

籼稻糙米厚度的发育遗传研究

樊龙江¹, 石春海¹, 吴建国¹, 朱 军¹, 吴 平²

(1. 浙江大学农业与生物技术学院农学系, 杭州 310029; 2. 浙江大学生命科学院生物科学系, 杭州 310029)

摘要: 应用包括 3 套遗传体系基因效应的数量性状发育遗传模型, 分析了 12 个籼稻亲本在 4 个不同稻米发育时期的糙米厚性状。结果表明, 三倍体胚乳、二倍体母体植株基因的加性和显性效应以及细胞质效应均可以明显影响各个稻米发育时期的糙米厚度, 其中灌浆始期以二倍体母体植株效应为主, 灌浆中后期以三倍体胚乳效应为主, 成熟期则以细胞质效应为主。在 4 个不同发育时期中, 控制糙米厚的基因加性效应和显性效应交替为主。胚乳显性方差和母体显性方差均达到显著水平, 表明对糙米厚性状进行杂种优势利用是可行的。条件方差分量分析发现, 控制糙米厚性状表现的胚乳、细胞质和母体植株基因, 在多数发育时期中均有新的表达, 且以稻米灌浆期为主, 其中开花后第 8~14d 是控制糙米厚性状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 22~28d), 新基因表达急剧下降, 甚至关闭。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。不同发育时期糙米厚的遗传相关分析表明, 显性相关和细胞质相关在有些发育时期达到显著或极显著水平, 且成熟期糙米厚与前面各发育时期的糙米厚之间的关系最为密切。

关键词: 糙米厚; 发育遗传; 遗传方差和条件遗传方差; 籼稻; 遗传相关

中图分类号: Q943.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 0379-4172(2000)10-0870-08

提高稻米品质是水稻育种家面临的一项紧迫而长期的课题。稻米品质主要由碾磨、外观、蒸煮食味和营养等方面品质性状所组成。稻米外观品质的一个重要指标是稻米粒形, 稻米粒形主要包括粒长、粒宽、粒厚和长宽比、长厚比等特性。有关稻米粒形的遗传研究最早始于 20 年代, 并陆续积累了大量研究结果。对于粒厚的遗传研究表明, 这一性状受多基因控制, 用青马早/竹云糯等 4 个组合估算其广义遗传率为 68.85%, 粒形与粒重的遗传相关研究表明, 粒厚与粒重间存在密切的相关关系 ($r = 0.75 \sim 0.81^{**}$)^[1,2]。一些学者利用新近提出的一些遗传模型, 已同时定量分析出三倍体胚乳、二倍体母体植株和细胞质等 3 套遗传体系基因效应对稻米外观和碾磨等胚乳性状的影响, 进一步明确了 3 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、母体植株基因和细胞质基因效应有关^[3-6], 但上述学者研究的外观品质主要是粒长、粒宽和长宽比、长厚比, 未见有关粒厚遗传的报道。

至今已有的研究结果均是利用稻米的成熟期籽粒结果, 即采用稻米籽粒性状的最

收稿日期: 2000-01-31; 修订日期: 2000-04-05

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(编号 39830250)和浙江省科委资助

作者简介: 樊龙江(1965), 男, 浙江衢州人, 博士, 副教授, 主要研究方向: 杂交稻遗传育种及生物技术、数量遗传等

终表型值进行研究的,对于不同发育时期稻米籽粒性状表现的发育遗传机理研究尚未见报道。水稻糙米的最终厚度是稻米整个发育过程中光合产物在稻谷中不断积累的最终结果,稻米在某一发育时间段的糙米厚度与该时间段的遗传有关,同时也与之前的光合产物累计量有关。稻米在不同的发育时期中,胚乳、母体植株与细胞质等3套遗传体系的基因表达以及所产生的遗传效应可能存在较大差异,它们在糙米厚度的发育过程中的遗传效应大小和随着发育过程遗传效应的变化等,都是人们急于了解的问题,有待深入研究。

本文利用一些籼稻亲本和杂交组合,采用Zhu^[7]根据混合线性模型原理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预测净遗传效应值的遗传模型和统计分析方法,研究稻米发育过程中基因表达的规律,明确不同发育时期基因表达造成的各遗传效应对糙米厚的影响和糙米厚不同发育时期之间的遗传相关性,为水稻的遗传改良提供理论依据。

