

水稻早世代稳定性的遗传分析

周黎军^{1,3,*} 敖光辉^{2,*} 肖 祎³ 吴先军^{3,*} 李仕贵^{3,*}

(¹ 宜宾职业技术学院, 四川 宜宾 644007; E-mail:13541102299@139sc.com; ² 内江师范学院, 四川 内江 641112; ³ 四川农业大学 水稻研究所, 四川 温江 611130; * 共同第一作者; * 通讯联系人, E-mail:shigui_li@263.com; xianjuwu@hotmail.com)

Genetics Analysis of Early Generation Stability in Rice

ZHOU Li-jun^{1,3,*}, AO Guang-hui^{2,*}, XIAO Yi³, WU Xian-jun^{3,*}, LI Shi-gui^{3,*}

(¹ Yibin Vocational & Technical College, Yibin 644007, China; ² Neijiang Normal College, Neijiang 641112, China; ³ Rice Research Institute, Sichuan Agricultural University, Wenjiang 611130, China; * These authors contributed equally to this paper; * Corresponding authors, E-mail:shigui_li@263.com; xianjuwu@hotmail.com)

Abstract: Early generation stability rice varieties (EGSRV) and conventional rice varieties (CRV) were selected as parents to analyze the genetics of early-generation stability (EGS). The EGS lines could be derived from some crosses between EGSRV and EGSRV, and EGSRV and CRV at different frequencies, but no EGS lines were developed in crosses between CRV and CRV. Genetics analysis revealed that the EGS traits just existed in some special rice, and the frequency of EGS lines was highly associated with the traits of the both parents. In addition, the EGS traits were neither qualitative traits nor quantitative traits, and they were governed neither by dominant genes nor by recessive genes. The EGS traits could be inherited to F₁ single plants by crossing, and the traits in F₂ population were considered as the genetics unit, i. e. F₃ and F₄ lines derived from non-segregating F₂ showed uniform agronomic traits, and those from segregating F₂ did not, indicating the EGS traits were formed in F₁ single plant. When EGS lines occurred, the Mendelian laws in segregating lines were observed in all F₂ populations of the same combination. It was suggested that the EGS lines might exist special factors regulating genes at the beginning of cell division in zygoty, which close mitosis and open somatic meiosis, resulting in the chromosomal rearrangement and forming homozygosity in F₁ single plants, and some lines with the uniform agronomic traits in F₂ population appeared.

Key words: rice (*Oryza sativa*); early-generation stability; stable line; somatic meiosis

摘 要: 利用具有早世代稳定特性的水稻(早稳)和常规品种作为主体亲本,进行了早稳×早稳、早稳×常规品种、常规品种×常规品种等三种类型的杂交。结果显示,在早稳×早稳组合和早稳×常规品种的一些组合中分别以不同频率出现早世代稳定株系,常规品种之间的杂交组合后代没有出现早世代稳定株系。水稻早世代稳定特性是早世代稳定水稻亲本所特有的,早世代稳定株系出现频率与杂交组合双亲有密切关系;早世代稳定性状既不是质量性状也不是数量性状,既不是隐性基因控制也不是显性基因控制。水稻早世代稳定特性可以通过杂交传递到 F₁ 单株,并以 F₂ 群体中的株系为传递的基本单位。稳定株系的农艺性状与相应 F₁ 单株农艺性状一致。另一方面,同一杂交组合的 F₂ 群体中,既有农艺性状整齐一致的稳定株系,又有按孟德尔分离规律的分离株系存在。初步推断水稻早世代稳定亲本中存在特有的控制因子,在杂种合子细胞分裂启动时作用于有丝分裂的开关基因,关闭有丝分裂,启动了减数分裂,体细胞减数分裂导致染色体重排,并产生纯合胚,形成了农艺性状整齐一致的 F₂ 株系。

关键词: 水稻; 早世代稳定性; 稳定株系; 体细胞减数分裂

中图分类号: Q943; S330; S511.03

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2005)05-0399-07

育种实践证明,杂交后代要自交纯合往往需要 7~10 代,5~8 年的时间^[1,2]。但在水稻育种中,杂种 F₂ 或 F₃ 群体中出现了农艺性状整齐一致的株系,并且该株系在以后世代不再分离^[3~9]。吴先军等^[7]把这种水稻杂交后代在 F₃ 及其以前世代出现农艺性状整齐一致,以后世代性状不再分离的现象称为水稻的早世代稳定。早期研究认为是无融合生殖引起的遗传现象^[5,6]。时光春等^[10]在研究 84-15 的生殖特性后否定了 84-15 无融合生殖的可能性。四川农业大学水稻研究所利用同源多倍体 SAR-3、SAR-4 与常规品种杂交,在 F₂、F₃ 获得了早世代稳定株系,利用二倍体的早世代稳定株系与常规品种杂交

