

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2012.01949

粳稻超优 1 号背景回交导入系的耐热性筛选与评价

孟丽君^{1,2,**} 马秀芳^{3,**} 唐志强³ 沈 枫³ 崔彦茹¹ 柴 路¹ 陈 凯¹
徐建龙^{1,*} 黎志康^{1,*}

¹ 沈阳农业大学 / 农业部作物生理生态和遗传育种重点实验室, 辽宁沈阳 110161; ² 中国农业科学院作物科学研究所 / 农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081; ³ 辽宁省农业科学院稻作研究所, 辽宁沈阳 110101

摘 要: 全球气候变暖不可避免地影响水稻的生产。本研究以粳稻品种超优 1 号为轮回亲本与 9 个来自不同国家的供体品种杂交培育的 BC₂F₄ 回交导入群体为材料, 通过开花期高温胁迫, 共初筛到 124 个耐高温单株; 以粳稻为供体的回交导入群体出现耐热个体的频率高于籼稻供体的导入群体, 表明粳稻资源中同样存在耐热有利基因。经对初筛后代的耐热性重复鉴定和在正常条件下的性状评价, 发现有 80 个株系的结实率显著高于轮回亲本, 耐热性选择效率为 64.5%, 这些耐热导入系的产量及其相关性状在高温胁迫和正常条件下均出现广幅分离, 从中鉴定出耐热性和产量性状均显著好于轮回亲本的 8 个优良导入系。在 3 个耐热导入系的聚合 F₂ 群体中, 筛选出耐热个体的平均结实率在 80% 以上, 极显著高于轮回亲本和最高聚合亲本, 从中获得 106 株耐热性极显著好于聚合亲本的单株, 显示出较理想的耐热性聚合效果。通过对耐热导入系和轮回亲本在正常和高温胁迫条件下的产量以及相关性状的表型比较分析, 有助于提高对水稻耐热性状筛选中的供体选择、选择效率和筛选方法等一些重要问题的认识。本研究获得的高产耐热聚合系, 将为水稻耐热有利基因发掘和耐热性标记辅助选择聚合育种提供宝贵材料。

关键词: 水稻; 耐热性; 高温胁迫; 导入系; 聚合育种

Screening and Evaluation of Heat Tolerance of Introgression Lines with *Japonica* Chaoyou 1 Background

MENG Li-Jun^{1,2,**}, MA Xiu-Fang^{3,**}, TANG Zhi-Qiang³, SHEN Feng³, CUI Yan-Ru¹, CAI Lu¹, CHEN Kai¹,
XU Jian-Long^{1,*}, and LI Zhi-Kang^{1,*}

¹ Shenyang Agricultural University / Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology, Genetics and Breeding, Ministry of Agriculture, Shenyang 110161, China; ² Institute of Crop Sciences / National Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ³ Rice Research Institute, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110101, China

Abstract: Global climatic warming inevitably affects rice production. Nine BC₂F₄ backcross introgression populations derived from crosses between a *japonica* variety Chaoyou 1 (CY1) as the recurrent parent (RP) and nine donor parents collected from different countries were screened for heat tolerance (HT) at flowering stage. A total of 124 introgression lines (ILs) were selected based on seed setting rate in single plant under high temperature (38°C). The results showed that: introgression lines (ILs) had better HT than CY1, and the frequency of plants with HT derived from the ILs with donors of *japonica* was higher than that with donors of *indica*, demonstrating the potential of using genes from *japonica* varieties to improve HT of breeding line. Progeny testing of the 124 ILs under heat stress and normal condition revealed a high selection efficiency of 64.5% for HT and 80 ILs had higher SF than RP. The 124 selected ILs presented wide segregations for the tested traits in replicated experiments under stress and normal conditions and allowed us to identify eight promising ILs that had greatly improved HT and higher yield than CY1. HT-tolerant plants selected from three pyramiding populations had an average SF of more than 80%, which was significantly higher than that of RP and the highest pyramiding parent. From them, 106 plants with significantly better HT than pyramiding parent were selected, showing ideal pyramiding effect on HT. Detailed comparisons between the ILs and CY1 for yield perform-

本研究由引进国际先进农业科学技术计划(948 计划)项目[2011-G2B(2)]和国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2012AA101101)资助。

* 通讯作者(Corresponding authors): 徐建龙, E-mail: xujlcaas@yahoo.com.cn; 黎志康, E-mail: zhkli1953@126.com

** 同等贡献(Contributed equally to this work)

Received(收稿日期): 2012-03-29; Accepted(接受日期): 2012-06-10; Published online(网络出版日期): 2012-09-10.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20120910.1401.021.html>

ances and related traits under heat stress and non-stress conditions provided useful information and better understanding in donor selection, selection efficiency and screening method for HT in the BC breeding process. The selected lines with HT will become valuable materials for gene mining and molecular breeding for improvement of HT by high efficient pyramiding of favorable genes.

Keywords: Rice (*Oryza sativa* L.); Heat tolerance; High temperature stress; Introgression line; Pyramiding breeding

农业系统中的二氧化碳(CO₂)、甲烷(CH₄)和氮氧化物(N₂O)等温室气体排放是导致全球变暖的主要因素^[1-2]。预计到21世纪末,全球气温将升高2~4℃。全球变暖势必导致世界上大多数作物在其生命周期的某些阶段受到高温胁迫,使得对农业准确性预测的难度进一步加大^[3]。水稻是喜温作物,它的生长发育最适温度为27~32℃^[4]。水稻遭受高温热害,往往引起结实率下降、产量降低及品质下降^[5-6]。在全球变暖的不可逆转的严峻形势下,研究和解决水稻耐热性问题刻不容缓。鉴定、筛选耐热性水稻品种资源,深入了解水稻耐热性的遗传基础和开展水稻耐热性育种将是解决水稻高温热害、应对全球气候变暖的根本措施。

高温影响水稻发育的各个阶段,尤其在孕穗开花期对水稻的生殖发育影响最大。开花期的水稻在高于33.7℃的温度环境下处理1 h,可引起其颖花分化延长或不育,导致水稻结实率下降^[7],最终导致水稻减产^[8]。也有学者认为,高温胁迫导致花粉不育的主要原因是影响花粉囊的开裂,而且不同的品种之间存在很大的差异^[9]。总体来说,籼稻比粳稻更具有耐高温特性^[10]。

本研究以优质粳稻品种超优1号为轮回亲本,来自不同国家和地区的9个水稻品种为供体,构建BC₂F₄高代回交导入群体,筛选耐高温导入系,通过后代耐高温重复鉴定,评价其耐高温特性,分析其在正常和高温胁迫条件下的产量及相关性状的表现,进一步对其聚合后代进行耐高温筛选,分析耐高温特性的聚合效果,以期发掘种质资源中的耐高温有利基因和开展水稻耐高温育种提供亲本材料和理论依据。

1 材料与方法

1.1 回交导入群体构建

以天津市水稻研究所育成的优质粳型水稻品种超优1号为轮回亲本,来自中国、越南、斯里兰卡、印度、尼泊尔的共计9个品种为供体亲本(表1),2003年冬在海南三亚配组F₁,2004年夏在天津种植杂交F₁,然后与轮回亲本超优1号回交,获得BC₁F₁种子,

