

赵庆勇, 陈 涛, 赵春芳, 等. 粳稻穗发芽的品种(系)间差异及其影响因素分析[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(3): 481-486.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2017.03.001

## 粳稻穗发芽的品种(系)间差异及其影响因素分析

赵庆勇, 陈 涛, 赵春芳, 梁文化, 赵 凌, 姚 姝, 周丽慧, 朱 镇, 张亚东, 王才林

(江苏省农业科学院粮食作物研究所, 江苏省优质水稻工程技术研究中心/国家水稻改良中心南京分中心, 江苏 南京 210014)

**摘要:** 为了明确不同类型粳稻品种穗发芽的表现特性及其影响因素, 利用 2016 年 9-10 月江苏遭遇多次连阴雨的特殊条件, 调查了近年来江苏省农业科学院育成的 42 个粳稻新品种(系)和 98 个江苏、山东、浙江等省育成的粳稻品种的穗发芽情况, 并对影响穗发芽的相关性状进行调查分析。结果表明, 粳稻品种的穗发芽率存在明显的品种(系)间差异, 大部分品种(系)的穗发芽率较低, 但也存在穗发芽率较高的品种(系)。不同生育期类型品种(系)的平均穗发芽率存在显著差异, 中熟中粳稻最高, 晚粳稻最低, 迟熟中粳稻居中, 但同一生育期品种(系)间穗发芽率的变异系数均较大。同一品种(系)先后 2 次调查的穗发芽率差异均达显著或极显著水平, 中粳稻品种第 2 次调查穗发芽率的提高程度远远高于晚粳稻品种。穗发芽率与叶穗位差、每穗总粒数呈显著或极显著正相关, 而与播种到抽穗的天数和结实率呈显著或极显著的负相关。水稻品种的穗发芽除了受遗传因素控制外, 主要与种子的成熟度和造成穗发芽的温度湿度条件有关。

**关键词:** 粳稻; 穗发芽; 种子成熟度; 温湿度

**中图分类号:** S511.2<sup>+</sup>2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2017)03-0481-06

## Varietal difference of pre-harvest sprouting and its influencing factors in rice

ZHAO Qing-yong, CHEN Tao, ZHAO Chun-fang, LIANG Wen-hua, ZHAO Ling, YAO Shu, ZHOU Li-hui, ZHU Zhen, ZHANG Ya-dong, WANG Cai-lin

(Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Jiangsu High Quality Rice R&D Center/Nanjing Branch of China National Center for Rice Improvement, Nanjing 210014, China)

**Abstract:** Pre-harvest sprouting and its influencing traits of 42 *japonica* rice varieties (lines) bred by Jiangsu Academy of Agricultural Sciences in recent years and 98 *japonica* rice varieties (lines) registered in Jiangsu, Shandong and Zhejiang provinces under continuous rainy weather conditions were investigated from September to October of 2016. The pre-harvest sprouting rate varied in *japonica* rice varieties (lines). Most of the varieties (lines) showed low sprouting rates. Among varieties (lines) with different growth durations, the

highest pre-harvest sprouting rate was seen in middle maturing medium *japonica* rice, the lowest in late *japonica* rice, and the late maturing medium *japonica* rice was in between. For the same variety (line), the pre-harvest sprouting rate was significantly different in two investigations performed at two growth stages. In the second survey, the pre-harvest sprouting rate of medium *japonica* rice was higher than that of late *japonica* rice. The pre-harvest sprouting rate was positively correlated with height differ-

收稿日期: 2017-02-07

**基金项目:** 江苏省农业科技自主创新基金项目 [CX(13)5001]; 江苏省科技支撑计划项目 (BE2015335); 现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-01-47); 南方稻区超级粳稻高效育种技术与新品种选育 (201403002-5-1)

**作者简介:** 赵庆勇 (1982-), 男, 山东泰安人, 硕士, 副研究员, 主要从事水稻新品种选育工作。 (E-mail) qingyong2001@163.com

**通讯作者:** 王才林, (E-mail) clwang@jaas.ac.cn

ence between the top of flag leaf and panicle and total grain number per panicle, but significantly negatively correlated with days from sowing to heading and seed-setting rate. In addition to genetic factors, the pre-harvest sprouting of rice varieties (lines) was primarily related to maturity of seeds and temperature and humidity conditions.

