

中国东北粳稻与日本粳稻产量差异及原因分析

高虹^{1,2,3} 姜楠⁴ 吕国依⁵ 夏英俊⁶ 王嘉宇² 孙健² 唐亮² 徐正进^{2,*} 隋国民^{1,*}

(¹ 辽宁省农业科学院, 沈阳 110161; ² 沈阳农业大学 水稻研究所/农业部东北水稻生物学与遗传育种重点实验室/北方超级粳稻育种教育部重点实验室, 沈阳 110866; ³ 辽宁省水稻研究所, 沈阳 110161; ⁴ 沈阳市农业技术推广站, 沈阳 110034; ⁵ 黑龙江省农业科学院 五常水稻研究所, 黑龙江 五常 150029; ⁶ 沈阳工学院, 辽宁 抚顺 113122; *通讯联系人, E-mail: xuzhengjin@126.com; guomin666@126.com)

Dissection of Grain Yield Differences Between *japonica* Rice in Northeast China and in Japan

GAO Hong^{1,2,3}, JIANG Nan⁴, LÜ Guoyi⁵, XIA Yingjun⁶, WANG Jiayu², SUN Jian², TANG Liang², XU Zhengjin^{2,*}, SUI Guomin^{1,*}

(¹ Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, China; ² Rice Research Institute, Shenyang Agricultural University / Key Laboratory of Rice Biology and Breeding, Ministry of Agriculture / Key Laboratory of Northern Japonica Super Rice Breeding, Ministry of Education, Shenyang 110866, China; ³ Liaoning Rice Research Institute, Shenyang 110161, China; ⁴ Shenyang Agricultural Technique Extension Station, Shenyang 110034, China; ⁵ Wuchang Rice Research Institute, Heilongjiang Academy of Agriculture Sciences, Wuchang 150029, China; ⁶ Shenyang Institute of Technology, Fushun 113122, China; *Corresponding author, E-mail: xuzhengjin@126.com; guomin666@126.com)

Abstract: 【Objective】 Breeding strategy of intersubspecific hybridization combined with utilization of ideal plant type has led to the variety replacement from Chinese high-yielding *japonica* varieties to the Japanese *japonica* varieties that ever dominated more than a century in northeast China. Here, we study the effects of hybridization between *indica* and *japonica* on *japonica* breeding in northeast China through feature comparisons of morphology, genetic and yield.

【Method】 The lineage proportion of *indica* was detected using subspecies-specific InDel and SSILP markers, the Cheng's index and ratio of vascular bundle numbers, then their relationships with yield components were discussed.

【Result】 The yield of *japonica* cultivars in northeast China increased 15.79% and spikelet number per panicle increased by 15.22% than Japanese *japonica* cultivars. The *japonica*-type allele frequency was significantly lower in *japonica* varieties in northeast China than in Japanese varieties; on the other hand a *japonica*-linous type was defined by Cheng's index. A very significant negative correlation was observed between *indica*-type allele frequency with panicle number, and very significant or significant positive correlation with spikelet number per panicle, number of the primary rachis branches, number of grains on the primary rachis branches, number of secondary rachis branches, number of grains on the secondary rachis branches. **【Conclusion】** The key to high yield of *japonica* cultivars in northeast China were to increase the spikelet number per panicle and reduced the number of panicles with the utilization of *indica*-type allele frequency, meanwhile, to maintain a high level of seed setting rate and 1000-grain weight.

Key words: *japonica* rice; northeast China; Japan; *indica*-type allele frequency; yield

摘 要: 【目的】 随着粳稻杂交理想株型创造与超高产育种理论的应用, 我国东北地区培育出大量高产粳稻品种, 逐渐取代曾经占据主导地位的日本典型粳稻。本研究旨在通过分析中国东北粳稻与日本粳稻形态、遗传和产量的差异及原因, 研究粳稻杂交对东北粳稻改良的影响。【方法】利用 InDel 和 SSILP 亚种特异性分子标记、程氏指数、维管束数目比分析比较中国东北与日本粳稻的粳稻成分和属性及与产量结构的关系。【结果】东北粳稻育成品种产量比日本典型粳稻高 15.79%, 每穗粒数多 15.22%, 粳型基因频率极显著低于日本粳稻。按程氏指数分类标准, 东北粳稻粳稻类型是偏粳型。相关分析结果表明, 粳型基因频率与穗数极显著负相关, 与每穗粒数极显著正相关, 且与一、二次枝梗数及其粒数正相关。【结论】东北粳稻粳型基因频率增加导致穗数减少, 每穗粒数增加, 同时将结实率和千粒重维持在较稳定水平是东北粳稻品种获得高产的关键。

关键词: 粳稻; 中国东北; 日本; 粳型基因频率; 产量

中图分类号: S511.022

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2018)04-0357-08

收稿日期: 2017-08-15; 修改稿收到日期: 2018-01-06。

基金项目: 国家重点研发计划资助项目(2017YFD0300708)。

我国东北地区粳稻种植面积占全国的46%，产量达全国粳稻总产量的50%以上。东北粳稻在稳定东北粮仓地位和保障我国粮食安全方面，具有举足轻重的地位与作用^[1-3]。20世纪80年代以前，我国东北水稻品种与日本水稻品种类型、耕作制度、栽培技术和纬度差异较小，亲本主要来自日本^[4-6]。之后，东北粳稻育种在“理想株型与优势利用”相结合，尤其是“籼粳亚种间优势利用”理论指导下，选育出大量高产优质品种，结束了长期以来以日本品种占主导地位的历史。通过籼粳杂交优势的利用，粳稻中导入了籼稻等位基因^[7]。Sun等^[8]对东北三省近50年水稻育成品种的籼稻血缘量化分析表明，90年代后育成北方栽培粳稻品种的籼型基因型频率显著增加，籼稻基因的引入有效改善了粳稻固有的形态与生理基础。因此，研究中国东北粳稻的籼粳分化程度及与产量的关系，对亚种优势的利用和培育高产、优质粳稻具有重要意义^[9]。

