西北农业学报 2018,27(1):43-51
Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica doi: 10.7606/j.issn.1004-1389.2018.01.007

网络出版日期:2018-01-12
网络出版地址:http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1220.S.20180112.0934.016.html

粳稻优势生态型不同世代恢复系的恢复效果

王 坚,刘 炜
(宁夏农林科学院 农作物研究所,宁夏永宁 750105)

摘 要 利用粳型优势生态型台湾粳'嘉农428'和'嘉农育251'为受体材料,粳稻骨干恢复系'C418'为供体材料,连续回交到 BC_1F_1 和 BC_2F_1 代,选择具有恢复基因的植株与不育系'秋光A''宁粳16A''216A''552A''宁粳23A''宁粳24A'和'花43A'测交,F_1 代均表现出一定的杂种优势,超对照优势最高达62.0%,超对照优势10%的比例最高达71.0%。BC_1F_1 代与各不育系杂交 F_1 较 BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1 有更高的单株产量,有效穗数多,每穗粒数多。BC_1F_1 代具有更高的配合力,与各不育系杂交 F_1 杂种优势更明显。

关键词 优势生态型;回交;杂交粳稻;杂种优势;遗传效应
中图分类号 S511 **文献标志码** A **文章编号** 1004-1389(2018)01-0043-09

杂交稻是利用两个遗传背景不同的亲本进行杂交,其杂交种在生活力、适应性、生殖力、生长势、抗逆性以及产量、品质等方面或整体水平上表现出优于两个亲本,杂交稻在生产中已被广泛利用。杂交粳稻通过"籼粳架桥"实现粳稻三系配套,在生产中推广应用[1]。但由于粳稻亲本间遗传基础狭窄,恢复系遗传基础贫乏、亲本老化,不育系不育细胞质比较单一,不育系和恢复系间遗传差异小、类型相似,缺乏遗传多样性,导致杂种优势不明显,在产量上难以大幅度超越常规粳稻[2]。邱福林等[3]认为北方杂交粳稻骨干亲本遗传差异有70%相似。杂种优势群是遗传基础丰富、共祖关系密切、主要特征特性趋向相近和一般配合力较强的自交系类群,群内无明显的杂种优势,而群之间可能获得强优势组合,可以有效拓宽亲本间的遗传基础,提高杂种优势。在杂交玉米育种中,利用配合力和分子标记对杂种优势群划分[4-8],通过不同群杂交获得大面积推广品种[9-10]。谷子[11]、小麦[12-13]和油菜[14]等作物也利用杂种优势群来拓宽亲本间的遗传基础,提高杂种优势。粳稻通过杂种优势值划分并确定西北粳、台湾粳、日本粳和韩国粳为优势生态型[15-17],将这些优势生态型通过回交转育成恢复系,可以达到丰富粳型杂交稻恢复系的遗传基础。在转育过程中回交代数过多费时费工,配合力也可能下降[18]。如何用最少的回交次数得到最高的配合力,为此在回交选育过程中对不同回交世代与各不育系进行测恢和配合力鉴定,希望通过对回交各世代杂种优势分析,找到回交次数与配合力的关系,为杂种优势群回交转育恢复系提供最佳方案。

1 材料与方法

1.1 材料及种植方式

1.1.1 供试亲本材料 受体材料为粳型优势生态群中的台湾粳'嘉农428'和'嘉农育251',恢复基因的供体材料为'C418';不育系为'秋光A''宁粳16A''216A''552A'、'宁粳23A''宁粳24A'和'花43A',对照为'宁粳41号'。

1.1.2 供试回交材料 以供体材料'C418'为父本,粳型优势生态群台湾粳'嘉农428'和'嘉农育251'为母本,在抽穗期人工去雄授粉,得到 F_1 代种子。再以'嘉农428'、'嘉农育251'为母本与各自 F_1 为父本杂交,得到 BC_1F_1 代种子,继续种植 BC_1F_1 代种子和'嘉农428'、'嘉农育251',在苗期对 BC_1F_1 代植株进行恢复基因分子检测,有恢

收稿日期:2017-06-29 **修回日期**:2017-08-29
基金项目:国家自然科学基金(31160273);宁夏自然科学基金(NZ14185);自治区农业育种专项水稻新品种选育(2013NYY20305)。
第一作者:王 坚,男,副研究员,从事水稻杂种优势利用研究。E-mai:wjzwssd@163.com
通信作者:刘 炜,男,研究员,从事水稻杂种优势利用研究。E-mai:lwzws@163.com

复基因和无恢复基因植株个数卡方检测，选择符合 1∶1 的群体中有恢复基因的植株为父本继续与‘嘉农 428’、‘嘉农育 251’杂交得到 BC_2F_1 代种子。

1.1.3 *供试杂交材料* 以粳型优势生态群台湾粳‘嘉农 428’、‘嘉农育 251’回交的到 BC_1F_1 和 BC_2F_1。在苗期进行恢复基因分子检测，有恢复基因和无恢复基因植株个数卡方检测，选择符合 1∶1 的群体中有恢复基因的植株为父本与不育系‘秋光 A’‘宁粳 16A’‘216A’‘552A’‘宁粳 23A’‘宁粳 24A’和‘花 43A’杂交得到 F_1 代种子。

1.1.4 *种植方式* 2012 年夏季在宁夏开始回交，冬季在三亚加代，到 2015 年将各代杂交种种植于宁夏农林科学院农作物研究所的实验基地，4 月中旬大棚育秧，5 月中旬单株插秧，单株插秧行距 27 cm，株距 10 cm，正常田间管理。

