

水稻直立穗突变体抗倒伏性的遗传力分析

杨国涛¹, 彭友林¹, 葛中英¹, 钦鹏², 范存留¹, 郭连安², 胡运高¹

(¹西南科技大学水稻研究所, 绵阳 621010; ²四川农业大学水稻研究所, 成都 611130)

摘要:为研究直立穗突变体 R1338 和 R334 在抗倒伏特性方面的遗传力与配合力, 选用弯曲穗型不育系川农 1A、ABG15s 和 2 个含有 DEPI 直立穗基因的直立穗不育系 E69A、E102A, 与蜀恢 498 及其直立穗突变体 R1338、R334 进行不完全双列杂交, 比较 F₁ 基部各节的抗倒伏特性。发现 F₁ 基部各节抗折力与倒伏指数呈极显著负相关性, 抗折力与茎节的直径和茎壁厚度呈极显著正相关; 通过回归分析发现影响水稻基部节抗倒伏能力的主要影响因子为茎节的抗折力和弯曲力矩, 抗折力越大、弯曲力矩越小其倒伏指数也就越低; 2 个直立穗突变体基部节倒伏指数的一般配合力效应值均低于野生型, 其中 R1338 的倒伏指数的一般配合力效应值更低一些。因此利用直立穗亲本配组可以显著改良杂交后代的抗倒伏能力。

关键词:直立穗突变体; 抗倒伏性; 遗传力; 配合力

Heritability Analysis of the Erect Panicle Mutant of Indica Rice on Lodging Resistance

YANG Guo-tao¹, PENG You-lin¹, GE Zhong-ying¹, QIN Peng², FAN Cun-liu¹, GUO Lian-an², HU Yun-gao¹

(¹ Rice Research Institute of Southwest University of Science and Technology, Mianyang 621010;

² Rice Research Institute of Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130)

Abstract: To study the heritability and combining ability of lodging resistance for erect panicle mutant of R1338 and R334, through incomplete diallel design using three restore lines (Shuhui 498, R1338, and R334) and four CMS lines (two bending panicle type were Chuannong 1A and ABG15s, two erect panicle type with *DEPI* gene were E69A and E102A), heritability and combining ability were analyzed with 12 combinations. The results indicated that flexural strength and the lodging index of base stem of F₁ showed a significant negative correlation, but the flexural strength and diameter and wall thickness of stem showed a significant positive correlation. Flexural strength and bending moment were main influenced factors to lodging resistance of rice base stem by regression analysis. The lodging index was reducing when increasing flexural strength and reducing bending moment. GCA values of basal lodging index of two upright panicle mutants were lower than wild type, especially R1338. Therefore choosing erect panicle parents will significantly increase lodging resistant of hybrid rice.

Key words: erect panicle mutant; lodging resistance; heritability; combining ability

倒伏是水稻高产、稳产、优质的重要限制因素之一, 由倒伏引起的减产一般为 10% ~ 30%^[1-2]。引起水稻倒伏的因素很多, 既有内在因素, 如株高、茎秆性状、生物产量等^[3-7], 也有外在因素, 如栽培管理措施、生态环境因素等^[8-13]。有关水稻倒伏的研

究较多, 既有对水稻植株性状与倒伏相关性的分析, 也有对水稻倒伏相关性状 QTL 的定位^[14-19]。在研究中发现与植株抗倒伏性密切相关的是基部第 1、2、3 节间的长度和粗细, 基部节间长与植株的抗倒伏能力呈显著负相关^[20-21], 而基部节间性状受遗传

收稿日期: 2015-10-20 修回日期: 2015-11-12 网络出版日期: 2016-08-12

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20160812.1316.020.html>

基金项目: 国家科技支持计划(2014BAD01B03); 国家政策引导类科技计划及其他专项(2013ZX08001-002); 四川省岗位专家项目(川农业函[2014]91号); 杂交水稻国家重点实验室开放基金项目(2014KF01); 绵阳市科技计划项目

第一作者主要从事水稻生理研究。E-mail: yangguotao2377893@163.com; 彭友林为共同第一作者

通信作者: 胡运高, 主要从事水稻遗传育种工作。E-mail: swust. rri@163.com

效应及其与环境互作效应的共同影响^[22-25]。

20 世纪 80 年代北方直立穗型粳稻品种育成推广以来,水稻的抗倒伏性明显增强,这是否与直立穗型本身有关,相关研究发现具有直立穗基因的水稻品种有明显的抗倒优势。其中一方面是直立穗品种因穗部保持直立,灌浆成熟过程中重心位置变化较小,因此弯曲力矩方面直立穗型对抗倒伏性的影响明显小于弯曲穗型^[26-27];另一方面就是直立穗型水稻品种存在株高较低、基部节间的物理、机械组织性状明显改善、各节间的粗度、茎壁厚度等解剖结构有利于增加茎秆抗折力,降低倒伏指数^[28-30]。同时遗传因素是导致倒伏发生的关键因素,通过分析杂交粳稻及其亲本抗倒伏性的相关性指出亲本选择对避免倒伏的发生有重要意义^[25,31]。为此,本研究选用不同穗型(弯曲穗型、直立穗型)不育系与重穗型恢复系蜀恢 498(弯曲穗型)及其诱变获得的直立穗突变体配制不完全双列杂交组合,研究不同穗型不育系及恢复系在基部节间性状及抗倒伏性方面的配合力和遗传力,探讨直立穗型亲本对杂交水稻抗倒伏能力的影响。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

