

水稻籼爪交重组自交系穗部性状变异分析

武玲 向珣朝* 杨博文 许亮 颜李梅

(西南科技大学 植物分子遗传育种实验室,四川 绵阳 621010)

摘要 为研究四川水稻高产理想株系穗部性状的遗传特性,并筛选出高产且综合农艺性状好的新材料,利用籼稻CG133R与爪哇稻22号构建的重组自交系(RIL)群体,对其单株有效穗、一次枝梗数、穗长、每穗着粒数和千粒重等9个性状的遗传变异进行考查和相关性分析;对其单株产量与各农艺性状进行逐步回归分析与通径分析;对单株产量位列前8名的优系分析其穗部性状表现,并根据单株产量高低分成2组深入进行性状间的相关分析。结果表明,RIL群体穗部性状上发生了极广泛的变异。逐步回归分析和通径分析发现,水稻单株产量的主要贡献因素为有效穗>实粒数>千粒重。经过对其优系分析,初步确立四川稻区高产理想株系穗部性状的指标为有效穗数7~9个、一次枝梗数18~20个、穗长27.0~30.0 cm、着粒数>320粒、实粒数>290粒、着粒密度>120粒/10 cm、结实率81%~92%、千粒重20.0~27.0 g。进一步对RIL群体中单株产量位列前4名的株系分析发现,其有效穗数和着粒数呈显著正相关($P<0.001$)。表明打破了有效穗数和着粒数间的不利连锁关系,出现了优良变异。这些优系可作为新种质进行深入分析和利用。

关键词 水稻;重组自交系;穗部性状;变异;相关分析

中图分类号 S511.2

文章编号 1007-4333(2017)10-0026-10

文献标志码 A

Analysis on the panicle traits variation of recombinant inbred line derived from the hybridization of *Indica* and *Javanica*

WU Ling, XIANG Xunchao*, YANG Bowen, XU Liang, YAN Limei

(Laboratory of Plant Molecular Genetics and Breeding, Southwest University of Science and Technology, Mianyang 621010, China)

Abstract In order to study the genetic characteristics of panicle traits for rice high yield ideal lines in Sichuan, and to select excellent new materials with good comprehensive agronomic characters and high grain yield, a recombinant inbred line (RIL) was constructed, which derived from two parents hybridization of *Indica* CG133R and *Javanica* rice 22. Genetic variation of 9 panicle traits, such as effective panicle number per plant, primary branch number, panicle length, grains per panicle, 1 000-grain weight etc were studied and their correlation were analyzed. Relationship of grain yield per plant and other agronomic traits were analyzed by stepwise regression and path analysis. Panicle traits of excellent lines that had high grain yield per plant ranked top eight were studied. They were divided into 2 groups according to grain yield per plant and there were further correlation analysis among the panicle traits. Results showed panicle traits of RIL population took place extremely extensive variation. Main contribution factors of grain yield per plant were effective spike number > filled grain number > 1 000-grain weight by stepwise regression and path analysis. Based on analysis of excellent lines, main indicators of panicle traits for ideal line with high grain yield in Sichuan were initially established: effective spike number 7-9, primary branch number 18-20, panicle length 27-30 cm, grains per panicle >320, filled grains per panicle >290, grain density >120/10 cm, seed setting rate 81%-92% and 1 000-grain weight 20-27 g. The excellent lines with high grain yield ranked top four in RIL population were further analyzed

收稿日期: 2016-10-06

基金项目: 西南科技大学重点科研平台专职科研创新团队建设基金(14tdgc07); 四川省教育厅重点项目(17ZA0412); 西南科技大学生命科学与工程学院本科创新基金(XKSC15-13)

第一作者: 武玲, 本科生, E-mail: 524367887@qq.com

通讯作者: 向珣朝, 教授, 主要从事植物分子遗传与育种研究, E-mail: xiangxunchao@swust.edu.cn

and found that there was significant positive correlation ($P < 0.001$) between effective spike number and grains per panicle. Their unfavorable linkage was broken and appeared good variation types. The excellent lines should be further used and analyzed as new germplasm.

