

抗除草剂杂交籼稻亲本的配合力分析

肖本泽¹, 张征锋², 何亮¹, 龚耀¹, 赵爽¹

(¹华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070; ²华中师范大学生命科学学院, 武汉 430079)

摘要: 本试验以 6 份新育成的抗除草剂籼型恢复系为父本, 5 份生产上广泛应用的不育系为母本, 采用不完全双列杂交设计配制了 30 份杂交组合, 对其苗期除草剂抗性和主要农艺性状配合力进行了分析。除草剂抗性鉴定表明, 亲本恢复系及三系杂交组合抗性接近完全, 两系杂交组合抗性达 90% 以上。配合力分析表明, 不育系除单株有效穗数外其他农艺性状的一般配合力均达到极显著差异; 恢复系间一般配合力在所有性状中均达到显著或极显著差异; 杂交组合间特殊配合力方差仅在单株产量、结实率、播始历期和千粒重 4 个性状中达到显著或极显著差异。不育系中, 金科 1A 在单株产量、结实率等 7 个性状上的一般配合力均为最高, 但其特殊配合力方差最小; 广占 63-4S 在千粒重性状上具有最高的一般配合力、最大的特殊配合力方差, 在播始历期上具有最高的一般配合力负效应; C815S 在株高上的一般配合力负效应最大, 同时特殊配合力方差较高。恢复系中, 华抗恢 101 在单株有效穗数上具有最高的一般配合力和特殊配合力方差; 华抗恢 104 在穗长上具有最高的一般配合力, 在播始历期上具有最高的一般配合力负效应; 华抗恢 105 在单株产量、结实率等性状上具有最高的一般配合力, 在株高上具有最高的一般配合力负效应; 华抗恢 106 在千粒重性状上具有最高的一般配合力和特殊配合力效应方差。利用抗除草剂恢复系配制杂交组合, 不仅可以改良其除草剂抗性, 也可以通过广泛测配, 选择一般配合力强、特殊配合力方差大的亲本配组育成强优势组合。

关键词: 抗除草剂; 水稻; EPSPS; 一般配合力; 特殊配合力

Combining Ability Analysis of Parents of Herbicide-resistant *indica* Hybrids

XIAO Ben-ze¹, ZHANG Zheng-feng², HE Liang¹, GONG Yao¹, ZHAO Shuang¹

(¹College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070;

²College of Life Science, Central China Normal University, Wuhan 430079)

Abstract: Thirty hybrids were mated by NC II with 6 herbicide-resistant *indica* restorer lines as male and 5 popular sterile lines as female. The herbicide resistance of seedling and combining ability of main agronomic traits were analyzed in all these materials. The restorer lines and three-line hybrids showed completely resistant to herbicide, while two-line hybrids displayed over 90% resistant level. The significant difference of GCA (general combining ability) between female parents for all traits but PN (panicle number per plant), whereas between male parents for all traits were detected. The SCA (specific combining ability) of hybrids reached significant difference for YP (yield per plant), SSR (seed setting ratio), KGW (1000-grain weight) and DS (days from sowing to heading). Among the sterile lines, Jinke 1A had the highest GCA effect in traits such as YP, SSR and so on but the lowest V_{SCA} (Variance of SCA); Guangzhan 63-4S showed the highest GCA and V_{SCA} of KGW, most negative effect of GCA in DS; C815S showed the most negative effect of GCA and higher V_{SCA} in PH (plant height). Among the restorer lines, Huakanghui 101 had the highest GCA and V_{SCA} in PN; Huakanghui 104 had the highest GCA in PL (panicle length), the highest negative effect in DS; Huakanghui 105 had the highest GCA in YP, SSR and so on, and negative GCA effect in PH; Huakanghui 106 had the highest GCA and V_{SCA} in KGW. Taken together, it is fea-

收稿日期: 2011-04-15 修回日期: 2012-03-27

基金项目: 国家自然科学基金(30800680, 31000116); 国家转基因专项(2011ZX08001-003); 中央高校基本科研业务费专项资金(2012ZYTS045)

作者简介: 肖本泽, 博士, 副教授。主要从事水稻遗传育种和分子生物学研究。E-mail: benzexiao@mail.hzau.edu.cn

sible to obtain herbicide-resistant hybrids with strong heterosis using herbicide-resistant restorer lines as male through comprehensive mating of parents with high GCA and V_{SCA} .

Key words: Herbicide-resistance; Rice (*Oryza sativa* L.); EPSPS; GCA; SCA

水稻是我国的主要农作物之一, 每年种植面积约为 3000 万 hm^2 , 产量达到 1.9 亿 t。应该说, 中国能用不足世界 1/10 的耕地养活占世界 1/5 的人口, 解决国人的温饱问题, 水稻功不可没。如今, 随着城市化进程的快速发展, 农村劳动力大量转移到城市, 传统的精耕细作式水稻生产模式将不复存在, 水稻生产面临着劳动力短缺和生产力降低的问题。因此, 开展劳动强度低、用工量少、成本收益率和纯利润较高的新的栽培模式, 如水稻免耕直播、免耕抛栽已经是大势所趋^[1-2]。但由于免耕直播、免耕抛栽使杂草控制难度加大, 农民手工除草积极性日趋下降, 导致免耕直播、免耕抛栽水稻草害严重, 产量及品质降低, 从而阻碍了免耕直播、免耕抛栽等轻型种植制度的推广^[3]。通过除草剂抗性基因培育抗除草剂水稻是解决这一问题的理想途径, 可以为免耕直播、免耕抛栽提供更加便利的杂草防治技术^[2, 4]。另一方面, 利用除草剂抗性基因也可以解决两系杂交水稻制种中杂种纯度问题, 提高杂交水稻的产量, 并且能简化杂交制种程序, 实现机械化制种, 降低杂交种成本^[2, 5-6]。

