

## 新质源(CMS-FA)杂交稻产量相关性状的遗传效应与杂种优势分析

王洪飞<sup>1,2</sup>, 王乃元<sup>1</sup>, 李毓<sup>1</sup>, 梁康廷<sup>1</sup>, 仇秀丽<sup>1</sup>, 周卫营<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>福建农林大学作物遗传育种与综合利用教育部重点实验室, 福州 350002; <sup>2</sup>福建省农业科学院水稻研究所, 福州 350018)

**摘要:**【目的】研究水稻新质源(CMS-FA)不育系和恢复系的产量相关性状遗传效应和杂种优势水平, 评价新型细胞质源杂交稻亲本的育种潜力。【方法】采用不完全双列杂交设计, 以新质源(CMS-FA)杂交稻系统的5个不育系为母本, 5个恢复系为父本配制25个杂交组合, 种植亲本和F<sub>1</sub>获得产量相关性状的试验数据。利用加性-显性遗传模型和MINQUE(1)法对10个产量相关性状遗传方差分量比率、遗传率、亲本加性效应和组合显性效应以及杂种优势进行剖析。【结果】新质源杂交稻产量相关性状同时受加性效应和显性效应的控制, 单株穗数、每穗总粒数、每穗实粒数、结实率、千粒重、剑叶长和生育期等性状以加性效应占主导, 单株产量、株高和穗长等性状则以显性效应控制为主; 狹义遗传率以千粒重表现最高, 生育期次之, 单株产量最低; 加性效应最好的不育系是金农2A, 恢复系是金恢3号和金恢1号; 显性效应最强的4个组合为金农2A×金恢5号、金农2A×金恢2号、金农4A×金恢5号和金农5A×金恢5号; 单株产量、株高、穗长3个产量相关性状F<sub>1</sub>具有很强的群体平均优势(7.351%—16.330%)和群体超亲优势(4.233%—10.507%), 强优势组合杂种优势可达10.307%—49.462%。【结论】供试不育系以金农2A较好, 恢复系以金恢3号和金恢1号最好, 金恢5号在配制生育期较短的杂交稻高产组合中是一个很好的亲本。

**关键词:**杂交稻; 新质源(CMS-FA); 杂种优势; 遗传效应; 产量相关性状

## Genetic Effects and Heterosis Analysis on Yield-related Traits of CMS-FA Hybrid Rice

WANG Hong-fei<sup>1,2</sup>, WANG Nai-yuan<sup>1</sup>, LI Yu<sup>1</sup>, LIANG Kang-jing<sup>1</sup>, QIU Xiu-li<sup>1</sup>, ZHOU Wei-ying<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Key Laboratory of Ministry of Education for Genetics, Breeding and Multiple Utilization of Crops, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002; <sup>2</sup>Rice Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350018)

**Abstract:**【Objective】This study aimed at detecting the genetic effects and heterosis level of yield-related traits of CMS-FA sterile lines and restorers as well as the breeding potential of CMS-FA hybrid rice parents. 【Method】By incomplete diallel cross design, using five CMS-FA sterile lines as female parents and five corresponding restorers as male parents, twenty-five crosses were made. The parents and F<sub>1</sub> generations were planted to obtain the data of yield-related traits. By using the additive-dominant model and MINQUE(1) method, the genetic variance, heritability, parent additional effects and combination dominant effects, and heterosis of ten yield-related traits were analyzed. 【Result】Yield-related traits of CMA-FA hybrid rice were controlled by both additive and dominant effects, among which panicle number per plant, total grain number per panicle, filled grains per panicle, seed-set percent, 1000-grain-weight, flag-leaf length and growth duration and so on were mainly controlled by additive effects. The dominant effects prevailed in the traits of yield per plant, plant height, and panicle length and so on. As for narrow heritabilities, the dominant effects of 1000-grain-weight were the highest, the growth duration was the next, and the yield per plant was the lowest. Sterile line Jinnong 2A and restorers Jinhui 3 and Jinhui 5 had the best additive effects. The four combinations with the strongest dominant effects were

收稿日期: 2009-03-21; 接受日期: 2009-07-20

基金项目: 国家高技术研究发展计划(“863”计划)(2007AA10Z181)、福建省科技项目(F2007AA10Z181)、福建省农业科技重点项目(2006N0006)、福建省自然科学基金项目(2006J0060)

作者简介: 王洪飞, 硕士。E-mail: whf6502108@126.com。通信作者王乃元, 研究员。Tel: 0591-83792885; E-mail: Wangny@sina.com。通信作者梁康廷, 研究员。Tel: 0591-83792558; E-mail: liangkj\_2005@126.com

Jinnong 2A×Jinhui 5, Jinnong 2A×Jinhui 2, Jinnong 4A×Jinhui 5 and Jinnong 5A×Jinhui 5. Three yield-related traits yield per plant, plant height and panicle length had stronger population mean heterosis of 7.351%-16.330% and population over-parent heterosis of 4.233%-10.507% in F<sub>1</sub> with the highest heterosis reaching 10.307-49.462%. 【Conclusion】 Jinnong 2A was the best one of all the sterile lines tested, Jinhui 3 and Jinhui 1 were the best ones of restorers tested, and Jinhui 5 was a good parent for the development of high-yielding hybrid rice combination with short growth duration.

**Key words:** hybrid rice; new cytoplasmic resource(CMS-FA); heterosis; genetic effects; yield-related traits

## 0 引言

【研究意义】种质资源是育种工作的基础, 杂交稻优良品种的培育依赖于丰富的种质资源。对新型细胞质源杂交稻进行遗传评价, 可以为利用这些种质资源提供科学依据。【前人研究进展】前人对杂交稻产量相关性状的遗传效应的研究, 主要通过配合力分析间接估算, 但对各性状的遗传效应分析甚少, 且结果不尽相同<sup>[1-14]</sup>。从多数资料来看, 杂交稻产量相关性状的遗传主要受加性效应<sup>[6]</sup>, 或由加性效应和显性效应共同支配<sup>[1-5,7-14]</sup>。前人也对杂交稻产量相关性状的杂种优势进行了细致的研究<sup>[15-20]</sup>。近年来, 已有一些研究采用朱军等最新的加性-显性遗传模型(AD模型)<sup>[21-23]</sup>, 直接估算杂交稻产量相关性状如生育期<sup>[24]</sup>、功能叶<sup>[25]</sup>、谷粒<sup>[26-27]</sup>和穗部<sup>[28]</sup>等性状的遗传效应。【本研究切入点】为了进一步发掘利用野生稻遗传资源并提高杂交稻育种潜力, 福建农林大学从普通野生稻中发掘一种新型的雄性不育细胞质, 创建了水稻新质源(CMS-FA)三系遗传系统, 育成系列不育系、恢复系和杂交稻<sup>[29-34]</sup>。初步研究表明该系统的育性基因与野败型、红莲型相互不等位, 即包括细胞质育性基因不等位, 也包括细胞核育性基因不等位, 是一个全新的遗传系统<sup>[31-34]</sup>。有关新质源杂交稻(CMS-FA)产量相关性状的遗传效应与杂种优势这方面的研究未曾报道。【拟解决的关键问题】本研究利用的加性-显性遗传模型和统计分析方法, 直接估算新质源杂交稻(CMS-FA)亲本和F<sub>1</sub>代产量相关性状的遗传效应以及各性状的群体平均优势和群体超亲优势, 明确其遗传规律, 评估亲本的育种潜力, 为新质源杂交稻育种和应用提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试新质源(CMS-FA)不育系5个:金农1A(A<sub>1</sub>)、金农2A(A<sub>2</sub>)、金农3A(A<sub>3</sub>)、金农4A(A<sub>4</sub>)和金农5A(A<sub>5</sub>);新质源(CMS-FA)恢复系5个:金

