

高秆隐性杂交稻(e-杂交稻)的育种技术

杨仁崔,张书标,黄荣华,杨蜀岚,章清杞

(福建农林大学作物遗传育种研究所,福州 350002)

摘要:用核辐射直接诱变杂交稻B系和R系,获得长穗颈高秆隐性*eui*突变体,继而育成长穗颈不育系(eA)和高秆隐性恢复系(eR),并组配出带有*eui*基因的高秆隐性杂交稻(e-杂交稻)。研究表明,*eui*基因具有较高的突变率,平均为0.10%,变幅为0.02%~0.47%;依不同B系遗传背景和不同剂量而异。*eui*基因存在遗传多型性,发现了*eui2(t)*新基因。eA系穗颈节显著伸长,异交潜力明显提高。e-杂交稻株高增高3~10cm,早熟2~3d,粒重增大,有增产的潜力。就不用(少用)赤霉素的种子生产技术体系以及e-杂交稻育种技术体系的建立进行了讨论。

关键词:水稻;辐射诱变;*eui*基因;高秆隐性杂交稻(e-杂交稻)

Breeding Technology of *eui* hybrids of Rice

YANG Ren-cui, ZHANG Shu-biao, HUANG Rong-hua, YANG Shu-lan, ZHANG Qing-qi

(Institute of Genetics and Crop Breeding, Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou 350002)

Abstract: Induced mutants with elongated uppermost internode (*eui*) were directly obtained after irradiation on maintainer (B) and restorer (R) lines of hybrid rice. CMS lines (A) with *eui* (referred to as eA), restorer lines with *eui* (referred to as eR) as well as hybrid rice with *eui* gene (referred to as e-hybrids) were developed. The results showed that the *eui* mutation frequency averaged 0.10% at range of 0.02%~0.47%, varying with applied dosage and mutated materials. There are genetic diversities of *eui* stock, and a new *eui* gene, temporarily designated as *eui2(t)*, was identified. eA lines have significant elongated uppermost internode causing panicle exertion better and possessing higher out-crossing potential. e-hybrids increased plant height by 3~10 cm and headed 2~3 days earlier, as well as shown greater grain weight resulting in higher yield potential than that of corresponding original hybrids. The technology systems without or a few of using GA₃ in hybrid rice seed production and the establishment of e-hybrid rice breeding system were also discussed in this paper.

Key words: Rice (*Oryza sativa*); Radiate induced mutation; *eui*-gene; *eui*-hybrid rice

作物杂种优势的利用,是现代植物遗传育种的一大成就。杂种优势生产应用的前提,一是杂种优势明显;二是种子生产成本低。我国杂交稻的选育成功并大面积应用于生产,为我国的粮食增产发挥了重大的作用。不断发掘与利用新的遗传种质,提高杂交稻的杂种优势和降低杂交稻种子生产成本仍是杂交稻研究的两大领域。

水稻雄性不育系通常存在着包穗(穗不能完全从剑叶叶鞘中抽出)的遗传障碍,极大地制约不育系

异交结实率的提高。虽然在生产上应用赤霉素可部分缓解包穗现象,但喷施赤霉素提高了种子生产成本,降低了种子质量,且污染环境。因此,从根本上解除不育系包穗的遗传障碍一直为育种家所执着。Rntger等在粳稻76◇4512中发现一个最上节间伸长的隐性基因(elongated uppermost internode stock),定名为*eui*,视它为杂交稻种子生产的第四遗传要素(相对于不育系、保持系和恢复系)^[1],引起各国同行的重视。嗣后,吴世弼辐射桂朝2号获得Mh-1^[2]、

收稿日期:2000-07-11

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30070470)

作者简介:杨仁崔(1943-),男,福建晋江人,研究员,博士生导师,主要从事水稻遗传育种研究与教学工作。Tel: 0591-3741844;E-mail: rcyang@pub5.fj.fj.cn

