

The Characteristics and Genetic Analysis of Awn in Haidao86

Pincang Lv¹, Wei Wang^{1,2}, Tiange Qu¹, Wenting He¹, Yongtao Liu¹, Xianhua Zhang¹, Yuchi He¹, Zhaojian Song^{1*}, Detian Cai^{1,2*}

¹School of Life Sciences, Hubei University, Wuhan Hubei

²Wuhan Polyploid Biotechnology Co., Ltd., Wuhan Hubei

Email: *zjsong99@126.com, *dtcai8866@163.com

Received: Apr. 18th, 2019; accepted: May 2nd, 2019; published: May 14th, 2019

Abstract

The research and utilization of seawater rice are of great significance to the development of saline-alkali land. Haidao86, the original material of seawater rice, has long awn, but awn is an unfavorable characteristic during harvest and processing. In order to understand the characteristics and inheritance of awn in Haidao86, Haidao86 and its awnless mutant that was found by our lab were used to make reciprocal hybrids. Then, the main agronomic traits and awn characteristics of hybrids and parents were compared in detail. The genetic pattern of awn was analyzed through the performance of F₁ and the segregation of F₂ population. The results showed that there was no significant difference in main agronomic traits between hybrids and their parents. In the performance of awn traits, Haidao86 was full awn type, while reciprocal hybrids were both top awn type. The distribution characteristics of full awn and top awn were summarized. Furthermore, three phenotypes, full awn, top awn and awnless, were segregated in F₂ population. The segregation ratio was 1:2:1 and was confirmed by chi-square test. These indicated that the awn character of Haidao86 was controlled by one pair of nuclear gene that showed incomplete dominance. The results laid a foundation for mapping, cloning and function analysis of awn gene in Haidao86.

Keywords

Haidao86, Awn, Awnless Mutation, Hybridization, Genetic Analysis

海稻86芒性状特点及遗传分析

吕品苍¹, 王维^{1,2}, 屈天歌¹, 贺文婷¹, 刘勇涛¹, 张献华¹, 何玉池¹, 宋兆建^{1*}, 蔡得田^{1,2*}

¹湖北大学生命科学学院, 湖北 武汉

²武汉多倍体生物科技有限公司, 湖北 武汉

*通讯作者。

文章引用: 吕品苍, 王维, 屈天歌, 贺文婷, 刘勇涛, 张献华, 何玉池, 宋兆建, 蔡得田. 海稻 86 芒性状特点及遗传分析[J]. 植物学研究, 2019, 8(3): 222-230. DOI: 10.12677/br.2019.83030

Email: zjsong99@126.com, dtcai8866@163.com

收稿日期: 2019年4月18日; 录用日期: 2019年5月2日; 发布日期: 2019年5月14日

摘要

海水稻的研究和利用对盐碱地的开发使用具有重要意义。海水稻原始材料海稻86具有长芒, 但芒在生产中是不利性状。为了解海稻86芒的特点及遗传规律, 本研究利用海稻86及本实验室发现的海稻86无芒突变体为材料, 通过有性杂交获得二者的正、反交杂种, 对杂种及亲本的主要农艺性状、芒的特点进行了详细比较, 通过 F_1 的性状表现及 F_2 群体的分离情况, 分析了芒的遗传方式。结果表明, 杂种及亲本在主要农艺性状上无明显差异; 在芒性状表现上, 海稻86为全芒型, 而正反、交杂种均表现为顶芒型; 但不论全芒型还是顶芒型, 芒的分布都具有一定的规律性。 F_2 群体分离出全芒型、顶芒型和无芒型3种表型, χ^2 测验结果符合预期1:2:1分离比。说明海稻86芒的性状由1对核基因控制, 且为不完全显性。研究结果为海水稻芒基因的定位、克隆和功能分析奠定了基础。

关键词

海稻86, 芒, 无芒突变, 杂交, 遗传分析

Copyright © 2019 by author(s) 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