恢1号(R<sub>1</sub>)、金恢2号(R<sub>2</sub>)、金恢3号(R<sub>3</sub>)、金恢4号(R<sub>4</sub>)和金恢5号(R<sub>5</sub>)。对照组合1个:汕优63。按不完全双列遗传交配设计, 用不育系与恢复系配制成25(5×5)个F<sub>1</sub>杂交组合。种植试验材料共36个, 其中不育系(由同型保持系替代)5个、恢复系5个、F<sub>1</sub>组合25个, 以及对照汕优63一个。均由福建农林大学新质源杂交稻育种技术研究课题组提供。对照汕优63组合种子从市场购得。

### 1.2 试验方法

2006年配制杂交稻组合, 2007年晚季在福建省沙县试验基地种植试验材料。试验田前作水稻, 冬季空闲。肥力中等偏上, 地力均匀。6月3日播种, 6月27日移栽。采用随机区组排列, 3次重复。单本插, 株、行距20 cm×20 cm。亲本、F<sub>1</sub>和对照各小区均种植3行, 每行12株, 记载始穗期、抽穗期、齐穗期和成熟期。成熟后, 各小区割除头尾和两边保护行, 取中间10株样本, 考查株高、单株穗数、穗长、剑叶长、每穗总粒数、每穗实粒数、结实率、千粒重和单株产量等10个与产量相关的性状。

试验区四周设置保护行, 试验田周边布设防鼠、捕鼠夹子并设置60 cm高的薄膜墙防鼠害。试验田种植和施肥参照当地中上水平的栽培管理。所有数据在2007年晚季正常气候条件下采集考察完毕。

### 1.3 统计分析方法

应用数量性状的加性-显性遗传模型(AD模型)和统计分析方法<sup>[21-23]</sup>, 对新质源杂交稻亲本和F<sub>1</sub>杂交组合产量相关性状的平均数进行估算和分析。(1)用MINQUE(1)法估算各性状各项遗传效应的方差分量, 并估算各性状的广义遗传率( $h_B^2$ )和狭义遗传率( $h_N^2$ );(2)预测各性状的群体平均优势和群体超亲优势。上述分析采用Jackknife数值抽样技术, 以区组为重复抽样单位, 对各世代平均数进行抽样, 计算各项遗传参数的估计值(或预测值)及其标准误, 并采用t测验(自由度=2)对遗传参数作统计检验。所有数据的运算和分析采用朱军教授<sup>[21]</sup>提供的分析软件在PC微机上进行。

## 2 结果

### 2.1 亲本和 $F_1$ 产量相关性状的平均表现

亲本和  $F_1$  产量相关性状的平均表型值和变异系数列于表 1。从表 1 可看出, 亲本和  $F_1$  各性状的表型值存在较大差异, 变异范围较大。 $F_1$  除剑叶长外, 其它性状的变异系数均小于亲本;  $F_1$  各性状的平均表型值在多数性状上高于亲本。此结果说明,  $F_1$  产量相关性状的变异程度大多小于相应的亲本;  $F_1$  在产量相关性状上具有普遍的杂种优势。杂交组合的产量构成性状比对照汕优 63 都表现出不同程度的竞争优势, 其中, 正向竞争优势的组合数分别为单株产量 6 个、单株穗数 8 个、每穗总粒数 15 个、每穗实粒数 15 个、结实率 11 个和千粒重 5 个。其中以金农 2A 为母本的 5 个组合、金农 1A×金恢 4 号、金农 3A×金恢 3 号、金农 5A×金恢 3 号、金农 4A×金恢 5 号和金农 5A×金恢 5 号等组合在这 6 个性状上大多表现突出。

### 2.2 新质源杂交稻产量相关性状遗传效应分析

**2.2.1 各性状遗传方差组成分析** 分析估算了新质源杂交稻亲本和  $F_1$  产量相关性状各项遗传方差分量占表现型方差比率列于表 2。由表 2 可见, 所有 10 个产量相关性状加性方差比率均达显著或极显著水平, 除剑叶长显性方差比率达微显著水平外, 其余性状均达显著或极显著水平, 表明新质源杂交稻产量相关性状的遗传表现同时受加性效应和显性效应的控制, 既可在常规聚合育种上通过世代综合选择, 使加性效应得以稳定遗传, 也可以在杂种优势利用上充分发挥各性状的显性效应的育种潜力。比较发现, 单株穗数、每穗总粒数、每穗实粒数、结实率、千粒重、剑叶长和生育期等性状的加性方差比率较大, 说明这些性状以加性效应占主导; 而单株产量、株高和穗长等性状则以显性效应控制为主, 它们在杂种优势利用上有较大潜力。此外, 上述性状的剩余方差比率在 0.654%—33.748% 之间, 除株高和剑叶长外, 其它性状亦达显著或极显著水平, 表明该类遗传群体产量相关性状的表现还会受到环境机误或抽样误差等其它因素影响, 但所占比例较小, 故仍以加性效应或显性效应控制为主。

**2.2.2 各性状遗传率分析** 遗传率是亲代传递给子代的能力, 了解亲本产量相关性状的遗传率, 有助于选用不同的育种策略对拟利用材料进行抉择, 这对特定性状进行改良很有意义。狭义遗传率的大小反映了

变异可以真实遗传的部分, 具有较高狭义遗传率的性状在育种中可作早代选择。亲本产量相关性状的广义遗传率和狭义遗传率见表 2。

从表 2 可知, 各产量相关性状广义遗传率和狭义遗传率都达到显著或极显著水平, 狹义遗传率以千粒重的表现最高 (89.818%), 生育期次之 (84.189%), 说明这 2 个性状的早期选择有一定效果, 育种实践中应加强亲本早期世代对这些性状的选择。单株产量和穗长 2 个性状的狭义遗传率较小, 且与广义遗传率相差很大, 表明这 2 个性状显性效应的作用较突出, 高代选择比较适宜。其余性状狭义遗传率均较高, 变幅 43.627%—60.376%。广义遗传率的变幅 66.252%—99.346%, 生育期的广义遗传率最高 (99.346%), 千粒重次之 (97.333%), 单株产量最低 (66.252%)。在育种实践中, 对于遗传率高的性状, 可采用系谱法对有利变异加以固定; 对于遗传率小的性状, 则更适合采用轮回选择策略逐步提高有利等位基因频率, 使基因加性效应得到积累。