Keywords *Oryza sativa* L.; recombinant inbred lines; panicle trait; variation; correlation analysis

穗部性状是水稻高产优质育种研究的重要内容。在水稻育种的历史进程中,根据水稻品种的分蘖能力和单穗重将育成品种分为穗数型和重穗型两类;水稻成熟后,根据稻穗的弯曲程度分为直穗型和弯穗型。在矮化育种基础上提出的理想株型育种其实质就是改变叶和穗的受光姿态,降低消光系数,提高光能利用率。我国在水稻穗部性状上已经开展了大量研究,库源关系一直被水稻研究者视为产量因素,大量研究证明水稻高产可理解为库源互作的结果^[1],一般认为少蘖大穗型品种更适合高产要求^[2]。我国最早从事植株形态研究的学者杨守仁^[3]提出的水稻理想株型指标之一是中等分蘖能力,并提出优化穗部性状组配,解决超高产、穗大与穗多的矛盾。沈阳农业大学水稻研究所在粳稻理想株型和理想穗型方面开展了深入的研究,根据水稻理想穗型设计的原理,初步建立了辽宁粳稻理想穗型参数^[4]。目前,有关籼稻和爪哇稻的穗部性状研究主要在穗部性状与产量和品质的相关性^[5],以及不同穗型的表现差异方面^[6],有关重组自交系(recombinant inbred line, RIL)的穗部性状变异研究未见报道。重组自交系各单株具有相似的遗传背景,一定程度上减少了不同水稻品种差异造成的影响,能更准确地反映穗部性状的遗传和变异,揭示其遗传规律。

中科院亚热带农业生态所和国家杂交水稻工程技术研究中心合作研究了引进爪哇稻资源在中国的表现和籼爪、粳爪交杂种优势,发现爪哇稻的品质优点正好弥补现有杂交稻的品质弱项^[7]。重穗虽然为高产穗型,却不利于结实率、充实度的提高,影响水稻品质^[8]。水稻育种工作者在不断追求单株穗数与每穗粒数之间的平衡协调,以寻找最优组合。一些学者曾致力于挖掘爪哇稻在杂种优势利用方面的巨大潜力^[9],但国内对于爪哇稻的研究仍然比较薄弱。本研究利用籼稻 CG133R 和爪哇稻 22 号构建的重组自交系 F_5 代群体,考查穗部性状在遗传重组过程中的分离变异情况,以期从中挖掘出高产且综合农艺性状好的新种质,为水稻育种提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验田间部分在西南科技大学农园试验基地进行,室内部分在西南科技大学植物分子遗传育种实验室进行。由水稻籼型高直链淀粉恢复系 CG133R 和糯性爪哇稻 22 号杂交,通过单株传连续自交方法构建的一套包括 121 个株系的永久性重组自交系群体,本研究取样时已经连续自交 5 代。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计

重组自交系群体和其亲本种子采用水育秧,秧龄 30 d 后移栽大田。大田肥料施用按常规栽培水平进行,其中 N 肥(尿素)150 kg/hm², P₂O₅ 75 kg/hm², K₂O 195 kg/hm²,一次性作底肥施用。化厢栽插,厢宽 1.66 m,厢沟 0.33 m,试验群体设置于田中央,减小试验误差。每个材料栽 6 行,单株栽插,栽插规格按行穴距 0.27 m×0.16 m 进行,小区面积 2.59 m²,无重复。栽后管理按常规进行。水稻成熟时,于田间对每个材料在其小区中间取样,避免边际效益。每个材料取 6 株,将各株稻穗编号并单株装袋,烘干后进行室内考种,得单株考种数据。考种项目有:单株有效穗、一次枝梗数、穗长、每穗着粒数、每穗实粒数、着粒密度、结实率、千粒重和单株产量。各性状统计标准见《水稻品种试验田间记载及室内考种项目与标准》^[10]。本研究考种使用的电子自动数粒仪和种子吹风仪分别为浙江托普仪器有限公司生产的 PME-1 型和 CFY-II 型。电子天平为德安特公司生产的 ES-500 型。

1.2.2 数据分析

对单株考种的数据任意 3 株编为一组进行平均,就为 2 次重复。对原始数据进行归一化处理,用统计分析软件 SPSS 19.0、Excel 2007 等进行方差分析、相关分析、多元逐步回归分析和通径分析。

2 结果与分析

2.1 亲本与 RIL 群体主要农艺性状表现

2.1.1 亲本的主要穗部性状表现

构建重组自交系双亲的穗型特征见图 1 和表 1。从表 1 可以看出,双亲之间穗长、着粒密度、

千粒重、单株产量差异都达到显著或极显著水平,而有效穗、一次枝梗数、着粒数、实粒数和结实率差异均不显著。其中,穗长和千粒重为爪哇稻 22 号显著大于 CG133R;而 CG133R 着粒密度和单株产量分别显著、极显著高于爪哇稻 22 号。两亲本在穗部性状上具有较大的差异性和互补性,有利于变异性大、性状超亲的后代出现。