**Key words:** japonica rice; pre-harvest sprouting; seed maturity; temperature and humidity

水稻穗发芽是指灌浆中后期在遇到连日阴雨且温度适宜条件下,穗上稻谷在收获前发生萌芽(Pre-harvest sprouting, PHS)的现象<sup>[1-2]</sup>。水稻穗发芽不仅影响水稻的产量,还会严重降低稻谷的品质和种子质量<sup>[3-5]</sup>。对水稻穗发芽,前人已从生理特性<sup>[6-13]</sup>、影响因素<sup>[1,14]</sup>、鉴定方法<sup>[15-17]</sup>、防治措施<sup>[18-23]</sup>和遗传控制<sup>[24-26]</sup>等方面开展研究。中国南方杂交水稻制种中,赤霉素的广泛使用和收获季节的高温高湿常造成穗发芽<sup>[5,11]</sup>,因而以往对杂交稻制种不育系的穗发芽特性和控制措施的研究较多<sup>[10-12,19-23]</sup>,而对常规粳稻穗发芽的研究较少<sup>[16]</sup>。

2016 年 9-10 月,苏浙皖沪地区遭遇多次连续阴雨,造成粳稻品种普遍出现不同程度的穗发芽,早熟品种甚至出现二次穗发芽高峰。为了明确不同类型粳稻品种穗发芽的表现特性及其影响因素,本研究利用 2016 年 9-10 月江苏遭遇多次连阴雨的特殊条件,对近年来江苏省农业科学院育成的粳稻新品种(系)和江苏、山东、浙江等省育成的粳稻品种的穗发芽情况进行调查,并对影响穗发芽的相关性状进行调查分析。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试材料包括近年来江苏省农业科学院育成的粳稻新品种(系)42 个和江苏、山东、浙江等省育成的粳稻品种 98 个。

### 1.2 试验方法

供试材料种植于江苏省农业科学院南京试验基地,2016 年 5 月 11-13 日播种,6 月 10-11 日移栽,株行距 27 cm×13 cm,每 666.7 m<sup>2</sup>1.9×10<sup>4</sup>穴,每穴 3~4 苗。每 666.7 m<sup>2</sup>施用 N、P、K 含量均为 15% 的复合肥 25.0 kg 作基肥,移栽后 7 d 和 15 d 每 666.7 m<sup>2</sup>分别施用尿素 12.5 kg 和 10.0 kg 作分蘖肥,叶龄余数 3 左右时每 666.7 m<sup>2</sup>施用尿素 10.0 kg 作穗肥,其余管理与一般生产大田相同。

### 1.3 生长期气候条件

试验材料移栽后正值梅雨季节,雨水较多。尤其

是 6 月下旬至 7 月中旬,雨量较多,7 月 4 日 1 天的降雨量超过 150 mm,水稻虽然返青快,但分蘖发生缓慢,苗体相对较弱。但 7 月中旬至 8 月底,天气晴好,气温高,光照足,有利于烤田、控制无效分蘖,感温性强的品种抽穗期明显提早。9 月 16-21 日、9 月底-10 月初连续阴雨,造成早熟品种穗发芽。10 月 6 日以后至 10 月底又出现连续阴雨天气,造成早熟品种二次穗发芽,部分迟熟品种也出现穗发芽。

