

籼型杂交稻恢复系明恢 63 的利用与创新

吴方喜^{1,2,3}, 蔡秋华^{1,2,3}, 朱永生^{1,2,3}, 张建福^{1,2,3}, 谢华安^{1,2,3}

(1. 福建省农业科学院水稻研究所, 福建 福州 350019; 2. 福州国家水稻改良分中心/农业部闽台农作物种质资源利用重点开放实验室/福建省作物分子育种工程实验室/福建省水稻分子育种重点实验室, 福建 福州 350003;
3. 福建省作物种质创新与分子育种省部共建国家重点实验室培育基地, 福建 福州 350003)

摘要: 明恢 63 是我国杂交水稻组合配制中应用最广, 种植面积最大, 持续时间最长, 效益最显著的恢复系, 至今仍在生产上大面积应用。明恢 63 作为恢复系选育的骨干亲本, 对我国杂交水稻的更新换代起到里程碑的作用。到 2010 年, 全国以明恢 63 为父本配组了 34 个组合通过省级以上审定, 其中 4 个组合通过国家审定, 从 1984~2009 年, 明恢 63 直接配制的组合累计推广面积达 8 414.4 万 hm², 占全国杂交水稻推广面积的 24.51%。全国各育种单位利用明恢 63 作为骨干亲本选育的新恢复系有 543 个, 这些新恢复系配组了 922 个组合通过省级以上审定, 从 1990~2009 年, 以明恢 63 作为骨干亲本衍生的新恢复系配组的组合累计推广面积达 8 101.3 万 hm², 占全国杂交水稻推广面积的 28.22%。明恢 63 在分子育种方面, 主要是导入抗虫、抗除草剂、抗稻瘟病、抗白叶枯、抗飞虱基因和产量 QTL 等。明恢 63 作为分子生物学研究的优异材料, 到 2010 年为止, 从中主要定位了 43 个基因, 其中 9 个基因已被克隆。结合育种实践, 展望未来杂交水稻育种, 提出了“四性”综合的育种理论。

关键词: 籼稻; 恢复系; 明恢 63; 利用; 创新

中图分类号: S 511.02

文献标识码: A

Application of Indica Restorer Line, Minghui 63, for Rice Hybridization

WU Fang-xi^{1,2,3}, CAI Qiu-hua^{1,2,3}, ZHU Yong-sheng^{1,2,3}, ZHANG Jian-fu^{1,2,3}, XIE Hua-an^{1,2,3}

(1. Rice Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou, Fujian 350019, China;
2. Fuzhou Branch, National Rice Improvement Center of China/Key Laboratory of Crop Germplasm Utilization between Fujian and Taiwan, Ministry of Agriculture, P. R. China/Fujian Engineering Laboratory of Crop Molecular Breeding/Fujian Key Laboratory of Rice Molecular Breeding, Fuzhou, Fujian 350003, China; 3. Incubator of National key Laboratory of Fujian Germplasm Innovation and Molecular Breeding between Fujian and Ministry of Sciences & Technology, P. R. China, Fuzhou, Fujian 350003, China)

Abstract: The restorer line Minghui63 of hybrid rice was most widely utilized, popular for the longest time, the largest planting area, and most significant yield increasing in hybrid rice combinations bred during past 30 years. In the meanwhile, it will be continued to play a unique role in hybrid rice bred in China. So Minghui63 was a milestone as one of the main parents to breed restorer lines for the renewal of hybrid rice combinations. With the extension of hybrid rice in the world, Minghui63, the restorer line was widely crossed to prepare new hybrid rice combinations with different male sterile lines of hybrid rice. Up to 2009, there were 34 combinations of hybrid rice approved by the national and provincial crop variety registration committee, and four of them were approved by the national authorities in China. The statistics indicated that the total planting area of hybrid rice combinations derived from Minghui63 was 84.144 million hectare, about 24.51% of the total planting area of hybrid rice in China from 1984 to 2009. Furthermore, Up to 2009, 544 new restorer lines were bred successfully derived from Minghui63 as the main parent in China. 924 combinations of hybrid rice with these new restorer lines were approved by the national and

收稿日期: 2011-05-21 初稿; 2011-08-02 修改稿

作者简介: 吴方喜 (1976—), 男, 硕士, 副研究员, 主要从事水稻分子生物学和分子育种研究 (E-mail: fangxi2005@hotmail.com)

通讯作者: 张建福 (1971—), 男, 研究员, 主要从事水稻分子生物学和分子育种研究 (E-mail: jianfzhang@163.com)

谢华安 (1941—), 男, 研究员, 中国科学院院士, 主要从事水稻遗传育种研究 (E-mail: huaanxie@yahoo.com.cn)

基金项目: 国家“863”计划项目 (2006AA100101、2010AA101801、2010AA101804); 福建省科技计划项目 (F2006AA100101); 福

建省财政专项——福建省农业科学院科技创新团队项目 (STIF-Y04)

provincial crop variety registration committee. The total planting area of hybrid rice combinations from these new restorer lines derived from one of parent Minghui63 was 81.093 million hectare, about 28.23% of the total growing area of hybrid rice in China from 1990 to 2009. Moreover, Minghui63 was a germplasm for molecular biology research. There were mainly forty three genes mapped in the different chromosome of Minghui63, and nine of them had been cloned. On molecular breeding of Minghui63, it were mainly transplanted or introgressed insect、herbicide、blast、Bacterial blight、brown planthopper resistance gene and Yield—enhancing QTL。At the last, the theory of four characteristics integrated comprising high yield, good quality, stress resistance and wide adaptability was put forward based on practice of hybrid rice bred and prospecting breeding of super hybrid rice in the future.

Key words: *Indica*; restore line; minghui63; applying; innovation

我国自 1973 年育成三系野败型不育系后, 从大量测恢品种中筛选出了泰引 1 号、IR24、IR661、古 154、IR26、IR36 等第一代杂交水稻恢复系, 这些恢复系对野败型不育系具有较强的恢复能力和明显的杂种优势, 继而实现了杂交水稻三系配套, 并在生产上得以大面积推广应用。当时三系野败型不育系的恢复基因主要来源于国际水稻研究所 (IRRI) 的国际稻系统。为了进一步利用水稻的杂种优势, 1981 年以来全国各地围绕着多抗、强优势和不同熟期的要求, 相继开展了新恢复系的选育研究, 一是通过广泛测交, 筛选出 IR30、密阳 46、测 64-7、测 48-2 等恢复系; 二是采用一次杂交或复合杂交的方式, 将 2 个或 2 个以上的优良性状结合于一体, 育成了明恢 63、桂 33、二六窄早等早、晚杂交稻用的第二代新恢复系, 新恢复系的育成极大地推动了我国杂交水稻的发展。本课题

组根据农业部原全国种子总站和全国农业技术推广服务中心《全国农作物主要品种推广情况表》资料^[1-2], 综述了近 30 年来籼型恢复系明恢 63 在生产上的应用情况以及作为分子生物学研究的优异种质资源的研究进展。