1. 引言

海稻86是陈日胜先生在1986年发现的特殊水稻种质资源, 具有较强的耐盐碱能力[1]。目前我国的盐碱地面积有1亿公顷[2], 这些土地的生产潜力是十分巨大的, 人们也在寻找和探索各种利用盐碱地的方式, 而种植海水稻就是其中一个重要方向。海水稻的研究近年已成为水稻育种行业的热点, 推广海水稻的种植对我国粮食生产和粮食安全具有重要的现实意义。海水稻原始材料海稻86具有很长的芒, 这在生产中是极为不利的。湖北大学多倍体遗传实验室在种植的海稻86群体中偶然发现1株无芒株, 该植株除无芒外其余性状均与海稻86相同, 收获其种子种植后, 发现其无芒性状能够稳定遗传, 因此该无芒株应为海稻86的无芒突变体, 本研究中将其称为“无芒海稻86”。这为海水稻芒性状的遗传规律及基因定位和功能分析提供了极好的材料。本研究通过有性杂交获得了海稻86与无芒海稻86的正、反交种, 对杂种及其亲本的主要农艺性状进行了比较, 详细分析了杂种及有芒亲本海稻86芒的类型及分布规律, 通过 F_2 群体的性状分离情况, 分析了海稻86芒的遗传方式。研究结果为海水稻芒基因的定位、克隆和功能分析奠定了基础, 同时无芒海稻86也是耐盐碱无芒水稻新品种选育的好材料。

2. 材料与方法

2.1. 实验材料

海稻86、无芒海稻86。海稻86由湖北荆楚种业股份有限公司提供; 湖北大学多倍体遗传实验室在种植的海稻86群体中发现1株无芒突变体, 称其为“无芒海稻86”。

2.2. 材料种植及杂交

2017年夏季在武汉种植海稻86、无芒海稻86。开花时期以海稻86和无芒海稻86为亲本,进行有性杂交。方法按照闵绍楷等[3]进行。杂交获得海稻86/无芒海稻86 F_1 、无芒海稻86/海稻86 F_1 ,分别简称为 F_{1a} 和 F_{1b} 。

2.3. 农艺性状统计分析

2017年冬季在海南陵水种植亲本及 F_1 。待种子成熟后,对亲本及杂种的主要农艺性状进行测量统计,主要包括株高、株穗数、穗长、粒长、粒宽、总粒数、实粒数、结实率等。记载方法参照盖钧镒[4]“水稻主要育种性状的记载方法和标准”。

2.4. 芒性状的统计分析

观察杂交亲本及 F_1 芒性状的类型,并测量统计具体数据,方法参照 Song 等[5]。按枝梗从上到下依次逐个测量每个籽粒芒的长度,每种材料测量5穗。用 I1, I2, I3.....分别表示从上到下的一次枝梗, II1, II2, II3.....分别表示从上到下的二次枝梗。测量后对整穗芒的最大值、最小值和平均值,一次枝梗及二次枝梗上芒的平均值,芒粒率(有芒籽粒与全部籽粒的百分比)及芒的分布特点等进行分析。

$$\text{芒粒率(\%)} = (\text{有芒籽粒数} \div \text{籽粒总数}) \times 100\%$$

2.5. F_2 芒性状分离统计分析

F_{1a} 和 F_{1b} 自交后分别获得 F_{2a} 和 F_{2b} 种子。2018年夏季在武汉种植 F_2 种子获得 F_2 群体,统计 F_2 群体芒性状的分离情况,并进行 χ^2 测验,分析芒基因的遗传方式。

2.6. 数据分析

数据分析采用 SPSS 15.0 软件(SPSS, Chicago, IL, USA)和 Microsoft Excel 2013 软件完成。

3. 结果与分析

3.1. 杂种 F_1 的获得

2017年夏季在武汉进行海稻86及无芒海稻86之间的杂交。其中获得 F_{1a} (海稻86/无芒海稻86 F_1) 种子82粒,获得 F_{1b} (无芒海稻86/海稻86 F_1) 种子160粒。

3.2. 杂种及亲本的农艺性状

2017年冬季在海南陵水种植杂种及亲本,成熟后进行主要农艺性状考察。由表1数据可见,正、反交杂种 F_{1a} 、 F_{1b} 在主要农艺性状上无明显差异。杂种与两亲本相比,除株穗数外,其余农艺性状与亲本也无明显差异。无芒海稻86穗长较其他材料长,总粒数也多于其他材料。海稻86植株很高,在武汉种植时可超过160 cm。在海南陵水种植时株高约150 cm,又因其茎秆较细,导致抗倒伏能力差,特别是抽穗后特易倒伏;无芒海稻86及杂种也都有相同表现。