1.2 分子标记引物设计及 PCR 扩增方法

1.2.1 *回交后代的恢复系分子标记辅助选择引物设计* 根据 *Rf1a* 基因位点保持系（*rf1a*/*rf1a*）比恢复系（*Rf1a*/*Rf1a*）缺少 574 bp 的片段，在缺失区域上游设计 Rfa-7F：GGACCGGGG-GATTTTACCTG，下游设计 Rfa-7R：AAC-CCAACTGAGACCATGCC[19]。引物由上海生工生物工程技术服务有限公司合成。

1.2.2 *DNA 的提取和 PCR 扩增* 在水稻 3～4 叶期取新鲜叶片，采用 CTAB 法提取 DNA。PCR 反应总体系体积为 20 μL，其中 10×Buffer（含 Mg^{2+} 15 mmol/L）2 μL，dNTP（各 2.5 mmol/L）1 μL，100 μmol/L 的引物各 0.1 μL，1 U *Taq* 酶，DNA 模板 1 μL，加 ddH_2O 补足 20 μL。PCR 反应程序：94 ℃预变性 5 min；94 ℃变性 30 s，60 ℃退火 30 s，72 ℃延伸 40 s，共 35 个循环；最后 72 ℃延伸 10 min。扩增产物通过 10 g/L 脂糖凝胶电泳，用 Gold-View 核酸染料染色后在紫外灯下观察，并用凝胶成像系统拍照。

1.3 农艺性状测定与育性鉴定

1.3.1 *主要农艺性状的测定* 回交各代材料与各不育系的杂交种和对照，大棚育秧，单株插秧，正常田间管理，成熟后单株带根取样，阴干对各材料的单株产量、株高、有效穗数、千粒质量、穗长、每穗粒数和结实率等主要农艺性状进行单株测定。

1.3.2 *植株育性鉴定方法* 在抽穗期对所有 F_1 代材料进行单株观察，选择未开花的穗套袋。同时取穗用卡诺液固定，再用 I_2-KI 法对各材料进行花粉染色镜检，成熟时逐株考查自交结实率和自然结实率。以花粉可育率作为育性鉴定的主要指标，根据以上调查结果综合评价。花药瘦小、花粉败育和结实率低于 5%的植株为不育株，反之为可育株。可育株数和不育植株个数进行卡方检测，选择符合 1∶1 的群体，在成熟时将可育株单株带根取样，阴干后考种。

1.4 数据处理

超对照优势计算公式：$V=(F_1-CK)/CK\times100\%$，V 为超对照伏势，F_1 为杂交种某一性状值，CK 为对照某一性状值。采用 Excel 2007 对各农艺性状数据进行处理。

2 结果与分析

2.1 恢复基因分离检测

以‘嘉农 428’、‘嘉农育 251’为母本与各自 F_1 为父本杂交，人工去雄，每穗只受同 1 植株父本花粉，得到 BC_1F_1 代种子为一个群体，在苗期用 Rfa-7F/Rfa-7R 引物对群体中每个植株进行 PCR 扩增，检测恢复基因，有恢复基因和无恢复基因植株个数见表 1，按 1∶1 进行卡方检测，χ^2 最大为 0.562 5，所有 $P>0.05$，都符合 1∶1 分离。选取其中一个群体中有恢复基因植株继续为父本，继续与各自受体材料杂交得到 BC_2F_1 代群体，在苗期对群体中每个植株进行恢复基因分子检测，有恢复基因和无恢复基因植株个数，按1∶1 进行卡方检测，结果 χ^2 最大为 0.235 3，所有 $P<0.05$，BC_2F_1 代群体有恢复基因和无恢复基因植株个数仍然都符合 1∶1 分离。

2.2 不同回交世代与各不育系杂种优势

2.2.1 *‘嘉农育 251’不同回交世代与各不育系杂种优势* 以‘C418’为供体，‘嘉农育 251’为受体，连续回交到 BC_1F_1 和 BC_2F_1 代与不育系‘秋光 A’‘宁粳 16A’‘216A’‘552A’‘宁粳 23A’‘宁粳 24A’和‘花 43A’杂交 F_1 代平均单株产量见表 2。由表 2 可以看出，‘嘉农育 251’回交 BC_1F_1 代与各不育系杂交 F_1 代平均单株产量均大于 BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1。BC_1F_1 代中，与‘宁粳 24A’平均单株产最高，‘秋光 A’次之，BC_2F_1代中，与‘552A’平均单株产最高，BC_1F_1 代中与‘宁粳 24A’平均单株产比 BC_2F_1 代与‘宁粳 24A’高 15.27 g，BC_1F_1 和 BC_2F_1 代与‘秋光 A’

的差距也较大(14.24 g),与‘花 43A’和‘552A’的差距较小,分别为 1.94 g 和 2.30 g。就标准差看除‘花 43A’与 BC_1F_1 代杂交 F_1 代单株产量的标准差小于 BC_2F_1 代杂交 F_1 代,其余都是 BC_1F_1 代的 F_1 代的大于 BC_2F_1 代,单株产量最大的其标准差也最大。从变异系数看,多数 BC_1F_1 代的杂交种变异系数大于 BC_2F_1 代的杂交种。BC_1F_1 代与各不育系杂交的 F_1 代群体中除‘宁粳 23A’外,其他各不育系的单株最高产量高于 BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1 代,BC_1F_1 代与‘秋光 A’和‘宁粳 24A’的杂交的 F_1 代单株产量中最高达 118.70 g,BC_2F_1 代只有 75.50 g。就超对照优势看,BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1 代平均单株产量只有‘552A’高于对照,而 BC_1F_1 代与‘秋光 A’‘宁粳 16A’‘216A’‘552A’和‘宁粳 24A’杂交 F_1 代都高于对照。BC_1F_1 代与各不育系杂交 F_1 代超对照植株比例除‘216A’略低于 BC_2F_1 代的单株产量,其余都高于 BC_2F_1 代与这些不育系杂交 F_1 代,超对照 10%的植株比例除‘花 43’也是 BC_1F_1 的杂交种低于 BC_2F_1 的杂交种,其余 BC_1F_1 代与各不育系杂交 F_1 代超对照 10%的植株比例都高与 BC_2F_1。

