

文章编号: 1008-9209(2001)05-0483-06

籼稻精米重量性状的发育遗传分析

石春海¹, 吴建国¹, 朱军¹, 樊龙江¹, 吴平²

(1. 浙江大学农学系, 浙江杭州 310029; 2. 浙江大学生物科学系, 浙江杭州 310029)

摘要: 采用包括胚乳、细胞质和母体植株等不同遗传体系基因效应的数量性状发育遗传模型和统计分析方法, 分析了籼稻 4 个发育时期的精米重量性状。结果表明三倍体胚乳和二倍体母株基因的加性效应和显性效应以及细胞质效应可以明显影响各个稻米发育时期的精米重量, 但主要为二倍体母株的核基因效应, 其次为三倍体胚乳核基因效应。基因加性效应在稻米 4 个发育时期的精米重量表现中起着主要作用, 选择可以取得良好的改良效果。条件方差分量分析结果表明, 胚乳、细胞质和母体植株中控制精米重量性状表现的基因在多数稻米发育时期均有新的表达, 且以稻米发育前期为主, 其中开花后第 8~14 日是控制精米重量性状表现的基因表达最为活跃的时期。各遗传体系在接近稻米成熟时(开花后第 22~28 日)的新基因表达量尤其是基因的加性效应会明显下降, 一些基因效应尤其是净细胞质效应存在着个别发育时期间断表达的现象。稻米不同发育时期的条件和非条件遗传效应预测值表明, 作 5 等亲本可以明显提高后代的精米重量。

关键词: 籼稻; 发育遗传; 精米重量; 遗传方差和条件遗传方差; 遗传效应

中图分类号: Q344⁺.4; S511.2⁺1 **文献标识码:** A

SHI Chun-hai¹, WU Jian-guo¹, ZHU Jun¹, FAN Long-jiang¹, WU Ping² (1. Dept. of Agronomy, Zhejiang Univ., Hangzhou 310029, China; 2. Dept. of Bioscience, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Developmental genetic analysis of milled rice weight at different filling stages in Indica rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Zhejiang University (Agric. & Life Sci.), 2001, 27(5): 483~ 488

Abstract: A analysis of developmental genetic effects for milled rice weight (MRW) trait in *indica* rice (*Oryza sativa* L.) at four different filling stages of rice was conducted by using developmental genetic models and corresponding statistical approaches for quantitative traits of triploid endosperm in cereal crops. It was indicated that the triploid endosperm, cytoplasmic and diploid maternal plant genetic effects were important for MRW traits at different filling stages of rice, especially for maternal additive and dominance effects. Because of the higher endosperm and maternal additive effects for MRW, the better improving effects for this trait could be expected by selection in rice breeding. The results of conditional genetic variance components showed that the new expression of quantitative genes in endosperm, cytoplasm and maternal plant for MRW was mostly found at all different filling stages of rice. The gene expression, however, was most active at the early filling stages especially for the second stage (8-14 d after flowering). The phenomena which some genes were spasmodically expressible among filling stages of rice were detected for some genetic effects especially for cytoplasmic effects.

Predicted genetic effects and conditional genetic effects at different filling stages of rice showed that

收稿日期: 2001-01-26

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目(39830250)、浙江省自然科学基金资助项目(398265)和浙江省优质专用水稻品种改良攻关资助项目。

作者简介: 石春海(1956-), 男, 浙江新昌人, 教授, 博士生导师。从事作物遗传育种和种子科学研究。

some parents such as Zuo 5 were better than others for improving the MRW trait.

Key words: *indica* rice (*Oryza sativa* L.); developmental genetics; milled rice weight; genetic variances and conditional genetic variances; genetic effects

稻米的胚乳是由1个精核与2个极核受精而成的三倍体组织,其胚乳性状大多为多基因控制的数量性状。一些学者的研究已同时定量分析出三倍体胚乳、二倍体母株与细胞质等三套遗传体系基因效应对稻米胚乳性状的影响,进一步明确了三套遗传体系在稻米胚乳性状表现中的相对重要性,表明稻米胚乳数量性状的表现与胚乳核基因、母体植株基因及细胞质基因效应有关^[1-3, 8, 10, 11, 14]。但已报道的试验均采用了稻米胚乳性状的最终表型值进行研究,尚未研究稻米不同发育时期精米重量性状的发育遗传机理。水稻精米的最终重量是稻米整个发育过程中光合产物在稻谷中积累的总和,稻米在某一发育时间段的重量与该时间段的遗传有关,同时也与之前的光合产物积累量有关。因此,稻米不同发育时期中胚乳、母体植株与细胞质这三套遗传体系中基因表达以及所产生的遗传效应可能存在较大差异,很有必要加以深入研究。

