

胡庆峰,杜灿灿,曾生元,等. 1 种水稻叶片后期功能型因子的初步定位[J]. 江苏农业科学,2022,50(18):65-68.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.18.010

1 种水稻叶片后期功能型因子的初步定位

胡庆峰,杜灿灿,曾生元,李 闯,景德道,林添资,钱华飞,余 波,周义文,孙立婷,杨 军,龚红兵
(江苏丘陵地区镇江农业科学研究所,江苏句容 212400)

摘要:通过以遗传背景相近的 2 个籼型恢复系 C090-1、C090-2 为中间材料构建 1 个遗传 F_2 群体,并以其为制种父本进行组配,从经典遗传学角度和分子生物学角度对 1 个水稻叶片后期功能型因子进行初步定位,对其效应进行分析。结果表明,叶片后期功能因子位于 1 号染色体上,且与水稻落粒性基因 *qSH1* 紧密连锁,具有延缓水稻叶片衰老的效应;叶片 SPAD 值测定结果表明,不同环境下后期功能型水稻(C090-1) SPAD 值都大于非后期功能型水稻(C090-2),且随着生育进程其 SPAD 值降低幅度小于非后期功能型;组配结果显示,以 C090-1 为父本制种的杂交稻具有更高的产量。

关键词:水稻;后期功能型;落粒性;SPAD 值

中图分类号: 511.2⁺10.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2022)18-0065-04

叶片作为叶的主要组成部片,是植物生长发育过程中最重要的光合产物合成器官。水稻稻穗中 60%~70% 碳源由功能叶光合作用合成转运而来,叶片光合功能期的长短会显著影响水稻最终的产量与品质。研究表明,叶片早衰 1 d,水稻光合功能期缩减 1 d,其产量会降低 1%,同时会造成用于籽粒灌浆的营养物质减少,形成青粒、瘪粒,甚至可能

引起籽粒发育障碍,从而导致水稻品质变劣^[1-3]。早期以水稻高产作为主要目标而选育大面积推广种植的杂交水稻普遍存在穗大粒多的特点,叶片生育后期的功能性已成为水稻产量和品质提高的重要因素^[4-5]。

水稻落粒性是指水稻谷粒成熟后自然从枝梗上掉落的性状,目前,已报道被克隆的水稻落粒性基因有 *qSH1* (QTL for seed-shattering 1)、*Sh4* (shattering-4)、*SHAT1* (shattering APETALA2 transcription factor 1) 等。*qSH1* 是第 1 个被克隆的水稻落粒性基因,位于第 1 号染色体^[6]。*qSH1* 的表达在开放阅读框 12 kb 处 5'端调控区的 1 个 SNP 变异(G/T)阻碍了 ABI3 (abscisic acid insensitive3) 型

收稿日期:2022-03-27

基金项目:江苏省重点研发项目(编号:BE2021360)。

作者简介:胡庆峰(1991—),男,江苏南京人,硕士,研究实习员,从事水稻新品种选育研究。E-mail:446899328@qq.com。

通信作者:龚红兵,硕士,研究员,从事水稻新品种选育及推广应用研究。E-mail:hongbinggong973@sina.com。

[15] Wang G R, Yuan Z, Zhang P Y, et al. Genome-wide analysis of NAC transcription factor family in maize under drought stress and rewatering[J]. *Physiol Mol Biol Plants*, 2020, 26(4): 705-717.

[16] Diao W P, Snyder J C, Wang S B, et al. Genome-wide analyses of the NAC transcription factor gene family in pepper (*Capsicum annuum* L.): chromosome location, phylogeny, structure, expression patterns, cis-elements in the promoter, and interaction network[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(4): 1028.

[17] Thirumalaikumar V P, Devkar V, Mehterov N, et al. NAC transcription factor JUNGBRUNNEN1 enhances drought tolerance in tomato[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(2): 354-366.