**2.2.3 亲本各性状加性效应分析** 亲本加性效应预测值 (表 3) 表明, 不同亲本各产量相关性状的加性效应表现有较大的差异。单株产量的加性效应变异幅度为 -1.307—1.093 g, 在不育系中, 金农 2A 和金农 5A 的单株产量表现为正向加性效应, 分别为 0.755 和 0.257 g, 但并未达显著水平。金农 2A 的每穗总粒数 (20.501 粒)、每穗实粒数 (12.511 粒) 和穗长 (0.851 cm) 加性效应值最大均达到极显著水平, 能极显著增加后代的每穗总粒数、每穗实粒数和穗长。除结实率较低、千粒重较小外, 在 5 个不育系中是表现最好的亲本, 在育种中应考虑优先利用。金农 5A 能显著增加单株穗数, 由于其它多数产量性状的加性效应表现为显著或极显著的负向效应, 极大削弱了它的增产作用, 而它的生育期加性效应最小 (-9.349 d) 并达极显著水平, 可用来配制早熟杂交稻的亲本利用。其它 3 个不育系减产均较明显, 原因各不相同, 金农 1A 是由于每穗实粒数、结实率、穗长极显著的负向加性效应以及每穗总粒数、千粒重显著的负向加性效应; 金农 3A 主要是因为千粒重太小; 金农 4A 显著减产归咎于每穗总粒数和每穗实粒数极显著的负向加性效应, 这 3 个不育系在育种上可找具有对应优势的种质进行重组改良, 经轮回选择后才具有利用价值。

在恢复系中, 金恢 1 号、金恢 3 号、金恢 4 号和金恢 5 号的单株产量加性效应表现为正向效应, 其中金恢 3 号和金恢 1 号表现为显著的加性效应, 分别为

表1 亲本和F<sub>1</sub>产量相关性状的平均值和变异系数Table 1 Mean and variation coefficient of yield-related traits of parents and F<sub>1</sub> generations

亲本与组合 Parents and combinations	单株产量 YPP (g)	单株穗数 PNPP	穗总粒数 TGNPP	穗实粒数 FGNPP	结实率 SSP (%)	千粒重 1GW (g)	株高 PH (cm)	穗长 PL (cm)	剑叶长 FLL (cm)	生育期 GD (d)
A <sub>1</sub>	21.7	17.6	93.3	59.4	63.5	22.6	96.6	20.5	26.1	108.7
A <sub>2</sub>	25.1	10.7	146.0	108.7	74.4	22.9	111.3	23.7	27.5	120.3
A <sub>3</sub>	23.7	14.7	101.3	90.0	89.2	18.5	114.7	21.8	26.5	111.0
A <sub>4</sub>	26.5	12.1	84.9	79.3	93.5	28.5	118.0	21.5	26.4	122.0
R <sub>1</sub>	28.9	13.7	84.2	75.4	89.4	28.6	109.2	21.5	28.0	122.0
R <sub>2</sub>	25.7	10.9	109.8	83.8	76.3	28.8	125.6	22.1	30.6	125.0
R <sub>3</sub>	34.1	11.9	94.3	85.1	90.1	34.3	109.8	21.7	35.5	118.0
R <sub>4</sub>	27.5	8.8	126.7	107.6	84.7	31.0	121.7	19.5	27.1	127.0
R <sub>5</sub>	25.3	12.0	98.9	81.6	82.7	26.6	113.2	21.5	26.7	105.7
平均值 Mean	26.5	12.5	104.4	85.7	82.6	26.9	113.3	21.5	28.3	117.7
变异系数 CV(%)	15.26	20.85	19.33	17.93	11.78	17.28	7.17	5.21	1.67	6.16
CK	32.5	12.7	109.1	92.4	85.3	30.0	117.2	23.7	33.6	119.0
A <sub>1</sub> ×R <sub>1</sub>	28.6	14.0	107.6	79.7	74.3	26.5	113.7	22.2	30.4	111.0
A <sub>1</sub> ×R <sub>2</sub>	28.8	14.1	104.1	75.2	72.4	27.3	122.4	21.7	27.9	115.3
A <sub>1</sub> ×R <sub>3</sub>	28.5	12.4	104.4	79.2	76.1	27.7	109.9	22.1	29.8	109.0
A <sub>1</sub> ×R <sub>4</sub>	31.3	13.6	109.6	96.3	87.5	28.4	118.9	21.4	30.4	124.3
A <sub>1</sub> ×R <sub>5</sub>	29.5	12.1	109.0	84.3	77.4	25.0	117.7	22.0	27.1	110.7
A <sub>2</sub> ×R <sub>1</sub>	35.7	12.1	126.4	112.7	89.6	26.9	122.6	23.7	32.3	122.3
A <sub>2</sub> ×R <sub>2</sub>	33.3	11.9	137.0	107.2	78.4	26.5	128.4	23.7	30.6	123.3
A <sub>2</sub> ×R <sub>3</sub>	30.7	11.1	125.7	98.2	78.1	30.0	119.2	23.7	32.2	119.3
A <sub>2</sub> ×R <sub>4</sub>	33.5	10.5	147.1	123.7	84.6	27.6	121.9	22.7	28.8	125.0
A <sub>2</sub> ×R <sub>5</sub>	37.9	15.8	144.5	100.5	69.6	24.9	116.6	23.9	28.1	109.0
A <sub>3</sub> ×R <sub>1</sub>	29.1	12.3	115.4	102.5	88.9	24.1	125.2	23.4	30.6	119.7
A <sub>3</sub> ×R <sub>2</sub>	28.4	12.4	128.5	97.1	75.6	23.9	133.6	23.3	30.7	117.7
A <sub>3</sub> ×R <sub>3</sub>	31.1	11.2	116.5	109.3	94.0	26.4	125.7	23.3	31.4	115.3
A <sub>3</sub> ×R <sub>4</sub>	29.9	11.7	114.3	105.7	92.4	24.3	121.3	21.5	27.3	122.0
A <sub>3</sub> ×R <sub>5</sub>	28.7	12.0	114.7	104.9	91.7	22.9	127.2	23.1	28.4	114.0
A <sub>4</sub> ×R <sub>1</sub>	29.4	13.0	90.4	78.4	87.3	30.2	123.3	22.9	30.3	119.3
A <sub>4</sub> ×R <sub>2</sub>	25.7	11.9	99.0	75.4	76.4	30.2	129.8	23.1	29.8	120.3
A <sub>4</sub> ×R <sub>3</sub>	28.1	10.9	88.6	79.8	90.2	33.5	122.1	23.0	31.9	121.7
A <sub>4</sub> ×R <sub>4</sub>	32.3	11.6	101.7	92.6	91.2	31.1	127.6	22.2	29.0	124.7
A <sub>4</sub> ×R <sub>5</sub>	32.7	13.2	109.7	94.2	85.6	26.8	126.6	23.5	27.9	109.0
A <sub>5</sub> ×R <sub>1</sub>	30.1	13.0	107.9	83.1	76.8	29.1	112.7	22.5	29.5	107.0
A <sub>5</sub> ×R <sub>2</sub>	27.9	12.1	126.7	85.3	67.3	28.3	119.5	23.4	27.9	105.7
A <sub>5</sub> ×R <sub>3</sub>	32.6	12.7	118.5	89.2	75.5	30.2	107.3	22.9	31.9	104.0
A <sub>5</sub> ×R <sub>4</sub>	30.8	11.3	118.7	97.0	82.0	29.8	121.8	21.1	26.6	114.7
A <sub>5</sub> ×R <sub>5</sub>	32.1	13.2	108.5	93.4	86.3	26.9	115.3	22.4	26.2	102.0
平均值 Mean	30.7	12.4	115.0	93.8	82.0	27.5	121.2	22.8	29.5	115.5
变异系数 CV(%)	10.47	11.39	13.31	14.07	9.76	9.37	5.32	3.74	6.79	5.99
H <sub>No.</sub> >0	6	8	15	15	11	5	19	1	0	11

