

江西大禾谷资源的籼粳分化与品质分析

李霞¹, 花旺忠², 王雪松¹, 唐书升¹, 吴婷¹, 罗鑫¹,
肖宇龙¹, 王智权¹, 余传源¹, 余丽琴¹, 王晓玲¹

(¹江西省农业科学院水稻研究所, 南昌 330200; ²弋阳县水稻原种场, 江西弋阳 334499)

摘要:江西大禾谷资源丰富, 品质特异, 深受欢迎, 但遗传研究与品质改良均未见报道, 株型急需改良。本研究利用 SNP 标记对弋阳大禾谷进行遗传分析, 快速黏度分析仪 (RVA, rapid visio analyser) 进行品质测定。结果显示, 40 对 SNP 引物对 20 份材料检测出 82 个等位基因, 其中大禾谷具有籼型基因等位频率在 0.025~0.100 之间, 属粳稻类型。大禾谷的 RVA 黏度性状是稻米成熟的一个积累过程, 而直链淀粉含量 (AC, amylose content) 则在稻米成熟前就已定型。RVA 参数与一些理化性状密切相关, 尤其是米粒长可以负反应崩解值; 整精米率和 AC 含量是主基因性状; 与偏软型栽培稻相比, 峰值时间是判断大禾谷的一个关键参数。通过 SNP 和 RVA 分析, 选出了品质接近、性状互补的优良粳稻亲本, 如农局 III 号 (麻壳) 最软, 麻壳谷棉花大 (扁) 品质最稳定, 农科所白壳大是育种中的优选长粒资源, 皖垦粳 11036 是大禾谷株型改良的优选材料。上述结果将促进大禾谷的遗传改良。

关键词: 大禾谷; SNP; 籼粳分化; 品质

Indica-Japonica Differentiation and Quality Analysis of Dahegu Rice Resources in Jiangxi Province

LI Xia¹, HUA Wang-zhong², WANG Xue-song¹, TANG Shu-sheng¹, WU Ting¹, LUO Xin¹,
XIAO Yu-long¹, WANG Zhi-quan¹, YU Chuan-yuan¹, YU Li-qin¹, WANG Xiao-ling¹

(¹Rice Research Institute, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang 330200;

²Yiyang County Rice Original Breeding Farm, Jiangxi Yiyang 334499)

Abstract: Dahegu rice resources in Jiangxi province are rich and are favorable for their special quality. No genetic study and quality improvement of Dahegu rice have been reported, and the plant architecture is in need of improvement. In this study, SNP (single nucleotide polymorphism) markers were used to analyze the genetic characteristics of Dahegu rice varieties from Yiyang, and rapid visio analyser (RVA) was used for quality determination. The results showed that 40 pairs of SNP primers detected 82 alleles in 20 materials, among which Dahegu rice varieties had indica frequency between 0.025 and 0.100, and were determined to be of japonica rice type. The viscosity of Dahegu rice grain was an accumulation process through grain maturation, whereas the amylose content (AC) was fixed before grain maturation. RVA parameters were closely related to physicochemical properties, and especially the rice grain length was negatively correlated with breakdown value. Pure milled rice grain rate and amylose content were the major gene traits. Compared with soft cultivated rice,

收稿日期: 2021-02-18 修回日期: 2021-05-06 网络出版日期: 2021-06-16

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210218003>

第一作者研究方向为水稻遗传育种, E-mail: lixia0711@163.com; 花旺忠为共同第一作者

通信作者: 余丽琴, 研究方向为水稻品种资源研究, E-mail: lqyu480@163.com

王晓玲, 研究方向为水稻遗传育种, E-mail: wxgoling@163.com

基金项目:第三次全国农作物种质资源普查与收集行动; 江西省青年基金重点联合项目 (20192ACBL21024); 国家自然科学基金 (32060475); 海南省重大科技计划项目 (ZDKJ202002)

Foundation projects: Third National Survey and Collection Action of Agricultural Crop Germplasm Resources, Jiangxi Province Youth Fund Key Joint Project (20192ACBL21024), National Natural Science Foundation of China (32060475), Hainan Province Major Sci-Tech Plan Project (ZDKJ202002)

the peak time was a key parameter to judge Dahegu rice. Through the screening analysis of the SNP and the viscosity, excellent japonica parents with similar quality and complementary traits were selected, such as brown glume Nongju III with the softest grain texture, brown-glume Mianhuada with the most stable quality, long-grained Nongkesuo Baikeda as a favorable breeding resource, and Wankenjing 11036 as a choice breeding material for improving plant stature of Dahegu rice. These results would provide a guidance for the genetic improvement of Dahegu rice.

Key words: Dahegu rice; single nucleotide polymorphism; indica-japonica differentiation; rice quality

江西弋阳大禾谷历史悠久、特点丰富,是传统的一季晚粳农家品种,米质偏糯,主要用来制作年糕^[1],长期以来被称为江西四大名米之一。2010年,弋阳年糕制作技艺被列入江西省第三批省级非物质文化遗产名录^[2-3],年糕年产量达 2500 余 t,年产值 1500 万余元,这一产业支撑弋阳成为“全国食品工业百强县”。

稻种遗传多样性是生物多样性的一个重要组成部分,是水稻改良与杂种优势利用的重要基础。现如今,育成品种的大面积推广已造成品种单一化趋势日益明显,基因同质化严重,大量地方品种包括遗传多样性丰富的原始大禾谷种源被替代,导致大量优异等位基因的消失,遗传多样性的降低。

弋阳原始大禾谷主要品种有棉白大、麻壳大、青秆先、黄壳金、福建大等。其中棉白大,又称棉花大或白壳大,谷粒乳白色、椭圆形、少茸毛,米粒腹白小,剑叶长,生育期较长,产量较高;麻壳大,又称黄壳大,谷粒金黄色、有茸毛、无芒或少数顶芒、表面有不规则紫色斑点,颖尖紫色,米粒腹白小,叶色淡绿,后期落色好,抽穗齐整,穗长较长,生育期较短,产量较低,米质好^[1]。后期定选的大禾谷对稻瘟病抗性

更强,对二化螟抗性好,对稻曲病、纹枯病抗性极强,同时具有较好的耐旱、耐寒力,株高降低,株型较紧凑,茎秆较粗壮^[4],尤其是大禾谷 2 号(麻壳)品种更适合种植。然而大部份的大禾谷仍然偏高,茎秆较细,容易倒伏,有效穗较少,与籼稻和一些粳稻的杂交亲和存在障碍,要提高大禾谷的产量与经济效益,急需现代手段辅助遗传改良。SNP 标记是通过基因组重测序开发出来的特异性极高的分子标记,具有数量多、精确、简单、高效、易操作、重复性好的特点^[5],利用籼粳亚种间特异性的 SNP 标记对弋阳大禾谷进行籼粳分化分析,有利于准确判断大禾谷的类型、遗传多样性程度,为遗传改良选择亲和性优质粳稻亲本提供依据,也将为大禾谷的来源乃至进化进程研究打下良好的基础^[6]。

1 材料与方法

1.1 试验材料

参试的 22 份材料为目前生产中应用的 5 份籼稻对照材料,5 份可提供改良互补性状的优质粳稻材料和 11 份现存种植面积较大的弋阳大禾谷,1 份赣州大禾谷用作再生稻研究,具体分布来源如下(表 1)。

表 1 试验材料及来源

Table 1 Materials and their sources

编号 No.	名称 Name	来源 Source	类型 Type	编号 No.	名称 Name	来源 Source	类型 Type
1	广恢 308	广东	籼	12	农局 II 号	弋阳	大禾谷
2	粤美丝苗	广东	籼	13	农局 III 号(麻壳)	弋阳	大禾谷
3	象牙香占	广东	籼	14	农局 III 号白	弋阳	大禾谷
4	香丝 26	广东	籼	15	柒工大 I 号	弋阳	大禾谷
5	粤禾丝苗	广东	籼	16	柒工大 II 号	弋阳	大禾谷
6	曾梗 6	江苏	粳	17	农 I 号	弋阳	大禾谷
7	亿梗 719	安徽	粳	18	麻壳谷棉花大(扁)	弋阳	大禾谷
8	宁香梗 11	江苏	粳	19	棉花大中粒	弋阳	大禾谷
9	宁梗 5196	江苏	粳	20	农科所白壳大	弋阳	大禾谷
10	皖垦梗 11036	安徽	粳	21	中坂大	弋阳	大禾谷
11	农局 I 号	弋阳	大禾谷	22	上堡大禾谷头季/再生	赣州	大禾谷