在 F₂ 群体中又获得了早世代稳定株系,由此认为水稻早世代稳定是可以遗传的^[7,9]。近 10 年来,人们对水稻早世代稳定的研究都集中在利用分子标记对稳定株系真假杂种的鉴定、对稳定株系纯合基因型的确定,并希望定位或克隆控制水稻早世代稳定的基因,但未见有关早世代稳定基因的报道。由于 SAR 系列材料与常规品种杂交 F₁ 群体存在单株

收稿日期: 2005-01-13; 修改稿收到日期: 2005-03-25。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30001037); 四川省青年基金资助项目; 四川省教育厅资助项目。

第一作者简介: 周黎军(1965-),男,在读博士研究生,副教授; 敖光辉(1965-),男,副教授。

之间的倍性分离,不适宜建立遗传分析群体,因此对水稻早世代稳定的遗传分析也未见报道。

本实验利用二倍体早世代稳定(简称早稳)籼稻和粳稻 9 个品种(品系)、常规籼稻和粳稻 7 个品种为亲本,设计了多种类型的杂交组合,对水稻早世代稳定特性的遗传进行系统研究,了解早世代稳定遗传的基本规律,以确定早世代稳定性状的遗传特性。

1 材料与方法

1.1 材料

供试杂交组合的类型及来源如表 1 所示。

1.2 方法

1.2.1 杂交配组

2002 年 7~9 月于四川农业大学温江基地杂交套袋,分组合收种。杂交组合类型分为:早稳×早稳、早稳×常规品种、常规品种×常规品种的正反交共 130 个组合。

1.2.2 田间种植与性状调查

1.2.2.1 杂交 F₁ 代

各杂交组合 F₁ 种子 2002 年冬季种植于四川农业大学海南陵水基地,每组合种植 3 行区,密度为 16.6 cm×26.6 cm,亲本单行种植于组合小区两端,以区别真假杂种。常规栽培管理,记载 F₁ 各个单株的主要性状。成熟时每组合随机取 10 个单株的种子,其中 5 个单株选取 5 个单穗分别取种。

1.2.2.2 杂交 F₂ 代

各组合 F₂ 群体 2003 年夏季种植于四川农业大学温江基地。F₁ 单株种子种植成 F₂ 株系、单穗种子种植为 F₂ 穗小区;每个 F₂ 株系种植 5 行,每行 12 株,每个穗小区种植 3 行,每行 12 株,密度为 16.6 cm×26.6 cm。常规栽培管理。

凡农艺性状较为整齐一致的株系暂定为稳定株系,待 SSR 标记鉴定为真杂种后进行最终确认;凡农艺性状正常分离的株系定为分离株系。各农艺性状一致的株系分别取 30 单株,分离株系分别取 100 个单株,亲本分别取 10 单株,田间农艺性状考察包括生育期、有效穗、株高、穗长等;室内考种包括每穗总粒数、每穗实粒数、结实率、千粒重、粒长、粒宽。田间记载和考种按中国稻种资源评价标准进行^[11]。

1.2.2.3 杂交 F₃ 代

F₂ 表现为稳定的株系,每株系随机选取 10 个单株的种子,F₂ 表现为分离的株系,每组合随机取 30 个单株的种子,每单株均种植 3 行区成为 F₃ 株系,于 2003 年冬种植于海南陵水基地。常规栽培管理。田间观察农艺性状,记载生育期、株高、有效穗、穗长、剑叶长、剑叶宽等农艺性状。

1.2.3 数据分析

利用 DPS3.01 软件进行统计分析。

1.2.4 稳定株系出现频率的统计方法

稳定株系出现频率按照杂交组合类型中 F₂ 群

表 1 杂交组合亲本材料的类型及来源
Table 1. Origin and types of crossing parents.