利用 4 个不育系:川农 1A(弯曲穗型,含有 *dep1* 基因)、E69A(直立穗型,含有 *DEP1* 基因)、E102A(直立穗型,含有 *DEP1* 基因)和 ABG15s(弯曲穗型,无花粉隐性核不育系,含有 *dep1* 基因),3 个恢复系材料:R498(弯曲穗型,含有 *dep1* 基因)、R1338(直立穗型,含有 *DEP2* 基因)和 R334(直立穗型,含有 *DEP4* 基因),试验材料均由四川农业大学水稻研究所提供,用这几个亲本配制 4×3 不完全双列杂交组合。

1.2 试验方法

2014 年在西南科技大学绵阳试验场种植 12 个不完全双列杂交组合,每个小区种植 100 株,5 次重复,株行距为 16.7 cm×33.3 cm。田间管理按照一般大田进行。水稻成熟前 10 d,对各小区按平均分蘖数取有代表性的植株主茎 3 个,用直尺测定植株高度,基部第 1、第 2、第 3 节(N1、N2、N3)的节间长度;游标卡尺测定直径及茎壁厚度;百分之一天平称量节间基部至穗顶长度、节间基部至穗顶鲜重等。

基部第 1、第 2、第 3 节(N1、N2、N3)节间抗折力的测定参照濂古秀生^[31]的方法并加以改进。从田间取回茎秆,保留叶鞘、叶片和穗,吸水纸包裹茎基部保持不失水。将待测定的节间茎秆置于自制简易测定器上,将节间中点与测定器中点对应(支点间

距 5 cm),在中点挂一盘子,逐渐加入砝码,直至茎秆折断,此时砝码及盘子的重量即为该节间茎秆的抗折力(g)。

按孙永健等^[32]和濂古秀生^[31]的方法计算各节间的秆型指数(CTI)、弯曲力矩(BM)和倒伏指数(LI)。

配合力分析及群体遗传参数的估算根据 NC II 交配设计模型(I 固定模型)进行^[33]。运用 Excel2003 进行数据统计和整理,用 SPSS13.0 进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 杂交组合抗倒伏性差异

2.1.1 各组合抗倒伏性状差异比较 各组合基部节抗折力方面存在显著差异(表 1),其中有 1 个亲本为直立穗的组合基部各节的抗折力大于无直立穗亲本组合,当 2 个亲本都为直立穗时抗折力更大一些。2 个直立穗恢复系间 R1338 组合的抗折力稍大一些;基部各节的直径及壁厚与抗折力的变化趋势相似,也表现为存在直立穗亲本的组合大于无直立穗亲本组合。2 个亲本均为直立穗的组合大于只有 1 个亲本为直立穗的组合。可见基部各节的抗折力与其对应节的直径和壁厚密切相关,更大的直径和壁厚是茎秆抗折力增加的重要因素;倒伏指数方面不同组合的倒伏指数与抗折力存在较强的负相关性,基本表现为茎秆抗折力越大的组合其倒伏指数越低(表 1);弯曲力矩性状组合间差异无明显规律,但 E102A 不育系所配组合的弯曲力矩均显著小于其他组合,这与该不育系所配组合的株高显著降低有关;秆型指数方面,川农 1A 组合中,存在直立穗恢复系的杂交组合秆型指数大于弯曲穗恢复系组合。E69A 组合的秆型指数显著小于其他不育系组合。

2.1.2 各组合抗倒伏性状的方差与配合力方差分析 除壁厚外,不同组合基部各节茎秆性状、抗倒伏性等均存在极显著差异;父母本互作对倒伏指数等抗倒伏相关指标的影响也达到显著或极显著水平,对直径和壁厚影响不显著;不育系对基部 N1 节倒伏指数影响达显著水平,对基部各节的秆性指数影响均达到显著水平;恢复系对基部 N1 节壁厚、N2 节直径影响达显著或极显著水平,对其他性状影响不显著(表 2)。可见杂交水稻的抗倒伏性主要受父母本互作的影响,且不育系对组合抗倒伏性的影响稍大于恢复系,恢复系对组合基部节间直径、壁厚的影响大于不育系。

表 1 各杂交组合基部节抗折力差异分析

Table 1 Variation analysis of base section bending force in different combinations