表 1　*Rf1a* 基因回交分离卡方检测

Table 1　Chi-square testing on *Rf1a* gene backcross and segregation

受体材料 Acceptor material	世代 Generation	无 *Rf1a* 基因 Without *Rf1a* gene	有 *Rf1a* 基因 With *Rf1a* gene	χ^2	*P*
嘉农育 251 Jianongyu 251	BC_1F_1	9	7	0.062 5	0.802 6
		10	13	0.173 9	0.676 7
		15	11	0.346 2	0.556 3
	BC_2F_1	8	10	0.055 6	0.813 7
		11	14	0.160 0	0.689 2
		7	5	0.083 3	0.772 8
嘉农 428 Jianong 428	BC_1F_1	15	12	0.148 1	0.700 3
		6	10	0.562 5	0.453 3
		12	8	0.450 0	0.502 3
	BC_2F_1	10	7	0.235 3	0.627 6
		11	9	0.050 0	0.823 1
		13	10	0.173 9	0.676 7

表 2　‘嘉农育 251’不同回交代数与各不育系杂种优势

Table 2　Yield heterosis between ‘Jianongyu 251’ backcrossed generations and different sterile lines

不育系 Sterile line	回交代数 Backcross generation	单株产量 Yield per plant				超对照优势 Over-contrast heterosis	超对照比例/% Percentage of over-contrast	超对照 10%比例/% Percentage of 10% higher than the contrast
		平均值/g Mean	标准差/g Standard deviation	变异系数/% Coefficient variation	最大值/g Maximum			
秋光 A	BC_2F_1	26.00	8.75	33.7	40.80	−15.3	33.3	24.2
Qiuguang A	BC_1F_1	40.24	24.71	61.4	118.30	31.1	50.0	42.1
宁粳 16A	BC_2F_1	24.58	12.12	49.3	56.60	−19.9	18.4	13.2
Ningjing 16A	BC_1F_1	32.08	13.28	41.4	56.70	4.5	55.0	50.0
216A	BC_2F_1	24.70	10.52	42.6	43.00	−19.5	31.8	22.7
	BC_1F_1	31.56	19.25	61.0	108.00	2.8	30.6	25.0
552A	BC_2F_1	32.63	16.07	49.3	75.50	6.3	43.8	33.3
	BC_1F_1	34.93	18.47	52.9	116.30	13.8	50.6	42.7
宁粳 23A	BC_2F_1	18.93	13.53	71.5	64.20	−38.3	19.4	13.9
Ningjing 23A	BC_1F_1	26.15	14.05	53.7	53.20	−14.8	24.6	21.3
宁粳 24A	BC_2F_1	27.72	10.78	38.9	57.20	−9.7	33.3	18.5
Ningjing 24A	BC_1F_1	42.99	27.00	62.8	118.70	40.0	45.7	28.3
花 43A	BC_2F_1	27.53	14.25	51.8	59.30	−10.3	42.4	36.4
Hua 43A	BC_1F_1	29.47	13.50	45.8	60.00	−4.0	55.6	27.8

2.2.2 ‘嘉农育 428’不同回交世代与各不育系杂种优势 ‘嘉农 428’回交 BC_1F_1、BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1 代平均单株产量见表 3。从表 3 可以看到 F_1 代都表现出一定的杂种优势，超对照优势最高达 62.0%，超对照优势 100%的比例最高达到 71.0%；除‘宁粳 16A’与‘嘉农 428’回交 BC_1F_1 代杂交 F_1 代平均单株产量低于 BC_2F_1 代杂交 F_1 代平均单株产量，其他不育系‘秋光 A’‘216A’‘552A’‘宁粳 23A’‘宁粳 24A’和‘花 42A’与‘嘉农 428’回交 BC_1F_1 代杂交 F_1 代平均单株产量都高于与 BC_2F_1 代杂交 F_1 代平均单株产量。‘嘉农 428’回交 BC_1F_1 代和 BC_2F_1 代与‘秋光 A’和‘宁粳 16A’杂交 F_1 代平均单株产量接近，BC_2F_1 代杂交 F_1 代平均单株产量的标准差和变异系数大于 BC_1F_1 代，其他不育系‘216A’‘552A’‘宁粳 23A’‘宁粳 24A’和‘花 43A’与 BC_1F_1 代杂交 F_1 代平均单株产量远高于 BC_2F_1 代杂交 F_1 代平均单株产量，而且标准差和变异系数也大幅度的高于 BC_2F_1 代。除‘宁粳 16A’外，BC_1F_1 代与各不育系杂交 F_1 单株产量最高值均大于 BC_2F_1 代杂交 F_1，BC_1F_1 代与‘216A’杂交 F_1 最高达 160.80 g，与‘花 43A’杂交 F_1 最高为 119.20 g，BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1 相对小较多，其中最大的与‘宁粳 16A’杂交 F_1 只有 58.60 g。就超对照优势看只有‘216A’‘552A’‘宁粳 23A’和‘花 43A’与 BC_1F_1 代杂交 F_1 代平均单株产量有超对照优势，BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1 平均单株产量无超对照优势，但单株有些超对照还有部分超过对照 10%。大多数 BC_1F_1 代与各不育系杂交 F_1 单株产量超对照植株比例高于 BC_2F_1 代，超过对照 10%也是大多数 BC_1F_1 代的高于 BC_2F_1 代。

表 3 ‘嘉农 428’不同回交代数与各不育系杂种优势

Table 3 Yield heterosis between ‘Jianong 428’ backcrossed generations and different sterile lines