廖昌礼从杂交后代获得 *Grlc*^[3]、孙立华从 02428 体细胞变异系中获得 02428h 高秆隐性 *eui* 材料^[4]。与此同时,学者们对 *eui* 基因的遗传、茎秆节间长度的表达、稻株对 GA₃ 的敏感性,以及该基因的定位等开展了积极的研究^[3,5-8]。探索应用 *eui* 基因育种有二个方向:一是选育高秆隐性恢复系提高恢复系的传粉势能;另一是选育长穗颈不育系,解除不育系的包穗遗传障碍^[9-11]。现有育种工作大多采用通过杂交、回交转育现有 *eui* 基因于 B 系和 R 系的技术路线,采用这种方法避免不了基因在杂交后代中的分离与重组,育种难度大、周期长、效率低。本研究采用直接辐射法,诱变杂交稻的保持系(B)和恢复系(R),以期建立选育长穗颈不育系(eA)和高秆恢复系(eR),组配带有 *eui* 基因的 e 杂交稻的育种技术路线。

1 材料与方法

1.1 材料为国内外应用面积最大的11个籼型杂交稻保持系,1997、1998 年用⁶⁰Co γ -射线照射干种子(龙特浦 B 做 2 年重复)。保持系的名称和辐射剂量(Gy)分别为:协青早 B,250、350;冈 46B,250 和 350;IF-32B,250 和 350;龙特浦 B,250 和 350;珍汕 97B,350;V20B,350;D297B,350;龙特浦 B,350;金 23B,350;IR58025B,350;IR68902B,350;福伊 B,350。获得 M₁ 和 M₂ 群体。于 M₂ 世代群体的抽穗至成熟期选择高秆突变体。计算突变率。

1.2 取协青早 B 和它的二种株高与秆型(以穗颈和

节间长度表示)截然不同的长穗颈高秆突变体 eB-1、eB-2,组配它们的 F₁ 和 F₂;以经典遗传学研究方法,包括同迄今为止所发现的 *eui* 种质的等位性测验,分析突变基因的遗传行为。

1.3 取协青早 A、IF-32A 和冈 46A 等 3 个不育系和它们相应的 4 个带有 *eui* 突变基因的长穗颈不育系,协青早 eA(1),协青早 eA(2),IF-32eA(1) 和冈 46eA(1)。于 1999 年田间间比法种植,比较与分析 A 系与 eA 系的株高、穗长、穗颈伸出度、颖花长度、柱头外露率,以及花粉不育率等性状。

1.4 取恢复系 127R 和它的高秆隐性突变系 127eR(1),比较它们的农艺性状。

1.5 取上述 A、eA、R、eR 系组配的 7 个 e 杂交稻组合和对照组合。1999 年,采用 3 次重复随机区组田间设计,小区面积 8.84m²,株行距 20cm×20cm,研究各组合的株型、构成产量因素及产量。

2 结果与分析

2.1 长穗颈 *eui* 基因突变类型及遗传分析

二年诱变 12 批次保持系(B 系),在 11 个批次的 M₂ 群体中都选择到长穗颈高秆隐性突变体(株)。称 B 系的长穗颈高秆隐性突变为 eB。eB 突变有多种类型;主要有 eB-1 型,其次是 eB-2 型。eB-1 的植株株高一般为 140~150cm(B 系 80~90cm)。株高的增加不仅归因于第一节间的伸长,还包括第二节间的伸长。eB-2 型植株的株高 110~120cm,株高的增加仅仅因第一节间伸长;它的第二节间同原 B 系对比没有差异(表 1)。

表 1 协青早 eB-1、协青早 eB-2 与协青早 B 的株高、秆长和节间长比较

Table 1 Comparison among Xieqingzao eB-1, Xieqingzao eB-2 and Xieqingzao B for plant height, culm length and internode length

性状 Traits	协青早 eB-1 Xieqingzao eB-1	协青早 eB-2 Xieqingzao eB-2	协青早 B Xieqingzao B
株高 Plant height (cm)	141.6**	110.5**	84.6
秆长 Culm length (cm)	115.4**	88.4**	64.5
第 1 节间长 The first internode (cm)	66.0**	51.7**	29.4
第 2 节间长 The second internode (cm)	35.2**	20.5	19.7
第 3 节间长 The third internode (cm)	11.3	11.6	11.1
第 4 节间长 The forth internode (cm)	2.9	4.1	3.9