本试验旨在利用一些籼稻亲本和杂交组合,采用新近提出的可以估算数量性状不同发育时期条件遗传方差分量和净遗传效应值的遗传模型和统计分析方法^[12],研究整个稻米发育过程中基因在不同时期表达的规律,明确稻米不同发育时期的基因效应差异及其对精米重量性状的影响,进一步了解精米重量在不同发育时期之间的遗传相关性;同时通过研究三倍体胚乳、二倍体母株和细胞质等不同遗传体系的基因表达对水稻精米重量性状发育遗传的影响,阐明三套遗传体系在不同发育时期中控制稻米胚乳性状表现的相对重要性,为水稻遗传改良提供进一步的理论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料

采用精米重量性状差异较大的7个籼型不

育系和相应的保持系:浙协2号(P1)、协青早(P2)、浙南3号(P3)、珍汕97(P4)、冈朝1号(P5)、V20(P6)、作5(P7)和5个早籼恢复系:T49(P8)、测早2-2(P9)、26715(P10)、102(P11)、1391(P12)。

1.2 试验设计

1997年以上述不育系和恢复系按不完全双列杂交设计配制杂交组合(7×5),获得杂种一代(F₁)。1998年早季将亲本和F₁种植于浙江大学实验农场,3月30日播种,4月30日移栽,单本插,行株距为20 cm×20 cm。各小区种6行,每行6株,2次重复,随机区组设计。水稻开花期间,各小区去除边行后,在中间16株F₁或亲本植株的稻穗上标记当日开花受精的自交种子(F₂)或亲本种子(每穗30粒左右),每隔7 d收获不同发育时期的种子(分别为开花后7、14、21和28 d)。在开花期间同时利用亲本配制相应的杂交组合,获得稻米4个发育时期的当代杂交F₁种子。在室内测定不同发育时期的亲本、F₁和F₂的精米重量(mg),各样品测定3次。

1.3 统计分析方法

采用包括种子、细胞质和母体等不同遗传体系基因效应的遗传模型和统计分析方法^[13, 14]估算籼稻不同发育时期精米重量性状的胚乳加性(V_A)和显性方差(V_D)、细胞质方差(V_C)、母体加性(V_{Am})和显性方差(V_{Dm})并采用Zhu提出的数量性状发育遗传模型和统计分析方法^[12],估算($t-1$)— t 这一段时间内的条件胚乳加性方差(V_{A(t|t-1)})和条件胚乳显性方差(V_{D(t|t-1)})、条件细胞质方差(V_{C(t|t-1)})、条件母体加性方差(V_{Am(t|t-1)})和条件母体显性方差(V_{Dm(t|t-1)})。其中($t|t-1$)是指给定第 $t-1$ 日精米重量表型值时第 t 日的条件表型值。采用AUP法^[15]预测胚乳加性效应、细胞质效应和母体加性效应等各项遗传效应分量,其中利用非条件分析方法获得的 t 时刻遗传效应值是指

从种子开花受精到 t 时刻基因表达的累积遗传效应总量, 而利用条件分析方法获得某一时间段中的净遗传效应是指从 $t-1$ 到 t 时刻期间基因表达的遗传效应. 采用 Jackknife 数值抽样技术对各世代平均数进行抽样, 计算各方差分量和协方差分量估计值的标准误. 所有数据的运算和分析采用 C 语言编写的软件^[5]在 PC 微机上完成.

2 结果与分析

2.1 稻米不同发育时期精米重量性状的方差分析

稻米 4 个不同发育时期精米重量的遗传方差分析表明(表 1), 除了未测到开花后第 7 日精米重量性状的细胞质方差(V_C)外, 其它胚乳、细胞质和母体等不同体系的遗传方差分量均已达到极显著水平. 由此可见, 稻米在不同发育时期的精米重量性状表现受到了多种遗传体系基因效应的控制. 三倍体胚乳或二倍体母株基因的加性效应和显性效应以及细胞质遗传效应可以明显影响各个发育时期的精米重量. 精米重量性状在不同发育时期的表现均是以母体遗传效应为主, 母体遗传方差($V_{Am} + V_{Dm}$)分别占同时期总遗传方差量($V_A + V_D + V_C + V_{Am} + V_{Dm}$)的 52.14%、43.44%、52.07% 和 51.17%; 其次为胚乳遗传效应, 胚乳效应方差($V_A + V_D$)分别占同时期总遗传方差量的 47.86%、41.36%、36.90% 和 21.34%. 细胞质效应对不

同发育时期精米重量有着较大影响, 分别占同时期总遗传方差量的 0.00% ~ 27.49%, 但与不同时期的胚乳或母体效应相比, 细胞质效应均较小. 因此, 稻米不同发育时期的精米重量性状表现主要受制于三倍体胚乳或二倍体母株的基因表达.