不育系 Sterile line	回交代数 Backcross generation	单株产量 Yield per plant				超对照优势 Over-contrast heterosis	超对照比例/% Percentage of over-contrast	超对照 10%比例/% Percentage of 10% higher than the contrast
		平均值/g Mean	标准差/g Standard deviation	变异系数/% Coefficient variation	最大值/g Maximum			
秋光 A	BC_2F_1	23.24	8.40	36.1	36.40	−24.3	22.2	17.1
Qiuguang A	BC_1F_1	23.50	7.97	33.9	41.20	−23.5	22.2	19.4
宁粳 16A	BC_2F_1	28.20	21.32	75.9	58.60	−8.1	20.0	20.0
Ningjing 16A	BC_1F_1	27.93	9.73	34.8	47.80	−9.0	33.3	20.0
216A	BC_2F_1	22.67	7.68	33.9	36.00	−26.2	12.5	6.3
	BC_1F_1	49.73	28.56	57.4	160.80	62.0	71.0	71.0
552A	BC_2F_1	26.74	9.36	35.0	47.60	−12.9	35.7	21.4
	BC_1F_1	31.53	17.33	55.0	87.30	2.7	30.4	21.7
宁粳 23A	BC_2F_1	21.10	11.28	53.5	29.10	−31.3	0.0	0.0
Ningjing 23A	BC_1F_1	31.95	25.07	78.5	112.00	4.1	56.3	50.0
宁粳 24A	BC_2F_1	24.69	15.89	64.4	56.50	−19.6	33.3	33.3
Ningjing 24A	BC_1F_1	29.80	21.43	71.9	77.10	−2.9	22.2	22.2
花 43A	BC_2F_1	24.10	7.63	31.7	39.10	−21.5	14.3	14.3
Hua 43A	BC_1F_1	31.17	24.62	79.0	119.20	1.5	40.3	34.4

2.3 不同回交世代与各不育系 F_1 代主要农艺性状

2.3.1 ‘嘉农育 251’不同回交世代与各不育系 F_1 代主要农艺性状 ‘嘉农育 251’回交到 BC_1F_1 和 BC_2F_1 代与‘秋光 A’‘宁粳 16A’‘216A’‘552A’‘宁粳 23A’‘宁粳 24A’和‘花 43A’杂交 F_1 代主要农艺性状见表 4。由表 4 可以看出株高整体变化较小，‘嘉农育 251’回交 BC_2F_1 和 BC_1F_1 代与同一不育系杂交 F_1 代较接近，与‘宁粳 23A’杂交 F_1 代相等都为 101 cm，差距最大的为‘秋光 A’不到 8 cm，F_1 代株高标准差和变异系数也较为接近，表明株高比较稳定差距较小。‘216A’‘552A’‘宁粳 23A’与 BC_1F_1 和 BC_1F_1 代杂交 F_1 有效穗数较为接近，‘秋光 A’‘宁粳 16A’‘宁粳 24A’和‘花 43A’与‘嘉农育 251’回交 BC_1F_1 杂交 F_1 代有效穗数比与 BC_2F_1 杂交 F_1 代多。各不育系与‘嘉农育 251’回交 BC_1F_1 和 BC_2F_1 代杂交 F_1 代的千粒质量变化很小在 24～26 g，多数与回交 BC_1F 代杂交 F_1 代的千粒质量略小于 BC_2F_1 代杂交 F_1 代。穗长与千粒质量的变化相似，各不育系与‘嘉农育 251’回交 BC_1F_1 和 BC_2F_1 代杂交 F_1 代的穗长变化很小，多集中在 17～19 cm，多数与回交 BC_1F_1 代杂交 F_1 代的

略小于 BC_2F_1 代。各不育系与‘嘉农育 251’回交 BC_1F_1 和 BC_2F_1 代杂交 F_1 代每穗粒数差距较大,最高 184.6,最小值为 123.1,标准差和变异系数在各农艺性状中最大,标准差在 20 以上,变异系数在 16%以上。除‘花 43A’和‘秋光 A’与‘嘉农育 251’回交 BC_1F_1 每穗粒数略小于 BC_2F_1 代杂交 F_1 代,‘宁粳 16A’‘216A’‘552A’‘宁粳 23A’‘宁粳 24A’与 BC_1F_1 代杂交 F_1 代每穗粒数都大于 BC_2F_1 代杂交 F_1 代。BC_1F_1 和 BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1 代结实率变化也较大,在 52.4%到 76.9%,变异系数在 20%以上。

表 4　‘嘉农育 251’不同回交代数与各不育系 F_1 主要农艺性状($\bar{x}\pm s$)

Table 4　Main agronomic characters of F_1 generation between ‘Jianongyu 251’ backcrossed generations and different sterile lines

不育系 Sterile line	回交代数 Backcross generation	株高 Plant height		有效穗数 Panicles per plant		千粒质量 Thousand seed mass	
		平均值/cm Mean	变异系数/% Coefficient variation	平均值 Mean	变异系数/% Coefficient variation	平均值/g Mean	变异系数/% Coefficient variation
秋光 A	BC_2F_1	115.7±5.8	5.0	16.9±5.0	29.6	25.5±1.2	4.5
Qiuguang A	BC_1F_1	108.5±7.7	7.1	21.1±11.3	53.7	24.9±1.7	6.8
宁粳 16A	BC_2F_1	104.2±6.2	5.9	9.3±4.3	46.7	25.5±3.1	12.1
Ningjing 16A	BC_1F_1	110.2±6.8	6.2	13.3±6.4	48.5	25.9±2.0	7.7
216A	BC_2F_1	104.5±15.8	15.1	12.7±4.9	38.4	24.1±1.7	7.0
	BC_1F_1	106.7±6.6	6.2	12.3±3.1	25.3	24.7±2.7	11.0
552A	BC_2F_1	105.6±8.1	7.7	15.8±7.5	47.4	25.7±4.0	15.5
	BC_1F_1	100.6±6.9	6.9	14.5±8.5	58.4	24.9±1.4	5.8
宁粳 23A	BC_2F_1	101.4±5.5	5.4	11.3±11.4	100.7	26.8±1.8	6.8
Ningjing 23A	BC_1F_1	101.3±8.1	8.0	11.2±4.1	36.2	25.6±2.0	7.7
宁粳 24A	BC_2F_1	102.7±19.4	18.8	10.9±8.4	76.6	25.7±1.8	7.2
Ningjing 24A	BC_1F_1	106.0±5.8	5.5	15.3±7.3	47.6	24.6±1.4	5.5
花 43A	BC_2F_1	109.1±6.3	5.8	10.7±4.1	37.9	25.5±1.4	5.3
Hua 43A	BC_1F_1	112.9±6.1	5.4	13.9±4.0	28.5	24.6±2.1	8.7

