

籼稻稻米蒸煮品质的种子 and 母体遗传效应分析

石春海 朱 军 (浙江农业大学, 杭州 310029)

Analysis of Seed and Maternal Genetic Effects for Characters of Cooking Quality in indica Rice

SHI Chunhai, ZHU Jun (*Zhejiang Agricultural University, Hangzhou 310029*)

Abstract: Genetic analysis was conducted to characterize the cooking quality in indica hybrid rice by using a new genetic model for cereal seed based on the data obtained in incomplete diallel crosses with six male sterile lines (Zhenshan 97A etc.) and three restorer lines (Cezao 2-2 etc.). The results indicated that gel consistency (mm) was mainly controlled by maternal genetic effects, but also affected by seed genetic effects. Amylose content(%) and gelatinization temperature (alkali spreading score) were controlled only by seed direct dominant effects. Predicted genetic effects indicated that 26715 was better than other parents for making a good cooking quality cross.

Key words: Cooking quality; Indica rice; Seed and Maternal genetic effects

摘 要: 采用禾谷类作物种子数量性状平均数遗传模型, 分析了以珍汕 97A 等 6 个籼型不育系与测早 2-2 等 3 个恢复系不完全双列杂交获得的籼稻稻米蒸煮品质资料。结果表明, 胶稠度除了受制于种子遗传效应外, 主要受母体遗传效应的影响; 直链淀粉含量和糊化温度性状则主要受制于种子直接显性效应。遗传效应预测值表明在供试材料中 26715 是蒸煮品质性状较为理想的优良亲本, 与其它亲本所配的组合具有较好的蒸煮品质。

关键词: 蒸煮品质; 籼稻; 种子和母体遗传效应

稻米是我国人民的主要食粮。随着人民生活水平的提高, 稻米品质已日益受到人们的重视。籼稻在我国水稻生产中占有很重要的地位, 其产量约占稻谷总产的四分之三。目前大面积种植的早籼稻有 80% 左右的米质不够理想, 直链淀粉含量过高、胶稠度过硬和糊化温度高是影响早籼米食味品质的主要原因。由于胚乳是水稻种子的主要组成部分, 与稻米蒸煮品质的好坏有着密切关系。因此, 研究水稻稻米蒸煮品质的遗传规律, 了解直链淀粉含量、胶稠度和糊化温度的遗传动态, 对于提高籼稻品质育种的效率具有实际指导意义。

一些学者曾对米质的若干性状进行过研究, 但主要是从品种分类或核基因角度进行遗

传研究, 尚未能区分母体植株基因和种子基因不同遗传体系对稻米蒸煮品质性状的影响^(1~10, 19~22)。禾本科作物的胚和胚乳是不同于母体植株的新世代, 由属于二倍体的母体植株为其提供营养物质。故除种子基因可以控制蒸煮品质性状外, 母体植株基因对这些性状的表达也可能产生不同程度的影响。Pooni 等 (1992) 研究水稻稻米直链淀粉含量后认为该性状可能与母体或细胞质效应有关⁽²⁴⁾; 石春海和朱军 (1992, 1993) 证实杂交籼稻的碾米品质和稻米外观品质中一些性状具有明显的母体

1993 年 11 月 26 日收到。Received Nov. 26, 1993

注: 本研究为受浙江省科委和教委资助的项目。

效应^[14,15]。但国内外均未能将稻米蒸煮品质性状的遗传变异进一步分解为种子基因效应与母体基因效应的遗传变异分量。本文以一些籼型杂交稻组合及亲本为材料,采用禾谷类作物种子数量性状的遗传模型^[12,13,25],同时分析蒸煮品质性状中种子和母体植株遗传体系的基因效应,并预测亲本或组合的遗传效应值,进一步明确籼稻米蒸煮品质性状的遗传规律,为水稻品质育种提供更为可靠的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用珍汕 97A、二九青 A、二九南 1 号 A、V20A、浙南 1 号 A 和浙南 3 号 A 等 6 个籼型不育系(CMS)与 T49、测早 2-2 和 26715 等 3 个恢复系(R)配成(6×3)不完全双列杂交,1991 年早季种植于浙江农业大学教学实验农场。4 月 1 日播种,5 月 2 日移栽,单本植,行株距为 20 cm×20 cm,各小区种 36 株,2 次重复。秧田和田间管理同一般大田。成熟时各小区去除边行,取中间 10 株亲本或 F₁ 植株上的 F₂ 种子于 1993 年在中国水稻研究所谷化系测定直链淀粉含量(%),胶稠度(mm)和糊化温度性状[碱消值(级)]。

