亲本Z1820等构建遗传分析群体, 发现簇生型符合单基因不完全显性遗传, 部分群体的遗传表现有所偏离。张艳丽等(2010)对复粒稻 TS 进行遗传分析, 发现顶小穗双粒

簇生性状受1对隐性基因控制。综上所述, 顶小穗3粒复粒稻主要受不完全显性基因控制, 而顶小穗双粒复粒稻则受隐性基因控制。

2.2 基因定位

2.2.1 多雌型定位

姜丽(2003)利用SSR和CAPS等分子标记将复粒基因 $mp3$ 定位在第11染色体短臂上, 该基因位于SSR标记RM209和CAPS标记L1之间, 其遗传距离分别为10.30 cM和0.90 cM。张向前等(2008)利用 F_2 群体对 $fon5$ 进行基因定位, 发现其与第6染色体上的SSR标记RM400和RM412连锁, 遗传距离分别为10.5 cM和1.6 cM; 之后, 进一步在两标记间发展了6个新的Indel标记, 将该基因精细定位于116 kb区间。蔡美双(2009)将单基因控制的复粒稻隐性突变体 POS 候选基因精细定位在1号染色体PAC克隆P0408F06上的2个SSR标记RM462与RM84之间约57 kb范围内, 在突变体中该基因缺失了8 054 bp。罗伟雄等(2011)以 $fon6/3037$ 的 F_2 代分离群体作为定位群体, 利用STS标记将与突变性状相关的基因定位于第6染色体短臂上STS标记PL4和PL5之间约480 kb的范围内。多雌型复粒稻基因定位的结果差异较大, 反映了多雌型复粒稻的类型多样, 这为研究以水稻为代表的单子叶植物的成花机理及分子遗传机制提供了丰富的资源条件。

2.2.2 簇生型定位

在Jodon(1957)发现“簇生穗”复粒稻的基础上,

表2 已报道的复粒稻突变体

Table 2 The reported mutation of multiple-grain rice

突变体名称	遗传特征	基因位点	染色体定位	所属类型	参考文献
<i>lh</i>	1对隐性基因控制	RM157	3	多雌型	张绪梅, 2003
<i>mh</i>	1对单隐性基因控制	RM282–RM157	3	多雌型	张绪梅, 2003
<i>mp3</i>	单隐性基因控制	RM209–L1	11	多雌型	姜丽, 2003
<i>LRS</i>	单隐性基因控制	–	–	多雌型	吴先军等, 2004
<i>mf1</i>	1个隐性单基因控制	PSSR3–RM7576	3	多雌型	李云峰, 2004, 2011
<i>font</i>	单隐性基因控制	RM510–RM587	6	多雌型	李云, 2006
<i>spp1</i>	1个隐性基因控制	RM239–RM216	10	多雌型	李云, 2006
<i>mp2</i>	1对隐性基因控制	–	6	多雌型	Moon et al., 2006
<i>ps1</i>	隐性单基因控制	RM6470–RM1141	1	多雌型	罗洪发, 2006
<i>ps2</i>	隐性单基因控制	RM1152–RM128	1	多雌型	罗洪发, 2006
<i>TOR</i>	单隐性基因控制	–	–	多雌型	文雯等, 2007
<i>ah</i>	1对隐性基因控制	RM463–RM17	12	多雌型	张全芳, 2007
<i>K940</i>	隐性基因控制	–	–	多雌型	李云武等, 2008
<i>lfl</i>	单隐性基因控制	–	–	多雌型	李耘等, 2008
<i>fon5</i>	1对隐性核基因控制	RM400–RM412	6	多雌型	张向前等, 2008
<i>OsJAG</i>	1对隐性基因控制	I1053–RM6470	1	多雌型	王希挺, 2008
<i>pos</i>	单隐性基因控制	RM462–RM84	1	多雌型	蔡美双, 2009
<i>dcr</i>	1对隐性核基因控制	RM26931–RM27289	11	多雌型	张鲁君, 2010
<i>fon6</i>	1对隐性基因控制	PL4–PL5	6	多雌型	罗伟雄等, 2011
<i>ISM(t)</i>	1对隐性基因控制	RM3183–RM3827	6	多雌型	周明镜等, 2011
麦颖稻	不完全显性单基因控制	–	–	簇生型	陈红旗等, 2002
<i>Cl</i>	不完全显性单基因控制	R0674E–C12560	6	簇生型	郑雷英等, 2003
<i>Z1820</i>	单基因不完全显性遗传	RM7434–RM5957	6	簇生型	张毅等, 2005, 2006
稗草复粒稻	单基因不完全显性遗传	–	–	簇生型	李经勇和唐永群, 2012
<i>Cl-dz</i>	1对隐性基因控制	RM1340–RM6036	6	簇生型	周鹏, 2009
<i>Cl</i>	1对不完全显性基因控制	RM20300–RM7434	6	簇生型	田翠等, 2010
<i>TS</i>	1对隐性基因控制	–	–	簇生型	张艳丽等, 2010