组合 Combination	抗折力(g) BI			弯曲力矩(cm × g) BM			秆型指数(%) CTI		
	N1	N2	N3	N1	N2	N3	N1	N2	N3
ABG15s/R498	4.15abc	4.15abc	2.05abc	4310.83abc	4002.15ab	3403.95ab	233.11a	167.08a	81.16abcde
ABG15s/R1338	3.91bcd	3.91bcd	1.63efg	3931.44bcd	3595.91bcd	3178.40bc	231.49a	149.71a	74.17bedef
ABG15s/B334	3.88bcd	3.88bcd	1.74def	4533.53a	4226.65a	3708.22a	221.21a	139.10ab	87.11abcd
川农 1A/R498	2.96e	2.96e	1.43g	3918.30bcd	3616.18bcd	3117.50bcd	177.50b	107.24c	55.07f
川农 1A/R1338	4.25ab	4.25ab	2.24a	4352.29ab	4098.15a	3642.59a	222.02a	137.59ab	65.80def
川农 1A/B334	3.69cd	3.69cd	1.92bcd	4092.92abcd	3857.68abc	3452.13ab	252.11a	159.16a	82.69abcde
E69A/R498	2.92e	2.92e	1.78cdef	4154.50abcd	3606.65bcd	2965.78cde	152.26b	93.04c	55.34f
E69A/R1338	3.46d	3.46d	2.21a	4162.89abcd	3430.87cde	3172.99bc	174.56b	110.82bc	67.36cdef
E69A/B334	3.47d	3.47d	1.87bede	3905.32bcd	3570.75bcd	2989.59cde	160.16b	94.08c	61.39ef
E102A/R498	3.91bcd	3.91bcd	2.27a	3762.28cde	3459.99cde	2928.30cde	243.23a	162.31a	94.38ab
E102A/R1338	3.46d	3.46d	1.54fg	3334.22e	3075.93e	2679.34e	218.94a	138.12ab	89.17abc
E102A/B334	4.50a	4.50a	2.13ab	3689.32de	3240.50de	2773.07de	232.21a	153.81a	97.17a

组合 Combination	倒伏指数 LI			直径(mm) LD			壁厚(mm) WT		
	N1	N2	N3	N1	N2	N3	N1	N2	N3
ABG15s/R498	104.44def	136.70cd	166.18de	8.47abc	7.58abc	7.28ab	1.10ab	0.93ab	0.77ab
ABG15s/R1338	100.39f	140.32bcd	195.06b	8.03bcde	7.59abc	7.09abc	1.19ab	0.85b	0.79ab
ABG15s/B334	117.11c	168.92a	214.27a	8.72ab	7.91ab	7.44a	1.20ab	0.95ab	0.87ab
川农 1A/R498	132.66b	168.12a	217.43a	7.88cd	8.09a	6.52c	1.06ab	0.93ab	0.78ab
川农 1A/R1338	102.57ef	134.17cde	163.30e	8.90a	7.41bcd	7.27ab	1.18ab	0.93ab	0.84ab
川农 1A/B334	110.96cde	142.37bc	179.48c	8.06bcd	8.16a	7.27ab	1.14ab	0.94ab	0.84ab
E69A/R498	143.11a	169.90a	167.57de	7.67d	7.08cd	6.69bc	1.04b	0.85b	0.73b
E69A/R1338	120.47c	131.64de	144.13f	8.23abcd	7.86ab	7.10abc	1.17ab	0.97ab	0.85ab
E69A/B334	113.22cd	149.64b	160.70e	7.94cd	7.64abc	7.05abc	1.20ab	0.92ab	0.77ab
E102A/R498	95.84f	125.27e	129.11g	8.18bcd	6.94d	7.47a	1.11ab	0.95ab	0.84ab
E102A/R1338	96.34f	130.11de	174.86cd	8.41abc	7.73ab	7.06abc	1.11ab	1.00a	0.82ab
E102A/B334	81.95g	102.74f	130.35g	8.29abcd	7.64abc	7.49a	1.24a	1.01a	0.88a

不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。BI:抗折力;BM:弯曲力矩;CTI:秆型指数;N1:基部第 1 节;N2:基部第 2 节;N3:基部第 3 节;LI:倒伏指数;LD:节间直径;WT:节间壁厚;下同

The different lowercase letters indicate significant difference at 0.05 levels, respectively. BI: Flexural strength, BM: Bending moment, CTI: Stalk-type index, N1: Countdown I stem, N2: Countdown II stem, N3: Countdown III stem, LI: Lodging index, LD: Stem diameter, WT: Stem wall thickness, the same as below

2.2 不同穗型亲本在抗倒伏性方面的一般配合力分析

对植株各抗倒伏性状进行亲本的一般配合力效应分析(表 3),在倒伏指数方面不育系 E102A 基部各节的一般配合力效应值均小于其他不育系也小于 3 个恢复系,可见该不育系所配组合的抗倒伏性最好;不育系 ABG15s 基部 N1 节的倒伏指数一般配

合力效应值明显小于川农 1A,其他基部节倒伏指数的一般配合力效应值与川农 1A 相差不大。E69A 基部 N1、N2 节在倒伏指数方面一般配合力效应值最低;恢复系方面直立穗突变体 R1338 和 R334 基部节倒伏指数的一般配合力效应值低于野生型,其中 R1338 倒伏指数的一般配合力效应值更低一些。

表 2 抗倒伏相关性状方差及配合力方差分析(F 值)

