

一种水稻营养生长期快速出叶基因型的发现及初步分析

潘存红 陈宗祥 毛海燕 张亚芳 左示敏 程金荣 潘学彪*

(扬州大学 江苏省作物遗传生理重点实验室/植物功能基因组学教育部重点实验室,江苏 扬州 225009; * 通讯联系人, E-mail:shuidao@yzu.edu.cn)

Discovery of a Rapid Leafing Genotype at Vegetative Growth Stage in Rice and Its Preliminary Analysis

PAN Cun hong, CHEN Zong xiang, MAO Hai yan, ZHANG Ya fang, ZUO Shi min, CHENG Jin rong, PAN Xue biao*

(Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province / Key Laboratory of Plant Functional Genomics, Ministry of Education, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; * Corresponding author, E-mail:shuidao@yzu.edu.cn)

Abstract: The leafing rate of fourteen cultivars were estimated based on the interval sowing experiments and the rapid leafing genotype at the vegetative growth stage in an indica cultivar Yanhui 559 was discovered. The leaf number of the main culm in Yanhui 559 was 4 - 5 more than that in Lemont, moreover the leafing rate of Yanhui 559 was significantly higher than that of Lemont on the basis of almost the same growth duration from sowing to heading. Furthermore, it showed difference in the leafing rate at the vegetative growth stage, but not at the panicle initiation stage. According to the analysis on the leafing rate of the parents (Yanhui 559, Lemont), two backcross populations and F₂ plants, it was suggested that several quantitative trait genes possibly including main effect members regulated the rapid leafing character. The investigation on the traits of parents and partial populations showed that the rapid leafing genotypes exhibited more tillers per plant, higher initial tillering rate and maximum tiller number per plant, and its yield components including number of panicles per plant and number of grains per panicle were superior to the slow leafing types. The necessity of further research on the genotype and its prospects in rice breeding were discussed.

Key words: rapid leafing; leaf number of the main culm; number of panicles per plant; genetic effect

摘要:通过对 14 个水稻品种分期播种试验,发现在籼稻品种盐恢 559 中存在一种营养生长期快速出叶基因型。将盐恢 559 与出叶速率最慢的 Lemont 进行比较,两者在各播期的播始历期均相近的情况下,前者的主茎叶片数始终比后者多 4 ~ 5 张,出叶速率极显著快于后者,且出叶速率差异主要表现在秧田期和大田营养生长期,幼穗分化期两品种の出叶速率差异不显著。分析盐恢 559、Lemont 及其配制的 2 个回交群体及 F₂ 群体的单株出叶速率,推测盐恢 559 的快速出叶性状为多基因控制的数量性状,其中可能存在效应较大的数量基因。通过对双亲及回交后代群体中部分类型亚群体性状调查发现,这种基因型出叶速率快,单株茎蘖数、茎蘖增加速度以及高峰苗均相对较高,单株有效穗数、每穗粒数明显高于出叶速率慢的类型。讨论了对这种快速出叶基因型进行深入研究的可能性。

关键词:快速出叶;主茎叶片数;单株有效穗数;遗传效应

中图分类号:Q943;S511.03

文献标识码:A

文章编号:1001-7216(2007)03-0259-06

水稻在营养生长期快速生长是黄耀祥先生提出的“半矮秆丛生快长”的超高产株型模式的性状之一^[1],以此思想为指导育成了丛桂 314、丛芦 51 等高产品种。说明在营养生长期快速生长是水稻高产品种选育中一个值得研究的性状。关于水稻生长速率的遗传研究,钟代彬等^[2]和 Miyamoto 等^[3]在第 1、3、4、10、11、12 染色体上定位到了控制苗期出叶速率的 QTL,但至今没有出叶速率与产量构成因素关系的研究报道。