1.2 试验方法

本研究设置 2019-2020 年共 2 年, 弋阳、三亚、井冈山和南昌共 4 个点。其中 19 原生境为 2019 年弋阳叠山中稻点, 20 三亚为 2019-2020 年三亚南繁季点, 20 井冈山为 2020 年井冈山中稻点, 20 原生境为 2020 年弋阳朱坑中稻点, 20 南昌为 2020 年南昌中稻点。

表型测量参考 Wang 等^[7]方法执行, 快速黏

度分析仪 (RVA, rapid visio analyser) 的操作参照 Wang 等^[8]的方法执行, 稻瘟病抗性鉴定与聚类方法参照王晓玲等^[9]方法执行。

基因组 DNA 提取、PCR 扩增与电泳检测及统计与分析 (SAS 9.0) 参照王晓玲等^[9]方法执行, 所用引物信息如下 (表 2)。

籼粳基因型判断方法如下: 用下列公式计算出每个样本籼粳等位基因频率^[5,10]: 籼型基因频

表 2 InDel 标记引物信息

Table 2 InDel marker primers information

染色体 Chromosome	SNP 标记 SNP marker	正向引物序列 (5'-3') Forward primer sequence	反向引物序列 (5'-3') Reverse primer sequence	碱基数差异 Base number difference
1	R1M7	ATTCCTGGTTCTACATTACTTA	CGCCTCACTAGAATATCGGA	37
1	R1M30	AAGGGGCCCTAAATTTATCTA	TGTTTACTTTGTCTTGGACTG	49
1	R1M37	ATAGTTTCGCCATCGTCAT	ACACGCCATAGCAAGGAA	53
1	R1M47	AATAGAATTACTGATGAAAACCTTA	GCCCGTTACCGCTTATGT	51
2	R2M10	CCCAGTCTGCTGCCATCT	GAATGTATTTCAGTTCCAGTAAAG	48
2	R2M24	GGGCAACAACGGCTCTG	AGGGAATAAGGCGATACGG	31
2	R2M26	GCAGCAAAGTGC GGAGTA	CAGGTGAATTGCCAATTT	38
2	R2M50	CCTGAAGGAAATGATAGCAATAG	GTTTGTATGCTCTTCACTTGTC	42
3	R3M10	CCGAGTACCATTGCTTTC	CTGCCATAGTTACTGCTCTGTT	37
3	R3M23	TGCTTACAAGGGTCCAAT	GGAGGTGCCTACCAAGAG	36
3	R3M30	AGGCTAAGTGAAGAAATAATAAG	CTCCGTATTCATTACTGGTTG	24
3	R3M53	ACACTGGCTACGGCAAAG	TTTGTTCCGGGAATAATGATGC	32
4	R4M13	TACACGGTAGACATCCAACA	ATGATTTAACCGTAGATTGG	32
4	R4M17	AGTGCTCGGTTTTGTTTTT	GTCAGATATAATTGATGGATGTA	51
4	R4M30	AAAATAGGGAGGCAGATAGAC	GCTTCTCCTGGTTGTATGC	40
4	R4M43	CTTGAACCTGAGTGAGTGG	CGATGAAAATGATGTCTA	34
5	R5M13	GAGAAAAGAGTGAAGGAG	AGTATCGTCAGGAGGGTC	32
5	R5M30	CTCAATTCACCCATCCC	CGTCCGTCTCCAACCTC	46
5	R5M43	ATGACTTCCCACCGTAT	AGCGTGACTTGAGTTCCA	34
6	R6M14	AAATGTCCATGTGTTTGCTTC	CATGTGTGGAATGTGGTTG	34
6	R6M44	TTAGGAATAAAGGCTGGATA	TTACCGTTAATAGGTGGAA	34
7	R7M7	ACCTTCCCTCCCCTTTTGAT	AACTTGGTCTTCCCTGTTTTATTG	67
7	R7M20	TTTATGACATTTTGACCG	GTTTTGTGCATTCCTTTAC	66
7	R7M37	CAGCCCTAAATCTAAATACCC	ACGTTGAGACAGGCGAGC	36
8	R8M23	CCTATTCACTCTACCGACAT	GTTTAGTTCCATTGCTTT	36
8	R8M33	CGAAAAGAGGAGAGGGGTAGT	CGAAAACGAGAAACAAATA	38
8	R8M46	CAGCAGAGTCCAGAGAAGAT	GCATAAGATGGCGAGTGA	30
9	R9M10	CTTTGGATTACGGGGGA	AACTTGAAACGGAGGCAG	43
9	R9M30	CCACCCAAATCTGATACTG	CTCACCTACCTAAAACCCAAC	32
9	R9M42	CTATAAGACCAAAACGAAAACCT	GAAAACCATTTGTGTCCTGTA	48
10	R10M17	TGAACAATAAACCACAGAAGCA	CCCTTATTCCTCCTTTG	31
10	R10M30	CCCTAAAATAGAGCAACCT	ACCCATAATACTACCAATCAAC	19
10	R10M40	GTCCCTAGGCCATCTCTTG	GCGAATAGGGGTGGACAG	33
11	R11M17	CGATCAGCAGCAACAGGT	TGAGACGTTTGGGAGCAT	52
11	R11M23	AAGGTTGACAAGGACAGAAG	TCGCAGGAATGGATAAAA	42
11	R11M40	AAGAAAAATATCTATTGAGGAGTG	GGAGGACCATAAATGACGG	41
12	R12M10	ATCATTTTCAGCCTGTGCC	AGCTTAATAGGGGGGACG	47
12	R12M27	ATTCATTGCCATCAGTT	GTAATCTTCTATCCGTTCA	33
12	R12M33	AGATAGTGTCCGGGTGG	TTGATGATAGTATTGCTGATG	42
12	R12M43	CCGCCGAGAAGAAACAAA	CCCAAGAACAGGATTACA	30

率为 $F_i = (2\sum_i^N X_{ii} + \sum_i^N X_{ij}) / 2N$, 粳型基因频率为 $F_j = (2\sum_i^N X_{jj} + \sum_i^N X_{ij}) / 2N$ 。其中, X_{ii} 代表籼稻 93-11 扩增基因型, X_{jj} 代表粳稻日本晴扩增的基因型, X_{ij} 代表与 93-11 和日本晴扩增条带均相同的籼-粳杂合条带的基因型, N 为鉴定的位点数。籼粳鉴定方法见表 3, 遗传相似系数 (GS) 和遗传距离 (GD) 的计算公式为: $GS = 2N_{xy} / (N_x + N_y)$, $GD = 1 - GS$, 其中 N_x 、 N_y 是亲本 x 和亲本 y 的电泳谱带数, N_{xy} 是亲本 x 和亲本 y 共同出现的谱带数。