### 1.4 性状调查与分析

分别于 10 月 7 日和 10 月 31 日每个品种随机选择 10 株,调查供试品种(系)的穗发芽率、穗粒结构、株高、穗长、着粒密度、剑叶长、剑叶角、穗角、叶穗位差等性状。剑叶角表示叶片的披垂度,为剑叶叶尖与剑叶基部的连线与茎秆的夹角。穗角表示稻穗的直立性,为穗顶与穗颈节的连线与茎秆的夹角。叶穗位差表示剑叶与稻穗的相对位置,为剑叶与稻穗顶部的高度差。叶穗位差越大,表示剑叶越长,表现为禾下穗,反之,则表现为穗上位。以 10 个单株的平均值作为各品种的表型值。按莫惠栋介绍的方法<sup>[27]</sup>对数据进行相关性分析,用 LSD 法进行多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同品种(系)间穗发芽的差异

从表 1 可知,140 个品种(系)的穗发芽率呈连续的偏态分布,穗发芽率低的品种(系)明显居多。穗发芽率为 0~10.0% 的品种最多,占 58.6%,其中没有穗发芽的品种(系)39 个,占 27.9%。在穗发芽率 40.1%~50.0% 处有一小峰,表明穗发芽率存在明显的品种间差异,绝大部分品种(系)的穗发芽率较低,但也存在穗发芽率较高的品种(系)。

### 2.2 不同抽穗期品种(系)穗发芽的差异

根据抽穗期的早晚,将 140 个品种(系)分为早(08-05 至 08-15 抽穗)、中(08-16 至 08-25 抽穗)、晚(08-26 至 09-10 抽穗)3 个类型,相当于江苏省水稻生产上的中熟中粳、迟熟中粳和晚粳 3 种生态类型,3 类品种(系)分别有 30 个、74 个和 36 个。分别统计 3 类品种(系)的穗发芽率,结果(表 2)表明,不同

抽穗期的品种(系)穗发芽率存在显著差异,抽穗越早的品种(系)穗发芽率越高,随着抽穗期的推迟,穗发芽率明显下降。中熟中粳稻的平均穗发芽率最高,而晚粳稻的平均穗发芽率最低,迟熟中粳稻的平均穗发芽率居中。但同一生育期类型品种(系)间穗发芽率的变异系数均较大,每类中都有穗发芽率为0的品种(系),中熟中粳中穗发芽率为0的品种(系)数最少,只有1个;迟熟中粳中穗发芽率为0的品种(系)数有15个;晚粳中穗发芽率为0的品种(系)数最多,为23个(表2)。

表2 不同抽穗期品种(系)穗发芽率比较

Table 2 Comparison of pre-harvest sprouting rate among varieties with different heading dates

抽穗期	品种(系)数	平均穗发芽率(%)	变异系数(%)	最低穗发芽率(%)	最高穗发芽率(%)	穗发芽率为0的品种(系)数
08-05至08-15	30	29.5	45.5	0	56.6	1
08-16至08-25	74	10.3	64.6	0	47.6	15
08-26至09-10	36	0.7	41.1	0	13.9	23

3个抽穗期类型,相当于江苏省水稻生产上的中熟中粳(08-05至08-15抽穗)、迟熟中粳(08-16至08-25抽穗)和晚粳(08-26至09-10抽穗)3种生态类型。

2.3 同一品种不同时期穗发芽的差异

由于2016年10月6日以后至10月底又出现连续阴雨天气,造成早熟品种二次穗发芽,迟熟品种

表1 不同粳稻品种(系)穗发芽率分布

Table 1 Distribution of pre-harvest sprouting rate in different japonica varieties(lines)

穗发芽率(%)	品种数	所占比例(%)
0~10.0	82	58.6
10.1~20.0	24	17.1
20.1~30.0	15	10.7
30.1~40.0	6	4.3
40.1~50.0	10	7.1
50.1~60.0	3	2.1

也出现穗发芽。选择13个代表性品种于10月31日再次进行取样调查,结果见表3。

表3 相同品种不同调查时期穗发芽的差异

Table 3 Difference of pre-harvest sprouting rate of the same variety investigated at two growth stages