本研究小组在研究水稻资源时,在籼稻中发现了一种特殊的营养生长期快速出叶基因型。本试验旨在研究这种快速出叶基因型的性状表现及对产量

构成因素的影响,探索它在高产育种中的利用价值。

1 材料与方法

1.1 试验材料

12 个不同来源的中籼稻品种:盐恢 559、特青、明恢 63、Jasmine 85、明恢 86、R084、R6547、扬辐籼 2 号、R527、镇粳 122、R814、- 32。

2 个美国长粒型水稻品种:Lemont、Cpslo 17。
具有相对性状的亲本构成的 2 个回交大群体:

收稿日期:2006-12-01;修改稿收到日期:2007-03-19。

基金项目:长三角两省一市联合科技攻关项目(BE2004399)。

第一作者简介:潘存红(1977-),男,博士研究生。

Lemont /盐恢 559//盐恢 559(区号 51393), Lemont /盐恢 559// Lemont(区号 51394)。

1.2 试验方法

1.2.1 分期播种试验

试验于 2004 年正季在扬州大学校内试验田进行。14 份品种资源从 4 月 25 日起,每 10 d 左右播种 1 期,共播 8 期。播种前整好秧板,在板面上用细绳弹出 3.3 cm × 3.3 cm 大小的方格,播种时,各材料选择正常出芽且根、芽长基本一致的谷粒在方格线交点处点播,每点 1 粒,保证每粒种子出芽生长条件基本一致。4 叶期开始逐株标记叶龄。秧龄 25 d 左右移栽,单本栽插,株行距 13.3 cm × 25.0 cm,每品种栽 3 行,每行 14 株,中间行的中间 10 株为调查对象。

对播期为 4 月 25 日、5 月 15 日、6 月 5 日、6 月 25 日的各品种,每隔 3 d(苗期)或 5 d(大田期)调查一次最新生长的 3 张叶片长度,折算当日叶龄(当日叶龄 = 最高展开叶叶龄 + 调查当日心叶长度/该心叶定长时长度),比较各品种的主茎出叶速率的差异(相对出叶速率 = 平均每天抽出的叶片数)。调查各品种的始穗期。

1.2.2 分离群体试验

试验于 2005 年正季在扬州大学校内试验田进

行。亲本盐恢 559、Lemont 及其配制的回交群体同时于 5 月 1 日浸种,3 d 后催芽,5 月 7 日播种。播种方法与规格同上。

6 月 7 日移栽,单株栽插,株行距 13.3 cm × 25.0 cm。活棵后(6 月 11 日)逐株记载叶龄、分蘖数,以后每 5 d 调查一次叶龄及分蘖数。分蘖调查到发现连续两次调查分蘖数少于前次调查结果时停止。叶龄调查至主茎剑叶定长,记载主茎剑叶定长日期。每次调查在 1 d 内完成,以减少试验误差。

抽穗时,记载各单株始穗期。成熟时按单株收获,考查各单株有效穗数、每穗粒数等性状。

各生育期统计方法:秧田期指播种到实际移栽的时间段;大田营养生长期指移栽活棵到幼穗分化期;幼穗分化期指倒数 3~5 张叶片生长的时间段。

1.2.3 统计方法

利用 DPS 统计软件进行统计分析,用 LSD 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 主茎叶片数及出叶速率

14 个品种主茎叶片数见表 1,品种间差异达极显著水平,其中叶片数最多的品种盐恢 559 与最少的品种 Lemont 相差 4.57 叶。品种间播始历期差

表 1 出叶速率及其相关性状的多重比较

Table 1. Multiple comparisons of the leafing rate and its correlated characters.