目前, 水稻生产上普遍使用的除草剂是草丁膦 (Phosphinotricin, PPT) 和草甘膦 (Glyphosate)。草丁膦, 又称草铵膦 (Glufosinate - ammonium), 是低毒广谱有机磷酸除草剂 Basta 的活性成分。草丁膦被植物吸收后, 抑制谷氨酰胺合成酶 (Glutamine synthetase, GS) 生物活性, 导致细胞内氨的积累, 使光合磷酸化解偶联, 叶绿体降解, 进而导致植株死亡^[2, 7]。目前转基因水稻中利用的抗草丁膦基因主要有两种: 来自土壤潮湿霉菌 (*Streptomyces hygroscopicus*) 的 *Bar* 基因、来自土壤链霉菌 (*Streptomyces viridochromogenes*) 的 *Pat* 基因。两者同属草丁膦乙酰转移酶 (Phosphinotricin acetyltransferase, PAT), 两种 PAT 具有相似的催化能力, 使草丁膦的自由氨基乙酰化, 使之不能抑制谷氨酰胺合成酶 GS 的活性, 从而对草丁膦产生抗性^[7-9]。草甘膦 (Glyphosate), 又称农达 (Roundup), 其具有杀草谱广、低毒、易分解、低残留、对环境较安全等特点, 成为用量最大的除草剂。草甘膦的作用机制在于通过竞争性抑制莽草酸途径中 5-烯醇丙酮酸莽草酸-3-磷酸合酶 (5-enolpyruvyl-shikimate-3-phosphate synthase, EPSPS) 的催化活性, 进而抑制植物体内芳香族氨基酸

的生物合成过程。草甘膦施用后可被植物迅速吸收, 并随同化产物传导至整个植株, 对植物细胞分裂、叶绿素合成、蒸腾、呼吸以及蛋白质等代谢过程发生影响而导致植物死亡^[3]。

配合力在亲本选育和组合选配中起着重要作用。亲本的配合力高低决定杂种优势的强弱, 只有选育出高配合力的亲本, 才有可能组配出具有强优势的杂交组合^[10-13]。实践表明, 一个高配合力的亲本往往会育成一批优异的杂交水稻组合, 所以针对不同性状, 对优良亲本开展配合力评价有着至关重要的作用和必要性^[11, 14]。本研究通过传统杂交方法将转基因水稻亲本明恢 63 中的抗除草剂基因 EPSPS^[9, 15] 转移到 IR24、华恢 191、华恢 49、宜恢 9、浙恢 7954 等骨干恢复系中, 通过系谱选育培育出一批对除草剂草甘膦抗性完全、遗传稳定、农艺性状优良的转基因恢复系, 并选用生产上广泛应用的不育系与其配制的杂交组合, 通过对其重要农艺性状配合力进行分析, 为培育抗除草剂强优势杂交组合提供重要依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

母本选用生产上广泛应用的 5 份不育系: 广占 63-4S、C815S、川农 1A、金科 1A、巨风 A; 父本选用本课题组新育成的 6 份抗除草剂恢复系: 华抗恢 101 ~ 106, 其中华抗恢 101 是通过籼稻转化体系得到的转 EPSPS 基因明恢 63^[9, 15], 华抗恢 102 ~ 106 是由华抗恢 101 与 IR24、华恢 191、华恢 49、宜恢 9、浙恢 7954 等优良恢复系杂交后经系谱选育得到的除草剂抗性完全、遗传稳定的株系; 另外选用国家区试对照品种 II 优 838 作为对照品种。以上亲本材料均由华中农业大学牟同敏教授提供, 其来源和系谱见表 1。

1.2 试验设计

试验在华中农业大学水稻实验基地进行, 材料于 2010 年 5 月 12 日播种, 5 月 27 日喷施除草剂农达 (孟山都公司, 有效成分为草甘膦异丙胺盐, 母液浓度为 41%, 稀释 150 倍使用), 7d 后调查秧苗存活率, 6 月 6 日进行移栽 (供试组合及恢复系亲本选择喷施农达后存活下来的健壮植株进行移栽, 对照 II 优 838 选取未喷除草剂的备份植株进行移栽)。田

表 1 供试材料名称及其来源

Table 1 Name and origin of tested materials in study

亲本名称 Parent name	系谱 Origin	选育单位 Breeding institution
广占 63-4S	N422S/广占 63	北方杂交粳稻研究中心、合肥丰乐种业水稻所
C815S	F ₆ (安湘 S/献党//02428)/培矮 64S	湖南农业大学
川农 1A	D297A 轮回群体优良单株/金 23B	四川农业大学
金科 1A	金 23A/F ₃ (冈 46B/金 23B)	武汉金科生物技术有限公司
巨风 A	宜陵 1A/(C414/99)	宜昌市农业科学研究所
华抗恢 101	MH63-EPSP	华中农业大学
华抗恢 102	MH63-EPSP/IR24	华中农业大学
华抗恢 103	华恢 191/MH63-EPSP	华中农业大学
华抗恢 104	华恢 49/MH63-EPSP	华中农业大学
华抗恢 105	宜恢 9 号/MH63-EPSP	华中农业大学
华抗恢 106	浙恢 7954/MH63-EPSP	华中农业大学
II 优 838	II -32A/辐恢 838	四川省原子核应用技术研究所