基因效应分量还表明, 控制精米重量在 4 个不同发育时期表现的基因效应均以加性效应为主, 基因加性方差($V_A + V_{Am}$)分别占同时期总遗传方差的 76.10%、69.56%、74.05% 和 49.85%, 故对精米重量性状的选择可望取得较好的效果. 达到显著水平的胚乳显性方差和母体显性方差则表明, 三倍体胚乳核基因和二倍体母株核基因的显性效应可以明显影响杂交水稻的精米重量. 而精米重量不同发育时期未达显著水平的加性效应协方差($C_{A \cdot Am}$)和显性效应协方差($C_{D \cdot Dm}$)则表明, 三倍体胚乳核基因效应对各个时期精米重量性状的影响与二倍体母株基因效应对该性状的影响无关.

虽然稻米不同发育时期的机误方差(V_e)均已达到极显著水平, 环境机误或抽样误差可以明显影响精米重量性状的表现. 但其值不大, 故该性状在不同发育时期的表现主要是受制于多种遗传体系的基因效应.

2.2 稻米不同发育时期精米重量性状的条件方差分析

采用条件方差的分析方法能够得到某一性状在一个特定时期内基因表达的净遗传效应, 以有效地解释不同发育时期中遗传效应的动态变化, 进而明确该性状发育过程中有关基因的表达情况. 条件方差分量分析结果表明(表 2), 三倍体胚乳、细胞质或二倍体母株中控制精米重量性状表现的基因在稻米多数发育时期均有新的表达. 上述各遗传体系的基因表达是以稻米发育前期为主, 尤以开花后第 8~14 日的基因表达量为最大. 这一时期中胚乳加性和显性效应、细胞质效应和母体加性及显性效应等各项净遗传效应的条件方差分量均已达到极显著水平, 并且其估计值在 4 个稻米发育时期中均为最大, 说明该阶段中有大量的微效多基因被激活表达, 因此开花后第 8~14 日是控制精米重量性状表现的基因表达最为活跃的时期. 开

表 1 稻米不同发育时期精米重量的方差分量估计值
Table 1 Estimates of variance components for milled rice weight at different development stages in indica rice

参数	稻米发育时期/d			
	7	14	21	28
V_A	7.94**	12.41**	10.97**	2.66**
V_D	2.84**	3.41**	2.29**	3.90**
V_C	0.00	5.81**	3.97**	8.44**
V_{Am}	9.21**	14.18**	15.64**	12.65**
V_{Dm}	2.54**	2.42**	3.07**	3.06**
$C_{A \cdot Am}$	-1.19	-3.86	-3.56	-12.03
$C_{D \cdot Dm}$	-0.41	-0.28	-0.65	-0.86
V_e	0.22**	0.34**	0.21**	0.15**

注: ** 为 $P < 0.01$ 显著水平.

花后第 1~7 日的基因表达量为其次,仅细胞质条件方差未达显著水平。基因表达量最小的时期为开花后第 22~28 日,此时仅测到数值较小的胚乳条件显性方差、母体条件显性方差及细胞质条件方差,说明各遗传体系在接近稻米成熟时,新基因表达量尤其是基因的加性效应会明显下降。上述结果表明微效多基因是按一定的时间顺序激活的,而且各阶段新基因表达所产生的遗传效应类型和大小均明显不同,这在传统的方差分析方法研究中是很难发现的。

表 2 籼稻不同发育时期精米重量的条件方差分量估计值

Table 2 Estimates of conditional variance components for milled rice weight at different development stages in *indica* rice

参数	稻米发育时期/d			
	7	14	21	28
$V_A (r t-1)$	7.94**	14.94**	5.01**	0.00
$V_D (r t-1)$	2.84**	4.45**	1.91**	3.11**
$V_C (r t-1)$	0.00	10.95**	0.00	7.78**
$V_{Am} (r t-1)$	9.21**	20.76**	0.00	0.00
$V_{Dm} (r t-1)$	2.54**	2.77**	3.09**	2.73**
$C_{A \cdot Am} (r t-1)$	1.19	5.79	0.00	0.00
$C_{D \cdot Dm} (r t-1)$	0.41	-0.60	-0.59	-0.58
$V_e (r t-1)$	0.22**	0.35**	0.21**	0.15**