2.1.2 RIL 群体的主要穗部性状表现

从表 2 可以看出,这 9 个穗部农艺性状在 RIL 群体中不同株系间存在着极显著差异。从变异系数看,变异最大的性状是单株产量 CV 为 27.94,变异范围为 16.500~83.705 g;其次是单株有效穗 CV 为 24.57,变幅为 3~11 个;每穗实粒数 CV 为 24.47,变幅 46~405 粒;每穗着粒数 CV 为 23.07。其余性状变异系数均在 9~20。



籼稻CG133R 爪哇稻22号
Indica CG133R Javanica 22

图 1 籼爪交重组自交系双亲的穗型特征

Fig. 1 Panicle type characteristics of *Indica* and *Javanica* parents for constructing RIL

表 1 籼爪交亲本的农艺性状表现

Table 1 Agronomic characters of *Indica* and *Javanica* parents

水稻种质 Rice germplasm	性状 Trait								
	有效穗/穗 EPP	一次枝梗数 PBN	穗长/cm PL	着粒数 GP	实粒数 FGP	着粒密度/ (grain/10 cm) GD	结实率/% SSR	千粒重/g GW	单株产量/g YP
籼稻 CG133R	7	18	22.9	293	269	128	91.81	20.205	39.935
爪哇稻 Javanica 22	6	19	27.3	234	213	78	91.03	28.438	30.802
平均值 Mean	6.5	18.5	25.1	263.5	241	103	91.42	24.322	35.369
<i>t</i> 检验 <i>t</i> text	1.000	-0.262	-4.957**	1.195	1.172	2.178*	0.813	-8.957**	3.282**

注: * 表示 5%、** 表示 1% 水平上显著。下表同。

Note: * and ** indicate significant differences at 5% and 1%. The same below.

被考察的 9 个性状在群体中均存在超双亲个体,穗长超亲株系的比例最大,为 45.76%,其次为着粒数 32.11%、有效穗 30.83% 和单株产量 30.17%,其余性状的超亲株系比率都在 10%~15%,群体有利变异较多,可以筛选出超双亲且综合性状较好的株系。

除结实率的群体均值小于低亲值外,其余性状的平均值均介于双亲之间。其中,实粒数低于双亲平均值,一次枝梗数和着粒密度与双亲均值接近。因此,群体农艺性状表现相对于亲本来说,有

效穗、穗长、总粒数、千粒重和单株产量较高,结实率较低。

2.2 RIL 群体主要穗部性状间的相关分析

由表 3 可知,单株产量除了与千粒重负相关不显著外,与其余 8 个性状都呈显著(仅指穗长)或极显著正相关。其中,与单株有效穗的相关系数(0.555)最大,其次分别是每穗实粒数(0.377)、一次枝梗数(0.359)、着粒数(0.313)、着粒密度(0.291)、结实率(0.253)和穗长(0.201);而有效穗仅与单株

表 2 籼爪交重组自交系 F₅ 群体穗部性状表现

Table 2 Panicle characters of recombinant inbred line in F₅, hybridizing by *Indica* and *Javanica*

成分因子 Component factor	性状 Trait									
	有效穗/穗 EPP	一次枝梗数 PBN	穗长/cm PL	着粒数/粒 GP	实粒数/粒 FGP	着粒密度/ (grain/10 cm) GD	结实率/% SSR	千粒重/g GW	单株产量/g YP	
平均值 Mean	6.63	18.04	26.71	278.10	238.38	103.31	85.64	25.17	36.70	
标准差 S	1.63	2.31	2.83	64.15	58.32	19.70	8.21	2.66	10.25	
变异范围 Region of variation	3~11	12~26	20.3~32.2	142~471	64~405	54~173	41.03~96.92	19.926~33.438	16.500~83.705	
变异系数/% CV	24.57	12.82	10.59	23.07	24.47	19.06	9.58	10.56	27.94	
偏度 Skewness	0.102	0.634	-0.237	0.785	0.385	0.71	-2.443	0.411	1.026	
峰度 Kurtosis	-0.375	1.144	-0.652	0.600	0.644	0.949	9.153	0.531	3.179	
超亲比率/% Over-parent ratio	30.83	21.55	45.76	32.11	22.94	10.09	14.68	10.08	30.17	

注：超亲比率指 RIL 群体中具超亲优势的株系所占群体总数的百分比值。

Note: Over-parent ratio refers to the proportion of the total population of the RIL group with heterobeltiosis.