不育系 Sterile line	回交代数 Backcross generation	穗长 Panicle length		每穗粒数 Spikelets per panicle		结实率 Setting rate	
		平均值/cm Mean	变异系数/% Coefficient variation	平均值 Mean	变异系数/% Coefficient variation	平均值/% Mean	变异系数/% Coefficient variation
秋光 A	BC_2F_1	18.7±1.2	6.6	124.2±20.2	16.3	53.9±21.7	40.3
Qiuguang A	BC_1F_1	18.3±2.3	12.4	123.1±25.2	20.4	66.8±18.7	27.9
宁粳 16A	BC_2F_1	18.9±4.5	23.6	145.8±43.8	30.0	76.5±21.5	28.1
Ningjing 16A	BC_1F_1	18.5±1.9	10.0	164.1±46.0	28.0	63.8±21.1	33.0
216A	BC_2F_1	17.9±1.23	7.0	131.3±24.9	19.0	63.4±25.6	40.3
	BC_1F_1	18.3±1.6	8.7	140.0±74.8	53.5	72.2±19.1	26.5
552A	BC_2F_1	17.4±1.8	10.1	138.3±26.2	18.9	64.4±21.0	32.5
	BC_1F_1	17.9±2.1	11.9	141.8±33.2	23.4	75.5±19.1	25.3
宁粳 23A	BC_2F_1	19.6±2.8	14.1	141.3±27.7	19.6	52.4±26.9	51.4
Ningjing 23A	BC_1F_1	19.6±2.4	12.3	184.6±36.5	19.8	53.3±26.0	48.8
宁粳 24A	BC_2F_1	19.6±1.3	6.6	144.4±31.4	21.7	76.9±19.9	25.8
Ningjing 24A	BC_1F_1	17.9±2.2	12.2	152.8±25.6	16.7	74.9±16.0	21.3
花 43A	BC_2F_1	20.6±2.2	10.8	178.6±59.0	33.0	62.6±24.2	38.7
Hua 43A	BC_1F_1	19.6±2.3	11.6	173.8±34.3	19.7	53.7±23.2	43.3

2.3.2　‘嘉农育 428’不同回交世代与各不育系 F_1 代主要农艺性状　‘嘉农 428’回交到 BC_1F_1 和 BC_2F_1 代与‘秋光 A’‘宁粳 16A’‘216A’‘552A’‘宁粳 23A’‘宁粳 24A’和‘花 43A’杂交 F_1 代主要农艺性状见表 5。由表 5 可以看出,BC_2F_1 代与‘秋光 A’‘宁粳 16A’‘宁粳 23A’和

‘宁粳 24A’杂交 F_1 代株高大于与 BC_1F_1 代杂交 F_1 代，‘216A’‘552A’和‘花 43A’与 BC_2F_1 代杂交 F_1 代株高小于与 BC_1F_1 代杂交 F_1 代且差距较小，各不育系与 BC_1F_1 代杂交 F_1 代株高的标准差和变异系数都大于与 BC_2F_1 代杂交 F_1 代，表明 BC_1F_1 代有较大的变异幅度。‘嘉农 428’回交到 BC_1F_1 和 BC_2F_1 代与各不育系有效穗数变化较大，总体看 BC_1F_1 代与各不育系杂交 F_1 代有效穗数比 BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1 代，其标准差和变异系数都大于与 BC_2F_1 代。‘嘉农

表 5 ‘嘉农 428’不同回交代数与各不育系 F_1 主要农艺性状($\bar{x}\pm s$)

Table 5 Main agronomic characters of F_1 generation between ‘Jianong 428’ backcrossed generations and different sterile lines

不育系 Sterile line	回交代数 Backcross generation	株高 Plant height		有效穗数 Panicles per plant		千粒质量/g Thousand seed mass	
		平均值/cm Mean	变异系数/% Coefficient variation	平均值 Mean	变异系数/% Coefficient variation	平均值/g Mean	变异系数/% Coefficient variation
秋光 A	BC_2F_1	101.6±4.1	4.0	9.1±2.8	31.3	20.4±7.3	36.0
Qiuguang A	BC_1F_1	99.6±5.6	5.6	11.5±3.9	34.0	26.1±2.2	8.5
宁粳 16A	BC_2F_1	111.0±2.4	2.2	9.3±4.6	49.4	24.7±1.1	4.4
Ningjing 16A	BC_1F_1	108.1±7.8	7.2	12.5±6.7	54.1	26.5±2.2	8.3
216A	BC_2F_1	110.0±10.1	9.2	13.3±3.1	23.6	24.7±1.9	7.7
	BC_1F_1	113.7±19.8	17.4	17.3±6.3	36.7	25.0±1.8	7.4
552A	BC_2F_1	101.6±6.4	6.3	11.8±4.1	35.1	26.1±2.6	9.8
	BC_1F_1	103.7±11.4	11.0	14.6±7.2	49.6	25.3±2.0	7.9
宁粳 23A	BC_2F_1	125.3±2.3	1.8	10.3±2.1	20.1	27.6±0.7	2.6
Ningjing 23A	BC_1F_1	106.6±24.8	23.3	20.2±9.9	49.0	28.3±3.6	12.8
宁粳 24A	BC_2F_1	104.9±5.5	5.2	11.5±4.8	42.2	25.7±2.0	7.8
Ningjing 24A	BC_1F_1	92.9±9.2	9.9	10.2±4.0	39.1	28.4±1.8	6.5
花 43A	BC_2F_1	103.7±5.0	4.8	11.9±3.8	31.7	25.3±2.2	8.8
Hua 43A	BC_1F_1	109.3±9.7	8.9	13.5±5.8	43.2	25.8±2.7	10.6

