

- 52 裴得胜,向跃武,李名扬等.核质互作型水稻线粒体不育基因的 RAPD 分析.遗传学报,2003,30,(4):357~363.
- 53 杨剑波,汪秀峰,赵成松等.野败型水稻保持系线粒体特异 DNA 片段的克隆及序列分析.植物生理与分子生物学学报,2003,29,(3):199~205.
- 54 侯思名,谭学林.水稻滇一型不育系和保持系线粒体 DNA 差异的 AFLP 检测.云南农业大学学报,2003,18,(4):367~369.
- 55 易平,汪莉,孙清萍等.红莲型细胞质雄性不育线粒体相关嵌合基因的发现.科学通报,2002,47,(2):130~133.
- 56 汪莉,易平,万翠香等.水稻红莲型不育细胞质线粒体 DNA 的 AP-PCR 分析.武汉植物学研究,2002,20,(6):405~408.
- 57 凌杏元,周培疆,朱英国.水稻红莲型细胞质雄性不育系与保持系 mRNA 差异显示和差别片段的分析.植物学报,2000,42,(3):284~288.
- 58 李小明,郑用璠,张方东等.红莲型细胞质雄性不育水稻线粒体 DNA 的 RFLP 分析.遗传,2000,22,(4):201~204.
- 59 Kadowaki K, Ishige T, Suzuki S, et al Differences in the characteristics of mitochondrial DNA between normal and male sterile cytoplasm s of japonica rice. Jpn J Breed, 1986, 36: 333 - 339.
- 60 Kadowaki K, Osumi T, Nemoto H, et al Mitochondrial DNA polymorphism in male-sterile cytoplasm of rice. Theor Appl Genet, 1988, 75: 234 - 236.
- 61 Kadowaki K, Harada K. Differential organization of mitochondrial genes in rice with normal and male-sterile cytoplasm s. Jpn J Breed, 1989, 39: 179 - 186.
- 62 陈一华,贾建航,李传友等.通过 AFLP-DNA 指纹的计算机分析进行水稻种子鉴定.农业生物技术学报,2000,8,(3):222~224.
- 63 Chen X, Temnykh S, Xu Y, Cho YG, McCouch SR Development of a microsatellite framework map providing genome-wide coverage in rice (*Oryza sativa* L.). Theor Appl Genet, 1997, 95: 553 - 567.
- 64 S Temnykh, W. D. Park, N. Ayres, et al Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.) Theor Appl Genet, 2000, 100: 697 - 712.
- 65 Svetlana Temnykh, Genevieve DeClerck, Angelika Lukashova, et al. Computational and Experimental Analysis of Microsatellites in Rice (*Oryza sativa* L.): Frequency, Length Variation, Transposon Associations, and Genetic Marker Potential. Genome research, 2001, 11: 1441 - 1452.
- 66 Susan R. McCouch, Leonid Teytelman, Yunbi Xu, et al. Development and Mapping of 2240 New SSR Markers for Rice (*Oryza sativa* L.). DNA Research, 2002, 9, 199 - 207.
- 67 Vogel J. M et al Application of genetic diagnostics to plant genome analysis and plant breeding. Hort Science, 1996, 31, (7): 1107 - 1108.

## 植物化学诱变技术在育种中的运用及进展 突变体的筛选及分子检测

董颖苹<sup>1</sup> 连勇<sup>2</sup> 何庆才<sup>1</sup> 徐涵<sup>3</sup>

(1. 贵州省农业科学院 贵阳 550006; 2. 中国农业科学院蔬菜花卉所 北京 100081;

3. 法国图卢兹生物技术研究所 图卢兹)

**摘要:**本系列综述对植物化学诱变技术、突变体筛选技术、分子检测技术及其理论基础近年来的进展,进行了较系统的阐述。化学诱变获得成功的关键是高效的诱变技术结合高效的突变体筛选技术,筛选中,不同性状的筛选难度不同,选取的筛选手段不同,不同性状被选出的机会也不同。质量性状比数量性状容易选出,遗传力高的性状比遗传力低的性状容易选出。同

