

恢复基因渗入对籼、粳不育系纯度和杂交稻产量影响的研究

陆作楣¹, 陶 瑾¹, 刘学军²

(¹南京农业大学水稻研究所, 南京 210095; ²天津市农业科学院作物所)

摘要: 研究了杂交稻花粉对母本不育系回交后代群体 BC₁、BC₂、BC₁F₂ 的主要农艺性状和育性表现, 分析了不育系中出现大量自交结实株的原因, 讨论了恢复基因渗入对籼、粳不育系纯度和杂交稻产量的影响, 指出“同质恢”对降低不育系纯度的严重性和杂交稻作制种田隔离区的不合理性。

关键词: 恢复基因; 迁移; 不育系; 杂交稻

中图分类号: S511.03 文献标识码: A 文章编号: 0578-1752(2000)03-0001-07

长期以来, 不少地方用杂交稻(F₁)作为同组合制种田的隔离区, 用以防止其它常规品种花粉的生物学混杂, 但是杂交稻花粉对制种田影响的不良后果, 至今没有引起人们足够的重视。1991年江苏宿迁、涟水、盱眙等地共78ha杂交籼稻献改优63制种田中, 母本献改A的平均杂株率高达34.5%, 杂株的表现十分复杂, 造成制种田全部失收^[1]。值得注意的是不育系中很多杂株表现为部分结实或正常结实。在细胞质含有不育基因的遗传背景下, 这些自交结实杂株的细胞核内必须含有恢复基因, 即恢复基因渗入(生物学混杂)造成的“同质恢”现象^[2-4]。为此, 我们以杂交稻花粉为恢复基因渗入的来源, 研究其对籼、粳不育系纯度和杂交稻产量的影响, 为提高杂交稻“三系”繁殖和制种质量提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 以国内普遍应用的两个核质互作型不育系为试验材料, 即野败型籼型不育系珍汕97A、BT型粳型不育系六千辛A, 以它们配制的推广组合汕优63和六优1号为外来花粉源。在控制条件下获得回交群体, 简记为BC₁, 下季将BC₁群体和原不育系同期播种, 在隔离条件下授粉。从不育系上收获的种子为回交二代, 简记为BC₂, 在BC₁授粉株上收获的种子是自交后代, 简记为BC₁F₂。总计获得以下两类各3个世代的材料:

BC₁: 珍汕97A/汕优63; 六千辛A/六优1号

BC₂: 珍汕97A//珍汕97A/汕优63; 六千辛A//六千辛A/六优1号

BC₁F₂: 珍汕97A/汕优63自交后代; 六千辛A/六优1号自交后代

第三年将以上材料同时种植于网室, 顺序排列, 不设重复, 并种植对应的不育系、保持系、恢复系和杂交一代种子为对照。各处理栽插株数不等, 株行距均为20cm×20cm, 每穴插一苗, 田间管理如常规。各处理考查抽穗期、株高、穗长和包颈度。以不育系和恢复系的平均值(中亲值)为标准, BC₁、BC₂和BC₁F₂中分成偏不育系或保持系和偏恢复系或杂交稻两类,

收稿日期: 1999-04-08

作者简介: 陆作楣(1941-), 男, 江苏太仓人, 教授, 博士生导师, 主要从事杂交稻育种和种子产业化工程研究。

按结实率小于 50%、大于 50% 以及完全不结实分为 3 类。分别统计其所占百分率。

成熟期各群体和对照取样考种,除 BC_1F_2 和 BC_2 取 100 株外,其余均为 50 株。考察项目为株高、穗长、包颈度。计算各处理和对照的平均数和标准差。

1.2 在实施以上工作内容的同时,在献改优 63 的制种田内,对母本献改 A 的纯度进行调查,选择黑染花粉率高的杂株与献改 A 的正常株进行成对测交,次年种植测交后代测定自交结实率,并观察株行分离情况。

1.3 在离杂交稻大田不到 3m 的制种田采集油优 63 种子样品,次年与严格隔离的制种田种子作对比试验。处理与对照各种 25 小区,间隔排列,以消除肥力影响。每小区 4 行,每行 20 株,即处理和对照各 2000 株。栽培措施同一般大田,成熟前调查处理和对照的田间纯度,成熟时去除两端各 2 行,处理与对照分别混收计产。