品种(系)	抽穗期(月-日)	每穗实粒数	每穗总粒数	结实率(%)	10月7日发芽率(%)	10月31日发芽率(%)	差异(%)
徐稻3号	08-17	119	144	82.7	5.9	57.8	51.9**
南粳0112	08-18	134	181	74.2	21.2	62.5	41.3**
南粳3015	08-23	158	171	92.7	2.2	54.5	52.3**
扬育粳2号	08-26	175	190	92.1	0.0	18.7	18.7**
南粳51	08-26	151	159	95.6	2.0	29.2	27.1**
南粳3014	08-27	167	177	94.6	0.5	12.5	12.0**
平均		151	170	89	5.3	39.2	33.9
南粳5055	08-24	164	182	89.7	1.2	2.7	1.6*
宁5913	08-25	215	234	91.6	2.8	3.6	0.8*
武运粳23	08-26	191	198	96.2	0	5.7	5.7**
宁4924	08-27	194	213	91.1	0.2	1.0	0.9*
南粳4140	08-29	200	210	95.1	0	7.4	7.4**
宁5920	09-01	237	268	88.4	0	2.9	2.9*
南粳46	09-07	169	186	90.8	0	0	0
平均		196	213	92	0.6	3.3	2.7

\*、\*\* 分别表示差异达0.05和0.01显著水平。

从表 3 可知,调查的 13 个品种(系)中,除了南粳 46 第 2 次调查仍未出现穗发芽以外,其余 12 个品种(系)均有不同程度的穗发芽,且与第 1 次穗发芽的差异均达显著或极显著水平。13 个品种(系)中,6 个为中粳类型,包括 2 个中熟中粳和 4 个迟熟中粳,7 个为晚粳类型,包括 5 个早熟晚粳和 2 个中熟晚粳。中粳类型品种(系)第 2 次调查的穗发芽率比第 1 次提高 33.9 个百分点,而晚粳类型品种第 2 次调查的穗发芽率只比第 1 次提高了 2.7 个百分点,中粳类型品种第 2 次调查的穗发芽率的提高程度远远高于晚粳类型品种。

表 4 穗发芽率与其他性状间的相关系数

Table 4 Correlation coefficients between pre-harvest sprouting rate and other characters

品种(系)	播抽期	株高	穗长	穗颈长	穗数	每穗总粒数	每穗实粒数	结实率	千粒质量	穗质量	单株粒质量	着粒密度	剑叶长	剑叶角	穗角	叶穗位差
42 个新品种(系)	-0.52 **	0.22	0.05	0.14	0.30	-0.07	-0.29	-0.31 *	0	-0.30	0.01	-0.10	-0.16	0.11	-0.09	0.31 *
98 个品种	-0.67 **	-	-	-	-	0.23 *	-0.13	-0.35 **								

播抽期为播种到抽穗的天数; \*、\*\* 分别表示相关性达 0.05 和 0.01 显著水平。

表明,水稻品种的穗发芽率与播种到抽穗天数的相关性最密切。而穗发芽率与播种到抽穗天数相关的本质反映的是穗发芽率与抽穗后天数的关系。将穗发芽率与抽穗后天数的散点图拟合曲线表现为开口向上的二次曲线关系,其决定系数为 0.424 2 (图 1)。根据曲线方程  $Y = 0.050 4x^2 - 3.053 2x + 42.767 0$ ,求得该曲线的顶点坐标为 (30.29, -3.47)。由于穗发芽率不可能为负值,求得  $Y=0$  时,  $x$  的解为 38.59。表明试验品种(系)在抽穗后平均 39 d 即具备穗发芽能力。