时,帮助早期隐性突变发现的分子检测技术,作为辅助手段也是有利的。本文介绍了突变体的筛选方法,并简要介绍了目前运用最广泛的三种分子检测方法。

**关键词** 化学诱变 突变体筛选 分子检测

### 1 突变体筛选

#### 1.1 用于筛选的性状

诱变是否成功很大程度取决于育种目标的确定。筛选不同性状的难易不同,而不同的性状有各自不同的遗传力。遗传力高的性状稳定性好,不容易受到环

收稿日期:2005-05-12。

基金项目:贵州省科学技术基金黔基合计字(2002)3045号资助项目。

作者简介:董颖苹(1975~),女,助理研究员;主要从事马铃薯生物技术诱变育种研究工作。

境因素的影响。反之亦然。因此,选择遗传力高的性状比遗传力低的性状容易成功。单基因控制的性状更易筛选、观察,如花色、叶形态、叶表面蜡质、绒毛、矮化、核雄性不育以及一些抗病、抗生素抗性性状等都是遗传力很高的表现型。这些性状比多基因性状容易被发现、确定和选择。

产量性状的考察对象包括种子、叶子、花朵、果实、嫩茎、块茎、块根等,涉及到株形、产量、蛋白、淀粉、糖、纤维含量、可溶性固形物含量、次生代谢产物及抗病性等。相应成分的检测,经典的方法是在油菜油酸上采用的“半子叶法”,即取种子中一半的子叶用于气相色谱分析微量成分,种子其余部分仍正常生长筛选其他性状。

## 1.2 筛选方法

筛选方法分为常规方法和特殊方法。常规方法指对作物突变后代进行外观性状、丰产性状、品质性状、育性和抗逆、抗病性状的观察、检测及评价,从中筛选出具有原材料不具备的性状或某一数量性状表达量显著高于原材料的突变体。由于常规方法直观、检验周期长,往往能获取稳定的突变性状,但不可避免的是周期过长的田间筛选过程成为限制种子繁殖作物诱导突变技术运用的重要因素。过长的育种周期经常会使育种者丧失耐心,而选择其他育种途径;这种极长的筛选周期来源于配子体变异基因,在减数分裂中会自发丢失,这一规律决定突变体必需经过大约 7 个世代才能得到较为稳定的基因型。另一方面,由于突变的发生具有很强的随机性,所以虽然对于特定的诱变剂,高频发生的突变谱是相对稳定的,但仍然存在发生了的突变较难进行准确、高效的分子检测的问题。在注重知识产权保护的当今社会里,技术问题将影响法律上对单基因或单一性状突变体的品种认定,这无疑阻碍了许多育种者的投入。这也是近十几年来诱变技术日益发展,效率越来越高的原因,诱变获得的突变体更多地用于科学研究,极少直接用于作物育种的原因。

非常规方法的使用,某种程度上提供了减轻新品种筛选难度和确认问题的可能途径。非常规方法往往是在植物诱变的不稳定期施加额外的选择压,目的是缩短和减少常规筛选的周期,对突变进行有方向的选择。也正因为选择的性状是有方向的,往往能预测突变与某些特定基因相关,从而有利于部分突变体分子检测中的引物设定,使分子检测成为可能。

### 1.2.1 常规筛选方法

(1) 筛选方案:对于严格自交的作物 Dellaert (1979)提供了 4 个确定  $M_2$  群体大小的可选择的方法:

案:每个  $M_1$  植株只收获一粒种子;每个  $M_1$  植株获取一个可繁殖器官如果实、豆荚、穗等;每个  $M_1$  植株收取多个可繁殖器官果实、豆荚、穗;把从  $M_1$  植株不同部位收取的种子混在一起。

对于一些遗传力低的复杂性状,ROSIELLE, FREY, (1975)对燕麦使用间接筛选的方法,通过计算颗粒与生长量比值作为丰产指数,进行筛选。这个方法化繁为简,能高效地筛选表现好的个体。缺点是可能会漏选个别低生长量但高产的突变体。

(2) 起始筛选的世代:受到诱变处理的材料习惯上看作是  $M_0$ ,由此产生种子萌发的植株是  $M_1$ 。无性繁殖材料,相应称为  $\nu M_0$ ,  $\nu M_1$ 。

考虑到诱变后细胞和染色体极不稳定的结构和修复损伤的需要,同时诱变剂的后效作用也需要通过世代传递来消除,通常突变体的筛选从  $M_2$  代开始。

选择产量性状之类的多基因控制的性状,有人认为筛选工作必须在突变表型稳定的  $M_3$  代以后才能开始进行。应用数量遗传学计算<sup>[2]</sup>可知,由于种子诱变中出现的突变基因中最初的几代中会因减数分裂而经历较高的丢失率,其概率函数为  $f(Z) = e^{-Z}$ 。在第一代突变基因绝迹率为  $P_1 = f(0) = e^{0-1} = 0.3679$ ;第二代及其后代为  $P_2 = f\{f(0)\} = f(0.3679) = 0.5315$ ;  $P_7 = e^{0.7649-1} = 0.7905$ ,也就是说种子诱变的突变基因必须在 7 代以后才能相对稳定,因此严格的育种者对田间突变体的选择往往从第 7 代开始。