材料名称 Name	材料类型 ¹⁾ Type ¹⁾	材料来源 Origin ²⁾
950	早稳籼 EI	SAR-3 ×南京 11 SAR-3 ×Nanjing 11
429	早稳籼 EI	SAR-4 ×84-15
422	早稳籼 EI	SAR-3 ×生 47 SAR-3 ×Sheng 47
992	早稳籼 EI	SAR-3 ×638480
407	早稳籼 EI	SAR-3 ×抗 391 SAR-3 ×Kang 391
84-15	早稳粳 EJ	<i>Oryza longistaminata</i> ×80-6195 (CAAS)
412	早稳籼 EI	SAR-3 ×N625
84-23	早稳粳 EJ	84-15 姊妹系 Sisters of 84-15 (CAAS)
421	早稳籼 EI	407 ×638480
718	籼 indica	四川农业大学水稻研究所 RRISAU
日本晴 Nipponbare	粳 japonica	日本 Japan
93-11	籼 indica	江苏 Jiangsu
中花 15 Zhonghua 15	粳 japonica	中国农业科学院 CAAS
蜀恢 527 Shuhui 527	籼 indica	四川农业大学水稻研究所 RRISAU
IR60159	粳 japonica	IRRI
明恢 63 Minghui 63	籼 indica	福建 Fujian

¹⁾ 早稳籼 - 早世代稳定籼稻材料; 早稳粳 - 早世代稳定粳稻材料。
²⁾ EI, Early-generation stability rice (indica); EJ, Early-generation stability rice (japonica). ²⁾ CAAS, Chinese Academy of Agricultural Sciences; RRISAU, Rice Research Institute, Sichuan Agricultural University.

体中出现稳定株系的数量占 F₂ 群体中株系总数的百分比计算。在早稳 × 常规品种组合中,以早稳 × 常规品种杂交组合计算为正交频率,常规品种 × 早稳杂交组合计算为反交频率,稳定株系出现频率以稳定株系数量占该类型 F₂ 群体总株系数量的百分比计算。

2 结果与分析

2.1 早世代稳定性状的遗传

2.1.1 早稳 × 早稳组合 F₂ 群体的遗传表现

对早稳 × 早稳组合的遗传分析,我们进行了早稳籼 × 早稳籼(正反交)、早稳籼 × 早稳粳(正交)、早稳粳 × 早稳籼(反交)、早稳粳 × 早稳粳(正反交)等组合类型,各种不同类型的杂交组合获得稳定株系及稳定株系出现的频率见表 2。

早稳 × 早稳杂交组合类型共 21 个组合中,仅有 9 个杂交组合的 F₂ 群体中出现了稳定株系,12 个组合中不出现早世代稳定株系(表 2),而且稳定株系出现的组合中稳定株系与分离株系的比例有极大的差异。如果早世代稳定性状是显性基因或者隐性基因,所有来源于 SAR-3 血缘的早世代稳定亲本之间杂交组合的 F₂ 群体都应该出现稳定株系,实际结果

是 992 × 950、407 × 412、421 × 412、407 × 421 组合中出现了比例不一致的稳定株系,950 × 992、421 × 407、412 × 421 中没有稳定株系出现。杂交组合的 F₂ 群体中出现稳定或分离的基本遗传单位是株系,与经典遗传学研究中 F₂ 群体出现分离比是以单株为基本遗传单位不同。因此,水稻中存在的早世代稳定现象可能并不是由经典遗传学控制的。

2.1.2 早稳 × 常规品种的遗传表现

在早稳 × 常规品种的杂交中,我们以早稳 × 常规品种为正交、以常规品种 × 早稳为反交,分别设计了早稳籼 × 常规籼稻、早稳籼 × 常规粳稻、早稳粳 × 常规籼稻和早稳粳 × 常规粳稻的正反交组合共 90 个,其中有 19 个杂交组合的 F₂ 群体中出现了稳定株系。表 3 显示了早稳 × 常规品种 90 个杂交组合中出现稳定株系的组合及稳定株系与分离株系的比例,与早稳 × 早稳组合中出现稳定株系的结果较为相似。

在早稳 × 常规品种组合类型 F₂ 群体的 756 个株系中,出现稳定株系 36 个,其中正交组合 343 个 F₂ 株系中出现稳定株系 17 个,反交组合 413 个 F₂ 株系中出现稳定株系 19 个,正反交组合出现稳定株系的频率分别为 4.956 %和 4.600 % (表 3、表 4),出

表 2 早稳 × 早稳 F₂ 群体中的稳定株系

Table 2. Stable lines in F₂ populations derived from early-generation stability rice and early-generation stability rice.