2004冬在海南三亚种植BC₁F₁,在每个群体中选择25~30个植株与超优1号进行第2轮回交,2005年夏在天津从BC₂F₁逐株少量收获BC₂F₂种子,2005年冬开始对混收群体进行混种混收的加代,至2007年夏季在天津收获9个群体的BC₂F₄混合随机群体,保存于冷库,用于各种抗逆性的鉴定与筛选。

1.2 开花期耐高温筛选

在辽宁省农业科学院水稻研究所,2009年4月15日播种,大田育秧,5月14日移栽于温室,每群体单本栽400株,每行10株,行株距为25 cm×17 cm,每个群体前后各插入轮回亲本超优1号作对照,在温室四周种2 m宽的保护区,温室的肥水管理同正常大田。记载水稻抽穗期,以超优1号为对照,对抽穗期早于或迟于超优1号3 d以上的单株挂牌标记,成熟时不列入选收考种范围。当对照超优1号见穗时开始高温胁迫,至齐穗开花结束后停止胁迫。高温胁迫时关闭温室的四周窗户,以安装在四壁的电扇循环室内的空气,电扇连接温度探头通过继电器自动控制开关,控温探头悬挂在温室中央距稻株顶部10 cm处。当温室中央气温升至38℃时继电器自动启动风扇将室内气温维持在36~38℃,此时室外最高气温在28~32℃。成熟后,从群体中选择与超优1号抽穗期相仿的个体,每株收获3个主穗考种,以单株结实率为耐高温的选择指标。

1.3 耐高温重复鉴定

2009年初筛获得的124个耐高温单株,同年冬季去海南种成株系繁种。由于多数株系性状基本稳定,每株系选1个代表单株收获自交种子。2010年夏季在辽宁省农业科学院水稻研究所对124个后代株系进行耐高温重复鉴定。4月14日播种,5月14日将材料分别移栽于大田和温室。每株系种1行,每行10株,行株距为25 cm×17 cm,每20个株系间插入一个轮回亲本对照,各个株系按顺序种植,3次重复,大田和温室的四周种上超优1号作保护行。按2009年的同样方式进行温室高温胁迫。记载抽穗期,成熟后选取株系内表现一致的5个单株,考察株高,统计单株每穗多于5粒以上有效穗数,每株收取1个主穗回室内考察穗部相关性状,包括穗长、每穗

实粒数、每穗瘪粒数、千粒重, 根据穗实粒数和总粒数计算结实率, 根据温室和大田每株系的平均结实率, 估算热敏感指数, 即热敏感指数(%) = (常温下结实率 - 高温下结实率)/常温下结实率 $\times 100$ [11]。

1.4 耐高温聚合群体的耐热性筛选

在 2009 年的耐高温筛选中, 对群体进行田间观测, 用标签标记出耐热性强、产量高的单株, 收获以后进行室内考种, 选择结实率高、有效穗数较多并且来自不同供体的耐高温单株, 于 2009 年冬季种植在海南, 进行杂交聚合并收获杂交种。2010 年在中国农业科学院昌平实验田种植 F_1 , 并进行真假杂种的鉴定, 在成熟期收获真杂交种。结合 2010 年后代株系耐高温重复鉴定结果, 选择耐高温株系的聚合群体, 于 2011 年在辽宁省农业科学院水稻研究所对耐高温聚合群体和聚合群体亲本进行高温鉴定。每个群体 20 行, 每行 10 株, 在群体的两侧种植 2 行聚合亲本, 耐热处理方法同 2009 年的初筛。对抽穗期早于或迟于聚合亲本 3 d 以上的单株挂牌标记, 成熟时不列入选收考种范围。在聚合群体中, 收获目测结实率显著高于聚合亲本的单株, 收获考察每穗实粒数、每穗总粒数、千粒重和穗长等性状。

1.5 数据分析

采用 Larsen 和 Marx 提出的 Z 测验法 [12], 比较不同供体在同一遗传背景下胁迫后入选指标性状的差异。在该模型中, $H_0: PX = PY$, $H_1: PX \neq PY$, 其中 PX 和 PY 是待测 X 群体和 Y 群体的指标性状值, 当 $(PX - PY)/SD \leq -Z_{\alpha/2}$ 或 $\geq Z_{\alpha/2}$ 时拒绝 H_0 , 即认为 X 群体和 Y 群体的指标性状值存在显著差异, 这里的 $SD = \{(PX + PY)(1 - PX + PY)(n + m)/nm\}$, n 和 m 分别代表 X 和 Y 群体在胁迫前的实际群体大小。对 2009 年和 2010 年的考种数据, 采用 SAS PROC GLM 进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 回交导入群体开花期耐高温筛选

开花期 38℃ 高温导致超优 1 号的平均结实率仅为 5.2%。9 个群体中筛选出结实率在 17.0% 以上的单株 124 株(表 1), 入选单株最多的组合是籼粳交群体超优 1 号/Bg90-2 和粳粳交群体超优 1 号/原粳 7 号, 均为 25 株, 入选率为 6.3%, 变幅分别为 23.0%~77.0% 和 23.9%~65.6%。入选单株最少的组合是籼粳交群体超优 1 号/Q5, 仅为 6 株, 入选率仅为 1.5%。6 个籼稻供体导入后代的平均入选单株数和入选率

分别为 12.2 株和 3.1%, 3 个粳稻供体导入后代则分别为 17.0 株和 4.3%, 入选株数和入选率均粳稻供体高于籼稻供体, 表明粳稻供体同样存在提高花期耐高温的基因。回交导入群体耐高温筛选的入选率和结实率存在显著正相关($r = 0.457$)、与每穗总粒数存在显著负相关($r = -0.725$)、与有效穗数存在极显著正相关($r = 0.777$), 如籼稻供体组合 Q5 的每穗总粒数最高, 但单株有效穗数低于其他组合; 粳稻供体组合原粳 7 号的单株有效穗数最多, 但每穗总粒数是几个组合中最低的。表明以结实率为指标的耐热性筛选中, 多穗型群体总体好于大穗型群体。

2.2 耐热单株后代的耐高温重复鉴定及相关农艺性状的表现

表 2 表明, 高温影响了产量及产量相关性状, 超优 1 号的单株产量损失 14.7 g (65.0%), 结实率降低 31.6% (39.9%), 每穗实粒数减少 36.4 (29.9%), 每穗总粒数增加 20.9 (13.5%), 穗长增加 0.4 cm (1.7%), 千粒重增加 0.2 g (0.9%), 抽穗期提前 2.1 d (1.7%), 株高降低 5.6 cm (4.1%), 单株有效穗数减少 6.2 (44.3%)。选择导入系的受害程度要轻于轮回亲本, 高温胁迫下各个性状表现为单株产量减少 13.9 g (57.9%), 结实率减少 19.1% (23.8%), 每穗实粒数减少 13.2 (10.9%), 每穗总粒数增加 25.1 (16.5%), 穗长增加 1.3 cm (5.6%), 千粒重增加 0.3 g (1.3%), 抽穗期延迟 0.5 d (0.4%), 株高增加 3.8 cm (2.8%), 单株有效穗数减少 8.2 (54.0%)。各群体株系的平均热敏感指数为 22.8%, 明显低于轮回亲本的 40.0%, 说明导入系的耐热性与轮回亲本相比有较大的提高。方差分析表明, 高温胁迫导致除千粒重和抽穗期以外的其他性状产生较大变异, 解释总变异的 20.2%, 变幅从抽穗期的 0.1% 到单株产量的 57.9% (表 3)。株系间的变异在所有性状中都是显著的, 解释了总表型变异的 34.6%, 变幅从单株有效穗数的 13.7% 到千粒重的 58.9%。