** 同 B 系比较,t 测验达极显著水平 ** Compared with B line,t test is significant at 0.01 level

以经典遗传学方法研究 eB-1、eB-2 的秆长、节间长的遗传。结果表明,各 B 系的 eB-1 型同迄今国内外已发现的高秆隐性突变一样,属隐性单基因遗

传,且都互为等位,记为 *eui1*。各 B 系的突变体 eB-2 也是隐性单基因遗传,互为等位,但同 *eui1* 不等位,确定为新发现的一 *eui* 基因,已向国际水稻遗传协

会申请登记,暂记为 *eui2*(t)。协青早 eB-1、协青早 eB-2 的遗传分析表明,*eui1* 对 *eui2* 隐性上位。

诱变后还得到有别于 eB-1、eB-2 的突变类型,正在对其进行遗传分析。

2.2 长穗颈 *eui* 基因突变率

表 2 保持系 *eui* 突变的基因类型与频率

Table 2 Types and frequencies of *eui* mutants in maintainer lines

保持系 Maintainers	剂量 Dosage (Gy)	M ₁ 群体 M ₁ (×10 ³)	M ₂ 群体 M ₂ (×10 ³)	<i>eui1</i>		<i>eui2</i> (t)		其它 ¹⁾	
				株数 No. of plants	突变率 Mutation rate(%)	株数 No. of plants	突变率 Mutation rate(%)	株数 No. of plants	突变率 Mutation rate(%)
协青早 B Xieqingzaob	250	4.23	52.49	5	0.10	0	0.00	0	0.00
	350	2.42	46.67	15	0.32	6	0.13	1	0.02
冈 46B Gang46B	250	3.27	73.98	3	0.04	0	0.00	0	0.00
	350	3.02	45.92	8	0.17	0	0.00	0	0.00
II-32B	250	6.47	172.78	4	0.02	0	0.00	0	0.00
	350	4.73	67.58	4	0.06	1	0.01	0	0.00
龙特浦 B LongtepuB	250	4.56	88.02	0	0.00	0	0.00	0	0.00
	350	2.94	41.47	0	0.00	0	0.00	3	0.07
珍汕 97B Zhenshan 97B	350	5.07	74.25	4	0.05	0	0.00	0	0.00
V20B	350	5.76	55.44	3	0.05	1	0.02	1	0.02
D297B	350	5.17	47.25	3	0.06	2	0.05	0	0.00
龙特浦 B LongtepuB	350	3.15	38.85	2	0.05	1	0.03	0	0.00
金 23B Jin23B	350	6.19	52.35	3	0.06	0	0.00	0	0.00
IR58025B	350	15.50	112.59	12	0.11	0	0.00	0	0.00
IR68902B	350	12.15	189.56	14	0.07	0	0.00	0	0.00
福伊 B FuyiB	350	4.72	62.25	0	0.00	0	0.00	0	0.00

1) 非 *eui1* 和 *eui2*, 待鉴定 Neither *eui1* nor *eui2*, need to be identified

2.3 长穗颈不育系(eA系)的育成和性状表现

eB-1 或 eB-2 分别同相应的 A 系杂交、回交,在 BC₁F₁ 世代群体只呈现 2 个株高秆型明显差异的集团。一是植株明显较高、穗颈较长的不育株集团;另一是似同原 A 系株型的不育株集团。将植株较高、穗颈较长的不育株再同 eB 系回交一次,即获得性状整齐的 eA 系,说明它们已是 *eui1* 或 *eui2* 纯合基因型。这些 eA 系保留原相应 A 系的遗传背景,与相应 A 系比较仅 1 对 *eui* 基因之差。这 1 对基因对诸农艺性状的影响表现一因多效性。如表 3 所示,eA 系株高显著增高 10~20cm;其中 *eui1* 突变株系的株高表现强于 *eui2*,并依不同遗传背景而异。eA 系穗颈显著增长并使穗颈伸出度显著增加。带有 *eui1* 的协青早 eA(1) 和 II-32eA(1) 已达到完全解除包穗的程度。此外,穗长度、颖花长及柱头外露率也有增加的趋势,在一些不育系中,这些性状的差异达显著水平。

eA 系和 A 系比较,花粉育性没有差异,表明 *eui*

表 2 所示,在处理的 11 个 B 系中,仅福伊 B 未获得 *eui* 突变体。其它各 B 系处理都表现较高的突变率。平均为 0.10%,变幅为 0.02%~0.47%;依不同 B 系遗传背景 and 不同剂量而异;高剂量下表现明显较高的突变率。