1 明恢 63 在生产上的应用

优良恢复系明恢 63 培育成功后, 由于其具有恢复力强, 恢复谱广, 配合力好, 与野败型(WA)、冈型(G)、D 型(D), 印尼水田谷型(ID)、红莲型(HL)、矮败型(DA)、K 型(K)等不同细胞质源的不育系进行配组, 组合均表现出较强的杂种优势。到 2010 年为止, 全国以明恢 63 配组育成了 43 个组合, 其中有 34 个组合通过省级以上品种审定或认定, 有 4 个组合, 即汕优 63、D 优 63、特优 63 和两优 363 通过国家品种审定(表 1)。

表 1 明恢 63 配组的组合累计推广面积超过 666.67 hm² 以上和通过省级以上审定的杂交水稻组合(1984~2009 年)
Table 1 Hybrid rice varieties crossed by Minghui 63 during 1984—2009 - planted on total area of over 666.67 hm² and approved by national and provincial crop variety registration committees

组合名称	不育系名称	选育单位	审定情况	审定时间	累计推广面积 (万 hm ²)
汕优 63	珍汕 97A	福建省三明市农科所	福建、江苏、四川、广东、湖北、云南、浙江(认定)、湖南、安徽、陕西、河南、贵州、海南、国家	1984、1985、1985、1985、1987、1987、1987、1987、1987、1988、1988、1988、1990、1990	6287.73
D 优 63(D 汕优 63)	D 汕 A	四川农业大学	四川、贵州、国家、河南、云南	1987、1988、1991、1992、1993	636.07
特优 63	龙特甫 A	福建省漳州市农科所	福建、广西、江苏、国家	1993、1993、1994、1995	377.13
协优 63(皖稻 55)	协青早 A	安徽省种子公司; 安徽省巢湖地区种子公司	四川、安徽、贵州	1988、1994、2000	365.60
Ⅱ优 63	Ⅱ-32A	湖南省杂交水稻研究中心	四川、浙江、贵州	1990、1999、2000	224.80
冈优 12(冈优 63)	冈 46A	四川农业大学水稻高粱所	重庆、四川、贵州	1992、1992、2000	177.00
金优 63	金 23A	湖南省常德市农科所	湖南、贵州、广西	1996、2000、2001	79.07
威优 63	V20A	湖南省怀化地区农科所	福建、湖南(认定)	1988、1991	76.07
优 I 63(I 优 63, 优优 63)	优 I A	湖南省杂交水稻研究中心; 四川省农科院水稻高粱所	重庆、广西、广东	1991、1997、2001	55.60
D297 优 63(D 优 10 号)	D297A	四川农业大学和福建省尤溪管前农技站	四川、福建	1990、1998	52.73

组合名称	不育系名称	选育单位	审定情况	审定时间	累计推广面积 (万 hm ²)
S 63					16.20
马协 63	马协 A	武汉大学	湖北	1994	13.67
两优 2163	SE21S	福建省农科院水稻所	福建	2000	9.00
衡两优 1 号	衡农 S-1	湖南省衡阳市农科所			6.80
岗(矮)优 63	冈矮 A	四川农业大学			6.67
八汕 63(八汕优 63)	八汕 A	四川省绵阳农业专科学校	四川	1987	4.20
花优 63	花 I A	福建农业大学;福建省种子总站	福建	1998	4.20
博优 63	博白 A	广西省博白县农科所			3.53
新香优 63	新香 A	湖南省杂交水稻研究中心;湖南农业大学	贵州、广西、湖南(认定)	2002、2001、2001	3.67
四汕优 63	四汕 A	福建省三明市农科所			2.47
菲优 63	菲改 A	四川省内江市农科所	四川	1988	2.33
枝优 63	枝 A	广西省博白县农科所			1.87
中优 63	中 9A	中种集团绵阳水稻种业有限公司	云南	2004	1.80
丝优 63	丝苗 A	湖南省岳阳市农科所	湖南、贵州	1994、2000	1.67
岳优 63	岳 4A	湖南省岳阳市农科所	湖南	2000	1.60
矮优 63	二九矮四号 A				1.47
花培汕优 63	珍汕 97A	江苏省里下河地区农科所			0.80
南优 63	二九南一号 A				0.67
两优 363	360S	贵州省农科院水稻所	贵州、国家	2000、2003	
八两优 63	安农 810S	湖南省安江农校	广西;湖南(认定)	2001、2000	
华优 63	Y 华农 A	华南农业大学农学院;广东饶平县种子公司;广西藤县种子公司	广东	2003	
陆两优 63	陆 18S	株洲市农业科学研究所;亚华种业科学院	湖南、贵州	2001、2003	
丰优 63	丰源 A	广西钟山县种子公司	广西	2001	
皖稻 109 号	351A	安徽省宣城市种子公司	安徽	2003	
福两优 63	FJS-1	福建省农科院稻麦所	福建	2000	
Y 两优 8 号(Y 两优 63)	Y58S	湖南杂交水稻研究中心	湖南	2008	
新优赣 16 号(新优 63)	新露 A	江西省萍乡市农科所	江西	1994	
江Ⅱ优赣 18 号	农早 2 号 A	江西省农业科学院水稻研究所	江西	1995	
K 优 1 号	K 青 A	四川省农科院水稻高粱所	四川	1994	
K 优 3 号	K19A	四川省农科院水稻高粱所	四川	1993	
献优赣 12 号(萍优 63;献优 63)	萍显 A	江西省萍乡市农科所;江西省萍乡市芦溪区农科所	江西	1990	
二汕 63(二汕优 63)	二汕 A	四川省绵阳农业专科学校	四川	1988	
香优 63	湘香 2 号 A	湖南杂交水稻研究中心	湖南(认定)	1995	
累计					8414.4

根据《全国农作物主要品种推广情况统计表》^[1-2], 从 1984~2009 年, 用明恢 63 配组的所有组合的推广面积累计达 8 414.4 万 hm², 占中国

杂交水稻推广面积的 24.512% (表 1)。推广面积超过 6 666.67 hm² 的组合有 30 个, 其中, 以汕优 63 的面积最大, 累计推广 6 287.73 万 hm², 其次

为 D 优 63, 推广面积为 636.07 万 hm², 特优 63 为 377.13 万 hm², 协优 63 为 365.60 万 hm², II 优 63 为 224.80 万 hm², 冈优 12 为 177.00 万 hm², 金优 63 为 79.07 万 hm², 威优 63 为 76.07 万 hm²。推广面积超过 6.67 万 hm² 的组合有 7 个, 分别是优 I 63、D297 优 63、S63、马协优 63、两优 2163、衡两优 1 号和冈(矮)优 63。表明恢复系明恢 63 一般配合力较好, 杂种一代具有较强的优势。用明恢 63 配组的组合不仅在国内大面积推广应用, 还在缅甸、越南、印度、老挝、柬埔寨等东南亚国家得到大面积的推广应用, 深受稻米主产国的欢迎。