产量呈极显著正相关,与其余性状皆呈负相关,其中与着粒数、实粒数和着粒密度呈极显著负相关;千粒重与着粒数、实粒数和着粒密度呈极显著负相关;结

实率仅与实粒数呈极显著的正相关;着粒密度与一次枝梗数、着粒数和实粒数呈极显著的正相关,而与有效穗呈极显著的负相关。

表3 RIL群体主要穗部性状间的相关系数

Table 3 Correlation coefficient of main panicle traits of RIL population

性状 Trait	有效穗 EPP	一次枝梗数 PBN	穗长 PL	着粒数 GP	实粒数 FGP	着粒密度 GD	结实率 SSR	千粒重 GW	单株产量 YP
有效穗 EPP	1								
一次枝梗数 PBN	-0.135	1							
穗长 PL	-0.194*	0.416**	1						
着粒数 GP	-0.381**	0.617**	0.520**	1					
实粒数 FGP	-0.408**	0.593**	0.457**	0.934**	1				
着粒密度 GD	-0.295**	0.479**	0.041	0.868**	0.826**	1			
结实率 SSR	-0.154	0.087	-0.019	0.030	0.372**	0.083	1		
千粒重 GW	-0.076	-0.129	-0.101	-0.421**	-0.376**	-0.419**	0.036	1	
单株产量 YP	0.555**	0.359**	0.201*	0.313**	0.377**	0.291**	0.253**	-0.042	1

2.3 RIL群体单株产量与各农艺性状的逐步回归分析与通径分析

2.3.1 逐步回归分析

应用SPSS 19.0数据分析软件对单株有效穗(X_1)、一次枝梗数(X_2)、穗长(X_3)、每穗着粒数(X_4)、每穗实粒数(X_5)、着粒密度(X_6)、结实率(X_7)和千粒重(X_8)等8个性状进行逐步回归分析,得到单株产量(Y)的最优回归方程式:

$$Y = -75.686 + 5.770 X_1 + 0.163 X_5 + 1.405 X_8$$

$$(R^2 = 0.859, P < 0.01)$$

由该回归方程可知,有效穗(X_1)、每穗实粒数(X_5)和千粒重(X_8)3个性状对单株产量(Y)均有积

极的促进作用。它们对单株产量的贡献值大小依次为:有效穗>千粒重>实粒数。另外,由SPSS输出结果得知决定系数 $R^2 = 0.859$,则剩余因子 $e = \sqrt{1-R^2} = 0.37550$,改值较大,说明对单株产量有影响的自变量不仅有以上3个方面,还有一些影响较大的因素没有考虑到。

2.3.2 通径分析

结合SPSS的输出结果,通过通径分析方法,得到的RIL群体中3个主要穗部性状对单株产量的间接效应和直接效应见表4。从表6可以看出,各性状对单株产量的直接作用为:有效穗>实粒数>千粒重。

单株有效穗与单株产量的关系:有效穗对单株

产量的直接作用为 0.919,它通过实粒数对单株产量的间接作用为-0.366,通过千粒重对单株产量的间接作用为-0.028。正负作用抵消后,对单株产量

的贡献值仍为+0.555。因此,适当注意与实粒数的关系,选择分蘖能力强,成穗率较高的品种,有利于提高单株产量。

表 4 3 个穗部性状对单株产量的通径系数

Table 4 Path coefficient of yield per plant of 3 ear traits

自变量 Independent variable	单株产量 YP (总体相关) Total correlation coefficient	通径系数 (直接效应) Direct path coefficient	间接通径系数(间接效应) Indirect path coefficients		
			有效穗 EPP	实粒数 FGP	千粒重 GW
有效穗 EPP	0.555	0.919		-0.366	-0.028
实粒数 FGP	0.377	0.897	-0.375		-0.136
千粒重 GW	-0.042	0.363	-0.070	-0.337	

每穗实粒数与单株产量的关系:实粒数对单株产量的直接作用为 0.897,它通过有效穗对单株产量的间接作用为-0.375,通过千粒重对单株产量的间接作用为-0.136。正负作用抵消后,对单株产量的贡献值仍为+0.377。因此,要注重对有效穗和千粒重的协调,可适当放宽对千粒重的选择标准。

千粒重与单株产量的关系:千粒重对单株产量的直接作用为 0.363,它通过有效穗对单株产量的间接作用为-0.070,通过实粒数对单株产量的间接作用为-0.337。正负作用抵消后,对单株产量的贡献值为-0.042。从千粒重与单株产量的相关系数来看,负相关未达显著水平。因此,其它性状固定时选择千粒重也是有利的。并且水稻千粒重的遗传力较高^[11],所以从早代开始就注意选择千粒重较高的单株,对高产育种有积极意义。