在高温胁迫下, 来自于不同供体的导入系的平均表现不同, 单株产量和每穗总粒数差异达显著水平, 其余性状差异都达极显著水平, 其中胁迫条件解释了性状变异的 14.7% (表 3)。在 124 个导入系中, 80 个导入系的结实率显著高于轮回亲本, 说明对耐热性的选择效率为 64.5% (表 4)。高温胁迫条件下导入系比轮回亲本在各性状上显著增加(减少)的株系数的平均百分比为: 单株产量 51.6% (11.3%), 每穗实粒数 54.0% (13.7%), 每穗总粒数 23.4% (34.7%),

单株有效穗数 11.3% (42.7%), 千粒重 24.2% (45.2%), 穗长 28.2% (39.5%), 株高 82.3% (2.4%), 抽穗期 32.3% (35.5%)(表 4)。在高温筛选试验中, 对结实率的选择导致了相关性状的显著提高, 除结实率本身提高 13.6% (28.6%)外, 单株产量增加 2.2 g (28.1%), 每穗实粒数增加 22.4 (26.2%), 株高增加 10.0 cm (7.6%)(表 2)。来自于不同组合间的单株产量、结实率、每穗实粒数、每穗总粒数和单株有效穗数性状存在显著性差异(表 3), 来自于 2 个籼稻供体的 OM997 和 Q5, 单株产量都是 10.5 g, 但 OM997 的产量贡献主要来自单株有效穗数的显著增加, 而 Q5 的产量则主要来自每穗实粒数和每穗总粒数的显著增加, 说明不同供体来源的耐热导入系的耐热机理可能不同。胁迫条件下同一个群体的不同导入系之间除了株高和单株有效穗数无显著差异外, 其他性状均存在显著差异, 平均解释了性状变异的 52.4% (表 3)。

在正常条件下, 不同组合间导入系的所有性状表现差异极显著, 平均解释变异为 18.8% (表 3)。与轮回亲本相比, 不同组合导入系表现出不同的变异趋势, 其中粳稻供体组合沈农 265 表现出单株产量显著高于轮回亲本, 主要贡献是由于每穗实粒数提高了 11.2, 千粒重提高 1.0 g, 但在有效穗数上没有显著增加; 对于籼稻 OM997 供体组合的产量提高主要来自单株有效穗数的显著增加, 比轮回亲本增加了 4.1 个。来自于同一个组合的不同导入系间的穗长、千粒重和抽穗期变异显著, 解释了 46.0% 的变异(表 3)。导入系各个性状与轮回亲本相比较, 对于每穗实粒数、每穗总粒数、穗长来说显著增加的个数不多(12.2%), 但其他性状则表现出与轮回亲本的较大差异, 其中显著高于(低于)轮回亲本的性状及百分比是, 单株产量 34.7% (16.1%), 结实率 37.9% (21.8%), 单株有效穗数 37.9% (21.8%), 千粒重 22.6% (46.0%), 株高 27.4% (25.8%), 抽穗期 25.8% (49.2%) (表 4)。

2.3 聚合群体的耐高温筛选效果

2009 年群体耐高温初筛在轮回亲本几乎不结实的胁迫条件下, 来自于供体 Bg90-2、X22 和 Chhomromg 的单株 H7、H49、H79, 其耐热性明显好于其他单株, 室内考种结实率分别为 51.2%、54.2% 和 51.3%。2010 年进行高温胁迫重复鉴定, 其结实率分别为 68.4%、66.1% 和 68.0%, 比轮回亲本(47.5%)分别提高 20.9%、18.6%、20.5%。2011 年对这 3 个耐

热个体的聚合 F_2 群体进行耐高温筛选, 从聚合群体 H7/H49、H7/H79 和 H49/H79 分别筛选到 7、31 和 68 株极显著好于各自聚合亲本的耐热个体, 3 个聚合群体的平均结实率分别为 80.8%、80.8% 和 86.9%, 显著高于最高值亲本 H49 的 65.3% 和轮回亲本的 45.8% (表 5), 表现出较好的耐热聚合效应, 3 个聚合群体的平均结实率、穗实粒数和穗总粒数均显著高于双亲。

2.4 优良耐热导入系的选育

经耐热性重复鉴定和产量评价, 从 3 个不同供体来源的群体中筛选出 11 个高产、耐高温优良导入系(表 6), 其中包括 8 个在高温胁迫和正常条件下单株产量都显著高于轮回亲本的导入系, 在正常条件下平均单株产量比轮回亲本提高 9.5 g (42.0%), 在胁迫条件下比轮回亲本提高 7.1 g (90.4%), 在这些株系中, 来自籼稻供体的 H37 株系和来自于粳稻供体的 H110 株系在正常条件下的单株产量极显著高于轮回亲本。另有 3 个株系在胁迫条件下单株产量显著提高, 分别来自于籼稻供体 OM997 的 H34 及粳稻供体原粳 7 号的 H124 和 H128, 胁迫条件下平均单株产量比轮回亲本提高 7.9 g (100.4%), 正常条件下不减产, 平均比轮回亲本增加 1.9 g (8.3%)。

3 讨论

3.1 水稻耐高温的鉴定方法与评价指标

国内外以往对水稻耐热性的鉴定方法大致为 3 种, 即人工气候箱鉴定、温室鉴定和田间自然鉴定。这 3 种方法各有优缺点, 如人工气候箱在温、湿度和光照等条件控制方面比较准确, 但受限于鉴定材料的规模, 适用于对少量遗传材料表型的精细鉴定; 田间自然鉴定的不可控因素太多, 高温胁迫的效果受灌溉、风速、大气湿度和冠层等各种因素影响较大^[13], 并且温度具有随时动态变化的特点, 导致鉴定的准确性难以保证, 因而只能用于材料耐热性初筛。温室鉴定的条件介于上述两者之间, 能较好地控制温度和满足较大的筛选规模。我们的耐高温筛选试验表明, 在水稻开花前后每天进行 36~38℃ 高温胁迫处理 3 h (自上午 10:00 至中午 13:00), 能导致不耐热品种结实率的显著下降, 耐热鉴定效果非常明显。本研究利用温室条件, 对 9 个超优 1 号背景的回交导入群体进行抽穗开花期耐高温筛选, 经后代株系的重复验证, 获得了 64.5% 的耐高温选择效率, 表明温室筛选效果的可靠性。经对耐高温株系