2 明恢 63 选育新恢复系的优良种质

明恢 63 既是一个优良的恢复系, 又是一个优异的种质资源, 它具有恢复力强、大粒、适应性广、转色好等特点, 这些优良的特性均具有较强的

遗传传递力。检索资料表明, 明恢 63 是所有恢复系中亲本贡献最大的恢复系。到 2010 年, 全国各育种单位利用明恢 63 作为恢复系选育的骨干亲本, 先后至少育成了 617 个新恢复系, 其中, 543 个恢复系配组的 922 个组合通过省级以上品种审定, 其中 167 个组合通过了国家品种审定。根据《全国农作物主要品种推广情况统计表》^[1-2], 从 1990~2009 年, 这些恢复系配组的组合累计推广面积 8 101.3 万 hm², 占全国杂交水稻推广面积 2.871 2 亿 hm² 的 28.22%。其中 97 个恢复系累计推广面积在 6.67 万 hm² 以上, 其中 CDR22、辐恢 838、明恢 77 和绵恢 725 等 4 个恢复系累计推广面积在 666.67 万 hm² 以上, 多系 1 号、晚 3、广恢 998、绵恢 501、盐恢 559、明恢 86、R80、恩恢 58、镇恢 084、R288、广恢 128、宜恢 1577 和蜀恢 162 等 14 个恢复系累计推广面积在 66.67 万 hm² 以上。

表 2 明恢 63 衍生的组合累计推广面积超过 6.67 万 hm² 的恢复系(1990~2009 年)

Table 2 Restorer line revived with Minghui 63 - planted on total area of over 6.67×10^4 hm² during 1990~2009

恢复系名称	来源	主要品种	累计推广面积(万 hm ²)	恢复系名称	来源	主要品种	累计推广面积(万 hm ²)
CDR22	IR50/明恢 63	冈优 22 等	961.47	宜恢 3003	5279S//宜恢 1577[紫稻 35 (IR24/云南地方紫稻)/R16(IR50/明恢 63)]	宜香 3003 等	19.13
辐恢 838	226 糯[辐恢 06(泰引 1 号)/80182(竹云糯/IR1529)]//r522(明恢 63 辐照)	II 优 838 等	758.27	华恢 272	明恢 63/Lemont//先恢 207	中优 272 等	18.73
明恢 77	明恢 63/测 64	汕优 77 等	742.00	冈恢 38	辐恢 838//辐恢 838M1/明恢 63	金优 38	18.60
绵恢 725	培矮 64/绵恢 501(明恢 63/975(泰引 1 号)/IR26))	冈优 725 等	739.87	蓉恢 906	明恢 63/特青早	II 优 906 等	18.53
多系 1 号	明恢 63/Tetep//明恢 63//明恢 63	汕优多系 1 号等	525.00	蒲恢 85	明恢 63/密阳 46//蜀恢 527	中优 85	18.47
晚 3	(明恢 63/26 窄早)F ₁ 辐照	汕优晚 3 等	272.20	R721	R524(明恢 63/特青 2 号)/R15	特优 721	18.33
广恢 998	R1333(广恢 3550/518//珍桂矮//明恢 63)/R1361(连 836-1/BG-35 选)	天优 998 等	271.00	成恢 178	Lemont/多系 1 号(明恢 63/Tetep//明恢 63//明恢 63)//Lemont/野奥丝苗	川香优 6 号	18.13
绵恢 501	明恢 63//975(泰引 1 号/IR26)	II 优 501 等	259.13	Q026	9311/明恢 63	两优 4826(先农 22 号)	17.67
盐恢 559	特青/明恢 75(梗 187/IR30)/明恢 63)	特优 559 等	210.93	R2067	明恢 77(明恢 63/测 64)/晚 3	先农 2 号等	17.40
明恢 86	IR54/明恢 63//IR60/圭 630//明恢 75	II 优明 86 等	202.93	裕恢 130	740098/辐恢 68//明恢 63	辐优 130 等	15.93
R80	明恢 63/松南 8 号	新香优 80 等	164.87	湘恢 111	明恢 63/密阳 46	威优 111 等	15.13

恢复系名称	来源	主要品种	累计推广面积(万hm ²)	恢复系名称	来源	主要品种	累计推广面积(万hm ²)
恩恢58	明恢63/密阳46	Ⅱ优58等	158.47	明恢2155	K59/多系1号(明恢63/Tetep//明恢63///明恢63)	T78优2155等	14.40
镇恢084	91-2156(明恢63/特青)/抗系19	Ⅱ优084等	138.87	泸恢H103	绵恢725(培矮64/绵恢501)/成恢149	Ⅱ优H103等	14.13
R288	松南8号/明恢63	培两优288等	129.40	先恢962	明恢63/测64-7//桂99/6185	先农26号等	13.60
广恢128	七桂早25/测64//明恢63	Ⅱ优128等	105.67	恩恢325	明恢63/密阳46	福优325等	13.33
蜀恢162	密阳46/5/泰国稻//IR661//(DissD52/37)/珍珠矮/4/明恢63	Ⅱ优162等	97.67	华恢284	明恢63/Lemont//先恢207	金优284	12.87
宜恢1577	紫稻35(IR24/云南地方紫稻)/R16(IR50/明恢63)	宜香1577等	96.60	亚恢627	多系1号(明恢63/Tetep//明恢63///明恢63)/亚恢420(明恢76/Warylowa)	特优627	12.67
成恢177	绵恢502(明恢63//泰引1号/IR26)/Lemont	川香优2号等	75.80	R6326	密阳46/明恢63	冈优26等	12.27
乐恢188	明恢63/IR58	冈优188等	66.47	R416	密阳46/明恢63	Ⅱ优416等	11.67
航1号	明恢86(IR54/明恢63//IR60/圭630//明恢75)空间搭载	Ⅱ优航1号等	64.67	华恢118(华恢1号)	T2070(爪哇稻/轮回422//明恢63)变异	Ⅱ优118	11.13
R1005	蜀恢527/成恢047//国际朝超梗/明恢63	Q优6号	64.67	R300	明恢63/R312	T优300	11.07
R524	明恢63/特青	特优524等	61.07	冈恢12	测64-7/明恢63	金优12	10.60
辐恢838选	辐恢838(泰引1号//竹云糯/IR1529//明恢63)系选	中9优838选	58.93	蜀恢158	蜀恢527/绵恢725(培矮64/绵恢501)	冈优158等	10.60
明恢70	IR54/明恢63	特优70等	58.80	福恢964	BJ22/明恢63	福优964	10.47
广恢122	连836-1//明恢63/广恢3550	优优122等	54.93	州恢217	Lemont/海174(明恢63/密阳46/IR25)	金优217	10.27
航恢570	T2070(爪哇稻/轮回422//明恢63)卫星搭载	中浙优1号	54.93	R213	R119/明恢78(明恢63/IR26)	金优213	10.20
6078	泰国稻选/粳187//明恢63	Ⅱ优6078	52.07	裕恢99E-4	Tetep/裕恢130(740098/辐恢68//明恢63)//裕恢130	宜香99E-4	10.20
辐恢718	226糯(辐恢06/80182)/明恢63	Ⅱ优718等	50.60	裕恢336	R126(740098/辐恢68//明恢63)/IR54	冈优336	10.07
川恢802	明恢63/紫圭	Ⅱ优802等	50.07	辐恢63-1	明恢63系选	辐优63等	10.00
蜀恢881	R6326(密阳46/明恢63)/梗稻	冈优881等	47.80	Q恢108	IR17494-32-1-1-3-2/蜀恢527//绵恢725(培矮64/绵恢501)	Q优108等	9.93
N175	桂32/明恢63//IR26	特优175	44.80	航2号	明恢86(IR54/明恢63//IR60/圭630//明恢75)卫星搭载	Ⅱ优航2号等	9.67
玉18	明恢63系选	特优18	43.07	蜀恢363	多系2号/CDR22(IR50/明恢63)	冈优363等	9.60