组合 Cross	组合类型 Type	总株系 Total lines in F ₂ population	稳定株系 Stable lines	稳定株系 Stable line (s)	非稳定株系 Segregating line (s)
950 × 84-15	早稳籼 × 早稳粳 EI × EI	8	0	0	8
950 × 84-23	早稳籼 × 早稳粳 EI × EI	4	0	0	4
950 × 429	早稳籼 × 早稳籼 EI × EI	8	0	0	8
950 × 992	早稳籼 × 早稳籼 EI × EI	6	0	0	6
950 × 84-23	早稳籼 × 早稳粳 EI × EI	4	0	0	4
992 × 950	早稳籼 × 早稳籼 EI × EI	8	1	1	7
992 × 429	早稳籼 × 早稳籼 EI × EI	8	0	0	8
84-15 × 950	早稳粳 × 早稳籼 EI × EI	8	0	0	8
84-15 × 992	早稳粳 × 早稳籼 EI × EI	8	3	3	5
84-15 × 84-23	早稻粳 × 早稳粳 EI × EI	9	9	9	0
84-23 × 84-15	早稻粳 × 早稳粳 EI × EI	4	3	3	1
84-23 × 429	早稻粳 × 早稳籼 EI × EI	8	3	3	5
84-23 × 950	早稳粳 × 早稳籼 EI × EI	8	1	1	7
84-23 × 992	早稻粳 × 早稳籼 EI × EI	7	0	0	7
412 × 421	早稳籼 × 早稳籼 EI × EI	8	0	0	8
412 × 407	早稳籼 × 早稳籼 EI × EI	8	0	0	8
421 × 429	早稳籼 × 早稳籼 EI × EI	7	0	0	7
421 × 412	早稳籼 × 早稳籼 EI × EI	7	7	7	0
421 × 407	早稳籼 × 早稳籼 EI × EI	7	0	0	7
407 × 412	早稳籼 × 早稳籼 EI × EI	7	7	7	0
407 × 421	早稻籼 × 早稳籼 EI × EI	8	8	8	0
合计 Total		150	42	42	108

EI, Early-generation stability rice (indica); EJ, Early-stability rice (japonica).

表 3 早稳 ×常规品种杂交组合 F₂ 群体出现稳定株系情况

Table 3. Statistics of stable lines in F₂ population derived from early-generation stability rice and conventional rice varieties.

组合 Cross	组合类型 Type	F ₂ 总株系 Total lines no. in F ₂ population		稳定株系 Stable lines		非稳定株系 Segregating line(s)	
950 ×718	早稳籼 ×籼稻 EI ×I	7		1		1 6	
422 ×IR60159	早稳籼 ×粳稻 EI ×J	5		1		1 4	
992 ×93-11	早稳籼 ×籼稻 EI ×I	8		1		1 7	
992 ×蜀恢 527 992 ×Shuhui 527	早稳籼 ×籼稻 EI ×I	7		1		1 6	
992 ×718	早稳籼 ×籼稻 EI ×I	8		1		1 7	
84-15 ×IR60159	早稳粳 ×粳稻 EJ ×J	3		2		2 1	
84-15 ×718	早稳粳 ×籼稻 EJ ×I	7		1		1 6	
84-23 ×日本晴 84-23 ×Nipponbare	早稳粳 ×粳稻 EJ ×J	4		2		2 2	
84-23 ×中花 15 84-23 ×Zhonghua 15	早稳粳 ×粳稻 EJ ×J	8		2		2 6	
718 ×950	籼稻 ×早稳籼 I ×EI	8		3		3 5	
718 ×84-15	籼稻 ×早稳粳 I ×EJ	5		2		2 3	
412 ×9311	早稳籼 ×籼稻 EI ×I	8		3		3 5	
421 ×IR60159	早稳籼 ×粳稻 EI ×J	8		1		1 7	
407 ×蜀恢 527 407 ×Shuhui 527	早稳籼 ×籼稻 EI ×I	9		1		1 8	
日本晴 ×992 Nipponbare ×992	粳稻 ×早稳籼 J ×EI	8		3		3 5	
日本晴 ×84-15 Nipponbare ×84-15	粳稻 ×早稳粳 J ×EJ	8		5		5 3	
中花 15 ×84-15 Zhonghua 15 ×84-15	粳稻 ×早稳粳 J ×EJ	8		3		3 5	
中花 15 ×84-23 Zhonghua 15 ×84-23	粳稻 ×早稳粳 J ×EJ	8		2		2 6	
蜀恢 527 ×407 Shuhui 527 ×407	籼稻 ×早稳籼 I ×EI	8		1		1 7	
其他组合 Others		621		0		0 621	
合计 Total		756		36		36 720	

EI, Early-generation stability rice (indica) ; EJ , Early-generation stability rice(japonica) ; I, indica rice ; J , japonica rice.