表 1 9 个超优 1 号背景 BC₂F₄ 回交导入群体开花期耐热性的筛选
Table 1 Screening of heat tolerance for nine BC₂F₄ introgression populations in Chaoyou 1 background at flowering stage

供体 Donor	籼粳 Type	耐热株数 No. of heat-tolerant plants	入选率 Percentage of selection (%)	Z 测验 ¹⁾ Z-test ¹⁾	结实率 ²⁾		每穗总粒数		有效穗数	
					Seed setting rate ¹⁾ (%)		Spikelet number per panicle		Panicle number per plant	
					平均值 Mean	范围 Range	平均值 Mean	范围 Range	平均值 Mean	范围 Range
Bg90-2	I	25	6.25	3.65***	41.3 abc	23.0–77.0	171.2 abc	124.0–253.1	11.3 ab	5–18
OM997	I	13	3.25	2.59**	33.0 cd	17.0–48.9	171.9 abc	111.6–230.4	10.5 abc	7–16
X22	I	9	2.25	2.15*	38.1 abcd	19.5–50.0	192.5 ab	143.3–275.5	8.6 bc	4–13
Q5	I	6	1.50	1.75*	41.1 abc	19.9–75.4	204.6 a	160.4–274.2	7.5 c	4–11
Chhomrong	J	17	4.25	2.98**	37.7 abcd	19.3–65.5	172.9 abc	115.9–258.8	9.8 abc	4–21
丰矮占 1 号 Feng'aizhan 1	I	12	3.00	2.49*	46.6 a	31.3–70.1	180.7 abc	138.2–238.0	7.9 bc	4–14
Cs94	I	8	2.00	2.02*	33.6 abcd	24.9–48.3	175.5 abc	121.4–280.4	9.3 bc	5–11
沈农 265 Shennong 265	J	9	2.25	2.15*	28.9 d	17.0–44.4	171.5 abc	112.0–216.7	10.8 abc	6–16
原粳 7 号 Yuanjing 7	J	25	6.25	3.65***	45.5 ab	23.9–65.6	153.8 c	83.2–255.4	13.2 a	7–26
超优 1 号 Chaoyou 1					5.2 e	0.0–7.9	157.4 bc	127.4–178.6	11.2 ab	10–13

¹⁾ Z 测验在概率 0.05、0.01 和 0.001 显著水平的阈值分别为 1.65、2.58 和 3.10。 ²⁾ 不同字母表示 Duncan 氏多重比较中差异达到 0.05 的显著水平。

¹⁾ The significance levels of Z_{0.05}, Z_{0.01}, and Z_{0.001} are 1.65, 2.58, and 3.10, respectively. ²⁾ Values within a common column followed by different letters are significantly different at P<0.05 based on Duncan's test. I: *indica*; J: *japonica*.

表 2 不同供体来源的 124 个耐高温回交导入系在正常和高温胁迫条件下的性状表现(2010 年)
Table 2 Trait performance of 124 heat-tolerant introgression lines from nine donor derived populations evaluated under non-stress and heat stress conditions in 2010

供体 Donor	单株产量 Grain yield per plant (g plant ⁻¹)		结实率 Seed setting rate (%)		每穗实粒数 Filled grains per panicle		每穗总粒数 Spikelet num- ber per panicle		穗长 Panicle length (cm)		千粒重 1000-grain weight (g)		抽穗期 Heading date (d)		株高 Plant height (cm)		单株有效穗数 Panicle number per plant		热敏感指数 Heat sus- ceptibility index (%)
	N	H	N	H	N	H	N	H	N	H	N	H	N	H	N	H	N	H	
Bg90-2	23.2	10.1	78.9	63.0	116.6	108.0	148.4	173.4	22.9	24.2	23.1	23.5	122.2	120.1	132.0	142.0	15.3	7.2	20.0
OM997	24.8	10.5	78.5	61.0	102.0	102.0	130.0	168.5	22.1	23.4	24.0	23.5	119.0	116.8	135.6	137.7	18.1	9.1	22.2
X22	23.3	9.4	78.0	59.0	115.2	111.0	148.6	189.6	24.0	25.1	21.6	22.5	123.4	121.0	144.2	148.0	15.8	7.3	24.9
Q5	23.0	10.5	72.9	69.0	113.0	140.0	155.7	205.1	23.4	25.0	20.7	23.4	120.8	128.0	141.6	141.0	16.7	5.9	3.6
Chhomromg	18.1	7.6	76.1	51.7	116.7	92.6	156.6	178.4	24.2	26.0	23.4	24.1	119.6	117.4	143.3	138.4	14.6	5.4	31.6
丰矮占 1 号 Feng'aizhan 1	22.1	10.9	89.0	75.0	129.6	119.0	146.2	158.0	22.3	23.9	22.6	21.8	118.0	121.0	144.9	142.0	11.5	7.1	15.7
Cs94	24.3	11.6	84.1	58.0	140.8	105.0	167.9	180.9	24.3	25.2	21.7	22.0	115.0	116.9	134.3	143.0	14.6	6.4	30.5
沈农 265 Shennong 265	31.0	9.7	80.7	54.0	133.1	92.9	165.6	174.1	23.1	23.8	24.3	23.1	116.0	117.1	131.0	137.1	15.0	6.6	31.1
原粳 7 号 Yuanjing 7	26.5	10.8	83.1	61.0	123.5	102.0	149.0	166.1	22.2	23.5	20.6	20.8	116.0	116.6	136.8	149.0	15.3	8.0	25.8
平均 Mean	24.0	10.1	80.1	61.0	121.1	108.0	152.0	177.1	23.2	24.5	22.4	22.7	118.9	119.4	138.2	142.0	15.2	7.0	22.8
超优 1 号 Chaoyou 1	22.6	7.9	79.1	47.5	121.9	85.5	154.6	175.5	24.1	24.5	23.3	23.5	120.5	118.4	137.6	132.0	14.0	7.8	40.0

H: 胁迫条件下; N: 正常条件下。粗体、斜体分别表示显著高于或低于轮回亲本的值。

H: heat stress condition; N: normal condition. Bold and italic numbers are the values significantly higher or lower than those of Chaoyou 1 (the recurrent parent) based on *t*-tests, respectively.