恢复系名称	来源	主要品种	累计推广面积(万 hm ²)	恢复系名称	来源	主要品种	累计推广面积(万 hm ²)
明恢 72	C 保/N//明恢 63	汕优 72	41.87	明恢 1273	多系 1 号/明恢 86(IR54/明恢 63//IR60/圭 630///明恢 75)	Ⅱ 优 1273	9.40
武恢 898	明恢 63 系选	T 优 898 等	34.93	宜恢 10 号	CDR22(IR50/明恢 63)/新秀 299	宜香 10 号	9.40
92-198	DT713/明恢 63	威优 198 等	34.60	成恢 761	10253[绵恢 502(普通野稻/IR24//明恢 63)/Lemont]/50434(绵恢 502/Lemont)	川香稻 5 号	9.13
HR15	TR263(矮黄占/青六矮 1 号)/R158(明恢 63/辛直)	博Ⅱ优 15	34.53	福恢 673	明恢 86(IR54/明恢 63//IR60/圭 630///明恢 75)/(宜香优 673)(台农 67//N175)	宜优 673	8.87
常恢 117	8074/R120//多系 1 号(明恢 63/Tetep//明恢 63///明恢 63)	金优 117 等	32.73	明恢 100	明恢 63/明恢 82	金优明 100	8.87
成恢 047	IR2588-5-1-2/明恢 63	K 优 047 等	32.47	恢 665	明恢 63/测 64-7//R5012(广恢 3550/密阳 46)	龙优 665 等	8.73
R254	桂 99/辐恢 838(泰引 1 号//竹云糯/IR1529//明恢 63)	先农 10 号等	32.33	泸恢 615	明恢 63/繁 32//多恢 1、4、5 混合粉	冈优 615	8.73
中恢 8006	多系 1 号/明恢 63//IRBB60	国稻 1 号等	32.07	多恢 57	明恢 63/N127-N4617	Ⅱ 优多 57	8.73
辐 819	(CDR22(IR50/明恢 63)/桂 99)F1 辐照	Ⅱ 优辐 819	31.67	明恢 67	IR54/明恢 63	D297 优 67 等	8.67
成恢 149	IR1533/IR24//明恢 63	汕优 149	30.40	涪恢 311	内恢 182[H92/多系 1 号(明恢 63/Tetep//明恢 63///明恢 63)]/IR31852	B 优 811	8.40
R6547	R437/抗 65[明恢 63//明恢 63//TD-1(台中本地一号/DV85)]	丰优香占	25.33	先恢 1308	763662(特青 3 号/89-1184-6)/明恢 63//密阳 46	Ⅱ 优 1308	8.13
江恢 364	泰引 1 号/IR30//明恢 63	汕优 364(川丰 2 号)	25.27	180	R80(明恢 63/松南 8 号)系选	T 优 180	7.73
明恢 78	明恢 63/IR26	汕优 78 等	24.73	萍恢 141	明恢 63/R248(708/迁矮 18//26 窄早)	博优 141	7.60
玉 175	明恢 63 系选	博优 175	24.27	川核 3 号	中前 2 号//广解九号/科字 6 号///81-1492/4/明恢 63//2080/BG90-2	合优 3 号	6.93
928-8	9-267(测 64-7)/明恢 63	金优 928	23.73	成恢 19	IR50/明恢 63//明恢 63	冈优 19 等	6.67
宜恢 3551	CDR22(IR50/明恢 63)/81136(苏梗四号/罗玛//IR661)//明恢 78	冈优 3551 等	20.80	苏恢 728	镇恢 084[91-2156(明恢 63/特青)/抗系 19]/扬稻 6 号	Ⅱ 优 728 等	6.67
R669	HB3136/明恢 63	汕优 669 等	19.53				

3 “四性”综合育种理论

“四性”是指作物的丰产性、优质性、抗逆性和广适性^[3]。明恢 63 所配组合汕优 63 于 1982 年参加全国南方稻区 18 个不同生态类型区的 72 个点区域试验，平均产量分别比对照汕优 2 号等每公顷增产 1 111.5 kg，增幅达 16.4%，说明杂交水稻组合汕优 63 丰产性好^[4]。1986 年汕优 63 被农业

部评为部优质米，表明汕优 63 具有较好的米质。汕优 63 不仅抗稻瘟病^[4]，而且中抗纹枯病^[5-6]，说明汕优 63 具有较强的抗病性。汕优 63 不仅抗病，而且还较耐低磷^[7-8]、耐低钾^[9]、耐盐碱^[10]和耐高温^[11-12]，而且嗜硅能力较强^[13]，耐荫^[14-15]，耐强光和低光中等^[16]，再生力强^[17]，表明汕优 63 抗逆性比较强，推广范围从东经 100°36' (云南宾川) 至东经 121°56' (上海)，从北纬 17°

30' (海南崖县) 至 37°49' (山东胜利油田农场), 跨越地球 21.3 个经度、20.3 个纬度。再加上汕优 63 对光温反应属于基本营养生长性, 所有这些特性是其适应性广的主要原因。由于汕优 63 的“四性”能够较好地综合在较高的水平, 所以才能在国内外得到大面积的推广应用。根据《全国农作物主要品种推广情况统计表》, 从 1984~2009 年, 汕优 63 在全国 16 个省(市) 大面积推广, 累计推广面积达 6 287.7 万 hm², 从 1986~2001 年连续 16 年, 每年的推广面积都在 66.7 万 hm² 以上, 其中 1990 年的推广面积达到 681.3 万 hm²。实践证明, 凡是“四性”综合的较好的品种才有可能在生产上得到较大面积的应用, 如育成的明恢 77、明恢 86 和航 1 号等所配制的组合。目前育成的优良品种产量较高, 往往米质较一般, 或抗性不强, 高产与优质、多抗等性状之间, 尤其是高产与优质的矛盾比较突出。因此, 在水稻育种中, 尤其在超级稻育种中, 要继续加强丰产性、优质性、抗逆性和广适性等四性的综合提高, 尤其是要协调好丰产性和抗逆性, 丰产性和优质性之间的矛盾。