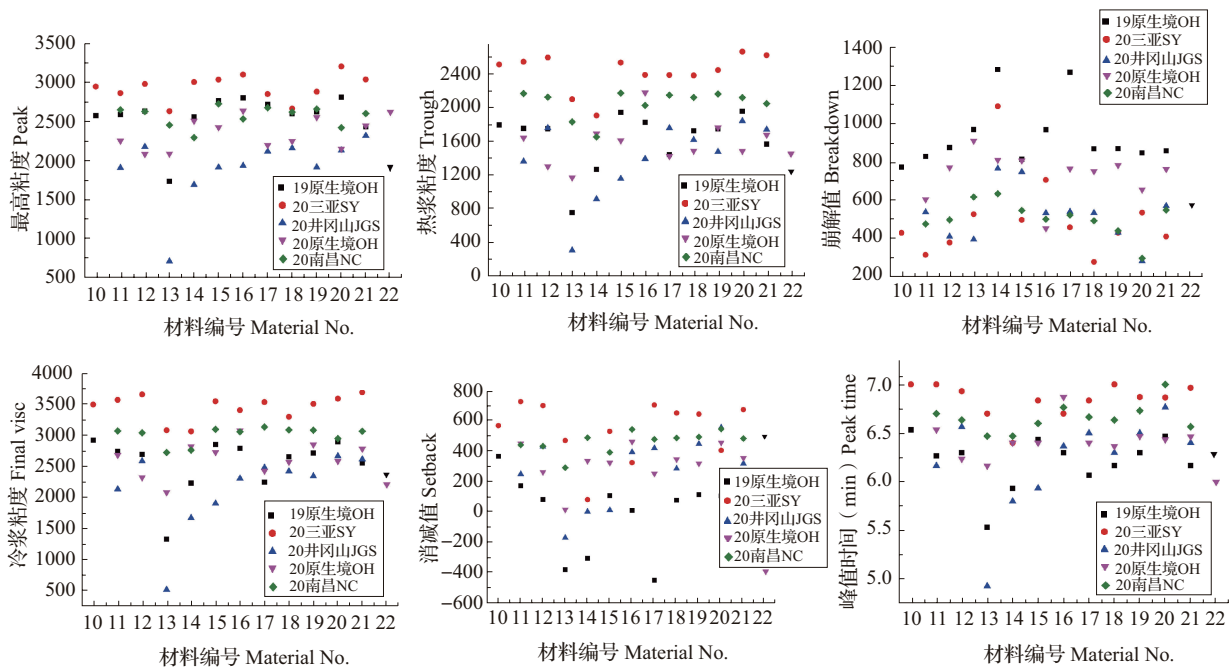
表 3 籼粳型 InDel 基因频率分类标准
Table 3 Standard for frequency classification of indica-japonica InDel genes

籼型等位基因频率 Indica allele frequency	粳型等位基因频率 Japonica allele frequency	鉴定类型 Identified type
[0.75, 1]	[0, 0.25]	籼稻
[0.50, 0.75)	(0.25, 0.50]	籼粳中间型 / 偏籼
(0.25, 0.50)	(0.50, 0.75)	偏粳稻
[0, 0.25]	[1, 0.75]	粳稻

2 结果与分析

2.1 大禾谷的 RVA 特性分析

2 年 5 个点对大禾谷进行 RVA 黏度参数分析显示, 相同的材料在不同的年份和不同的地点 RVA 参数不尽相同, 但在年份之间的差异小于地域之间的差异 (图 1), 如 2019 年与 2020 年原生境之间的差异相对较小, 说明品种和环境对大禾谷的品质是相对有保障的, 但如果其他地方种植, 品质就很难保障, 但在所有的年份和地点中麻壳谷棉花大 (扁) 的黏度差异最小。2019-2020 年三亚南繁季种植的大禾谷, 其 RVA 黏度值相对最大, 2020 年井冈山种植的大禾谷, 其 RVA 黏度值相对最小。农局 III 号 (麻壳) 的黏度在几个地点的值都是偏低, 特别是在 2019 年弋阳原生境和在 2020 年井冈山中稻的表现, 而井冈山的数值偏低主要是由于抽穗期较晚, 取样时还未完全成熟所致, 所以可以判断, RVA 黏度是稻米在成熟过程中的一个积累。另外, 赣州大禾谷的头季稻与再生稻的 RVA 值差异很大, 说明相同品种相同年份在同地点不同季节之间的黏度差异也很大, 从各个点的灌浆环境分析, 灌浆期温度应该



材料编号同表 1。19 原生境: 2019 年弋阳叠山; 20 三亚: 2019-2020 年三亚南繁季; 20 井冈山: 2020 年井冈山中稻; 20 原生境: 2020 年弋阳朱坑; 20 南昌: 2020 年南昌中稻。22 号材料为上堡大禾谷头季 / 再生稻 (黑色倒三角)。下同
The material No. is the same as table 1. 19 original habitat: Yiyang dieshan in 2019, 20 Sanya: Sanya cropping season in Hainan from 2019 to 2020, 20 Jinggangshan: Jinggangshan medium rice in 2020, 20 original habitat: Yiyang Zhukeng in 2020, 20 Nanchang: Nanchang medium rice in 2020. Material No. 22 represents Shangbao Dahegu first season/growing rice (black inverted triangle). 下同
OH: Original habitat, SY: Sanya, JGS: Jinggangshan, NC: Nanchang. The same as below

图 1 大禾谷 RVA 特性
Fig.1 RVA characteristics of Dahegu rice varieties

是黏度差异的主要原因。

大禾谷的RVA黏度都是在粳、籼稻和糯稻之间,粳、籼稻的峰值时间都是在6.5 min左右,所有大禾谷(2019年农局Ⅲ号麻壳原生境与糯稻的黏度接近)的峰值时间也都在6.5 min左右,而所有低黏度糯稻的峰值时间都是在3 min左右,所以在偏软型栽培稻中,峰值时间应该是判断大禾谷的一个关键参数。

2.2 大禾谷的理化性状分析

2年5个点对大禾谷理化参数分析显示(图2),大禾谷的垩白粒率与垩白度都比较大,有些材料随地域的差异较大,如农局Ⅱ号、农局Ⅲ号白;有些材料随地域差异较小,如棉花中大粒、农科所白壳大、中坂大,碱消值相对比较高,直链淀粉含量在14%~19%之间,都属于偏软型米质,赣州再生稻的直链淀粉含量比头季稻要高2%,而图1显示,再生稻的黏度更低。另外,2020年井冈山成熟度不够的农局Ⅲ号(麻壳)的AC含量也稳定在16%~17%之间,说明AC含量是在米粒成熟之前就已经定型,

RVA黏度与AC含量没有很直接的关系。而2020年原生境的整精米率都比较低,这与2020年江西中稻灌浆期间阴雨天气多有关,农科所白壳大是唯一长粒型的大禾谷,垩白度小,是育种中的优选资源。

2.3 大禾谷黏度与理化性状的相关性

18个理化性状(总共133对)的相关系数中,达极显著相关的有27对,其中3对性状为负相关,分别为崩解值(x3)与碱消值(x5)、崩解值(x3)与米粒长(x9)和崩解值(x3)与纯整精米长(x12),前2个是运算关系,后1个是品种趋势关系。达显著相关的有13对,其中3对性状为负相关,分别为米长宽比(x8)与米粒宽(x10)和纯整精米宽(x13)、纯整精米长宽比(x11)与纯整精米宽(x13)(表4)。从数学概念上推理计算,由于 $x_3 = x_1 - x_2$, $x_5 = x_4 - x_1$,可得 $x_3 + x_5 = x_4 - x_2$,所以 x_3 与 x_5 负相关都是运算的关系,而崩解值与米粒长达极显著负相关,这可能在品质中RVA黏度与米粒长之间是一个趋势规律。