基因同花粉育性独立遗传,同时,*eui* 基因的长穗颈表达过程不影响花粉育性。所有 eA 系都比相应的 A 系早抽穗 2~3d。

2.4 高秆隐性恢复系(eR系)的选育及其株高秆型

直接诱变 R 系,在 M₂ 世代选择高秆隐性突变体,在 M₃ 世代即可获得定型的高秆隐性恢复系(eR)。育种过程无需杂交、回交。育种周期仅需 2~3 个种植季节。

已把国内若干重要的 R 系改造成分别带有 *eui1*、*eui2* 的 eR 系,它们的株高分别比相应的 R 系增高 20~40cm,同时具有较高的授粉势能。

eR 系,同相应的 R 系比较,穗增长、穗颈增长、早抽穗 2~3d。以 127eR(1) 为例,有关数据列于表 4。eR 系对 A 系的育性恢复性没有改变。

2.5 带有 *eui* 基因的 e-杂交稻株型与产量表现

表 5 表明,由于 *eui* 基因多型性的发现,参试的 e-杂交稻除了 eA/eR、A/eR 组配方式的单 *eui* 基因 e-杂交稻,还有 eA/eR 的双 *eui* 基因的 e-杂交稻,如协

表 3 eA 系与 A 系农艺性状比较¹⁾

Table 3 Comparison between eA lines and A lines in agronomic characteristics

不育系 A lines	播始历期 Heading days (d)	株高 Plant height (cm)	穗长 Panicle length (cm)	穗颈伸出度 Panicle exsertion (cm)	穗粒数 No. of spikelets per panicle	颖花长 Length of flore (mm)	柱头外露率 Rate of stigma exsertion (%)	不育度 Pollen sterility (%)
协青早 Xieqingzao eA(1)	60a	91.53a	23.25a	1.62a	107.8a	9.40a	-	-
协青早 Xieqingzao eA(2)	61a	79.09b	21.93a	-4.55b	126.1a	9.53a	29.53a	94.11a
协青早 Xieqingzao A(CK)	63a	69.05c	18.70b	-7.10c	106.8a	8.95a	25.62a	91.01a
IF-32eA(1)	78a	111.20a	28.50a	3.70a	271.0a	7.87a	74.06a	91.74a
IF-32A(CK)	80a	86.00b	25.30b	-11.20b	218.0b	7.58b	57.52b	90.77a
冈 Gang 46eA(1)	73a	108.60a	23.00a	-9.73a	241.2a	7.38a	24.49a	99.52a
冈 Gang 46A(CK)	75a	91.05b	22.65a	-14.54b	245.7a	7.18b	23.29a	99.93a

¹⁾ 同一遗传背景下,eA与A比较。不同字母表示差异显著。(1)(2)分别表示带有 *eui1*,*eui2* 基因。下同

Comparison eA and A line in the same genetic background. Different letter indicates significant. (1) and (2) present *eui1* and *eui2* gene, respectively. The same as below

表 4 高秆隐性恢复系 127eR(1)与原恢复系 127R 性状比较

Table 4 Comparison between restorer 127eR(1) and the corresponding 127R in characteristics

恢复系 Restores	播始历期 Heading days (d)	株高 Plant height (cm)	穗长 Panicle length (cm)	穗粒数 No. of spikelets per panicle	千粒重 1000-grain weight (g)	倒一节长 The first internode (cm)	倒二节长 The second internode (cm)	倒三节长 The third internode (cm)	倒四节长 The fourth internode (cm)
127eR(1)	108a	141.04a	30.9a	126.0a	28.0a	49.6a	22.3a	17.4a	12.3a
127R	111a	110.15b	29.5a	122.9a	28.4a	33.6b	15.4b	13.1a	11.8a