2.4 RIL 中优良株系筛选以及表现

2.4.1 代表性优良株系

高产是水稻的主要优良性状和追求目标^[12],因此,选取在单株产量超亲优势大于 30%的株系,进而筛选出 8 个优良株系(表 5)。由表 5 可知,选中株系单株产量的超亲优势依次为:109.60%、54.72%、52.18%、44.38%、42.61%、38.21%、34.87%和 30.78%,表现较好;着粒数的超亲优势也在

6.83%~52.22%;除了结实率比高亲偏小和千粒重比低亲略大外,其余性状的表现均较好。总体来看,入选株系属于综合性状优良的高产株系。

2.4.2 四川地区籼爪交后代优良株系穗型结构的理想参数

周开达等^[13]等通过对水稻光合效率、株叶形态和产量构成等因素进行分析,结合四川生态条件,提出了重穗型育种的重点是选育库容量大、光能利用率高的亚种间重穗型杂交稻。刘坚等^[14]并由此建立了重穗型超级杂交稻的理想株型模式。经对本研究群体分析比较,结论与刘坚等完全相符,并在着粒数上有明显超越,因而可暂定四川籼爪交后代高产穗型结构的理想参数为:一次枝梗数 18~20 个、穗长 27.0~30.0 cm、着粒数>320 粒、实粒数>290 粒、着粒密度>120 粒/10 cm、结实率 81%~92%和千粒重 20.000~27.000 g。对全部优良株系分析发现,高产株系的有效穗主要集中于 7~9 个/株,表 5 中产量最高的株系 349 的单株有效穗虽然为 11 个,但 8 个株系中仅此 1 个;具体分析其高产原因,可以发现除单株有效穗外,其着粒数和着粒密度也排第一,一次枝梗数、穗长和实粒数排第二,各性状优良的搭配和组合,才能保证有最高的产量。因此,在保证优良穗型结构的基础上,高产株系的单株有效穗应介于 7~9 个。

表5 RIL群体优良株系的主要穗部性状

Table 5 Main panicle traits of different excellent line in RIL population

株系 Line	有效穗 EPP	一次枝梗数 PBN	穗长/cm PL	着粒数 GP	实粒数 FGP	着粒密度/ (grain/10 cm) GD	结实率/% SSR	千粒重/g GW	单株产量/g YP
349	11	25	29.3	446	368	152	82.51	20.678	83.705
463	9	20	28.0	365	299	130	81.92	21.519	61.789
418	8	19	26.7	356	308	133	86.52	24.932	60.773
361	8	23	27.1	333	291	123	87.39	26.123	57.660
369	9	18	30.0	313	256	104	81.79	25.094	56.950
473	7	17	28.7	405	347	141	85.68	22.713	55.196
353	8	21	28.1	339	309	121	91.15	21.935	53.860
344	6	26	29.5	414	379	140	91.55	22.686	52.228

由产量作为首要因素,筛选出的产量最高的8个株系中,产量相对较低、单株产量排名5~8位的4个(344、353、369和473)株系,其平均有效穗为7.5个,平均每穗着粒数为367.75粒,随其产量的增加,有效穗数和着粒数呈显著负相关(表6),且着

粒数超亲现象更显著,与表3中群体相关性研究中结论相一致。但是RIL群体中单株产量排名1~4位的4个株系(361、349、418和463),其平均有效穗为9个,平均每穗着粒数为375粒,随产量的增加,其有效穗数和着粒数呈显著正相关(表6)。

表6 不同产量构成优系的穗数与穗粒数的相关性

Table 6 Correlation of effective panicles and grains per panicle for excellent plant lines with different yield

株系 Line	有效穗 EPP	着粒数 GP	株系 Line	有效穗 EPP	着粒数 GP
344	6	414	361	8	333
473	7	405	418	8	356
353	8	339	463	9	365
369	9	313	349	11	446
均值 Mean	7.5	367.75		9.0	375.00
相关性 Correlation		-0.962*		0.972*	

2.4.3 极端超亲株系表现

RIL群体中其他株系尽管其综合性状没有入选株系好,但是它们的单个农艺性状突出,可以进一步筛选利用。例如株系343、443和466在有效穗上超亲优势达42%,340、366、373、411、464、482和485

在一次枝梗数上超亲优势达15%,352、371、398和442在穗长上超亲优势达15%,347、371、415和480在着粒数上超亲优势达40%,347、356和415在实粒数上超亲优势达30%。另外,株系480号的着粒密度为172粒/10 cm,437、450和449的结实率高