表 4 不同杂交组合类型早世代稳定频率

Table 4. Frequencies of early-generation stable lines appeared in different crossing types.

频率 Frequency	早稳 ×早稳 E ×E				早稳 ×常规品种 E ×C			常规品种 × 常规品种 C ×C
	EI ×EI	EI ×EI	EJ ×EJ	合计 Total	E ×C	C ×E	合计 Total	
F ₂ 代株系数 Total no. of F ₂ lines	55	78	13	146	343	413	756	61
早世代稳定株系数 No. of early stable lines	7	23	12	42	17	19	36	0
稳定株系频率 Stable line frequency/ %	12. 727	29. 487	92. 308	28. 767	4. 956	4. 600	4. 762	0

E, Early-generation stability rice ; C, Conventional variety ; I, indica rice ; J , japonica rice.

现稳定株系的频率基本相等,可以排除细胞质遗传效应对水稻早世代稳定的影响。

2. 1. 3 常规品种 ×常规品种的遗传表现

在常规品种 ×常规品种杂交组合的 F₂ 群体 61 个株系中,没有出现农艺性状整齐一致的稳定株系。

2. 1. 4 稳定株系出现频率

从表 4 统计结果看,不同杂交组合类型中,以稳定材料 ×稳定材料组合出现稳定株系频率最高,为 28. 767 % ,稳定材料 ×常规品种组合获得早世代稳定的频率较低,为 4. 762 % 。稳定材料 ×稳定材料组合类型中,粳粳交获得 92. 308 % 的稳定株系,籼籼交获得 29. 487 % 的稳定株系,而籼(粳) 稻 ×粳(籼) 稻 F₂ 群体中获得稳定株系的频率为 12. 727 % 。稳定材料 ×常规品种正反交获得稳定株系的频率分别为 4. 956 % 和 4. 600 % ,平均为 4. 762 % 。

在本实验的 130 个杂交组合的 F₂ 群体中,只有上述杂交组合中出现了稳定株系,其余的株系为分离株系,分离株系的农艺性状呈现出数量性状连续分布的特点。

将各个稳定株系 F₂ 种子种植为 F₃、F₄ 群体时,其 F₃、F₄ 群体表现为整齐一致;将各个分离株系的 F₂ 种子种植为 F₃、F₄ 群体时,其群体表现为数量性状的连续分布,没有出现稳定株系。

上述结果说明,早世代稳定二倍体水稻与早世代稳定水稻或者与常规品种杂交,F₂ 群体中可能出现一定比例的稳定株系,水稻早世代稳定特性可以通过杂交传递到后代;常规品种 ×常规品种组合中不出现稳定株系,说明早世代稳定特性只存在于早世代稳定亲本中。早稳 ×早稳组合中出现稳定株系的频率大于早稳 ×常规品种组合中出现稳定株系的

频率(表 4),进一步证明了水稻早世代稳定株系的出现频率与杂交组合的双亲有密切关系。各组合类型中,正交、反交出现稳定株系的频率较一致,可以排除细胞质遗传效应。当一个杂交组合的 F₂ 群体出现稳定株系时,该组合的 F₂ 群体中同时存在农艺性状连续分布的分离株系,没有发现株系内穗行之间出现性状差异,与 Wang 等^[3]报道出现穗行整齐一致的结果不同;水稻的早世代稳定是以株系为基本单位的,与陈建三等^[5]的研究结果一致。本实验结果证明具有早世代稳定特性的 84-15 和 84-23 多个杂交组合 F₂ 群体中出现了稳定株系,与陈建三等^[5,12]、Wang 等^[3]、谢国生等^[6]报道利用 84-15 或具有 84-15 血缘的水稻材料与常规品种杂交后代中出现一定比例的稳定株系(穗行)的研究结果一致。

2.1.5 早世代稳定的遗传特点

一些杂交组合 F₂ 群体中出现的稳定株系,通过追踪 F₁ 田间记录发现,这些稳定株系的 F₁ 群体大都出现了农艺性状分离的单株,并且 F₂ 稳定株系的农艺性状与其 F₁ 单株的农艺性状一致。F₁ 单株实质上是一个基因型纯合单株,在以后世代中其性状能稳定遗传,保持株系农艺性状的整齐一致。这一结果已经被多位研究者通过对稳定株系的 F₁ 单株的 SSR 标记结果所证实^[7~9,13]。