[18] Liu X H, Lyu Y S, Yang W P, et al. A membrane-associated NAC transcription factor OsNTL3 is involved in thermotolerance in rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(5): 1317-1329.

[19] Mao H D, Li S M, Chen B, et al. Variation in cis-regulation of a NAC transcription factor contributes to drought tolerance in wheat[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(2): 276-292.

[20] Wang Q, Guo C, Li Z Y, et al. Potato NAC transcription factor StNAC053 enhances salt and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(5): 2568.

[21] Ju Y L, Yue X F, Min Z, et al. *VvNAC17*, a novel stress-responsive grapevine (*Vitis vinifera* L.) NAC transcription factor, increases sensitivity to abscisic acid and enhances salinity, freezing, and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 146: 98-111.

[22] Yuan X, Wang H, Cai J T, et al. Rice NAC transcription factor ONAC066 functions as a positive regulator of drought and oxidative stress response[J]. *BMC Plant Biol*, 2019, 19(1): 278.

转录因子的结合,从而促进了小穗基部脱离层结构的形成,导致水稻容易落粒。在现如今机械生产的时代,大面积栽培品种中易落粒将导致稻谷收获时产量损失,影响最终收获的产量,因此对落粒性的研究也成为水稻育种及功能基因研究中一个重要的方向。

本研究以籼型杂交水稻恢复系选育过程中的中间材料为研究对象,对一种延缓水稻叶片衰老的功能因子进行初步定位,同时对其表型及效应进行分析,对水稻理想株型的概念进行了补充,为选育具有后期功能型杂交稻新品种提供新的理论依据和科技支撑。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验共用了 2 个群体。群体 1 以恢复系选育过程中的 2 个中间材料(镇恢 084/351)F₄ × (镇恢 084/93-11)F₆ 为亲本杂交,连续自交 11 代获得的姊妹系 C090-1 和 C090-2 及以其为亲本杂交获得的 F₁。C090-1、C090-2 每个品系种植 20 亩,行距 27 m,株距 17 cm。F₁ 全部单株种植,行距 27 m,株距 17 cm。群体 2 以 C090-1 和 C090-2 为制种父本,分别与内香 2A、天丰 A、镇籼 1A 等不育系进行组配,获得的杂交种每个种植 400 亩,行距 27 m,株距 17 cm。

1.2 叶片 SPAD 值的测定

利用叶绿素计 SPAD-502 分别在水稻抽穗初期(抽穗后 1~7 d)及抽穗后(45±5) d 内,每个材料选取生长均匀开花时期一致的水稻 10 株,每株剑叶挂牌标记,然后在不同时期定点测量 10 株,测量位置统一为剑叶中间,最后取平均值。

1.3 主要农艺性状统计

水稻成熟期,每个试验小区随机连续取 5 株,阴

干后,对主要农艺性状(剑叶长、剑叶宽、株高、有效穗数、穗长、每穗总颖花数、每穗实粒数、结实率、一次枝梗数、二次枝梗数、一次枝梗粒数、二次枝梗粒数、一次枝梗籽粒千粒质量、二次枝梗籽粒千粒质量等)进行测定,并利用 Excel 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 C090 不同品系之间株叶形态及农艺性状差异

C090 两姊妹系之间的株叶形态及穗部落粒性表现结果见图 1。C090-1(后期功能型)表现出转色佳,叶片淡黄色,易落粒的特性;C090-2(非后期功能型)则表现出后期转色差,叶片有较大面积红褐色斑点,难脱粒的特性。而其主要农艺性状(表 1)在穗长、每穗总颖花数、每穗实粒数、一次枝梗数、一次枝梗粒数和二次枝梗籽粒千粒质量表现出显著或极显著差异。在其他农艺性状方面差异不显著。