间试验按 5 × 6 不完全双列杂交 (NCII) 设计, 随机区组排列 2 次重复, 每小区种植 3 行, 每行 10 株, 单本植株行距 16.7 cm × 26.7 cm, 按一般生产大田进行管理。抽穗时考察播始历期, 成熟时每小区取中间行有代表性的 6 株考查株高、单株有效穗数、穗长、每穗总粒数、每穗实粒数、结实率、着粒密度、千粒重等 8 个性状。小区取样以后的植株进行混合收割、扬净、晒干, 加上考种单株的种子, 计算出小区单株平均产量。供试材料各农艺性状的配合力分析参照相关文献的固定模型方法进行^[10], 其中结实率等百分数资料均经过平方根反正弦转换^[12]。

2 结果与分析

2.1 供试材料除草剂抗性表型

供试材料苗期除草剂抗性鉴定表明, 亲本恢系系华抗恢 101 ~ 106 对除草剂农达抗性 (秧苗存活率) 完全达 100%; 本试验中的常规对照品种 II 优 838 对除草剂农达无抗性; 由这些恢系配制的 30 份杂交组合的除草剂抗性均在 90% 以上, 其中两系的杂交组合的抗性介于 92.0% ~ 97.4%, 三系杂交组合的抗性在 99% 以上 (表 2)。这与生产中三系杂交种子纯度很高, 两系杂交种子纯度相对要低一些的相一致。主要是由于两系法制种过程中遇到暂时低温可能导致光温敏不育系自交结实, 进而影响杂交种子纯度^[2, 5]。因此, 利用抗除草剂恢系培育两系杂交种, 通过苗期喷施除草剂可以大大地提高两系杂交种子的纯度, 进而提高杂交水稻产量^[6]。

表 2 供试材料对除草剂农达抗性表型

Table 2 Resistance of tested materials to herbicide Roundup

材料 Materials	总苗数 No. of tested seedling	存活苗数 No. of survivable seedling	秧苗存活率 (%) Survival ratio of seedling
华抗恢 101	165	165	100
广占 63S-4/华抗恢 101	157	146	93.0
C815S/华抗恢 101	189	179	94.7
川农 1A/华抗恢 101	205	205	100
金科 1A/华抗恢 101	178	178	100
巨风 A/华抗恢 101	167	166	99.4
华抗恢 102	215	215	100
广占 63S-4/华抗恢 102	188	178	94.7
C815S/华抗恢 102	164	155	94.5
川农 1A/华抗恢 102	208	206	99.0
金科 1A/华抗恢 102	168	168	100
巨风 A/华抗恢 102	168	168	100
华抗恢 103	185	185	100
广占 63S-4/华抗恢 103	175	163	93.1
C815S/华抗恢 103	203	193	95.1
川农 1A/华抗恢 103	185	184	99.5
金科 1A/华抗恢 103	178	178	100
巨风 A/华抗恢 103	159	159	100
华抗恢 104	159	159	100
广占 63S-4/华抗恢 104	180	172	95.6
C815S/华抗恢 104	193	188	97.4
川农 1A/华抗恢 104	203	203	100
金科 1A/华抗恢 104	172	172	100
巨风 A/华抗恢 104	221	220	99.5
华抗恢 105	195	195	100
广占 63S-4/华抗恢 105	201	192	95.5
C815S/华抗恢 105	189	177	93.7
川农 1A/华抗恢 105	211	211	100

续表

材料 Materials	总苗数 No. of tested seedling	存活苗数 No. of survivable seedling	秧苗存活率(%) Survival ratio of seedling
金科 1A/华抗恢 105	187	187	100
巨风 A/华抗恢 105	204	204	100
华抗恢 106	204	204	100
广占 63S-4/华抗恢 106	205	196	95.6
C815S/华抗恢 106	187	172	92.0
川农 1A/华抗恢 106	188	188	100
金科 1A/华抗恢 106	179	179	100
巨风 A/华抗恢 106	184	184	100
II 优 838	206	0	0

2.2 供试材料主要农艺性状的方差分析

对 5 个母本和 6 个父本配组得到的 30 个杂交组合在单株产量、结实率、单株有效穗数、千粒重、播始历期、株高、着粒密度、每穗总粒数、每穗实粒数、穗长等 10 个主要农艺性状的考种数据进行了方差

表 3 供试材料 10 个重要农艺性状的方差分析

Table 3 ANOVA analysis of 10 important agronomic traits for tested combinations

性状	变异来源 Source of variation					误差
	区组	组合	一般配合力 GCA		特殊配合力	
			母本 Female parent	父本 Male parent		
Trait	Block	Cross			SCA	Error
自由度 DF	1	29	4	5	20	29
单株产量 YP	29.27 **	39.86 **	56.85 **	101.11 **	21.14 **	3.37
结实率 SSR	7.46	141.75 **	289.36 **	219.86 **	92.70 **	9.93
单株有效穗数 PN	1.07	7.99*	10.39	13.99*	6.01	4.00
千粒重 KGW	1.77	14.79 **	28.16 **	46.61 **	4.16*	1.67
播始历期 DS	0.27	18.17 **	113.23 **	3.79 **	2.75 **	0.51
株高 PH	1.15	116.06 **	597.90 **	106.80 **	22.01	17.32
着粒密度 GD	13.49	192.87 **	428.94 **	452.27 **	80.81	79.02
每穗总粒数 NGP	452.77	2240.26*	7971.74 **	2800.59*	953.88	1017.49
每穗实粒数 NFP	405.54	3105.59 **	8723.72 **	5324.38 **	1427.26	809.25
穗长 PL	2.05	9.45*	41.90 **	12.33*	2.24	1.49

DF, Degree of freedom; YP, Yield per plant; SSR, Seed setting ratio; PN, Panicle number per plant; KGW, 1000-grain weight; DS, Days from sowing to heading; PH, Plant height; GD, Grain density on panicle; NGP, Number of grains per panicle; NFP, Number of filled grains per panicle; PL, Panicle length; GCA, General combining ability; SCA, Specific combining ability. The same as below