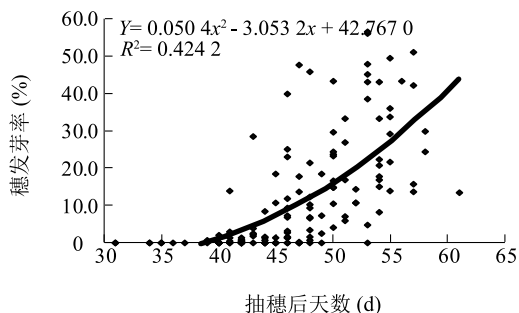


图 1 穗发芽率与抽穗后天数的关系

Fig. 1 Relationship between pre-harvest sprouting rate and days after heading

## 2.4 穗发芽与其他性状间的关系

对 42 个新品种(系)和 98 个品种的穗发芽率与农艺性状、株型性状和产量性状进行相关性分析结果(表 4)表明,穗发芽率与播种到抽穗的天数呈极显著的负相关,与结实率也呈显著或极显著的负相关,与叶穗位差呈显著正相关。在 98 个品种中,穗发芽率与每穗总粒数呈显著正相关。此外,在 42 个新品种(系)中,穗发芽率与穗数的正相关和与穗重的负相关接近显著水平( $r=0.30$ )。穗发芽率与其他性状间的相关系数均未达到显著水平。

## 3 讨论

### 3.1 不同水稻品种(系)穗发芽的差异

水稻品种的穗发芽受遗传和环境两方面的控制。因此,不同水稻品种穗发芽的差异,首先与品种是否携带穗发芽抗性基因有关。已有研究结果表明,水稻的穗发芽主要与种子休眠性有关,容易穗发芽的品种是由于种子缺乏休眠性所致,而休眠性强的品种对穗发芽有一定的抗性<sup>[28-31]</sup>。控制种子休眠的主要是植物激素 ABA<sup>[32]</sup>, *VP1* 和 *ABI3* 是在 ABA 应答反应中起重要作用的 2 个同源基因<sup>[33-34]</sup>。韦飞严等<sup>[35]</sup>的研究结果证明,桂 R106 和深 97B 中 *OsVP1* 基因表达水平高于冈 46B,因而对穗发芽的抗性强于冈 46B。高永峰等<sup>[25]</sup>的研究结果则表明,通过 RNA 干涉水稻 *OsVP1* 能够诱发水稻的穗发芽。不同研究者利用不同水稻群体已定位了 20 多个穗发芽相关 QTL<sup>[36-39]</sup> 和 70 多个休眠性基因/QTL<sup>[40-49]</sup>,其分布遍及水稻的 12 条染色体。在不同的群体中检测到位置基本一致的抗穗发芽 QTL 和休眠性 QTL。穗发芽基因/QTL 尚未进行精细定位和克隆,休眠性 QTL 已精细定位了 3 个,分别是位于第 3 染色体短臂上的 *Sdr1*、第 12 染色体长臂上的



*qSD12* 和第 7 染色体长臂上的 *Sdr4*<sup>[50-52]</sup>, 其中 QTL *Sdr4* 已被克隆。

本研究利用 2016 年 9-10 月份出现有利于穗发芽的多次连阴雨天气条件, 对本单位近年来育成的和江苏、山东、浙江等省审定的粳稻新品种(系)的穗发芽率进行调查分析, 结果表明, 140 个粳稻品种(系)的穗发芽率存在明显的品种间差异, 其分布范围为 0~56.6%, 绝大部分品种的穗发芽率较低, 其中 39 个品种(系)没有出现穗发芽。但也存在少数穗发芽率较高的品种(系), 表明这些品种(系)携带的穗发芽抗性或休眠性基因/QTL 有很大差异。因此, 有必要对不同品种(系)的穗发芽抗性或休眠性基因/QTL 进行鉴定, 明确不同品种(系)的基因型, 为通过分子标记辅助选择培育抗穗发芽品种提供参考依据。

### 3.2 影响水稻品种(系)穗发芽的因素

影响穗发芽的主要因素除了遗传基因以外, 主要与种子的成熟度和温度、湿度、光照、养料等环境条件有关<sup>[1]</sup>。种子的成熟度是影响穗发芽和种子休眠的内在因素。一般从灌浆期开始, 种子的成熟度越高, 休眠性越弱, 发芽能力越强。温度、湿度、光照等则为影响穗发芽和种子休眠的外部环境。对于一个品种而言, 具备发芽的内在因素以后, 只要遇到适宜发芽的温湿度条件就会发芽。