1 材料和方法

本研究采用糙米厚度差异较大的7个籼型不育系及相应的保持系(浙协2号、协青早、浙南3号、珍汕97、冈朝1号、V20、作5)和5个早籼恢复系(T49、测早2-2、26715、102、1391)。实验于1997~1998年在浙江大学农学院实验农场进行,1997年采用NCII交配设计配制上述不育系和恢复系杂交组合(7×5),收获亲本和F₁种子于第2年春季(3月30日)播种,4月30日移栽。采用随机区组设计,2次重复,每个小区单本插36株,行株距为20×20cm。于水稻开花期间,去除各小区边行,在F₁和亲本植株上去除已开花和未开花穗粒,并挂牌记录开花时间。然后分别收获F₂(F₁自交种子)和亲本不同发育时期的种子(分别为开花后7、14、21和28d)。与此同时,利用亲本配制相应的杂交组合,收获4个不同发育时期的F₁种子。根据这些种子的发育进程,把开花受精后整个稻米发育过程分为4个阶段,即灌浆始期(1~7d)、灌浆中期(8~14d)、灌浆后期(15~21d)和成熟期(22~28d),分别记作I、II、III和IV期。利用游标卡尺在室内测定不同发育时期种子的糙米厚性状,每个样品测定3次。

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^[8,9]估算籼稻糙米不同发育时期糙米厚性状的胚乳加性方差(V_A)、胚乳显性方差(V_D)、细胞质方差(V_C)、母体加性方差(V_{Am})或母体显性方差(V_{Dm})以及不同稻米发育时期的胚乳加性相关(r_A)、胚乳显性相关(r_D)、细胞质相关(r_C)、母体加性相关(r_{Am})或母体显性相关(r_{Dm})等各项相关系数。采用Zhu^[7]提出的数量性状发育遗传的遗传模型和统计分析方法,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($V_{Dm(t|t-1)}$)。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、协方差分量和相关系数估计值的标准误。有关运算和分析利用朱军^[10]编写的软件进行。

2 结果与分析

2.1 不同发育时期糙米厚性状的方差分量

根据亲本和各世代杂交种子的平均糙米厚度,可以得到籼稻糙米厚随发育进程的变

化情况(图1)。4个不同发育时期籼稻糙米厚的遗传方差分析结果表明,除了胚乳加性方差(V_A)和细胞质方差(V_C)均仅有1期估测值达到显著水平外,其他胚乳和母体等不同体系的大部分遗传方差分量均已达到显著水平(图1)。由此可见,稻米在不同发育时期的糙

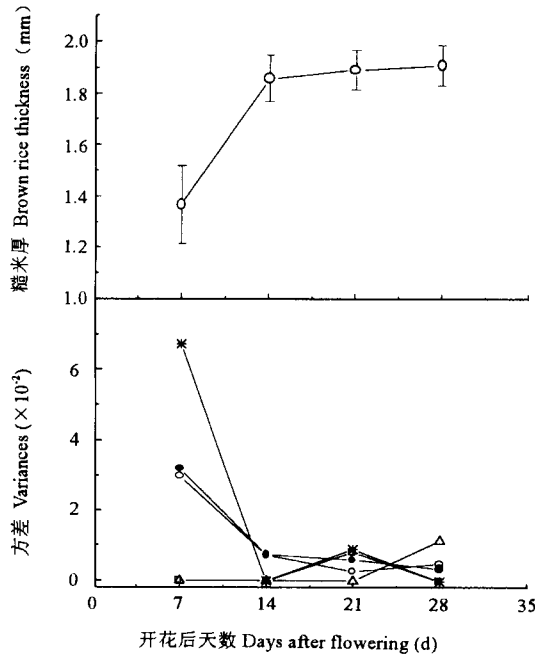


图1 籼稻不同发育时期的糙米厚度及其方差分量

Fig. 1 Ontogenetic changes in and variance components for brown rice thickness of *indica* rice at different development stages. Variances contained endosperm additive variance (V_A), endosperm dominance variance (V_D), cytoplasmic variance (V_C), maternal additive variance (V_{Am}), maternal dominance variance (V_{Dm}) and residual variance (V_e)