1.2 统计分析

采用禾谷类作物种子数量性状平均数遗传模型和分析方法^[12,13,25],对世代平均数进行下列估算和分析:

用 MINQUE (0/1) 法估算各性状的种子直接加性方差(V_A)、种子直接显性方差(V_D)、母体加性方差(V_{A_m})、母体显性方差(V_{D_m})、种子直接加性效应与母体加性效应的协方差(C_{A·A_m})、种子直接显性效应与母体显性效应的协方差(C_{D·D_m})和剩余方差(V_e)等 7 个方差和协方差分量,在估算过程中设负的方差估计值为零。由于所用不育系均为野败型胞质,故不再分析其细胞质基因效应。

采用 Jackknife 数值抽样技术对各世代平均数进行抽样,计算各方差分量、遗传效应值和总遗传效应值的标准误。根据亲本和 F₂ 的

遗传模型,用调整无偏预测法(Adjusted Unbiased Prediction,简称 AUP)^[16]预测各项遗传效应值以及总遗传效应值(种子直接遗传效应值+母体植株遗传效应值),然后根据预测值的大小和方向,评判亲本的育种价值和组合的杂种优势。杂种优势表现依据纯合显性效应之和($\sum \hat{D}_{ii}$ 或 $\sum \hat{D}_{m_{ii}}$)的大小和方向判定,如果该值大于 0,说明存在着负向杂种优势,小于 0 则存在正向杂种优势^[17]。

全部试验数据由 C 语言编写的统计软件,在 IBM 兼用微机机上运算。

2 结果与分析

2.1 蒸煮品质性状的表现

水稻稻米蒸煮品质的好坏与稻米直链淀粉含量、糊化温度和胶稠度有着密切关系,而且在很大程度上影响着食味品质的好坏。选育出直链淀粉含量中等、糊化温度较低和胶稠度软到中等的品种或杂交组合,可以明显改善蒸煮和食味品质。测定结果表明,6 个不育系、3 个恢复系和 F₂ 种子的平均直链淀粉含量分别为 20.36%、17.09%和 18.84%,平均糊化温度(碱消值)分别为 4.78 级、3.40 级和 4.70 级,平均胶稠度分别为 29.17 mm、44.58 mm 和 29.28 mm。就总体而言,蒸煮品质以恢复系为最好,F₂ 种子略好于不育系。

2.2 遗传方差和协方差分量的估算

直链淀粉含量和糊化温度均受制于种子直接遗传效应,其种子基因的直接显性效应(V_D)达极显著水平,但尚未测到其它遗传方差,因此这两个性状上的表现主要与种子核基因的表达有关(表 1)。这与前人研究结果相近^[1~4,6,7,19~22]。故在常规育种中早代选择效果不明显,应以高代选择为宜。此外,在选配籼型杂交稻组合时,必须注意不育系和恢复系间直链淀粉含量或糊化温度的差异程度,选择相近的品种作为双亲,以减少 F₁ 植株上的 F₂ 种子间的直链淀粉含量或糊化温度差异。

胶稠度性状的种子直接显性方差(V_D)和母体显性方差(V_{D_m})都达到极显著水平,这表明该

表 1 籼稻糯米蒸煮品质遗传方差和协方差分量

Table 1. Genetic variances and covariances of cooking quality in indica rice

参数 Parameter	直链淀粉含量 Amylose content	糊化温度 Alkali spreading score	胶稠度 Gel consistency
种子直接加性方差 (V_A)	0	0	0
种子直接显性方差 (V_D)	15.365**	0.282**	10.175**
母体加性方差 (V_{Am})	0	0	0
母体显性方差 (V_{Dm})	0	0	38.568**
加性协方差 ($C_{A \cdot Am}$)	0	0	0
显性协方差 ($C_{D \cdot Dm}$)	0	0	5.865
剩余方差 (V_e)	0.281**	0.095**	0.644