Table 2 Variance analysis of lodging related traits and combining ability(F value)

变异来源 variation	自由度 Freedom degree	抗折力 BI			弯曲力矩 BM			秆型指数 CTI			直径 LD			壁厚 WT			倒伏指数 LI		
		N1	N2	N3	N1	N2	N3	N1	N2	N3	N1	N2	N3	N1	N2	N3	N1	N2	N3
区组	4	0.1	0.9	0.19	0.08	0.41	0.96	0.95	1.66	1.09	1.19	1.07	0.83	1.74	0.47	0.43	0.59	0.74	0.98
组合	11	8.68**	9.82**	9.65**	3.88**	5.48**	8.35**	8.66**	7.88**	4.00**	2.72**	3.50**	2.13*	1.36	1.49	1.32	28.27**	35.97**	74.47**
父本 P1	2	0.73	0.26	0.01	0.29	0.66	0.31	0.64	0.07	0.88	1.04	5.68*	1.47	20.34**	0.83	2.85	2.09	0.76	0
母本 P2	3	1.37	0.45	0.12	3.76	5.18*	5.48*	7.63*	5.92*	9.32*	0.97	1.84	1.49	1.55	2.01	1.62	5.26*	2	2.05
P1 × P2	6	8.25**	13.75**	16.63**	2.39*	2.63*	3.99**	3.16*	3.62**	1.23	2.72*	1.68	1.74	0.29	1.2	0.88	11.99**	29.29**	67.40**

*: P < 0.05; **: P < 0.01; 下同。

*: P < 0.05, **: P < 0.01; the same as below.

表 3 亲本抗倒伏相关性一般配合力效应

Table 3 GCA of parents lodging related properties

变异来源 Source of variation	抗折力 BI			弯曲力矩 BM			秆型指数 CTI			直径 LD			壁厚 WT			倒伏指数 LI		
	N1	N2	N3	N1	N2	N3	N1	N2	N3	N1	N2	N3	N1	N2	N3	N1	N2	N3
ABC15s	7.35	2.3	-4.79	6.37	8.24	8.34	8.23	12.33	8.73	2.04	0.96	1.77	1.13	-2.63	-0.43	-2.28	4.86	12.62
川农 1A	-2.1	1.46	-1.77	2.94	5.93	7.52	2.83	-0.46	-12.32	0.49	-1.49	-1.74	-1.71	-0.5	0.14	5.08	4.56	9.63
E69A	-11.4	-8.63	2.9	1.77	-2.89	-3.89	-23.15	-26.59	-20.71	-3.59	-2.71	-2.79	-1.25	-2.56	-4.1	14.37	6.09	-7.56
E102A	6.15	4.86	3.67	-11.08	-11.28	-11.97	12.08	14.72	24.29	1.06	3.24	2.76	1.83	5.69	4.39	-17.17	-15.51	-14.69
R498	-6.01	-4.34	-0.83	0.82	0.82	-1.96	-4.59	-2.12	-4.39	-2.29	-4.53	-2.2	-6.23	-2.35	-4.57	8.37	5.81	-0.16
R1338	1.25	1.09	-0.04	-2.12	-3.08	-0.08	2.13	1.19	-1.68	2.15	1.38	-0.2	2.25	0.37	1.73	-4.72	-5.22	-0.35
R334	4.76	3.25	0.88	1.29	2.26	2.05	2.46	0.93	6.08	0.14	3.15	2.4	3.99	1.97	2.84	-3.65	-0.59	0.51

倒伏指数是水稻抗倒伏性的直接指标,由表3可见茎秆物理性状的一般配合力效应值与倒伏指数的一般配合力效应值大小有密切相关性。如倒伏指数一般配合力效应值最低的不育系 E102A,其抗折力、秆型指数、直径、壁厚的一般配合力效应值均相对较高,弯曲力矩的一般配合力效应值则最小;3个恢复系中2个直立穗恢复系 R1338和R334在倒伏指数和其他茎秆物理性状的一般配合力效应值方面也表现出相似的趋势。但2个直立穗恢复系降低倒伏指数一般配合力效应值的途径不同,R334通过增加壁厚、提高抗折力来降低倒伏指数,而R1338主要通过减小弯曲力矩来降低倒伏指数。

2.3 杂交组合倒伏指数与茎秆物理性状的相关性

对不同组合抗倒伏性和节间性状的相关性进行分析,发现(表4)基部各节倒伏指数、抗折力之间呈极显著正相关性,抗折力与倒伏指数呈极显著负相关性,可见茎节的抗折力水平是影响水稻抗倒伏能力的主要因素;弯曲力矩与倒伏指数之间存在正相关性,且多为显著或极显著正相关性,因此水稻弯曲力矩的增加会导致抗倒伏性的显著降低。但弯曲力矩与茎节抗折力却存在极显著正相关性,这可能与茎秆生物量的增加带来抗折力的增加,而茎秆生物量增加同样会导致弯曲力矩的增大有关。茎节间直径、厚度和秆型指数与倒伏指数之间也呈负相关性,多数达到显著或极显著水平。同时各节间直径、壁厚之间及直径与壁厚之间均存在极显著正相关性。可见水稻茎秆越粗、壁厚越厚、直径与节长的比值越大其植株抗倒伏性越强。

