

Genetic Analysis of Seed Shattering in Japonic Rice (*Oryza sativa* L.)

Jiping Tong¹, Yuejing Wu², Jiuwen Xu³, Zhengshu Han¹, Wenxian Fang¹

¹Crop Institute, Tianjin Academy of Agricultural Sciences, Tianjin

²Institute of Technical Biology and Agriculture Engineering, Hefei Institute of Physical Science, Chinese Academy of Sciences, Hefei Anhui

³Rice Institute, Jiaozuo Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Jiaozuo Henan

Email: tongjiping@sina.com

Received: Jun. 11th, 2015; accepted: Jun. 26th, 2015; published: Jun. 30th, 2015

Copyright © 2015 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

Abstract

Seed shattering is one of the important biological traits in rice. To reveal the genetic character of the seed shattering in Japonic rice, a cross between C418 (japonica cv., nonshattering) and Chunjiang100 (japonica cv., shattering) was made. Seed shattering of F₁, F₂ progenies derived from reciprocal crosses between C418 and Chunjiang100 and their parents were recorded. The results revealed that there was only one dominant gene locus involved in the control of the seed shattering in this cross. The nonshattering gene carried by C418 was temporarily designated *Sh-t*, and the shattering genes carried by Chunjiang100 was temporarily designated *sh-t*, respectively.

Keywords

Japonic Rice (*Oryza sativa* L.), Seed Shattering, Nonshattering Gene *Sh-t*, Shattering Gene *sh-t*

粳稻落粒性遗传分析

童继平¹, 吴跃进², 徐九文³, 韩正姝¹, 方文贤¹

¹天津市农业科学院农作物研究所, 天津

²中国科学院合肥物质科学研究院技术生物与农业工程研究所, 安徽 合肥

³焦作市农林科学研究院水稻研究所, 河南 焦作

Email: tongjiping@sina.com

收稿日期：2015年6月11日；录用日期：2015年6月26日；发布日期：2015年6月30日

摘要

落粒性是水稻的重要生物学性状之一,对于提高产量降低损失具有重要意义,为了阐明水稻落粒性机理,本文研究了难落粒粳稻品种C418与易落粒粳稻品种春江100及其杂种后代F₁、F₂落粒性的遗传变异特点。结果表明:1) C418的难落粒与春江100的易落粒表现差异受一对细胞核基因控制,无细胞质效应;2) C418为难落粒显性基因携带品种,文章将该基因命名为*Sh-t*,春江100为易落粒隐性基因携带品种,文章将该基因命名为*sh-t*。