本研究拟利用程氏指数、维管束数目比及籼粳特异的InDel、SSILP分子标记分析我国东北粳型栽培稻品种的籼粳属性与籼稻血缘比例，通过与日本典型粳稻的比较，探讨两者产量及其构成因素、穗部性状之间的关系，评价籼粳杂交对东北水稻育种的贡献，为提高籼粳杂交育种效率提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选择中国东北主栽的68份粳稻品种，32份日本粳稻栽培品种作为材料，于2011年在沈阳农业大学水稻研究所试验田种植。将株高和生育期相近的材料邻近种植，设置3次重复。每株系3行，每行10株，行株距为30.0 cm×13.3 cm。4月12日育苗，5月20日移栽，人工插秧，每穴单苗。试验田土壤为砂壤土，磷酸二铵、氯化钾作为底肥施用，施用量分别为300 kg/hm²、225 kg/hm²，尿素作为底肥、分蘖肥和粒肥施用，施用量分别为187.5 kg/hm²、112.5 kg/hm²和75 kg/hm²，于5月16日、6月5日、7月5日施用，井水灌溉。栽培管理均同当地生产田。

1.2 粳稻相对血缘含量的测定

剪取供试材料5~6叶期秧苗叶片，参照李荣华等^[10]的CTAB法提取基因组DNA。选取33对InDel籼粳特异分子标记和55对SSILP籼粳特异性分子标记对样本的亚种分化插入缺失位点的基因型频率进行检测。以籼稻品种9311与粳稻品种日本晴

的电泳带型为参照，与9311带型一样的记为ii，与日本晴带型一样的记为jj，杂合的记为ij，利用Excel 2010软件统计每份样本在88个籼粳分化位点上的粳型基因频率。

1.3 籼粳属性判定

抽穗期调查抽穗时壳色和叶毛性状，成熟期统一收获取样，风干后对1~2穗节长、籽粒长宽比、稃毛、酚反应评分，按程氏指数^[11]总分值来判断其籼粳属性，总积分≥19为粳型、14≤总积分≤18为偏粳型、9≤总积分≤13为偏籼型、≤8为籼型。

齐穗期取每个品种长势中等的3个单茎，用徒手切片法在显微镜下测定穗颈和第2节间大、小维管束数，计算第2节间与穗颈大维管束数的比值(简称大维管束比，A)和穗颈大小维管束数的比值(简称大小维管束比，B)，参照朱春杰等^[12]的方法进行籼粳分类即大维管束比A≤1.7为典型籼型、1.7<A≤1.9为偏籼型、1.9<A≤2.1为中间型、2.1<A≤2.3为偏粳型、A>2.3为典型粳型；大小维管束比B>0.9为典型籼型、0.8<B≤0.9为偏籼型、0.7<B≤0.8为中间型、0.6<B≤0.7为偏粳型、B≤0.6为典型粳型。

1.4 不同水稻品种产量性状的测定

成熟期调查有效穗数，每小区按平均穗数取有代表性的植株5株，风干后称穗重，并调查所有穗的一次枝梗数，按一次枝梗众数取其中5穗，分别测定每个一次枝梗的二次枝梗数和一、二次枝梗的实粒数及空秕粒数，分别计算一、二次枝梗结实率、二次粒率(二次枝梗粒数占总粒数的百分比)、着粒密度、单穗重、每穗粒数、结实率、千粒重等。

1.5 数据统计

采用SPSS 19.0软件对数据进行统计分析，计算相关系数并进行显著性检测，采用Microsoft excel 2010软件绘图。

2 结果与分析

2.1 中国东北与日本粳稻产量的差异

比较中国东北、日本粳稻产量及其构成因素的差异(表1)，发现东北粳稻品种产量比日本粳稻高15.79%，差异达到极显著水平。与日本粳稻品种相比，虽然中国东北粳稻育成品种的单位面积穗数减少7.1%，但东北粳稻的每穗粒数显著增加15.22%，同时，东北粳稻的结实率和千粒重分别提高3.48%和0.24%(差异不显著)。因此，从产量构成因素来

表 1 中国东北和日本粳稻育成品种产量及其构成因素的差异

Table 1. Differences in grain yield and its components between *japonica* cultivars in Northeast China and Japanese *japonica* cultivars.

| 地区 | 参数 | 产量 | 穗数 Panicle number | 每穗粒数 | 结实率 | 千粒重 |
|-------------------------|------------------|-------------------------------|---------------------------------------|--------------|-------------|------------|
| Region | Parameter | Yield / (t hm ⁻²) | /(×10 ⁴ hm ⁻²) | SPP | SSR/% | GW/g |
| 日本 Japan | 平均数 Mean | 8.36±1.66 | 369.90±105.06 | 117.25±25.06 | 84.41±10.80 | 24.81±2.87 |
| | CV/% | 19.83 | 28.40 | 21.38 | 12.80 | 11.58 |
| 中国东北 Northeast China | 平均数 Mean | 9.68±1.38 | 343.63±74.75 | 135.10±28.50 | 87.35±6.36 | 24.87±1.84 |
| | CV/% | 14.27 | 21.75 | 21.10 | 7.28 | 7.39 |
| | 差异 Difference /% | 15.79 | -7.10 | 15.22 | 3.48 | 0.24 |
| | F 值 F value | 11.37** | 1.29 | 5.49* | 2.20 | 0.01 |

差异(%)=(东北粳稻-日本粳稻)/日本粳稻×100。*和**分别代表 5%和 1%显著水平。

Difference(%)=(*japonica* varieties in Northeast China-Japanese *japonica* varieties)/ Japanese *japonica* varieties×100. *and **, Significant at 5% and 1% levels, respectively. SPP, Spikelet number per panicle; SSR, Seed-setting rate; GW, 1000-grain weight.