** 为 $P < 0.01$ 显著水平。

不同遗传体系基因效应的条件遗传方差分析表明,控制精米重量性状表现的三倍体胚乳核基因净显性效应及二倍体母株核基因净显性效应在 4 个发育时期中均有不同程度的表达,但其表达量要明显小于条件加性效应分量。在精米重量性状的各个发育时期中,开花后第 22~28 日期间不再有新的胚乳加性效应表达,母体加性效应在开花受精后第 15 日也已不再有新的表达,此时表 1 中用一般方差分析方法所测到的一些加性效应估计值是前几期基因表达所产生的延续效应。由于本试验未测到开花后第 1~7 日和第 15~21 日期间的条件细胞质方差 ($V_C (r|t-1)$),故由细胞质基因产生的净细胞质效应存在着在个别发育时期间断表达的现象。

精米重量性状不同发育时期的条件加性协方差 ($C_{A \cdot Am} (r|t-1)$) 和条件显性协方差 ($C_{D \cdot Dm} (r|t-1)$) 均未达到显著水平,揭示了各个发育时期中新表达的三倍体胚乳核基因净效应

对该性状的影响与二倍体母株净基因效应无关。但各个稻米发育时期显著的条件机误方差 ($V_e (r|t-1)$) 表明环境机误或抽样误差对精米重量性状在各时期的表现仍可产生较为明显的影响。

2.3 稻米不同发育时期的遗传效应分析

稻米不同发育时期亲本遗传效应的分析将有利于明确各亲本在稻米各个发育时期育种值的动态表现。利用非条件数量遗传分析方法和条件数量遗传分析方法预测 12 个亲本精米重量的胚乳加性效应、细胞质效应和母体加性遗传效应值见图 1。

从图 1 可见,各亲本影响杂交后代不同发育时期胚乳性状表现的胚乳加性效应具有较大的差异,且主要表现为以灌浆前中期的差异为主,其中以 P7(作 5) 亲本对增加后代精米重量的胚乳加性效应尤为明显。而根据第 28 日成熟期最终表型值估算的亲本效应值差异则相对要小得多,有的亲本甚至会出现灌浆前期阶段遗传效应表现为正值(或负值)、最后遗传效应表现为负值(或正值)的现象。说明仅利用最终表型值进行遗传分析不一定能够代表整个数量性状发育阶段中各个时期基因表达的遗传效应差异。在细胞质效应和母体加性效应上也存在类似的情况,从中亦能发现 P7(作 5) 的细胞质效应以及 P8(T49) 和 P9(测早 2-2) 的母体加性效应预测值要大于其它亲本,其遗传效应可以明显增加稻米不同发育时期的精米重量。因此,利用发育数量遗传分析的方法可以更清楚地发现不同亲本在各个稻米发育时期的作用和遗传效应差异,有利于筛选出各个发育时期均具有较大遗传效应的亲本用于数量性状的改良。

由于稻米不同发育时期采用非条件数量遗传分析方法获得的亲本遗传效应是该时期之前已开启基因延续表达所产生效应的总和,不能说明其中某一阶段中基因表达的情况。利用条件数量遗传分析方法预测 12 个亲本精米重量的条件胚乳加性效应值表明,稻米发育前 3 个时期中均有新的基因表达,但开花受精后第 22~28 日期间则未发现新的胚乳加性效应,此时在非条件数量遗传分析方法中所测到的胚乳加性效应是前几期已开启基因继续表达的结果。

虽然稻米不同发育时期各亲本的条件胚乳加性效应值与非条件胚乳加性效应值在趋势上有着一定的相似性, 但两者仍有着较大的差异。如 P7(作 5) 在稻米 4 个发育时期中, 精米重量性状的非条件胚乳加性效应值和条件胚乳加性效应值分别为 2.15、2.23、2.45、- 0.67 mg 和 2.15、0.75、3.02、0.00 mg, 其中第 2、4 期的条件胚乳加性效应值明显要小于相应的非条件胚乳加性效应值, 而第 3 期的条件胚乳加性效应值则要大得多。条件细胞质效应值和条件母体