本研究对不同生育类型品种(系)平均穗发芽率进行分析, 结果表明中熟中粳稻的平均穗发芽率最高, 晚粳稻最低, 迟熟中粳稻居中。说明品种(系)生育期对穗发芽具有显著影响。中熟中粳稻在南京地区均于 8 月 15 日前抽穗, 成熟度较好, 因此穗发芽率较高; 而晚粳稻在 8 月底抽穗, 穗发芽相对较轻。10 月 7 日和 10 月 31 日先后 2 次对 13 个品种(系)穗发芽率调查的结果表明, 第 2 次调查的穗发芽率显著高于第 1 次, 且越是早熟的品种(系)第 2 次调查的穗发芽率与第 1 次的差异越大。相关分析结果表明, 穗发芽率与播种到抽穗的天数呈负相关, 与抽穗后天数呈正相关。根据穗发芽率与抽穗后天数的散点图拟合的二次曲线求得供试品种(系)抽穗后 39 d 即具备穗发芽能力。此外, 穗发芽率与叶穗位差、每穗总粒数也呈显著正相关, 而与结实率呈显著或极显著的负相关。这些结果都表明, 水稻品种的穗发芽除了受遗传因素控制以外, 主要与种子的成熟度和造成穗发芽的温度、湿度及营养条件有关。抽穗越早的品种, 抽穗后时间越长, 其成

熟度越高, 因而穗发芽率也越高。叶穗位差为剑叶与稻穗顶部的高度差。叶穗位差越大, 表示剑叶越长, 表现为禾下穗, 穗上易积水, 湿度大, 容易穗发芽; 反之, 则表现为穗上位, 穗易干燥, 不易穗发芽。每穗粒数越多, 穗上也易积水, 湿度大, 容易穗发芽。2016 年 7 月下旬至 8 月中旬气温较高, 造成部分早熟品种结实率降低, 植株体内碳水化合物较多, 表现为穗发芽率较高, 这可能是穗发芽率与结实率呈显著负相关的原因。

### 参考文献:

- [1] 张 静, 林泽川. 水稻种子穗发芽与休眠性遗传研究进展[J]. 核农学报, 2013, 27(8): 1136-1142.
- [2] 王 熹, 谭 红. 外源 ABA 对杂交水稻制种 F<sub>1</sub> 穗芽的抑制效应[J]. 作物学报, 2000, 26(1): 59-64.
- [3] 黄艳玲, 申广勤, 石扬娟, 等. 穗发芽深度对早稻米品质和 RVA 谱特征值的影响研究[J]. 中国农学通报, 2008, 24(7): 119-122.
- [4] 马良勇, 杨长登. 早稻穗发芽对水稻产量和米质的影响[J]. 中国稻米, 2004, 10(1): 15-16.
- [5] 黄四齐, 周宗岳. 郴州地区 1994 年杂交水稻制种减产原因分析及对策探讨[J]. 杂交水稻, 1995(6): 17-20.
- [6] 杨 浚, 陆建飞, 俞炳泉. 水稻穗发芽与籽粒内可溶性糖和  $\alpha$ -淀粉酶活性的品种差异[J]. 南京农业大学学报, 1991, 14(1): 17-21.
- [7] 李 霞, 宋一鸣, 程凤娟. 杂交水稻制种过程中谷粒内源激素含量的动态变化[J]. 中国农学通报, 2016, 32(15): 102-106.
- [8] 朱旭东, 单军祥, 方洪民, 等. 水稻不同品种的穗发芽及其对外源激素的反应[J]. 植物遗传资源学报, 2003, 4(3): 238-241.
- [9] 廖宇静, 向立群. 抑制剂对不育系岗 46 及 F<sub>1</sub> 种子萌发中淀粉酶活性的分析[J]. 西南农业大学学报, 1999, 21(2): 149-153.
- [10] 廖泳祥, 黄 静, 高 梅, 等. 水稻制种中杂交种子穗发芽生理特性研究[J]. 核农学报, 2009, 23(5): 864-867.
- [11] 涂娥英, 肖层林. 杂交水稻种子特征特性研究[J]. 杂交水稻, 1995(3): 15-18.
- [12] 胡伟民, 马华升, 樊龙江, 等. 杂交水稻制种不育系穗上发芽特性[J]. 作物学报, 2003, 29(3): 441-446.
- [13] 张桂莲, 张顺堂, 童佳丽, 等. 水稻种子休眠生理特性研究[J]. 中国农学通报, 2011, 27(27): 65-69.
- [14] 严亚艳, 周 龙. 气象因子对水稻种子发芽率的影响[J]. 上海农业科技, 2015(4): 65.
- [15] 廖泳祥, 郑 成, 高 梅, 等. 杂交水稻制种不育系穗发芽抗性鉴定方法研究[J]. 杂交水稻, 2009(4): 22-23.
- [16] 楼坚锋, 姚丹青, 陈银华, 等. 不同粳稻品种穗发芽抗性及其鉴定方法初探[J]. 上海农业学报, 2013, 29(5): 119-121.
- [17] 赵 明. 水稻收获时休眠性(穗发芽抗性)的鉴定、遗传与育种应用[D]. 南京: 南京农业大学, 2004.
- [18] 廖宇静. 抑制剂对灌浆期淀粉酶幼胚及穗发芽影响研究[J]. 西南农业大学学报, 2002, 24(3): 271-274.