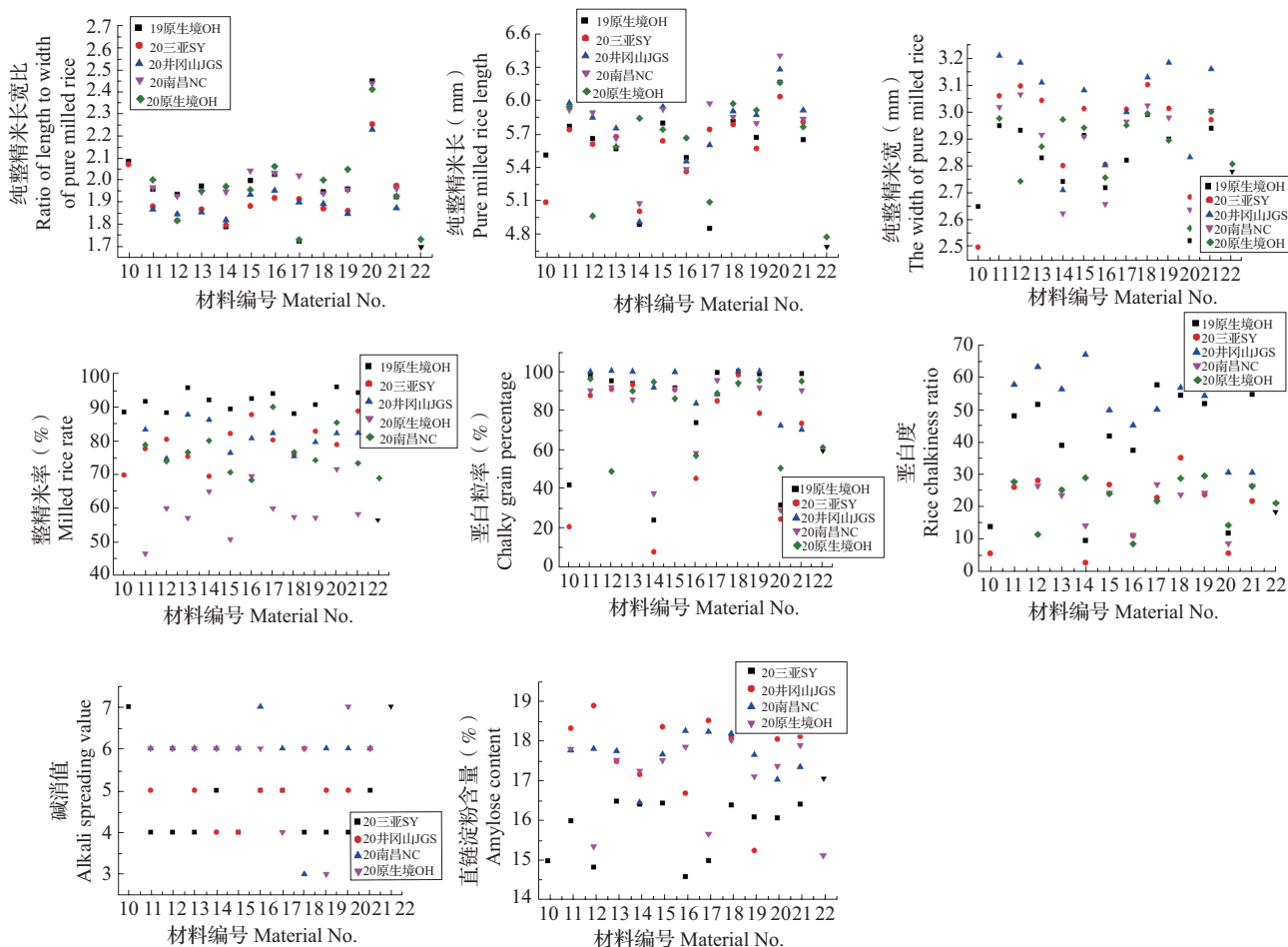


图2 大禾谷的理化特性

Fig.2 Physicochemical properties of Dahegu rice varieties

表 4 黏度与理化性状的相关性

Table 4 Correlation between viscosity and physicochemical traits

	x1	x2	x3	x4	x5	x6	x7	x8	x9	x10	x11	x12	x13	x14	x15	x16	x17
x1		0.0003		0.0004		0.0013											
x2	0.8664		<0.0001		0.0040	<0.0001											
x3	-0.0386	-0.5324			0.0003				0.0006		0.0379	0.0002					
x4	0.8584	0.9805	-0.5069		0.0016	<0.0001											
x5	0.3879	0.7615	-0.8663	0.8058		0.0015			0.0326			0.0168					
x6	0.8140	0.9650	-0.5512	0.9721	0.8070												
x7	-0.0525	-0.0833	0.0777	-0.2212	-0.3369	-0.2762			0.0246				0.0248			0.0257	0.0026
x8	0.1059	0.3533	-0.5275	0.3071	0.4296	0.4067	-0.3403		0.0016	0.0291	<0.0001	0.0107	0.0143				
x9	-0.0253	0.4001	-0.8435	0.3271	0.6169	0.3808	0.0329	0.8043			0.0006	<0.0001					
x10	-0.1912	-0.0613	-0.2014	-0.0853	0.0674	-0.1799	0.6412	-0.6272	-0.0446				<0.0001			0.0436	0.0007
x11	0.1884	0.4610	-0.6032	0.4062	0.5123	0.4869	-0.2726	0.9842	0.8437	-0.5457		0.0026	0.0368				
x12	0.0688	0.4969	-0.8777	0.4179	0.6715	0.4390	0.1307	0.7032	0.9695	0.0887	0.7832						
x13	-0.1875	-0.0940	-0.1297	-0.1115	0.0161	-0.2181	0.6405	-0.6833	-0.1174	0.9937	-0.6058	0.0184				0.0437	0.0008
x14	-0.3372	-0.4569	0.3426	-0.5023	-0.5132	-0.4565	0.0967	0.3316	0.1090	-0.4289	0.2072	-0.0734	-0.4038				
x15	-0.0338	0.0453	-0.1478	-0.0021	0.0352	-0.0726	0.6378	-0.3571	0.0035	0.5896	-0.2948	0.0800	0.5893	-0.0630			0.0095
x16	-0.1882	-0.0480	-0.2229	-0.1427	-0.0392	-0.1698	0.7874	-0.4127	0.1049	0.8378	-0.3576	0.1796	0.8174	-0.1033	0.7115		<0.0001
x17	-0.0564	-0.0039	-0.0880	-0.0771	-0.0734	-0.1342	0.7835	-0.5322	-0.0488	0.8429	-0.4721	0.0402	0.8324	-0.1444	0.7492	0.9682	
x18	-0.3930	-0.2933	-0.0792	-0.3025	-0.0898	-0.3585	0.1518	0.0471	0.2587	0.2420	0.0390	0.2597	0.2687	0.2165	-0.2766	0.0544	-0.0299

x1~x18 分别代表最高黏度、热浆黏度、崩解值、冷浆黏度、碱消值、峰值时间、起浆温度、米长宽比、米粒宽、纯整精米长宽比、纯整精米长、纯整精米宽、整精米率、透明度、蛋白粒率、蛋白度、直链淀粉含量。右上角数据是显著性检验 P 值, 左下角数据是相关系数

x1~x18 are, in that order, respectively: peak, trough, breakdown, final visc, setback, peak time, pasting temperature, length to width ratio of grain, length of grain, width of grain, ratio of length to width of pure milled rice grain, length of pure milled rice grain, width of pure milled rice grain, percentage of milled rice grain, transparency, chalkiness percentage, degree of chalkiness, amylose content. The upper right corner is the P -probability value of significance test, and the lower left corner is the correlation coefficient

相关系数表中与垩白粒率和垩白度正相关的性状最多,均为5个,分别为起浆温度、米粒宽、完整精米宽、透明度和垩白度或者垩白粒率,说明垩白粒率与垩白度是极为相似的性状,米粒宽可以直接影响垩白,垩白直接决定了透明度,垩白与RVA黏度的起浆温度相关,说明米粒在成熟充实的过程中,它就是对黏度理化参数的一个积累过程。但与整精米率(x14)和直链淀粉含量(x18)没有一个性状达显著相关性(表4),说明在品质遗传的过程中这2个性状的特异性比较大,是由独立的主基因控制。