抗病性、抗冷性及固氮特性可以在  $M_2$  苗期进行筛选。

种子本身是个基因型复合体。种皮来自母细胞,胚和胚乳是新的基因型。如果突变发生在种皮上,必须在  $M_3$  才能进行筛选,如果突变发生在胚乳上,就会随着胚的萌发和胚乳的程序性死亡而变成无效突变。

(3) 筛选的规模:理论上,规模越大越有利突变体的筛出,但育种者对材料的处理能力是有限的,因此筛选的规模常常视育种者的处理能力而定。种子突变体筛选时常以 100 000 为数量的最小值。

而花粉诱变时处理群体较小。Neuffer (1978)<sup>[3]</sup>和 Walbot (1991)<sup>[4]</sup>等认为:花粉处理平均每个位点单个基因的隐性和显性突变率可达  $10^{-8} \sim 2 \times 10^{-6}$ ,或者以上。因此一套 3 000 ~ 5 000 的  $M_2$  群体应该包括所有隐性突变,可以筛选到所需要的质量性状突变体。

### 1.2.2 特殊筛选方法

环境可控的情况下对诱变中或诱变后的材料,使用适宜的选择压作为额外的筛选程序。常见的是在试管中添加一些与某条代谢途径密切相关的特殊化学物

质,以获取与出发材料具有不同生理途径的突变体。而后代的筛选方法与常规方法相同。

(1) 抗生素: Subhash-K (1997)<sup>[5]</sup>发现突变辣椒植株对林可霉素产生抗性,而对其它抗生素如链霉素、卡那霉素、氯霉素及放线菌素均无抗性,经杂交实验验证,林可霉素抗性是细胞质遗传。

(2) 烯丙基乙醇: Wisman, -E, Koornneef -M<sup>[6]</sup>在番茄上用 EMS 处理后在 M<sub>2</sub> 种子用烯丙基乙醇选择得到 1 个植株对乙醇脱氢酶无束缚力的突变体。突变对应结构基因 *adh1* 在第 4 染色体上,且纯合 *adh-1 null* 突变体在种子和花粉中缺 ADH-1 活性。Santes-DM, Ri-jo-J, Jacobs-M (2003)<sup>[7]</sup>在转入拟南芥 *Adh-1* 基因和自身增强子后,用烯丙基乙醇筛选,得到 15 个抗性突变体和 3 个可能的突变体 (*adh8*, *adh10*, *adh15*)。遗传分型显示上 *Adh1- null* 突变型来自转入单基因隐性突变。进一步分析显示 *adh1* 甲基化水平增高,暗示烯丙基乙醇抗性可能作用于 *adh1* 的沉默而不是调控座位的突变。

(3) 抗除草剂: Jander-G, Baerson-S R<sup>[8]</sup>在试管中添加除草剂,获得拟南芥抗除草剂突变体。

(4) 直链淀粉与 I<sub>2</sub>-KI 显色反应: Harten A. M. Van 书中 (1998) 记载的 1969 年 Nettancourt and Dijkstra 利用直链淀粉可以与 I<sub>2</sub>-KI 发生简单的显色反应的原理,以 Lugol's 溶液处理花粉小子孢子后,在二百五十万粒马铃薯小子孢子中成功地选出不含直链淀粉的马铃薯加工型品种,这一品种广泛使用并沿用至今。<sup>[1]</sup>

### 1.3 筛选中的嵌合体及其消除

嵌合体在多细胞组织自发或诱导突变中都很常见,是由于突变细胞在组织中处于次要位置造成的,但仍然很有用。许多无性繁殖的植物如菊、康乃馨等的嵌合体足够稳定,可以直接用于生产。而大多数的嵌合体不够稳定,受周围正常细胞和 DNA 修复系统的影响和作用,常发生反向突变 ("back-sporting") 而恢复正常的表达状态。要使嵌合体纯化,以得到稳定可用的突变,对于可以进行种子繁殖的植物,长期的田间观察和选择是必要的,也是可行的。对于可以快速大量繁殖的试管繁殖材料,使每一个芽都大量繁殖并观察其后代是有利于发现和纯化嵌合体。