品种 Cultivar	主茎叶片数 Leaf number of the main culm (A)	播始历期 Growth duration from sowing to heading(B)/d	相对出叶速率 Relative leafing rate (A/B)	绝对出叶速率 Leafing rate /(cm · d ⁻¹)
盐恢 559 Yanhui 559	18.23 a	91.29 b	0.216 a	6.716 a
R814	17.08 b	94.14 a	0.185 efg	6.374 ab
明恢 86 Minghui 86	17.01 b	89.00 bc	0.207 ab	6.615 ab
扬辐粳 2 号 Yangfuxian 2	16.96 b	95.72 a	0.179 gh	5.895 ab
特青 Teqing	16.80 bc	87.86 cd	0.205 bc	6.291 ab
Jasmine 85	16.62 bc	94.57 a	0.189 def	6.089 ab
R084	16.23 bcd	89.86 bc	0.193 de	6.272 ab
- 32	15.98 cd	85.29 e	0.197 cd	5.846 ab
明恢 63 Minghui 63	15.70 d	91.43 b	0.182 fg	5.535 b
镇粳 122 Zhenxian 122	15.57 d	89.86 bc	0.184 fg	5.967 ab
R527	15.39 de	86.43 e	0.178 gh	5.945 ab
R6547	14.67 ef	88.71 cd	0.178 gh	5.848 ab
Cpslo 17	14.41 fg	90.29 bc	0.171 h	6.265 ab
Lemont	13.66 g	89.29 bc	0.160 i	4.308 c
F 值 F value	24.53	14.67	8.811	2.133
P 值 P value	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.0235

同一栏中数据后带相同字母者表示在 0.05 水平上差异不显著。下表同。

Data followed by the same letters indicate no significance at 0.05 level within a column. The same as in the tables below.

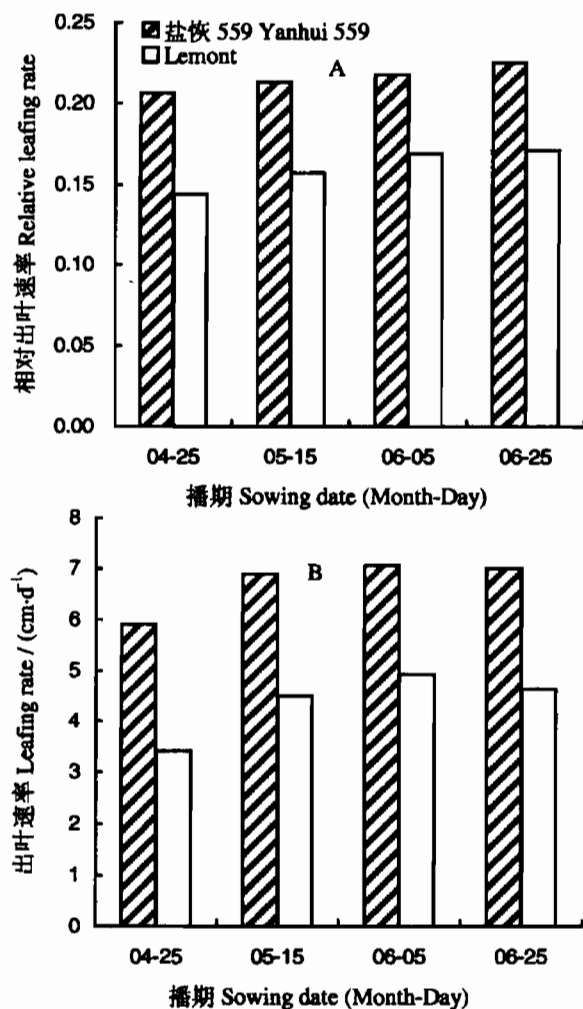


图1 主茎出叶速率

Fig. 1. Leafing rate of the rice main culm.

A—相对出叶速率；B—以叶片长度为指标的出叶速率。

A, Relative leafing rate; B, Leafing rate based on leaf length.