1.4 将六千辛 A 继续与六千辛 A//六千辛 A/六优 1 号的植株花粉回交,得 BC_3 ,以后连续选择回交至 BC_6 。自交二代,获得外观与六千辛 A 相似的同质恢复系六千辛 R。1996 年进行测恢试验分别与粳型不育系 3155A、3726A、六盐 189A、徐稻 2 号 A、丙 8979A 和六千辛 A 进行测交,次年种植测交种考查各组合的恢复度和整齐度。本研究于 1992~1997 年在江苏省盐城市庆丰杂交稻研究所完成。

2 结果与分析

2.1 籼型 BC_1 、 BC_1F_2 、 BC_2 的育性分离和性状表现

珍汕 97A 接受油优 63 花粉的 BC_1 和衍生系 BC_1F_2 、 BC_2 群体,表现广泛的性状分离。从外观看,一部分接近珍汕 97A 和 B,一部分接近明恢 63 和汕优 63。各单株的自交结实从零到正常,各世代间分布有较大差异。

由表 1 可知 BC_1 和 BC_1F_2 的 I 型和 II 型植株比例比较接近,而 BC_2 更接近于回交亲本,加上 BC_1 中的 I 型植株和珍汕 97A 生育期相近,容易授粉结实,所以 BC_2 群体中的 I 型植株比例大幅度上升。

在结实率方面, BC_1F_2 的高结实株增加,低结实株减少,这可能与恢复基因的纯合位点增加有关。 BC_2 群体因不育基因频率上升,而导致不育株率超过 50%,但高结实株的比例仍接近 30%。

表 2 列出了回交后代群体几个外观性状的平均数和标准差,并以相应的亲本和杂交稻为对照。 BC_1 、 BC_1F_2 和 BC_2 的抽穗历期分别长达 49d、29d 和 20d,而相应的亲本和杂交稻的抽穗历期只有 5d。回交后代群体的株高和穗长平均数均介于双亲之间,而与杂交稻有较大差距,回交后代呈现很大的分离,各性状的变异量约为亲本和杂交稻的 3 倍,表现很不整齐,但随着回交世代增加而趋向于回交亲本。回交后代群体的包颈度均高于恢复系、保持系和杂交稻,但比不育系轻得多,包颈度的变异量增大,这是回交群体育性分离的结果。

2.2 粳型 BC_1 、 BC_1F_2 、 BC_2 的育性分离和性状表现

接受六优 1 号花粉的六千辛 A 产生 BC_1 及其衍生系 BC_1F_2 和 BC_2 群体,其中 I 型和 II 型植株的变化趋势与籼型相似,但 I 型的比例相对较低,表明群体倾向于回交亲本的速度不如籼型表现那么快。这可能是因为六优 1 号双亲的差距比汕优 63 小的缘故。表 3 中回交亲本的育性分离和籼型群体的表现有很大区别,即基本没有不育株,低结实株的比例也很低,几乎全部为高结实株。这是因为六千辛 A 是 BT 型不育系,属配子体不育类型,所以六优 1

号以及 BC_1 、 BC_1F_2 的可育花粉都含有恢复基因而不含有不育基因, 因而不会出现不育的后代。但从表 4 的结果看, 回交群体的抽穗历期和株高、穗长等性状的平均数和变异量, 与籼型群体有相似的表现, 只是变异的幅度要小一些。由于 BT 型不育系基本不包颈, 所以回交群体中没有明显的包颈现象。

表 1 籼型 BC_1 、 BC_1F_2 、 BC_2 单株的外观与结实率分类表

Table 1 Classification of BC_1 、 BC_1F_2 、 BC_2 plants in indica rice by their visual characters and seed-setting percentage

世代 Generation	总株数 Total plants (no.)	外观性状分类 Classification on visual characters		结实率相对次数分布 Relative distribution of seed-setting percentage (%)		
		I ¹⁾ 型 I-type	II ²⁾ 型 II-type	0	< 50	> 50
		BC_1	117	39.31	60.69	22.23
BC_1F_2	500	41.20	58.80	30.40	23.00	46.60
BC_2	154	94.15	5.85	51.30	18.83	29.87
珍汕 97A Zhenshan 97A	50	100	0	100	0	0
汕优 63 Shanyou 63	50	0	100	0	0	100

¹⁾ 偏向不育系或保持系 Partial to CMS or maintainer lines; ²⁾ 偏向恢复系或杂交稻 Partial to restorer lines or hybrid rice; 下同 The same as below

表 2 籼型回交群体外观性状表现

Table 2 Representation of visual characters of back-crossing population in indica rice