Table 3 ANOVA results of 124 heat-tolerant introgression lines from nine populations evaluated under the heat stress and non-stress conditions in 2010

性状 Trait	总变异					正常条件下的变异					胁迫下的变异		
	Total variation					Variation under non-stress condition					Variation under heat stress condition		
	变异来源	自由度	均方	<i>P</i>	<i>R</i> ² (%)	变异来源	自由度	均方	<i>P</i>	<i>R</i> ² (%)	均方	<i>P</i>	<i>R</i> ² (%)
	Source of variation	<i>df</i>	<i>MS</i>			Source of variation	<i>df</i>	<i>MS</i>			<i>MS</i>		
单株产量	Env. (E)	1	24460.1	<0.0001	57.9	Donor	8	324.1	<0.0001	19.6	37.0	0.0106	6.8
Grain yield per plant (g plant ⁻¹)	ILs (G)	124	48.0	<0.0001	14.1	Donor (ILs)	115	48.9	0.1420	42.6	20.3	0.0217	53.4
	G × E	124	39.9	0.0027	11.7	Error	124	40.2			14.0		
	Error	262	26.3										
每穗实粒数	Env. (E)	1	31265.6	<0.0001	5.6	Donor	8	2947.0	0.0003	12.7	3293.0	0.0007	8.0
Filled grains per panicle	ILs (G)	124	1230.1	0.0032	27.1	Donor (ILs)	115	610.8	0.8530	37.8	1688.9	0.0003	58.7
	G × E	124	1329.9	0.0006	29.3	Error	124	741.2			890.2		
	Error	262	816.7										
每穗总粒数	Env. (E)	1	70538.5	<0.0001	9.8	Donor	8	2575.9	0.0090	8.3	2977.0	0.0170	6.2
Spikelet number per panicle	ILs (G)	124	1755.9	0.0009	30.2	Donor (ILs)	115	938.1	0.5470	43.6	1825.8	0.0132	54.6
	G × E	124	1167.6	0.3416	20.1	Error	124	958.9			1214.9		
	Error	262	1099.7										
有效穗数	Env. (E)	1	8000.7	<0.0001	55.1	Donor	8	76.3	0.0004	12.0	34.6	<0.0001	23.0
Panicle number per plant	ILs (G)	124	16.1	0.0179	13.7	Donor (ILs)	115	17.9	0.6720	40.5	3.9	0.5161	36.9
	G × E	124	11.4	0.5627	9.7	Error	124	19.4			3.9		
	Error	262	11.7										
千粒重	Env. (E)	1	8.1	0.1566	0.2	Donor	8	51.5	<0.0001	19.3	41.5	<0.0001	16.1
1000-grain weight (g)	ILs (G)	124	20.2	<0.0001	58.9	Donor (ILs)	115	10.7	<0.0001	57.7	10.5	<0.0001	58.5
	G × E	124	5.5	0.0158	16.2	Error	124	4.0			4.2		
	Error	262	4.0										
穗长	Env. (E)	1	213.2	<0.0001	9.3	Donor	8	20.8	<0.0001	19.1	23.9	<0.0001	16.7
Panicle length (cm)	ILs (G)	124	9.0	<0.0001	49.1	Donor (ILs)	115	4.0	<0.0001	53.3	5.0	0.0031	50.4
	G × E	124	2.3	0.6587	12.8	Error	124	1.9			3.1		
	Error	262	2.5										
结实率	Env. (E)	1	51201.9	<0.0001	37.8	Donor	8	461.1	<0.0001	19.1	1083.8	<0.0001	13.9
Seed setting rate (%)	ILs (G)	124	259.5	<0.0001	23.8	Donor (ILs)	115	70.5	0.2060	42.0	286.4	0.0016	52.9
	G × E	124	182.5	0.0006	16.7	Error	124	60.6			166.8		
	Error	262	112.4										
株高	Env. (E)	1	2729.5	<0.0001	6.0	Donor	8	749.7	<0.0001	27.6	517.8	<0.0001	21.7
Plant height (cm)	ILs (G)	124	136.1	<0.0001	37.1	Donor (ILs)	115	59.5	0.8440	31.5	67.9	0.1882	40.9
	G × E	124	70.7	0.2912	19.3	Error	124	71.8			57.5		
	Error	262	65.2										
抽穗期	Env. (E)	1	8.0	0.2906	0.1	Donor	8	215.5	<0.0001	31.3	214.9	<0.0001	19.8
Heading date (d)	ILs (G)	124	67.5	<0.0001	57.5	Donor (ILs)	115	31.1	<0.0001	65.0	49.0	<0.0001	64.9
	G × E	124	34.7	<0.0001	29.5	Error	124	1.6			10.7		
	Error	262	7.1										

表 4 各群体耐高温回交导入系在正常和高温胁迫条件下性状显著高于或者低于轮回亲本的导入系数(2010 年)

Table 4 Number of introgression lines (ILs) from the nine populations that deviated significantly from Chaoyou 1 for the measured traits evaluated under heat stress and non-stress conditions in 2010

供体 Donor	N ¹⁾	每穗实粒数 Filled grains per panicle		单株产量 Grain yield per plant (g plant ⁻¹)		千粒重 1000-grain weight (g)		抽穗期 Heading date (d)		株高 Plant height (cm)		穗长 Panicle length (cm)		单株有效穗数 Panicle number per plant		结实率 Seed setting rate (%)		每穗总粒数 Spikelet number per panicle	
		N1	N2	N1	N2	N1	N2	N1	N2	N1	N2	N1	N2	N1	N2	N1	N2	N1	N2
胁迫条件下 Heat stress condition																			
Bg90-2	25	14	2	13	1	9	6	12	9	23	0	9	12	2	10	18	2	7	9
OM997	13	8	2	9	2	3	2	1	5	10	1	0	7	6	3	9	0	4	6
X22	9	3	1	4	1	2	5	6	2	9	0	4	3	1	2	5	1	4	5
Q5	6	5	0	4	0	2	2	4	0	3	1	2	1	0	6	5	0	3	1
Chhomrong	17	8	5	3	6	7	4	5	7	10	1	12	2	0	15	8	4	5	4
丰矮占 1 号 Feng'aizhan 1	12	8	1	8	0	1	8	6	2	10	0	3	6	1	4	10	0	1	5
Cs94	8	5	0	5	2	1	4	2	5	8	0	4	2	0	4	5	1	2	1
沈农 265 Shennong 265	9	4	3	4	1	2	3	0	3	4	0	1	4	0	4	4	0	2	2
原粳 7 号 Yuanjing 7	25	12	3	14	1	3	22	4	11	25	0	0	12	4	5	16	0	1	10
总数 Total	124	67	17	64	14	30	56	40	44	102	3	35	49	14	53	80	8	29	43
正常条件下 Normal condition																			
Bg90-2	25	3	8	6	3	6	7	14	5	1	14	2	17	15	3	4	7	2	7
OM997	13	0	9	5	2	5	2	2	4	0	3	0	12	8	0	4	5	0	11
X22	9	0	2	3	2	0	6	6	1	7	1	1	2	3	0	2	4	1	3
Q5	6	0	2	1	0	0	4	3	3	3	2	1	3	2	0	1	3	2	2
Chhomrong	17	3	5	4	10	8	5	5	5	12	1	7	5	7	7	3	7	1	5
丰矮占 1 号 Feng'aizhan 1	12	4	0	2	2	2	4	2	4	9	2	0	10	0	7	12	0	2	5
Cs94	8	4	1	2	1	1	6	0	6	0	2	4	3	1	1	5	0	4	2
沈农 265 Shennong 265	9	2	0	7	0	5	1	0	9	0	4	0	6	2	0	4	1	2	2
原粳 7 号 Yuanjing 7	25	5	4	13	0	1	22	0	24	2	3	0	23	9	1	12	0	3	8
总数 Total	124	21	31	43	20	28	57	32	61	34	32	15	81	47	19	47	27	17	45

¹⁾ N 代表高温胁迫筛选得到的导入系的株数; N1 和 N2 分别代表每个性状中显著高于或低于轮回亲本的个数。

¹⁾ N denotes the total number of ILs with heat-tolerant selected from each population; N1 and N2 denote the numbers of the ILs with significantly higher and lower trait values than those of Chaoyou 1, respectively.