2.3 母本配合力效应分析

5 个不育系主要农艺性状的一般配合力效应和特殊配合力效应方差分析见表 4。金科 1A 在单株产量、结实率、株高、着粒密度、每穗总粒数、每穗实粒数 6 个性状上的一般配合力在所有不育系中是最高的,但其特殊配合力效应方差均最小;这类亲本只能利用其一般配合力,但由于其一般配合力具有广泛的适应性,仍不失为较好的亲本^[10]。因此,金科 1A 是一个配制高产、高结实率、重穗型杂交组合的

分析,结果表明区组间除单株产量达到极显著差异外,其余性状在区组间均未达到显著差异(表 3)。组合间方差在各性状中均达显著或极显著水平,表明各性状在 30 个组合间均存在显著或极显著差异。因此,进一步将组合间变异按母本及父本一般配合力、组合特殊配合力进行分解。除单株有效穗数外,母本不育系间的一般配合力方差在另外 9 个农艺性状中均达到极显著差异。父本间一般配合力方差在所有 10 个性状中均达到显著或极显著差异。杂交组合间特殊配合力方差在单株产量、结实率和播始历期等 3 个性状中达到极显著差异,在千粒重性状上存在显著差异;而在另外 6 个性状中无显著差异(表 3)。另外,双亲所有性状的一般配合力方差均大于特殊配合力方差,表明本试验中所有供试材料的各性状的基因加性效应均大于非加性效应,也预示在选择优势组合中亲本一般配合力作用可能大于特殊配合力作用,双亲的一般配合力对杂交组合各性状起主要作用^[12]。

优良亲本,同时应警惕高秆引起的倒伏。广占 63-4S 在结实率性状上的一般配合力效应值和特殊配合力效应方差均比较大,且在千粒重性状上具有最高的一般配合力效应值和特殊配合力效应方差,表明广占 63-4S 是一个配制高结实率、大粒型杂交组合的理想亲本。川农 1A 在结实率、穗长性状上具有较高的一般配合力效应值和特殊配合力效应方差,表明利用其作母本容易配制出高结实率、长穗型杂交

组合。巨风 A 在单株产量上具有中等的一般配合力效应值和最高的特殊配合力效应方差,在着粒密度上具有较高的一般配合力效应值和特殊配合力效应方差,表明巨风 A 在培育紧穗型高产杂交组合有一定的利用价值。C815S 在株高上具有最大一般配合力效应和特殊配合力效应方差

合力负效应,同时特殊配合力方差较高,是培育矮秆型杂交组合的优良亲本。通过配合力分析表明,这些不育系亲本在不同的农艺性状上各有可取之处。在育种实践中,应根据育种目标合适地选择不同亲本。

Table 4 GCA effects and variance of SCA effects for female parents

母本 Female parent	单株产量 YP		结实率 SSR		单株有效穗数 PN		千粒重 KGW		播始历期 DS	
	GCA	VSCA	GCA	VSCA	GCA	VSCA	GCA	VSCA	GCA	VSCA
广占 63-4S	-1.554cd	3.679	1.648bc	50.084	-1.150	-0.612	2.230a	2.980	-3.133d	0.415
C815S	-2.539d	9.367	-0.934c	18.818	0.600	3.733	-0.320bc	0.237	-1.967c	0.555
川农 1A	1.241b	8.125	2.530ab	66.271	1.100	0.893	0.647b	-0.338	3.700a	0.769
金科 1A	2.923a	2.696	4.749a	5.795	0.183	-0.305	-1.837d	-0.098	2.867b	0.815
巨风 A	-0.070bc	11.670	-7.994d	24.574	-0.733	0.320	-0.720c	2.210	-1.467c	1.935

母本 Female parent	株高 PH		着粒密度 GD		每穗总粒数 NGP		每穗实粒数 NFP		穗长 PL	
	GCA	VSCA	GCA	VSCA	GCA	VSCA	GCA	VSCA	GCA	VSCA
广占 63-4S	-5.880 c	-0.677	-7.942b	0.919	-31.458c	-76.128	-17.801b	108.090	-1.316c	-0.264
C815S	-8.838 c	2.210	4.117a	19.351	-3.446b	223.915	-2.850b	554.301	-1.958c	0.584
川农 1A	4.737 ab	10.332	-4.808b	-7.247	-11.458bc	15.244	-5.266b	284.719	0.360b	0.856
金科 1A	7.670 a	-1.941	5.450a	-25.296	38.177a	-314.238	46.270a	-199.487	2.876a	0.019
巨风 A	2.312 b	-0.530	3.183a	15.848	8.186b	23.991	-20.353b	488.392	0.038b	0.310

VSCA: 特殊配合力效应方差,下同; VSCA: Variance of SCA. The same as below

2.4 父本配合力效应分析

6 个父本恢复系主要农艺性状的一般配合力效应和特殊配合力效应方差分析见表 5。与前面不育系类似,在不同农艺性状上各恢复系的一般配合力效应和特殊配合力方差变化很大,反映出供试恢复系在不同性状上可能各有利用价值。华抗恢 101 在单株有效穗数性状上具有最高的一般配合力效应和特殊配合力方差,在株高上具有较大的一般配合力负效应和特殊配合力方差,表明华抗恢 101 是一个配制多分蘖且抗倒伏杂交组合的优良亲本。华抗恢 102 在着粒密度、每穗总粒数上具有最高的特殊配合力方差和较小的一般配合力效应,表明利用华抗恢 102 作父本进行广泛测交可筛选到个别大穗型杂交组合。华抗恢 103 在株高上的特殊配合力效应方差最大、一般配合力效应中等,利用其广泛测交可筛选到一些抗倒