F₁ 出现性状分离在利用早世代稳定多倍体材料与常规品种杂交组合中普遍出现,主要是由于 F₁ 单株之间的倍性分离引起的。按照经典遗传学的观点,可能是亲本不纯或者配子体变异引起的遗传现象。本实验采用的亲本都是在亲本田内自交纯合 10 代以上的农艺性状及分子标记证明为纯合基因型的单株,可以排除因为亲本不纯造成 F₁ 分离的可能性,所以认为可能是由于配子体变异引起了 F₁ 群体中单株农艺性状的分离。

2.2 同一杂交组合出现稳定株系的比较分析

2.2.1 429 ×93-11 不同年份杂交获得稳定株系的比较

2002 年谢兆辉等^[14]利用 429 ×93-11 获得 1 个稳定株系,经 SSR 标记确认是真杂种。2003 年李

文丽^[15]利用 429 ×93-11 杂交,获得 1 个稳定株系,经过 SSR 标记确认为真杂种;经过农艺性状比较和 SSR 分子标记比较,与谢兆辉获得的稳定株系具有较大差异(表 5),SSR 差异位点分布于水稻的 12 条染色体上。

很难用经典遗传学的理论解释同一个杂交组合在不同年份杂交后代 F₂ 群体中出现不同农艺性状的稳定株系。即使出现了配子体变异,如果在合子发育过程中没有出现染色体重排现象,这种现象也不会发生。所以有理由相信,水稻中出现的早世代稳定现象是由于配子体变异引起合子在发育过程中出现了重组。

2.2.2 同一杂交组合出现的两个不同农艺性状的稳定株系的比较

本实验中,在 4 个杂交组合的 F₂ 群体中获得了 2 个农艺性状不同的稳定株系(表 6),经过 SSR 标记确认是双亲的真实杂种。

表 6 反映了同一个杂交组合 F₂ 群体中出现的两个稳定株系,从主要农艺性状上看,不同组合中稳定株系表现出的差异性性状不一致,有的在生育期、株高上的差异明显,有的则在有效穗、穗长上差异明显,有的在多个农艺性状上都有明显的差异。这种差异说明水稻稳定现象并不是由单纯的配子体变异引起的,可能有更复杂的因素在起作用。

2.2.3 正反交出现的稳定株系比较

在本实验中,对 718 ×84-15 的正反交组合 F₂ 群体中都出现的稳定株系进行分析表明,稳定株系的农艺性状存在一定的差异(表 7)。这种正反交稳定株系农艺性状的差异同样说明水稻早世代稳定遗传机理的复杂性。

2.3 分离株系 F₃ 群体农艺性状表现

有稳定株系出现的杂交组合,在其 F₂ 分离株系中随机选取 30 个单株种子于 2003 年冬季在海南陵水基地种植。30 个 F₃ 株系仍然表现为疯狂分离,没有稳定株系出现。2004 年夏季又将 70 个分离 F₂ 单株种植为 F₃ 株系,田间观察表明 F₃ 群体中没有

表 5 429 ×93-11 不同年份杂交出现的稳定株系农艺性状比较

Table 5. Agronomic traits of lines in different years by crossing 429 with 93-11.

株系来源	年份	抽穗期	株高	穗长
Origin of line	Year	Days to heading/ d	Plant height/ cm	Panicle length/ cm
谢兆辉等 Xie, et al ^[14]	2002	118.39 ±1.88	112.50 ±3.27	25.94 ±0.75
李文丽等 Li, et al ^[15]	2003	107.96 ±4.02	128.19 ±7.58	26.37 ±2.27

表 6 同一个杂交组合出现两个不同农艺性状稳定株系的比较

Table 6. Comparison of two different agronomic traits with stable lines from the same cross.

组合 Cross	稳定株系编号 Code of stable line	抽穗期 Days to heading / d	有效穗 No. of effective panicles per plant	株高 Plant height / cm	穗长 Panicle length / cm
84-15 ×IR60159	553	107.0 ±1.6(0.503)	16.6 ±3.8(20.579)	123.8 ±2.7(2.176)	22.9 ±1.1(4.893)
	558	107.2 ±0.8(0.790)	14.7 ±3.1(20.483)	111.7 ±3.9(3.493)	21.4 ±0.7(3.320)
84-15 ×992	628	108.5 ±1.3(0.154)	10.2 ±3.8(20.355)	116.9 ±9.9(2.689)	22.6 ±1.9(1.460)
	638	107.6 ±0.9(0.801)	8.6 ±1.8(20.019)	123.0 ±3.8(3.044)	21.5 ±0.9(3.970)
84-23 ×中花 15 84-23 ×Zhonghua 15	713	106.8 ±1.1(1.100)	9.0 ±2.6(17.627)	126.3 ±3.6(2.818)	22.0 ±1.7(4.588)
	723	108.9 ±0.8(0.728)	10.1 ±2.1(20.592)	120.0 ±3.0(2.499)	22.0 ±1.0(4.535)
718 ×84-15	1058	107.2 ±0.9(0.872)	9.1 ±2.3(25.391)	117.8 ±3.2(2.757)	20.8 ±1.0(4.955)
	1064	113.9 ±1.6(0.398)	6.3 ±2.6(17.671)	62.1 ±4.7(1.503)	15.5 ±1.3(1.556)