表 5 带有 *eui* 基因的 e-杂交稻农艺性状与产量(1999,福州)

Table 5 Yield components and agronomic characteristics of e-hybrids of rice(1999, Fuzhou)

组合 Combinations	生育期 Growth duration (d)	株高 Plant height (cm)	穗长 Panicle length (cm)	穗粒数 No. of spikelets per panicle	结实率 Seed set (%)	有效穗 Productive panicle	千粒重 1000-grain weight (g)	产量 Yield (g/m ²)
协青早 Xieqingzao A/127R	123	101.0b	25.8a	106.9a	89.9	9.1	31.82	561.68a
协青早 Xieqingzao A/127eR(1)	120	109.4a	26.3a	105.5a	93.8	9.3	32.32	626.10a
协青早 Xieqingzao eA(2)/127eR(1)	119	110.5a	26.1a	100.7a	92.8	9.6	32.94	593.93a
冈 Gang 46A/127R	125	117.1b	27.9a	141.6a	91.1	9.3	29.35	533.40a
冈 Gang 46A/127eR(1)	123	121.8a	28.0a	145.0a	92.7	9.2	29.50	544.65a
IF-32A/127R	126	104.8b	26.2a	144.6a	85.7	8.1	27.56	440.63b
IF-32eA(1)/127R	124	108.3a	27.4a	145.4a	85.7	8.1	28.55	531.68a

青早 eA(2)/127eR(1)。该 e-杂交稻的双亲 eA 和 eR,分别带有互不等位的 *eui2* 和 *eui1* 基因。

表 5 数据揭示以下趋势:e-杂交稻,不论带有 1 个或 2 个 *eui* 基因,不论 *eui* 基因来自 eA 或 eR,同相应的无 *eui* 基因的杂交稻比较,株型和主要农艺性状相似,但抽穗期都缩短 2~3d,植株略高 3~10cm,最上节间、穗长都略有增加。数据还显示 e-杂交稻有较高的产量潜力。IF-32eA/127R 组合比 IF-32A/127R 增产达到显著水平。粒重加大可能是增产的原因之一,而粒重增大可能与粒长增长、库容量

加大有关。

3 讨论

(1)直接辐射诱变 B 系获得它们的 *eui* 基因突变体,继而育成高秆隐性 B 系和 R 系,可回避采用回交转育该基因时引起的遗传分离与基因重组。实践证明,采用相应的诱变因子和诱变剂量处理水稻种子,水稻的 *eui* 基因,特别是 *eui1* 基因的突变率是相当高的。可以认为,核辐射技术与杂交育种技术相结合,可提高育种效率,缩短育种年限。由于仅涉

及 1 对隐性基因,直接改造已育成的的杂交稻组合,把 A 系育成 eA 系,育种周期可缩短为 3~4 个种植季节;把光温敏核不育 S 系改造为 eS 系,因无需杂交过程,仅需 2~3 个种植季节。选择包穗严重的 A 系或对赤霉素反应钝感的光温敏核不育 S 系作为改造对象,将取得更佳的预期效果。

(2)eA 系的长穗颈表现,从根本上提高了不育系的异交潜势,有利于提高种子生产的高产、稳产性;因此,选育和利用 *eui* 基因可望达到建立不用(少用)赤霉素,达到种子生产高产、低耗、优质、无污染的可持续发展的目的。

(3)初步研究发现,*eui* 基因对杂交稻库、源、流存在正效应,表现为颖花增长、粒增大,以及植株繁茂、速生、快长、早熟。该基因对亚种、亚种间超高产杂交稻的籽粒产量构成,包括结实率、饱满度以及米质诸因素的作用值得探索。

(4) *eui* 基因的多型性,*eui2* 基因的发现,使得 A 系、R 系同时利用 *eui* 基因成为现实,种子生产过程父母本都可不用或少用赤霉素成为可能。育种上可继续发掘有关遗传种质资源,并根据育种材料不同遗传背景,筛选不同 *eui* 基因用于 eA、eR 系选育和杂交稻的最佳配组,从而进一步提高 e-杂交稻的育种效果和利用水平。