—□—: V_A ; —○—: V_D ; —△—: V_C ;
—*—: V_{Am} ; —●—: V_{Dm}

米厚性状表现受到了多种遗传体系基因效应的控制,即三倍体胚乳、二倍体母体植株基因和细胞质遗传效应均可明显影响各个发育时期的糙米厚度。在胚乳、母体和细胞质等不同遗传体系中,二倍体母体植株在发育初始,即灌浆始期发挥了主要作用,母体遗传方差(V_{Am} 和 V_{Dm})分别占该时期总遗传方差($V_A + V_D + V_C + V_{Am} + V_{Dm}$)的76.88%;灌浆中期和后期则主要受二倍体母体和三倍体胚乳的共同控制,糙米厚的母体遗传方差和胚乳遗传方差($V_A + V_D$)各约分别占中期和后期总遗传方差的一半,即灌浆中期的50.27%和49.73%以及后期的58.10%和41.90%;细胞质则在成熟期发挥了主要作用,其遗传方差(V_C)占该时期总遗传方差的57.78%。因此,不同发育时期糙米厚性状的表现受制于三倍体胚乳、二倍体母体植株和细胞质基因的遗传效应,其中灌浆始期以二倍体母体植株效应为主,灌浆中后期以二倍体母体植株和三倍体胚乳效应为主,成熟期则以细胞质效应为主。前人的研究往往是以成熟期,即最终的作物性状为基础的,对于发育过程中的遗传效应变化很少涉及,而作物最终性状的遗传表现往往会掩盖作物发育过程中的一些遗传效应。例如本研究中均未测到成熟期的胚乳或母体加性效应,但这二种效应在发育过程中均检测到极显著的效应值。

基因效应分析表明,在4个不同发育时期中,控制糙米厚的基因加性效应和显性效应交替为主,如在花后7d和花后21d,基因加性方差($V_A + V_{Am}$)分别占同时期总遗传方差的52.11%和66.27%,而在花后14d和花后28d,基因显性方差($V_D + V_{Dm}$)分别占同时期总遗传方差的100%和42.22%,故对这一性状进行选择,特别是在后期选择的效果并不一定理

想。胚乳显性方差和母体显性方差均达到显著水平,表明三倍体胚乳核基因和二倍体母体植株核基因的显性效应可以明显影响杂交水稻的糙米厚的表现,对这一性状进行杂种优势利用是可行的。

加性效应协方差($C_{A, Am}$)和显性效应协方差($C_{D, Dm}$)在不同发育时期均未达显著水平,表明对于各个时期糙米厚性状的影响,三倍体胚乳核基因效应与二倍体母体植株基因效应之间无关。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,但由于其值不大,故这两个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 不同发育时期糙米厚性状的条件方差分量

上述获得的不同发育时期各遗传效应的方差分量是从稻米发育起始点到该发育时刻的基因累加表达量大小的估计值,反映了不同发育时期遗传效应实际累积值的特性。由于发育过程中基因的表达具有连续性,特定发育时刻的表现型值与特定发育阶段表现型增量以及前一时刻的表现型值存在相关,因而对它们的遗传分析不能判断该发育阶段有无基因表达,也无法估计由新基因表达产生的净遗传效应。采用条件遗传方差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条件方差,可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1)表明,在多数发育时期均检测到三倍体胚乳、细胞质或

表1 籼稻不同发育时期糙米厚度的条件方差分量估计值($\times 10^{-2}$)
Table 1 Estimates of conditional variance components for brown rice thickness at different development stages in *indica* rice ($\times 10^{-2}$)

参数 Parameters	14 7	21 14	28 21
条件胚乳加性方差 $V_{A(t t-1)}$	0.000	0.744**	0.522**
条件胚乳显性方差 $V_{D(t t-1)}$	1.025**	0.251**	0.402**
条件细胞质方差 $V_{C(t t-1)}$	5.642**	0.631**	0.000
条件母体加性方差 $V_{Am(t t-1)}$	35.604**	0.788**	0.000
条件母体显性方差 $V_{Dm(t t-1)}$	1.284**	0.538**	0.335**
机误方差 $V_{e(t t-1)}$	0.183**	0.172**	0.115**