**为1%极显著水平, 自由度为50。 Significant at the 1% level, df=50.

性状同时受到了母体植株遗传效应和种子直接遗传效应的影响。但母体遗传方差大于种子直接遗传方差, 占总遗传方差估计值的79.13% (表1)。因此, 除了种子基因本身可以直接控制胶稠度外, 母体植株基因对胶稠度的影响更为重要。由于在母体遗传效应和种子直接遗传效应均以显性效应为主, 即表明母体杂种优势和种子杂种优势会同时存在着, 在杂种优势的利用上有较大潜力, 但在常规育种中早代选择效果将不明显, 宜以高代选择为主。不过选择胶稠度相近的品种作为双亲, 可以减少 F_1 植株上的 F_2 种子间的分离。

籼稻糯米蒸煮品质性状中的直链淀粉含量和糊化温度除了受各种遗传效应的控制外, 还

明显受到环境机误的影响。各剩余方差均达到极显著水平, 但其值小于遗传方差, 这表明上述营养品质性状主要受遗传效应控制。

2.3 亲本和杂交组合遗传效应及杂种优势的预测

对遗传方差分量达到显著水平的性状进行遗传效应分析(种子直接显性效应和母体显性效应), 可以预测各杂交组合 F_2 种子的杂种优势表现以及了解杂交亲本的育种价值。

直链淀粉含量的 $\sum \hat{D}_{ii} = 0.928$, 未达显著水平, 故总体上该性状不存在种子杂种优势(表2)。9个杂交亲本中的恢复系 T49 和测早 2-2 仍表现出正向的种子显性效应, 而 26715 则存在着极显著的负向种子显性效应, 其显性效应

表 2 籼稻糯米蒸煮品质性状的遗传效应预测值¹⁾Table 2. Predicted genetic effects of cooking quality in indica rice¹⁾

参数 Parameter	珍汕 97A Zhenshan 97A (i=1)	二九青 A Erjiuqing a (i=2)	二九南 1 号 A Erjiu'nan 1 A (i=3)	V20A (i=4)	浙南 1 号 A Zhe'nan 1 A (i=5)	浙南 3 号 A Zhe'nan 3 A (i=6)	T49 (i=7)	测早 2-2 Cezao 2-2 (i=8)	26715 (i=9)
直链淀粉含量(AC)									
D_{ii}	-1.40	-0.61	2.47	0.44	0.30	0.52	2.41**	2.81**	-6.00**
糊化温度(AD)									
D_{ii}	-0.79 ⁺	-0.21	-0.70	-0.22	-0.09	0.01	0.45 ⁺	-0.53	-0.60 ⁺
胶稠度(GC)									
D_{ii}	1.47	1.13	0.49	-0.95	-0.89	-0.93	0.18	-0.66	-9.86 ⁺
Dm_{ii}	5.38 [*]	5.29 [*]	4.46 [*]	3.91**	3.84**	3.73**	-1.41 [*]	1.04	30.14**

¹⁾ D_{ii} 和 Dm_{ii} 分别为种子直接纯合显性效应和母体植株纯合显性效应。*, **, ** 分别为 10% 准显著水平、5% 显著水平和 1% 极显著水平; 自由度为 50。 D_{ii} and Dm_{ii} were direct dominant effect and maternal dominant effect, respectively. *, **, ** Significant at the 10%, 5% and 1% level, respectively. df=50.