2.4 影响倒伏指数的回归分析

通过分析所有供试组合基部各节倒伏指数与其他茎节性状的关系,分别以各节倒伏指数为因变量进行逐步回归分析,建立最优回归方程。通过逐步引进和剔除变量,建立了最优回归方程:(基部第1节倒伏指数) $LI = 117.78 - 29.67 \times BI + 0.03 \times BM - 0.03 \times CTI, R^2 = 0.968^{**}$;(基部第2节倒伏指数): $LI = 141.22 - 51.81 \times BI + 0.04 \times BM, R^2 = 0.971^{**}$;(基部第3节倒伏指数): $LI = 171.33 - 88.43 \times BI + 0.05 \times BM, R^2 = 0.973^{**}$ 。可见其主要自变量为抗折力(BI)和弯曲力矩(BM),因此影响水稻倒伏指数的主要影响因子为茎节的抗折力和弯曲力矩,抗折力越大、弯曲力矩越小其倒伏指数也就越低。而基部第1节的倒伏指数也与其秆型指数存

在负相关性,故尽可能增加基部第1节的直径/节长值有助于增加其抗倒伏性。

2.5 亲本在抗倒伏性方面的遗传效应分析

基部各节弯曲力矩、秆型指数、壁厚以及基部第1节倒伏系数、基部第2节直径的一般配合力方差所占的比重较大(均在50%以上)(表5)。因此在这些性状方面,亲本基因的加性效应对杂种一代的性状表现起主要作用,特别是基部各节壁厚方面一般配合力效应方差贡献率几乎都在90%以上,因此亲本的加性效应起主导地位;特殊配合力方差在抗折力、基部2、3节倒伏指数以及基部第1、第3节直径方面的比重较大($V_{p12} > 50\%$),说明杂交后代这几个性状受基因的非加性效应的影响较大。

通过估算各个性状的广义遗传力(h_b^2)和狭义遗传力(h_n^2),发现基部各节秆型指数、基部第3节弯曲力矩方面狭义遗传力较大(均在40%左右或以上),可见这几个性状受环境的影响较小。抗折力、基部2、3节倒伏指数、基部1、3节直径的狭义遗传力较小,同时这几个性状的广义遗传力和狭义遗传力之间差异较大(广义遗传力 $> 2 \times$ 狭义遗传力),因此这几个性状的非加性遗传作用明显,受环境效应的影响也较大。

3 讨论

水稻茎秆显微结构是植株抗倒伏性的基础,关于水稻茎秆结构与化学组分同抗倒伏能力关系的研究较多^[4-8,11,17,22,34]。研究认为影响植株倒伏的主要因素不是株高,而是茎秆解剖结构,如基部节间的长短、粗度以及干物质重等^[17,20-21],厚壁组织的发育水平、维管束数目、髓腔的大小、茎秆维管束数目、厚壁组织细胞层数、木质化程度以及皮层纤维组织的厚度都与水稻茎秆的抗折力和抗倒伏能力呈显著正相关^[34],抗倒性强的水稻其茎秆粗壮,机械组织充实,维管束数量多、面积大,质化程度高。以往对水稻抗倒伏性的研究多以固定品种为研究对象,对亲本的追溯较少。近年来开始有人研究水稻品种与亲本抗倒伏性之间的关系,发现品种抗倒性与其亲本关系密切,选择抗倒伏品种作亲本,可以提高育成品种的抗倒性^[3,25]。本研究通过利用直立穗突变体及野生型弯曲穗亲本配制不完全双列杂交组合,分析杂交水稻亲本在抗倒伏性方面的配合力遗传力大小,旨在为水稻抗倒伏遗传育种提供一定理论依据。

表 4 杂交水稻抗倒伏相关性状之间的相关性

Table 4 Correlation analysis of traits related to lodging resistant of hybrid rice