加性遗传效应预测值表明, 精米重量性状在开花受精后第 15~ 21 日未发现有新的细胞质基因表达; 精米重量性状在开花受精第 15~ 28 日也没有新的母体加性效应出现。由此可见, 亲本遗传效应存在着阶段性表达的现象, 利用条件数量遗传分析的方法可以有效地测出稻米不同发育时期中新基因表达的实际情况, 也能比传统的、非条件的遗传分析方法更好地揭示一些数量性状的发育遗传规律。

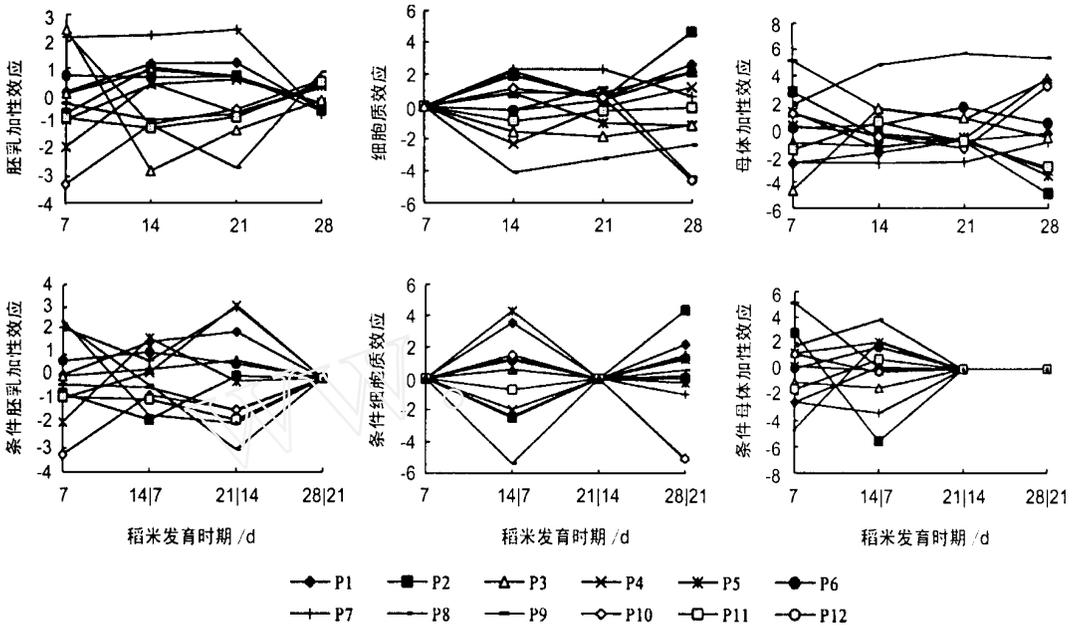


图 1 不同发育时期精米重量的遗传效应和条件遗传效应预测值

Fig. 1 Predicted genetic effects and conditional genetic effects for MRW at different development stages of rice

3 讨论

水稻胚乳数量性状的最终表现决定于生物发育过程中众多基因的表达、调控和相互作用, 利用最终稻米胚乳数量性状表型值估算的遗传效应值, 只是反映了决定数量性状发育的众多基因在不同时期表达的综合效应, 并不能说明稻米胚乳数量性状在发育过程中不同时期基因的表达和调控情况。因此, 有必要对稻米品质数量性状在不同发育阶段基因表达的差异以及各种基因效应对稻米品质性状发育动态的影响进行研究, 以了解水稻胚乳数量性状的发育遗传规律, 为稻米品质改良提供更为详

细的理论依据。此外, 由于稻米胚乳性状会同时受到三倍体胚乳核基因、二倍体母株核基因和细胞质基因等不同遗传体系的控制, 遗传基础复杂^[1-3, 8, 10, 11, 14], 目前尚无法采用胚胎生物学和分子遗传学的经典分析方法进行数量性状发育的遗传机理研究, 也不能采用传统的数量遗传方法^[6, 9]分析不同发育时期中特定时段($t-1$)基因表达或关闭的遗传规律, 需利用新的方法加以研究。Zhu 首次提出的条件遗传方差分量估算和条件遗传效应值预测的数量性状遗传模型和统计分析方法^[12], 可用于发育数量遗传的分析和估算出特定发育阶段的基因表达或关闭的遗传效应, 克服了传统数量遗传方法无法准确检测特定发育阶段基因表达的缺陷,

也为深入研究不同时期多套遗传体系影响稻米品质性状表达的遗传机理提供了分析原理和有效的方法。Atchley 和 Zhu^[7]以及陈清等^[4]利用该遗传模型已成功地分析了小鼠体重和尾长性状以及棉花成铃数和籽棉产量性状在不同发育时期的条件遗传方差和净遗传效应。