3.3. 杂种 F_1 芒性状的表现

根据整个稻穗芒的情况,芒性状可以分成三类:无芒型(全部籽粒无芒)、全芒型(全部籽粒有芒)和顶芒型(部分籽粒有芒)[5]。本实验中的两个杂交亲本海稻86和无芒海稻86分别表现为全芒型和无芒型(图1)。而二者的杂种,不论是正交杂种 F_{1a} 还是反交杂种 F_{1b} ,均表现顶芒型(图1)。正、反交杂种既不是表现海稻86的全芒性状,也不是表现无芒海稻86的无芒性状,而表现为双亲的中间性状(顶芒型),因此控

制海稻 86 芒性状的基因表现为不完全显性；同时由于正、反交杂种性状表现一致，可知该基因为核基因而非细胞质基因。

Table 1. The main agronomic traits of hybrids and parents (Lingshui Hainan, Apr. 2018)

表 1. 杂种及亲本的主要农艺性状(2018.4 海南陵水)

材料	株高/cm	株穗数	穗长/cm	粒长/cm	粒宽/cm	总粒数	实粒数	结实率/%
海稻 86	148.07	8.30	22.62	0.80	0.40	141.00	134.00	95.04
无芒海稻 86	150.54	7.30	26.12	0.80	0.35	163.80	155.80	95.12
F _{1a}	149.42	14.20	22.64	0.80	0.35	141.80	131.00	92.38
F _{1b}	149.19	12.70	23.76	0.80	0.35	148.60	142.00	95.56



Figure 1. The panicles of hybrids and parents. From light to right: Haidao86, F_{1a}, F_{1b}, Awnless Haidao86

图 1. 杂种及其亲本的稻穗比较。从左至右：海稻 86、F_{1a}、F_{1b}、无芒海稻 86

3.4. 杂种及有芒亲本芒的分布特点

通过对有芒亲本海稻 86 及杂种 F_{1a}、F_{1b} 稻穗上每个籽粒芒长的详细统计，发现芒的分布具有一定规律性。海稻 86 为全芒型，每个籽粒上都有芒，但芒的长度不同。就一次枝梗而言，顶端第一个籽粒的芒较长，而第二个籽粒的芒最短，然后向下又逐渐增长，到最后一个籽粒时，芒的长度与第一个籽粒相当甚至超过第一个籽粒。二次枝梗上芒的分布与一次枝梗相似，每个二次枝梗顶端籽粒的芒最长，第二个籽粒的芒最短，然后向下逐渐增长，但由于每个二次枝梗上一般只有 3~4 个籽粒，所以下部的芒长一般不会超过最顶端的芒长。对每个一次枝梗上的全部二次枝梗而言，芒的变化则呈现向穗轴靠近时逐渐缩短的趋势(图 2(a))。

杂种 F_{1a}、F_{1b} 均为顶芒型，即只有部分籽粒有芒，而且芒仅分布于一次枝梗及二次枝梗顶端的籽粒，而靠近穗轴的籽粒多无芒，所以称为顶芒型。虽然杂种只有部分籽粒有芒，但其变化规律与全芒型亲本海稻 86 是一致的，一次枝梗也是顶端籽粒的芒较长，第二个籽粒的芒最短，然后向下又逐渐增长；二次枝梗一般只有顶端一个籽粒有芒，其余籽粒无芒或具有很短的芒(图 2(b)、图 2(c))。不管是全芒型还是顶芒型，总体来看，同一枝梗上一次枝梗籽粒芒的长度都大于二次枝梗籽粒芒的长度。