## 2 突变体的分子检测

确定的和可能的突变体是否是真突变体,有赖于长期多世代的性状观察,同时也能用分子生物学方法进行分子水平的鉴定。

随着医学和分子生物学的飞速发展,大量基因测

序和基因功能研究,奠定了突变体鉴定必备的分子基础。因而,许多用于检测 DNA 结构上微小变化的方法应运而生。Sue Forrest<sup>[9]</sup>之大致分为两大类:一是对突变类型已知的突变体进行检测,称为诊断模式。包括较易于操作、花费小、实验条件不苛刻的等位基因特异性扩增 (ASA) 方法和等位基因特异性寡核苷酸片段收集 (ASO) 方法及另一些高通量的、操作简单的方法。二是对突变类型未知的突变体检测,叫做扫描模式。包括单链结构多态性 SSCP、变性倾斜胶电泳 DGGE (TGGE 和 CGGE)、异源双链 DNA 分子非变性分析方法。Sue Forrest 认为这些方法的弊端也很明显。比如这些方法的有效性有很强的基因依赖性:基因发生突变的频率不同、基因的大小和外显子数量不同所使用的鉴定方法不同,这一点使这些方法的广泛使用受阻;从 mRNA 出发当然也可以检测出剪辑过程中的突变,但对于适应异常转录的组织 and 细胞出现异常的剪辑时,转录本的结构将不能真实反映正常转录的情况,会造成不准确的结果;当 mRNA 丰度很低时,甚至可能得不到相应的条带,等问题。

分子检测常用方法举例:

### 2.1 SSCP (Single strand conformation polymorphism) 单链构象多态性

SSCP (单链构象多态性) 由于其操作简便、具有多功能性的特点,目前已广泛运用于突变体的检测。由于突变的 DNA 分子双链间的相互作用和构象会随外界环境如温度和金属离子改变而变化,因而突变片段在电泳凝胶上的位置会发生相应改变。通过提取基因组 DNA 或 cDNA,进行 PCR 扩增后,在不加任何变性剂的胶上,找出仅仅由于突变引起 DNA 单链构象变化造成的变性片段。这个方法并不能保证突变体 100% 被检出,为了得到高的检出率,高的电泳分辨率是必要的。人们通常采用放射性元素 P<sup>32</sup> 或荧光染料标记 DNA 以提高电泳分辨率。HA (Heteroduplex analysis) 异源复制分析手段。能准确分析小于 200 bp 的分子片段。

### 2.2 DGGE (Denaturing gradient gel electrophoresis) 变性梯度凝胶电泳系列方法

DGGE (Denaturing gradient gel electrophoresis) 变性梯度凝胶电泳系列,是建立在局部打开双螺旋的 DNA 分子在胶上移动性与正常分子有别的基础上技术家族的总称。包括 CDGE (恒定变性剂梯度凝胶电泳)、TGGE (变温梯度凝胶电泳)、TDGGE (热变性凝胶电泳)、CDCE (恒定变性剂毛细管凝胶电泳)、TTGE (非恒热凝胶电泳)、TSGE (温度快速移动凝胶电泳)

等方法。这类方法几乎可用于基因组中所有序列的突变检测,同时还具有不破坏基因组 DNA 片段结构的优点,也就是说使用此方法鉴定突变并不影响 DNA 片段的进一步提取。TTGE (temporal temperature gradient gel electrophoresis) 变温梯度凝胶电泳是 DGGE 中较为典型、有效的一种,使用温度变化而不是化学试剂达到使胶变性的目的。Wong (2004)<sup>[10]</sup>在线粒体突变体检测中使用这个方法,首次验证了 200 个 DNA 片段的突变或多态性。普通的环形 DNA 对分子小错误如碱基替换等有一定的包容性,即错配修复,这种“包容”构成点突变。完全没有突变的环形 DNA 表现一个带,包含包容突变的 DNA 表现多个带,在排除已知突变的基础上可以确定新的突变型。同理,这种方法可以用在所有包容突变的 DNA 分子都可用变性胶的方法检测。也适用在体细胞和微生物变种检测。并且 DNA 不需要扩增或克隆就可检测碱基对的修饰如甲基化等。此法不破坏结构,简单,低价,只要将目标 DNA 选择性扩增,电泳然后测序就可完成检测。这类方法能准确分析小于 600 bp 的分子片段。