表中数据为3次重复的平均值, H<sub>No.</sub>>0表示具有正向竞争优势的组合数, A<sub>1</sub>、A<sub>2</sub>、A<sub>3</sub>、A<sub>4</sub>、A<sub>5</sub>、R<sub>1</sub>、R<sub>2</sub>、R<sub>3</sub>、R<sub>4</sub>、R<sub>5</sub>和CK分别表示金农1A、金农2A、金农3A、金农4A、金农5A、金恢1号、金恢2号、金恢3号、金恢4号、金恢5号和汕优63。下同

The data in the table are averages of three replications. H<sub>No.</sub>>0 stands for the combination number of positive competitive heterosis. A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, A<sub>3</sub>, A<sub>4</sub>, A<sub>5</sub>, R<sub>1</sub>, R<sub>2</sub>, R<sub>3</sub>, R<sub>4</sub>, R<sub>5</sub> and CK stand for Jinnong 1A, Jinnong 2A, Jinnong 3A, Jinnong 4A, Jinnong 5A, Jinhui 1, Jinhui 2, Jinhui 3, Jinhui 4, Jinhui 5 and Shanyou 63 respectively. The same as below

YPP- Yield per plant; PNPP- Panicle number per plant; TGNPP- Total grain number per plant; FGNPP- Filled grain number per panicle; SSP- Seed-set percent; 1GW- 1000-grain-weight; PH- Plant height; PL- Panicle length; FLL- Flag-leaf length; GD- Growth duration. The same as below

表2 产量相关性状遗传方差估算值

Table 2 Genetic variance estimates of yield-related traits

遗传参数	单株产量	单株穗数	穗总粒数	穗实粒数	结实率	千粒重	株高	穗长	剑叶长	生育期
Genetic parameter	YPP (g)	PNPP	TGNPP	FGNPP	SSP (%)	1GW (g)	PH (cm)	PL (cm)	FLL (cm)	GD (d)
$V_A/V_P$	7.679*	43.627**	59.708**	60.376**	47.296**	89.818**	44.389**	36.418**	54.529**	84.189**
$V_D/V_P$	58.574**	29.163*	27.446*	27.483**	39.634**	7.515**	50.074**	51.066**	25.406+	15.157**
$V_e/V_P$	33.748**	27.210*	12.846*	12.141**	13.070**	2.667*	5.536+	12.516*	20.065+	0.654**
$h^2_N$	7.679*	43.627**	59.708**	60.376**	47.296**	89.818**	44.389**	36.418**	54.529**	84.189**
$h^2_B$	66.253**	72.790**	87.154**	87.859**	86.930**	97.333**	94.464**	87.484**	79.935**	99.346**

+、\*和\*\*分别表示差异达到10%、5%和1%显著水平。 $V_A$ -加性方差,  $V_D$ -显性方差,  $V_e$ -剩余方差,  $V_P$ -表型方差,  $h^2_N$ -狭义遗传率,  $h^2_B$ -广义遗传率。下同

+,\*and\*\* stand for 10%, 5% and 1% significant level respectively.  $V_A$ : Additive variance,  $V_D$ : Dominant variance,  $V_e$ : Residual variance,  $V_P$ : Phenotypic variance,  $h^2_N$ : Heritability in the narrow sense,  $h^2_B$ : Heritability in the broad sense. The same as below

表3 亲本各产量相关性状的加性效应预测值

Table 3 Predicted values of additive effects of yield-related traits of parents

亲本	单株产量	单株穗数	穗总粒数	穗实粒数	结实率	千粒重	株高	穗长	剑叶长	生育期
Parent	YPP(g)	PNPP	TGNPP	FGNPP	SSP (%)	1GW (g)	PH (cm)	PL (cm)	FLL (cm)	GD (d)
A <sub>1</sub>	-1.307+	1.713*	-6.311*	-11.606**	-6.584**	-1.917*	-6.169**	-0.560**	-0.929+	-3.150**
A <sub>2</sub>	0.755	-0.228	20.501**	12.511**	-3.072**	-1.720**	-0.654	0.851**	0.033	2.572**
A <sub>3</sub>	-1.047+	0.450	1.239*	6.090**	4.275*	-4.319**	2.453*	0.180	-0.556+	-0.619+
A <sub>4</sub>	-0.587*	-0.011	-12.952**	-6.750**	3.952*	1.273*	2.736*	0.138+	-0.524*	2.499**
A <sub>5</sub>	0.257	0.942*	-1.348*	-3.717**	-2.120*	-0.647+	-4.243**	-0.486**	-1.265*	-9.349**
R <sub>1</sub>	0.538*	0.145	-7.091**	-3.042**	2.421**	1.085**	-1.019*	0.113	0.923+	2.380**
R <sub>2</sub>	-0.442	-0.656*	3.431	-2.994	-5.064*	1.068**	5.851**	0.281*	0.802*	3.370**
R <sub>3</sub>	1.093*	-0.873*	-4.281	-1.056	2.227**	3.571**	-2.193*	0.175	2.956**	0.399*
R <sub>4</sub>	0.676	-1.480**	6.663+	10.075*	3.573**	2.103**	2.867**	-0.830**	-0.445+	6.928**
R <sub>5</sub>	0.577+	-0.002	0.148	0.487	0.386	-0.498*	0.371	0.139*	-0.995*	-5.030**

1.093 和 0.538 g, 表现最为突出, 在育种中应考虑优先利用。它们显著增产是由于结实率和千粒重均具有极显著的加性效应, 金恢1号由于它的每穗总粒数和每穗实粒数又具有极显著的负向效应, 因此, 增产略逊于金恢3号。金恢4号结实率和千粒重具有极显著、每穗实粒数具有显著的加性效应, 但单株穗数和穗长具有极显著的负向效应, 故增产不明显, 将其与具有对应优势的不育系配组也有望选出较理想的组合, 可以考虑利用。金恢5号单株产量加性效应达10%显著水平, 尤其是生育期的加性效应具有极显著的负向效应, 其它产量性状比较协调, 用来配制早熟杂交稻高产组合是个很好的亲本。金恢2号单株产量加性效应为负值, 其它产量性状的加性效应正负水平大体相当, 其利用价值较小。