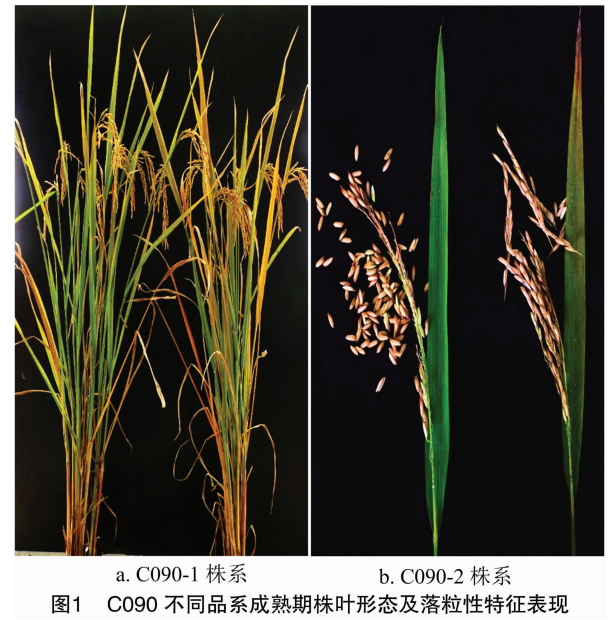


表 1 C090 不同品系之间主要农艺性状表现

农艺性状	剑叶长 (cm)	剑叶宽 (cm)	株高 (cm)	有效穗数 (穗)	穗长 (cm)	每穗总颖花数 (朵)	每穗实粒数 (粒)	结实率 (%)
C090-1	32.64±4.38	2.15±0.03	115.33±1.80	8.53±0.66	23.05±0.21**	179.10±5.13*	149.20±1.89**	83.46±1.40
C090-2	35.60±0.74	2.15±0.03	114.70±0.88	9.85±0.84	21.68±0.17	159.65±6.98	128.02±4.59	80.34±1.53
农艺性状	一次枝梗数 (条)	二次枝梗数 (条)	一次枝梗粒数 (粒)	二次枝梗粒数 (粒)	一次枝梗籽粒 千粒质量(g)	二次枝梗籽粒 千粒质量(g)	二次枝梗籽粒 糙米粒长(mm)	二次枝梗籽粒 糙米粒宽(mm)
C090-1	12.20±0.17*	39.05±1.42	62.03±1.30**	117.06±5.00	31.98±0.45	29.04±0.22**	7.20±0.02	2.35±0.02
C090-2	11.42±0.17	35.78±1.73	55.53±0.95	104.12±6.11	31.15±0.06	27.41±0.16	7.15±0.01	2.30±0.02

注: * 表示在 0.05 水平上差异显著, ** 表示在 0.01 水平上差异显著。

2.2 叶片后期功能因子的初定位

以 C090-1 和 C090-2 为亲本杂交获得的后代 F_2 为定位群体, 共计 228 株。其中具体表型见表 2。从表 2 中可以看出, 228 个单株中转色佳的单株共有 160 株, 转色差的单株共有 68 株, 转色好与转色差符合 3 : 1 的孟德尔遗传模型 ($\chi^2_c = 2.83 < \chi^2_{0.05} = 3.84$); 易落粒的共有 176 株, 难落粒的有 52 株, 易落粒与难落粒同样符合 3 : 1 的孟德尔遗传模型 ($\chi^2_c = 0.58 < \chi^2_{0.05} = 3.84$)。此外, 通过卡方检测发现, $\chi^2_c = 89.95 > \chi^2_{0.05} = 3.84$, 因而推断转色与落粒这 2 个特性之间并非是独立存在的, 而是紧密连锁。从 F_2 群体的表型分离情况可以判定, 本研究中的 2 个性状受一核质单基因控制, 且转色佳对转色差为显性; 易落粒对难落粒为显性, 同时发现 2 个性状紧密连锁。