### 2.3 RPA (ribonuclease protection assay) RNA 酶保护检测法

以上介绍的两类方法都只能分析几百个碱基的核酸,而化学切割方法 (chemical cleavage methods) 能分析超过 1kb 的核酸片段,并且通常有较高的精度。但因为基于 Maxam and Gilbert 测序技术的检测方法通常使用生物毒性的试剂羟氨酸和四氧化钼 (HOT),因此这些方法仍然限于少数实验室使用。而 RPA (ribonuclease protection assay) RNA 酶保护检测法,也叫 RNase Cleavage assay 即 RNA 酶切割检测法是化学切割方法中的一种,具有化学切割方法的优势,但又不使用有毒试剂,因而开始较多地被使用。只是该法只能检验出 50% ~ 70% 的突变,随着 RNA 体外合成技术的发展, RPA 的检测精度得到了上升,但也只有 88%。这个方法运用合成的 RNA 作探针与特定的 DNA 或 RNA 杂交后,用 RNA 酶消化掉没配上对的单链 RNA 探针,消除单链 RNA 干扰后再进行聚丙烯酰胺 polyacrylamide Gel Electrophoresis 凝胶电泳,即可检测 RNA 与 DNA 或 RNA 与 RNA 之间的错配及特殊 RNA 的转录本活性检测等。

## 3 结语与展望

化学诱变获取新的品种往往可以不受遗传材料的限制,得到原有材料不具备的独特性状或去除原有材料中不利的基因型。并且由于不对作物基因组进行大

的调整,因此也不易引发基因的沉默或丢失,可以说尽管仍受到目前技术发展水平的限制,但诱变方法仍不失为一种创造和改良物种的有效方法。这种方法百年来取得了丰硕的成绩,20 世纪 90 年代以来随着分子技术的发展更是呈现出“三化”“一结合”的新趋势:“三化”指取材多样化、处理大量化、筛选定向化;“一结合”指与分子技术的密切接合。取材多样化——从常用种子、无性繁殖器官到种子、花粉、分生组织、愈伤组织、单细胞系、原生质体等,取材广泛使化学诱变可以摆脱处理植物种类和植物生命周期的限制,增加化学诱变的效率。处理大量化——突破处理材料单位体积内数量上的限制,是提高化学试剂处理效率并有效对抗由于高效修复系统造成突变率普遍较低的重要措施。而各种培养技术 (如愈伤组织、单细胞系、原生质体) 和处理技术 (如花粉处理技术) 的发展使化学试剂进行大量处理成为可能也更为方便。筛选定向化——许多突变是随机的,但在诱变中或诱变后针对生理、生化及分子背景较为清楚的性状设计选择压,有目的地筛选易受环境影响的基因的突变或组成型表达的突变基因,然后再进行子代性状的筛选,无疑将提高突变体的选出率。这不但有效避免了无目的地在大量后代群体中筛选突变体从而减小了育种者的工作量、缩短了筛选周期,同时也便于突变体获取后的分子鉴定。研究中心欧美化——尽管早期诱变技术于 20 世纪 40 年代由美国一手推荐,但美国等发达国家在随后的数十年中并未参与太多的研究工作,就文献而论,从 20 世纪 60 年代至 90 年代发表的诱变文献看,发展中国家占绝对优势。与分子生物技术密切接合是化学诱变呈现出的另一个显著特点。一些突变的分子检测技术保证在其有效范围内 100% 的突变被检出,这对于突变体的确定至关重要,不仅验证推定突变体的真实性,还有利于检出基因的隐性突变,即受检植株并未表现但基因中业已存在的突变类型,以利指导突变筛选工作,提高筛选效率。

总之,化学诱变技术无疑已显示出它的意义,随着各种技术的进步,它的重要性必将得到进一步的认同。

### 参考文献

- 1 Harten, A. M. Van, Mutation Breeding, Cambridge University Press, ISSN 0 521 47074 9, 1998
- 2 翟虎渠. 应用数量遗传 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2001. 19 ~ 20.
- 3 Neuffer M G Induction of genetic variability. In: Walden D B. Maize Breeding and genetic New York: John and Sons, Inc.,