**2.2.4 杂交组合各性状显性效应分析** 杂交组合的显性效应是等位基因显性作用的结果, 显性效应为正

值, 表明存在正向优势; 反之, 则存在负向优势。表4结果表明, 25个杂交组合显性效应表现最为突出的有4个组合, 分别为金农2A×金恢5号、金农2A×金恢2号、金农4A×金恢5号和金农5A×金恢5号, 这4个组合单株产量的显性效应均具有显著的正向效应, 分别为7.376、3.890、3.648和2.449 g。虽然都表现正效应, 但是其构成原因不全相同, 表现最大正效应的组合金农2A×金恢5号(7.376 g)是因为它的单株穗数和每穗总粒数的显性效应表现最为突出, 分别达到3.909穗和15.455粒, 能极显著增加单株穗数和每穗总粒数。金农2A×金恢2号是因结实率高而表现最好。金农4A×金恢5号是因为各产量构成因素比较协调, 除千粒重和结实率外, 都表现出显著正向效应。金农5A×金恢5号是每穗实粒数和结实率的显性效应达显著正向水平, 最终体现在单株产量的显著效应。

表4  $F_1$ 代产量相关性状的显性效应预测值Table 4 Predicted values of dominant effects of yield-related traits of  $F_1$  generations

组合 Combinations	单株产量 YPP (g)	单株穗数 PNPP	穗总粒数 TGNPP	穗实粒数 FGNPP	结实率 SSP (%)	千粒重 1GW (g)	株高 PH (cm)	穗长 PL (cm)	剑叶长 FLL (cm)	生育期 GD (d)
A <sub>1</sub> ×R <sub>1</sub>	0.300	-0.320	9.495	2.391	-4.455**	0.008	2.371+	0.398+	1.462	-4.303*
A <sub>1</sub> ×R <sub>2</sub>	2.289	0.619	-5.702	-2.745	1.732	0.834+	4.492+	-0.416	-1.168	-0.486
A <sub>1</sub> ×R <sub>3</sub>	-0.723	-0.989+	3.133	-0.417	-2.149	-1.108	-0.656	0.209+	-1.245	-4.533**
A <sub>1</sub> ×R <sub>4</sub>	3.203+	0.998	-2.604	7.234**	9.401*	1.014**	3.901+	0.514	3.000*	5.934**
A <sub>1</sub> ×R <sub>5</sub>	1.263	-2.324	3.615	3.818	1.329	-0.099	5.411**	0.135	-0.189	2.783**
A <sub>2</sub> ×R <sub>1</sub>	4.976	-0.454	2.738	14.288**	9.193+	0.222	6.251**	0.374	2.695*	2.529*
A <sub>2</sub> ×R <sub>2</sub>	3.890*	0.201	3.555	7.825	4.692*	-0.128	5.027*	0.254	0.811*	2.643**
A <sub>2</sub> ×R <sub>3</sub>	-1.786*	-0.464	-1.250	-4.229	-3.803*	1.143*	3.759**	0.341*	0.307	1.189*
A <sub>2</sub> ×R <sub>4</sub>	2.146	-0.486	11.528*	12.708+	2.173	0.060	0.929	0.418*	0.131	0.911
A <sub>2</sub> ×R <sub>5</sub>	7.376*	3.909**	15.455*	-3.321+	-11.462*	-0.365+	-2.308	0.655	0.012	-4.828**
A <sub>3</sub> ×R <sub>1</sub>	0.444	-0.825	10.323	9.467*	0.165	-0.273	5.635+	0.863	1.288	2.776*
A <sub>3</sub> ×R <sub>2</sub>	1.351	0.163	14.028	3.255	-6.738*	-0.511	7.400*	0.552	1.521	-0.442
A <sub>3</sub> ×R <sub>3</sub>	1.774+	-0.997+	8.584	15.093**	6.160	-0.193	7.625*	0.716+	0.150	-0.041
A <sub>3</sub> ×R <sub>4</sub>	1.027	0.183	-5.293*	-0.751	2.819	-1.031**	-3.356*	-0.169	-0.928	0.793*
A <sub>3</sub> ×R <sub>5</sub>	-0.115	-0.996	2.091	8.507+	5.679*	-0.070	6.425*	0.449	0.798	3.940**
A <sub>4</sub> ×R <sub>1</sub>	-0.049	0.412	-2.833	-4.220+	-1.290	0.872	3.163**	0.376*	0.958*	-0.731
A <sub>4</sub> ×R <sub>2</sub>	-2.458**	-0.018	-4.449	-7.701*	-5.438**	0.902+	2.658	0.410	0.522	-0.616
A <sub>4</sub> ×R <sub>3</sub>	-2.505	-0.843	-8.082+	-4.769*	2.234	1.978*	3.103**	0.343	0.612	3.856*
A <sub>4</sub> ×R <sub>4</sub>	3.108	0.536	-4.688	-2.021	1.933	0.871*	3.671+	0.688*	0.938*	0.617+
A <sub>4</sub> ×R <sub>5</sub>	3.648*	0.808*	11.311*	9.913*	-1.049	-1.212**	5.335+	1.037*	0.307*	-4.754**
A <sub>5</sub> ×R <sub>1</sub>	0.251	-0.576	4.613	-2.100	-6.515**	1.510*	-1.027	0.617	0.853	-2.509**
A <sub>5</sub> ×R <sub>2</sub>	-0.572	-0.814	14.871+	0.317	-9.149**	0.718*	-1.080	1.454+	-0.800	-4.986**
A <sub>5</sub> ×R <sub>3</sub>	2.198	0.099	13.925+	2.548	-7.832+	0.314	-5.830**	1.002+	1.501	-3.849**
A <sub>5</sub> ×R <sub>4</sub>	0.881	-0.805	2.465	-0.292	-1.868	1.259*	4.971*	0.082	-0.965*	1.429+
A <sub>5</sub> ×R <sub>5</sub>	2.449*	-0.274	-2.296	5.781*	6.600*	0.697	0.398	0.431+	-0.848	-0.606+

显性效应表现最差的2个组合为金农2A×金恢3号和金农4A×金恢2号,它们单株产量分别表现为显著和极显著水平的负向显性效应,均表现为降低产量。减产均是因单株穗数、每穗总粒数、每穗实粒数以及结实率表现为负向效应,特别是结实率显著或极显著负向效应以及每穗实粒数(金农4A×金恢2号)显著的负向效应。以上分析说明了不同亲本产量表现的复杂性,不同亲本杂交可能有高产表现,也可能有低产表现,因此,新质源杂交稻育种时,选择最佳的亲本配组比选择改良方法更为重要。

### 2.3 各性状杂种优势分析

表5列出了25个杂交组合产量相关性状的群体平均优势和群体超亲优势的变幅和平均预测值。

**2.3.1 各性状群体平均优势分析** 从表5可以看出,新质源杂交稻组合多数产量相关性状都具有明显的杂种优势,但程度和方向因性状不同有较大的差异。10个性状中, $F_1$ 产量相关性状群体平均优势以单株产量表现最高(16.330%),有44%的组合达到显著的正向优势,其强优势组合的优势高达49.462%。每穗总粒数、每穗实粒数、株高、穗长的群体平均优势较高,表现为显著或极显著的正向优势,分别为11.854%、10.822%、8.043%和7.351%;以上4个性状强优势组合的群体平均优势分别达到25.283%、27.002%、13.034%和13.320%。剑叶长和千粒重的群体平均优势相对较小,单株穗数、结实率、生育期为负向弱优势。但上述性状强优势组合的群体平均优势仍可达