Nagao和Takahashi(1963)对复粒性状进行了遗传分析, 并进一步将复粒基因*Cl*定位在水稻的第6染色体上。郑雷英等(2003)对来源于国际水稻研究所的*Cl*基因进行了分子标记, 初步将其定位在第6染色体的CAPS标记CK0214和SS0324之间; 为了进一步精细定位*Cl*位点, 在CK0214和SS0324之间发展了5个CAPS标记, 将*Cl*精细定位在R0674E和C12560两个标记之间, 遗传距离分别为0.2 cM和2.1 cM。田翠等(2010)的研究也发现, 第6染色体的SSR标记RM-454、RM20300、RM7434、RM162与簇生型基因*Cl*连锁, 与*Cl*的遗传距离分别为3.85 cM、1.19 cM、4.29 cM和4.33 cM。根据Gramene网站上这几个引物已测得的遗传位点, 将*Cl*基因定位于RM20300和RM-7434之间。从目前的研究结果来看, 关于簇生型复粒

稻基因定位的研究结果比较一致, 复粒基因均定位在第6染色体上, 这与材料的选择有关。该类型复粒稻的基因定位研究所用复粒稻主要来源于自然变异, 且都是顶小穗3粒簇生型复粒稻。

3 复粒稻的利用价值

复粒稻作为一种特异的水稻种质资源, 在以水稻为代表的单子叶植物成花机理的研究、水稻新材料创建、复粒型新品种选育及水稻杂交制种等方面都具有重要的利用价值。

3.1 研究水稻成花机理

花器官发育的分子遗传机制是目前植物发育生物学的研究热点之一(Jack, 2004; Yamaguchi et al.,

2006)。复粒稻等花发育突变体的获得和研究,在揭示单子叶植物花发育相关基因的作用及其相互关系,探明植物生殖发育,特别是花发育的奥秘中起了十分重要的作用(薛大伟, 2006; Li et al., 2010)。Thanga等(2004)、Chu等(2006)、Suzaki等(2006, 2009)和Lee等(2007)以复粒稻为实验材料,对水稻的成花调控基因和调控机理进行了相关研究,并取得了重要进展。复粒稻突变体*TOM1*基因已被定位于第1染色体上(Wang et al., 2000); *mp2*和*mp3*(Librojo and Khush, 1986; 姜丽, 2003)基因也分别被定位在第6和第11染色体上; *fon2*(Nagasawa et al., 1996)、*fon3*(Jiang et al., 2005, 2007)、*fon4*(Chu et al., 2006)、*fon5*(张向前等, 2008)和*fon6*(罗伟雄等, 2011)等也先后被定位分析或克隆到基因。蔡美双(2009)在对复粒稻突变体*POS*候选基因精细定位的基础上,进一步鉴定出*POS*候选基因是一个编码C2H2zinc-finger蛋白的转录因子,与拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)*JAG*基因同源。李云(2006)基于对复粒稻突变体基因的定位分析,提出*fon(t)*为一个新的影响水稻花器官数目的基因,可能在调控第3、4轮花器官数目上起着重要作用。此外,根据研究分析*fon(t)*能决定浆片的表达,可能维持部分花发育中的B类功能基因的活性。*Spp1*基因可能对水稻中控制花器官发育的A类和B类基因的活性具有调控作用。进一步研究复粒稻,对深入了解水稻花发育调控的分子机制等具有重要意义。