看，东北粳稻育成品种每穗粒数显著增多是其增产的主要原因。

2.2 中国东北与日本粳稻亚种分化位点的基因型频率分析

籼粳稻杂交育种势必将籼稻血缘引入到粳稻品种中，随着籼型基因位点在粳稻背景中的分离和重组，在育种家的选择下，一定量的籼型位点在东北现代粳稻育成品种中得以保存。利用籼粳稻亚种特异 InDel、SSILP 标记对东北粳稻和日本粳稻的籼粳血缘进行量化分析结果表明(图 1)，东北粳稻样本基因组保持粳型遗传背景，有 10%的样本表现为纯粳的背景，有 5.88%的样本籼稻血缘高达 15%以上，平均粳型基因频率为 95.29%；日本粳稻的粳型基因频率较高，为 98%~100%，平均 99.70%。方差分析结果显示，东北现代粳稻的籼型基因频率极显著高于日本粳稻品种。

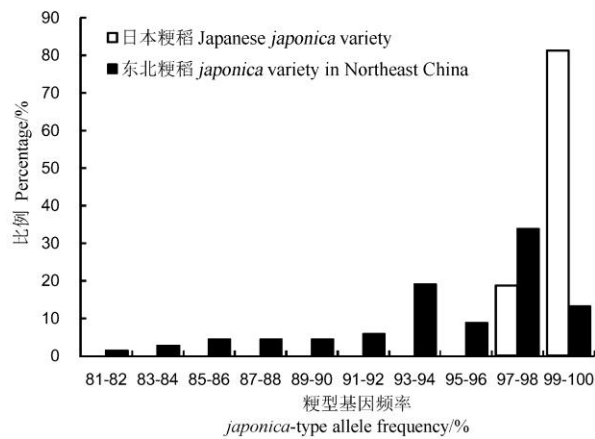


图 1 中国东北粳稻与日本粳稻粳型基因频率的比较
Fig. 1. *japonica*-type allele frequency of *japonica* varieties in northeast China and Japanese *japonica* rice.

2.3 中国东北与日本粳稻籼粳形态分化程度分析

根据程氏指数法和维管束数目比法对东北粳稻育成品种与日本粳稻进行籼粳属性的判定，比较形态分化的差异(表 2)。根据程氏指数类型划分标准，日本粳稻(18.75)划分为典型粳稻，东北粳稻(16.30)划分为偏粳类型；根据维管束性状的分级标准，东北粳稻和日本粳稻都划分为典型粳稻，但是前者大维管束(2.36)显著低于后者(2.55)，而大小维管束比(东北粳稻 0.59；日本粳稻 0.56)则显著增加。与图 1 粳型位点频率相互印证，是基因型水平差异在表现型水平的反映。形态分化程度分析结果表明，与日

表 2 中国东北粳稻与日本粳稻籼粳属性的差异
Table 2. Differences of the Cheng's index, vascular bundle traits between *japonica* varieties in northeast China and Japanese *japonica* rice.

| 地区 | 参数 | 程氏指数 | 大维管束比 | 大小维管束比 |
|-------------------------|------------------|--------|-------|--------|
| Region | Parameter | ChI | RLVB | RLSVB |
| 日本 Japan | Mean | 18.75 | 2.55 | 0.56 |
| | 标准差 SD | 0.98 | 0.19 | 0.04 |
| | CV/% | 5.25 | 7.29 | 7.61 |
| 中国东北 Northeast China | Mean | 16.30 | 2.36 | 0.59 |
| | 标准差 SD | 1.44 | 0.27 | 0.07 |
| | CV/% | 8.86 | 11.56 | 12.39 |
| | 差异 Difference /% | -13.07 | -7.45 | 5.36 |
| | F 值 F value | 48.86 | 5.05* | 5.56* |

*代表 5%显著水平。

*Significant at 5% level.

ChI, The Cheng's index; RLVB, Ratio of large vascular bundle number of the second internode from top to that of the panicle neck; RLSVB, Ratio of number of large to small vascular bundles in panicle neck.

本粳稻品种相比,东北粳稻育成品种形态分化上有偏粳的趋势。

2.4 籼粳属性和成分与产量的关系

籼粳稻杂交育种使中国东北粳稻品种的遗传分化与形态分化产生了显著差异,同时籼粳杂交育种使中国东北新育成粳稻品种的产量显著提高。通过籼粳亚种形态分化、遗传分化与产量及产量构成因素进行相关分析(表 3),发现籼稻型基因频率与穗数极显著负相关,与每穗粒数极显著正相关。程氏指数、大维管束数目比与穗数极显著正相关,与每穗粒数极显著负相关,且大维管束数目比与千粒重极显著正相关。大小维管束数目比与穗数显著负相关,与穗粒数显著正相关。相关分析表明籼型血缘引入极显著增加了东北粳稻育成品种的每穗粒数。