从经典遗传学结果角度已经表明了控制这 2 个

性状的基因是连锁的, 而对不同品系的 *Qsh1* 基因的序列比对(图 2)表明: 易落粒(转色好)的品系序列与籼稻一致, 而难落粒品系与粳稻一致。同时也可以经典遗传学将控制延缓后期叶片衰老的调控因子初步定位在第 1 号染色体上, 且在 *Qsh1* 基因位置的附近。

表 2 F_2 群体分离情况

特征	株数 (株)	理论数值 (株)	χ^2_c	$\chi^2_{0.05}$
转色佳、易落粒	151	128.2	89.95	3.84
转色佳、难落粒	9	42.8		
转色差、易落粒	25	42.8		
转色差、难落粒	43	14.2		
转色佳	160	171.0	2.83	3.84
转色差	68	57.0		
易落粒	176	171.0	0.58	3.84
难落粒	52	57.0		

品系	250	260	270	280	290	300	310	320	330	340	350
日本晴-rc	249	TTGACCAAAACACTAGCCATCTCGTCCAAAGATCCTTAGCATTTGGTGGTACGTGTATCATGCAATGTCCAGTATACATCAATACCATCATCGCCGAACCTT									
C207.1R_B07	167	TTGACCAAAACACTAGCCATCTCGTCCAAAGATCCTTAGCATTTGGTGGTACGTGTATCATGCAATGTCCAGTATACATCAATACCATCATCGCCGAACCTT									
C209.1R_D02	172	TTGACCAAAACACTAGCCATCTCGTCCAAAGATCCTTAGCATTTGGTGGTACGTGTATCATGCAATGTCCAGTATACATCAATACCATCATCGCCGAACCTT									
kasalath-rc	56	TTGACCAAAACACTAGCCATCTCGTCCAAAGATCCTTAGCATTTGGTGGTACGTGTATCATGCAATGTCCAGTATACATCAATACCATCATCGCCGAACCTT									
C204.1R_F01	168	TTGACCAAAACACTAGCCATCTCGTCCAAAGATCCTTAGCATTTGGTGGTACGTGTATCATGCAATGTCCAGTATACATCAATACCATCATCGCCGAACCTT									
C206.1R_H01	165	TTGACCAAAACACTAGCCATCTCGTCCAAAGATCCTTAGCATTTGGTGGTACGTGTATCATGCAATGTCCAGTATACATCAATACCATCATCGCCGAACCTT									
C211.1R_F02	171	TTGACCAAAACACTAGCCATCTCGTCCAAAGATCCTTAGCATTTGGTGGTACGTGTATCATGCAATGTCCAGTATACATCAATACCATCATCGCCGAACCTT									
C212.1R_H02	169	TTGACCAAAACACTAGCCATCTCGTCCAAAGATCCTTAGCATTTGGTGGTACGTGTATCATGCAATGTCCAGTATACATCAATACCATCATCGCCGAACCTT									
X1324.1R_B01	167	TTGACCAAAACACTAGCCATCTCGTCCAAAGATCCTTAGCATTTGGTGGTACGTGTATCATGCAATGTCCAGTATACATCAATACCATCATCGCCGAACCTT									
X1331.1R_D01	167	TTGACCAAAACACTAGCCATCTCGTCCAAAGATCCTTAGCATTTGGTGGTACGTGTATCATGCAATGTCCAGTATACATCAATACCATCATCGCCGAACCTT									

图 2 水稻 *Qsh1* 基因序列比对结果

2.3 C090 两姊妹系之间透光系数 SPAD 值的测定

采用 SPAD-502 型叶绿素含量测定仪对植株剑叶叶绿素含量测定结果(图 3)表明: 随着植株成长衰老, 叶片颜色逐渐变浅, SPAD 值在逐步降低。其中具有后期功能型的 C090-1 品系与非后期功能型的 C090-2 品系相比, 在整个过程中都具有较