括号内的数据为变异系数。表 7 同。
Data in parentheses are variance coefficient. The same as in Table 7.

表 7 同一个杂交组合正反交稳定株系农艺性状比较

Table 7. Comparison of agronomic traits of stable line in reciprocal cross.

组合 Cross	稳定株系编号 Code of stable line	抽穗期 Days to heading / d	有效穗 No. of effective panicles per plant	株高 Plant height / cm	穗长 Panicle length / cm
718 ×84-15	1058	107.2 ±0.9(0.872)	9.1 ±2.4(25.391)	117.8 ±3.2(2.757)	20.8 ±1.0(4.955)
	1064	113.9 ±1.6(0.398)	6.4 ±2.6(17.671)	62.1 ±4.7(1.503)	15.5 ±1.3(1.556)
84-15 ×718	684	106.4 ±1.9(0.754)	8.7 ±2.7(29.464)	118.6 ±3.7(3.080)	21.5 ±0.7(3.515)

出现稳定株系,与海南观察结果一致。该结果表明二倍体亲本杂交组合出现稳定株系世代与多倍体亲本(SAR-4、SAR-3) ×二倍体杂交后代出现稳定株系的世代有差异^[11]。

3 讨论

3.1 水稻早世代稳定出现的世代与频率

实验证实,水稻杂交后代的早世代稳定现象确实存在。通过对 F₂、F₃ 大田栽培农艺性状观察验证和田间农艺性状统计,稳定株系不再出现分离;无论双亲亲缘关系远近,早世代稳定特性都可以在杂交过程中被传递,后代出现一定频率的稳定株系。本实验没有发现 F₂ 群体中的分离株系在 F₃ 出现稳定株系的现象,是否是由于过去研究中采用的双亲农艺性状差异较小、亲缘关系较近引起了 F₃ 群体中出现假阳性的稳定株系,尚有待进一步研究。

陈建三等^[12]利用 84-15 与紫稻杂交,发现 F₂ 出现农艺性状整齐一致株系的频率为 5.2%,利用 84-15 与黑谷(黑穗)杂交,F₂ 出现农艺性状整齐一致株系的频率为 44.6%。谢国生等^[6]以 84-15、A67 为主体亲本,3 个组合 F₃ 稳定株系频率分别为 12.5%、20.0%和 16.7%。吴先军等^[11]研究早世代稳定时发现 F₂ 出现稳定株系的频率为 16.7%,F₃ 出现的频率为 33.5%。Wang 等^[3]利用 Zhongxin 1 与

M202 和 L202 杂交,F₂ 分别出现 90%和 15%穗行的整齐一致。本实验稳定株系出现频率与陈建三等^[12]、时光春等^[10]报道的频率较为一致,与谢国生等^[6]、吴先军等^[7]报道的差异较大。出现稳定株系的世代与陈建三等^[12]、蔡得田等^[16]研究结果一致,与谢国生等^[6]、吴先军等^[12]报道的有差异。本研究中稳定材料之间的杂交组合出现稳定株系的频率大于稳定材料与常规品种的组合,这充分说明水稻早世代稳定出现的频率与杂交组合的双亲有密切关系(表 4)。

3.2 水稻早世代稳定遗传的特异性

在遗传分析中发现,出现稳定株系的大多数杂交组合,其 F₁ 群体中的一个或一些单株出现了性状分离,F₂ 群体中不同的株系表现出不同的分离状态(表 2、表 3),与基因控制的突变有显著差异^[17]。有两个因素导致杂种 F₁ 出现分离:(1) 杂交亲本不是纯合二倍体。(2) 配子体发生变异或合子发育过程中出现了异常。本实验所采用的材料是自交多年的纯合体,可以排除亲本不纯。杂交亲本配子体变异后受精结合,F₁ 群体虽然出现分离,F₂ 群体同样发生正常的性状分离;因此可能是由于配子体变异引起合子发育过程中异常的细胞分裂方式导致了这一现象的发生。