关键词

粳稻, 落粒性, 显性难落粒基因*Sh-t*, 隐性易落粒基因*sh-t*

1. 引言

在稻属中,粳稻难以脱粒,籼稻居中,野生稻易于落粒。就水稻生产而言,太易脱粒或太难脱粒都是不利性状。因此,在育种上选育落粒性适中的水稻品种类型具有重要意义[1]。

关于水稻落粒性的遗传,存在不同遗传机制。

日本学者报道认为落粒性受一对隐性基因 *sh* 支配。美国学者的研究认为落粒性是显性,并发现落粒性抑制基因,杂种 F₂ 表现 13:3 分离,印度学者用野生稻与栽培稻杂交,发现落粒性为显性,并出现 15:1 分离的分离比例。斯里兰卡研究者报道认为落粒性的变异受多基因控制,表现出变异的连续性[2]。熊振民分别根据籼稻难落粒突变体进行遗传分析,得出与印度研究者相似的结论[3],朱立宏研究认为落粒性是基因互作的结果,不能稳定遗传[4],Oba 等研究认为落粒性由单基因控制,与矮秆基因 *sd-1* 存在连锁关系[5]。黄艳兰等考察栽培稻与中国疣粒野生稻种间杂种的落粒性,发现其与疣粒野生稻相同[6],黄利兴等研究认为,杂交稻的落粒性由其双亲共同决定,落粒为显性[7],李仕贵等分析水稻籼粳杂交落粒性的遗传,认为难落粒对易落粒为显性,易落粒植株受两对隐性基因控制,他们利用 DH 系所构建的分子图谱将这两对落粒性基因定位于第一染色体上[8],Fukuta 利用 7 个 RFLP 标记将控制来源于南京 11 的难落粒性突变体 SR-1 的难落粒基因定位于第一染色体上,认为该基因的表达还会受另外两个基因的修饰[9]。Yano 等克隆了位于水稻基因组的 1 号染色体上水稻落粒性主效 QTL *qSH1*,发现 *qSH1* 5'调控区的一个单核苷酸变异,阻断了小穗柄部脱离层的正常形成,从而使水稻植株上的成熟种子不再轻易脱落。在水稻的驯化过程中,尤其是在粳型水稻的驯化过程中,不落粒变异的出现为人工选择的提供了素材[10]。Sang 课题组利用图位克隆方法,成功克隆了位于水稻基因组 4 号染色体上的水稻落粒性基因 *sh4* [11]。

2001 年冬季,我们在海南的杂交稻恢复系的选种圃中,发现杂交组合(C418/春江 100)F₂ 群体中的植株个体,其落粒性表现要么与母本 C418 相同,要么与父本春江 100 表现相同,没有中间变异类型。受此启发,我们开展了本研究。

2. 材料与方法

2.1. 杂交组合配制, 试验设置及田间种植

2002 年正季,我们以 C418 与春江 100 为父、母本,进行正、反杂交,配制杂种 F₁ 种子。当年冬季,携 F₁ 种子到海南繁殖 F₂ 种子。

2003年正季,于合肥种植 C418: 189株,春江 100: 110株,正交(C418/春江 100) F_1 : 51株,反交(春江 100/C418) F_1 : 153株,正交(C418/春江 100) F_2 7个株系: 681株,反交(春江 100/C418) F_2 29个株系: 2694株。

以上材料于5月12日播种,6月12日移栽本田。田间顺序排列,不设重复。单株栽插,行株距 13.3 cm × 16.7 cm。田间管理按生产上丰产田块进行。

2.2. 落粒性测量方法

本文所调查的落粒性,属于主基因控制的质量性状,不仅亲本材料,就连杂种材料的落粒性都可以被明确地加以区分,而无中间类型出现。因此,本文参考应存山,李仕贵等所提出的方法[8] [12],分别采用握、拉两种方法,对本项研究材料的落粒性进行测量评定。

2.2.1. 握法

参照生产上场地碾压脱粒方式,及应存山介绍的方法,并作改进[12],即用手紧握稻穗中上部,握捻3次后,观察落粒情况。每穗落粒 0~10粒者,记为难落;每穗落粒 10~20粒者,记为中等;每穗落粒超过其所握粒数 60%者,记为容易。

2.2.2. 拉法

参照生产上机械脱粒方式,用手紧握稻穗中部,用力往后拉,根据用力大小判定难、中、易。

以上试验材料的落粒性测定,于植株的完熟期进行。C418由于与春江 100的播种-始穗历期、株高、株叶形态等农艺性状基本相近,其 F_2 群体中各单株性状分离不大,成熟期基本上完全一致。测量时,单株测两穗,如结果相差甚远,则再测第三穗,以结果一致的两次平均结果为准。

以上所有材料的落粒性测定工作均由作者一人操作,以便掌握统一标准。

2.3. 统计分析方法

由于正、反交 F_2 世代材料不同单株的落粒性可明确分为难易两类。因此,将所测得的 F_2 世代材料落粒性资料进行整理分组,参考 P_1 、 P_2 资料,以确定偏父本与偏母本的植株个数,直接进行 X^2 拟合检验[13]-[17]。