表3 籼稻亲本和组合稻米蒸煮品质的遗传效应值¹⁾Table 3. Total genetic effects of cooking quality characters in indica rice¹⁾

基因型	直链淀粉含量	糊化温度	胶稠度
Genotype	Amylose content	Alkali spreading score	Gel consistency
亲本 Parents			
珍汕 97A Zhenshan 97 A	-4.21	-2.37 ⁺	9.77
二九青 A Erjiuqing A	-1.82	-0.63	8.67
二九南 1号 A Erjiunan 1 A	7.42	-2.10	5.94
V20A	1.31	-0.67	1.06
浙南 1号 A Zhe'nan 1 A	0.89	-0.27	1.18
浙南 3号 A Zhe'nan 3 A	1.55	0.03	0.94
T49	7.22 ^{**}	-1.36 ⁺	-0.88
测早 2-2 Cezao 2-2	8.44 ^{**}	-1.59	-0.94
26715	-18.00 ^{**}	-1.81 [*]	0.57
F ₂			
珍汕 97A / T49 Zhenshan 97 A / T49	1.93 ⁺	-0.71 [*]	0.60
珍汕 97A / 测早 2-2 Zhenshan 97 A / Cezao 2-2	1.34	-1.93 ^{**}	0.47
珍汕 97A / 26715 Zhenshan 97 A / 26715	-3.53 ^{**}	-0.57	-20.11 ⁺
二九青 A / T49 Erjiuqing A / T49	-0.82	-0.71 ^{**}	1.54
二九青 A / 测早 2-2 Erjiuqing A / Cezao 2-2	-1.17	-0.62 ⁺	-0.52
二九青 A / 26715 Erjiuqing A / 26715	1.75	-0.53 [*]	-20.31 ⁺
二九南 1号 A / T49 Erjiunan 1 A / T49	2.97 [*]	-0.71 [*]	-0.45
二九南 1号 A / 测早 2-2 Erjiunan 1 A / Cezao 2-2	3.17 [*]	-0.63	-0.26
二九南 1号 A / 26715 Erjiunan 1 A / 26715	-5.13 ^{**}	-1.03 ^{**}	-15.85 [*]
V20A / T49	1.36	-0.59 [*]	0.72
V20A / 测早 2-2 V20A / Cezao 2-2	2.68 [*]	-0.50	-2.29 [*]
V20A / 26715	-2.19	-0.88 [*]	-16.14 ^{**}
浙南 1号 A / T49 Zhe'nan 1 A / T49	2.65 ^{**}	-0.50 [*]	0.85
浙南 1号 A / 测早 2-2 Zhe'nan 1 A / Cezao 2-2	3.80 ^{**}	-0.59 ⁺	-2.13 ⁺
浙南 1号 A / 26715 Zhe'nan 1 A / 26715	-6.82 ^{**}	-0.60 [*]	-16.20 ^{**}
浙南 3号 A / T49 Zhe'nan 3 A / T49	2.65 ^{**}	-0.47 [*]	0.03
浙南 3号 A / 测早 2-2 Zhe'nan 3 A / Cezao 2-2	2.88 ^{**}	-0.62 ⁺	-0.32
浙南 3号 A / 26715 Zhe'nan 3 A / 26715	-6.03 ^{**}	-0.64 ⁺	-17.03 ^{**}

¹⁾总遗传效应值为种子直接遗传效应值和母体植株遗传效应值之和。Total genetic effect = seed direct genetic effect + maternal genetic effect.

可以分别增加或降低稻米直链淀粉含量。在杂合显性效应中, 珍汕 97A / T49 和 V20A / 26715 组合具有正向种子显性效应, V20A / T49 组合则表现出负向的种子显性效应, 均分别达到 0.1 准显著或 0.05 显著水平。糊化温度性状的 $\sum \hat{D}_{ii} = -3.592^{**}$, 表明总体上该性状存在极显著的正向种子杂种优势, 其中珍汕 97A、T49 和 26715 等 3 个亲本具有负向种子显性效应, 分别达到 0.1 准显著或 0.05

显著水平。由于胶稠度性状 $\sum \hat{D}_{ii} = -10.017^{**}$ 为负值和 $\sum \hat{D}_{m_{ii}} = 56.364^{**}$ 为正值, 故在总体上分别存在着极显著的正向种子杂种优势和负向母体杂种优势。其中 26715 和 T49 亲本分别具有负向的种子显性效应和负向的母体显性效应, 并达到准显著或显著水平, 而珍汕 97A、二九青、二九南 1号 A、V20A、浙南 1号 A、浙南 3号 A 和 26715 等 7 个亲本中则存在着显著的正向种子显性效应。杂合显性效应预测值