	N1LI	N2LI	N3LI	N1BI	N2BI	N3BI	N1BM	N2BM	N3BM	N1LD	N2LD	N3LD	N1WT	N2WT	N3WT	N1CTI	N2CTI	N3CTI
N1LI	1																	
N2LI	0.78**	1																
N3LI	0.39**	0.71**	1															
N1BI	-0.70**	-0.53**	-0.31*	1														
N2BI	-0.54**	-0.65**	-0.46**	0.84**	1													
N3BI	-0.22	-0.45**	-0.73**	0.56**	0.74**	1												
N1BM	0.34**	0.34**	0.14	0.41**	0.38**	0.44**	1											
N2BM	0.24	0.40**	0.29*	0.40**	0.43**	0.36**	0.87**	1										
N3BM	0.21	0.32*	0.31*	0.37**	0.42**	0.41**	0.82**	0.91**	1									
N1LD	-0.27*	-0.13	-0.01	0.45**	0.44**	0.30*	0.30*	0.41**	0.41**	1								
N2LD	-0.42**	-0.32*	-0.12	0.45**	0.48**	0.29*	0.08	0.21	0.25*	0.60**	1							
N3LD	-0.42**	-0.33**	-0.26*	0.59**	0.62**	0.54**	0.28*	0.37**	0.40**	0.47**	0.66**	1						
N1WT	-0.27*	-0.21	-0.08	0.27*	0.31*	0.16	0.02	0.13	0.13	0.33*	0.50**	0.32*	1					
N2WT	-0.24	-0.34**	-0.16	0.23	0.36**	0.22	-0.03	0.03	0.05	0.41**	0.57**	0.33**	0.51**	1				
N3WT	-0.32*	-0.28*	-0.12	0.41**	0.49**	0.33*	0.12	0.24	0.28*	0.41**	0.66**	0.59**	0.49**	0.55**	1			
N1CTI	-0.62**	-0.40**	-0.05	0.47**	0.44**	0.17	-0.14	0.09	0.18	0.42**	0.47**	0.55**	0.29*	0.31*	0.45**	1		
N2CTI	-0.57**	-0.42**	-0.10	0.51**	0.52**	0.24	-0.05	0.17	0.22	0.38**	0.53**	0.57**	0.34**	0.32*	0.49**	0.89**	1	
N3CTI	-0.57**	-0.42**	-0.20	0.43**	0.44**	0.24	-0.15	0.04	0.05	0.33*	0.70**	0.69**	0.34**	0.44**	0.63**	0.74**	0.79**	1

表5 不育系、恢复系及其互作对 F_1 各性状方差的贡献率(%)

Table 5 The contribution of CMS, restorer lines and their interaction to the variance of each trait of F_1

基部节 抗折力 Base section bending force		一般配合 力方差 Variance of GCA	特殊配 合力方差 Variance of SCA	广义 遗传力 Broad heritability	狭义 遗传力 Narrow sense heritability
抗折力 BI	N1	12.40	87.60	62.32	7.73
	N2	0.00	100.00	71.84	0.00
	N3	0.00	100.00	75.77	0.00
弯曲力矩 BM	N1	61.31	38.69	41.80	25.62
	N2	69.20	30.80	51.48	35.62
	N3	66.58	33.42	64.11	42.68
秆型指数 CTI	N1	76.38	23.62	64.62	49.36
	N2	69.39	30.61	63.15	43.82
	N3	93.67	6.33	42.15	39.48
倒伏指数 LI	N1	64.85	35.15	86.21	55.91
	N2	25.59	74.41	88.38	22.62
	N3	26.19	73.81	94.74	24.81
直径 LD	N1	1.67	98.33	25.89	0.43
	N2	78.16	21.84	38.44	30.04
	N3	39.78	60.22	17.78	7.87
壁厚 WT	N1	100.00	0.00	22.66	22.66
	N2	67.07	32.93	10.78	7.23
	N3	100.00	0.00	10.46	10.46

3.1 基部节间性状显著影响抗倒伏性

本研究中基部各节抗折力与倒伏指数呈极显著负相关性,茎节的抗折力水平是影响水稻抗倒伏能力的主要因素。而抗折力与茎节的直径和茎壁厚度呈极显著正相关,这与前人研究相似(茎秆抗弯曲能力的大小主要受节壁厚组织的发达程度、髓腔大小等影响^[35];机械组织发达,木质化程度高,大维管束长且宽,数目多,秆壁厚,髓腔大小适中的解剖结构有利于增加抗弯曲能力^[36])。本研究发现水稻弯曲力矩的增加会导致抗倒伏性的显著降低,但茎秆生物量增加也是弯曲力矩增加的影响因素,因此茎秆生物量的增加也会带来抗折力的增加。

3.2 不同亲本抗倒伏性的遗传力配合力

前人在研究杂交水稻不育系和恢复系一般配合力和特殊配合力,对 F_1 各个性状影响时发现,亲本一般配合力的大小与组合特殊配合力之间关系较为

复杂^[37-39]。但特殊配合力较高的组合中至少有一个亲本具有较高的一般配合力效应值^[40-42],可见选择一般配合力高的亲本在杂交水稻育种中可以提高获得目标性状组合的几率。本试验中不育系 E102A 基部各节倒伏指数的一般配合力效应值均小于其他不育系也小于 3 个恢复系,因此该不育系所配组合的抗倒伏性最好。但这可能与 E102A 所配组合植株较矮重心下降,同时结实率低进一步降低了弯曲力矩有关;恢复系方面直立穗突变体 R1338 和 R334 基部节倒伏指数的一般配合力效应值低于野生型弯曲穗亲本 R498,其中 R1338 的倒伏指数的一般配合力效应值更低一些。且这 2 个直立穗突变体与野生型配组相同不育系时 F_1 结实率无明显差异。因此直立穗亲本可以明显提高杂交后代的抗倒伏能力。