高的 SPAD 值, 随着发育进程, 这种差距越来越大, 因而表现出 C090-1 品系 SPAD 值降低幅度较小。同时分期播种的结果也表明, 在不同环境条件下, C090 品系之间 SPAD 值尽管数值不同, 但表现出相同的趋势。

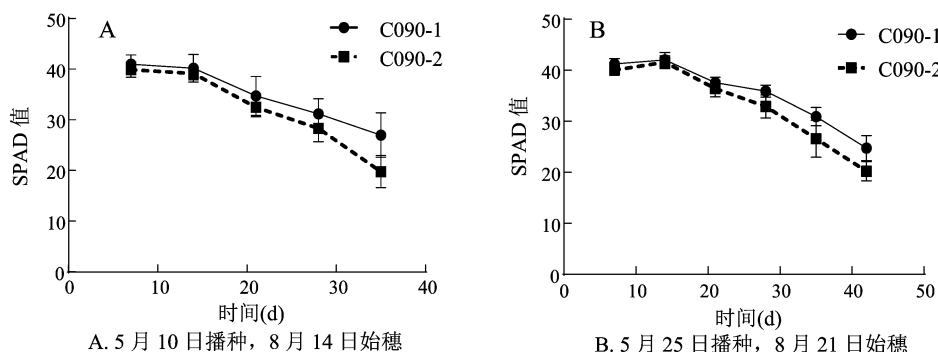


图 3 C090-1、C090-2 不同播期下 SPAD 值变化趋势

2.4 对籼型恢复系 C090 新品系的利用

以 C090-1 和 C090-2 为制种父本, 分别与内香 2A、天丰 A、镇粳 1A 等不育系组配, 并种植制备

的杂交稻, 对其主要农艺性状进行统计, 结果(表 3)表明, 与后期转色差、难落粒的 C090-2 品系组配获得组合相比, 具有后期功能型的 C090-1 品系水

表 3 C090-1、C090-2 不同组配籼型杂交稻组合的农艺性状

13 年区号	母本	父本	产量 (kg/hm ²)	增产率 (%)	全生育期 (d)	千粒质量 (g)	有效穗数 (穗)	穗总粒数 (粒)	穗实粒数 (粒)	结实率 (%)
籼 1-101	内香 2A	C090-2	10 060.9		138.5	32.30	12.60	221.40	192.50	87.00
籼 1-102	内香 2A	C090-1	10 322.6	2.60	138.5	33.80	11.68	215.23	188.14	87.41
籼 2-101	天丰 A	C090-2	9 810.6		134.5	28.23	13.40	214.06	192.86	90.09
籼 2-102	天丰 A	C090-1	9 908.7	1.00	135.5	29.15	13.24	192.45	172.06	89.40
籼 3-101	镇籼 1A	C090-2	9 682.2		140.0	28.82	13.65	202.19	174.96	86.54
籼 3-102	镇籼 1A	C090-1	9 900.0	2.25	140.5	29.98	13.28	185.66	164.42	88.56

稻产量、千粒质量更高。

3 小结与讨论

叶片衰老是植物生长发育过程必然会经历的一个极其复杂而又高度有序阶段,该过程伴随着叶绿体解体,叶片颜色由深转浅,由绿变黄(SPAD 值降低),从而导致植株光合作用下降,叶片和籽粒的氮素营养状况也随之改变,研究也表明了水稻 SPAD 值与叶片叶绿素含量和蛋白质含量呈正相关关系^[7-12]。王志东等通过研究籼稻选种或收获前叶片颜色变化,实现了对食味品质好坏和稻米蛋白质含量高低初步判断的目的,减少了实验室对这些繁重理化指标测定的工作,对今后的优质籼稻食味育种和生产具有非常重要的意义,可以极大简化选种步骤^[13]。本研究中的后期功能型水稻能很好地延缓衰老过程,尽管相应的落粒性变的易落粒,但还是增加了水稻产量,同时参考 SPAD 值的变化动态,对于水稻水肥的管理也能起到提示作用,能更好地为选育新品种服务。