异也达极显著水平，而叶片数差异最大的两个品种盐恢 559 与 Lemont 的播始历期仅相差 2 d，差异不显著。品种间的相对出叶速率和绝对出叶速率(以

叶片长度为指标)差异也达显著水平，且出叶速率在盐恢 559 与 Lemont 间仍然表现最大差异。

平均出叶速率差异最大的品种盐恢 559 与 Lemont，4 个播期的相对出叶速率和绝对出叶速率见图 1-A 和图 1-B。从图 1 可以看出，随着播期的推迟，生长期内气温升高，两个品种の出叶速率均呈逐渐加快的趋势，但品种之间的差异趋势始终保持一致，说明这两个品种之间确实存在出叶速率差异的现象。

2.2 不同生育阶段主茎出叶速率的差异

表 1 表明，与绝对出叶速率相比，相对出叶速率能较好地反映品种间出叶速率的差异，而且相对出叶速率在操作中简单实用，本试验应用该指标对各品种在不同生长发育阶段的出叶速率进行比较，结果见表 2。不同品种均以秧田期出叶速率最快，其次为大田营养生长期，幼穗分化期出叶速率最慢，这与前人的研究结果一致^[4]。多重比较结果表明，同一生育时期内，品种间的出叶速率有极显著差异。盐恢 559 在秧田期的出叶速率为 0.261，属于出叶速率最快的品种；大田营养生长期和幼穗分化期的出叶速率也以盐恢 559 最快。在秧田期和大田营养生长期，盐恢 559 的出叶速率与出叶速率较慢的 Lemont 之间都有极显著的差异，而幼穗分化期两者差异不明显。即生长速率的差异主要表现在生长发育的前期，随着生育进程的推进，这种差异逐渐减小(图 2)。比较盐恢 559 和 Lemont 在不同生育时期叶片长度的差异(表 3)，发现盐恢 559 各张叶片均长于 Lemont，且两者间的叶片长度差异随着生育进

表 2 不同生育时期的相对出叶速率的比较

Table 2. Comparison of the relative leafing rate at different developmental stages.

品种 Cultivar	秧田期 Seedling stage	大田营养生长期 Vegetative growth stage in field	幼穗分化期 Panicle initiation stage
Jasmine 85	0.268 a	0.195 de	0.127 cd
明恢 86 Minghui 86	0.261 ab	0.232 a	0.142 abc
盐恢 559 Yanhui 559	0.261 ab	0.239 a	0.150 a
II-32	0.253 abc	0.226 ab	0.130 bcd
特青 Teqing	0.250 bc	0.221 abc	0.148 ab
R084	0.248 bc	0.200 bcde	0.138 abc
扬辐粳 2 号 Yangfuxian 2	0.247 bc	0.197 cde	0.113 d
R814	0.242 cd	0.197 cde	0.133 abc
镇粳 122 Zhenxian 122	0.236 cde	0.215 abcd	0.135 abc
明恢 63 Minghui 63	0.229 de	0.201 bcde	0.131 bcd
R6547	0.229 de	0.189 def	0.134 abc
Cpslo 17	0.223 e	0.178 ef	0.127 cd
R527	0.223 e	0.200 bcde	0.126 cd
Lemont	0.195 f	0.165 f	0.135 abc
F 值 F value	10.213	4.906	2.292
P 值 P value	<0.0001	0.0001	0.0229

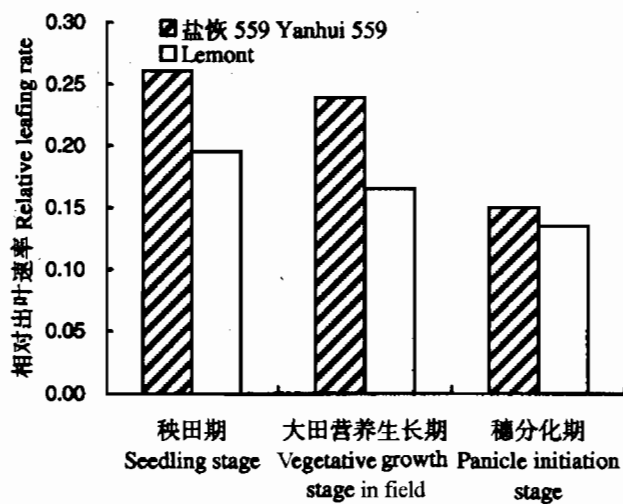


图2 不同生育时期主茎的相对出叶速率

Fig. 2. Relative leafing rate of the main culm at different developmental stages.