2.4 大禾谷的籼粳分化

明确大禾谷不同材料的籼粳差异是其改良的理论基础,所以挑选从籼稻9311和粳稻日本晴基因组中开发出来的,并在生产中应用比较多的40对

InDel引物^[11-19],对20份材料进行PCR扩增。这20份材料包括5份典型籼稻、5份可供遗传改良的粳稻和10份现在种植面积较大的大禾谷,共检测到82个等位基因,平均有效等位基因(Na)为2.05,其中,38对引物获得了2条特异扩增条带,R4M13和R11M17在2份大禾谷材料检测出了第3种等位基因的带型,4个标记(R3M30、R4M13、R7M37和R11M17)对个别材料检测出杂合带,说明大禾谷遗传基因具有特异性,也说明这40对引物具有很好的籼粳多态性标记。

根据籼粳基因频率鉴定籼粳属性的规则(表3),5份籼型和5份粳型品种分别归属于籼稻和粳稻,10份大禾谷都属于粳稻(表5)。40个籼粳特异基因位点中,粤美丝苗的粳型基因最多,为5个,其次象牙香占为4个,5份粳稻中曾梗6的籼型

表5 籼粳等位基因分析

Table 5 Indica-japonica alleles analysis

材料名称 Material	籼型频率 Indica frequency	粳型频率 Japonica frequency	分类 Classification
广恢 308 Guanghui308	0.975	0.025	籼稻
粤美丝苗 Yumeisimiao	0.875	0.125	籼稻
象牙香占 Xiangyaxiangzhan	0.900	0.100	籼稻
香丝 26 Xiangsi26	0.925	0.075	籼稻
粤禾丝苗 Yuehesimiao	0.975	0.025	籼稻
曾梗 6 Zengjing6	0.150	0.850	粳稻
亿梗 719 Yijing719	0.050	0.950	粳稻
宁香梗 11 Ningxiangjing11	0.075	0.925	粳稻
宁梗 5196 Ningjing5196	0.000	1.000	粳稻
皖垦梗 11036 Wankenjing11036	0.100	0.900	粳稻
农局 I 号 Nongju I	0.050	0.950	粳稻
农局 II 号 Nongju II	0.050	0.950	粳稻
农局 III 号(麻壳) Nongju III (brown-glume)	0.025	0.975	粳稻
农局 III 号白 Nongju III (white-glume)	0.075	0.925	粳稻
柒工大 I 号 Qigongda I	0.050	0.950	粳稻
柒工大 II 号 Qigongda II	0.100	0.900	粳稻
麻壳谷棉花大(扁) brown-glume Mianhuada	0.075	0.925	粳稻
棉花大中粒 Mianhuadazhongli	0.050	0.950	粳稻
农科所白壳大 Nongkesuo Baikeda	0.075	0.925	粳稻
中坂大 Zhongbanda	0.050	0.950	粳稻

基因最多,为 6 个,其次皖垦粳 11036 为 4 个,说明现在生产中口感特别好的优质籼稻中渗入了少量的粳型基因,南方口感特别好的粳稻中渗入了少量的籼型基因,弋阳大禾谷为粳稻背景,渗入了不等的籼型基因,比南方籼粳稻高,比纯粳稻低(表 5),这可能是人为与自然选择作用的结果。

2.5 大禾谷的聚类分析

2.5.1 遗传聚类 遗传最短距离法聚类结果显示,

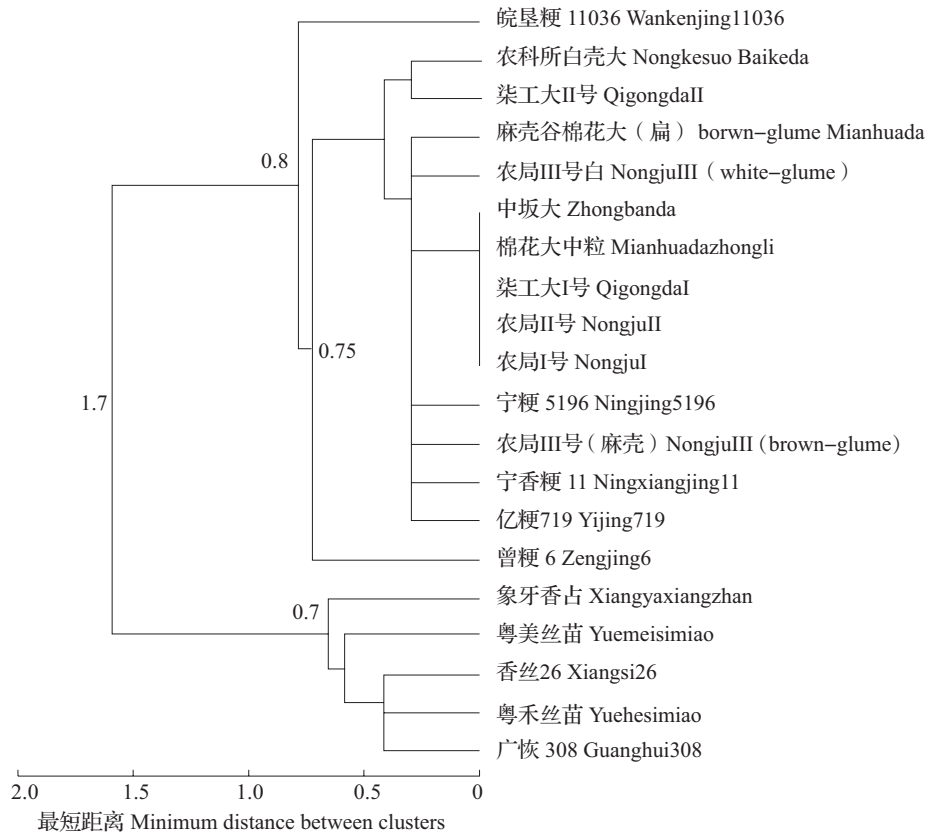


图 3 最短距离法聚类

Fig.3 Genetic cluster analysis of the shortest distance method

2.5.2 RVA 黏度性状聚类 RVA 黏度聚类结果显示,农局类的 I、II 号,棉花类的麻壳、大中粒,柴工大类的 I、II 号,农局 III 号白、农 I 号等相似名称(地域很近)的大禾谷都能聚到一起,说明相同(近)环境下取的米样 RVA 黏度系数是相近的,只有农局 III 号(麻壳)聚类的距离最大(图 4),这是一个在各季各点都表现出米质最软的品种,生育期比较长,各种因素对 RVA 参数都有较大影响,这在本研究中都有体现。十分欣慰的是,10 份籼粳材料中,皖垦粳 11036 的 RVA 聚类在大禾谷较小的遗传距离内,这让育种家们看到了利用粳稻改良大禾谷的信心。利用 RVA 技术,筛选与改良品种品质相似的亲本材

这 20 份材料在最短距离 1.7 处被分成了两大类,5 份籼稻分为一类,粳稻和大禾谷分为一类,粳稻中亿粳 719、宁香粳 11、宁粳 5196、农局 III 号(麻壳)的遗传距离(GD)很近,农局 I 号、农局 II 号、柴工大 I 号、棉花大中粒、中坂大的遗传距离很近(图 3),说明大禾谷和粳稻在遗传基础上是很近的,在遗传改良过程中,这些材料之间的杂交应该比较容易稳定。

料,在尽可能保证特异品质的前提下,改良更适宜耕作的农艺性状,如降低株高、加粗茎秆、株型紧凑、增加有效穗等,本研究中筛选出皖垦粳 11036 是改良大禾谷株型的优选材料。

2.6 大禾谷的株型与抗性分析

大禾谷的株高较高,生育期较长,在南昌的株高比在井冈山的株高要高 15~20 cm,在南昌的抽穗期比在三亚的抽穗期长 15~20 d(图 5),稻瘟病抗性都比较强,这是山区自然条件选择的结果。正因为他们都是在山区生长,受到了耕作方式的局限性,株型、生育期的性状将是育种家们对其品种改良的首要目标。