表 5 3 个聚合群体以及轮回亲本和聚合亲本的性状表现(2011 年)

Table 5 Performance of three pyramiding populations and the recurrent parent and pyramiding parents for five traits evaluated under heat stress condition in 2011

性状 Trait	轮回亲本 Recurrent parent Mean	聚合亲本 Pyramiding parents			F ₂ 聚合群体 Pyramiding F ₂ populations					
		H7	H49	H79	H7/H49		H7/H79		H49/H79	
		Mean	Mean	Mean	Mean	Range	Mean	Range	Mean	Range
穗长 Panicle length (cm)	23.2	23.3	22.7	27.3	24.1	23.2–25.4	25.8	23.2–28.1	26.8	23.8–32.3
每穗实粒数 Filled grains per panicle	68.1	80.3	89.7	99.3	132.8	110.3–152.3	140.5	100.0–170.0	158.3	112.3–234.7
千粒重 1000-grain weight (g)	20.5	21.2	20.6	24.4	21.8	19.8–24.1	22.3	16.6–26.4	22.2	19.0–26.1
每穗总粒数 Spikelet number per panicle	152.5	155.6	136.6	164.8	164.4	136.3–193.3	174.1	125.0–209.7	182.3	129.0–270.0
结实率 Seed setting rate (%)	45.8	54.1	65.3	59.9	80.8	77.4–86.5	80.8	76.9–89.3	86.9	77.8–97.0

H7: Chaoyou 1/Bg90-2; H49: Chaoyou 1/X22; H79: Chaoyou 1/Chhomromg.

表 6 11 个优良耐热导入系在正常和胁迫条件下的性状表现(2010 年)

Table 6 Trait performance of 11 promising introgression lines under heat stress and non-stress conditions in 2010

株系 Line	供体 Donor	正常条件 Under non-stress condition							胁迫条件 Under heat stress condition						
		株高 PH (cm)	每穗 总粒数 SNP	结实率 SSR (%)	单株产量 GYP (g plant ⁻¹)	单株 有效穗数 PNP	千粒重 TGW (g)	抽穗期 HD (d)	株高 PH (cm)	每穗 总粒数 SNP	结实率 SSR (%)	单株产量 GYP (g plant ⁻¹)	单株 有效穗数 PNP	千粒重 TGW (g)	抽穗期 HD (d)
H37	OM997	131.0	121.3	79.5	33.0	17.8	26.5	120.5	136.8	209.2	67.7	13.6	7.3	25.1	113.0
H33	OM997	133.5	117.7	87.9	31.5	17.5	23.5	116.0	139.7	175.3	59.6	18.0	13.0	25.7	115.0
H110	SN265	129.2	163.5	83.4	42.7	18.0	24.2	117.5	135.0	183.7	66.6	14.2	7.3	23.1	119.0
H109	SN265	124.5	138.8	85.0	28.4	14.5	23.4	117.0	137.0	171.8	63.7	13.8	8.0	23.9	120.0
H107	SN265	127.0	223.2	80.0	29.9	13.0	18.1	114.5	144.0	187.5	51.0	13.6	8.2	21.9	117.0
H116	YJ7	135.2	142.7	76.4	30.3	17.2	26.2	118.0	145.5	153.3	55.9	13.7	6.7	25.0	120.5
H121	YJ7	126.8	125.5	82.0	31.4	14.8	23.8	114.5	139.0	185.0	66.7	16.4	11.2	24.8	121.5
H122	YJ7	130.7	164.5	85.1	29.5	13.3	20.4	117.5	146.3	185.8	65.3	17.0	7.8	20.2	120.0
H34	OM997	139.2	150.0	78.4	25.3	15.7	23.7	120.0	138.8	198.5	67.1	15.4	12.0	24.0	119.0
H124	YJ7	136.8	178.3	79.4	24.7	14.3	19.4	116.5	151.0	178.2	50.9	14.6	8.3	20.8	119.0
H128	YJ7	138.8	153.8	83.7	23.4	18.0	19.3	116.5	155.0	169.8	84.0	17.5	8.3	19.5	121.5
RP	CY1	137.6	154.6	79.1	22.6	14.0	23.3	120.5	132.0	175.5	47.5	7.9	7.8	23.5	118.4
LSD _{0.05}		4.2	15.3	3.9	3.1	2.2	1.0	0.6	3.8	17.2	6.1	1.8	1.0	1.0	1.6

PH: plant height; SNP: spikelet number per panicle; SSR: seed setting rate; GYP: grain yield per plant; PNP: panicle number per plant; TGW: 1000-grain weight; HD: heading date.

聚合后代的耐高温筛选, 获得了一批耐热性进一步提高的聚合系, 为开展水稻耐高温育种创造了条件。

高温影响水稻发育的各个阶段, 对水稻产量、品质等性状均有影响。不同学者采用不同的评价指标研究水稻耐热性, 如抽穗开花期以整穗或穗上半部分的结实率或热敏感指数为指标^[14-16]; 灌浆期以谷粒重作为指标^[17-18]; 抽穗至乳熟期间以高温下心腹白出现的比例或直链淀粉含量和胶稠度的变化指数为指标^[19-20]。抗逆育种的最终目标是培育高产抗逆的品种, 产量本身作为抗逆性筛选和评价的指标已经被多数育种家所接受^[21]。但是产量本身是一个十分复杂的数量性状, 受各种产量组分和环境条件的较大影响。因此, 对产量性状的鉴定筛选需要一定的经验。本研究表明, 穗部结实率是一个比较容易肉眼观察的性状, 而且与产量密切相关, 对高温胁迫处理也十分敏感。因此, 穗部结实率是耐高温筛选的一个很有用的指标。然而, 仅仅根据高温胁迫下的结实率来判断材料的耐热性有时会产生偏差, 因为不同材料尤其是籼粳交群体, 后代个体本身的结实率就存在差异。因此, 必须同时考察同一材料在高温胁迫和正常条件下的结实率, 以热敏感指数作为判别标准, 能较好地消除材料本身遗传背景带来的本底变异, 使耐高温鉴定结果更具科学性。

3.2 水稻耐热性的回交改良

回交育种常常被作为提高单个性状特别是具有较高遗传力性状的一种常见策略^[22]。近年来, 利用种质资源导入优良品种背景培育目标性状的回交选择导入系并与分子标记技术相结合, 被认为是种质资源有利基因挖掘和多种复杂性状改良的一种有效途径^[21,23-25]。本研究对来自不同国家和地区的 9 个品种导入到超优 1 号背景的回交导入群体在温室进行 36~38℃ 高温胁迫筛选和耐热性重复验证, 共筛选到 80 个结实率显著高于轮回亲本的耐高温株系, 来自籼稻和粳稻不同供体的回交群体的耐高温入选率分别为 3.1% 和 4.3%, 在粳稻供体的导入后代出现了不少耐高温材料, 表明粳稻品种中同样存在耐高温的有利基因, 这种“有利隐蔽”基因的现象在其他逆境筛选研究中也常常被发现^[26-31]。在水稻长期进化过程中, 种质资源的各种抗逆基因已经不同程度地分散到籼、粳稻品种中, 导致不同供体导入系后代出现不同频率的抗逆性植株。回交后代的耐热