3. 结果与分析

3.1. 亲本的落粒性表现

试验共测定 C418 计 189株。两种方法检测结果完全一致,全部表现为难落粒,完全不出现落粒现象,也无中间类型出现。

试验共测定春江 100 计 110株。两种方法检测结果完全一致,全部表现为易落粒,也无中间类型出现。

3.2. 杂种 F_1 的落粒性表现

试验共测定正交 F_1 (C418/春江 100) 51株。

拉法检测结果全部表现为难落粒,完全不出现落粒现象,也无中间类型出现,与其母本 C418 检测结果完全一致。

握法的检测结果表明,大部分植株和其母本 C418 检测结果一致,表现为难落粒,不出现落粒现象,也无中间类型出现。但有部分植株有极少量的落粒现象,一般不超过 5粒,按检测标准仍然属于难落粒类型。

试验共测定反交 F_1 (春江 100/C418) 153 株。

其拉法检测结果及握法的检结果与正交 F_1 (C418/春江 100) 结果相同。

以上结果表明, 无论是正交还是反交组合, 其落粒性表现均与 C418 相同, 这一结果说明落粒性表现不受细胞质影响, 为细胞核基因控制。难落粒为显性, 易落粒为隐性, 其载体品种分别为 C418 和春江 100。

本试验在利用握法对正交反交 F_1 植株的落粒性进行鉴定时, 部分植株有少量落粒现象的结果表明, 杂种 F_1 植株落粒性的表达还受遗传背景的微小影响, 或者说, 有微效修饰基因的作用参乎其间。

3.3. F_2 群体落粒性变异特点

3.3.1. 正交 F_2 群体落粒性变异特点

试验中, 正交(C418/春江 100) F_2 共种植 10 个株系, 排除伪杂种株系 3 个, 实际有效株系 7 个, 计 681 株。无论握法, 还是拉法, 其鉴定结果中的中等落粒性与双亲相比, 明显偏向于亲本 C418, 因此, 本文在对这些结果数据进行归组整理, 进行 X^2 拟合检验时, 都将其归入偏向亲本 C418 的那一类。

握法结果, 难落粒植株 505 株, 易落粒植株 176 株, 难落粒植株与易落粒植株数量之比等于 2.8693, 接近于 3:1, 其 X^2_c 为 0.2138, 远较 $X^2_{(0.05,1)} = 3.84$ 为小。

拉法结果, 难落粒植株 507 株, 易落粒植株 173 株, 难落粒植株与易落粒植株数量之比等于 2.9364, 接近于 3:1, 其 X^2_c 为 0.0497, 远较 $X^2_{(0.05,1)} = 3.84$ 为小。

我们按一对等位基因的分离模式对其遗传方式进行 3:1 X^2 拟合检验。其结果与一对基因完全符合。

3.3.2. 反交 F_2 群体落粒性变异特点

试验中, 反交(春江 100/C418) F_2 29 个株系: 2694 株。本文在处理反交(春江 100/C418) F_2 株系中的中等落粒性数据中, 采取了与正交组合(C418/春江 100) F_2 数据相同策略。在对这些结果数据进行归组整理, 进行 X^2 拟合检验时, 也将其归入偏向亲本 C418 的那一类。

握法结果, 难落粒植株 2015 株, 易落粒植株 679 株, 难落粒植株与易落粒植株数量之比等于 2.9676, 接近于 3:1, 其 X^2_c 为 0.0495, 远较 $X^2_{(0.05, 1)} = 3.84$ 为小。

拉法结果, 难落粒植株 2046 株, 易落粒植株 648 株, 难落粒植株与易落粒植株数量之比等于 3.1574 接近于 3:1, 其 X^2_c 为 1.2373, 远较 $X^2_{(0.05, 1)} = 3.84$ 为小。