- [19] 李文红. 杂交水稻不育系穗发芽防治技术探讨[J]. 种子世界, 2002(9): 30-31.
- [20] 李慈厚. 制种稻穗发芽粒性损失及其调控技术研究[J]. 种子, 1998(4): 31-33.
- [21] 马华升. 穗萌抑制剂在杂交水稻制种中的应用[J]. 中国稻米, 1995, 1(5): 8.
- [22] 林 斌. 抗穗萌剂抑制杂交水稻种子穗发芽的初报[J]. 种子, 1990(3): 27-32.
- [23] 胡 晋. 多效唑抑制杂交水稻种子穗发芽初探[J]. 种子世界, 1989(10): 16-17.
- [24] 谢 坤. 水稻种子休眠性 QTL 的检测与 *qSb-1* 的遗传解析[D]. 南京: 南京农业大学, 2010.
- [25] 高永峰, 刘继恺, 范 晶, 等. 水稻穗发芽调控基因 *OsVPI* 的 RNA 干涉载体构建及遗传转化研究[J]. 中国农业科学, 2010, 43(7): 1321-1327.
- [26] 赵 明, 陆作楣. 籼稻保持系穗发芽抗性的改良[J]. 南京农业大学学报, 2005, 28(3): 1-5.
- [27] 莫惠栋. 农业试验统计[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1992.
- [28] WAN J, NAKAZAKI T, KAWAURA K, et al. Identification of marker loci for seed dormancy in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Crop Science, 1997, 37(6): 1759-1763.
- [29] GAO F, REN G, LU X, et al. QTL analysis for resistance to pre-harvest sprouting in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Breeding, 2008, 127(3): 268-273.
- [30] SESHU D V, SORRELLS M E. Genetic studies on seed dormancy in rice[M]. IRRI, Philippines: Rice Genetics, 1986: 369-382.
- [31] LI C D, NI P X, MICHAEL F, et al. Genes controlling seed dormancy and pre-harvest sprouting in a rice-wheat-barley comparison [J]. Functional and Integrative Genomics, 2004, 4: 84-93.
- [32] LEUNG J, GIRAUDAT J. Abscissic acid signal transduction[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1998, 49: 199-222.
- [33] HOECKER U, VASIL I K, MCCARTY D R. Integrated control of seed maturation and germination programs by activator and repressor functions of Viviparous-1 of maize[J]. Genes and Development, 1995, 9: 2459-2469.
- [34] HATTORI T, VASIL V, ROSENKRANS L, et al. The Viviparous-1 gene and abscissic acid activate the C1 regulatory gene for anthocyanin biosynthesis during seed maturation in maize [J]. Genes and Development, 1992, 6: 609-618.
- [35] 韦飞严, 田继微, 孟祥伦, 等. 水稻穗萌抗性与 *OsVPI* 基因启动子序列及其表达水平的关系[J]. 杂交水稻, 2015, 30(6): 59-63.
- [36] DONG Y, TSUZUKI E, KAMIUNTEN H, et al. Identification of quantitative trait loci associated with pre-harvest sprouting resistance in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Field Crops Research, 2003, 81(2/3): 133-139.
- [37] 陈海生, 陶龙兴, 王 熹, 等. 水稻穗芽相关性状的 QTL 定位 [J]. 中国水稻科学, 2006, 20(3): 253-258.
- [38] GAO F, REN G, LU X, et al. QTL analysis for resistance to pre-harvest sprouting in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Breeding, 2008, 127(3): 268-273.