伏组合。华抗恢 104 在单株产量、结实率、每穗实粒数等性状上具有最高的特殊配合力效应方差和较低的一般配合力,在穗长、播始历期性状上分别具有最高的一般配合力正、负效应,表明华抗恢 104 不仅在配制短生育期、长穗型杂交组合中具有重要利用价值,且有可能培育出极个别超高产组合。华抗恢 105 在单株产量、结实率、着粒密度、每穗总粒数、每穗实粒数等性状上具有最高的一般配合力和较小的特殊配合力效应方差,在株高上具有最高的一般配合力负效应和较低的特殊配合力效应方差,表明华抗恢 105 是一个培育高产矮秆组合的优良亲本。华抗恢 106 在千粒重性状上具有最高的一般配合力效应值和特殊配合力效应方差,在单株产量上具有较高的一般配合力效应和中等的特殊配合力效应方差,是一个配制大粒型高产组合的较好亲本。总的来说,在培育高产

表 5 父本的一般配合力效应和特殊配合力效应方差

Table 5 GCA effects and variance of SCA effects for male parents

父本 Male parent	单株产量 YP		结实率 SSR		单株有效穗数 PN		千粒重 KGW		播始历期 DS	
	GCA	VSCA	GCA	VSCA	GCA	VSCA	GCA	VSCA	GCA	VSCA
华抗恢 101	-0.769c	5.853	0.402b	30.571	1.733a	3.179	0.475bc	0.477	0.133a	0.141
华抗恢 102	-2.193c	11.525	-1.489b	28.395	1.133ab	0.434	0.355bc	0.567	0.533a	0.141
华抗恢 103	1.753b	1.754	0.703b	10.004	-0.267bc	0.659	1.365ab	-0.042	0.533a	0.724
华抗恢 104	-4.495d	14.652	-7.525c	104.270	-1.367c	1.225	-0.115c	-0.059	-0.867c	0.391
华抗恢 105	4.527a	1.306	7.050a	19.472	-0.667bc	-0.704	-4.115d	0.023	0.333a	2.108
华抗恢 106	1.177b	9.332	0.860b	14.215	-0.567bc	0.242	2.035a	5.272	-0.667bc	2.108

父本 Male parent	株高 PH		着粒密度 GD		每穗总粒数 NGP		每穗实粒数 NFP		穗长 PL	
	GCA	VSCA	GCA	VSCA	GCA	VSCA	GCA	VSCA	GCA	VSCA
华抗恢 101	-2.588cd	7.124	-7.192c	-11.581	-16.514b	-129.978	-11.911b	259.680	0.585b	0.118
华抗恢 102	2.062ab	-1.485	-5.784c	70.381	-17.163b	627.838	-16.626b	530.821	-0.255c	0.180
华抗恢 103	-0.478bc	10.051	-1.878bc	-26.978	-4.731ab	-291.535	0.501b	-119.599	0.017bc	-0.085
华抗恢 104	4.442a	-1.594	-0.329bc	15.012	12.897ab	153.336	-18.184b	928.750	1.780a	-0.218
华抗恢 105	-4.598d	1.368	10.912a	-21.074	25.382a	-164.853	43.663a	-89.724	-0.661cd	1.922
华抗恢 106	1.162abc	-3.722	4.272ab	-21.292	0.129ab	-353.829	2.558b	35.090	-1.466d	-0.035

杂交组合方面,华抗恢 105、华抗恢 106 较其他恢复系更具有优势。

2.5 特殊配合力效应分析和杂种优势表现

一个杂交组合的表现是由双亲的一般配合力效应和两者间的特殊配合力效应共同决定。前面已对双亲的一般配合力进行了分析,非常有必要对双亲配组组合的特殊配合力效应进行全面分析(表 6)。前面方差分析已表明,供试组合特殊配合力效应仅在单株产量、结实率、播始历期、千粒重 4 个性状上存在显著差异(表 3)。在单株产量上,其特殊配合力效应值变幅为 -6.01 ~ 4.97,特殊配合力效应值居前 3 位的组合分别是巨风 A/华抗恢 104、广占 63-4S/华抗恢 106 和川农 1A/华抗恢 102(表 6),但最终单株产量分别居第 18、7、10 位(表 7),这主要是由于双亲或之一单株产量的一般配合力效应不理想所致(表 4 和表 5)。杂交组合结实率特殊配合力效应值变幅为 -13.29 ~ 10.49,较单株产量变幅更大,其中居前 3 位的组合分别是广占 63-4S/华抗恢 104、C815S/华抗恢 104 和川农 1A/华抗恢 101(表 6)。播始历期决定了供试材料生育期的长短,在不影响产量及品质的情况下,短生育期的杂交组合在生产上更受欢迎;从表 6 可知,组合播始历期特殊配合力效应值变幅为 -2.33 ~ 1.67,其中负效应值最大的 3 个组合分别为巨风 A/华抗恢 106、金科 1A/华抗恢 105 和川农 1A/华抗恢 105。在千粒重性状

上,杂交组合特殊配合力效应值变幅为 -3.36 ~ 3.09,其中居前 3 位的组合分别是巨风 A/华抗恢 106、广占 63-4S/华抗恢 101 和 C815S/华抗恢 106(表 6)。

杂交组合的利用价值,往往通过与生产上对照品种进行比较的超标优势得以体现。在供试的 30 个杂交组合中,比国家水稻区试对照品种 II 优 838 增产 5% 以上的组合有 5 个,绝大部分组合都较对照品种减产(表 7)。产量居前 3 位的组合分别是巨风 A/华抗恢 105、金科 1A/华抗恢 105 和金科 1A/华抗恢 101(表 7)。它们都有一个共同点:双亲或之一的单株产量一般配合力比较高,另一个亲本的特殊配合力方差比较大。巨风 A/华抗恢 105 的产量居第 1 位,其母本巨风 A 在单株产量性状上具有最大的特殊配合力方差和中等的一般配合力效应,其父本华抗恢 105 具有最高的一般配合力,两者产生的特殊配合力效应也比较高。产量居第 2 位的组合金科 1A/华抗恢 105,其双亲在单株产量性状上均具有最高一般配合力。金科 1A/华抗恢 101 是产量居第 3 位的组合,其母本金科 1A 具有最高的产量一般配合力效应,其父本华抗恢 101 具有较优良的一般配合力和特殊配合力。显然,在水稻杂种优势利用中,亲本之一有良好的一般配合力、双亲或其一具有良好的特殊配合力,就有可能育成强优势的组合作^[10,12]。