程而逐渐增大,盐恢 559 主茎最后几张叶片的长度已远远大于 Lemont,这更有力地说明盐恢 559 的出叶速率比 Lemont 快。

2.3 出叶速率性状的遗传表现

在盐恢 559/Lemont 的 F_2 群体中,出叶速率成正态分布(数据略)。在两个回交群体中,51393 总体出叶速率快于 51394(图 3),51393 群体内出叶速率呈现连续性分布,而 51394 群体出叶速率有明显的峰谷,以谷底(0.180~0.185 处)为界,两种类型单株数比例为 57:134,经卡方测验符合 1:3 的分离比例($\chi^2=2.138<3.84$)。综合 3 个分离群体调查结果,可以推测出叶速率主要为多基因控制的数量性状,其中可能存在效应较大的数量基因。

2.4 快速出叶性状对株型等性状的影响

2.4.1 快速出叶性状对茎蘖动态的影响

亲本盐恢 559 和 Lemont 的茎蘖发生动态见图

表 3 不同生育时期亲本叶片长度的比较

Table 3. Comparison on the leaf length of parents at different developmental stages.

品种 Cultivar	叶片长度 Leaf length/cm		
	秧田期 Seedling stage	大田营养生长期 Vegetative growth stage in field	幼穗分化期 Panicle initiation stage
盐恢 559 Yanhui 559	14.03*	33.74**	72.01**
Lemont	13.14	30.96	45.89
F 值 F value	5.11	21.35	118.89
P 值 P value	0.0364	<0.0001	<0.0001

*, ** 分别表示差异达到 0.05 和 0.01 显著水平。表 4 同。

*, ** Significant at 0.05 and 0.01 levels, respectively. The same as in Table 4.

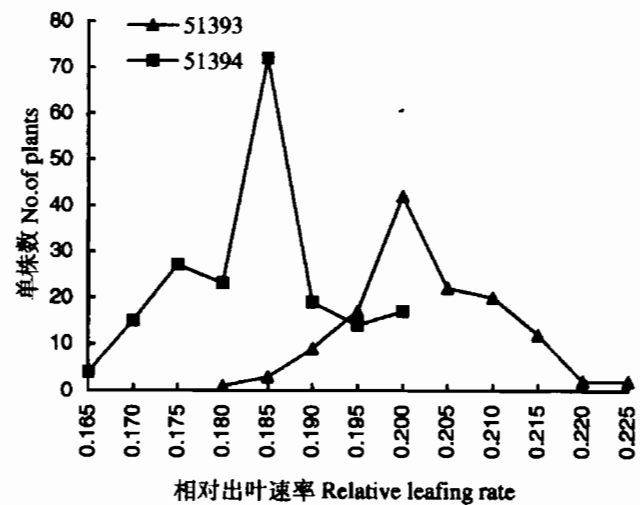


图 3 回交群体的相对出叶速率分布

Fig. 3. Distribution of the relative leafing rate in the backcross populations.