- 1978, 579 - 600.
- 4 Walbot b., Maize mutants for the 21 st century. The plant cell, 1991, 3: 851 - 856
  - 5 Subhash K, EMS - induced lincomycin resistance in red pepper, In Vitro Cellular and Development Bio Plant, 1997: 33 (4): 285 - 287.
  - 6 Wisman, E, Koomneef M., Zabel P, The Potential use of the Adh - 1 null mutation in selecting rare transposons in a cross with "mutable" Adh - 1 + tomato lines is discussed M - G - G - Mol - Gen - Genet Berlin, W. GE: Springer international, 1991, 226 (1): 120 - 128
  - 7 Santes DM, Rijo J, Jacobs M, Approaches for the isolation of Arabidopsis adh1 regulatory mutant allyl alcohol selection, Sussian Journal of Plant Phyciology, 2003, 50 (6): 762 - 773.
  - 8 Jander G, Baerson S R. Plant cell tissue and organ culture, 2004, 77 (1): 103 - 106
  - 9 R. G. H. Cotton Mutation detection: a practical approach[M]. New York; oxford University Press
  - 10 Wong, Lee Jun C, et al detection of mitochondrial DNAmutations using temporal temperature gradient gel electrophoresis electrophoresis 2004, 25 (15): 2 602 - 2 610

## 水稻直立穗型研究进展与应用前景

王嘉宇 徐正进 张世春

(沈阳农业大学 辽宁沈阳 110161)

**摘要:**穗部性状差异常常是引起不同水稻品种产量和米质差异的主要原因,以往的研究多集中于对穗部性状间及其与其它性状关系的研究,对于穗型缺乏深入的研究。鉴于穗型与群体的构成和产量密切相关,本文综述了近年来水稻不同穗型品种间的主要研究结果,围绕穗型,从遗传、群体生态条件、生理生化特性等方面进行了比较分析,并探讨了穗型在水稻超高产育种中的应用前景。

**关键词:** 水稻 穗型 生理生态特性

以前关于水稻超高产株型的研究多注重对植株的茎秆、叶鞘、叶片等性状,而对穗型的研究较少。随着超高产株型研究的深入,特别是 20 世纪 80 年代初,辽宁省育成了著名直立穗型品种辽粳 5 号,并在生产上大面积推广应用,使产量大幅度增加。此后,直立穗型品种层出不穷,同时种植面积也不断扩大。直立穗型水稻品种的出现及其增产效应,使人们开始重视对穗型的研究及利用,并从遗传、生理、生态和解剖等多方面展开研究,取得了长足的进展。直立穗型可能是继矮化和理想株型后水稻株型适应高产更高产要求的又一重要形态变化<sup>[1]</sup>。本文着重从遗传、生理生态等角度综述这方面的研究进展。

### 1 穗型的遗传

收稿日期: 2005-04-29.

作者简介:王嘉宇(1976~),男,在读博士研究生;主要从事水稻生理生态及遗传育种研究。

#### 1.1 穗型的划分

由于划分角度的不同,穗型划分标准也不相同,在生产上常常有紧穗或密穗、散穗和半散穗之分;根据产量构成因素可分为穗数型(多穗型)、穗重型(大穗型)和穗粒兼顾型;根据水稻品种的单穗重(穗粒数与粒重的乘积)作为划分标准,将水稻划分为重穗型(单穗重 > 5 g)、中穗型(单穗重为 3 ~ 5 g)和轻穗型品种(单穗重 < 3 g)<sup>[2]</sup>。依据穗重划分穗型的标准因生态条件和品种类型的不同,划分标准也不相同<sup>[3]</sup>。根据二次枝梗上的小穗在穗轴上的节位分布,把水稻穗型分为五类:下位优势、偏下位优势、中势优势、偏上位优势、上位优势穗型<sup>[4]</sup>。由于水稻穗不同时期弯曲程度不同,是一个动态变化的性状,而且与穗颈的弯曲程度有密切关系,并且在结实中期穗弯曲程度相对稳定,品种间差异明显,对群体光能的影响最大,因此采用齐穗后 15 d 左右的颈穗弯曲度(剑叶叶枕到穗尖的连线与茎秆延长线的夹角)将水稻划分为 3 种穗型,即直立穗型(颈穗弯曲度小于 40°)、半直立穗型(颈穗弯曲度在 40°~ 50°之间)和弯曲穗型(颈穗弯曲度大于 50°)<sup>[5-7]</sup>。本文所提及穗型即按此方法划分。

#### 1.2 穗型的遗传

通过对辽宁的直立穗品种研究发现,直立穗性状受一对显性核主效基因或加性基因控制,并可能受微效基因的影响,直立穗型相对弯曲穗型为显性<sup>[8-10,12]</sup>。另有研究表明,直立穗型相对弯曲穗型是一种隐性性状,受单一的隐性核基因控制<sup>[11]</sup>。也有研究认为,直立穗型