不同发育时期的精米重量性状遗传方差分析表明,三倍体胚乳和二倍体母株基因的加性效应和显性效应以及细胞质遗传效应可以明显影响各个发育时期的精米重量,且以加性效应为主,对这些性状的选择可望取得较好的效果。而条件方差分量分析结果则揭示了胚乳、细胞质和母体等遗传体系在稻米各个发育时期中基因(遗传效应)常有新的表达,且以灌浆前中期为主,其中以开花后第8~14日的灌浆中期基因表达量最大。因此开花后第8~14日期间各种基因效应对整个精米重量性状的发育动态可以产生极为重要的作用,是控制精米重量性状表现的基因表达最为活跃的时期。稻米成熟期时已测不到一些净遗传效应的条件方差分量,说明该阶段基因表达量在整个稻米发育中所占比例已经不大,此时稻米的发育主要是进行一些后期的生理生化反应及逐步脱水干燥。

本研究的结果表明利用条件方差分析的方法可以更好地获得某一特定发育时期的净遗传效应值以及了解不同发育时期基因的动态表达和遗传效应的动态变化过程,揭示在整个数量性状发育过程中有关数量基因的开启、表达及关闭情况,进一步阐明数量性状的发育遗传规律,为今后不同发育时期数量性状QTLs定位和进行胚乳性状的标记辅助选择提供理论依据。

References

[1] SHI Chun-hai, ZHU Jun (石春海,朱军). Genetic analysis of milling quality characters in *indica* hybrid rice[J]. *Chinese Journal of Biometrics* (生物数学学报), 1992, 7(4): 37-45. (in Chinese)

[2] CHEN Jian-guo, SONG Guo-qing, QU Shao-hong, et al (陈建国, 宋国清, 瞿绍洪, 等). Direct and maternal genetic effects on grain quality characters in early

hybrid rice[J]. *Chinese J Rice Sci* (中国水稻科学), 1998, 12(2): 79-84. (in Chinese)

[3] CHEN Jian-guo, ZHU Jun (陈建国, 朱军). Genetic effects and genotype \times environment interactions for appearance quality traits in *indica-japonica* crosses of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Scientia Agric Sinica* (中国农业科学), 1998, 31(4): 1-7. (in Chinese)

[4] CHEN Qing, ZHU Jun, WU Jixiang (陈清, 朱军, 吴吉祥). Developmental genetic analysis of boll number and seed cotton yield per plant at different fruiting stages in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *J Zhejiang Agricultural University* (浙江农业大学学报), 1999, 25(2): 155-160. (in Chinese)

[5] ZHU Jun (朱军). *A Analysis Method for Genetic Models* (遗传模型分析方法) [M]. Beijing: China Agric. Press, 1997, 163-174, 278-285. (in Chinese)

[6] Atchley W R, Xu S, Vogl C. Developmental quantitative genetic models of evolutionary change[J]. *Developmental genetics*, 1994, 15: 92-103.

[7] Atchley W R, Zhu J. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice[J]. *Genetics*, 1999, 147: 765-776.

[8] Bao J S, Xia Y W. Genetic control of paste viscosity characteristics in *indica* rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 1120-1124.

[9] Cowley D E, Atchley W R. Quantitative genetic models for development, epigenetic selection and phenotypic evolution [J]. *Evolution*, 1992, 46: 495-518.

[10] Shi C H, Zhu J. Genetic analysis of cytoplasmic and maternal effects for milling quality in *indica* rice [J]. *Seed Science and Technology*, 1998, 26(2): 481-488.

[11] Shi C H, Xue J M, Yu Y G, et al. A analysis of genetic effects for nutrient quality traits in *indica* rice [J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 1099-1102.

[12] Zhu J. A analysis of conditional genetic effects and variance components in development genetics [J]. *Genetics*, 1995, 141: 1633-1639.

[13] Zhu J, Weir B S. A analysis of cytoplasmic and maternal effects: I. A genetic model for diploid plant seeds and animals [J]. *Theor Appl Genet*, 1994, 89: 153-159.

[14] Zhu J, Weir B S. A analysis of cytoplasmic and maternal effects: II. Genetic models for triploid endosperm [J]. *Theor Appl Genet*, 1994b, 89: 160-166.

[15] Zhu J, Weir B S. Diallel analysis for sex-linked and maternal effects [J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 92(1): 1-9.