6.251%—39.417%，其中剑叶长为 17.947%，千粒重为 11.424%，单株穗数为 39.417%，结实率为 8.663%。

**2.3.2 各性状群体超亲优势分析** 从表 5 还可以看出，25 个新质源杂交稻组合  $F_1$  产量相关性状群体超亲优势也以单株产量表现最高，为 10.507%，其差异达到显著水平，有 32% 的组合达到显著的正向水平，强优势组合达到 48.656%。株高、穗长较高，群体超亲优势分别为 4.233% 和 4.421%，表现为显著和极显著的正向优势，强优势组合分别达到 12.419% 和 10.307%。每穗总粒数、每穗实粒数的杂种优势较小，

剑叶长为微弱负向优势，差异均未达显著水平，其中强优势组合的正向优势分别达 17.262%、24.488% 和 16.846%。单株穗数、结实率、千粒重、生育期为负向优势，群体超亲优势差异分别达显著或极显著水平，但其中强优势组合单株穗数的正向优势可达 33.969%，结实率可达 5.353%，千粒重可达 6.215%，而生育期仅为 2.918%。

综上所述，新质源杂交稻强优势组合，无论是群体平均优势还是超亲优势都比较明显，显示出新质源杂交稻较强的增产潜力和很好的应用前景。

表 5  $F_1$  产量相关性状杂种优势表现

Table 5 Heterosis performance of yield-related traits of  $F_1$  generation

性状 Traits	群体平均优势 Population mean heterosis			群体超亲优势 Population over-parent heterosis		
	平均 Mean (%)	变幅 Range (%)	$H > 0$ 组合数 No. of hybrid with $H > 0$	平均 Mean (%)	变幅 Range (%)	$H > 0$ 组合数 No. of hybrid with $H > 0$
单株产量 YPP	16.330*	-8.704—49.462	23(11)	10.507*	-19.335—48.656	19(8)
单株穗数 PNPP	-3.639	-24.171—39.417	8(2)	-17.858*	-48.031—33.969	3(2)
穗总粒数 TGNPP	11.854*	-4.233—25.283	22(11)	2.220	-24.416—17.261	14(6)
穗实粒数 FGNPP	10.822**	-7.627—27.002	22(7)	1.746	-17.546—24.488	13(6)
结实率 SSP	-1.300	-18.839—18.663	11(2)	-7.709**	-24.633—5.355	8(1)
千粒重 1GW	3.809*	-3.004—11.424	22(13)	-9.923**	-32.199—6.215	5(1)
株高 PH	8.043**	-2.154—13.034	24(19)	4.233*	-4.554—12.419	20(12)
穗长 PL	7.351**	1.979—13.320	25(18)	4.421**	-3.415—10.307	22(10)
剑叶长 FLL	5.645**	-3.498—17.947	21(9)	-0.232	-21.090—16.846	15(5)
生育期 GD	-0.397	-6.088—6.251	12(6)	-5.653**	-18.522—2.918	3(2)

$H > 0$  表示具有正向优势的组合数，表中括号内的数字表示达到显著水平 ( $P < 0.05$ ) 的组合数

$H > 0$  indicates combination number of positive heterosis, the numbers in the brackets stand for the combination number of reaching significant level ( $P < 0.05$ )

### 3 讨论

新质源 (CMS-FA) 杂交稻是作者研究开发的一种新型细胞质源杂交稻<sup>[29-34]</sup>，对增加和丰富杂交稻细胞质遗传多样性具有重要意义。同时，评价新质源杂交稻的遗传效应、杂种优势水平和产量潜力对新质源杂交稻的应用前景至关重要。本研究利用新质源杂交稻系统的 5 个不育系和 5 个恢复系亲本为材料进行组配杂交组合，采用最新的加性-显性遗传模型 (AD 模型) 和统计分析方法，对供试材料亲本及其杂交  $F_1$  代的产量相关性状遗传效应值、杂种优势做出分析，为今后实际育种目标的制订提供参考。通过对亲本性状各项遗传效应的预测，可以了解到亲本及杂交组合在育种中的价值，对亲本的利用潜力做出实用性评价，

有利于及时淘汰不良组合，重新寻找最优配置。

以往有关杂交稻产量相关性状的各项遗传效应研究由于供试材料、群体和试验设计的不同，较少对各性状的各项遗传效应进行分析。利用加性-显性遗传模型 (AD) 和 MINQUE (1) 法，采用不完全双列杂交设计，李亚娟等<sup>[24]</sup>对籼型三系杂交稻生育期性状的遗传特性进行研究。结果表明，生育期性状由加性效应基因和显性效应基因共同控制；生育期的 3 个性状均具有极显著的正向群体平均优势和负向的群体超亲优势。马洪文等<sup>[26]</sup>和石春海等<sup>[27]</sup>分别对早籼稻、粳稻谷粒性状进行了遗传分析，结果均表明千粒重主要受制于基因的加性效应。凌英华等<sup>[25]</sup>在重庆和四川两个生态环境下研究了水稻功能叶性状的遗传，研究表明剑叶长的遗传变异主要由显性效应引起。马洪文等<sup>[28]</sup>对

粳稻穗部性状的遗传效应进行了分析,结果表明穗长、穗总粒数、穗实粒数的遗传以加性效应为主,受加性及显性基因共同控制。本研究采用AD遗传模型和MINQUE(1)法,能够直接无偏估算各项遗传方差分量和预测各项遗传效应,可较客观地反映新质源杂交稻产量相关性状的遗传特点,其结果更加符合育种实际情况。结果表明,新质源杂交稻产量相关性状同时受加性效应和显性效应的控制,既可以通过世代选择加以积累和固定有利基因,也可以在杂种优势利用上挖掘各性状的显性效应潜力。单株产量、株高和穗长等性状主要受显性效应控制,它们在杂种优势利用上有较大潜力。另外,本研究所估算的千粒重、生育期狭义遗传率较高,差异均达极显著水平,因此,在常规育种中,这2个性状的早代选择可望获得较好的效果。而其余8个性状应考虑显性效应的较大干扰,宜在高世代进行选择。

水稻杂交育种实际上是由两个截然不同的过程组成:优良亲本选育和强优势组合选配。前者是属于纯系育种,选择是以单株鉴定为依据,主要是利用加性效应;后者是杂种优势利用,选择以组合鉴定为根据,是利用基因的非加性效应(主要是显性效应,也包括部分上位性效应)。综合各产量相关性状各项遗传效应的考虑,由表3和表4可知,在本研究中,供试的5个不育系以金农2A较好,金农5A、金农1A、金农3A中等,金农4A较差;供试恢复系中以金恢3号、金恢1号、金恢5号最好,金恢4号较好,金恢2号较差,其中金恢5号最宜用来配制生育期较短的高产杂交稻组合。