3.2 创建新资源材料

复粒稻作为一种具重要育种价值的突变体资源,在水稻新材料创建上被广泛应用。刘表喜(1987)利用多雌型复粒稻资源选育复粒稻不育系,从而在制种上有效提高了异交结实率和制繁种产量。李经勇和唐永群(2012)利用稗草复粒稻通过籼籼和籼粳杂交等途径,创建了R10277及偏粳型复粒稻等一批具有复粒性高、结实性好和品质优等优良性状的恢复性水稻新材料和种间育种资源。其中,稗草复粒稻是使用花粉管通道技术将属间植物稗草基因导入到优质恢复系材料选育而成,带有水稻属间植物稗草基因。该复粒稻在水稻新材料创建上的应用,对有效利用外源有利基因创建亲缘关系远的亲本材料及利用远缘杂种优势,均具有一定的研究价值。

3.3 选育复粒稻新品种

复粒稻作为一种新的水稻种质资源,在水稻新品种选育上有两个方向:(1)选育常规水稻新品种,尤其是选育功能稻新品种;(2)通过创建恢复性和不育性材料,选育复粒度高的复粒稻新品种。目前通过审定的水稻新品种,尤其是复粒杂交稻品种尚未见报道。张现伟等(2012)将稗草复粒稻与北方粳稻杂交,从亚种间杂交分离群体中选育出株叶性状优良、结实性好且品质优的籼粳杂交型复粒稻株系;通过多代自交,该株系已经能够稳定遗传,可作为复粒稻常规新品种推出,且对进一步挖掘其杂交育种价值具有重要意义。此外,在该籼粳后代分离群体中还发现了籼粳型红米和籼粳型黑米,这为功能稻新品种选育奠定了种质基础。本课题组利用已选育出的复粒型恢复系与不育系测配,选配出了综合性状优良的复粒稻新组合。

3.4 改善制种结实性

不育系制繁种产量低阻碍了杂交水稻的发展,利用复粒稻培育复粒型不育系是解决该问题的一个重要途径(尹林等, 1993)。前人已探究了利用复粒稻的优势改善杂交制种的结实性。刘表喜(1987)利用多雌型复粒稻不育系(具多个柱头和多个子房)容易接受外来花粉的优势培育复粒型不育系,在制种上有效提高了异交结实率和制繁种产量。复粒稻1朵颖花可结多个种子,利用复粒水稻不育系制繁种,可有效提高种子的成苗基数、增加籽粒数、降低粒重,进而提高繁殖系数。尹林等(1993)在研究复粒稻的复粒频率与复芽率时发现,复粒稻中的2籽和3籽均具发芽能力,粳型复粒稻的复芽率增加率显著高于籼型材料,籼型材料在剥去颖壳状态下催芽其复芽率的增加率明显提高。因此,通过选育复粒稻不育系来改善杂交制种的结实性具有一定的可行性。

4 问题与展望

复粒稻因其资源的丰富多样在水稻遗传育种和单子叶植物成花机理的研究上均具有重要的利用价值。近年来,随着水稻育种资源的不断拓宽及新技术和新方法的应用,新的复粒稻类型不断被发现和研究,其中以多雌型复粒稻的资源类型最为丰富。该类型复粒稻是花器官发生变异而产生的突变体资源,是研究花器官

发育的良好实验材料。遗传学家研究发现, 该类型复粒稻多是由不同基因型控制的, 这也说明了多雌型复粒稻的资源丰富性。复粒稻新突变体的获得和解析, 对开展水稻花发育相关基因的定位和克隆, 及揭示水稻成花调控机理提供了丰富的基础材料。深入开展新类型复粒稻的生物学机理研究, 系统分析花器官发育相关基因的功能及相互关系, 对完善单子叶植物花器官发育的分子遗传机制具有重要意义。