性表现不仅取决于供体本身, 更取决于受体品种与供体品种的不同组合^[30,32]。从本研究结果来看, 粳稻供体品种导入超优 1 号背景的回交后代出现耐热植株的平均频率是籼稻供体导入后代的 1.4 倍, 而且耐热植株的频率在籼、粳亚种内的不同品种之间存在明显差异, 表明粳稻供体带有的耐热基因与超优 1 号耐热基因的互补性优于籼稻供体与超优 1 号耐热基因的互补性。因此, 对现有不同供体导入到不同优良品种背景的回交导入群体进行耐热性鉴定, 有可能筛选到带有不同耐热基因、耐热性强的导入系材料。

本研究发现, 来自于不同供体和相同供体的不同株系间在各个性状上都存在显著差异(表 3), 株系内的较大变异使得在胁迫条件下分离出结实率显著优于轮回亲本的株系 80 个, 单株产量显著提高的株系 64 个; 正常条件下分离出的结实率显著优于轮回亲本的株系 47 个, 单株产量显著提高的株系 43 个(表 4), 这些单株产量和结实率提高的耐热株系在株高、抽穗期等产量相关性状上出现了较大的变异, 为选育水田条件下不同类型的高产、耐热水稻品种创造了有利条件。

3.3 水稻耐热性的聚合育种

迄今, 国内外不少学者对水稻耐热性进行了遗传分析^[16-17,19,33-35], 认为水稻耐热性是多基因控制的复杂数量性状, 每个数量性状座位(QTL)的表型效应均较小。对于这类复杂的数量性状, 通过不同供体来源的目标性状选择导入系之间的聚合是改良品种目标性状的有效措施^[21,25]。对于回交育种而言, 不仅要追求受体品种在目标性状上的遗传改良, 更重要的是挖掘和利用供体在遗传和地理起源上的多样性。本研究成功地从不同供体中获得了 11 个耐热性和产量都显著提高的优良导入系。用其配置聚合群体, 从 3 个耐热聚合群体中共筛选出 106 个耐热性显著好于聚合亲本的聚合系, 其平均结实率在 80% 以上, 显著高于轮回亲本和聚合亲本(表 6), 显示出明显的耐热聚合效应, 表明通过不同供体来源的耐热导入系的聚合, 是进一步提高品种耐热性的一条有效途径。这些耐热聚合系很可能带有不同的耐热基因, 为进一步开展耐热基因定位和耐热新品种培育提供了宝贵的遗传材料。

4 结论

获得结实率显著高于轮回亲本的 80 个耐高温

导入系, 选择效率为 64.5%。粳稻资源中同样存在耐热性有利基因, 且与超优 1 号耐热基因的互补性, 粳稻供体好于籼稻供体。80 个耐热株系在高温胁迫条件和正常条件下产量及其相关性状均出现广泛分离, 从中选育出 8 个耐热性和产量性状均显著好于轮回亲本的优良导入系。在 3 个耐高温导入系的聚合 F_2 群体中, 分别筛选到 106 株结实率在 76% 以上的个体, 耐热性显著好于轮回亲本和聚合亲本, 表现出明显的耐热性聚合效果。这些耐热聚合系可能带有不同供体来源的耐热基因, 是开展耐热有利基因发掘和标记辅助聚合改良水稻耐热性的宝贵资源。

References

- [1] Maraseni T N, Mushtaq S, Maroulis J. Greenhouse gas emissions from rice farming inputs: a cross-country assessment. *J Agric Sci*, 2009, 147: 117–126
- [2] Smith P, Olesen J E. Synergies between the mitigation of, and adaptation to, climate change in agriculture. *J Agric Sci*, 2010, 148: 543–552
- [3] Watanabe T, Kume T. A general adaptation strategy for climate change impacts on paddy cultivation: special reference to the Japanese context. *Paddy Water Environ*, 2009, 7: 313–320
- [4] Yin X, Kroff M J, Goudriann J. Differential effects of day and night temperature on development to flowering in rice. *Ann Bot*, 1996, 77: 203–213
- [5] Peng S, Huang J, Sheehy J E, Laza R C, Visperas R M, Zhong X, Centeno G S, Khush G S, Cassman K G. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2004, 101: 9971–9975
- [6] Zhang G-L(张桂莲), Chen L-Y(陈立云), Zhang X-T(张顺堂), Huang M(黄明), Tang W-B(唐文邦), Lei D-Y(雷东阳), Li M-H(李梅华), He Z-Z(贺治洲). Effects of high temperature stress on rice flower organ and yield components and grain quality. *J Hunan Agric Univ* (湖南农业大学学报), 2007, 33(20): 132–136 (in Chinese with English abstract)
- [7] Jagadish S V K, Craufurd P Q, Wheeler T R. High temperature stress and spikelet fertility in rice (*Oryza sativa* L.). *J Exp Bot*, 2007, 58: 1627–1635
- [8] Matsui T, Namuco O S, Ziska L H, Horie T. Effects of high temperature and CO_2 concentration on spikelet sterility in *indica* rice. *Field Crops Res*, 1997, 51: 213–219
- [9] Matsui T, Kobayasi K, Kagata H, Horie T. Correlation between viability of pollination and length of basal dehiscence of the theca in rice under a hot and humid condition. *Plant Prod Sci*, 2005, 8: 109–114
- [10] Matsui T, Omasa K. Rice (*Oryza sativa* L.) cultivars tolerant to high temperature at flowering: anther characteristics. *Ann Bot*, 2002, 89: 683–687
- [11] Zhu C L, Xiao Y H, Wang C M, Jiang L, Zhai H Q, Wan J M. Mapping QTL for heat-tolerance at grain filling stage in rice. *Rice Sci*, 2005, 1: 33–38
- [12] Larsen R J, Marx M L. An Introduction to Mathematical Statistics and Its Applications, 3rd edn. New Jersey: Prentice Hall Inc., 2000. pp 505–507
- [13] Yan C, Ding Y, Wang Q, Liu Z, Li G, Muhammad I, Wang S. The impact of relative humidity, genotypes and fertilizer application rates on panicle, leaf temperature, fertility and seed setting of rice. *J Agric Sci*, 2010, 148: 329–339
- [14] Jagadish S V K, Cairns J, Lafitte R, Wheeler T R, Price A H, Craufurd P Q. Genetic analysis of heat tolerance at anthesis in rice. *Crop Sci*, 2010, 50: 1633–1641
- [15] Prasad P V V, Boote K J, Allen L, Sheehy J E, Thomas J M G. Species. Ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. *Field Crops Res*, 2006, 95: 398–411
- [16] Zhao Z-G(赵志刚), Jiang L(江玲), Xiao Y-H(肖应辉), Zhang W-W(张文伟), Zhai H-Q(翟虎渠), Wan J-M(万建民). Identification of QTLs for heat tolerance at the booting stage in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(5): 640–644 (in Chinese with English abstract)
- [17] Zhu C-L(朱昌兰), Xiao Y-H(肖应辉), Wang C-M(王春明), Jiang L(江玲), Zhai H-Q(翟虎渠), Wan J-M(万建民). Mapping QTLs for heat tolerance during grain filling in rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2005, 9(2): 117–121 (in Chinese with English abstract)
- [18] Tang R-S(汤日圣), Zheng J-C(郑建初), Chen L-G(陈留根), Zhang D-D(张大栋), Jin Z-Q(金之庆), Tong H-Y(童红玉). Effects of high temperature on grain filling and some physiological characteristic in flag leaves of hybrid rice. *J Plant Physiol Mol Biol* (植物生理与分子生物学学报), 2005, 31(6): 657–662 (in Chinese with English abstract)
- [19] Tabata M, Hirabayashi H, Takeuchi Y, Ando I, Iida Y, Ohsawa R. Mapping of quantitative trait loci for the occurrence of white-back kernels, associated with high temperatures during the ripening period of rice (*Oryza sativa* L.). *Breed Sci*, 2007, 57: 47–52
- [20] Zhu C-L(朱昌兰), Jiang L(江玲), Zhang W-W(张文伟), Wang C-M(王春明), Zhai H-Q(翟虎渠), Wan J-M(万建民). Identifi-