4-A,盐恢 559 的单株茎蘖数、茎蘖增加速率、高峰苗以及最终的有效穗数始终高于 Lemont。在 51394 群体中,选择叶片数相同(15 叶),剑叶定长时间分别为 7 月 27 日、8 月 1 日两种类型单株(分别记为 15-7-27、15-8-1),以及剑叶定长时间相同(7 月 27 日),叶片数分别为 15、16 叶的两种类型单株(分别记为 15-7-27、16-7-27),同一类型各单株性状取平均数,其茎蘖动态见图 4-B。叶片数同为 15 叶的两种类型群体,7 月 27 日剑叶定长群体的茎蘖数、茎蘖增加速率、高峰苗均高于 8 月 1 日剑叶定长的群体;同样在 7 月 27 日剑叶定长的情况下,主茎叶片数为 16 叶的群体的茎蘖数、茎蘖增加速率、高峰苗也均高于主茎叶片数为 15 叶的群体。由于 51394 为 BC_1F_1 群体,经回交一代后,群体内单株的遗传差异变小,同时,在选择类型时,只对剑叶定长时间或主茎叶片数进行选择,其他性状不加选择,可以认为对应类型群体只在所选择的性状上有差异,其他性状在群体间随机分布,差异较小。因此,可认为各类型群体茎蘖数、茎蘖增加速率、高峰苗等性状上的差异主要由不同类型间出叶速率的差异造成。出叶速率快,茎蘖发生早且数目多,这一结果符合叶蘖同伸关系^[6]。

2.4.2 快速出叶性状对产量构成因素的影响

由于 Lemont 为偏粳型广亲和品种,与籼稻品种杂交后代的育性易受环境条件影响。2005 年夏季温度较高,回交群体部分单株育性较差,因此只考查各单株的有效穗数及每穗总粒数等产量构成因素。

亲本盐恢 559 和 Lemont 相比,盐恢 559 单株

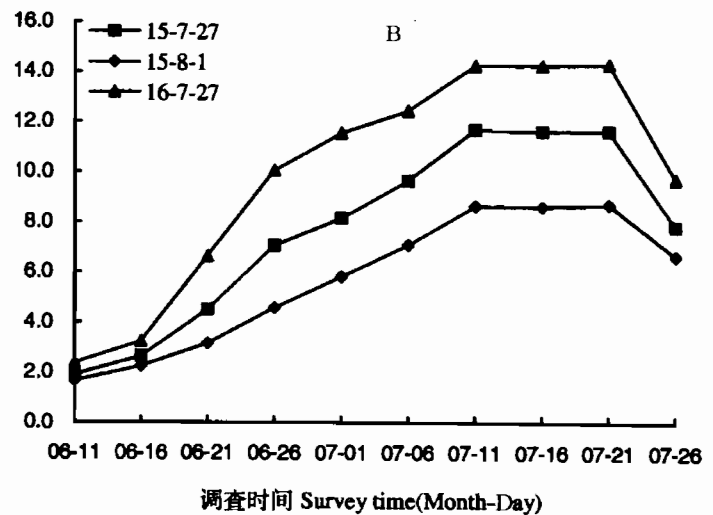
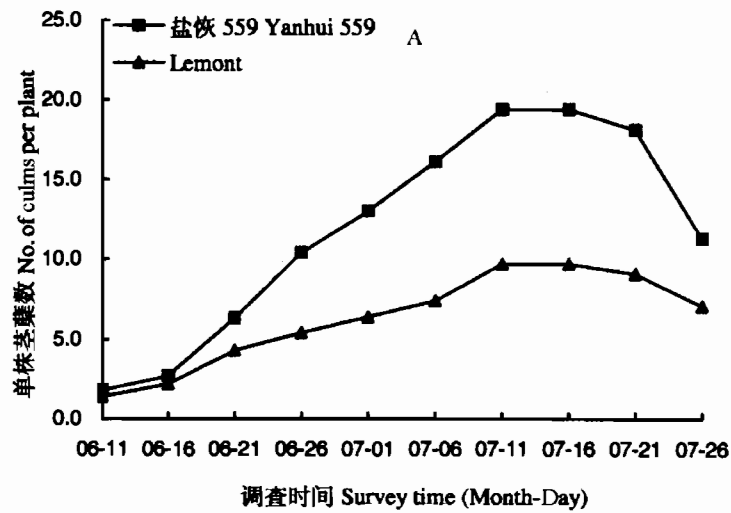


图4 亲本和 51394 部分类型群体单株茎蘖动态

Fig. 4. Tillering dynamics of parents and partial 51394 populations.