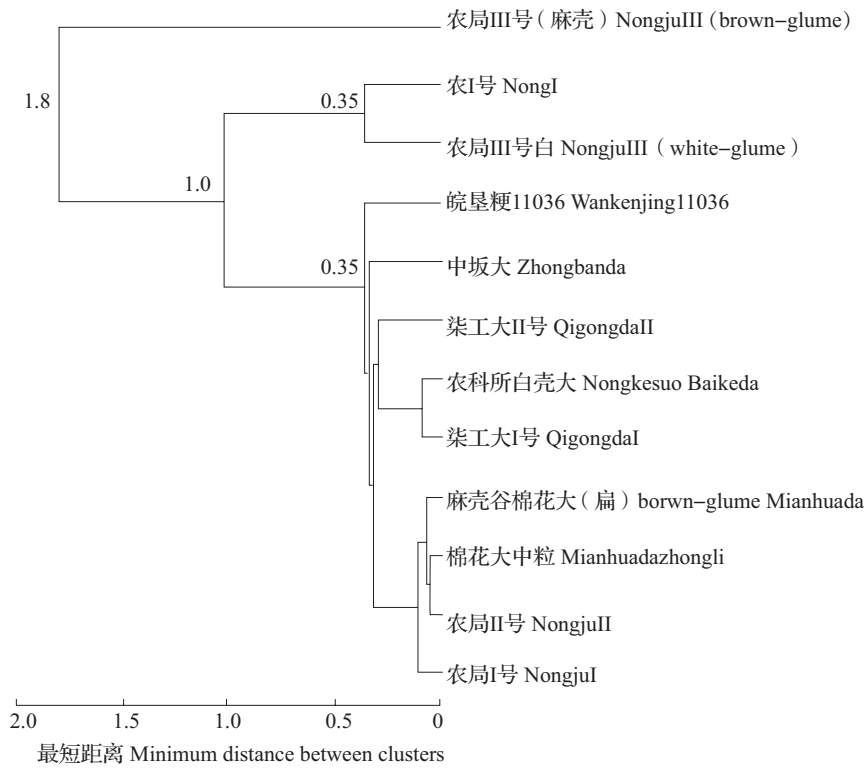


图4 RVA黏度性状聚类
 Fig.4 Clustering of RVA viscosity trait

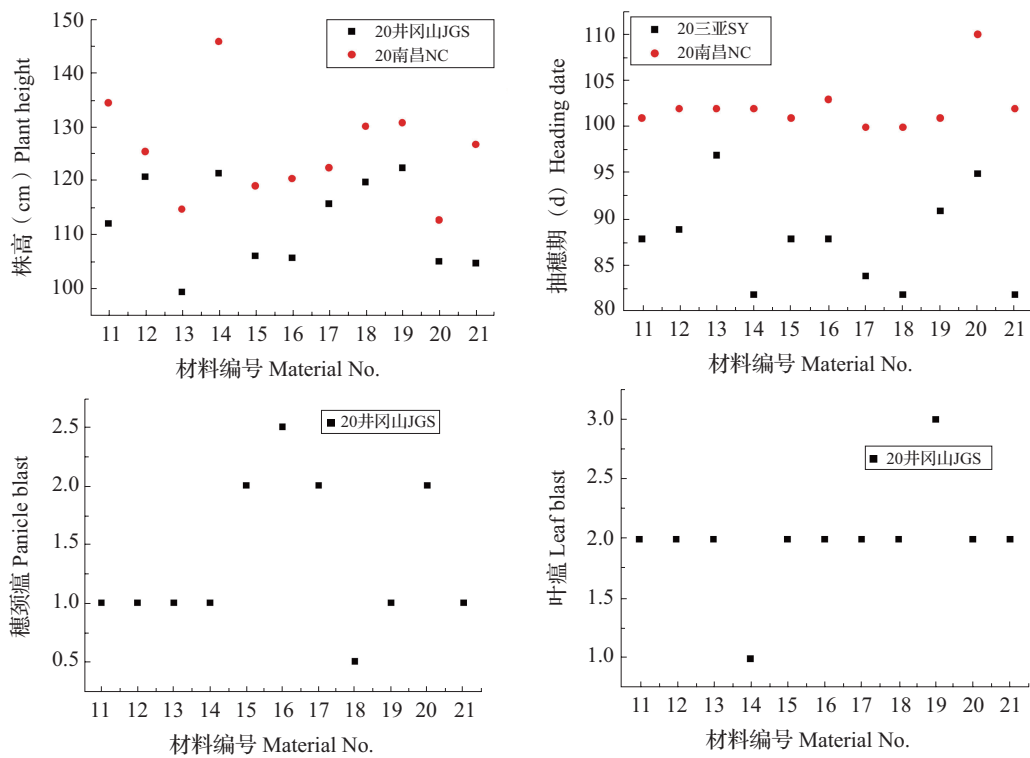


图5 大禾谷的株型与抗性
 Fig.5 Plant type and resistance of Dahegu rice varieties

3 讨论

3.1 大禾谷的籼粳遗传特异性

研究显示, 弋阳大禾谷属粳型水稻, 籼型遗传基因频率最高的也只有 0.100 (表 4), 但大禾谷与粳稻在形态、生育期等表观上都有很大差异, 实际杂交过程中, 大禾谷 × 粳稻杂交 F_1 的结实率还较低 (10%~15%), 说明籼粳杂种优势利用的过程中更需要注重特异基因的应用^[20], 如籼粳亲和性基因、杂种育性基因和少量正向杂种优势基因等的应用。但籼粳特异的 R4M13 和 R11M17 两对标记对 2 份大禾谷检测出了第 3 种等位基因的带型, 说明了大禾谷遗传基因的特异性与复杂性。籼粳分化的判断历来有争议, 早期主要有程氏指数法、因子判别法和同工酶法^[21], 后来出现了分子指数法^[10-11, 19, 22-23], 然而前期的表型判断复杂, 后期的籼粳对照基因组受到了局限性, 但目前 SNP 分子标记法还是无可替代的方法。籼粳稻的遗传基础不同^[24], 最大的用途就是籼粳杂种优势的利用, 理论上籼粳杂种优势利用的产量可以超过现有的高产品种的 30%~50%^[19], 且籼 × 偏籼配组的组合较易筛选到强优组合, 籼 × 偏粳配组的组合获得高产的概率低, 但有可能获得极高产组合^[25], 这一研究一直是杂交水稻育种家们研究的重点^[26], 因此能准确高效地鉴定水稻籼粳属性对于开展水稻籼粳杂种优势利用具有重要的意义^[27]。普遍认为, 籼粳栽培稻是从野生稻驯化而来^[28-29], 而研究显示, 许多籼粳差异的 SNP 在野生稻中就已经出现了, 且这些差异在粳稻中比在籼稻中要大^[30], 说明籼粳分化的进程在野生稻中就已经开始了。

3.2 大禾谷的品质特异性

前期对籼粳稻米蒸煮食味品质的研究主要集中在籼、粳稻品种的直链淀粉含量、碱消值、胶稠度、垩白、蛋白质和脂肪含量等理化性状间的差异, 或者环境条件与食味品质的关系^[31-32]。快速黏度分析仪 (RVA) 出现之后, 研究显示, 籼粳分化与稻米食味品质无直接关系, 随着口感综合评分的提高, 热浆黏度、冷胶黏度、碱消值降低、回生值升高, 其他 RVA 谱特征值变化规律性不明显^[8, 33], 这可能与人们逐渐对偏软米的喜爱有关。

弋阳大禾谷黏度在粳稻与糯稻之间, 如后期选定的棉花大禾谷 2 号 (麻壳), 谷粒短圆, 千粒重约 30 g, 米长宽比 2.0, 垩白度 32.9%, 碱消值 6.0、胶稠度 70、蛋白质含量 10.3%、透明度 3 级、直链淀粉含

量 16.3%^[34], 这些特殊的理化性状决定了它不适合做日常米饭, 而特别适合加工年糕。除了弋阳年糕之外, 上堡大禾谷制作的“黄元米果”也非常有名, 它自清朝咸丰年间起就被一代一代传承下来, 为赣州客家人提供了美食, 并于 2018 年通过了江西省农作物品种审定委员会审定^[34], 对丰富旅游农产品、促进当地乡村旅游产业的发展起到了很好的效果。