表明 V20A/T49、浙南 1 号 A/T49、浙南 3 号 A/T49 和浙南 3 号 A/测早 2-2 等 4 个组合的母体显性效应可以提高胶稠度, 珍汕 97A/26715、二九青 A/26715、二九南 1 号 A/26715、V20A/测早 2-2、V20A/26715、浙南 1 号 A/测早 2-2、浙南 1 号 A/26715 和浙南 3 号 A/26715 等 8 个组合的母体显性效应则会显著降低胶稠度。

总遗传效应值分析结果(表 3)表明 T49 和测早 2-2 能够极显著增加杂交组合的直链淀粉含量, 而 26715 则会极显著减少直链淀粉含量。珍汕 97A、T49 和 26715 属于明显降低糊化温度的亲本。杂交组合的总遗传效应值表明珍汕 97A/T49 等 8 个杂交组合可以明显增加直链淀粉含量, 珍汕 97A/26715 等 4 个组合可以显著减少直链淀粉含量; 而珍汕 97A/测早 2-2 等 15 个组合则明显降低了糊化温度。当以 26715 作父本时, 所配组合均会显著降低胶稠度, 且在多数情况下同时降低了直链淀粉含量和糊化温度。通过比较各组合表型值和表 3 中的遗传效应预测值, 虽然二九青 A/测早 2-2 与二九南 1 号 A/测早 2-2 的直链淀粉含量相差不大, 分别为 20.15% 和 20.76%, 但后者基因型预测值(3.17^{*})已达显著水平, 且基因型预测值大于前者(-1.17), 说明后一组合更能稳定地增加稻米直链淀粉含量。其它一些组合的一些性状中也有类似表现。以基因效应评价亲本和杂交组合, 可以排除环境和其它因素的干扰。因此, 根据亲本和组合基因型值(育种价值)进行评价要比只根据表现型评价更为可靠, 更能排除环境和其它因素对遗传结果分析的干扰。

3 讨 论

为了提高籼稻品质育种的效率, 有必要深入研究种子品质性状的遗传规律。当胚乳性状受胚乳遗传效应控制, 且不存在植株母体效应的作用时, 利用莫惠栋^[11]以及 Bogyo 等^[22]提出的三倍体胚乳性状的遗传模型和统计方法, 可以分析基因的遗传效应。因此, 前人对直链

淀粉含量和糊化温度等性状的研究结果是可靠的^(1~4,6,7,19~22)。但由于胚乳的营养物质由母体植株提供, 故有些胚乳性状除受到本身三倍体核基因的控制外, 还会受到二倍体母体植株核基因的影响, 此时就需要利用能够区分种子遗传效应和母体遗传效应的遗传模型才能进行无偏分析。本试验证实胶稠度性状同时受到种子基因和母体植株基因的控制, 且以母体遗传效应为主, 如仍用以前的模型进行分析就有可能导致有偏的估算。

1992 年 Foolad 等提出了可以估计出种子数量性状中母体遗传效应的模型^[24], 但需要测定单粒, 且需要 18 个世代平均数, 工作量很大。在国内, 朱军于 1992 年提出了只要利用少数世代的平均数就能估算出种子数量性状中母体和种子遗传效应的遗传模型及其相应的统计分析方法^[12]。与已有的三倍体遗传模型分析方法相比, 该研究方法具有简单、方便、实用的优点, 有利于提高工作效率, 这在水稻等较难得到 F₁ 和回交种子的禾谷类作物中应用是非常方便的。本试验利用一些籼型杂交稻亲本和组合, 分析了稻米蒸煮品质性状中种子和母体植株两套遗传体系的基因效应, 估算得到多种遗传效应的方差分量, 并预测得到亲本或组合的遗传效应值, 进一步明确了籼稻稻米蒸煮品质中胶稠度性状受母体和种子基因控制的遗传特征, 筛选出蒸煮品质优良的恢复系 26715 以及浙南 1 号 A/26715 等蒸煮品质较为优良的杂交组合。这些研究方法及试验结果对以后品质性状的遗传分析和进一步改良水稻稻米蒸煮品质以及选配优势组合具有一定的指导意义。