不育系 Sterile line	回交代数 Backcross generation	穗长 Panicle length		每穗粒数 Spikelets per panicle		结实率 Setting rate	
		平均值/cm Mean	变异系数/% Coefficient variation	平均值 Mean	变异系数/% Coefficient variation	平均值/% Mean	变异系数/% Coefficient variation
秋光 A	BC_2F_1	16.9±0.7	4.2	163.6±54.7	33.4	84.3±11.9	14.1
Qiuguang A	BC_1F_1	18.0±1.5	8.4	129.5±22.2	17.1	66.6±26.4	39.7
宁粳 16A	BC_2F_1	21.9±0.6	2.6	192.3±23.9	12.4	60.6±25.7	42.4
Ningjing 16A	BC_1F_1	19.0±1.6	8.1	164.4±21.8	13.3	59.6±24.7	41.4
216A	BC_2F_1	16.2±1.2	7.5	102.6±17.4	16.9	72.0±23.4	32.4
	BC_1F_1	19.1±1.1	5.8	143.8±29.4	20.5	77.3±20.0	25.9
552A	BC_2F_1	16.6±1.9	11.3	109.6±19.8	18.1	81.7±14.4	17.6
	BC_1F_1	16.9±2.1	12.2	131.5±30.6	23.2	67.5±20.9	31.0
宁粳 23A	BC_2F_1	21.7±0.8	3.7	179.1±11.1	6.2	39.0±15.0	38.5
Ningjing 23A	BC_1F_1	20.7±1.5	7.2	181.4±47.5	26.2	3.90±28.7	73.5
宁粳 24A	BC_2F_1	18.5±1.3	6.8	148.1±22.8	15.4	61.1±29.2	47.8
Ningjing 24A	BC_1F_1	17.2±2.2	12.9	136.4±40.4	29.6	71.9±17.9	24.9
花 43A	BC_2F_1	18.3±1.6	8.7	151.8±30.7	20.2	54.2±4.8	8.9
Hua 43A	BC_1F_1	19.3±2.3	12.1	156.6±34.5	22.0	61.1±33.9	55.5

428'回交到 BC_1F_1 和 BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1 代千粒质量除'552A'变化较大,多数 BC_1F_1 代与各不育系杂交 F_1 代略大于 BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1 代。

不同不育系与'嘉农 428'回交系杂交 F_1 代穗长变化较大,而不同回交代与不育系杂交 F_1 代变化较小。每穗粒数除'秋光 A'和'宁粳 16A',BC_1F_1 代与'216A''552A''宁粳 23A''宁粳 24A'和'花 43A'杂交 F_1 代每穗粒数及其标准差和变异系数大于 BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1 代。'嘉农 428'回交到 BC_1F_1 和 BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1 代的结实率变化较大,不同不育系间杂交 F_1 代变化大,各代间的杂交 F_1 代变化也大。

3　讨 论

对 BC_1F_1 代和 BC_2F_1 代群体的恢复基因检测和测恢,结果各世代有恢复基因和无恢复基因都符合 1∶1 的分离,说明在粳型优势生态群遗传背景下,恢复基因符合一对主效基因孟德尔分离规律,与多数研究一致。

回交 BC_1F_1 代与各不育系杂交 F_1 代平均单株产量均大于 BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1,其单株产量标准差和变异系数大于 BC_2F_1 代。BC_1F_1 代与各不育系杂交 F_1 代超对照优势比 BC_2F_1 代超对照优势高,超对照植株比例也高,有效穗数和每穗粒数多;株高、穗长和千粒质量较接近。在乔善宝等[20]的研究中也指出回交 1 次选系优于回交 2 次。

杂种优势是一种受许多因素影响的复杂生物学现象,其遗传基础都是一些假说,较为经典的包括显性、超显性和上位性 3 个假说。这些假说在许多试验中被验证,如 Xiao 等[21]、Stuber 等[22]、和 You 等[23]的研究以及与产量相关的一些基因 *Ghd7*[24]、*GhdB*[25]、*Ghd7.l*[26]和 *Hdl*[27]都表现为显性效应。Li 等[28]、Luo 等[29]和 Bian 等[30]研究发现大部分 quantitative trait locus (QTL)表现超显性。Li 等[31]和 Dan[32]等的研究很好地解释了上位性假说。因此不断的累加优势基因是提高杂种优势的有效办法。

将优势生态型转育成恢复系对回交转育各时代进行测恢,可以看到回交 BC_1F_1 代与各不育系杂交 F_1 代平均单株产量绝大多数大于 BC_2F_1 代与各不育系杂交 F_1,超对照优势高,超对照植株比例大,有效穗数多,每穗粒数多。回交 BC_1F_1 代与各不育系杂交 F_1 代在单株产量以及其他多个性状表现出较强的优势。说明在 BC_1F_1 代群体中带有更多的优势基因,这可能是由于回交的供体材料'C418'为北方杂交稻骨干恢复系,具有非常好的配合力,随着回交代数的增加,'C418'基因比例的减少,造成更多的优势基因减少。为保留更多的优势基因在回交转育过程中回交代数不宜太多,在回交一两代后进行自交选育可以保留更多的基因型,有利选育出配合力高的株系。

参考文献　Reference:

[1] 袁　勤,倪林娟,曹黎明,等. 杂交粳稻的选育与应用 [J]. 上海农业学报,2002,18(1):25-28.
YUAN Q,NI L J,CAO L M,*et al*. Breeding selection and application of hybrid japonica rice [J]. *Acta Agriculturae Shanghai*,2002,18(1):25-28.