4 明恢 63 的水稻分子生物学研究

明恢 63 是一个优异的种质资源, 是开展分子生物学研究的优良材料。到 2010 年为止, 已从明

恢 63 中定位了 43 个基因, 分别是 2 个抗白叶枯病基因 Xa25、Xa3/Xa26, 3 个抗稻瘟病基因 rbr2、OsMPK6、Pimh(t), 2 个抗稻瘟病和白叶枯病相关基因 OsWRKY13、OsDR8, 2 个抗纹枯病基因 qSB-5、qSB-9, 2 个育性恢复基因 Rf3、Rf1B, 1 个每穗粒数、株高和抽穗期多效性控制基因 Ghd7, 3 个每穗粒数基因 qSPP7、gp1b、gp5, 1 个粒长、粒重主效控制基因 GS3, 1 个粒长基因 gl3b, 1 个粒宽基因 gw6, 2 个粒形基因 gs3、gs5, 4 个千粒重基因 gw7、gw11、TGW3a、TGW3b, 3 个产量基因 yd1a、yd1b、yd2, 1 个分蘖力基因 tp4, 3 个株高基因 ph1、ph5b、ph7, 5 个抽穗期基因 Hd7a、Hd7b、Hd9、Hd7、qHd-3, 1 个颗粒淀粉合成酶基因 WX^b, 3 个抗种子衰老基因 qAGP1、qAGP8、qAGR9-1, 2 个联合固氮基因 qWNFA-2、qFYNFA-2, 1 个种子中铁含量基因 qFE-1。其中 9 个基因已被成功克隆, 即 Xa3/Xa26、rbr2、OsMPK6、OsWRKY13、OsDR8、Rf1B、Ghd7、GS3 和 WX^b (表 3)。

上述基因位点的定位和克隆, 足以证明明恢 63 是一个携有诸多优良基因和位点的载体, 这也是其在生产上能够大面积、长时间应用的物质基础。

表 3 从明恢 63 中定位和克隆的基因
Table 3 Genes mapped and cloned from Minghui 63

性状	鉴定基因	定位群体	作用	染色体	连锁标记	参考文献
抗白叶枯病	Xa25	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	全生育期抗菲律宾小种 9	12	R887(3.0 cM) 与 G1314(7.3 cM) 区间	Chen et al ^[18]
抗白叶枯病	Xa3/Xa26	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	在苗期和孕穗期都抗中国菌株 JL691	11	XNbp181(2.3cM) 与 XNbp-186, G181 区间(已克隆)	Yang et al ^[19] ; Sun et al ^[20]
抗稻瘟病	rbr2	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	对稻瘟病菌菌株 F1366、F1814 和 V86013 有抗性	2	与 Pi-b 等位(已克隆)	Chen et al ^[21] ; 杨红等 ^[22]
抗稻瘟病	OsMPK6	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	抗稻瘟病生理小种 F1366	10	RM228-RM258(已克隆)	Bin et al ^[23]
抗稻瘟病	Pimh(t)	LTH/明恢 63 的 F ₂ 群体	抗 HD12 和 GDBR8 菌株	2	RM213-RM3542	时克 ^[24]
抗稻瘟病和白叶枯病	OsWRKY13	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	抗稻瘟病生理小种 F1814 和白叶枯菌株 KS-1-21	1	RM212-RG101(已克隆)	Qiu et al ^[25]
抗稻瘟病和白叶枯病	OsDR8	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	抗稻瘟病生理小种 F1366 和白叶枯菌株 PXO339	7	RM70-RG678(已克隆)	Wang et al ^[26]
抗纹枯病	qSB-5	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	抗纹枯病	5	C624-C246(1999 年) 和 C246-RM26(2000 年)	韩月澎等 ^[27]
抗纹枯病	qSB-9	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	抗纹枯病	9	C472-R2638 (1999 年) 和 RM257-RM242 (2000 年) 区间, 间距 9.8 cM	韩月澎等 ^[27]

性状	鉴定基因	定位群体	作用	染色体	连锁标记	参考文献
育性恢复	<i>Rf3</i>	珍汕 97A/明恢 63 的 F ₂ 群体	恢复野败不育系的育性	1 679. 9 kb	RM10338-RM10376 区间	亓芳丽等 ^[28]
育性恢复	<i>Rf1B</i>	明恢 63 人工染色体	恢复野败不育系的育性	10	RM258 ((2. 3 cM) 与 RM304 (0 cM) 区间(已克隆)	何光华等 ^[29] ; Wang et al ^[30]
每穗粒数、株高和抽穗期多效性控制基因	<i>Ghd7</i>	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	能推迟抽穗、增加株高和每穗粒数	7	RM5436-RM2256 区间 79kb (已克隆)	Xue et al ^[31]
每穗粒数	<i>qSPP7</i>	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	增加每穗粒数	7	RM5436-RM5499 区间 912. 4 kb	Xing et al ^[32]
每穗粒数	<i>gp1b</i>	珍汕 97/明恢 63 的 F ₃ 家系	增加每穗粒数	1	RG173-RG532	Yu et al ^[33]
每穗粒数	<i>gp5</i>	珍汕 97/明恢 63 的 F ₃ 家系	增加每穗粒数	5	G193-RZ649	Yu et al ^[33]
粒长粒重主效控制基因	<i>GS3</i>	明恢 63/川 7 近等基因系	增加粒长和粒重	3	GS09 (0. 3 cM) 与 MRG5881 (0. 7 cM) 区间(已克隆)	Fan et al ^[34]
粒长	<i>gl3b</i>	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	增加粒长	3	RG393-C1087	邢永忠等 ^[35]
粒宽	<i>gw6</i>	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	增加粒宽	6	RG424-R2549	邢永忠等 ^[35]
粒形	<i>gs3</i>	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	增加长宽比	3	RG393-C1087	邢永忠等 ^[35]
粒形	<i>gs5</i>	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	增加长宽比	5	RG360-C734B	邢永忠等 ^[35]
千粒重	<i>gw7</i>	珍汕 97/明恢 63 的 F ₃ 家系	增加千粒重	7	RG128-C1023	Yu et al ^[33]
千粒重	<i>gw11</i>	珍汕 97/明恢 63 的 F ₃ 家系	增加千粒重	11	RM4-RG98	Yu et al ^[33]
千粒重	<i>TGW3a</i>	明恢 63/特青近等基因系	增加千粒重	3	RM3400 - RM3646	Liu et al ^[36]
千粒重	<i>TGW3b</i>	明恢 63/特青近等基因系	增加千粒重	3	RM15855 (1. 6 cM) 与 W3D16 (1. 0 cM) 区间	Liu et al ^[36]
产量	<i>yd1a</i>	珍汕 97/明恢 63 的 F ₃ 家系	增加产量	1	R753-C161	Yu et al ^[33]
产量	<i>yd1b</i>	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	增加产量	1	C547-C2340	Xing et al ^[37]
产量	<i>yd2</i>	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	增加产量	2	RM240-RM213	Xing et al ^[37]
分蘖力	<i>tp4</i>	珍汕 97/明恢 63 的 F ₃ 家系	增加分蘖力	4	C820-C56	Yu et al ^[33]
株高	<i>ph1</i>	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	降低株高	1	RG236-C547	Yu et al ^[38]
株高	<i>ph5b</i>	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	增加株高	5	RZ649-RM163	Yu et al ^[38]
株高	<i>ph7</i>	珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体	增加株高	7	RG128-C1023	Yu et al ^[38]
抽穗期	<i>Hd7a</i>	石狩白毛/明恢 63 的 F ₂ 群体	延迟抽穗期	7	RM214-A5106	郭晶心等 ^[39]
抽穗期	<i>Hd7b</i>	石狩白毛/明恢 63 的 F ₂ 群体	延迟抽穗期	7	RM11-F05	郭晶心等 ^[39]