世代与对照 Generation and control	抽穗期 Heading (m-d)	株高 (cm) Plant height	穗长 (cm) Panicle length	包颈长度 ¹⁾ (cm) Panicle exertion
BC_1	07-17~ 09-05	88.88±12.76	22.32±2.33	- 4.02±3.49
BC_1F_2	07-27~ 08-26	93.10±10.69	23.80±2.01	- 1.70±4.96
BC_2	07-22~ 08-11	81.75±11.11	21.58±2.19	- 2.24±4.46
汕优 63 Shanyou63	08-12~ 08-17	111.42±3.85	25.20±0.59	0.26±2.00
明恢 63 Minghu 63	08-18~ 08-23	94.00±3.51	24.70±0.89	0.23±2.12
珍汕 97B Zhenshan97B	07-22~ 07-27	81.20±4.24	19.61±0.82	1.35±0.79
珍汕 97A Zhenshan97A	07-24~ 07-29	64.37±3.66	19.09±1.08	- 10.93±1.09

¹⁾ 正值: 不包颈; 负值: 包颈; 下同 Plus value: exertion; Minus value: non-exertion; The same as below

2.3 受杂交稻花粉迁移影响的汕优 63 种子的纯度和产量

含 BC_1 的汕优 63 种子和正常种子的比较结果列于表 5。含 BC_1 的种子和正常种子各 2000 株, 去掉 2 行边行后, 实际考察各 1960 株。表中正常种子纯度 98.5%, 超过国标一级 98% 的标准, 含 BC_1 的汕优 63 种子纯度 91.2%, 大大低于国标二级 96% 的标准, 属等外种子, 比正常种子减产 8.44%, 减产的幅度大于田间纯度下降的幅度, 可能是因为一部分 BC_1

为II型高结实株与正常株较接近,所以在调查中未被列为杂株,而产量却低于正常的汕优63。由此可见,受杂交稻花粉迁移影响的减产程度,要比田间所见的纯度下降更为严重。当杂株率较低时,就很容易被人们所忽视。

表 3 粳型 BC_1 、 BC_1F_2 、 BC_2 单株的外观与结实率分类表

Table 1 Classification of BC_1 、 BC_1F_2 、 BC_2 plants in japonica rice by their visual characters and seed-setting percentage

世代 Generation	总株数 Total plants (no.)	外观性状分类 Classification on visual characters		结实率相对次数分布 Relative distribution of seed-setting percentage (%)		
		I 型 I -type	II 型 II -type	0	< 50	> 50
		BC_1	79	15.00	85.00	0
BC_1F_2	517	41.31	58.69	0	0	100
BC_2	351	51.26	48.74	0	2.90	97.10
六千辛 A LiuqianxinA	50	100	0	100	0	0
六优 1 号 Liuyou 1	50	0	100	0	0	100

表 4 粳型回交群体外观性状表现

Table 4 Representation of visual characters of back-crossing population in japonica rice

世代与对照 Generation and control	抽穗期 Heading (Month-day)	株高 (cm) Plant height	穗长 (cm) Panicle length	包颈长度 (cm) Panicle exertion
BC_1	08-05~ 09-10	100.35± 8.02	21.94± 2.28	0.96± 3.66
BC_1F_2	08-01~ 09-05	100.45± 9.94	22.32± 1.99	3.68± 2.37
BC_2	08-05~ 08-31	108.20± 9.90	22.28± 1.83	3.32± 1.77
六优 1 号 Liuyou 1	08-05~ 08-09	112.80± 3.08	23.52± 0.98	0.79± 1.50
77302-1	07-29~ 08-03	82.30± 1.71	22.00± 0.96	0.92± 0.78
六千辛 B LiuqianxinB	08-19~ 08-23	107.4± 2.82	21.00± 1.00	3.19± 1.20
六千辛 A LiuqianxinA	08-19~ 08-22	100.55± 2.95	20.00± 0.98	0.66± 1.00

表 5 汕优 63 正常种子与含 BC_1 种子的纯度和产量比较

Table 5 Comparison of purity and yield between Shanyou63 and Shanyou63 containing BC_1 seeds

汕优 63 Shanyou63	总株数 Total plants	杂株数 Foreign plants	纯度 (%) Purity	实收产量 (kg) Yield	产量百分比 (%) Yield percentage
含 BC_1 种子 Containing BC_1 seeds	1960	172	91.2	55.115	91.56
正常种子 Normal	1960	29	98.5	60.192	100