** : 达到 0.01 显著水平

** : Significant at 0.01 probability levels. The parameters contained conditional endosperm additive variance [$V_{A(t|t-1)}$], conditional endosperm dominance variance [$V_{D(t|t-1)}$], conditional cytoplasmic variance [$V_{C(t|t-1)}$], conditional maternal additive variance [$V_{Am(t|t-1)}$], conditional maternal dominance variance [$V_{Dm(t|t-1)}$] and conditional residual variance [$V_{e(t|t-1)}$]

二倍体母体植株的净遗传效应方差,这说明控制糙米厚性状表现的基因在稻米多数发育时期均有新的表达,且以灌浆期(即花后第1~21d)为主,成熟期(花后第22~28d)部分基因效应不再表达。各项条件遗传效应中,胚乳加性效应基因仅在灌浆后期和成熟期表达,细胞质效应基因在整个灌浆期均表达,成熟期则关闭,而母体加性效应基因则在灌浆始期

和中期大量表达,特别是在开花受精后的第8~14d(灌浆中期),基因(包括细胞质效应基因)的表达量达到了最大值;其他各项净遗传效应在发育过程中的表达表现为连续性,各发育时期基因的表达量虽有波动,但波幅不大。由此可见,各遗传体系在接近稻米成熟时,新基因(尤其是加性效应基因)的表达量会明显下降或关闭,说明微效多基因是按一定的时间顺序激活的,而且各阶段激活的新基因表达所产生的遗传效应类型和大小均明显不同。从以上结果我们可以了解到,微效多基因在稻米发育的各个时期中所引起的各种遗传效应有大小和有无之分。在有的时期,微效多基因的某种遗传效应检测不到,同时在有些时期检测得到,但效应方差值有大有小。这些遗传现象在传统遗传方差分析方法研究中是很难发现的。

不同遗传体系基因效应的条件遗传方差分析还表明,在稻米发育成熟期未测到糙米厚性状的条件细胞质方差($V_{C(t|t-1)}$)和条件母体加性方差($V_{Am(t|t-1)}$),表明细胞质和母体植株的加性效应基因在稻米种子发育后期已无新的表达。三倍体胚乳核基因净显性效应($V_{D(t|t-1)}$)以及二倍体母体植株核基因净显性效应($V_{Dm(t|t-1)}$)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方差分量。总体上说,控制糙米厚性状发育的微效基因中,灌浆期以加性效应基因表达为主,其表达量(条件加性方差)在前3个发育时期中分别占该发育阶段总条件遗传方差($V_{A(t|t-1)} + V_{D(t|t-1)} + V_{C(t|t-1)} + V_{Am(t|t-1)} + V_{Dm(t|t-1)}$)的52.11、81.74和51.90%;成熟期则以显性效应基因表达为主,其表达量(条件显性方差)在第Ⅳ期中占总条件遗传方差的58.54%。

从不同遗传体系基因表达情况看,母体效应在糙米厚度灌浆期(花后第1~21d)发挥了主要作用,新基因表达量较大,母体在灌浆的3个时期中,条件遗传方差($V_{Am(t|t-1)} + V_{Dm(t|t-1)}$)分别占该时期总条件遗传方差的76.88%、84.69%和44.92%;成熟期(花后第22~28d)则主要受三倍体胚乳核基因效应控制,胚乳在该期的条件遗传方差($V_{A(t|t-1)} + V_{D(t|t-1)}$)则相对较大,占该时期总条件遗传方差的73.39%,说明糙米厚性状在成熟期的遗传效应主要是胚乳基因新表达的结果;细胞质基因在整个发育中期(花后第15~21d)对糙米厚性状发挥了一定作用。

糙米厚性状在不同发育时期的条件加性协方差($C_{A \cdot Am(t|t-1)}$)和条件显性协方差($C_{D \cdot Dm(t|t-1)}$)均未达显著水平,揭示了各个发育时期中新表达的三倍体胚乳核基因效应对这一性状的影响与二倍体母体植株基因效应无关。