3.3 影响基部不同节抗倒伏性的主要因素

水稻基部第 1、2 节间承载着其他节间和穗子的重量,其形态性状与植株倒伏直接相关^[43],有效地缩短主茎第 1、2 节间长度,降低穗位,可使水稻植株的抗倒伏能力得到加强^[44-45]。也有研究表明茎秆基部 3 个伸长节间的抗倒伏能力是水稻抗倒伏性的关键影响因素^[5]。本试验中基部不同节位的抗倒伏能力与茎节的直径、壁厚等因素呈显著相关性,但通过逐步引进和剔除变量,建立最优回归方程,发现影响基部各节倒伏指数的主要因素为抗折力和弯曲力矩。因此影响水稻抗倒伏能力的主要影响因子为茎节的抗折力和弯曲力矩,抗折力越大、弯曲力矩越小,其倒伏指数也就越低。

本试验所配组合中,除 ABG15s 组合外,存在 1 个或 2 个亲本为直立穗的组合基部各节的倒伏指数均在抗倒伏临界值(一般以倒伏指数 200 作为抗倒伏的临界值^[31])以下。因此选用直立穗亲本配组是提高杂交水稻抗倒伏性的有效途径。但基部各节的抗倒伏能力除与茎节解剖结构直接相关外,与茎节的化学成分(如纤维素、木质素等)也存在密切关系^[46-50]。因此进一步研究直立穗亲本茎节纤维素、木质素等化学成分的遗传力特性可以为抗倒伏遗传育种提供有效的理论支持。

参考文献

- [1] 袁志华,赵安庆,苏宗伟,等. 水稻茎秆抗倒伏的力学分析[J]. 生物数学学报,2003,18(2):234-237
- [2] Berzonsky W A. Anatomical characteristics of three inbred lined and two maize synthetics recurrently selected for high and low stalk crushing strength[J]. Crop Sci,1986,26:482-488
- [3] 丁明亮,苏振喜,邹茜,等. 高原粳稻抗倒性与农艺性状及亲本抗倒性的关系[J]. 中国水稻科学,2012,26(3):325-330