2.4 献改 A 的杂株类型和测恢试验结果

野败型不育系献改 A 自江西引入江苏后在海南岛和本省连续繁殖, 虽经反复去杂, 但纯度仍然很低, 且杂株的表现十分复杂。在调查的 1000 株中, 有杂株 185 株, 即田间纯度为 81.5%, 杂株中完全不育的占 35.68%, 正常结实株占 58.38%, 部分结实株占 5.95%, 杂株在生育期、株叶形、粒形、芒、颖尖色等都有明显的分离, 与前面籼型 BC₁F₂ 群体较为相似。

献改 A 中 47 株散粉株与正常的献改 A 测交, 将测交后代种植株行, 其中 36 个株行为全不育, 表现整齐, 表明是机械混杂的献改 B 的测交后代, 其余 11 个株行出现育性分离或全部正常结实, 表明是同质恢的测交后代。各测定项目结果列于表 6。在 11 个测交后代株行中, 第 1 和 6 号株行表现整齐、结实正常、花粉染色、包颈轻, 表明这两行的授粉株是已经基本纯合的同质恢复株, 但两个株行的抽穗期相差 10d, 表明同质恢复株之间具有较大的差异。另外, 9 个测交后代株行均有程度不等的株间差异, 结实率从零到部分结实, 表明原授粉株仍处在分离状态, 且只有部分恢复能力。综观 11 个株行的表现, 均为 BC₁F₂ 中的 I 型植株; 而 II 型植株, 因变异显著, 都在去杂的过程中被清除。

表 6 献改 A 中散粉株测交后代各性状表现¹⁾

Table 6 Representation of progenies from XiangaiA test-crossing with fertile pollen

株行号 No.	抽穗期(月·日) Heading(m-d)	包颈程度 Exserting degree	染色花粉率 Stained pollen rate	自交结实率 Self-seed - setting rate	分离程度 Segregation
1	08-04~ 08-08	S	H	H	S
2	07-26~ 08-13	S、M、H	S、M	S、M	H
3	07-25~ 08-11	M	M	M	H
4	08-06~ 08-08	S、M	M、H	S、M、H	H
5	08-06~ 08-08	M	M	S、M	S
6	08-14~ 08-16	S	H	H	S
7	08-03~ 08-06	M	S、M、H	S、M	S
8	08-01~ 08-03	M	M	S、M	H
9	08-03~ 08-05	S、M、H	S、M、H	S、M、H	H
10	08-02~ 08-05	S、M	S、M、H	S、M	H
11	08-01~ 08-03	S、M	S、M	S、M	H

¹⁾S: 包颈度 0~ 5cm, 染色花粉率 < 10%, 自交结实率 0%, 外观分离轻; M: 包颈度 5~ 10cm, 染色花粉率 10%~ 50%, 自交结实率 < 50%; H: 包颈度 > 10cm, 染色花粉率 > 50%, 自交结实率 > 50%, 外观分离重

S: exsertion: 0~ 5cm, stained pollen rate: < 10%, self-seed-setting rate: 0%, slight segregation; M: exsertion: 5~ 10cm, stained pollen rate: 10%~ 50%, self-seed-setting rate: < 50%; H: exsertion: > 10cm, stained pollen rate: > 50%, self-seed setting rate: > 50%, severe segregation

2.5 同质恢复系六千辛 R 的恢复力测定

粳型回交群体 BC₂ 继续与六千辛 A 连续回交获得的同质恢复系六千辛 R, 其外观与六千辛 B, 已无法区别。六千辛 R 与徐稻 2 号 A 等 6 个粳型不育系测交后代(F₁) 的结实率列于表 7, 其中除丙 8979A 之外, 其余各组合的结实率为 86.6%~ 96.4%, 达到正常恢复力标准, 表明六千辛 R 的恢复力与恢复基因供体 77302-1 没有差异。

表 7 六千辛 R(父本)与不育系测配后代结实率(%)

Table 7 Seed-setting percentage of progenies from LiuqianxinR(♂) testing with sterile lines

	3726A	3155A	徐稻 2 号 A Xudao2A	六盐 189A Liuyan189A	丙 8979A Bing8979A	六千辛 A LiuqianxinA
六千辛 R LiuqianxinR	96.4	86.6	93.2	90.9	70.4	94.1