表 6 杂交组合主要农艺性状的特殊配合力效应值

Table 6 SCA effects of main agronomic traits for hybrid combinations

组合 Combination	单株产量 YP	结实率 SSR	单株有效 穗数 PN	千粒重 KGW	播始历期 DS	株高 PH	着粒密度 GD	每穗总粒数 NGP	每穗实粒数 NEP	穗长 PL
广占 63-4S/华抗恢 101	-2.05	-5.96	-0.15	1.50	-0.47	-2.92	-6.67	-21.26	-31.19	-0.64
广占 63-4S/华抗恢 102	0.18	-7.03	-0.55	0.87	0.13	2.23	8.63	24.62	-2.32	0.26
广占 63-4S/华抗恢 103	-1.31	1.09	-0.15	1.26	-0.87	1.87	0.09	-3.38	-2.54	-0.46
广占 63-4S/华抗恢 104	0.34	10.49	1.95	0.94	-0.47	-2.10	-5.45	-19.56	19.96	-0.30
广占 63-4S/华抗恢 105	-1.31	-5.34	-0.25	-1.21	0.33	-1.71	-0.33	7.54	-9.94	0.92
广占 63-4S/华抗恢 106	4.16	6.75	-0.85	-3.36	1.33	2.63	3.73	12.04	26.03	0.21
C815S/华抗恢 101	1.27	-3.46	-3.40	-1.50	0.37	-0.41	4.14	10.40	-3.60	-0.19
C815S/华抗恢 102	-6.01	-3.80	2.20	0.47	-1.03	-3.96	-14.17	-47.25	-44.66	-1.57
C815S/华抗恢 103	3.13	1.02	2.10	0.06	-1.03	-2.92	2.20	10.71	8.52	0.73
C815S/华抗恢 104	2.32	8.64	-1.80	-0.31	0.37	2.36	4.53	15.37	41.51	0.22
C815S/华抗恢 105	0.12	0.91	1.50	-0.11	1.17	3.80	3.39	19.61	16.21	1.52
C815S/华抗恢 106	-0.83	-3.31	-0.60	1.39	0.17	1.14	-0.09	-8.85	-17.98	-0.71
川农 1A/华抗恢 101	0.97	8.50	2.60	-0.17	-0.30	6.46	1.88	14.14	37.27	1.37
川农 1A/华抗恢 102	3.57	6.93	-1.80	0.85	0.30	0.41	-6.04	-14.98	9.23	0.40
川农 1A/华抗恢 103	-0.76	-6.61	0.60	-0.91	1.30	-5.75	-1.89	-11.00	-23.47	-0.84
川农 1A/华抗恢 104	-5.39	-13.29	-1.30	0.07	0.70	2.03	8.14	31.11	-24.97	0.99
川农 1A/华抗恢 105	-0.38	2.69	-0.50	0.22	-1.50	-2.63	-3.26	-24.00	-13.02	-1.88
川农 1A/华抗恢 106	1.99	1.78	0.40	-0.08	-0.50	-0.54	1.17	4.73	14.96	-0.06
金科 1A/华抗恢 101	3.24	3.52	1.02	-0.18	-0.47	-0.57	-2.84	-15.96	-3.44	-0.76
金科 1A/华抗恢 102	1.53	-0.35	0.12	-0.41	0.13	-0.12	1.64	4.02	0.52	0.22
金科 1A/华抗恢 103	-0.53	1.77	-0.48	0.03	0.13	4.07	2.57	13.58	15.36	0.80
金科 1A/华抗恢 104	-2.24	2.33	1.62	0.46	0.53	0.55	1.35	-0.04	10.49	-0.64
金科 1A/华抗恢 105	-1.18	-4.44	-1.08	1.16	-1.67	-1.96	-3.45	1.06	-11.39	1.01
金科 1A/华抗恢 106	-0.82	-2.84	-1.18	-1.04	1.33	-1.97	0.73	-2.67	-11.54	-0.62
巨风 A/华抗恢 101	-3.43	-2.60	-0.07	0.35	0.87	-2.56	3.49	12.69	0.96	0.22
巨风 A/华抗恢 102	0.73	4.25	0.03	-1.78	0.47	1.44	9.94	33.58	37.24	0.68
巨风 A/华抗恢 103	-0.52	2.73	-2.07	-0.44	0.47	2.73	-2.97	-9.91	2.12	-0.24
巨风 A/华抗恢 104	4.97	-8.17	-0.47	-1.16	-1.13	-2.84	-8.57	-26.88	-46.99	-0.27
巨风 A/华抗恢 105	2.75	6.17	0.33	-0.06	1.67	2.50	3.64	-4.21	18.14	-1.57
巨风 A/华抗恢 106	-4.50	-2.38	2.23	3.09	-2.33	-1.26	-5.54	-5.26	-11.46	1.18