2.5 穗部性状的差异及与籼粳分化程度的关系

比较中国东北粳稻品种与日本粳稻品种穗部

性状的差异(表 4),发现东北粳稻品种与日本粳稻的穗长差异不显著,为 18~19 cm,属于中等穗长,但中国东北粳稻品种的着粒密度极显著高于日本粳稻品种。中国东北粳稻品种的一次枝梗数、一次枝梗粒数和一次枝梗结实率均高于日本粳稻,一次枝梗结实率差异达到显著水平。中国东北粳稻品种二次枝梗数和二次枝梗粒数都极显著高于日本粳稻,二次枝梗结实率差异不显著。中国东北品种的二次粒率极显著高于日本品种。这说明二次枝梗个数和二次枝梗粒数的极显著增加使得中国东北育成水稻品种的每穗粒数极显著高于日本粳稻品种。

东北粳稻育成品种产量增加与籼粳稻杂交育种策略的应用关系密切。进一步分析亚种间杂交对穗部性状的影响(表 5),可见一次枝梗数、二次枝梗数与籼稻型基因频率、大小维管束比显著或极显著正相关,与程氏指数、大维管束比极显著负相关;

表 3 籼粳成分和属性与产量及其构成因素的相关性

Table 3. Correlations of *indica*-type allele frequency, the Cheng's index, vascular bundle characters and grain yield and its components.

| 性状 Characteristic | 产量 Yield / (t hm ⁻²) | 穗数 Panicles number /(×10 ⁴ hm ⁻²) | 穗粒数 SPP | 结实率 SSR/% | 千粒重 1000-grain weight/g |
|-----------------------------|-------------------------------------|--|------------|--------------|-------------------------------|
| 籼型基因频率 <i>F_i</i> | -0.086 | -0.392** | 0.437** | 0.058 | -0.202 |
| 程氏指数 ChI | -0.043 | 0.450** | -0.455** | -0.143 | 0.120 |
| 大维管束比 RLVB | 0.158 | 0.405** | -0.427** | 0.014 | 0.299** |
| 大小维管束比 RLSVB | 0.011 | -0.214* | 0.257* | -0.084 | -0.082 |

*和**分别代表在 5% 和 1% 水平上显著相关。

*and **, Correlation is significant at 5% and 1% levels, respectively. *F_i*, *indica*-type allele frequency; ChI, The Cheng's index; RLVB, Ratio of large vascular bundle number of the second internode from top to that of panicle neck; RLSVB, Ratio of number of large to small vascular bundles in panicle neck. SPP, Spikelet number per panicle; SSR, Seed-setting rate. The same as those in Table 5.

表 4 中国东北和日本水稻育成品种穗部性状的差异

Table 4. Differences of panicle traits between *japonica* varieties in northeast China and Japanese *japonica* rice.

| 地区 Region | 参数 Parameter | 穗长 PL/cm | 一次枝梗 The primary rachis branch | | | 二次枝梗 The secondary rachis branch | | | 着粒密度 SD /(No.·cm ⁻¹) | 二次粒率 SBGR /% |
|-------------------------|---------------------------|-------------|--------------------------------|-----------|----------------|----------------------------------|-----------|----------------|--|--------------------|
| | | | 枝梗数 PBN | 粒数 GPB | 结实率 SSRPB/% | 枝梗数 SBN | 粒数 GSB | 结实率 SSRSB/% | | |
| 日本 Japan | 平均数 Mean | 18.9 | 10.4 | 52.3 | 91.2 | 19.6 | 46.5 | 77.0 | 6.2 | 49.14 |
| | 标准差 SD | 1.6 | 1.1 | 9.4 | 8.0 | 5.0 | 18.6 | 15.0 | 1.2 | 7.44 |
| | CV/% | 8.5 | 10.9 | 18.0 | 8.8 | 25.4 | 40.1 | 19.5 | 18.5 | 15.15 |
| 中国东北 Northeast China | 平均数 Mean | 18.3 | 11.2 | 57.3 | 94.6 | 24.9 | 60.7 | 81.5 | 7.4 | 54.75 |
| | 标准差 SD | 1.9 | 2.0 | 13.2 | 4.6 | 6.4 | 18.4 | 9.4 | 1.7 | 6.72 |
| | CV/% | 10.2 | 17.4 | 23.0 | 4.8 | 25.5 | 30.3 | 11.5 | 23.0 | 12.28 |
| | 差异 Difference/% | -3.1 | 7.6 | 9.5 | 3.7 | 27.1 | 30.4 | 5.9 | 19.5 | 11.42 |
| | <i>F</i> 值 <i>F</i> value | 1.2 | 2.5 | 2.2 | 5.4* | 9.7** | 8.1** | 2.5 | 7.5** | 8.12** |

*和**分别代表 5% 和 1% 显著水平。

*and **, Significant at 5% and 1% levels, respectively. PL, Panicle length; PBN, Number of the primary rachis branches; GPB, Number of grains on the primary rachis branches; SSRPB, Seed setting rate of the primary rachis branches; SBN, Number of the secondary rachis branches; GSB, Number of grains on the secondary rachis branches; SSRSB, Seed setting rate of the secondary rachis branches; SD, Spikelet density; SBGR, Percent of grains on the secondary rachis branches to the total grains.