复粒稻在水稻遗传育种利用上也具有潜在的应用价值, 尤其是簇生型资源更具育种利用前景。深入开展复粒型资源在水稻种质创新上的应用, 选育穗着粒密度大、穗粒多且米质好的复粒型新品种, 是复粒稻研究的一个重要方向。在复粒新品种选育上多年来一直未取得突破性进展, 究其原因, 笔者认为主要有以下3个方面: (1) 受复粒稻种质资源的局限, 复粒稻资源种类较多, 育种利用价值差异也较大, 有重要育种利用价值的复粒稻种质资源的发现与育种应用是育种取得突破的重要前提; (2) 多数复粒稻资源在育种利用上存在着结实性差等问题, 复粒度与结实性呈负相关; (3) 一些科研人员对复粒稻的认识存在误区, 认为复粒稻仅适合作为基础性科研材料, 对产量提高的贡献率不显著, 育种利用价值不大。

结合现代农业多元化的市场需求, 挖掘复粒稻种质资源在育种新材料创建上的利用价值, 是实现复粒稻在水稻育种上取得突破的前提条件。复粒性状是水稻产量的重要构成。复粒稻在形态上也具有一定的观赏价值, 它结合了产量性、品质性和观赏性三方面特征, 符合现代旅游观光农业的市场需求。利用多样化的复粒稻资源, 选育复粒观赏型的特种稻新品种, 服务于现代休闲旅游农业, 是今后复粒稻的一个研究方向。挖掘复粒稻资源在产量突破上的应用潜力, 选育穗密型新品种是复粒稻研究的一个重要方向。目前, 复粒稻在育种利用上还存在结实性差等问题, 主要原因是源库关系不协调, 可通过优化株叶型结构及减小穗长度等途径来改善。广泛搜集复粒稻种质资源, 深入研究复粒稻的潜在利用价值, 尤其要重点研究亚种间杂交型及远缘杂交型等新类型复粒稻的种质特性及利用价值, 并对丰富多样的种质资源进行系统研究与分类。积极开展复粒稻资源在水稻新材料创建上的有效利用, 有针对性地应用育种利用价值大的复粒稻资源进行新品种选育, 从而实现复粒稻资源在水稻遗

传育种上的充分有效利用。

参考文献

- 蔡美双 (2009). 水稻花器官发育控制基因*POS*的功能和表达分析. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学. pp. 25–32.
- 陈红旗, 刘刚, 朱旭东, 闵绍楷 (2002). 水稻簇生穗突变体的鉴定及遗传. 南京农业大学学报 **25**, 116–118.
- 董凤高, 熊振民, 钱前, 朱旭东, 程式华 (1994). 籼稻标记性状近等基因系的构建. 中国水稻科学 **8**, 135–139.
- 宫李辉, 高振宇, 马伯军, 钱前 (2011). 水稻粒形遗传的研究进展. 植物学报 **46**, 597–605.
- 韩龙植, 曹桂兰 (2005). 中国稻种资源收集、保存和更新现状. 植物遗传资源学报 **6**, 359–364.
- 姜丽 (2003). 水稻多雌蕊突变体*mp3*的遗传分析与基因定位. 硕士学位论文. 保定: 河北农业大学. pp. 33–40.
- 李经勇, 唐永群 (2012). 稗草DNA导入渝恢1351后代性状变异研究. 中国稻米 **18**, 27–29.
- 李亚非 (2007). 我国北回归线区域野生稻遗传多样性研究及水稻多子房基因定位. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院. pp. 46–50.
- 李云 (2006). 水稻花器官突变体*fon(t)*和*spp1*的形态发生、遗传分析及相关基因的分子标记定位. 博士学位论文. 雅安: 四川农业大学. pp. 46–52.
- 李耘, 王楠, 赵甘霖, 桑贤春, 袁小珍, 何光华 (2008). 水稻花器官突变体*lf*(leafy lodicules)的鉴定与分析. 西南农业学报 **21**, 898–901.
- 李云峰, 罗洪发, 杨正林, 钟秉强, 何光华 (2004). 水稻雄蕊雌蕊化突变体的遗传分析. 中国水稻科学 **18**, 499–502.
- 李云峰, 杨正林, 凌英华, 王楠, 任德勇, 王增, 何光华 (2011). 水稻多小花小穗突变体*mf1*的鉴定与基因定位. 作物学报 **37**, 280–285.
- 李云武, 林纲, 赵德明, 张杰, 廖宗永, 杨从金 (2008). 水稻多雌蕊突变体*K940*的发现与初步利用. 杂交水稻 **23**, 5–6, 18–18.
- 刘表喜 (1987). 籼稻多柱头不育系的研究. 四川农业学报 **2**, 9–12.
- 罗洪发 (2006). 水稻雄蕊雌蕊化基因*PS1*和*PS2*的遗传分析和精细定位. 博士学位论文. 重庆: 西南大学. pp. 41–51.
- 罗伟雄, 李明, 陈军, 罗琼 (2011). 一个新的水稻花器官突变体的鉴定和基因定位. 植物学报 **46**, 506–513.