2.3 不同发育时期糙米厚性状的遗传相关分析

不同发育时期糙米厚性状的遗传相关分析结果(表2)表明,随着发育进程的推进,不同发育时期各遗传效应间的相关性趋于明显,特别是成熟期糙米厚度与前面各发育时期的糙米厚度之间的关系尤为明显,这说明不同灌浆时期的糙米厚度与最终糙米厚度间有着较为密切关系。在不同遗传体系基因效应间的相关上,以母体显性相关最为明显,不同发育期间的 r_{Dm} 均达显著水平,除了第Ⅱ期与第Ⅳ期间的 r_{Dm} 表现为显著正相关外,另外两个时期的相关性均表现为显著负相关,说明第Ⅰ期或第Ⅲ期的母体显性效应增加糙米厚的作用与第Ⅳ期相反;胚乳显性相关也存在着类似情况。但控制糙米厚度表现的细胞质效应在不同发育时期间的相关性均表现为正值,其中第Ⅰ期或第Ⅲ期与第Ⅳ期的相关已达显著水平,表现为可以同时促进不同时期的糙米厚度。

表2 籼稻不同发育时期糙米厚度的遗传相关系数估计值

Table 2 Estimates of correlation coefficients between brown rice thickness at different filling development stages in *indica* rice

参数 Parameter	I / IV	II / IV	III / IV
胚乳加性相关 r_A	0.000	0.000	0.000
胚乳显性相关 r_D	-0.255**	0.361**	0.072
细胞质相关 r_C	0.106*	0.000	0.589**
母体加性相关 r_{Am}	0.000	0.000	0.000
母体显性相关 r_{Dm}	-0.345**	0.232**	-0.104*
机误相关 r_e	-0.075	-0.096	0.012
表现型相关 r_P	-0.017	0.168**	0.135*
基因型相关 r_G	-0.015	0.189**	0.142*

*和**分别为达到0.05和0.01显著水平

* and **: Significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively. r_A = endosperm additive correlation, r_D = endosperm dominance correlation, r_C = cytoplasmic correlation, r_{Am} = maternal additive correlation, r_{Dm} = maternal dominance correlation, r_e = residual correlations, r_P = phenotypic correlation, r_G = genotypic correlation

3 讨论

作物产量和品质等属于数量性状,在个体发育过程中,控制这些性状的基因表达具有一定的时序性,同时还受到环境条件的影响,所以进行发育遗传研究的难度较大。由于水稻稻米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,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,进而加深对水稻稻米胚乳数量性状发育遗传规律的了解,为稻米品质改良提供更为详细的理论依据。

发育遗传学,特别是数量性状的发育遗传研究一直是遗传学研究中的一个难点。在生物发育过程中,生物体内数量巨大的基因顺序地进行表达,生物体在基因转录和翻译水平上进行基因表达的调控,同时环境也影响着基因的表达。目前往往通过检测特异蛋白质的含量来判断某种基因的表达状况,而对于控制数量性状的微效多基因在生物发育过程中的遗传研究,目前还尚无法采用分子遗传学等经典分析方法进行发育遗传机理研究,同时传统数量遗传分析方法也难以获得不同发育时期中特定时段($t-1 \rightarrow t$)基因表达或关闭的遗传规律^[11,12]。Zhu^[7]首次提出了一种分析方法,可用于发育数量遗传的分析和估算特定发育阶段基因表达或关闭的遗传规律,即数量性状条件遗传方差分量估算和条件遗传效应值预测统计分析方法。该方法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,使深入研究数量性状在不同时期多套遗传体系表达的遗传效应成为了可能,目前在棉花和老鼠的有关数量性状分析上已得到很好的应用^[13,14]。

水稻稻米胚乳性状属于典型的数量性状,同时受到三倍体胚乳核基因、二倍体母体植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。本研究利用稻米不同发育时刻($0 \rightarrow t$)的遗传效应分析和某一特定时间段($t-1 \rightarrow t$)的净遗传效应分析两种方法,

获得了籼稻糙米厚性状在不同发育阶段受胚乳、母体和细胞质等不同遗传体系控制时的一些发育遗传规律,揭示了在整个数量性状发育过程中有关数量基因的开启、表达以及关闭情况,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了理论依据。但是,在本研究中发现个别发育阶段基因发生表达,即条件遗传方差不为零,但该发育时刻的非条件遗传方差却为零,这是否是微效基因间的互作抵消了遗传效应还有待进一步研究。同时,由于作物数量性状往往易受基因型与环境互作效应的影响,该效应会在一定程度上影响稻米胚乳数量性状的表现,因此有必要在不同年份或地点上进一步研究。