表 5 籼粳成分和属性与穗部性状的相关
Table 5. Correlations of *indica*-type allele frequency, the Cheng's index, vascular bundle characters and panicle traits.

| 性状 Characteristic | 穗长 PL/cm | 一次枝梗 The primary rachis branch | | | 二次枝梗 The secondary rachis branch | | | 着粒密度 SD/(No.·cm ⁻¹) | 二次粒率 SBGR/% |
|----------------------|-------------|--------------------------------|--------------------|--------------|----------------------------------|--------------------|--------------|------------------------------------|----------------|
| | | 枝梗数 Branch number | 粒数 Grain number | 结实率 SSR/% | 枝梗数 Branch number | 粒数 Grain number | 结实率 SSR/% | | |
| 籼型基因频率 F_i | 0.034 | 0.259* | 0.263* | 0.110 | 0.470** | 0.493** | 0.078 | 0.386** | 0.336** |
| 程氏指数 ChI | 0.115 | -0.488** | -0.405** | -0.110 | -0.429** | -0.422** | -0.168 | -0.504** | -0.145 |
| 大维管束比 RLVB | 0.108 | -0.389** | -0.287** | -0.061 | -0.451** | -0.378** | -0.002 | -0.484** | -0.264* |
| 大小维管束比 RLSVB | -0.036 | 0.226* | 0.168 | -0.057 | 0.292** | 0.197 | -0.049 | 0.289** | 0.150 |

*和**分别代表在 5% 和 1% 水平上显著相关。
* and **, Correlation is significant at 5% and 1% levels, respectively.

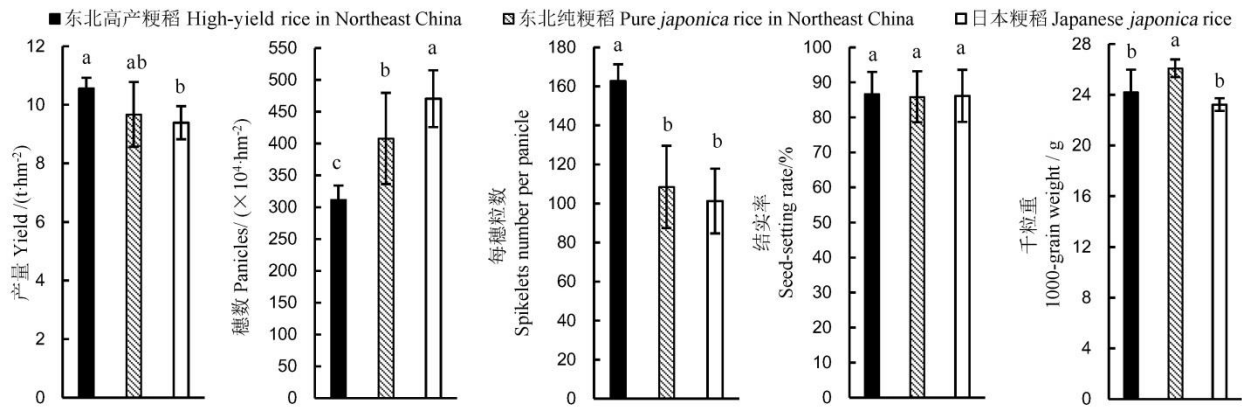
一次枝梗粒数、二次枝梗粒数与粳稻型基因频率显著或极显著正相关，与程氏指数、大维管束比极显著负相关；此外，穗着粒密度、二次粒率与籼稻型基因频率均极显著正相关，尤其是着粒密度与形态分化和遗传分化均极显著相关，二次粒率与大维管束比显著负相关。随籼型成分的增加，粳稻品种的一二次枝梗个数和一、二次枝梗粒数都极显著或显著增加。

2.6 产量及产量相关性状差异与籼型位点的分布
为了进一步明晰籼型基因对中国东北粳稻产量的影响，将中国东北高产粳稻育成品种、中国东北纯粳型水稻品种与日本粳稻品种的产量及产量构成差异进行分析(图 2)。结果表明，中国东北高产粳稻产量高于东北纯粳稻和日本粳稻。中国东北高产粳稻有效穗数最少，穗粒数最多，东北纯粳稻穗数、穗粒数与日本粳稻的差异较小，但表现出与高产品种相同的趋势。结实率差异不显著。中国东北纯粳稻千粒重较高。同时，比较了中国东北高产粳

稻育成品种，中国东北纯粳型水稻品种与日本粳稻品种在染色体上部分区段的籼型位点的分布(图 3)，可以看出，中国东北高产粳稻品种都有籼型位点的存在，部分东北纯粳稻品种在个别区段有籼型位点分布，而日本粳稻无籼型位点分布。