达 95%，401 和 436 的千粒重高达 33.426 g，它们的单个性状优势显著，在育种和改良方面应具有一定的参考意义和利用价值。

3 讨论

3.1 水稻 RIL 群体穗部性状的遗传变异

本研究所用亲本籼型高直链淀粉恢复系 CG133R 与糯性爪哇稻 22 号在主要穗部性状上具有一定的互补性，爪哇稻 22 号具有千粒重高和穗长长的特点，CG133R 则具有分蘖能力强、着粒密度大和产量高的特点，综合性状均较好。其 RIL 群体的 9 个穗部性状均产生了较大的变异，在不同的株系之间存在极显著差异，在群体中呈连续变化，均接近正态分布，同时存在双向超亲分离现象。变异大小排序为单株产量 > 单株有效穗 > 每穗实粒数 > 每穗着粒数 > 着粒密度 > 一次枝梗数 > 穗长 > 千粒重 > 结实率。穗长超亲的株系所占比例最大，为 45.76%，其次为着粒数、有效穗、单株产量，其余性状的超亲比率都在 10%~15%。RIL 群体的穗部性状相对于亲本表现为有效穗长，总粒数、千粒重和单株产量较高，结实率略低，有效穗数也较多。

RIL 群体的单株生产力除了与千粒重没有明显线性关系外，与其他性状都存在极显著的相关性。其大小顺序为：有效穗 > 实粒数 > 一次枝梗数 > 着粒数 > 着粒密度 > 结实率 > 穗长 > 千粒重。其中单株有效穗、实粒数和千粒重对单株产量的贡献较大。根据通径分析，为了提高产量，应该注重对有效穗和实粒数的选择，同时协调好他们之间的相互关系；有效穗的效应略大于实粒数，因为它对产量的贡献和直接效应作用都最大。Li 等^[15]选用培矮 64S×93-11 构建的 RIL 群体为模式组合，对杂种优势表型及分子基础进行综合分析，并对多个杂交水稻组合的产量优势性状进行多年和多地点的综合分析发现，每穗小花数和有效穗数是造成两系杂交稻产量优势的主要原因。说明单株有效穗数和每穗粒数在水稻产量优势中的重要性。千粒重可适当放宽选择标准，其遗传率较高，从早代就可开始注意选择。另外，结实率的变异系数最小，偏度最小，应在高世代进行严格选择。

3.2 优异株系的比较

20 世纪末和 21 世纪初，水稻高产育种是在一定穗数基础上增加每穗粒数作为主要育种目标^[16]，因为穗数型品种的密度增加到一定程度后会影

响群体的通风透光能力，增加病虫害的发生几率，要进一步提高产量只有增加单穗重。在前面的相关性讨论中也证实了有效穗数和着粒数呈极显著负相关。本研究对 RIL 群体单株产量位列前 4 的株系进一步分析发现其有效穗数和着粒数呈显著正相关。其平均有效穗为 9 个，平均每穗着粒数也达到 375 粒。而其单株产量位列 5~8 的 4 个株系其平均有效穗为 7.5 个，平均每穗着粒数为 367.75 粒，有效穗数和着粒数呈显著负相关。

在水稻产量形成过程中，强调库容（即每穗粒数）占主导作用的学者居多^[17-18]。众所周知，单株有效穗与分蘖能力直接相关，同时是制约单位面积总粒数的主要因素^[19]，而单株分蘖能力是受环境和多基因控制的复杂性状^[20-21]。徐建龙等^[22]研究发现，有效穗与着粒数呈一定负相关，这种负相关可能由一因多效或者紧密连锁造成，二者的相关 QTL 大多定位在染色体的不同区域，通过重组，则可能产生兼具多穗和重穗的水稻新型品种。本研究说明利用籼稻和爪哇稻构建的 RIL 群体中出现了特殊的变异现象，其打破了有效穗数和着粒数间的不利连锁关系，该现象产生的原因以及影响值得进一步研究，有望解决高产、穗大与穗多的矛盾，为超级稻育种提供理论和物质基础。水稻高产是有效穗数、穗粒数和千粒重等产量因素协调的结果，在高质量的群体结构中寻找它们的协调发展是超级稻调控的关键之一^[23]。本研究中材料为永久自交性群体，应用上有一定的特点，既有利于进行连续积累性研究，又能在基因纯合的条件下提高遗传分析的准确性。

4 结论

籼稻和爪哇稻杂交获得的亚种间后代在穗部性状上发生了极广泛的变异。通过对 RIL 群体的分析，初步确立了在四川栽培环境下，籼爪杂交后代高产理想株系的穗部性状指标：有效穗数 7~9 个、一次枝梗数 18~20 个、穗长 27.0~30.0 cm、着粒数 > 320 粒、实粒数 > 290 粒、着粒密度 > 120 粒/10 cm、结实率 81%~92% 和千粒重 20.0~27.0 g。进一步对 RIL 群体中产量位列前 4 名的株系分析发现，其有效穗数和着粒数呈显著正相关，表明打破了有效穗数和着粒数间的不利连锁关系，出现了优良变异。这些优系可作为新种质进行深入分析和利用。