从 RVA 黏度参数来看, 大禾谷都是偏软型, 而峰值时间和籼、粳稻一样均在 6.5 min 左右, 而所有低黏度糯稻的峰值时间均在 3 min 左右, 因此在偏软型栽培稻中, 峰值时间应该是判断大禾谷的一个关键参数。

3.3 大禾谷的改良策略

近年来由于人们对稻米的需求向偏软米转移, 因此北粳南移也一直在推进, 但我国南籼北粳的种植方式积淀了几百年, 要在其中找到一个很好的切入点才有利于软型粳稻在南方推广。于是育种家们在长粒型粳稻上进行探索, 农科所白壳大是为数不多的一个长粒型、低垩白软米大禾谷, 这一资源将是未来研究的一个很好的材料。

为了充分利用籼粳杂种的优势, 我国东北粳型超级稻育种上也引入了籼稻血缘, 研究表明, 东北近年来育成的粳型超级稻品种均有一定的籼型血缘, 且籼型基因的频率在逐渐增加, 拓展了东北粳稻的遗传基础^[5], 如大面积推广的沈农 9816 等含有江西丝苗血缘^[5, 25]。本研究显示, 10 份籼、粳亲本中只有皖垦粳 11036 的黏度参数与大禾谷的接近, RVA 黏度聚类也在一个小类群中, 通过这一材料对大禾谷进行株型改良, 使大禾谷株高降低、株型紧凑、有效穗增加, 在保证品质的前提下扩大大禾谷的种植范围和提高收获指数将是一个新的突破。

参考文献

- [1] 胡炯文. 弋阳大禾谷 (糯谷). 江西农业科技, 1985 (9): 13
Hu J W. Yiyang Dahegu (glutinous rice). Jiangxi Agricultural Science and Technology, 1985 (9): 13
- [2] 南洛. 弋阳大禾谷年糕——随弋阳腔传四方的非物质文化遗产. 国家人文历史, 2013 (15): 96-97
Nan L. Rice cake of Yiyang Dahegu——intangible cultural heritage spread around with Yiyang Music. National Humanities and History, 2013 (15): 96-97
- [3] 刘日进. 特殊用途的江西地方品种——大禾谷的选育. 现代农村科技, 2009 (3): 60
Liu R J. Breeding of Dahegu—a local variety for special use in Jiangxi province. Modern Rural Science and Technology, 2009 (3): 60
- [4] 刘凯, 方东波, 任倩. 江西地方水稻品种——大禾谷种植技

- 术. 江西农业, 2017(5): 25
Liu K, Fang D B, Ren Q. Cultivation technology of Dahegu—a local rice variety in Jiangxi province. Jiangxi Agriculture, 2017(5): 25
- [5] 刘丹, 王嘉宇, 马殿荣, 孙健, 柴永山, 孙玉友, 魏才强, 解忠, 李洪亮, 张巍巍, 程杜娟, 孙国宏, 陈温福. 东北地区杂草稻与栽培稻的遗传多样性及籼粳分化. 植物遗传资源学报, 2017, 18(2): 217-224
Liu D, Wang J Y, Ma D R, Sun J, Chai Y S, Sun Y Y, Wei C Q, Xie Z, Li H L, Zhang W W, Cheng D J, Sun G H, Chen W F. Genetic diversity and indica-japonica differentiation between weedy rice and cultivars in Northeast of China. Journal of Plant Genetic Resources, 2017, 18(2): 217-224
- [6] 范方军, 王妍, 王芳权, 王军, 朱金燕, 李文奇, 仲维功, 胡海燕, 杨杰. 太湖流域水稻地方品种籼粳分化和遗传多样性分析. 江苏农业科学, 2015, 43(12): 68-73
Fan F J, Wang Y, Wang F Q, Wang J, Zhu J Y, Li W Q, Zhong W G, Hu H Y, Yang J. Analysis of indica-japonica differentiation and genetic diversity for rice landraces in Taihu Basin. Jiangsu Agricultural Sciences, 2015, 43(12): 68-73
- [7] Wang X L, Liu G F, Wang Z Q, Chen S L, Xiao Y L, Yu C Y. Identification and application of major quantitative trait loci for panicle length in rice (*Oryza sativa*) through single-segment substitution lines. Plant Breed, 2019, 138: 299-308
- [8] Wang X L, Lei J G, Yu C Y, Xiao Y L, Wang Z Q, Zhou Z B, Li M Z. Comparative study on rice eating quality with parameters-related differences between indica and japonica rice subspecies. Molecular Plant Breeding, 2013, 4(19): 150-156
- [9] 王晓玲, 吴婷, 唐书升, 李霞, 王智权, 肖宇龙, 余传源. 82份籼粳骨干亲本抗稻瘟病基因的分子检测. 热带作物学报, 2021, 42(5): 1199-1208
Wang X L, Wu T, Tang S S, Li X, Wang Z Q, Xiao Y L, Yu C Y. Molecular marker detection of blast resistance genes in 82 main parents of indica and japonica rice. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(5): 1199-1208
- [10] 杨慧, 王云月, 陆春明, 贾亦飞, 韩光煜, 李利国, 段琳. 云南糯稻籼粳分化与遗传变异研究. 西北植物学报, 2010, 30(8): 1565-1572
Yang H, Wang Y Y, Lu C M, Jia Y F, Han G Y, Li L G, Duan L. Indica-japonica differentiation and genetic variation of Yunnan glutinous rice. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(8): 1565-1572
- [11] 孙惠敏, 夏米, 陈清玲, 张凯歌, 司二杰, 郑卓. 基于 InDel 分子标记的 20 个水稻品种的籼粳属性分析. 井冈山大学学报: 自然科学版, 2016, 37(6): 100-106
Sun H M, Xia M, Chen Q L, Zhang K G, Si E J, Zheng Z. Indica-japonica composition analysis of 20 rice varieties base on InDel molecular markers. Journal of Jinggangshan University: Natural Science, 2016, 37(6): 100-106
- [12] 王明军, 王云月, 陆春明, 杨慧, 王云涛. 利用籼粳稻特异 InDel 标记分析云南糯稻品种的籼粳特性. 云南农业大学学报, 2010, 25(3): 333-337
Wang M J, Wang Y Y, Lu C M, Yang H, Wang Y T. Characteristic of Yunnan glutinous rice varieties revealed by the indica-japonica specified insertion/deletion (InDel) molecular markers. Journal of Yunnan Agricultural University, 2010, 25(3): 333-337
- [13] 徐群, 许红云, 魏兴华, 汤圣祥, 李东宣, 陈丽娟. 基于 SSILP、InDel 和 SSR 标记的杂草稻籼粳分类. 中国水稻科学, 2012, 26(6): 686-692
Xu Q, Xu H Y, Wei X H, Tang S X, Li D X, Chen L J. SSILP, InDel and SSR markers-based indica-japonica classification for weedy rice. Chinese Journal of Rice Science, 2012, 26(6): 686-692
- [14] 姚国新, 黄文超. 利用水稻籼粳分化 InDel 标记鉴定育种材料的籼粳属性. 杂交水稻, 2013, 28(3): 53-57
Yao G X, Huang W C. Identifying indica-japonica characteristic of rice breeding materials with indica-japonica differentiation InDel markers. Hybrid Rice, 2013, 28(3): 53-57
- [15] 王林友, 张礼霞, 勾晓霞, 范法环, 金庆生, 王建军. 利用 InDel 标记鉴定浙优系列杂交稻籼粳属性和预测杂种优势. 中国农业科学, 2014, 47(7): 1243-1255
Wang L Y, Zhang L X, Gou X X, Fan F H, Jin Q S, Wang J J. Identification of indica-japonica attribute and prediction of heterosis of Zheyou hybrids rice using InDel molecular markers. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(7): 1243-1255
- [16] 赵小燕, 叶胜海, 李中华, 翟荣荣, 余鹏, 金庆生, 张小明. InDel 标记鉴定水稻籼粳属性及预测杂种优势. 浙江农业学报, 2015, 27(8): 1309-1316
Zhao X Y, Ye S H, Li X H, Zhai R R, Yu P, Jin Q S, Zhang X M. Identification of indica-japonica attribute and prediction of heterosis using InDel markers in rice. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2015, 27(8): 1309-1316
- [17] 初志战, 郭海滨, 曾栋昌, 刘耀光. 籼粳稻基因组 295 个 InDel 标记的开发. 作物学报, 2016, 42(6): 932-941
Chu Z Z, Guo H B, Zeng D C, Liu Y G. Development of 295 InDel markers for indica and japonica rice. Acta Agronomica Sinica, 2016, 42(6): 932-941
- [18] 桂君梅, 王林友, 范小娟, 祁永斌, 张礼霞, 范宏环, 金庆生, 王建军. 基于 InDel 分子标记的籼粳杂交稻与粳粳杂交稻的杂种优势比较研究. 中国农业科学, 2016, 49(2): 219-231
Gui J M, Wang L Y, Fan X J, Qi Y B, Zhang L X, Fan H H, Jin Q S, Wang J J. Comparison the heterosis of indica-japonica hybrids and japonica-japonica hybrids using InDel markers. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(2): 219-231
- [19] 王林友, 张礼霞, 勾晓霞, 祁永斌, 金庆生, 王建军. 利用 InDel 标记鉴定水稻育种材料的籼粳属性. 核农学报, 2013, 27(7): 913-921
Wang L Y, Zhang L X, Gou X X, Qi Y B, Jin Q S, Wang J J. Identification of indica-japonica attribute for breeding materials using InDel markers in rice. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2013, 27(7): 913-921
- [20] 王晓玲, 朱海涛, 王智权, 唐书升, 张桂权, 余传源. 水稻杂种优势遗传基础研究进展. 分子植物育种, 2019, 17(6): 1879-1887
Wang X L, Zhu H T, Wang Z Q, Tang S S, Zhang G Q, Yu C Y. Research progress of genetic basis of heterosis in rice. Molecular Plant Breeding, 2019, 17(6): 1879-1887
- [21] 程侃声, 周季维, 卢义宣, 罗军, 黄迺威, 刘光荣, 王象坤. 云南稻种资源的综合研究与利用 II. 亚洲栽培稻分类的再认识. 作物学报, 1984, 10(4): 271-280
Cheng K S, Zhou J W, Lu Y X, Luo J, Huang N W, Liu G R, Wang X K. Studies on the indigenous rices in Yunnan and their utilization II. A revised classification of Asian cultivated rice.