参考文献

- [1] 熊振民,蔡洪法. 见:中国水稻. 北京:中国农业科技出版社,1992,44.
- [2] 闵绍楷,申宗坦,熊振民. 见:水稻育种学. 北京:中国农业出版社,1996,326~329.
- [3] 石春海,朱 军. 籼型杂交稻碾磨品质的遗传分析. 生物数学学报,1992,7(4):37~45.
- [4] 陈建国,朱 军. 籼梗杂交稻米外观品质性状的遗传及基因型×环境互作效应研究. 中国农业科学. 1998,31(4):1~7.
- [5] Shi C H, Zhu J. Genetic analysis of cytoplasmic and maternal effects for milling quality in *indica* rice. Seed Science and Technology, 1998, 26(2):481~488.
- [6] Shi C H, Xue J M, Yu Y G *et al.* Analysis of genetic effects for nutrient quality traits in *indica* rice. Theor. Appl. Genet., 1996, 92:1099~1102.
- [7] Zhu J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in development genetics. Genetics, 1995, 141:1633~1639.
- [8] Zhu J, Weir B S. Analysis of cytoplasmic and maternal effects: I. A genetic model for diploid plant seeds and animals. Theor. Appl. Genet., 1994a, 89:153~159.
- [9] Zhu J, Weir B S. Analysis of cytoplasmic and maternal effects: II. Genetic models for triploid endosperms. Theor. Appl. Genet., 1994b, 89:160~166.
- [10] 朱 军. 见:遗传模型分析方法. 北京:中国农业出版社,1997,163~174,278~285.
- [11] Atchley W R, Xu S, Vogl C. Developmental quantitative genetic models of evolutionary change. Developmental Genetics, 1994, 15:92~103.
- [12] Cowley D E, Atchley W R. Quantitative genetic models for development, epigenetic selection and phenotypic evolution. Evolution, 1992, 46:495~518.
- [13] Atchley W R, Zhu J. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice. Genetics, 1999, 147:765~776.
- [14] 陈 清,朱 军,吴吉祥. 陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.)不同铃期单株成铃数和籽棉产量的遗传动态分析. 浙江农业大学学报,1999,25(2):155~160.

Developmental Genetic Analysis of Brown Rice Thickness of *indica* Rice (*Oryza sativa* L.)

FAN Long-Jiang¹, SHI Chun-Hai¹, WU Jian-Guo¹, ZHU Jun¹, WU Ping²

(1. Dept. of Agronomy, Agriculture College, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China; 2. Dept. of Biological Science, Life Science College, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: Analysis of developmental genetic effects for brown rice thickness (BRT) trait in *indica* rice (*Oryza sativa* L.) at four different filling stages was conducted and a developmental genetic model and corresponding statistical approaches for quantitative traits of triploid endosperm in cereal crops was used. The results indicated that the diploid maternal plant, triploid endosperm and cytoplasmic genetic effects were important for BRT trait at all filling stages of rice and those effects were the major effect at initial medium, filling period and mature period respectively. The additive and dominance effects were the major effect alternatively at four filling stages of rice. Significant endosperm and maternal dominance effects for BRT suggest that the utilization of heterosis for BRT is viable. The results of conditional genetic variance components shown that the expression of new quantitative genes in endosperm, cytoplasm and maternal plant for BRT was found at most filling stages of rice. The gene expression was most active at the early filling stages, especially at the second stage (8~14 days after flowering). Near to mature period (22~28 days after flowering), however, the expression of genes decreased sharply and even closed. The phenomena that the genes expressed spasmodically, i.e. the net genetic effects equaled to zero in some filling stages were detected for some genetic effects. Dominance and cytoplasmic correlation coefficients were significant at 0.05 or 0.01 probability level in some filling stages meanwhile there were the most strong relationship between mature period and other periods for BRT.

Key words: brown rice thickness; developmental genetics; genetic variances and conditional genetic variances; *indica* rice (*Oryza sativa* L.); genetic correlations

Received January 31, 2000; revision received April 5, 2000

This work was kindly funded by the National Natural Science Foundation of China (No. 39830250) and the Committee of Science and Technology of Zhejiang Province