性状	鉴定基因	定位群体	作用	染色体	连锁标记	参考文献
抽穗期	<i>Hd9</i>	石狩白毛/明恢63的F ₂ 群体	延迟抽穗期	9	RM201-RM215	郭晶心等 ^[39]
抽穗期	<i>Hd7</i>	珍汕97/明恢63重组自交系群体	延迟抽穗期	7	C1023-R1440	邢永忠等 ^[40]
抽穗期	<i>qHd-3</i>	日本晴/明恢63染色体片段代换系	延长抽穗期	3	IDL01(5.3 cM)与RM5995(1.5 cM)区间	邵迪等 ^[41]
颗粒淀粉合成酶	<i>WX^b</i>	珍汕97/明恢63的重组自交系群体	控制直链淀粉含量、胶稠度和糊化温度	6	C6-P80(已克隆)	Tan et al ^[42] ; 唐为江 ^[43]
抗种子衰老基因	<i>qAGP1</i>	珍汕97/明恢63重组自交系群体	提高加速老化后的发芽势	1	RG242-C547	任淦等 ^[44]
抗种子衰老基因	<i>qAGP8</i>	珍汕97/明恢63重组自交系群体	提高加速老化后的发芽势	8	RG978-R1394	任淦等 ^[44]
抗种子衰老基因	<i>qAGR9-1</i>	珍汕97/明恢63重组自交系群体	对种子抗衰老起增效作用	9	C472-R2638	任淦等 ^[44]
联合固氮能力	<i>qWNFA-2</i>	珍汕97/明恢63重组自交系群体	增加联合固氮能力	2	RM208-RM207	季天委等 ^[45]
联合固氮能力	<i>qFYNFA-2</i>	珍汕97/明恢63重组自交系群体	增加联合固氮能力	2	R712-RM324	季天委等 ^[45]
种子铁含量	<i>qFE-1</i>	珍汕97/明恢63重组自交系群体	增加铁含量	1	RG236-C112	Lu et al ^[46]

5 明恢63的分子育种研究

明恢63在分子育种研究方面主要是通过转基因和分子标记辅助选择技术提高明恢63的抗虫性、抗白叶枯病、抗稻瘟病、抗除草剂和提高产量等(表4),即抗虫基因 $cry1Ab$ 、 $cry1C^*$ 、 $cry2A^*$ 和

$Cry1A(b)/Cry1A(c)$ 、抗除草剂基因 bar 、抗白叶枯病基因 $Xa21$ 、抗稻瘟病基因溶菌酶(Lysozme)基因和天花粉蛋白基因TCS、抗褐飞虱基因 $Bph14$ 、 $Bph15$ 以及高产基因 $yld1.1$ 和 $yld2.1$ 。

表4 明恢63分子育种中利用的基因简表
Table 4 The gene transgenic and introgressed into Var. Minghui63.

性状	基因	供体	作用	参考文献
抗虫	<i>cry1Ab</i>	苏云金芽孢杆菌	抗二化螟、三化螟和稻纵卷叶螟	唐微等 ^[47]
抗虫	<i>cry1C^*</i>	人工合成	抗二化螟和稻纵卷叶螟	Tang et al ^[48]
抗虫	<i>cry2A^*</i>	人工合成	抗二化螟	Chen et al ^[49]
抗虫	<i>Cry1A(b)/Cry1A(c)</i>	苏云金芽孢杆菌	抗三化螟和稻纵卷叶螟	Tu et al ^[50]
抗除草剂	<i>bar</i>	转 bar 的抗除草剂品种	抗除草剂	段发平等 ^[51]
抗白叶枯病	<i>Xa21</i>	长药野生稻	抗白叶枯菌POX99,对白叶枯病有广谱抗性	吴家道等 ^[52] ;赵显峰等 ^[53]
抗白叶枯病	<i>Xa23</i>	普通野生稻	对白叶枯病有广谱抗性	Zhou et al ^[54]
抗稻瘟病	溶菌酶(Lysozme)基因	带溶菌酶基因的“中花9号”	提高稻瘟病抗性	谭炎宁等 ^[55]
抗稻瘟病	天花粉蛋白(Trichosanthin, TCS)基因	栝楼核DNA	提高稻瘟病抗性	王莉江等 ^[56]
抗褐飞虱	<i>Bph14</i> 、 <i>Bph15</i>	B5	提高褐飞虱抗性	胡杰等 ^[57]
产量	<i>yld1.1</i> 、 <i>yld2.1</i>	马来西亚普通野生稻	提高产量	邓化冰等 ^[58]

6 结语与展望

通过分析推广面积超过 6.67 万 hm²以上的 97 个恢复系系谱和选育技术发现：

6.1 在抗性改良方面，稻瘟病抗性改良一直是明恢 63 衍生恢复系改良的重点

多数衍生的恢复系在选育亲本时利用了抗稻瘟病亲本，育种过程中多数也采用了抗稻瘟病鉴定手段。利用的抗稻瘟病亲本除了明恢 63 外，主要还有 Tetep、密阳 46、测 64-7、IR26、IR30、IR50、IR54、IR58、广恢 3550、野澳丝苗、矮黄占等。这些恢复系在育成之初对稻瘟病具有较好的抗性。但是，随着推广面积的扩大，抗性逐年下降。目前，这些恢复系中的多数已经丧失了抗性。据统计，我国稻瘟病的年发生面积均在 380 万 hm²以上，所造成的稻谷损失达数亿公斤^[59]。因此，抗稻瘟病育种应始终作为我国水稻育种的一个主要目标。

6.2 在育种技术方面，利用了各种各样的育种手段

除了用的最多传统杂交育种技术外，还有辐射诱变育种技术，育成品种有晚 3、辐恢 838、辐恢 718、辐 819 和川恢 802 等；航天育种技术，育成品种主要有航 1 号、航恢 57 和航 2 号等；花药培养技术，育成品种主要有成恢 177 和川恢 802 等；系谱选择育种技术，育成玉 18、玉 175、辐恢 838 选、63-1 和武恢 898 等；分子标记辅助选择育种技术，主要有中恢 8006。