- [4] 李爽,王晓玲,许凤英.不同抗倒性超级稻的基部节间与抗倒性、产量的相关性分析[J].长江大学学报:自然科学版,2011,8(1):213-217
- [5] 杨艳华,朱镇,张亚东,等.不同水稻品种(系)抗倒伏能力与茎秆形态性状的关系[J].江苏农业学报,2011,27(2):231-235
- [6] 雒鹤,郭玉华,裴丽丽,等.不同水稻品种抗倒伏性状的形态构成[J].贵州农业科学,2011,39(5):45-48
- [7] 杨艳华,朱镇,张亚东,等.水稻茎秆解剖结构与抗倒伏能力关系的研究[J].广西植物,2012,32(6):834-839
- [8] 杨惠杰,杨仁崔,李义珍,等.水稻茎秆性状与抗倒性的关系[J].福建农业学报,2000,15(2):1-7
- [9] 付立,东李旭.不同收获期对水稻茎秆抗倒伏能力的影响[C]//2013年中国作物学会学术年会论文集摘要集,北京:中国科学技术出版社,2013:108
- [10] 艾治勇,马国辉.超级杂交稻抗倒高产肥料运筹技术的数学模型研究[J].植物营养与肥料学报,2011,17(4):803-808
- [11] 刘立军,王康君,葛立立,等.旱种水稻基部节间性状与倒伏的关系及其生理机制[J].作物学报,2012,38(5):848-856
- [12] 张俊,李刚华,宋云攀,等.超级稻Y两优2号在两生态区的抗倒性分析[J].作物学报,2013,39(4):682-692
- [13] 雷小龙,刘利,苟文,等.种植方式对杂交水稻植株抗倒伏特性的影响[J].作物学报,2013,39(10):1814-1825
- [14] Kashiwagi T, Ishimar U K. Identification and functional analysis of a locus for improvement of lodging resistance in rice[J]. Plant Physiol,2004,134:676-683
- [15] 肖应辉,罗丽华,闫晓燕,等.水稻品种倒伏指数 QTL 分析[J].作物学报,2005,31(3):348-354
- [16] 叶少平,李杰勤,张启军,等.不同环境条件下水稻株高的 QTL 定位分析[J].四川农业大学学报,2006,24(1):20-24
- [17] 张秋英,欧阳由男,戴伟民,等.水稻基部伸长节间性状与倒伏相关性分析及 QTL 定位[J].作物学报,2005,6(30):712-717
- [18] 胡江,藤本宽,郭龙彪,等.水稻抗倒力及相关抗倒伏性状的 QTL 分析[J].中国水稻科学,2008,22(2):211-214
- [19] 向波,刘丕庆,王锋尖.水稻倒伏相关性状的 QTL 定位研究综述[J].安徽农业科学,2008,36(25):10807-10809
- [20] 王秀凤,苗雨佳,陈富忠,等.水稻茎秆抗倒性构成因素研究进展[J].现代农业科技,2006(4):65-66
- [21] 马均,马文波,田彦华,等.重穗型水稻植株抗倒伏能力的研究[J].作物学报,2004,2(2):143-148
- [22] 张秋英,欧阳由男,戴伟民,等.水稻基部伸长节间性状与倒伏相关性分析及 QTL 定位[J].作物学报,2005,6(6):712-717
- [23] 王建强,吕文彦,程海涛,等.粳稻不同株高突变体 F2 世代株高分离分析[J].华中农业大学学报,2009,28(4):398-403
- [24] 王仁晓,李培金,陈红旗,等.水稻顶节间长度控制基因(EUI)的精细定位[J].遗传学报,2005,32(9):955-959
- [25] 兰彩霞,郭玉华,赵鑫闻,等.杂交粳稻及其亲本抗倒伏性的相关分析[J].华北农学报,2010,25(2):69-72
- [26] 李红娇,张喜娟,李伟娟,等.不同穗型粳稻品种抗倒伏性的比较[J].中国水稻科学,2009,23(2):191-196
- [27] 徐正进,张树林,周淑清,等.水稻穗型与抗倒伏性关系的初步分析[J].植物生理学通讯,2004,40(5):561-563
- [28] 董丹,陈书强,刘柏林,等.直立穗型基因对水稻抗倒伏能力的影响[J].江西农业大学学报,2009,31(2):201-206
- [29] 张喜娟,李红娇,李伟娟,等.北方直立穗型粳稻抗倒性的研究[J].中国农业科学,2009,42(7):2305-2313
- [30] 李旭,毛艇,付立东,等.滨海稻区不同穗型粳稻分期收获抗倒伏性状比较[J].江苏农业科学,2014,42(1):66-68
- [31] 濂古秀生.水稻的倒伏に関する研究[J].九州农试学报,1967(7):419-495
- [32] 孙永健,陈宇,孙圆圆,等.不同施氮量和栽插密度下三角形强化栽培杂交稻抗倒伏性与群体质量的关系[J].中国水稻科学,2012,26(2):198-196
- [33] 唐启义,冯明光.实用统计分析及其计算机处理平台[M].北京:中国农业出版社,1997:34-98
- [34] 范存留,杨国涛,范永义,等.钾、硅肥处理对杂交水稻 II 优 838 抗倒伏性的作用研究[J].云南大学学报:自然科学版,2015,37(4):623-632
- [35] Kong E, Liu D, Guo X, et al. Anatomical and chemical characteristics associated with lodging resistance in wheat[J]. Crop J, 2013,1(1):43-49
- [36] 李建广,张秀和,张国新,等.移栽密度对水稻生长发育及产量的影响[J].垦殖与稻作,2005(1):18-19
- [37] 肖本泽,张征锋,何亮,等.抗除草剂杂交籼稻亲本的配合力分析[J].植物遗传资源学报,2012,13(4):562-570
- [38] 刘红梅,周新跃,刘建丰,等.粳型杂交稻光合特性的配合力分析[J].植物遗传资源学报,2014,15(4):699-705
- [39] 黄永相,郭建夫,王慧,等.华南杂交稻亲本间产量配合力评价与分子标记鉴定[J].植物遗传资源学报,2013,14(3):530-536
- [40] 许旭明,张受刚,韦新宇,等.水稻籼粳交恢复系茎秆抗倒性的配合力分析[J].中国农学通报,2009,25(6):47-53
- [41] 谭美林,冯明友,张家洪,等.杂交水稻亲本主要农艺性状配合力及遗传力分析[J].贵州农业科学,2009,37(3):6-8
- [42] 张玲,杨国涛,谢崇华,等.几个粳型杂交水稻光合特性的配合力研究[J].南京农业大学学报,2009,32(2):5-9
- [43] 赵黎明,顾春梅,陈淑洁,等.水稻倒伏研究及其影响因素分析[J].北方水稻,2009,39(4):66-70
- [44] 杨长明,杨林章,颜廷梅,等.不同养分和水分管理模式对水稻抗倒伏能力的影响[J].应用生态学报,2004,15(4):646-650
- [45] 华泽田,郝宪彬,沈枫,等.东北地区超级杂交粳稻倒伏性状的研究[J].沈阳农业大学学报,2003,34(3):161-164
- [46] Yang C H, Li D Y, Liu X, et al. OsMYB103L, an R2R3-MYB transcription factor, influences leaf rolling and mechanical strength in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. BMC Plant Biol, 2014(14):158
- [47] Ookawa T, Inoue K, Matsuoka M, et al. Increased lodging resistance in long-culm, low-lignin *gh2* rice for improved feed and bioenergy production[J]. Sci Rep, 2014(4):65-67
- [48] Zhao D Q, Han C X, Tao J, et al. Effects of inflorescence stem structure and cell wall components on the mechanical strength of inflorescence stem in herbaceous peony[J]. Int J Mol Sci, 2012, 13(4):4993-5009
- [49] Ookawa T, Ishihara K. Varietal difference of the cell wall components affecting the bending stress of the culm in relating to the lodging resistance in paddy rice[J]. Jpn J Crop Sci, 1993, 62(3):378-384
- [50] Wang J, Zhu J M, Huang R Z, et al. Investigation of cell wall composition related to stem lodging resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.) by FTIR spectroscopy [J]. Plant Signal Behav, 2012,7(7):856-863