- 毛毕刚, 刘华清, 陈建民, 陈在杰, 彭永宏, 王锋 (2008). 两个水稻生殖器官突变体的形态特征和遗传分析. 分子植物育种 6, 233–238.
- 宋冰 (2006). 水稻种质资源创新应用与思考. 垦殖与稻作 (2), 8–10.
- 田翠, 张涛, 蒋开锋, 杨莉, 杨乾华, 万先齐, 郑家奎 (2010). 水稻小穗簇生突变体的遗传分析及其基因的初步定位. 分子植物育种 8, 29–34.
- 王希挺 (2008). 水稻异状颖壳、多雌蕊突变体的遗传分析与精细定位. 硕士论文. 北京: 中国农业科学院. pp. 30–36.
- 文雯, 李双成, 王世全, 何体宏, 李平 (2007). 一个水稻双分子房突变体的表型鉴定和遗传分析. 中国水稻科学 21, 253–258.
- 吴先军, 王彬, 韩赞平, 谢兆辉, 牟春红, 汪旭东 (2004). 水稻长颖花突变体*lrs*的鉴定. 中国农业科学 37, 453–455.
- 肖巧珍 (2007). 水稻簇生穗簇生基因的等位性鉴定和遗传分析. 硕士论文. 南宁: 广西大学. pp. 31–38.
- 薛大伟 (2006). 两个水稻花器官突变体的遗传分析. 博士论文. 北京: 中国农业科学院. pp. 48–53.
- 尹林, 施爱农, 赵开军, 申岳正, 袁龙江 (1993). 三个复粒水稻材料的复粒频率及其复芽率. 作物品种资源 (2), 15–16.
- 张鲁君 (2010). 水稻多雌蕊突变体*dcr*的遗传分析和基因定位. 硕士论文. 南京: 南京农业大学. pp. 24–36.
- 张全芳 (2007). 一份水稻花器官突变体的形态发生、性状遗传分析及相关基因的分子标记定位. 硕士论文. 雅安: 四川农业大学. pp. 37–42.
- 张现伟, 唐永群, 李经勇, 雷祖燕, 姚雄 (2012). 属间远缘有利基因在水稻遗传育种上的利用. 分子植物育种(网络版) 10, 1157–1163.
- 张向前, 邹金松, 朱海涛, 李晓燕, 曾瑞珍 (2008). 水稻早熟多子房突变体*fon5*的遗传分析和基因定位. 遗传 30, 1349–1355.
- 张绪梅 (2003). 两份水稻花器官突变体的形态学观察、性状的遗传分析及相关基因的分子标记定位. 硕士论文. 雅安: 四川农业大学. pp. 27–36.
- 张艳丽, 向珣朝, 姚嫣萍, 李丹, 年翔 (2010). 水稻顶小穗双粒突变体*ts*的颖花发育和簇生穗发生特征. 中国种业 (12), 44–46.
- 张毅, 李云峰, 谢戎, 杨正林, 钟秉强, 沈福成, 谭自俊, 何光华 (2006). 水稻小穗簇生型近等基因系的构建及其近等性评价. 作物学报 32, 397–401.
- 张毅, 沈福成, 杨正林, 谢戎, 钟秉强, 谭自俊, 何光华 (2005). 水稻籽粒簇生材料Z1820簇生性的遗传分析. 中国农学通报 21, 64–65, 72–72.
- 郑雷英 (2002). 理化诱变水稻突变体库的构建及水稻簇生穗突变体*cl*的形态和定位分析. 博士论文. 北京: 中国科学院研究生院. pp. 62–66.
- 郑雷英, 朱旭东, 钱前, 赵忠, 张建军, 胡筱荷, 林鸿宣, 罗达 (2003). 水稻穗部突变体*cl*的形态和定位分析. 科学通报 48, 264–267.
- 周明镜, 文勇, 李双成, 李成波, 张曼华, 高峰焱, 王玲霞, 李平 (2011). 一个水稻多柱头突变体的形态特征和基因定位. 作物学报 37, 1779–1784.
- 周鹏 (2009). 水稻簇生穗突变体*cl-dz*的形态特征及遗传定位. 硕士论文. 雅安: 四川农业大学. pp. 36–45.
- Chu HW, Qian Q, Liang WQ, Yin CS, Tan HX, Yao X, Yuan Z, Yang J, Huang H, Luo D, Ma H, Zhang DB (2006). The *FLORAL ORGAN NUMBER4* gene encoding a putative ortholog of Arabidopsis *CLAVATA3* regulates apical meristem size in rice. *Plant Physiol* 142, 1039–1052.
- Jack T (2004). Molecular and genetic mechanisms of floral control. *Plant Cell* 16, S1–S17.
- Jiang L, Qian Q, Mao L, Zhou QY, Zhai WX (2005). Characterization of the rice floral organ number mutant *fon3*. *J Integr Plant Biol* 47, 100–106.
- Jiang L, Zhang WL, Xia ZH, Jiang GH, Qian Q, Li AL, Cheng ZK, Zhu LH, Mao L, Zhai WX (2007). A paracentric inversion suppresses genetic recombination at the *FON3* locus with breakpoints corresponding to sequence gaps on rice chromosome 11L. *Mol Genet Genomics* 277, 263–272.
- Jodon NE (1957). Inheritance of some of the more striking characters in rice. *J Hered* 48, 181–192.
- Kinoshita T (1990). Report of the committee on gene symbolization, nomenclature and linkage groups. *Rice Genet Newsl* 7, 16–50.
- Lee DY, Lee J, Moon S, Park SY, An G (2007). The rice heterochronic gene *SUPERNUMERARY BRACT* regulates the transition from spikelet meristem to floral meristem. *Plant J* 49, 64–78.
- Librojo AL, Khush GS (1986). Chromosomal location of some mutant genes through the use of primary trisomics