- ing QTLs for thermo-tolerance of amylose content and gel consistency in rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2006, 20(3): 248–252 (in Chinese with English abstract)
- [21] Li Z K, Xu J L. Breeding for drought and salt tolerant rice (*Oryza sativa* L.): progress and perspectives. In: Jenks M A, Hasegawa P M, Jain S M, eds. *Advances in Molecular Breeding Toward Drought and Salt Tolerant Crops*. The Netherlands: Springer, 2007. pp 531–564
- [22] Simmonds N W. Decentralized selection. *Sugar Cane*, 1984, 6: 8–10
- [23] Li Z-K(黎志康). Strategies for molecular rice breeding in China. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2005, 3(5): 603–608 (in Chinese with English abstract)
- [24] Li Z K, Fu B Y, Gao Y M, Xu J L, Ali J, Lafitte H R, Jiang Y Z, Rey J D, Vijayakumar C H M, Maghirang R, Zheng T Q, Zhu L H. Genome-wide introgression lines and their use in genetic and molecular dissection of complex phenotypes in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Mol Biol*, 2005, 59: 33–52
- [25] Zhou Z(周政), Li H(李宏), Sun Y(孙勇), Huang D-Q(黄道强), Zhu L-H(朱苓华), Lu D-C(卢德城), Li K-H(李康活), Xu J-L(徐建龙), Zhou S-C(周少川), Li Z-K(黎志康). Effect of selection for high yield, drought and salinity tolerances on yield-related traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2010, 36 (10): 1725–1735 (in Chinese with English abstract)
- [26] Ali A J, Xu J L, Ismail A M, Fu B Y, Vijaykumar C H M, Gao Y M, Domingo Maghirang J R, Yu S B, Gregorio G, Yanagihara S, Cohen M, Carmen B, Mackill D, Li Z K. Hidden diversity for abiotic and biotic stress tolerances in the primary gene pool of rice revealed by a large backcross breeding program. *Field Crops Res*, 2006, 97: 66–76
- [27] Sun Y(孙勇), Zang J-P(藏金萍), Wang Y(王韵), Zhu L-H(朱苓华), Mohammadhosein F, Xu J-L(徐建龙), Li Z-K(黎志康). Mining favorable salt-tolerance QTL from rice germplasm using a backcrossing introgression line population. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(10): 1611–1617 (in Chinese with English abstract)
- [28] Zhang F(张帆), Hao X-B(郝宪彬), Gao Y-M(高用明), Hua Z-T(华泽田), Ma X-F(马秀芳), Chen W-F(陈温福), Xu Z-J(徐正进), Zhu L-H(朱苓华), Li Z-K(黎志康). Improving seedling cold tolerance of *japonica* rice by using the “hidden diversity” in *indica* rice germplasm in a backcross breeding program. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(10): 1618–1624 (in Chinese with English abstract)
- [29] Kang L(康乐), Li H(李宏), Sun Y(孙勇), Lu D-C(卢德城), Zhang F(张帆), Huang D-Q(黄道强), Xu J-L(徐建龙), Wang Z-D(王志东), Zhu L-H(朱苓华), Gao Y-M(高用明), Fu B-Y(傅彬英), Li K-H(李康活), Zhou Y-L(周永力), Zhou S-C(周少川), Li Z-K(黎志康). Genetic dissection of yield potential in rice (*Oryza sativa* L.) using introgression lines. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(9): 1500–1509 (in Chinese with English abstract)
- [30] Meng L-J(孟丽君), Lin X-Y(林秀云), Cui Y-R(崔彦茹), Chen K(陈凯), Sun Y(孙勇), Zhu L-H(朱苓华), Xu J-L(徐建龙), Li Z-K(黎志康). Identification and screening of salt and alkaline tolerance in rice using advanced backcross introgression populations. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2010, 8(6): 1142–1150 (in Chinese with English abstract)
- [31] He Y X, Zheng T Q, Hao X B, Wang L F, Gao Y M, Hua Z T, Zhai H Q, Xu J L, Xu Z J, Zhu L H, Li Z K. Yield performances of *japonica* introgression lines selected for drought tolerance in a BC breeding program. *Plant Breed*, 2009, 129: 167–175
- [32] Xu J-L(徐建龙), Gao Y-M(高用明), Fu B-Y(傅彬英), Li Z-K(黎志康). Identification and screening of favorable genes from rice germplasm in backcross introgression populations. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2005, 3(5): 619–628 (in Chinese with English abstract)
- [33] Cao L-Y(曹立勇), Zhu J(朱军), Zhao S-T(赵松涛), He L-B(何立斌), Yan Q-C(颜启传). Mapping QTLs for heat tolerance in a DH population from *indica-japonica* cross of rice (*Oryza sativa* L.). *J Agric Biotech* (农业生物技术学报), 2002, 10(3): 210–214 (in Chinese with English abstract)
- [34] Chen Q-Q(陈庆全), Yu S-B(余四斌), Li C-H(李春海), Mou T-M(牟同敏). Identification of QTLs for heat tolerance at flowering stage in rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2008, 41(2): 315–321 (in Chinese with English abstract)
- [35] Kui L-M(奎丽梅), Tan L-B(谭禄宾), Tu J(涂建), Lu Y-X(卢义宣), Sun C-Q(孙传清). Identification of QTLs associated with heat tolerance of Yuanjiang common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) at flowering stage. *J Agric Biotech* (农业生物技术学报), 2008, 16(3): 461–464 (in Chinese with English abstract)