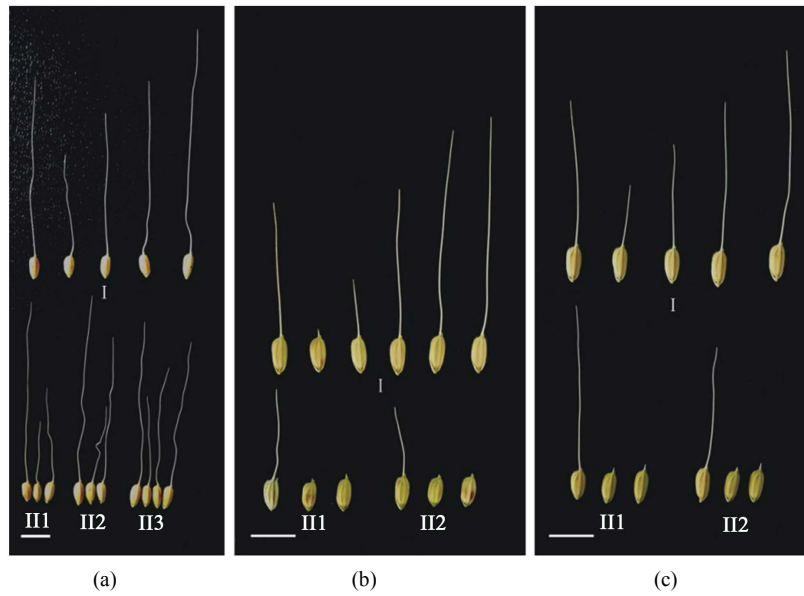


Figure 2. The distribution characteristics of awns in hybrids and parents. (a) Haidao86; (b) F_{1a} ; (c) F_{1b} . (Grains are arranged according to their inserted order on the branches; I and II represent primary and secondary branches, respectively. 1, 2, 3 represent the order of secondary branches from top to bottom, Bars = 1 cm)

图 2. 杂种及有芒亲本芒的分布特点。(a) 海稻 86; (b) F_{1a} ; (c) F_{1b} 。注：图中籽粒取自同一枝梗，从左至右代表籽粒从上到下的着生顺序；I、II 分别代表一次枝梗和二次枝梗，1、2、3 代表二次枝梗顺序(从上到下) Bars = 1 cm

如综合幼穗颖花的发育，还发现芒的长度与颖花的分化顺序密切相关。颖花分化的顺序对整穗来说是从上至下的，但在每个一次或二次枝梗上，颖花分化呈现独特性，即首先顶端第一朵颖花分化，接着是最基部的那朵颖花分化，然后按从下至上的顺序分化，顶端下的第二朵颖花最后分化[6]。对比上述芒长度的分布规律，可见芒的长度与颖花的分化顺序高度吻合，颖花分化越早，芒就越长。

通过表 2 列出的具体数据则更加清晰地反映上述芒的分布规律。海稻 86、 F_{1a} 、 F_{1b} 一次枝梗芒长度均明显大于二次枝梗芒长度；对于顶芒型的 F_{1a} 、 F_{1b} 一次枝梗的芒粒率则明显大于二次枝梗的芒粒率，说明芒主要分布于一次枝梗的籽粒上，二次枝梗的籽粒较少有芒。亲本海稻 86 与杂种相比，海稻 86 的穗芒长、一次枝梗芒长、二次枝梗芒长均显著大于 F_{1a} 、 F_{1b} ，而 F_{1a} 、 F_{1b} 二者的数据相近，性状表现一致，再次说明海水稻芒的性状是由核基因控制。

Table 2. The distribution characteristics of awns in hybrids and parents

表 2. 杂种及有芒亲本芒的分布特点

材料	穗芒长/cm			一次枝梗芒长/cm			二次枝梗芒长/cm			芒粒率/%		
	最小值	最大值	平均值	最小值	最大值	平均值	最小值	最大值	平均值	整穗	一次枝梗	二次枝梗
海稻 86	0.2	8.8	4.48	0.2	8.8	5.52	0.1	8.2	3.58	100	100	100
F_{1a}	0	4.9	0.83	0	4.9	1.48	0	2.9	0.41	74.5	95.7	60.7
F_{1b}	0	5.3	0.99	0	5.3	1.79	0	4.4	0.47	70.8	95.9	54.7

另外，对芒的长度分布概率进行统计时也发现一定的规律(表 3)。对全芒型亲本海稻 86 来说，随着芒长度的增加，其分布概率基本呈现由少变多再变少的变化规律，符合正态分布；而顶芒型的 F_{1a} 、 F_{1b} 则表现出分布概率随着芒长度的增加而逐渐减少的趋势，而且大部分芒的长度都处于 0~1 cm 之间，比率分别达到 67.01%和 63.17%。海稻 86 与杂种相比，芒长度分布范围更广。