4 参考文献

- 1 黄超武, 李锐. 水稻直链淀粉含量的遗传分析. 见: 谷类作物品质性状遗传研究. 南京: 江苏科学技术出版社, 1990. 64~67
- 2 徐辰武等. 籼稻直链淀粉含量的遗传研究. 见: 谷类作物品质性状遗传研究. 南京: 江苏科学技术出版社, 1990. 75~81

- 3 李欣等. 稻米直链淀粉含量的遗传及选择效应的研究. 见: 谷类作物品质性状遗传研究. 南京: 江苏科学技术出版社, 1990. 68~74
- 4 凌兆凤等. 籼稻米糊化温度的遗传研究. 见: 谷类作物品质性状遗传研究. 南京: 江苏科学技术出版社, 1990. 106~112
- 5 汤圣祥. 稻米胶稠度的遗传研究. 中国水稻科学, 1991, 5(1):25~28
- 6 陈苞棠等. 水稻糊化温度的遗传分析. 华中农业大学学报, 1992, 11(2):115~119
- 7 王守海. 水稻胚乳直链淀粉含量的遗传分析. 安徽农业科学, 1992, 20(2):114~117
- 8 张文绪, 汤圣祥. 我国水稻品种蒸煮品质的初步研究. 中国农业科学, 1981, (5):32~39
- 9 张云康等. 我国籼稻直链淀粉含量研究. 作物品种资源, 1993, (1):30~31
- 10 汤圣祥. 我国籼交水稻蒸煮与食用品质的研究. 中国农业科学, 1987, 20(5):17~22
- 11 莫惠林. 胚乳性状的遗传模型和世代平均数. 遗传学报, 1989, 16(2):111~117
- 12 朱 军. Mixed model approaches for estimating variances and covariances. 生物数学学报, 1992, 7(1):1~11
- 13 朱 军, 许复华. 胚乳性状的遗传模型及其分析方法. 作物学报, 1994(印刷中)
- 14 石春海, 朱军. 籼型杂交水稻碾磨品质的遗传分析. 生物数学学报, 1992, 7(4):37~45
- 15 石春海, 朱军. 籼型杂交稻稻米外观品质的种子和母体遗传效应分析. 北京农业大学学报, 1993, 19(增刊):69~74
- 16 朱军. 作物杂种后代基因型值和杂种优势的预测方法. 生物数学学报, 1993, 8(2):32~44
- 17 朱军等. 作物品种间杂种优势遗传分析的新方法. 遗传学报, 1993, 20(3):262~271
- 18 Singh N B, H G Singh. Gene action for quality components in rice. *Indian Journal of Agricultural Science*, 1982, 52(8):485~488
- 19 Ish Kumar, G S Khush. Genetic analysis of different amylose levels in rice. *Crop science*, 1987, 27:1167~1172
- 20 McKenzie K S, J N Rutger. Genetic analysis of amylose content, alkali spreading score, and grain dimensions in rice. *Crop science*, 1983, 23(2):306~313
- 21 Kaw R N, N M DeLaCruz. Genetic analysis of amylose content, gelatinization temperature and consistency in rice. *Journal of Genetic & Breeding*, 1990, 44:103~112
- 22 Bogyo T P *et al.* Genetic models for quantitatively inherited endosperm characters. *Heredity*, 1988, 60:61~67
- 23 Pooni H S *et al.* A comprehensive model for disomically inherited maternal traits expressed in triploid tissues. *Heredity*, 1992, 69:166~174
- 24 Foolad M R, R A Jones. Models to estimate maternally controlled genetic variation in quantitative seed characters. *Theor Appl Genet*, 1992, 83:360~366
- 25 Zhu J, B S Weir. Analysis of cytoplasmic and maternal effects. II. Genetic model for triploid endosperms. *Theor Appl Genet*, 1994 (in press)