- Acta Agronomica Sinica, 1984, 10(4): 271-280
- [22] 卢宝荣, 蔡星星, 金鑫. 籼稻和粳稻的高效分子鉴定方法及其在水稻育种和进化研究中的意义. 自然科学进展, 2009, 19(6): 628-638
Lu B R, Cai X X, Jin X. Efficient molecular identification of indica and japonica rice and its application in rice breeding and the implications of evolutionary research. Progress in Natural Science, 2009, 19(6): 628-638
- [23] 刘丹, 王嘉宇, 孙健, 唐亮, 陈温福. 利用 InDel 和 SSILP 标记分析北方粳型超级稻的遗传组成. 中国水稻科学, 2014, 28(2): 148-154
Liu D, Wang J Y, Sun J, Tang L, Chen W F. Genetic components analysis on super japonica rice using InDel and SSILP molecular markers. Chinese Journal of Rice Science, 2014, 28(2): 148-154
- [24] Zhang P, Ding Z R, Zhong Z Z, Tong H H. Transcriptomic analysis for indica and japonica rice varieties under aluminum toxicity. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20: 997
- [25] 左生力, 彭玉林, 李齐向, 徐淑英, 郑云峰, 张添运, 马益虎, 林芸. 水稻亲本籼粳分化程度与杂种优势的相关性. 南方农业学报, 2019, 50(5): 942-949
Zuo S L, Peng Y L, Li Q X, Xu S Y, Zheng Y F, Zhang T Y, Ma Y H, Lin Y. Correlation between the indica-japonica differentiation of rice parents and heterosis. Journal of Southern Agriculture, 2019, 50(5): 942-949
- [26] 郑卓, 张蓓玲, 段世华, 吴杨, 贺丽, 王安萍, 许东风, 郑自伟. 水稻新资源温敏核不育系长 S 的遗传学研究. 植物遗传资源学报, 2012, 13(6): 979-983
Zheng Z, Zhang B L, Duan S H, Wu Y, He L, Wang A P, Xu D F, Zheng Z W. Genetical study on a new thermosensitive genic male sterile (TGMS) line Chang S in rice. Journal of Plant Genetic Resources, 2012, 13(6): 979-983
- [27] 罗小金, 贺浩华, 彭小松, 余秋英, 孙俊立, 张洪亮, 李自超. 利用 SSR 标记分析水稻亲本间遗传距离与杂种优势的关系. 植物遗传资源学报, 2006, 7(2): 209-214
Luo X J, He H H, Peng X S, Yu Q Y, Sun J L, Zhang H L, Li Z C. Analysis on correlation between genetic distance of rice parents and heterosis with SSR molecular marker. Journal of Plant Genetic Resources, 2006, 7(2): 209-214
- [28] Fuller D Q, Sato Y I, Castillo C, Qin L, Weisskopf A R, Kingwell-Banham E J, Song J, Ahn S M, van Etten J. Consilience of genetics and archaeobotany in the entangled history of rice. Archaeological and Anthropological Sciences, 2010(2): 115-131
- [29] 郑秀娟, 解慧芳, 曹红瑞, 杨桂英, 谢长荣, 梁康迳, 孙新立. 水稻籼粳亚种分化关联性状的 QTL 分析. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2016, 45(1): 1-7
Zheng X J, Xie H F, Cao H R, Yang G Y, Xie C R, Liang K J, Sun X L. QTL analysis of the differentiation characteristics of indica and japonica rice and associated traits. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University: Natural Science Edition, 2016, 45(1): 1-7
- [30] Sun X L, Jia Q, Guo Y C, Zheng X J, Liang K J. Whole-genome analysis revealed the positively selected genes during the differentiation of indica and temperate japonica rice. PLoS ONE, 2015, 10(3): e0119239
- [31] 胡培松, 翟虎渠, 万建民. 中国水稻生产新特点与稻米品质改良. 中国农业科技导报, 2002, 4(4): 33-39
Hu P S, Zhai H Q, Wan J M. New characteristics of rice production and quality improvement in China. Review of China Agricultural Science and Technology, 2002, 4(4): 33-39
- [32] 王晓玲, 周治宝, 余传元, 雷建国, 王智权, 肖宇龙, 李马忠. 籼粳稻米食味品质差异的相关研究. 江西农业大学学报, 2011, 33(4): 643-649
Wang X L, Zhou Z B, Yu C Y, Lei J G, Wang Z Q, Xiao Y L, Li M Z. A study on eating quality difference between indica and japonica rice. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2011, 33(4): 643-649
- [33] 张佳, 程海涛, 徐海, 夏英俊, 刘春香, 徐正进. 籼粳稻杂交后代蒸煮食味品质与亚种分化的关系. 中国水稻科学, 2015, 29(2): 167-173
Zhang J, Cheng H T, Xu H, Xia Y J, Liu C X, Xu Z J. Relationship between cooking-eating quality and subspecies differentiation in RILs population from indica and japonica crossing. Chinese Journal of Rice Science, 2015, 29(2): 167-173
- [34] 林席跃, 郭善明, 雷正平, 刘鸿波. 特色水稻品种上堡大禾谷选育报告. 江西农业, 2018(20): 2-3
Lin X Y, Guo S M, Lei Z P, Liu H B. Report on breeding of a characteristic rice variety Shangbao Dahegu. Jiangxi Agriculture, 2018(20): 2-3