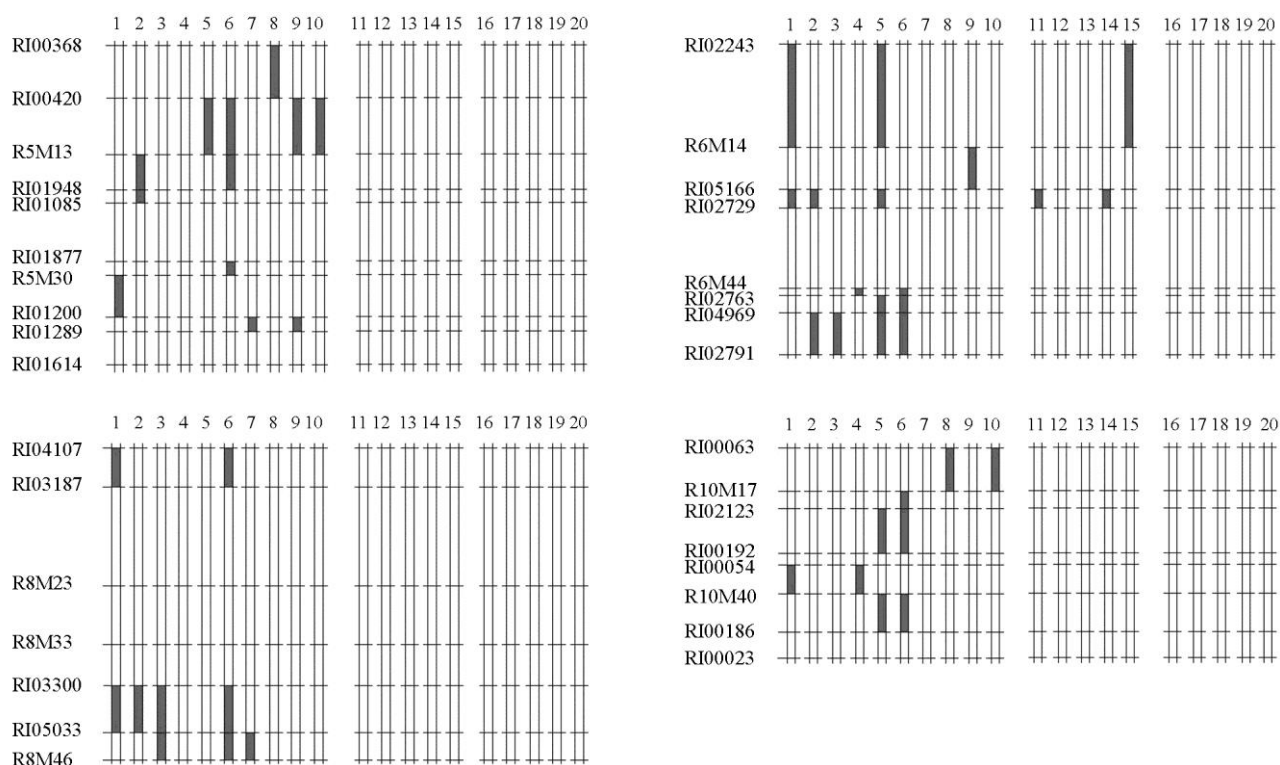
3 讨论

20 世纪 80 年代以前，东北稻区主要种植多穗数型的小穗粳稻品种，随着籼粳稻杂交理想株型构建与超高产育种理论的应用，许多学者认为适当减少分蘖，增加每穗粒数是实现水稻超高产的主要途径^[13-14]。本研究发现中国东北粳稻育成品种的产量比日本粳稻品种高 15.79%，穗粒数增加 15.22%，虽然单位面积穗数下降了 7.1%，但是穗群体颖花量增加 7%，结实率提高 3.48%，是中国东北粳稻品种增产的主导原因，这与许多学者研究结果一致^[15]。中国东北粳稻品种的籼型基因频率极显著高于日



柱上标相同小写字母者表示差异未达 0.05 显著水平。
The same lowercase letters indicate no significant difference at the 0.05 level.

图 2 中国东北高产粳稻、纯粳稻(籼型基因频率 $F_i < 2\%$)与日本粳稻产量及产量相关性状的差异
Fig. 2. Differences in yield and its components of high yield rice, pure japonica rice(*indica*-type allele frequency $< 2\%$) in northeast China and japonica in Japan.



1—辽星 17; 2—沈农 9741; 3—沈农 9903; 4—吉粳 60; 5—吉粳 105; 6—吉粳 88; 7—普选 10; 8—东农 415; 9—合江 21; 10—垦稻 12; 11—吉粳 56; 12—吉粳 94; 13—吉粳 62; 14—东农 419; 15—垦稻 11; 16—富士光; 17—秋光; 18—屈锦; 19—里歌; 20—一目惚。其中, 1~10 为中国东北高产粳稻; 11~15 为中国东北纯粳稻(籼型基因频率 $F_i < 2\%$); 16~20 为日本粳稻。

1, Liaoxing 17; 2, Shennong 9741; 3, Shennong 9903; 4, Jijing 60; 5, Jijing 105; 6, Jijing 88; 7, Puxuan 10; 8, Dongnong 415; 9, Hejiang 21; 10, Kendao 12; 11, Jijing 56; 12, Jijing 94; 13, Jijing 62; 14, Dongnong 419; 15, Kendao 11; 16, Fujihikari; 17, Akihikari; 18, Sasanishiki; 19, Satonouda; 20, Hitomebore. 1-10, High-yield rice in northeast China; 11-15, Pure japonica rice in northeast China(*indica*-type allele frequency $< 2\%$); 16-20, japonica in Japan.

图3 中国东北高产粳稻、纯粳稻与日本粳稻籼型位点的分布

Fig. 3. Distribution of *indica*-type loci of high yield rice, pure japonica rice in northeast China and japonica in Japan.

本粳稻品种, 按程氏指数分类标准, 中国东北粳稻品种的籼粳类型是偏粳型, 说明籼粳稻杂交育种使中国东北粳稻籼型血缘增加^[16]。相关分析结果表明中国东北粳稻籼型基因频率增加导致每穗粒数显著增加, 穗数却减少了, 与桂君梅等^[17]观点一致。除穗长外, 中国东北粳稻品种的穗部性状较日本粳稻品种都有不同程度的增加, 二次枝梗数和二次枝梗粒数分别比日本粳稻增加 27.1% 和 30.4%。粳稻的一次枝梗数约 10 个, 每个一次枝梗数着生 5~6 粒, 主要由遗传因素决定, 而二次枝梗数和二次枝梗粒数受遗传和环境的影响都较大, 因此, 提高每穗粒数应侧重提高二次枝梗的粒数来实现^[18-19]。

籼粳遗传分化程度和形态分化程度与穗部性状的相关分析进一步说明, 籼型血缘的引入增加了东北粳稻育成品种的一次枝梗数、一次枝梗粒数、二次枝梗数和二次枝梗粒数, 同时通过增加二次枝梗数和二次枝梗粒数提高了二次粒率和着粒密度, 进而使得每穗粒数增加, 实现增产^[20]。亚种间杂交