3 讨论

3.1 供试材料配合力表现及应用前景

利用转基因技术与传统育种手段相结合的方法将外源抗除草剂基因 *EPSPS* 导入水稻材料,在改良其除草剂抗性的同时,通过广泛测配可以筛选到除草剂抗性完全、且综合农艺性状优良的强优势杂交组合。陈业坚等^[16]选用 8 份不育系和 8 个转 *Bt* 基因纯合的恢复系,按不完全双列杂交法配制 64 个杂交组合;通过对其主要农艺性状配合力和遗传力分析,鉴定出两份抗虫性优良,且主要农艺性状配合力

高的亲本材料。本试验中,采用不完全双列杂交设计对抗除草剂杂交组合主要农艺性状的一般配合力效应和特殊配合力方差进行了分析,筛选出了 5 份比对照品种增产 5% 以上的抗除草剂强优势组合;同时由于本试验只有 2 次重复,每次重复(或小区)太小(30 亩),且只有 1 年数据,这可能会导致本试验考察的单株产量与大田生产实际产量不完全吻合。因此,进行杂交组合配合力分析时应保证试验重复数至少 3 次,且适当增加小区规模(如 100 亩),利用多年多点试验对其产量等主要农艺性状的配合力表现做出客观准确的评判。

表 7 杂交组合的产量表现和超标优势

Table 7 Yield performance and over-standard heterosis of hybrid combinations

组合 Combination	产量(g/株) Yield	超标优势(%) Over-standard heterosis	排名 Rank
巨风 A/华抗恢 105	36.77	14.0	1
金科 1A/华抗恢 105	35.83	11.1	2
金科 1A/华抗恢 101	34.95	8.4	3
川农 1A/华抗恢 105	34.94	8.3	4
川农 1A/华抗恢 106	33.97	5.3	5
金科 1A/华抗恢 103	33.70	4.5	6
广占 63S-4/华抗恢 106	33.35	3.4	7
金科 1A/华抗恢 106	32.84	1.8	8
II 优 838(CK)	32.25	0	9
川农 1A/华抗恢 102	32.17	-0.2	10
C815S/华抗恢 103	31.90	-1.1	11
金科 1A/华抗恢 102	31.82	-1.3	12
川农 1A/华抗恢 103	31.79	-1.4	13
C815S/华抗恢 105	31.67	-1.8	14
广占 63S-4/华抗恢 105	31.22	-3.2	15
川农 1A/华抗恢 101	31.00	-3.9	16
巨风 A/华抗恢 103	30.72	-4.7	17
巨风 A/华抗恢 104	29.96	-7.1	18
广占 63S-4/华抗恢 103	28.45	-11.8	19
巨风 A/华抗恢 102	28.03	-13.1	20
C815S/华抗恢 101	27.52	-14.7	21
C815S/华抗恢 106	27.36	-15.2	22
巨风 A/华抗恢 106	26.16	-18.9	23
广占 63S-4/华抗恢 102	25.99	-19.4	24
金科 1A/华抗恢 104	25.75	-20.2	25
巨风 A/华抗恢 101	25.29	-21.6	26
广占 63S-4/华抗恢 101	25.18	-21.9	27
C815S/华抗恢 104	24.85	-23.0	28
广占 63S-4/华抗恢 104	23.85	-26.1	29
川农 1A/华抗恢 104	20.92	-35.1	30
C815S/华抗恢 102	18.82	-41.6	31

莫惠栋^[10]根据一般配合力和特殊配合力方差的大小,按育种利用价值的重要性将亲本材料依次分为 4 种类型:(1)一般配合力效应高,特殊配合力方差大。这一类型的亲本最为理想,既可利用其一般配合力,又可利用其特殊配合力,从而可选出杂种优势特别突出的某些组合,是最为理想的亲本材料。

(2)一般配合力效应高,特殊配合力方差小。这类亲本只能利用其一般配合力,但由于其高一般配合力具有较广泛的适应性,仍不失为较好的亲本。(3)一般配合力效应低,特殊配合力方差大。这类亲本只能利用其特殊配合力,个别的特定组合可能有突出的表现。(4)一般配合力效应低,特殊配合力方差小,这类亲本无利用价值。以单株产量为例,属于第 1 种类型的亲本材料在本试验中没有;亲本材料金科 1A 和华抗恢 105 属于第 2 种类型,其单株产量一般配合力均是不育系、恢复系中最高的,但特殊配合力方差却是最小的,两者所配组合金科 1A/华抗恢 105 的产量优势非常明显,排在所有组合的第 2 位;巨风 A 和华抗恢 104 属于第 3 种类型,其特殊配合力方差是不育系、恢复系中最大的,但一般配合力均很低,两者所配组合巨风 A/华抗恢 104 的产量优势并不明显,排名 18 位。由此可见,在水稻杂种优势利用中,双亲或之一有良好的一般配合力效应,另一个亲本具有良好的特殊配合力,就有可能育成强优势组合^[11-12,17]。

3.2 抗除草剂转基因水稻的生物安全性问题

抗除草剂转基因水稻的培育成功和大规模种植给人类带来福音,但其安全性也引起了人们的思考^[18-21]。其主要风险包括:抗除草剂基因通过花粉散布造成的抗性基因漂移,产生危害更为严重的“超级杂草”或使野生稻遗传资源遭受转基因污染^[18];除草剂抗性水稻自身可发生逃逸,生成杂草和自生苗从而产生超级有害杂草,对野生植物群落及非靶生物产生影响^[19-20];持续不断地使用单一除草剂易导致杂草对除草剂产生抗性^[22];潜在的食用安全性风险,如抗性基因的导入是否会使转基因食品产生致毒性和过敏性物质、外源基因能否引发宿主中原有的基因产生对消费者有害的基因突变、人体摄入的由抗性转基因作物生产的食品是否会具有无法预知的、长期的效应等^[23-24]。针对这些可能风险可采取如下对策:通过设立空间距离和调整播种时期,使转基因水稻和周围非转基因作物的开花期相互错开^[21-22,25];转基因水稻田地在使用后进行反复翻地浸水,将落粒转基因水稻种子进行灭活,减少对后茬作物的影响;明确与转基因水稻有关的近缘植物的种类、数量、生态习性、生境与分布特点,研究转基因水稻在种内、种间和与其他生物之间的交流规律,降低作物杂草化风险^[22]。到目前为止,尚未见抗除草剂转基因水稻与田间杂草及近缘野生种间成功发生基因交流的报道^[3,21]。在食品安全性方面,