群体平均优势是杂种性状遗传表现超过双亲平均数的优势,群体超亲优势是杂种性状遗传表现超过高值亲本的优势,它们均消除了各性状测量单位的不同,适于对不同性状不同组合之间的优势大小进行比较分析,能正确地反映杂种优势的遗传表现<sup>[21]</sup>。本研究通过对F<sub>1</sub>代各产量相关性状群体平均优势、群体超亲优势的分析,初步揭示了新质源杂交稻具有较强的杂种优势。另外,首个新质源杂交稻组合金农2优3号参加福建省晚稻新品种区域试验,2007年、2008年分别比对照组合汕优63增产9.07%和8.98%,差异均达极显著水平。两年平均比对照增产9.025%,稻米品质达到国家3级优质米标准(福建省种子总站:福建省2007年、2008年晚稻区域试验结果汇总表)。这些结果进一步说明了新质源杂交稻具有较强的增产潜力和很好的市场应用前景。

## 4 结论

新质源杂交稻亲本配合力好,杂种优势明显。供试不育系以金农2A较好,恢复系以金恢3号和金恢1号最好,金恢5号在配制生育期较短的杂交稻高产组合中是一个很好的亲本。

## References

- [1] 赵安常,芮重庆.籼稻数量性状配合力的研究.作物学报,1982,8(2): 113-117.  
Zhao A C, Rui C Q. Analysis of combining ability on main quantitative characters in Hsien rice. *Acta Agronomica Sinica*, 1982, 8(2): 113-117. (in Chinese)
- [2] 周开达,黎汉云,李仁端,罗光鉴.杂交水稻主要性状配合力、遗传力的初步研究.作物学报,1982,8(3): 145-152.  
Zhou K D, Li H Y, Li R D, Luo G J. A preliminary study on the heritability and combining ability of the major characteristics in hybrid rice. *Acta Agronomica Sinica*, 1982, 8(3): 145-152. (in Chinese)
- [3] 袁龙江,邢祖顾.籼粳稻杂交育种的研究 III.籼粳交主要性状的配合力及遗传力.作物学报,1989,15(2): 182-188.  
Yuan L J, Xing Z Y. Studies on the cross breeding between *indica* and *japonica* rice III. combining ability and heritability of main characteristics in hybridization between *indica* and *japonica* rice. *Acta Agronomica Sinica*, 1989, 15(2): 182-188. (in Chinese)
- [4] 孟祥祯.杂交粳稻农艺性状配合力的分析.河北农业大学学报,1986,9(2): 23-32.  
Meng X Z. The analysis of combining ability of agronomic characteristics of Keng hybrid rice (*Japonica*). *Journal of Agricultural University of Hebei*, 1986, 9(2): 23-32. (in Chinese)
- [5] 龚光明,周国锋,尹楚球,盛孝邦.籼型两用核不育系主要农艺性状的配合力分析.中国水稻科学,1993,7(3): 137-142.  
Gong G M, Zhou G F, Yin C Q, Sheng X B. Analysis on the combining ability of main agronomic traits of *indica* double-functional genic male-sterile lines. *Chinese Journal of Rice Science*, 1993, 7(3): 137-142. (in Chinese)
- [6] 廖伏明,周坤炉,盛孝邦,阳和华,徐秋生.籼型三系杂交水稻主要农艺性状配合力研究.作物学报,1999,25(5): 622-631.  
Liao F M, Zhou K L, Sheng X B, Yang H H, Xu Q S. Studies on combining ability of major agronomic characters in three-line *indica* hybrid rice. *Acta Agronomica Sinica*, 1999, 25(5): 622-631. (in Chinese)
- [7] Yadav L S, Maurya D M, Giri S P, Singh S B. Combining ability analysis for yield and its components in hybrid rice. *Oryza*, 1999,

- 36(3): 208-210.
- [8] Yang S H, Wen S X, Li Z B, Wan J M, Tian Y W, Liu C H. Study on the combining ability of *indica* two-line hybrid rice. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2000, 19(3): 204-208.
- [9] Kalita U C, Upadhyaya L P. Line X tester analysis of combining ability in rice under irrigated lowland condition. *Oryza*, 2000, 37(1): 15-19.
- [10] 李伟, 张桂权, 丁效华, 左清凡, 张建中. 水稻籼粳型品系主要农艺性状的配合力分析. 华南农业大学学报: 自然科学版, 2003, 24(2): 1-5.  
Li W, Zhang G Q, Ding X H, Zuo Q F, Zhang J Z. Combining Ability analysis of major agronomic characters of *indica-japonica* lines in rice. *Journal of South China Agricultural University: Natural Science Edition*, 2003, 24(2): 1-5. (in Chinese)
- [11] 宋宇, 邹小云, 贺浩华, 傅军如, 李海波, 徐亮, 辛晓云. 籼型三系杂交水稻产量及相关性状的配合力分析. 江西农业大学学报, 2004, 26(5): 719-725.  
Song Y, Zou X Y, He H H, Fu J R, Li H B, Xu L, Xin X Y. Analysis on combining ability of yield characters and related characters in three-line *indica* hybrid rice. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2004, 26(5): 719-725. (in Chinese)
- [12] 余守武, 尹建华, 刘宜柏, 胡标林, 邹国兴, 彭志勤. 三交水稻的育种研究III. 三交中晚稻主要农艺性状的配合力和遗传力分析. 作物学报, 2005, 31(6): 784-789.  
Yu S W, Yin J H, Liu Y B, Hu B L, Zou G X, Peng Z Q. Study on breeding of three-way hybrid rice (*Oryza sativa* L.) III. Analysis on the combining ability and heritability of main agronomic traits of three-way hybrid rice in mid-late season cropping. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(6): 784-789. (in Chinese)
- [13] Rosamma C A, Vijayakumar N K. Heterosis and combining ability in rice (*Oryza sativa* L.) hybrids developed for Kerala state. *The Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 2005, 65(2): 119-120.
- [14] 涂诗航, 张水金, 董瑞霞, 杨东, 谢鸿光, 郑家团. 籼型三系杂交水稻亲本主要农艺性状配合力及遗传力分析. 福建农林大学学报(自然科学版), 2008, 37(3): 230-234.  
Tu S H, Zhang S J, Dong R X, Yang D, Xie H G, Zheng J T. Analysis of combining ability and heritability of the major agronomic characters in some parents of three-line *indica* hybrid rice. *Journal of Fujian Agricultural and Forestry University:Natural Science Edition*, 2008, 37(3): 230-234. (in Chinese)
- [15] 洪德林, 杨开晴, 潘恩飞. 粳稻不同生态类型间  $F_1$  的杂种优势及其亲本的配合力分析. 中国水稻科学, 2002, 16(3): 216-220.  
Hong D L, Yang K Q, Pan E F. Heterosis of  $F_1$ s derived from different ecological types and combining ability of their parents in *japonica* rice (*Oryza sativa*). *Chinese Journal of Rice Science*, 2002, 16(3): 216-220. (in Chinese)
- [16] 林炎照, 杨友林. 粳型杂交稻主要产量性状的杂种优势和相关分析. 福建农业学报, 2004, 19(3): 129-132.  
Lin Y Z, Yang Y L. Heterosis and correlation analysis on main yield characters in *indica* hybrid rice. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2004, 19(3): 129-132. (in Chinese)
- [17] 李伟, 张建中, 张桂权, 左清凡. 水稻籼粳型品系主要农艺性状杂种优势的分析. 西南农业大学学报, 2002, 24(4): 317-320, 339.  
Li W, Zhang J Z, Zhang G Q, Zuo Q F. Analysis of heterosis of main agronomic traits of *indica-japonica* lines. *Journal of Southwest Agricultural University*, 2002, 24(4): 317-320, 339. (in Chinese)
- [18] 肖国樱, 袁隆平, 唐俐, 邓晓湘, 罗闰良. 水稻籼爪交和粳爪交杂种优势的研究 I. 杂种农艺性状的表现. 作物学报, 2003, 29(2): 169-174.  
Xiao G Y, Yuan L P, Tang L, Deng X X, Luo R L. Studies on heterosis of *indica/javanica* and *japonica/javanica* hybrids rice I. The performance of agronomic traits. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(2): 169-174. (in Chinese)
- [19] 肖国樱, 袁隆平, 邓晓湘, 唐俐, 罗闰良. 水稻籼爪交和粳爪交杂种优势的研究 II. 农艺性状的杂种优势分析. 作物学报, 2003, 29(3): 364-371.  
Xiao G Y, Yuan L P, Deng X X, Tang L, Luo R L. Studies on the heterosis of *indica /javanica* and *japonica/ javanica* hybrids rice II. Analysis of the heterosis of agronomic traits. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(3): 364-371. (in Chinese)
- [20] 余守武, 刘宜柏, 尹建华, 胡标林, 杨平, 揭银泉. 三交水稻的育种研究II. 三交中晚稻杂种优势的比较研究. 作物学报, 2005, 31(4): 476-480.  
Yu S W, Liu Y B, Yin J H, Hu B L, Yang P, Jie Y Q. Study on breeding of three-way hybrid rice (*Oryza sativa* L.) II. Superiority of three-way cross to single cross hybrid rice in mid-late season cropping. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(4): 476-480. (in Chinese)
- [21] 朱军. 遗传模型分析方法. 北京: 中国农业出版社, 1997: 175-201, 240-254.  
Zhu J. *Analysis Methods for Genetic Models*. Beijing: China Agriculture Press, 1997: 175-201, 240-254. (in Chinese)
- [22] Zhu J. Mixed model approaches for estimating genetic variances and covariances. *Journal of Biomathematics*, 1992, 7(1): 1-11.
- [23] 朱军. 作物杂种后代基因型值和杂种优势的预测方法. 生物数学报, 1993, 8(1): 32-44.  
Zhu J. Methods of predicting genotype value and heterosis for offspring of hybrids. *Journal of Biomathematics*, 1993, 8(1): 32-44.