Table 3. The distribution probability of awn length on a panicle**表 3.** 同一稻穗上芒长度分布概率

材料	芒的长度(cm)及分布概率								
	0~1	1~2	2~3	3~4	4~5	5~6	6~7	7~8	8~9
海稻 86	0.0563	0.0868	0.1286	0.1672	0.1254	0.1704	0.1527	0.0900	0.0225
F _{1a}	0.6701	0.1946	0.0948	0.0321	0.0085	0	0	0	0
F _{1b}	0.6317	0.1673	0.1121	0.0694	0.0160	0.0036	0	0	0

3.5. 杂种 F₂ 芒性状的分离及遗传分析

杂种 F₂ 群体植株出现性状分离, 共有 3 种表型: 全芒型、顶芒型和无芒型, 具体数据如表 4 所示。其中 F_{2a} 共统计 476 株, 全芒型、顶芒型和无芒型分别为 122、242 和 112 株; F_{2b} 共统计 486 株, 全芒型、顶芒型和无芒型分别为 111、259 和 116 株。根据孟德尔遗传定律, 3 种性状的分离比应为 1:2:1, 通过 χ^2 测验, 二者 *P* 值均大于 0.05, 都符合预期分离比(表 4), 说明海稻 86 芒的性状受 1 对等位基因控制。

Table 4. The genetic analysis of F₂ population**表 4.** F₂ 群体遗传分析

材料	全芒型植株数	顶芒型植株数	无芒型植株数	总株数	χ^2 (1:2:1)	<i>P</i>
F _{2a}	122	242	112	476	0.56	0.70~0.80
F _{2b}	111	259	116	486	2.21	0.30~0.50

4. 讨论

4.1. 从芒的表现看海稻 86 的起源

水稻颖花外颖先端尖锐, 称为颖尖(或稃尖), 有些稻种或品种外颖中脉延伸则形成“芒”(awn)。芒是野生稻普遍存在的典型性状[7], 在已知的 20 多个野生稻种中, 除疣粒野生稻(*Oryza meyeriana* Baill.)、颗粒野生稻(*O. granulate* Nees et Arn. ex Watt)和极短粒野生稻(*O. schlechteri* Pilger)外都有芒[8]。芒可以防止鸟兽对种子的吞食, 并有助于种子的传播, 是长期自然选择的结果[9] [10] [11] [12]。而在栽培稻中芒则成为收割和加工的不利性状, 经过人类有意识的淘汰, 现在绝大多数栽培稻都是无芒品种[12] [13] [14]。海稻 86 由陈日胜先生最早发现, 由于海稻 86 具有很长的芒, 与野生稻性状相似, 所以很多学者认为海稻 86 属于野生稻类型。但通过我们近年的杂交实验及芒的研究发现, 海水稻仍属栽培稻类型, 但可能具有野生稻的血缘。首先, 海稻 86 与多个栽培稻品种的有性杂交并未出现栽培野杂交中存在的生殖隔离现象, 杂交前后不需任何人为促进结实处理即可正常结实, 而且杂种正常可育, 说明海稻 86 为栽培稻类型, 而且为籼稻类型, 这与杨军等[1]在分子水平上的鉴定结果是一致的。Song 等[5]对芒的分布概率进行详细统计时发现, 全芒型栽培稻芒长度的分布都呈现出随着长度的增加分布概率逐渐减少的趋势, 而栽培野杂交后代则表现出随着芒长度的增加, 分布概率由少变多再变少的变化规律。本研究中海稻 86 芒长度的分布也呈现出与栽培野杂交后代相同的变化规律, 据此推测海稻 86 可能是栽培稻与野生稻自然杂交后经过长期进化形成的具有野生稻血缘的栽培稻类型。这可以通过分子生物学及基因组测序等方法加以验证。