(5) *eui* 基因使杂交稻的上部节间略有伸长,株高提高 3~10cm 而略改变了株型。有必要研究 e-杂交稻的抗倒性,探索这类杂交稻的最佳株型及主要性状的育种目标和选择指标,以指导育种工作。

References :

- [1] Rntger J N, et al . A fourth genetic element to facilitate hybrid cereal production-a recessive tall in rice . Crop Science , 1981 , 21 :373 - 376 .
- [2] Wu S B, et al . Study on induced mutation leading to obtaining a recessive tall-culm gene in rice . Fujian J. of Agri. Sci. 1988 ,3(1) : 41 - 45 .(in Chinese)
- 吴世弼,等.水稻诱变获得隐性高秆基因.福建农学院学报, 1988 ,3(1) :41 - 45 .
- [3] Liao C L, et al . Studies on heredity and utilization of GRLC recessive tall type in rice .Southwest China J. of Agri. Sci.1988 ,1(1) :43 - 46 . (in Chinese)
- 廖昌礼,等.高秆隐性水稻 Grlc 的遗传与利用研究:1. Grlc 及其测交 F₁ 的株高特征和秆型.西南农业学报,1988 ,1(1) :43 - 46 .
- [4] Sun L H, et al . Recessive tall somatic cell mutant in wide compatibility rice . J. of Genetics , 1994 ,21(1) :67 - 73 . (in Chinese)
- 孙立华,等.具广亲和性的水稻隐性高秆细胞突变体.遗传学报,1994 ,21(1) :67 - 73 .
- [5] Librojo A L, et al . Chromosomal location of some mutant genes through the use of primary trisomics in rice . Rice Genetics . IRRRI Manila ,1986 :249 - 255 .
- [6] Mackawa M, et al . Interaction of *eui* gene for the elongation of uppermost internode and some genes for elongation of internode . Japan J. Breed , 1983 ,33(Suppl.1) :124 - 125 .
- [7] Chen J M, et al . Studies on heredity of recessive tall mutant in rice . J. of Yangzhou University , 1998 ,1(3) :36 - 41 . (in Chinese)
- 陈建明,等.水稻隐性高秆突变的遗传研究.扬州大学学报, 1998 ,1(3) :36 - 41 .
- [8] Wu Y L, et al . The RFLP of tagging of *eui* gene in rice . Chinese J. Rice Sci . 1998 ,12(2) :119 - 120 . (in Chinese)
- 吴玉良,等.水稻株高基因 *eui* 的初步定位.中国水稻科学, 1998 ,12(2) :119 - 120 .
- [9] Virmani S S, et al . *eui* gene for elongated uppermost internode transferred to indica rice . IRRN , 1988 , 13(6) : 6 .
- [10] Shen Z T, et al . Studies on eliminating panicle enclosure in WA-type MS line of rice (*Oryza sativa* subsp. *indica*) . Chinese J. Rice Sci . 1987 ,1(2) :95 - 99 . (in Chinese)
- 申宗坦,等.消除籼型野败不育系包颈现象的研究.中国水稻科学,1987 ,1(2) :95 - 99 .
- [11] Liang K J, et al . Genetics and breeding application of panicle exertion in rice . J. of Fujian Agri. College , 1992 , 21(4) :380 - 385 . (in Chinese)
- 梁康迳,等.水稻穗伸出度的遗传及其在育种上的应用.福建农学院学报,1992 ,21(4) :380 - 385 .
- [12] Yang R C . A breeding method of non panicle enclosure in CMS lines . Invention Patent Bulletin , 1998 ,14(45) :2 - 3 . (in Chinese)
- 杨仁崔.水稻不包穗雄性不育系的选育方法.发明专利公报, 1998 ,14(45) :2 - 3 .
- [13] Yang R C, et al . A breeding method of hybrid rice . Invention Patent Bulletin , 1999 , 15(43) :5 . (in Chinese)
- 杨仁崔,等.一种杂交稻的选育方法.发明专利公报,1999 ,15(43) :5 .