(in Chinese)

- [24] 李亚娟, 梁康廷, 王雪仁, 陈志雄. 植型三系杂交稻生育期的遗传分析. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2003, 32(1): 10-14.
- Li Y J, Liang K J, Wang X R, Chen Z X. Genetic analysis of the growth stage in three-line *indica* hybrid rice. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University: Natural Science Edition*, 2003, 32(1): 10-14. (in Chinese)
- [25] 凌英华, 杨正林, 钟秉强, 赵芳明, 查仁明, 谢 戎, 何光华. 水稻功能叶性状的遗传分析. 中国水稻科学, 2008, 22(1): 45-50.
- Ling Y H, Yang Z L, Zhong B Q, Zhao F M, Zha R M, Xie R, He G H. Genetic analysis on characters of functional leaves in rice. *Chinese Journal of Rice Science*, 2008, 22(1): 45-50. (in Chinese)
- [26] 马洪文, 代晓华, 王 昕, 王 坚, 强爱玲, 刘 炜, 史延丽. 粳稻谷粒性状遗传效应分析. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2006, 34(1): 20-24.
- Ma H W, Dai X H, Wang X, Wang J, Qiang A L, Liu W, Shi Y L. Genetic effect analysis of grain trait in paddy rice. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry: Natural Science Edition*, 2006, 34(1): 20-24. (in Chinese)
- [27] 石春海, 申宗坦. 早籼稻谷粒性状遗传效应的分析. 浙江农业大学学报, 1994, 20(4): 405-410.
- Shi C H, Shen Z T. Analysis of genetic effects of grain traits in *indica* rice. *Journal of Zhejiang Agricultural University*, 1994, 20(4): 405-410. (in Chinese)
- [28] 马洪文, 王 昕, 代晓华, 殷延勃, 王 坚, 强爱玲, 刘 炜, 史延丽. 粳稻穗部性状的遗传效应分析. 西北农业学报, 2006, 15(4): 206-209.
- Ma H W, Wang X, Dai X H, Yin Y B, Wang J, Qiang A L, Liu W, Shi Y L. Analysis on genetic effects of panicle trait in *japonica* rice. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2006, 15(4): 206-209. (in Chinese)
- [29] 王乃元, 李 舜, 梁康廷, 蔡之军, 杨仁崔. 水稻雄性不育性在异源胞质背景的遗传表达. 中国水稻科学, 2004, 18(3): 274-276.
- Wang N Y, Li Y, Liang K J, Cai Z J, Yang R C. Genetic expression of rice male sterility in the alloplasmic background. *Chinese Journal of Rice Science*, 2004, 18(3): 274-276. (in Chinese)
- [30] 王乃元, 李 舜, 蔡之军, 梁康廷. 辐射水稻雄性不育性在异源胞质背景的遗传表达. 核农学报, 2005, 19(1): 9-12.
- Wang N Y, Li Y, Cai Z J, Liang K J. Genetic expression of induced rice sterility under alien cytoplasm. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 2005, 19(1): 9-12. (in Chinese)
- [31] 王乃元. 野生稻(*O. rufipogon*)新胞质改良不育系稻米品质的研究. 作物学报, 2006, 32(2): 253-259.
- Wang N Y. Studies on improvement of sterile line rice quality by new cytoplasm from *Oryza rufipogon*. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(2): 253-259. (in Chinese)
- [32] 王乃元. 野生稻(*O. rufipogon*)雄性不育恢复系的研究. 作物学报, 2006, 32(12): 1884-1891.
- Wang N Y. Breeding of male sterile restorer lines matching with CMS-FA lines of new male sterile cytoplasm genes from *Oryza rufipogon*. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(12): 1884-1891. (in Chinese)
- [33] 王乃元, 梁康廷, 李 舜, 王 颖, 王洪飞, 仇秀丽, 韦新宇, 张瑛英, 柯 蓓, 赵建亚. 新质源(CMS-FA)杂交稻系统的亲本资源筛选. 作物学报, 2008, 34(9): 1549-1556.
- Wang N Y, Liang K J, Li Y, Wang Y, Wang H F, Qiu X L, Wei X Y, Zhang Y Y, Ke B, Zhao J Y. Screening parent resources of hybrid rice in new cytoplasm male sterile system (CMS-FA). *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(9): 1549-1556. (in Chinese)
- [34] 王乃元, 梁康廷, 李 舜, 王 颖, 王洪飞, 仇秀丽. 水稻新质源(CMS-FA)雄性不育恢复基因的遗传. 作物学报, 2008, 34(11): 1929-1937.
- Wang N Y, Liang K J, Li Y, Wang Y, Wang H F, Qiu X L. Inheritance of restorer gene for CMS-FA hybrid rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(11): 1929-1937. (in Chinese)

(责任编辑 郭银巧)