4.2. 水稻芒的相关研究

水稻芒的遗传极其复杂, 控制芒的基因在 12 条染色体上都有分布[15], 而且基因间还存在互作现象

[16][17]。以往研究中,由于研究材料不同而得出了不同的结论。Chao(赵连芳)[18]通过有芒品种与无芒品种杂交发现, F_1 为有芒, F_2 可以分为四种类型,即有芒、大部分有芒、少数有芒和完全无芒,这四种类型的分离比例为12:1:2:1。Kuang(管相桓)等[19]关于芒的5种杂交组合(其中一组父母本均无芒)中, F_1 均为有芒,但 F_2 出现9:7,15:1和3:1三种不同的分离比。其他研究中,还出现9:6:1和63:1的分离比例[20]。这充分说明控制芒的基因众多而且基因之间还存在复杂的相互作用。

邵游等[21]在野生稻与栽培稻杂交后代的性状遗传规律研究中发现,长芒野生稻与栽培稻的杂种 F_1 表现野生稻性状,在 F_2 中出现全芒、部分有芒和无芒分离。 F_2 中有芒(含全芒和部分有芒)和无芒的分离比率,其中以广东野生稻为父本的1个组合,后代分离比为15:1,另外以东乡野生稻为父本的4个组合,后代分离比均为13:3,即栽野 F_2 芒的分离都符合2对基因遗传规律,广东野生稻表现为2对基因完全显性,东乡野生稻表现为2对基因存在抑制互作。本研究发现海稻86与无芒海稻86 F_2 群体中,全芒型、顶芒型和无芒型3种类型的分离比分别为1:2:1,如果将全芒型和顶芒型一起归为有芒型,则比例为3:1。说明海稻86芒的性状由1对等位基因控制,且表现为不完全显性。

如此丰富的遗传现象,充分说明关于芒的基因之多,而且有些基因可能还存在多效性、兼性作用等,使芒的遗传更加复杂。另外研究还表明,某些材料还容易受到环境条件的影响,比如光照、温度、海拔高度等都可能造成具有相同基因型的材料而芒性表现不同,这无疑又增加了芒遗传的复杂性和研究的困难性。

在Kinoshito等(1991)的水稻连锁图上,关于芒的基因有4个,即 $An1\sim An4$ 。其中 $An1$ 位于第4染色体上,与 $d-11$ (信金爱国或农林-28矮生)基因连锁交换率为5.4%。 $An2$ 位于第5条染色体上,与 $gl-1$ 基因连锁交换率为33%。 $An3$ 位于第3条染色体上,与 $bc-1$ (脆茎-1)基因连锁交换率为38%。 $An4$ 位于第8条染色体,与 $TR7-8b$ 的连锁交换率为5.0%。朱立煌等[22]利用水稻DH群体构建了包含444个位点的水稻分子连锁图谱,覆盖水稻基因组1962 cM。基于上述DH群体及其分子连锁图谱,定位了一些重要的质量性状和数量性状基因座位,其中含有两个芒基因 $An-5$ 与 $An-10$,分别位于第5条、第10条染色体上。近年来,科研人员进一步鉴定到一些与水稻芒性状相关的基因,有些基因已被成功克隆。Kubo等[23]、Cai等[24]、Matsushita等[25]和Thomson等[26]利用不同材料定位了18个与芒相关的QTL,分布于水稻除第2号染色体外的所有染色体上。2013年Luo等[27]从普通野生稻中分离了一个长芒基因 $An-1$,这是水稻中第一个被克隆的长芒基因。2015年Hua等[28]和Gu等[29]分别克隆了两个长芒基因—— $LABA1$ 和 $An-2$ 。2016年Jin等[30]从野生稻中分离出一个长芒基因 $GAD1$ 。2018年杨德卫等[31]定位和克隆了长芒基因 $GAD1-2$,并认为 $GAD1-2$ 与 $GAD1$ 为等位基因。相对于已报道研究中用两个遗传背景差异大的材料相互杂交、构建近等基因系或染色体片段置换系等再进行基因定位和克隆的方法,利用本研究中发现的与海稻86遗传背景一致的无芒突变体则能更加容易地定位和克隆相关基因。后续研究将以 F_2 群体中全芒型和无芒型植株为材料,通过基因组测序及图位克隆的方法定位和克隆相关基因。