落粒性对于不同水稻品种生产模式的要求是不同的;小型收割机对于难落粒或不落粒的水稻品种比较适用,而大型收割机或手工脱粒则适合用落粒程度中等的品种^[14]。徐富贤等在对杂交稻的研究时发现,落粒率主要受到不同不育系以及不育系与恢复系之间互作的影响,而对于相同不育系不同恢复系组合间的差异不显著,而本研究结果表明,恢复系对落粒性也有一定影响^[15]。

本研究结果和育种实践充分说明,通过培育具有后期功能型高效恢复系水稻品系能提高籼型杂交水稻产量,籽粒容易落粒虽然可能会直接影响到收获量,但是收获起来较方便,协调水稻落粒性与延缓水稻叶片衰老将有效地保证稻米的增产、稳产,同时降低生产成本,从而获得较高的经济效益。

参考文献:

[1] Zhou Y, Huang W F, Liu L, et al. Identification and functional characterization of a rice NAC gene involved in the regulation of leaf senescence[J]. BMC Plant Biology, 2013, 13: 132.

[2] Liu H Y, Wang W Q, He A B, et al. Correlation of leaf and root senescence during ripening in dry seeded and transplanted rice[J]. Rice Science, 2018, 25(5): 279-285.

[3] 李兆伟. 水稻叶片早衰突变体的糖代谢基因表达与抗氧化生理调控[D]. 杭州: 浙江大学, 2014.

[4] 李木英, 石庆华, 郑伟, 等. 杂交稻生育后期叶片衰老程度及其关联因素研究[J]. 江西农业大学学报, 2010, 32(6): 1081-1088, 1096.

[5] 赵晨晨, 黄福灯, 龚盼, 等. 水稻叶片早衰突变体 *osled* 的生理特征与基因定位[J]. 作物学报, 2014, 40(11): 1946-1955.

[6] Konishi S, Izawa T, Lin S Y, et al. An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication[J]. Science, 2006, 312(5778): 1392-1396.

[7] 朱新开, 盛海君, 顾晶, 等. 应用 SPAD 值预测小麦叶片叶绿素和氮含量的初步研究[J]. 麦类作物学报, 2005, 25(2): 46-50.

[8] 于亚利, 贾文凯, 王春宏, 等. 春玉米叶片 SPAD 值与氮含量及产量的相关性研究[J]. 玉米科学, 2011, 19(4): 89-92, 97.

[9] 刘井良, 王丽华, 李杰勤, 等. 10 个黑麦草品种叶片 SPAD 值、叶绿素含量和蛋白质含量的相关性研究[J]. 中国农学通报, 2012, 28(27): 83-86.

[10] Carreres R, Sendra J, Ballesteros R, et al. Effects of pre-flood nitrogen rate and midseason nitrogen timing on flooded rice[J]. The Journal of Agricultural Science, 2000, 134(4): 379-390.

[11] 张银杰, 王磊, 白由路, 等. 玉米不同层位叶片生理生化指标与 SPAD 值的关系[J]. 植物营养与肥料学报, 2020, 26(10): 1805-1817.

[12] 陈秋玉, 黄影华, 张华杰, 等. 不同生育期水稻叶片 SPAD 值与氮素指标相关关系[J]. 湖北农业科学, 2020, 59(17): 19-24, 27.

[13] 王志东, 陈宜波, 龚蓉, 等. 优质籼稻剑叶 SPAD 值与稻米品质相关性研究[J]. 中国水稻科学, 2021, 35(1): 89-97.

[14] 尚赏, 郭书亚, 张艳, 等. 不同收获期对豫东地区夏玉米机械粒收质量的影响[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(4): 867-873.

[15] 徐富贤, 周兴兵, 熊洪, 等. 籼型水稻亲本对其所配组合落粒性的影响[J]. 中国稻米, 2017, 23(3): 28-29, 34.