- in rice. In: Khush GS, ed. *Rice Genetics*. Manila: IRRI. pp. 249–255.
- Li HF, Liang WQ, Jia RD, Yin CS, Zhong J, Kong HZ, Zhang DB** (2010). The *AGL6*-like gene *OsMADS6* regulates floral organ and meristem identities in rice. *Cell Res* **20**, 299–313.
- Li Y, Xu PZ, Zhang HY, Peng H, Zhang QF, Wang XD, Wu XJ** (2007). Characterization and identification of a novel mutant *fon(t)* on floral organ number and floral organ identity in rice. *J Genet Genomics* **34**, 730–737.
- Moon S, Jung KH, Lee DE, Lee DY, Lee J, An K, Kang HG, An G** (2006). The rice *FON1* gene controls vegetative and reproductive development by regulating shoot apical meristem size. *Mol Cells* **21**, 147–152.
- Nagao S, Takahashi ME** (1963). Trial construction of twelve linkage groups in Japanese rice (Genetical studies on rice plant, XXVII). *J Fac Agric Hokkaido Univ* **53**, 72–130.
- Nagasawa N, Miyoshi M, Kitano H, Satoh H, Nagato Y** (1996). Mutations associated with floral organ number in rice. *Planta* **198**, 627–633.
- Suzaki T, Ohneda M, Toriba T, Yoshida A, Hirano HY** (2009). *FON2 SPARE1* redundantly regulates floral meristem maintenance with *FLORAL ORGAN NUMBER2* in rice. *PLoS Genet* **5**, e1000693.
- Suzaki T, Sato M, Ashikari M, Miyoshi M, Nagato Y, Hirano HY** (2004). The gene *Floral Organ Number1* regulates floral meristem size in rice and encodes a leucine-rich repeat receptor kinase orthologous to Arabidopsis *CLAVATA1*. *Development* **131**, 5649–5657.
- Suzaki T, Toriba T, Fujimoto M, Tsutsumi N, Kitano H, Hirano HY** (2006). Conservation and diversification of meristem maintenance mechanism in *Oryza sativa*: function of the *FLORAL ORGAN NUMBER2* gene. *Plant Cell Physiol* **47**, 1591–1602.
- Thanga Pandian R, Thiyagarajan K** (2004). Inheritance of floral traits in spontaneous mutant in rice (*Oryza sativa* L.). *Curr Sci* **87**, 1051–1052.
- Wang WM, Zhu LH, Xie R, Xie C, Jin L** (2000). Morphological and anatomical analyses of a floral organ mutant in rice. *Acta Bot Sin* **42**, 379–382.
- Yamaguchi T, Lee DY, Miyao A, Hirochika H, An G, Hirano HY** (2006). Functional diversification of the two C-class MADS box genes *OsMADS3* and *OsMADS58* in *Oryza sativa*. *Plant Cell* **18**, 15–28.