5. 结论

本研究通过有性杂交获得了海稻86及其无芒突变体的正、反交杂种,对杂种及亲本的主要农艺性状、芒的特点进行了详细比较,通过 F_1 的性状表现及 F_2 群体的分离情况,分析了芒的遗传方式。结果表明杂种及亲本在主要农艺性状上无明显差异;在芒性状表现上,海稻86为全芒型,而正反交杂种均表现为顶芒型;但不论全芒型还是顶芒型,芒的分布都具有一定的规律性。 F_2 群体分离出全芒型、顶芒型和无芒型3种表型, χ^2 测验结果符合预期1:2:1分离比。说明海稻86芒的性状由1对核基因控制,且为不完全显性。研究结果为海水稻芒基因的定位、克隆和功能分析奠定基础;同时无芒海稻86也是耐盐碱无芒水稻新品种选育的好材料。

致 谢

感谢湖北荆楚种业股份有限公司段洪波先生提供海稻 86 种质资源。

基金项目

本研究由 1) 国家自然科学基金项目(31571639); 2) 武汉市品牌农业发展计划项目资助。

参考文献

- [1] 杨军, 王海凤, 郭涛. 海稻 86 的籼粳性鉴定[J]. 山东农业科学, 2016, 48(10): 24-26.
- [2] 陈雨生, 王平, 王克响, 陈宁, 赵露. 我国海水稻产业发展的战略选择[J]. 中国海洋大学学报(社会科学版), 2018, (1): 50-54.
- [3] 闵绍楷, 申宗坦, 熊振民, 主编. 水稻育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1996.
- [4] 盖钧镒, 主编. 作物育种学各论[M]. 第 2 版. 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [5] Song, Z.-J., Du, C.-Q., Zhang, X.-H., *et al.* (2014) Studies on Awns in Polyploid Rice (*Oryza sativa* L.) and Preliminary Cross Experiments of a Special Awnless Tetraploid Rice. *Genetic Resources and Crop Evolution*, **61**, 797-807. <https://doi.org/10.1007/s10722-013-0074-1>
- [6] 杨弘远. 水稻生殖生物学[M]. 杭州: 浙江大学出版社, 2005.
- [7] Sweeney, M. and McCouch, S. (2007) The Complex History of the Domestication of Rice. *Annals of Botany*, **100**, 951-957. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm128>
- [8] Gong, Y., Borromeo, T. and Lu, B.-R. (2000) A Biosystematic Study of the *Oryza meyeriana* Complex (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **224**, 139-151. <https://doi.org/10.1007/BF00986339>
- [9] Sato, S., Ishikawa, S., Shimono, M. and Shinjyo, C. (1996) Genetic Studies on an Awnness Gene *An-4* on Chromosome 8 in Rice, *Oryza sativa* L. *Japanese Journal of Breeding*, **46**, 321-327. <https://doi.org/10.1270/jsbbs1951.46.321>
- [10] Kurakazu, T., Sobrizal, K. and Yoshimura, A. (2001) RFLP Mapping of Genes for Awn on Chromosomes 4 and 5 in Rice Using *Oryza meridionalis* Introgression Lines. *Rice Genetics Newsletters*, **18**, 28-29.
- [11] Fuller, D.Q. (2007) Contrasting Patterns in Crop Domestication and Domestication Rates: Recent Archaeobotanical Insights from the Old World. *Annals of Botany*, **100**, 903-924. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm048>
- [12] Hu, G.-L., Zhang, D.-L., Pan, H.-Q., *et al.* (2011) Fine Mapping of the Awn Gene on Chromosome 4 in Rice by Association and Linkage Analyses. *Chinese Science Bulletin*, **56**, 835-839. <https://doi.org/10.1007/s11434-010-4181-5>
- [13] 王开锡, 张居念. 稻芒及其在杂交后代表现的调查[J]. 福建稻麦科技, 2003, 21(1): 9-10.
- [14] Sang, T. and Ge, S. (2007) The Puzzle of Rice Domestication. *Journal of Integrative Plant Biology*, **49**, 760-768. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00510.x>
- [15] 肖珂, 巩迎军, 张俊芝, 张永娟, 董彦君. 水稻芒长及其分布特征相关 QTL 的定位[J]. 上海师范大学学报(自然科学版), 2008, 37(6): 606-612.
- [16] Gu, X.-Y., Kianian, S.F., Hareland, G.A., Hoffer, B.L. and Foley, M.E. (2005) Genetic Analysis of Adaptive Syndromes Interrelated with Seed Dormancy in Weedy Rice (*Oryza sativa*). *Theoretical and Applied Genetics*, **110**, 1108-1118. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-1939-2>
- [17] Yue, B., Cui, K.-H., Yu, S.-B., Xue, W., Luo, L. and Xing, Y.-Z. (2006) Molecular Marker-Assisted Dissection of Quantitative Trait Loci for Seven Morphological Traits in Rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, **150**, 131-139. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-9101-z>
- [18] Chao, L.-F. (1928) Linkage Studies in Rice. *Genetics*, **13**, 133-169.
- [19] Kuang, H.-H., Tu, D.-S. and Chang, Y.-H. (1946) Linkage Studies of Awn in Cultivated Rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Genetics*, **47**, 249-259. <https://doi.org/10.1007/BF02986250>
- [20] 中国农业科学院, 主编. 中国稻作学[M]. 北京: 农业出版社, 1986.
- [21] 邵游, 唐锡华, 黄庆榴, 曹国仪. 野生稻与栽培稻杂交后代的性状遗传规律[J]. 上海农业学报, 1991, 7(2): 1-9.
- [22] 朱立煌, 何平. 水稻分子连锁图谱及重要性状的基因定位[J]. 复旦学报(自然科学版), 1998, 37(4): 509-512.
- [23] Kubo, T., Takano, K.T. and Yoshimura, A. (2001) RFLP Mapping of Genes for Long Kernel and Awn on Chromosome 3 in Rice. *Rice Genetics Newsletters*, **18**, 26-28.
- [24] Cai, H. and Morishima, H. (2002) QTL Clusters Reflect Character Associations in Wild and Cultivated Rice. *Theoret-*