面临的关键问题是育成的品种穗大粒多, 但籽粒充实度普遍较差^[21]。本研究中结实率和千粒重与籼粳型基因频率相关性不显著, 千粒重受维管束性状影响较大, 结实率也没有因为籼型血缘的引入而表现出负效应, 可能是由于现代粳稻育成品种主要是直立穗型, 在保持较高产量潜力的基础上结实性也有很大改善^[22-24]。关于产量与籼粳血缘含量和籼粳属性的正负相关性, 由于都不显著, 说明粳稻产量的提高与籼血缘的引入量并非呈直线关系。通过中国东北高产粳稻育成品种, 中国东北纯粳型水稻品种与日本粳稻品种的产量及产量构成变化与相应的籼型位点的分布可以看出, 适度增加籼血缘含量有助于粳稻产量提高。总之, 籼粳杂交使育种家在中国东北粳稻育种过程中有效利用的籼稻品种穗粒数多的特性, 使东北粳稻育成品种群体颖花量增加, 同时保证结实率和千粒重维持在较高水平是中国东北粳稻育成品种获得高产的关键。

参考文献:

- [1] 陈温福, 徐正进, 唐亮. 中国超级稻育种研究进展与前景. 沈阳农业大学学报, 2012, 43(6): 643-649.
Chen W F, Xu Z J, Tang L. Advances and prospects in research on super rice breeding. *J Shenyang Agric Univ*, 2012, 43(6): 643-649. (in Chinese with English abstract)
- [2] 张洪程, 张军, 龚金龙, 常勇, 李敏, 高辉, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 魏海燕. “籼改粳”的生产优势及其形成机理. 中国农业科学, 2013, 46(4): 686-704.
Zhang H C, Zhang J, Gong J L, Chang Y, Li M, Gao H, Dai Q G, Huo Z Y, Xu K, Wei H Y. The productive advantages and formation mechanisms of “indica rice to japonica rice”. *Sci Agric Sin*, 2013, 46(4): 686-704. (in Chinese with English abstract)
- [3] 徐正进, 陈温福. 中国北方粳型超级稻研究进展. 中国农业科学, 2016, 49(2): 239-250.
Xu Z J, Chen W F. Research progress and related problems on japonica super rice in northern China. *Sci Agric Sin*, 2016, 49(2): 239-250. (in Chinese with English abstract)
- [4] 郭桂珍, 刘才哲, 丛文春, 周广春. 日本稻种资源在吉林省水稻常规育种上的利用. 吉林农业科学, 2002, 27(6): 20-25.
Guo G Z, Liu C Z, Cong W C, Zhou G C. The use of Japanese rice resources in Jilin Province conventional breeding. *J Jilin Agric Sci*, 2002, 27(6): 20-25. (in Chinese with English abstract)
- [5] 齐永文, 张冬玲, 张洪亮, 王美兴, 孙俊立, 廖登群, 魏兴华, 裴宗恩, 汤圣祥, 曹永生, 王象坤, 李自超. 中国水稻选育品种遗传多样性及其近50年变化趋势. 科学通报, 2006, 51(6): 693-699.
Qi Y L, Zhang D L, Zhang H L, Wang M X, Sun J L, Liao D Q, Wei X H, Qiu Z E, Tang S X, Cao Y S, Wang X K, Li Z C. The genetic diversity and its changing trend in rice breeding varieties in China nearly 50 years. *Chin Sci Bull*, 2006, 51(6): 693-699. (in Chinese with English abstract)
- [6] 万建民. 中国水稻遗传育种与品种系谱. 北京: 中国农业出版社, 2010: 1-23.
Wan J M. Rice Genetic Breeding and Variety Pedigree in China. Beijing: China Agriculture Press, 2010: 1-23. (in Chinese)
- [7] 吴洪恺, 梁国华, 严长杰, 顾燕娟, 单丽丽, 王芳, 顾铭洪. 水稻不同生态型品种间直链淀粉含量的变异及其遗传分析. 作物学报, 2006, 32(9): 1301-1305.
Wu H K, Liang G H, Yan C J, Gu Y J, Shan L L, Wang F, Gu M H. Variation among varieties with different ecotypes and its genetic analysis of amylose content in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin*, 2006, 32(9): 1301-1305. (in Chinese with English abstract)
- [8] Sun J, Liu D, Wang J Y, Ma D R, Tang L, Gao H, Xu Z J, Chen W F. The contribution of intersubspecific hybridization to the breeding of super-high-yielding japonica rice in northeast China. *Theor Appl Genet*, 2012, 125(6): 1149-1157.
- [9] Xu Q, Chen W F, Xu Z J. Relationship between grain yield and quality in cultivars grown across different rice-growing areas. *Breeding Sci*, 2015, 65: 226-232.
- [10] 李荣华, 夏岩石, 刘顺枝, 孙莉丽, 郭培国, 缪绅裕, 陈健辉. 改进的CTAB提取植物DNA方法. 实验室研究与探索, 2009, 28(9): 14-16.
Li R H, Xia Y S, Liu S Z, Sun L L, Guo P G, Miao K Y, Chen J H. CTAB-improved method of DNA extraction in plant. *Res Exp Lab*, 2009, 28(9): 14-16. (in Chinese with English abstract)
- [11] 程侃声. 亚洲栽培稻籼粳亚种的鉴别. 昆明: 云南科学技术出版社, 1993: 1-23.
Cheng K S. Identification of *indica-japonica* Subspecies in Asian Cultivated Rice. Kunming: Yunnan Science and Technology Publishers, 1993: 1-23. (in Chinese)
- [12] 朱春杰, 徐海, 郭艳华, 王嘉宇, 刘宏光, 徐正进. 籼粳交重组自交系亚种属性判别及维管束性状变异. 中国水稻科学, 2007, 21(6): 619-624.
Zhu J, Xu H, Guo Y H, Wang J Y, Liu H G, Xu Z J. Discrimination of *indica* and *japonica* subspecies and variations of vascular bundle characteristics in recombinant inbred lines derived from an *indica/japonica* cross. *Chin J Rice Sci*, 2007, 21(6): 619-624. (in Chinese with English abstract)
- [13] 周开达, 马玉清, 刘太清, 沈茂松. 杂交水稻亚种间重穗型组合的选育: 杂交水稻超高产育种的理论与实践. 四川农业大学学报, 1995, 13(4): 403-407.
Zhou K D, Ma Y Q, Liu T Q, Shen M S. The breeding of subspecific heavy ear hybrid rice-exploration about super-high yield breeding of hybrid rice. *J Sichuan Agric Univ*, 1995, 13(4): 403-407. (in Chinese with English abstract)
- [14] 顾铭洪. 水稻高产育种中一些问题的讨论. 作物学报, 2010, 36(9): 1431-1439.
Gu M H. Discussion on the aspects of high-yielding breeding in rice. *Acta Agron Sin*, 2010, 36(9): 1431-1439. (in Chinese with English abstract)
- [15] 徐正进, 张龙步, 陈温福, 王进民, 董克. 从日本超产品种(系)的选育看粳稻高产的方向. 沈阳农业大学学报, 1991, 22(S): 27-33.
Xu Z J, Zhang L B, Chen W F, Wang J M, Dong K. Judging the way forward of breeding Japonica rice for high yield from the advance of breeding super-high yield varieties in Japan. *J Shenyang Agric Univ*, 1991, 22(S): 27-33. (in Chinese with English abstract)