3 结论与讨论

3.1 我国绝大多数杂交稻组合的生育期同父本相近,杂交稻制种田和大田的时间隔离较为困难,空间隔离也常常达不到要求,所以杂交稻制种田容易发生杂交稻花粉的生物学混杂,使收获的 F₁ 种子中混有 BC₁ 种子。本研究结果表明,BC₁ 分离严重,抽穗期可相差一个多月,多数植株变矮且参差不齐,穗形变小,结实率降低,籼型 BC₁ 尤为严重。本研究从靠近汕优 63 的制种田边采集种子,减产幅度高达 8.44%。虽然一般情况下不会如此严重,但也必须引起制种地区的高度警觉。我国杂交粳稻制种区相当分散,由于粳型 BC₁ 结实率较高,外观分离程度也相对较小,杂交粳稻作制种田隔离区的情况更为普遍,从而不可避免地削弱杂交粳稻的竞争优势,成为影响其大面积推广的重要因素。

3.2 自杂交稻推广以来,不育系繁殖田发生保持系的机械混杂,一直是不育系纯度下降的主要原因,但是随着生育期较长的不育系陆续推广应用,因杂交稻串粉而造成恢复基因渗入,又成为不育系纯度下降的重要因素。本研究结果表明,恢复基因渗入产生的同质恢复株 BC₁,会在繁殖过程中继续扩散,产生继续分离的 BC₁F₂ 和 BC₂ 植株,直至形成同型同质恢复系。相比之下,保持系的机械混杂类型简单,继续繁殖对纯度影响较小,也不会出现其它变异类型。而恢复基因渗入造成的生物学混杂,使不育系的杂株类型十分复杂。继续繁殖会使不育系纯度逐代大幅度下降,因而后果也更为严重。

3.3 为了防止或减轻恢复基因渗入对不育系纯度的影响,应该在不育系繁殖区内实施严格的布局控制。例如早中籼类型不育系繁殖可以用迟熟中粳或晚粳作隔离区,一方面确保时间隔离,另一方面即使发生极少量串粉,由于后代为籼粳杂交种,植株高大,抽穗迟而花粉发育不良,很容易在下一季繁殖田中彻底清除。在南方双季稻区,应提倡不育系夏季繁殖,以便和前作稻、后作稻的花期完全隔离。不育系繁殖区必须远离制种田和杂交稻大田以杜绝恢复基因渗入的来源。当不育系中出现分离和自交结实现象,即为恢复基因渗入的标志,必须停止用于繁殖和制种,否则可能会造成巨大损失。

参考文献:

- [1] 陆作楣. 野败型不育系献改 A 大量自交结实的研讨[J]. 种子, 1991, (4): 40~41.
- [2] 陈玉虎. 粳型杂交稻“同质恢”混杂原因的分析[J]. 浙江农业科学, 1990, (3): 125~127.
- [3] 朱华高. 杂交稻 AB 类杂株产生原因及不育系育性变化原因的初步研究[J]. 作物学报, 1993, 9(2): 139~142.
- [4] 陆作楣, 等. 水稻雄性不育系自交结实问题之探讨[J]. 南京农业大学学报, 1989, 12(2): 4~11.

Influence of Introgression of Restoring Genes on MS Line Purity and Hybrid Yield in Indica and Japonica Rice

Lu Zuomei¹, Tao Jin¹, Liu Xuejun²

(¹Rice Institute of Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095;

²Crop Institute, Tianjin Academy of Agricultural Sciences)

Abstract: The main characters and seed set of BC₁, BC₂, BC₁F₂ from MS line back-crossing with the pollen of hybrid rice were studied. The appearance of a large number of self fertile plants in MS line was analyzed. The effect of introgression of restoring genes on MS line purity and hybrid yield in indica and japonica rice was discussed. It was pointed out that "iso-cytoplasm restorer line" was seriously reducing the purity of MS line and that hybrid rice was unsuitable for isolation zone in the seed production fields.

Key words: Restoring genes; Introgression; MS line; Hybrid rice

特 别 推 荐

YN 型土壤肥料养分测定仪

农业部全国农技推广中心“统测统配流动测试服务”唯一指定、中国农业生产资料集团公司推广使用产品 YN 型集成式土壤肥料养分测定仪, 可快速测定土壤、肥料、植株中的氮、磷、钾及有机质等养分含量。该仪器测试成本低、精度高、操作简便、稳定可靠。已在全国各省市建有服务网站。

研制开发单位: 河南农业大学机电技术开发中心

联系方式: (0371) 3845624 3852497 **E-mail:** hnjdzx@public2.zz.ha.cn

详细情况请访问本中心网址: <http://www.hnbx.com.cn/hnjdzx/>