6.3 在提高杂种优势方面，粳稻成分的利用是进一步改良籼稻恢复系的趋势

中国科学家早已意识到，籼型亲本之间的杂交已经很难取得强优的杂种优势，适当扩大双亲遗传距离，利用亚种间杂种优势是一直水稻育种家的愿望^[60]。但籼粳交杂种 F₁ 代存在结实率偏低、生育期偏长、植株偏高等问题^[61]，阻碍了亚种间杂种优势的利用。于是，水稻育种家用籼粳中间材料为桥梁，与籼型恢复系杂交，育成高配合力、强优籼恢复系。通过分析发现，在明恢 63 的衍生系中利用粳稻成分育成的恢复系大约占了 2/5，主要有 CDR22、绵恢 725、盐恢 559、明恢 86、恩恢 58、蜀恢 162、成恢 177、R1005、明恢 72、92-198、蜀恢 881、宜恢 3551 和华恢 272 等 41 个恢复系，粳稻血缘主要有台农 67、密阳 46、IR50、Lemont、培矮 64、明恢 75、粳 186 和 DT713 等。正因为，这些恢复系含有粳稻成份，所配组合才有

比较大的杂种优势，能够在生产上大面积推广。目前我国以籼粳亚种间强优势利用与理想株型相结合为主的超级稻育种更是充分的利用粳稻成份。因此，利用粳稻成份改良籼稻恢复系是进一步提高籼型恢复系配合力的趋势。

然而明恢 63 及其衍生系在生产上大面积的应用，使得目前生产上应用的恢复系遗传背景相对单一，存在单一品种同时大面积应用时病虫害大量爆发的潜在风险。因此，要不断挖掘新的种质资源，包括水稻抗病、抗虫及其它非生物胁迫等，来扩大目前生产上应用水稻品种的遗传多样性。

随着分子标记辅助选择技术、转基因技术和生物信息学技术等技术的发展，水稻丰产性、抗逆性、优质性和广适性等四性的遗传机理进一步明晰，新的优异种质的创新以及优良基因的定位和克隆，新的育种技术的应用，通过全国乃至世界各育种单位的共同努力，协作和交流，相信在不久的将来能够培育出水稻“四性”综合更高的新品种，为保障我国乃至世界的粮食安全发挥更大的作用。

参考文献：

- [1] 农业部全国种子总站. 全国农作物主要品种推广情况表 (1984—1994) [R].
- [2] 全国农业技术推广服务中心. 全国农作物主要品种推广情况表 (1995—2009) [R].
- [3] 谢华安. 华南型超级稻育种及其技术研究进展 [J]. 沈阳农业大学学报, 2007, 38 (5): 714—715.
- [4] 谢华安, 郑家团, 张受刚, 等. 中国种植面积最大的水稻良种“汕优 63”培育的理论与实践 [J]. 福建省农科院学报, 1996, 11 (4): 1—6.
- [5] 韩月澎, 邢永忠, 陈宗祥, 等. 杂交水稻亲本明恢 63 对纹枯病水平抗性的 QTL 定位 [J]. 遗传学报, 2002, 29 (7): 565—570.
- [6] 张楷正, 明红梅, 李平, 等. 我国南方稻区水稻骨干亲本纹枯病抗性鉴定与分析 [J]. 植物保护, 2008, 34 (1): 45—48.
- [7] 曹黎明, 潘晓华. 水稻耐低磷基因型种质的筛选与鉴定 [J]. 江西农业大学学报, 2000, 22 (2): 162—168.
- [8] 曹黎明, 潘晓华. 水稻耐低磷机理的初步研究 [J]. 作物学报, 2002, 28 (2): 260—264.
- [9] 张步阔, 王巩, 王鑫, 等. 不同水稻品种幼苗生长和吸钾能力的研究 [J]. 种子, 2002, 122 (3): 28—30.
- [10] 李霞, 曹昆, 阎丽娜, 等. 盐碱胁迫对不同水稻材料苗期生长特性的影响 [J]. 中国农学通报, 2008, 24 (8): 252—256.
- [11] 夏明元, 戚华雄. 高温热害对四个不育系配制的杂交组合结实率的影响 [J]. 湖北农业科学, 2004 (2): 21—22.
- [12] 曾汉来, 卢开阳, 贺道华, 等. 中籼杂交水稻新组合结实性的高温适应性鉴定 [J]. 华中农业大学学报, 2000, 19 (1): 1—4.