- [16] 王海泽, 刘迪, 唐亮. 东北地区主栽水稻品种的籼型位点频率及其与产量的关系. 沈阳农业大学学报, 2014, 45(6): 661-667.
Wang H Z, Liu D, Tang L. Indica genotype frequency of popular cultivars in the northeast of China and its relationship with yield. *J Shenyang Agric Univ*, 2014, 45(6): 661-667. (in Chinese with English abstract)
- [17] 桂君梅, 王林友, 范小娟, 祁永斌, 张礼霞, 范宏环, 金庆生, 王建军. 基于InDel分子标记的籼粳杂交稻与粳粳杂交稻的杂种优势比较研究. 中国农业科学, 2016, 49(2): 219-231.
Gui J M, Wang L Y, Fan X J, Qi Y B, Zhang L X, Fan H H, Jin Q S, Wang J J. Comparison the heterosis of *indica-japonica* hybrids and *japonica-japonica* hybrids using InDel markers. *Sci Agric Sin*, 2016, 49(2): 219-231. (in Chinese with English abstract)
- [18] 徐正进, 陈温福, 张文忠, 周淑清, 刘丽霞, 张龙步, 杨守仁. 北方粳稻新株型超高产育种研究进展. 中国农业科学, 2004, 37(10): 1407-1413.
Xu Z J, Chen W F, Zhang W Z, Zhou S Q, Liu L X, Zhang L B, Yang S R. New plant type breeding for super-high yielding northern japonica rice. *Sci Agric Sin*, 2004, 37(10): 1407-1413. (in Chinese with English abstract)
- [19] Matsuo T M. Great Achievement of Rice Science. Tokyo: Nonsangyoson Culture Society, 1990: 419-423.
- [20] 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. 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. *Chin J Rice Sci*, 2012, 26(2): 227-234. (in Chinese with English abstract)
- [21] 袁隆平. 两系法杂交水稻研究的进展. 中国农业科学, 1990, 23(3): 1-6.
Yuan L P. Progress of two-line system hybrid rice breeding. *Sci Agric Sin*, 1990, 23(3): 1-6. (in Chinese with English abstract)
- [22] 龚金龙, 邢志鹏, 胡雅杰, 张洪程, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 魏海燕, 高辉. 籼、粳超级稻产量构成特征的差异研究. 核农学报, 2014, 28(3): 500-511.
Gong J L, Xing Z P, Hu Y J, Zhang H C, Dai Q G, Huo Z Y, Xu K, Wei H Y, Gao H. Studies on the difference of yield components characteristics between *indica* and *japonica* super rice. *J Nucl Agric Sci*, 2014, 28(3): 500-511. (in Chinese with English abstract)
- [23] 王远征, 王晓菁, 李源, 徐海, 王嘉宇, 赵明辉, 唐亮, 马殿荣, 徐正进, 陈温福. 北方粳稻产量与品质性状及其相互关系分析. 作物学报, 2015, 41(6): 910-918.
Wang Y Z, Wang X J, Li Y, Xu H, Wang J Y, Zhao M H, Tang L, Ma D R, Xu Z J, Chen W F. Analysis of yield and quality traits and their relationship in *japonica* rice in northern China. *Acta Agron Sin*, 2015, 41(6): 910-918. (in Chinese with English abstract)
- [24] 程式华, 曹立勇, 陈深广, 朱德峰, 王熹, 闵绍楷, 翟虎渠. 后期功能型超级杂交稻的概念及生物学意义. 中国水稻科学, 2005, 19(3): 280-284.
Cheng S H, Cao L Y, Chen S G, Zhu D F, Wang X, Min S K, Zhai H Q. Conception of late-stage vigor super hybrid rice and its biological significance. *Chin J Rice Sci*, 2005, 19(3): 280-284. (in Chinese with English abstract)