表4 亲本和 51394 群体中不同出叶速率类型单株有效穗数和每穗粒数

Table 4. Number of panicles per plant and number of grains per panicle of parents and plants with different leafing rates in the 51394 population.

群体 Population	单株有效穗数 No. of panicles per plant	每穗粒数 No. of grains per panicle
盐恢 559 Yanhui 559	11.3**	183.9**
Lemont	7.1	141.9
15-7-27(51394)	7.9	196.5*
15-8-1 (51394)	6.7	151.0
16-7-27(51394)	9.8*	197.8

有效穗数和每穗粒数均高于 Lemont, 差异达极显著水平。在 51394 群体中, 主茎叶片数同为 15 叶, 7 月 27 日剑叶定长的单株有效穗数、每穗粒数多于 8 月 1 日剑叶定长的群体, 其中每穗粒数差异达显著水平; 同样在 7 月 27 日剑叶定长, 主茎叶片数为 16 叶的群体单株有效穗数和每穗粒数均多于主茎叶片数为 15 叶的群体, 其中单株有效穗数的差异达显著水平(表 4)。表明出叶速率快有利于增加穗数和形成大穗。

3 小结与讨论

3.1 快速出叶性状的研究

对植物出叶速率的相关研究, 在拟南芥和玉米等作物上有过一些报道。但是, 这些报道中, 快速出叶基因(各种 *LEAFY* 基因)都与生育期相关^[5-7], 即由于出叶速率快而使全生育期提前, 表现相对早熟; 或由于叶片数增加而使生育期延长。

本研究发现的快速出叶基因型与上述报道不同, 它的表达与生育期的遗传似乎是相互独立的, 即

在相同生育期的情况下, 这种基因型由于营养生长期出叶速率快, 因而主茎叶片数显著多于一般品种。

关于水稻出叶速率基因的遗传研究, 钟代彬等^[2]曾经在冬季温室加代(而非正季田间)的条件下, 研究了生育期、株高、主茎叶片数、秧田期和移栽后出叶速率等性状的相互关系, 在第 1、3、4、12 染色体上定位到了控制出叶速率的 QTL。Miyamoto 等^[3]也认为这一性状为数量性状, 并且在第 4、10、11 染色体上定位到了相应的 QTL。钟代彬等和 Miyamoto 等都在第 4 染色体上定位到了出叶速率的 QTL, 但区间不一致。

本研究通过调查亲本、2 个回交群体及 F₂ 出叶速率表现型, 初步推测所发现的快速出叶性状为多基因控制的数量性状, 对这样的性状仅通过表型值的分析较难得到进一步的结果, 而利用分子标记技术结合表现型的分析, 寻找控制快速出叶性状的 QTL 特别是效应比较大的 QTL, 进而对效应大的 QTL 进行研究, 才有可能进一步揭示快速出叶性状的生理基础, 为合理利用该性状提供依据。

3.2 快速出叶性状对经济性状的影响

由于水稻在生长发育过程中, 各器官建成都有一定的关联性, 如叶蘖同伸关系、幼穗分化进程与倒 3 叶同伸等^[4,8], 因此, 快速出叶性状势必对其他性状造成影响。本研究发现, 在生育期相同的情况下, 出叶速率快, 营养生长期叶片数多, 单株茎蘖数、茎蘖增加速率、高峰苗均相对较高, 单株有效穗数、每穗粒数也明显多, 亦即说明, 由于出叶速率快, 分蘖发生早且多, 可充分利用前期的光能, 为中后期群体株型的合理发展打下基础, 有利于增加穗数、形成大穗, 进而为高产打好基础。