参考文献 References

- [1] 董桂春,居静,于小凤,张燕,赵江宁,李进前,田昊,张彪,王余龙.不同穗重类型常规籼稻品种产量形成的差异研究[J].扬州大学学报,2010,31(1):49-54
Dong G C, Ju J, Yu X F, Zhang Y, Zhao J N, Li J Q, Tian H, Zhang B, Wang Y L. Study on the difference of the different panicle weight types of *Indica* rice varieties yield formation [J]. *Journal of Yangzhou University*, 2010, 31(1): 49-54 (in Chinese)
- [2] 马洪文,王昕,代晓华,殷延勃,王坚,强爱玲,刘炜,史延丽.粳稻穗部性状的遗传效应分析[J].西北农业学报,2006,15(4):206-209
Ma H W, Wang X, Dai X H, Wei Y B, Wang J, Qiang A L, Liu W, Shi Y L. Analysis of genetic effects of panicle traits in *Japonica* rice [J]. *Journal of Northwest Agriculture*, 2006, 15(4): 206-209 (in Chinese)
- [3] 杨守仁.再论水稻超高产育种的理论和方法[J].沈阳农业大学学报,2003,34(5):321-323
Yang S Z. The theory and method of rice breeding for super high yield [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2003, 34(5): 321-323 (in Chinese)
- [4] 徐正进,陈温福,张龙步,杨守仁.水稻理想穗型设计的原理与参数[J].科学通报,2005,50(18):2037-2038
Xu Z J, Chen W L, Zhang L B, Yang S Z. The principle and parameter of ideal ear design for rice [J]. *Science Bulletin*, 2005, 50(18): 2037-2038 (in Chinese)
- [5] 胡继鑫,王光明,徐海.水稻穗部性状与品质和产量的关系综述[J].安徽农业科学,2008,36(3):923-925
Hu J X, Wang G M, Xu H. A summary of the relationship between panicle traits and quality and yield of rice [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2008, 36(3): 923-925 (in Chinese)
- [6] 张玉屏,朱德峰,曹卫星,林贤青,陈惠哲,焦桂爱.不同穗型水稻品种穗部参数及其相互关系[J].云南农业大学学报,2010,25(3):43-50
Zhang Y P, Zhu D F, Cao W X, Lin H Q, Chen H Z, Jiao G A. Parameters and their relationships of different panicle types of rice varieties [J]. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 2010, 25(3): 43-50 (in Chinese)
- [7] 李浩蔚,张梅.爪哇稻杂种优势研究获进展[N].中国科学报,2013-09-02(4)
Li H W, Zhang M. Advances in research on heterosis of Java rice [N]. *Journal of China Science*, 2013-09-02 (4) (in Chinese)
- [8] 胡继鑫.水稻穗部性状与产量和品质的关系研究[D].重庆:西南大学,2008
Hu J X. Study on the relationship between panicle traits and yield and quality of rice [D]. Chongqing: *Southwestern University*, 2008 (in Chinese)
- [9] 肖国樱,袁隆平,唐俐,邓晓湘.籼爪交和粳爪交杂种F1代性状间关系的研究[J].杂交水稻,2005,20(3):54-59
Xiao G Y, Yuan L P, Tang L, Deng X X. Research of IJV and *Japonica* hybrid claw traits of F1 generation relationship [J]. *Hybrid Rice*, 2005, 20(3): 54-59 (in Chinese)
- [10] 陈家润.水稻品种试验田间记载及室内考种项目与标准[J].华中农业科学,1957(2):147-148
Chen J R. Records of rice variety test field and indoor test items and standards [J]. *Central China Agricultural Science and Technology*, 1957(2): 147-148 (in Chinese)
- [11] 寻培之,沈村义,刘建丰.水稻千粒重的遗传研究[J].湖南农业科学,2010(16):18-19
Xu P Z, Chen C Y, Liu J F. A genetic study on 1 000 grain weight of rice [J]. *Hunan Agricultural Sciences*, 2010(16): 18-19 (in Chinese)
- [12] 徐大勇,刘洪福,杜永,徐敏权,陈焕淦.高产水稻品种主要经济性状遗传分析及其超高产育种策略的探讨[J].江苏农业研究,2000,21(1):12-15
Xu D Y, Liu H F, Du Y, Xu M Q, Chen H J. Genetic analysis of main economic characters of high yielding rice varieties and discussion on its super high yield breeding strategy [J]. *Jiangsu Agricultural Research*, 2000, 21(1): 12-15 (in Chinese)
- [13] 周开达,汪旭东,李仕贵,李平,黎汉云.亚种间重穗型杂交稻研究[J].中国农业科学,1997,30(5):91-93
Zhou K D, Wang X D, Li S G, Li P, Li H Y. The study on heavy panicle type of inter subspecific hybrid rice [J]. *Agricultural Sciences in China*, 1997, 30(5): 91-93 (in Chinese)
- [14] 刘坚,陶红剑,施思,叶卫军,钱前,郭龙彪.水稻穗型的遗传和育种改良[J].中国水稻科学,2012,26(2):227-234
Liu J, Tao H J, Shi S, Ye W J, Qian Q, Guo L B. Genetics and breeding improvement for panicle type in rice [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2012, 26(2): 227-234 (in Chinese)
- [15] Li D, Huang Z, Song S, Xin Y, Mao D, Lv Q, Zhou M, Tian D, Tang M, Wu Q, Liu Xue, Chen T, Song X, Fu X, Zhao B, Liang C, Li A, Liu G, Li S, Hu S, Cao X, Yu J, Yuan L, Chen C, Zhu L. Integrated analysis of phenome, genome, and transcriptome of hybrid rice uncovered multiple heterosis-related loci for yield increase [J]. *Proceedings of the National Academy Science of the USA*, 2016, Doi: 10.1073/pnas.1610115113
- [16] 徐正进,陈温福,韩勇,邵国军,张文忠,马殿荣.辽宁水稻穗型分类及其与产量和品质的关系[J].作物学报,2007,33(9):1411-1418