- [13] 沈恒胜, 陈君琛, 谢华安. 汕优63稻草营养品质与品种特性关系 [J]. 福建农业学报, 2001, 16 (2): 1—5.
- [14] 严建民, 翟虎渠, 万建民, 等. 几种重穗型杂交稻的耐荫性差异 [J]. 江苏农业学报, 2002, 18 (4): 193—198.
- [15] 李霞, 严建民, 季本华, 等. 光氧化和遮荫条件下水稻的光合生理特性的品种差异 [J]. 作物学报, 1999, 25 (3): 301—307.
- [16] 李霞, 孙志伟, 吕川根, 等. 田间杂交水稻单年单点5种不同逆境的批量筛选及聚类分析 [J]. 中国生态农业学报, 2010, 18 (3): 528—534.
- [17] 谢华安. 中国种植面积最大的水稻良种“汕优63”Ⅱ. 主要农艺学和生物学特征特性 [J]. 福建省农科院学报, 1997, 12 (1): 1—6.
- [18] CHEN H L, WANG S P, ZHANG Q F. New gene for bacterial blight resistance in rice located on chromosome 12 identified from Minghui 63, and elite restorer line [J]. Phytopathology, 2002, 92: 750—754.
- [19] YANG Z, SUN X, WANG S, et al. Genetic and physical mapping of a new gene for bacterial blight resistance in rice [J]. Theor Appl Genet, 2003, 106: 1467—1472.
- [20] SUN X L, CAO Y L, YANG Z F, et al. Xa26, a gene conferring resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice, encodes an LRR receptor kinase-like protein [J]. Plant J, 2004, 37: 517—527.
- [21] CHEN H L, WANG S P, XING Y Z, et al. Comparative analyses of genomic locations and race specificities of loci for quantitative resistance to *Pyricularia grisea* in rice and barley [J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2003, 100: 2544—2549.
- [22] 杨红, 储昭晖, 傅晶, 等. 抗稻瘟病主效QTL *rbr2*是*Pib*的等位基因 [J]. 分子植物育种, 2008, (6) 2: 213—219.
- [23] BIN Y, SHEN X L, LI X H, et al. Mitogen-activated protein kinase OsMPK6 negatively regulates rice disease resistance to bacterial pathogens [J]. Planta, 2007, 226: 953—960.
- [24] 时克. 杂交稻恢复系明恢63抗稻瘟病新基因Pimh(t)的精细定位 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2008.
- [25] QIU D Y, XIAO J, DING X H, et al. OsWRKY13 mediates rice disease resistance by regulating defense-related genes in salicylate- and jasmonate-dependent signaling [J]. MPMI, 2007, 20 (5): 492—499.
- [26] WANG G N, DING X H, YUAN M, et al. Dual function of rice OsDR8 gene in disease resistance and thiamine accumulation [J]. Plant Molecular Biology, 2006, 60: 437—449.
- [27] 韩月澎, 邢永忠, 陈宗祥, 等. 杂交水稻亲本明恢63对纹枯病水平抗性的QTL定位 [J]. 遗传学报, 29 (7): 565—570, 2002.
- [28] 亓芳丽, 姜明松, 袁守江, 等. 水稻野败型细胞质雄性不育恢复基因Rf3的定位 [J]. 中国农学通报, 2008, 24 (8): 114—117.
- [29] 何光华, 王文明, 刘国庆, 等. 利用SSR标记定位明恢63的2对恢复基因 [J]. 遗传学报, 2002, 29 (9): 798—802.
- [30] WANG Z H, ZOU Y J, LI X Y, et al. Cytoplasmic male sterility of rice with Boro II Cytoplasm is caused by a cytotoxic peptide and is restored by two related PPR motif genes via distinct modes of mRNA Silencing [J]. Plant Cell, 2006, 18: 676—687.
- [31] 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]. Nat Genet, 2008, 40: 761—767.
- [32] XING Y Z, TANG W J, XUE W Y, et al. Fine mapping of a major quantitative trait loci, qSSP7, controlling the number of spikelets per panicle as a single Mendelian factor in rice [J]. Theor Appl Genet, 2008, 116: 789—796.
- [33] YU S B, LI J X, XU C G, et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid [J]. Proc Natl Acad Sci, 1997, 94: 9226—9231.
- [34] FAN C C, XING Y Z, MAO H L, et al. GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein [J]. Theor Appl Genet, 2006, 112: 1164—1171.
- [35] 邢永忠, 谈移芳, 徐才国, 等. 利用水稻重组自交系群体定位谷粒外观性状的数量性状基因 [J]. 植物学报, 2001, 43 (8): 840—845.
- [36] LIU T M, SHAO D, KOVI M R, et al. Mapping and validation of quantitative trait loci for spikelets per panicle and 1,000-grain weight in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2010, 120: 933—942.
- [37] XING Y Z, TAN Y F, HUA J P, et al. Characterization of the main effects, epistatic effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice [J]. Theor Appl Genet, 2002, 105: 248—257.
- [38] YU S B, LI J X, XU C G, et al. Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice [J]. Theor Appl Genet, 2002, 104: 619—625.
- [39] 郭晶心, 陈忠正, 刘耀光. 水稻抽穗期数量性状基因的定位及遗传效应分析 [J]. 分子植物育种, 2004, 2 (6): 788—794.
- [40] 邢永忠, 徐才国, 华金平, 等. 水稻株高和抽穗期基因的定位和分离 [J]. 植物学报, 2001, 43 (7): 721—726.
- [41] 邵迪, 李秋萍, 吴比, 等. 利用染色体片段代换系定位水稻主效抽穗期QTL [J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2009, 35 (4): 344—347.
- [42] TAN Y F, LI J X, YU S B, et al. The three important traits for cooking and eating quality of rice grains are controlled by a single locus in an elite rice hybrid, Shanyou 63 [J]. Theor Appl Genet, 1999, 99 (3—4): 642—648.
- [43] 唐为江. 精细定位控制抽穗期、株高和每穗颖花数的QTL与图位克隆汕优63中控制胶稠度、糊化温度的基因 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.
- [44] 任淦, 彭敏, 唐为江, 等. 水稻种子衰老相关基因定位 [J]. 作物学报, 2005, 31 (2): 183—187.
- [45] 季天委, 方萍, 邢永忠, 等. 水稻幼苗根际联合固氮能力的QTL定位 [J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11 (3): 394—398.
- [46] LU K Y, LI L Z, ZHENG X F, et al. Quantitative trait loci

- controlling Cu, Ca, Zn, Mn and Fe content in rice grains [J]. Journal of Genetics, 2008, 87 (3): 305—310.
- [47] 唐微, 林拥军. 转 *cry1Ab* 基因抗虫水稻的田间试验 [J]. 遗传, 2007, 29 (8): 1008—1012.
- [48] Tang W, Chen H, Xu C G, et al. Development of insect-resistant transgenic indica rice with a synthetic *cry1C** gene [J]. Molecular Breeding, 2006, 18 (1): 1—10.
- [49] Chen H, Tang W, Xu C G, et al. Transgenic indica rice plants harboring a synthetic *cry2A** gene of *Bacillus thuringiensis* exhibit enhanced resistance against lepidopteran rice pests [J]. Theor Appl Genet, 2005, 111 (7): 1330—1337.
- [50] Tu J M, Zhang G A, Datta K, et al. Field performance of transgenic elite commercial hybrid rice expressing *Bacillus thuringiensis* δ-endotoxin [J]. Nature Biotechnology, 2000 (18): 1101—1104.
- [51] 段发平, 黎垣庆, 梁承邺. 转 *bar* 基因水稻在杂种优势育种中的利用 [J]. 热带亚热带植物学报, 2001, 9 (4): 329—334.
- [52] 吴家道, 杨剑波, 许传万, 等. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa21* 转基因水稻及其杂交稻研究 [J]. 作物学报, 2001, 27 (1): 29—34.
- [53] 赵显峰, 翟文学, 李平, 等. 不同 *Xa21* 转基因杂交稻组合的大田试验与分析 [J]. 作物学报, 2002, 28 (4): 521—527.
- [54] Zhou Y L, Uzokwe V N E, Zhang C H, et al. Improvement of bacterial blight resistance of hybrid rice in China using the *Xa23* gene derived from wild rice (*Oryza rufipogon*) [J]. Crop Protection, 2011, 30 (6): 637—644.
- [55] 谭炎宁, 段美娟, 易自力, 等. 携带溶菌酶基因的高回交转育后代抗瘟性研究 [J]. 中国生态农业学报, 2010, 18 (3): 556—561.
- [56] 王莉江, 明小天, 安成才, 等. 粳稻明恢 63 成熟种子愈伤组织的诱导及转基因水稻的抗性检测 [J]. 生物工程学报, 2002, 18 (3): 323—326.
- [57] 胡杰, 李信, 吴昌军, 等. 利用分子标记辅助选择改良杂交水稻的褐飞虱和稻瘟病抗性 [J]. 分子植物育种, 2010, 8 (6): 1180—1187.
- [58] 邓化冰, 邓启云, 陈立云, 等. 野生稻增产 QTL 导入明恢 63 之回交近交系的构建 [J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2007, 33 (2): 127—131.
- [59] 孙国昌, 杜新法, 陶荣祥, 等. 水稻稻瘟病防治策略和 21 世纪研究展望 [J]. 植物病理学报, 1998, 28 (4): 289—298.
- [60] 李振宇, 吴建利. 水稻亚种间杂种优势的初步分析 [J]. 杂交水稻, 1992, (6): 24—26.
- [61] 杨振玉. 亚种间杂种优势利用的设想与实践 [J]. 杂交水稻, 1993, (1): 1—2.

(责任编辑: 柯文辉)