[2] 邓华凤,何　强,舒　服,等. 中国杂交粳稻研究现状与对策 [J]. 杂交水稻,2006,21(1):1-6.
DENG H F,HE Q,SHU F,*et al*. Status and technical strategy on development of japonica hybrid rice in China [J]. *Hybrid Rice*,2006,21(1):1-6.

[3] 邱福林,庄杰云,华泽田,等. 北方杂交粳稻骨干亲本遗传差异的 SSR 标记检测 [J]. 中国水稻科学,2005,19(2):101-104.
QIU F L,ZHUANG J Y,HUA Z T,*et al*. Inspect of genetic differentiation of main parents of japonica hybrid rice in the Northern China by simple sequence repeats(SSR) [J]. *Chinese Journal of Rice Science*,2005,19(2):101-104.

[4] 陈　灿,员海燕,雷云天. 玉米改良群体 MM 中选系的产量配合力及杂种优势分析 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2013,41(3):93-98.
CHEN C,YUN H Y,LEI Y T. Analysis of yield combining ability and heterosis of selective lines from the improved maize population MM [J]. *Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition)*,2013,41(3):93-98.

[5] 吴敏生,王守才,戴景瑞. AFLP 分子标记在玉米优良自交系优势群划分中的应用 [J]. 作物学报,2000,26(1):9-13.
WU M SH,WANG SH C,DAI J R,*et al*. Application of AFLP marker to heterotic grouping of elite maize inbred lines [J]. *Acta Agronomica Sinica*,2000,26(1):9-13.

[6] 袁力行,傅骏骅,张世煌,等. 利用 RFLP 和 SSR 标记划分玉米自交系杂种优势群的研究[J]. 作物学报,2001,27(2):149-156.
YUAN L X,FU J H,ZHANG SH H,*et al*. Heterotic grouping of maize inbred lines using RFLP and SSR Markers [J]. *Acta Agronomica Sinica*,2001,27(2):149-156.

[7] 黄益勤,李建生. 利用 RFLP 标记划分 45 份玉米自交系杂种优势群的研究 [J]. 中国农业科学,2001,34(3):244-250.
HUANG Y Q,LI J SH. Classification of hererotic groups

with RFLPS among 45 maize inbred lines [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2001, 34(3): 244-250.

[8] 赵新亮,郭霭光. 利用 SRAP 分子标记划分玉米自交系类群初探[J]. 西北农业学报, 2007, 16(3): 77-81.
ZHAO X L, GUO A G. Preliminary study on the classification of maize inbred lines by SRAP marker technology. [J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2007, 16(3): 77-81.

[9] 黎 裕,王天宇. 我国玉米种质基础与骨干亲本的形成[J]. 玉米科学, 2010, 18(5): 1-8.
LI Y, WANT T Y. Germplasm base of maize breeding in China and formation of foundation parents [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2010, 18(5): 1-8.

[10] 刘志斋,吴 迅,刘海利,等. 基于 40 个核心 SSR 标记揭示的 820 份中国玉米重要自交系的遗传多样性与群体结构[J]. 中国农业科学 2012, 45(11): 2107-2138.
LIU ZH ZH, WU X, LIU H L, *et al*. Genetic diversity and population structure of important Chinese maize inbred lines revealed by 40 core simple sequence repeats (SSRs) [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45 (11): 2107-2138.

[11] 刘正理. 谷子杂种优势群的构建方法及研究进展 [J]. 河北农业科学, 2010, 14(11): 102-104.
LIU ZH L. Establish method of heterotic group in foxtail millet and its research progress [J]. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 2010, 14(11): 102-104.

[12] 逯腊虎,李振兴,倪中福,等. 小麦杂种优势群研究Ⅵ. 普通小麦与穗分枝小麦、轮回选择后代材料、西藏半野生小麦和斯卑尔脱小麦早熟诱变系的 SSR 分子标记遗传差异研究 [J]. 麦类作物学报, 2007, 27(2): 201-206.
LU L H, LI ZH X, NI ZH F, *et al*. Study on wheat heterotic group Ⅵ. genetic diversity revealed by SSR marker between common wheat, ear-branched wheat, wheat lines derived from recurrent selection, tibetan wheat and early spelt wheat mutant lines [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2007, 27(2): 201 -206.

[13] 史秀秀,毕晓静,马守才,等. 黄淮麦区杂交小麦亲本的杂种优势和配合力分析 [J]. 麦类作物学报, 2013, 33(6): 1111-1118.
SHI X X, BI X J, MA SH C, *et al*. Combining ability and heterosis in hybrid wheat of parents from Huang-huai wheat production area [J] . *Journal of Triticeac Crops*, 2013, 33(6): 1111-1118.

[14] 邹小云,宋来强,陈伦林,等. 利用 SRAP 标记划分甘蓝型油菜杂种优势群 [J]. 江西农业学报, 2011, 23(4): 1-4.
ZHOU X Y, SONG L Q, CHEN L L, *et al*. Classification of heterosis groups for rapeseed (*Brassica napus*) by SRAP markers [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2011, 23(4): 1-4.

[15] 刘 炜,李自超,史延丽,等. 试用配合力进行粳型水稻杂种优势生态型的划分 [J]. 作物学报, 2004, 30(1): 66-72.
LIU W, LI Z CH, SHI Y L, *et al*. Heterotic ecotypes grouping of japonica rice by combining ability [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(1): 66-72.