本研究中 *EPSP* 基因编码的蛋白质和已知的 120 多种人体过敏蛋白无同源性,它对环境温和,对人体无毒^[3,24]。

目前抗除草剂转基因水稻在选育技术上已日渐成熟,但其在市场化过程中能否健康、持续的发展并获得与之相适应的市场规模,将主要取决于其安全问题的妥善解决。总之,在抗除草剂转基因水稻品种释放及市场化之前,必须从社会长远利益的角度出发,严格按照转基因安全性评价原则制定详细的、具有针对性的安全性规划,切不可只顾经济效益而忽略生态效应^[3,19,24,26]。

参考文献

- [1] 夏敬源. 我国粮食作物免耕栽培技术的集成创新与推广应用[J]. 中国农技推广, 2006, 22(10): 7-10
- [2] 肖国樱, 唐俐, 袁定阳, 等. 转 *Bar* 基因抗除草剂两系杂交早稻恢复系 Bar 68-1 的培育研究[J]. 杂交水稻, 2007, 22(6): 57-61
- [3] 刘自刚, 张雁. 抗除草剂转基因水稻研究进展[J]. 中国稻米, 2006(5): 4-6
- [4] 朱冰, 黄大年, 杨伟, 等. 利用基因枪法获得可遗传的抗除草剂转基因水稻植株[J]. 中国农业科学, 1996, 29(6): 15-20
- [5] 肖国樱. 作物对除草剂的抗性及其在杂种优势中应用策略的探讨[J]. 杂交水稻, 1997, 12(5): 1-3
- [6] 肖国樱, 邓晓湘, 唐俐, 等. 水稻光温敏核不育系育性波动的解决途径和方法[J]. 杂交水稻, 2000, 15(4): 4-5
- [7] 吴发强, 王世全, 李双成, 等. 抗除草剂转基因水稻的研究进展及其安全性问题[J]. 分子植物育种, 2006, 4(6): 846-852
- [8] Thompson C J, Movva N R, Tizard R, et al. Characterization of the herbicide-resistance gene *bar* from *Streptomyces hygroscopicus* [J]. EMBO J, 1987, 6(9): 2519-2523
- [9] 吴慧敏. 抗除草剂水稻培育及应用研究 [D]. 武汉: 华中农业大学图书馆, 2005: 10-17
- [10] 莫惠栋. $p \times q$ 交配模式的配合力分析[J]. 江苏农学院学报, 1982, 3(3): 51-57
- [11] 戴正元, 李爱宏, 刘广青, 等. 几个优良籼稻亲本品质性状的配合力和杂种优势分析[J]. 植物遗传资源学报, 2006, 7(2): 234-238
- [12] 伍箴勇, 李春海, 牟同敏. 两系杂交籼稻配合力分析[J]. 中国水稻科学, 2007, 21(6): 612-618
- [13] 王昌贵, 赵鹏珂, 冯小磊, 等. 3 个旱稻品种杂交配合力及其应用分析[J]. 中国农业大学学报, 2010, 15(6): 1-5
- [14] 周开达, 黎汉云, 李仁端, 等. 杂交水稻主要性状配合力、遗传力的初步研究[J]. 作物学报, 1982, 8(3): 15-18
- [15] Lin Y J, Zhang Q. Optimising the tissue culture conditions for high efficiency transformation of *indica* rice [J]. Plant Cell Rep, 2005, 23(8): 540-547
- [16] 陈业坚, 张增勤, 何道根, 等. 转 *Bt* 基因杂交水稻农艺性状的配合力分析[J]. 浙江农业学报, 2008, 20(1): 14-18
- [17] 赵庆勇, 朱镇, 张亚东, 等. 12 个粳稻新不育系的配合力及利用价值评价[J]. 中国水稻科学, 2008, 22(1): 57-64
- [18] Kling J. Could transgenic super crops one day breed super weeds [J]. Science, 1996, 274: 180-181
- [19] 孟颖颖, 李克斌, 吴忠义, 等. 抗除草剂转基因水稻及其生物安全性的探讨[J]. 中国农学通报, 2006, 22(10): 70-74
- [20] 卢宝荣. 我国转基因水稻的环境生物安全评价及其关键问题分析[J]. 农业生物技术学报, 2008, 16(4): 547-554
- [21] 肖国樱. 抗除草剂转基因水稻花粉漂移距离及生态风险分析[J]. 杂交水稻, 2009, 24(4): 78-80
- [22] 金银根, 魏传芬, 吴进才. 转基因抗除草剂作物的基因流与杂草化机理探讨[J]. 杂草科学, 2003(2): 6-9
- [23] 吴发强, 王世全, 李双成, 等. 抗除草剂转基因水稻的研究进展及其安全性问题[J]. 分子植物育种, 2006, 4(6): 846-852
- [24] 程焉平. 抗除草剂转基因作物的研究及其安全性[J]. 吉林农业科学, 2003, 28(4): 23-28
- [25] Chen L J, Lee D S, Song Z P, et al. Gene flow from cultivated rice (*Oryza sativa*) to its weedy and wild relatives [J]. Ann Bot, 2004, 93(1): 67-73
- [26] 杨庆文. 转基因水稻的生物安全性问题及其对策[J]. 植物遗传资源学报, 2003, 4(3): 261-264