Germplasm Resources and Genetic Breeding Utilization of Multiple-grain Rice

Xianwei Zhang¹, Jingyong Li^{1*}, Jiakui Zheng², Yongqun Tang¹,
Zuyan Lei³, Yang Cheng¹, Xiong Yao¹

¹Chongqing Academy of Agricultural Science, Chongqing 402160, China; ²Sichuan Academy of Agricultural Science, Deyang 618000, China; ³Chongqing University of Science and Technology, Chongqing 401331, China

Abstract Rice (*Oryza sativa*) is one of the most important food crops in the world and a model plant for study of molecular developmental biology in monocots. Panicle morphology is an important component of rice production and has become a “hot” topic in genetic improvement and developmental biology research of rice. Multiple-grain rice is a mutant of spikelets, which can be divided into clustered-spikelet and multi-pistil types created by natural mutation, hybrid variation, and physical/chemical mutagenesis. As a new germplasm resource, multiple-grain rice can help to establish new materials, new varieties, and sterility propagation and help in research into mechanisms of rice flowering. Because of spike grain density, multiple-grain rice can be used for large-compound-grain rice breeding materials, improving spike grain density and grain number per spike, shortening spike length, ameliorating rice plant traits, enhancing resistance and increasing yield. Here, we summarize the features of multiple-grain rice, origin, genetic analysis, gene location and breeding utilization, and point out the future of this research, which should provide a reference for further researching multiple-grain rice.

Key words multiple-grain rice, germplasm resources, genetic analysis, gene location, breeding

Zhang XW, Li JY, Zheng JK, Tang YQ, Lei ZY, Cheng Y, Yao X (2013). Germplasm resources and genetic breeding utilization of multiple-grain rice. *Chin Bull Bot* **48**, 438–446.

* Author for correspondence. E-mail: ljy@cqagri.gov.cn