[16] 刘 炜,史延丽,马洪文,等. 根据杂种优势值划分粳型水稻杂种优势生态型 [J]. 西北植物学报, 2005, 25(1): 64-69.
LIU W, SHI Y L, MA H W, *et al*. Study on heterotic ecotypes of japonica rice based on the heterosis [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(1): 64-69.

[17] 刘 炜,史延丽,李自超,等. 粳型水稻杂种优势生态型与杂种优势模式的研究 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2005, 33(1): 108-114.
LIU W, SHI Y L, LI Z CH, *et al*. Studies on heterotic ecotypes and heterotic patter s of japonica rice [J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2005, 33(1): 108-114.

[18] 熊尧宇,李芦江,文水清,等. 玉米自交系 08-641 不同选择方向回交改良后代主要性状的配合力[J]. 玉米科学, 2012, 20(1): 10-14.
XIONG Y Y, LI L J, WEN SH Q. *et al*. Combining ability of the backcross modified line developed from 08-641 selected by different directions[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2012, 20(1): 10-14.

[19] 王 坚,刘 炜. 杂交粳稻 BT 型雄性不育恢复基因功能标记优化研究 [J]. 宁夏农林科技, 2015, 56(10): 29-33.
WANG J, LIU W. A Study of optimization of functional markers for restorer gene of BT-type cytoplasmic male sterility [J]. *Ningxia Journal of Agriculture and Forestry Science and Technology*, 2015, 56(10): 29-33.

[20] 乔善宝,王玉花,杨克诚,等. 不同供体及不同回交次数对玉米自交系 R08 的改良效应[J]. 作物学报, 2009, 35(12): 2187-2196
QIAO SH B, WANG Y H, YANG K CH. *et al*. Effects contributed by different donor parents and backcross times on R08 improvement[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(12): 2187-2196.

[21] XIAO J, LI J, YUAN L, *et al*. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers [J]. *Genetics*, 1995, 140(2): 745-754.

[22] STUBER C W, LINCOLN S E, WOLFF D W, *et al*. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers[J]. *Genetics*, 1992, 132(3): 823-839.

[23] YOU A Q, LU X G, JIN H J, *et al*. Identification of quantitative trait loci across recombinant inbred lines and testcross populations for traits of agronomic importance in rice [J]. *Genetics*, 2006, 172(2): 1287-1300.

[24] XUE W Y, XING Y Z, WENG X Y, *et al*. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice[J]. *Nature Genetice*, 2008, 40(6): 761-767.

[25] YAN W H, WANG P, CHEN H X, *et al*. A major QTL,

Ghd8, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice[J]. *Molecular Plant*, 2011, 4(2): 319-330.

[26] YAN W H, LIU H Y, ZHOU X C, *et al*. Natural variation in *Ghd7.1* plays an important role in grain yield and adaptation in rice[J]. *Cell Research*, 2013, 23(7): 969-971.

[27] GARCIA A A F, WANG S C, MELCHINGER A E, *et al*. Quantitative trait loci mapping and the genetic basis of heterosis in maize and rice[J]. *Genetics*, 2008, 180(3): 1707-1724.

[28] LI Z K, LUO L J, MEI H W, *et al*. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Biomass and grain yield[J]. *Genetics*, 2001, 158(4): 1737-1753.

[29] LUO X J, FU Y C, ZHANG P J, *et al*. Additive and overdominant effects resulting from epistatic loci are the primary genetic basis of heterosis in rice [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2009, 51(4): 393-408.

[30] BIAN J M, JIANG L, LIU L L, *et al*. Identification of japonica chromosome segments associated with heterosis for yield in indica × japonica rice hybrids[J]. *Crop Science*, 2010, 50(6): 2328-2337.

[31] LI Z, PINSON S R M, PARK W D, *et al*. Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Genetics*, 1997, 145(2): 453-465.

[32] DAN Z W, HU J, ZHOU W, *et al*. Hierarchical additive effects on heterosis in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 738.

Restoring Effect of Different Generations of Restorer Lines of Heterotic Ecotype of Japonica Rice

WANG Jian and LIU Wei

(The Crop Research Institute of Ningxia Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Yongning Ningxia　750105, China)

Abstract　BC_1F_1 and BC_2F_1 generations was obtained through continuous backcrossing, ddopting heterotic ecotype of Taiwan japonica 'Jianong 428' and 'Jianongyu 251' as acceptor materials and elite restorer line of japonica rice 'C418' as donor material, and selecting plants containing restoring gene to make crosses with sterile lines including 'Qiuguang A', 'Ningjing16A', '216A', '552A', 'Ningjing 3A' 'Ningjing 4A' and 'Hua 43A'. Yield of F_1 generation shows heterosis to a certain extent, the percentage of over-contrast is up to 62.0% and percentage of 10% higher than the contrast is up to 71.0%. F_1 generation of BC_1F_1 hybridized with different sterile lines has higher yield per plant, more productive ears and more grains per ear than that of BC_2F_1. BC_1F_1 generation has higher combining ability and more obvious heterosis when hybridized with different sterile lines.

Key words　Heterotic ecotype; Backcross; Hybrid japonica rice; Heterosis; Genetic effect

Received　2017-06-29　　**Returned**　2017-08-29

Foundation item　National Natural Science Foundation of China (No. 31160273); Natural Science Foundation of Ningxia (No. NZ14185); Breeding Project of New Rice Variety of Special Agricultural Breeding in Ningxia (No. 2013NYY20305).

First author　WANG Jian, male, associate researcher. Rereach area: utilization research of heterosis in rice. E-mail: wjzwssd@163.com

Corresponding author　LIU Wei, male, researcher. Rereach area: utilization research of heterosis in rice. E-mail: lwzws@163.com

(责任编辑:史亚歌　**Responsible editor: SHI Yage**)