我们按一对等位基因的分离模式对其遗传方式进行 3:1 X^2 拟合检验。其结果与一对基因完全符合。

3.3.3. 整个 F_2 群体落粒性变异特点

将正、反杂交 F_2 落粒性的全部数据进行综合处理的结果如下。

握法结果, 难落粒植株 2520 株, 易落粒植株 855 株, 难落粒植株与易落粒植株数量之比等于 2.9470, 接近于 3:1, 其 X^2_c 为 0.1818, 远较 $X^2_{(0.05,1)} = 3.84$ 为小。

拉法结果, 难落粒植株 2554 株, 易落粒植株 821 株, 难落粒植株与易落粒植株数量之比等于 3.1111, 接近于 3:1, 其 X^2_c 为 0.7841, 远较 $X^2_{(0.05,1)} = 3.84$ 为小。

我们按一对等位基因的分离模式对其遗传方式进行 3:1 X^2 拟合检验。其结果与一对基因完全符合。

3.4. 两种落粒性检测结果的一致性

在本试验中, 无论握法, 还是拉法, 其落粒性的鉴定结果在 P_1 , P_2 , 和正反交 F_1 群体中完全一致。不一致的情况仅出现在正反交 F_2 群体材料中, 也即仅在遗传上分离的世代材料中出现。

正交(C418/春江 100) F_2 群体计 681 株中, 不一致的情况仅出现 2 株次。反交(春江 100/C418) F_2 群体计 2694 株中, 不一致的情况仅出现 75 株次。且不一致的情况仅出现在易落粒与中等落粒, 及中等落粒

与难落粒之间,而从未出现过一种方法的鉴定结果为易落粒,而另一种方法的鉴定结果为难落粒的情形,或者相反的情形。

以上的试验结果可以说明以下方面的问题。

1) 这两种方法鉴定的是植株落粒性相关或相似的方面。所以,其鉴定结果的相似性则是不言自明之理。试想一下,如果一株稻穗其很容易被握落,那么它容易被拉落应该也是很自然的事,反之亦然。

2) 就实际鉴定结果的可靠性而言,本文所称的拉法,其鉴定结果的波动性较小。从另外一种意义上来说,这种方法的灵敏度还是相对高些。

3) 因为本文所调查的落粒性,属于主基因控制的质量性状,无论采用握法还是拉法,其鉴定结果都应该是可靠的。

4. 讨论

4.1. 对落粒性遗传机制多样性的思考

综述国内外对水稻落粒遗传的研究结果,发现水稻落粒性的遗传存在不同机制。深究其中的原因,可能与各研究者所使用的研究材料的遗传背景差别有关[1]-[9]。作为质量性状进行研究尚且如此,如将其作为 QTL 或更精确的目标进行研究,不同研究者所定位 QTL 位点重演性状况,则可想而知[8] [15]。如果这一趋势持续存在,势必对水稻落粒性的深入研究产生不利影响。有鉴于此,我们认为选育近等基因系,消除亲本材料复杂的遗传背景差异对形状的发育表达所产生的干扰,可能会有助于提高水稻落粒性研究的试验的精确度与精确度[18]-[20]。

4.2. 进一步研究设想

1) 本文所报道的易落粒基因 *sh-t* 与其他研究者报道的落粒基因是否属于同一基因,其遗传等位性有待于进一步检测。

2) 利用 C418 和春江 100 作为轮回亲本,与其杂种后代中的易落粒及难落粒单株进行连续回交,选育相应的近等基因系材料。在此基础上,再进一步开展水稻落粒基因的标记、定位与克隆方面研究。

3) 对水稻谷粒的小穗梗,副护颖甚至护颖的细微结构进行研究,探明水稻落粒性的遗传的,生化的,结构的,力学方面的相关特点。

5. 结论

本文通过对难落粒的粳稻品种 C418 与容易落粒的粳稻品种春江 100 及其杂种后代 F_1 、 F_2 落粒性的研究,得出结论如下: 1) C418 的难落粒性与春江 100 的易落粒性表现差异受一对细胞核基因控制,而与父母本的细胞质效应无关; 2) C418 为难落粒显性基因携带品种,我们将难落粒的显性基因暂时命名为 *Sh-t*, 春江 100 为易落粒隐性基因携带品种,我们将其相对应的易落粒等位隐性基因暂时命名为 *sh-t*。