- ical and Applied Genetics*, **104**, 1217-1228. <https://doi.org/10.1007/s00122-001-0819-7>
- [25] Matsushita, S., Sanchez, P.L., Sobrizal, N., *et al.* (2003) Identification of New Alleles of Awnness Genes, *An7* and *An8*, in Rice Using *Oryza glumaepatula* Introgression Lines. *Rice Genetics Newsletters*, **20**, 19-20.
- [26] Thomson, M.J., Tai, T.-H., McClung, A.M., *et al.* (2003) Mapping Quantitative Trait Loci for Yield, Yield Components and Morphological Traits in an Advanced Backcross Population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* Cultivar Jefferson. *Theoretical and Applied Genetics*, **107**, 479-493. <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1270-8>
- [27] Luo, J.H., Liu, H., Zhou, T.Y., *et al.* (2013) *An-1* Encodes a Basic Helix-Loop-Helix Protein that Regulates Awn Development, Grain Size, and Grain Number in Rice. *Plant Cell*, **25**, 3360-3376. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.113589>
- [28] Hua, L., Wang, D.-R., Tan, L.B., *et al.* (2015) *LABA1*, a Domestication Gene Associated with Long, Barbed Awns in wild Rice. *Plant Cell*, **27**, 1875-1888. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00260>
- [29] Gu, B.-G., Zhou, T.-Y., Luo, J.-H., *et al.* (2015) *An-2* Encodes a Cytokinin Synthesis Enzyme that Regulates Awn Length and Grain Production in Rice. *Molecular Plant*, **8**, 1635-1650. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.08.001>
- [30] Jin, J., Hua, L., Zhu, Z.-F., *et al.* (2016) *GAD1* Encodes a Secreted Peptide that Regulates Grain Number, Grain Length, and Awn Development in Rice Domestication. *Plant Cell*, **28**, 2453-2463. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00379>
- [31] 杨德卫, 郑向华, 程朝平, 叶宁, 黄凤凰, 叶新福. 基于 CSSLs 群体定位和图位克隆水稻长芒基因 *GAD1-2* [J]. 遗传, 2018, 40(12): 1101-1111.

知网检索的两种方式:

1. 打开知网页面 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>
下拉列表框选择: [ISSN], 输入期刊 ISSN: 2168-5665, 即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>
左侧“国际文献总库”进入, 输入文章标题, 即可查询

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: br@hanspub.org