- [39] HORI K, SUGIMOTO K, NONOUE Y, et al. Detection of quantitative trait loci controlling pre-harvest sprouting resistance by using backcrossed populations of japonica rice cultivars [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120(8): 1547-1557.
- [40] LIN S Y, SASAKI T, YANO M. Mapping quantitative trait loci controlling seed dormancy and heading date in rice, *Oryza sativa* L., using backcross inbred lines [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1998, 96(8): 997-1003.
- [41] CAI H W, MORISHIMA H. Genomic regions affecting seed shattering and seed dormancy in rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 100(6): 840-846.
- [42] MIURA K, LIN S, YANO M, et al. Mapping quantitative trait loci controlling seed longevity in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 104(6): 981-986.
- [43] CAI H, MORISHIMA H. QTL clusters reflect character associations in wild and cultivated rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 104(8): 1217-1228.
- [44] 江 玲, 曹雅君, 王春明, 等. 利用 RIL 和 CSSL 群体检测水稻种子休眠性 QTL [J]. 遗传学报, 2003, 30(5): 453-458.
- [45] 唐九友, 江 玲, 王春明, 等. 水稻种子休眠性 QTL 定位及其对干热处理的响应 [J]. 中国农业科学, 2004, 37(12): 1791-1796.
- [46] GU X Y, KIANIAN S F, FOLEY M E. Multiple loci and epistases control genetic variation for seed dormancy in weedy rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Genetics, 2004, 166(3): 1503-1516.
- [47] GUO L, ZHU L, XU Y, et al. QTL analysis of seed dormancy in rice [J]. Euphytica, 2004, 140(3): 155-162.
- [48] LU B, XIE K, YANG C, et al. Genetic analysis of two weak dormancy mutants derived from strong seed dormancy wild type rice N22 (*Oryza sativa* L.) F [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2011, 53(5): 338-346.
- [49] MARZOUGUI S, SUGIMOTO K, YAMANOUCI U, et al. Mapping and characterization of seed dormancy QTLs using chromosome segment substitution lines in rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(5): 893-902.
- [50] XIE K, JIANG L, LU B Y, et al. Identification of QTLs for seed dormancy in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Breeding, 2011, 130(3): 328-332.
- [51] TAKEUCHI Y, LIN S Y, SASAKI T, et al. Fine linkage mapping enables dissection of closely linked quantitative trait loci for seed dormancy and heading in rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 107(7): 1174-1180.
- [52] GU X Y, LIU T, FENG J, et al. The *qSD12* underlying gene promotes abscissic acid accumulation in early developing seeds to induce primary dormancy in rice [J]. Plant Molecular Biology, 2010, 73(1): 97-104.

(责任编辑: 陈海霞)