- Xu Z J, Chen W F, Han Y, Shao G J, Zhang Z W, Ma D R. Classification of panicle type and its relationship with grain yield and quality of rice in Liaoning province [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(9): 1411-1418 (in Chinese)
- [17] Yoshida S. Effect of temperature on the growth of the rice plant (*Oryza sativa* L) in a controlled environment [J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1973, 19(4): 299-310
- [18] Tanaka A. the relationship between photosynthesis and source-sink [J]. *Photosynthesis II*, 1979: 121.
- [19] 贺再新. 水稻理想株型研究进展与育种策略 [J]. 湖南农业科学, 2005(1): 11-13
He Z X. Research progress of rice ideal plant type and breeding strategy for [J]. *Hunan Agricultural Sciences*, 2005(1): 11-13 (in Chinese)
- [20] 陈小荣, 陈志彬, 贺浩华, 朱昌兰, 彭小松, 贺晓鹏, 傅军如, 欧阳林娟. 水稻单株有效穗主基因+多基因混合遗传分析 [J]. 生物数学学报, 2011, 26(3): 555-562
Chen X R, Chen Z B, He H H, Zhu C L, Peng X S, He X P, Fu J R, Ouyang L J. Hybrid genetic analysis of main gene and multi gene in rice plant [J]. *Journal of Biological Mathematics*, 2011, 26(3): 555-562 (in Chinese)
- [21] 张向阳. 一个重穗型水稻穗部性状 QTLs 定位分析 [D]. 四川: 四川农业大学水稻研究所, 2014
Zhang X Y. QTL mapping and analysis of a heavy panicle type rice's ear traits [D]. Sichuan: *Rice Research Institute of Sichuan Agricultural University*, 2014 (in Chinese)
- [22] 徐建龙, 薛庆中, 罗利军, 黎志康. 水稻单株有效穗和每穗粒数的 QTL 剖析 [J]. 遗传学报, 2001, 28(8): 752-759
Xu J L, Xue Q Z, Luo Z L, Li Z K. QTL Dissection of panicle number per plant and spikelet number per panicle in rice (*Oryza sativa* L) [J]. *Journal of genetics*, 2001, 28(8): 752-759 (in Chinese)
- [23] 张志兴, 李忠, 陈军, 李奇松, 陈龙怀, 郑家团, 黄锦文, 林文雄. 超级稻“Ⅱ优航 1 号”和“Ⅱ优航 2 号”库、源、流特性分析 [J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(2): 326-330
Zhang Z X, Li Z, Chen J, Li Q S, Chen L H, Zhen J T, Huang J W, Lin W X. Characteristics of sink-source-flow in “Ⅱ Youhang No. 1” and “Ⅱ Youhang No. 2” super hybrid rice [J]. *Chinese Journal of Ecological Agriculture*, 2011, 19(2): 326-330 (in Chinese)

责任编辑: 吕晓梅