参考文献 (References)

- [1] 闵绍楷, 申宗坦, 熊振民, 主编 (1996) 水稻育种学. 中国农业科技出版社, 北京.
- [2] 西北农学院, 主编 (1981) 作物育种学. 农业出版社, 北京, 184.
- [3] 熊振民, 蔡洪法, 主编 (1992) 中国水稻. 中国农业科技出版社, 北京, 45.
- [4] 朱立宏, 顾铭洪 (1979) 水稻落粒性的遗传. *遗传*, 4, 17-19.
- [5] Oba, S. and Kikuchi, F. (1993) Linkage relationship between semidwarfing gene *sd-1* and shattering gene I rice (*Oryza sativa* L.). 2. Linkage analysis between semidwarfness and shattering habit of a Chinese native semidwarf cultivar "Dee-Geo-Woo-Gee". *Japanese Journal of Tropical Agriculture*, 37, 115-119.

- [6] 黄艳兰, 舒理惠, 祝莉莉, 廖兰杰, 何光存 (2000) 栽培稻 × 中国疣粒野生稻种间杂种的获得与分析. *武汉大学学报(自然科学版)*, **6**, 739-744.
- [7] 黄利兴, 游年顺, 雷捷成, 雷上平, 潘玉卿 (2001) 杂交水稻的落粒性及其与亲本的关系分析. *福建农业科技*, 33-35.
- [8] 李仕贵, 马玉清, 何平, 黎汉云, 陈英, 周开达, 朱立煌 (1999) 水稻籼粳杂交落粒性的遗传分析和基因定位. *西南农业学报*, **12**, 77-80.
- [9] Fukuta, Y. (1995) Genetic and breeding analysis of shattering habit using the resistant mutant lines in rice (*Oryza sativa* L.). *Bulletin of the Hokuriku National Agricultural Experiment Station*, 67-105.
- [10] Konishi, S., Izawa, T., Lin, S.Y., Ebana, K., Fukuta, Y., Sasaki, T. and Yano, M. (2006) SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science*, **312**, 1392-1306.
- [11] Li, C.B., Zhou, A.L. and Sang, T. (2006) Rice domestication by reducing shattering. *Science*, **311**, 1936-1939.
- [12] 应存山 (1993) 中国稻种资源. 中国农业科技出版社, 北京, 164-185, 530-533.
- [13] Nanjing Agricultural University (1979) Field trial and statistical method. Agricultural Publishing House, Beijing, 17-23.
- [14] Tong, J.P., Wu, Y.J., Wu, J.D., Liu, F.G., Zheng, L.Y. and Yu, Z.L. (2001) Discovery of a dominant semi-dwarf japonica rice mutant and its preliminary study. *Chinese Journal of Rice Science*, **15**, 314-316.
- [15] Tong, J.P., Wu, Y.J., Wu, J.D., Zheng, L.Y., Zhang, Z.G. and Zhu, W. (2003) Study on the inheritance of a dominant semi-dwarf Japonica rice mutant. *Acta Agronomica Sinica*, **3**, 473-477.
- [16] Wang, X.M. (1998) Genetics in broadened sense. Publishing House of Wuhan University, Wuhan, 22-23.
- [17] 方宣钧, 吴为人, 唐纪良, 编著 (2001) “863”生物高技术丛书——作物 DNA 标记辅助育种. 科学出版社, 北京, 64-79.
- [18] Hong, G.F. (1999) Rice genome project. Shanghai Science and Technology Publishing House, Shanghai, 23-26.
- [19] 杜建芳, 易梅生, 主编 (2002) 发育生物学. 科学出版社, 北京, 31-37.
- [20] 王亚馥, 戴灼华, 主编 (2002) 遗传学. 高等教育出版社, 北京, 335-338.