3.3 快速出叶性状在育种中的应用

在籼型或粳型水稻品种之间,在主茎出叶速率上均存在显著差异。一般生育期短的品种出叶速率快于生育期长的品种。本研究中发现的营养生长期快速出叶材料是一个迟熟中籼稻(盐恢 559),将它与籼粳中间型品种 Lemont 进行比较,是因为 Lemont 在不同播期条件下的生育期均与它相似,两者的比较可以在排除生育期影响的前提下,研究品种间出叶速率的差异。而且,这两个亲本之间存在较丰富的 DNA 多态性,有利于随后的分子标记研究。这样的构思使我们发现了盐恢 559 营养生长期快速出叶的特性。追溯盐恢 559 的系谱关系,可以发现它有广东“丛生快长”类型品种的血缘。另外,本研究采用的品种中,还有其他品种也有广东“丛生快长”类型品种的血缘,如明恢 86、特青等,它们的出叶速率与盐恢 559 之间并没有显著差异。可见黄耀祥先生屡屡育成水稻高产品种可能与利用“丛生快长”基因型有重要关系。不过,黄耀祥先生并没有指出他们育成的一些品种的“丛生快长”特性主要表现在营养生长期。本研究发现盐恢 559 在营养生长期出叶速率快,且上部 3 张叶片显著变长而出叶速率仍与 Lemont 相似。这一发现可能有助于更好地解释“丛生快长”特性及其形成高产的原因。在水稻新品种选育过程中,导入快速出叶性状,有利于增加穗数、形成大穗,进而提高产量^[1,9]。由于出叶速率为多基因控制的性状且为叶片数与出叶时间的比值,在实际育种过程中,对这样的性状难以直接选择,一般寻找与这类性状相关联的便于直接选择的其他性状进行间接选择。随着分子生物学技术的发展,寻找控制数量性状的 QTL,进而发展与 QTL 紧密连锁的分子标记,通过分子标记辅助选择,可提高选择效率。然而,对于一般的育种单位,利用分子标记技

术对一个性状进行标记辅助选择,在技术上及经费上都还有一定的难度。

本研究发现,快速出叶性状在秧田期就有明显表现,一般出叶速率快的类型,移栽时叶片数已明显多于出叶速率慢的类型。因此,在新品种选育过程中,对快速出叶性状在秧苗移栽时就可以进行选择,即在稀播和相同秧龄(以时间计)的条件下,选择叶片数较多的植株,这样的单株出叶速率一般较快,在成株期再对其他性状加以选择,可能会收到较好的效果。

参考文献:

- [1] 黄耀祥. 水稻超高产育种研究. 作物杂志, 1990(4): 1-2.
- [2] 钟代彬, 罗利军, 梅捍卫, 等. 水稻主茎总叶数及其相关性状的 QTL 分析. 中国水稻科学, 2001, 15(1): 7-12.
- [3] Miyamoto N, Goto Y, Matsui M, et al. Quantitative trait loci for phyllochron and tillering in rice. *Theor Appl Genet*, 2004, 109(4): 700-706.
- [4] 凌启鸿, 苏祖芳, 张洪程, 等. 水稻品种不同生育类型的叶龄模式//凌启鸿. 稻麦研究新进展. 南京: 东南大学出版社, 1991: 1-10.
- [5] Blázquez M A, Soowal L N, Lee I, et al. *LEAFY* expression and flower initiation in *Arabidopsis*. *Development*, 1997, 124(19): 3835-3844.
- [6] Schultz E A, Haughn G W. *LEAFY*, a homeotic gene that regulates inflorescence development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 1991, 3(8): 771-781.
- [7] Blázquez M A, Green R, Nilsson O, et al. Gibberellins promote flowering of *Arabidopsis* by activating the *LEAFY* promoter. *Plant Cell*, 1998, 10(5): 791-800.
- [8] 凌启鸿, 蔡建中, 苏祖芳. 叶龄余数在稻穗分化进程鉴定中的应用价值//凌启鸿. 稻麦研究新进展. 南京: 东南大学出版社, 1991: 11-21.
- [9] 杨守仁. 水稻超高产育种的理论和方法. 中国水稻科学, 1996, 10(2): 115-120.