在出现稳定株系的 F₂ 群体中,同时存在两种分

离状态的株系,一种是农艺性状整齐一致的稳定株系,另一种是农艺性状正常分离的分离株系。显然,这种以株系为单位出现性状分离的遗传现象既不是质量性状遗传,也不是数量性状遗传。由此说明稳定株系应该发生在合子发育过程中,可能在遗传因子的作用下合子胚胎发育中出现了染色体重排和纯合化事件,出现早世代稳定现象。

水稻早世代稳定的遗传特点表现为:

- 配子体变异 ? F₁ 群体性状分离 F₂ 群体株系分离
- {

F₂ 稳定株系:农艺性状整齐一致以后世代不分离

F₂ 分离株系:农艺性状连续分布,表现为数量性状遗传。

通过对稳定株系的农艺性状分析发现,水稻早世代遗传机理可能是:一些水稻亲本杂交时,由一定频率的变异配子合子发育早期的有丝分裂,激活了体细胞减数分裂因子发生染色体重排,由于胚胎发育选择使其中一个细胞单染色体加倍,致使 F₁ 单株基因型纯合,种植成 F₂ 及其以后世代,其农艺性状整齐一致不发生分离。F₁ 群体中的杂合基因型单株, F₂ 及其以后世代出现正常分离。因此,水稻早世代稳定既不是质量性状遗传,也不是数量性状遗传,属于合子异常分裂形成的一种特异性的遗传现象。对合子异常分裂的细胞学过程研究正在进行中。

参考文献:

1 Fehr W R. Principles of cultivar development. In: Theory and Technique. New York:Macmillan, 1987.

2 闵绍楷, 申宗坦, 熊振民. 水稻育种. 北京: 农业出版社, 1996. 169.

3 Wang R R C, Li X M, Chatterton N J. Loss of heterozygosity and accelerated genotype fixation in rice hybrids. *Genome*, 1999,

42: 789 - 796.

4 吴妙焱. 野生稻资源研究论文集. 北京: 中国科学技术出版社, 1990. 86.

5 陈建三, 尹 林, 曹婉君, 等. 非洲长雄蕊野生稻的遗传特性及其固定杂种优势研究探讨. *中国农业科学*, 1995, 28 (5): 22 - 28.

6 谢国生, 马平福, 祝 红, 蔡得田. 水稻早世代稳定株系选择与利用的初步研究. *杂交水稻*, 1998, 13 (5): 4 - 6.

7 吴先军, 汪旭东, 周开达. 从农艺性状和分子标记鉴定一个水稻三倍体 \times 二倍体的遗传稳定性. *植物学报*, 1999, 41 (10): 1067 - 1071.

8 Xing S C, Zhou K D, Zhu L H. A potential method to fix heterosis of rice (*Oryza sativa* L.) with autopolyploid. *Chinese Rice Res Newsl*, 1999, 7 (3): 4.

9 谢兆辉, 吴先军, 王 彬, 汪旭东. 水稻早代稳定研究进展. *中国农学通报*, 2003, 19 (4): 31 - 33.

10 时光春, 倪丕冲, 宋家祥, 等. 水稻 84-15 的细胞生物学研究——兼论无融合生殖问题. *作物学报*, 1996, 22: 657 - 660.

11 应存山. 中国稻种资源. 北京: 中国农业科技出版社, 1993. 530 - 539.

12 陈建三, 陈义昌, 申 丽. 水稻无融合生殖固定杂种优势育种及其机理研究. *中国农学通报*, 1997, 13 (6): 19 - 20.

13 Xing S C. Genetic study on two special materials in rice. . Study on the autotriploid SAR-3 and tetraploid SAR-4. Dissertation. Wenjiang:Sichuan Agricultural University, 2000.

14 谢兆辉. 杂交水稻早世代稳定及其遗传特性分析[学位论文]. 温江:四川农业大学, 2003.

15 李文丽. 水稻脆性突变体的鉴定和水稻早世代稳定的遗传分析[学位论文]. 温江:四川农业大学, 2004.

16 蔡得田, 马平福, 关和新. 水稻高频率无融合生殖研究. *华中农业大学学报*, 1991, 10 (2): 223 - 227.

17 李云峰, 罗洪发, 杨正林, 等. 水稻雄蕊雌蕊化突变体的遗传分析. *中国水稻科学*, 2004, 18 (6): 499 - 502.