

两系杂交水稻 的研究与应用

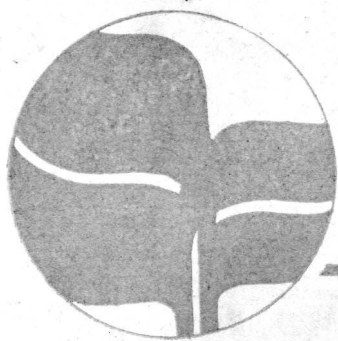
LIANGXIZAJIAOSHUIDAODEYANJIU
YUYINGYONG

贺浩华 元生朝 编著



江西科学技术出版社

两系杂交水稻 的研究与应用



● 贺浩华 元生朝 编著
● 江西科学技术出版社

(赣)新登字第003号

内 容 简 介

本书较系统地介绍了近年我国两系法杂交水稻的研究与应用概况,论述了两用核不育系的发现、核不育性的研究及其生物学基础,水稻广亲和性的研究,两系法杂交水稻的杂种优势、选育、制种与繁殖和栽培技术。可供从事有关杂交水稻教学、科研人员,综合性大学生物系及农业院校的学生,以及从事水稻生产的农业技术人员参考。

两系杂交水稻的研究与应用

贺浩华等编著

江西科学技术出版社出版

(南昌市新魏路)

江西省新华书店发行 江西新华印刷厂印刷

开本850×1168 1/32 印张10 字数27万

1993年4月第1版 1993年4月第1次印刷

印数1—2,000

ISBN 7-5390-0621-8/S·173 定价: 5.70元

前 言

杂交水稻在我国培育成功和大规模生产应用，已取得了巨大的经济效益和社会效益。水稻两用核不育系和广亲和系的发现，使杂交水稻的育种方法由三系法转变为两系法，杂种优势利用程度由品种间扩展到亚种间，这标志着我国杂交水稻的研究跨入了一个新阶段。两系法与三系法杂交水稻相比，具有种子生产程序简化、降低种子成本和配组比较自由等特点；亚种间杂交水稻具有更强大的杂种优势，籼粳杂种比现有品种间强优组合增产20%以上是完全有可能的。两系法杂交水稻的研究与利用，无疑会使我国杂交水稻的研究和应用继续保持国际领先水平，促进我国粮食生产的发展。

我国两系法杂交水稻的研究与应用，引起了国内外的极大关注。为此，我们特编写了《两系法杂交水稻的研究与应用》一书，供广大读者学习和了解两系法杂交水稻的研究进展，并为全国研究和发展两系法杂交水稻提供借鉴。

《两系法杂交水稻的研究与应用》一书是在比较系统总结我国近年两系法杂交水稻研究成果和实践经验的基础上编写而成的。它既阐明了有关两用核不育系的育性转换特性及其生物学基础和广亲和性的生物学基础，又概述了两系法杂交水稻的育种、繁殖与制种和栽培的技术措施。本书介绍了两系法杂交水稻的基础理论与生产实践经验，内容广泛，可供从事有关杂交水稻教学、科研人员，综合性大学生物系及农业院校的学生以及从事水稻生产的农业技术人员作参考用书。

两系法杂交水稻还处于幼年阶段，特别是由于编者水平有限，时间匆促，书中不当和错误之处难免，敬希广大读者批评指正。

本书承蒙潘熙淦研究员、刘宜柏、饶治祥、黄完基副教授审阅
并提出宝贵意见，在此一并致以谢意。

编者

1991年10月

目 次

前言	(1)
第一章 水稻杂种优势利用研究	(1)
第一节 水稻杂种优势利用研究概况	(2)
第二节 水稻杂种优势利用的途径	(4)
一、三系法	(4)
二、两系法	(5)
三、化学杀雄	(6)
第三节 两系杂交水稻的主要特点和类型	(7)
一、两系杂交水稻的主要特点	(7)
二、两系杂交水稻的类型	(8)
第二章 两用核不育系的发现	(9)
第一节 两用核不育系的发现及意义	(9)
一、湖北光敏核不育水稻的发现	(9)
二、温敏核不育系的发现	(11)
三、两用核不育系在育种上的重要意义	(12)
第二节 两用核不育系的鉴定标准	(13)
一、两用核不育系的鉴定指标	(13)
二、通过省级技术鉴定的水稻核不育系	(13)
第三节 两用核不育系的分类及其应用价值	(14)
一、光敏型核不育系	(15)
二、温敏型核不育系	(16)
第三章 两用核不育性的研究	(18)
第一节 光敏核不育性的研究	(18)
一、诱导PGML育性转换的敏感期和光照条件	(18)
二、温度在诱导PGML育性转换中的作用	(28)
三、PGML光诱导效应的传导性	(35)
第二节 光敏核不育系两个光周期反应的阶段发育理论探	

讨.....	(36)
一、两个性质不同的光周期反应及其遗传基础	(36)
二、诱导两个光周期反应的光温条件比较.....	(39)
三、两个光周期反应与生长发育的阶段性的.....	(43)
四、两个光周期反应的理论假设在理论和实践上的重要意义...	(45)
第三节 光敏核不育系的生态类型及其地理适应性.....	(46)
一、光敏核不育性在不同地理环境的表现.....	(46)
二、光敏核不育系的生态类型及其地理适应性	(50)
第四节 温敏核不育性.....	(56)
一、高温不育型核不育系育性转换特性	(56)
二、低温不育型核不育系育性转换特性	(70)
三、温光条件对温敏核不育系育性的作用机制	(76)
第四章 两用核不育性的生物学基础.....	(78)
第一节 水稻核基因型雄性不育的遗传学基础.....	(78)
一、植物细胞核雄性不育的遗传	(78)
二、光敏核不育性的遗传	(80)
三、温敏核不育性的遗传	(88)
四、光敏核不育性的表达调控研究	(89)
五、光敏色素的研究.....	(90)
六、光敏基因文库的构建.....	(90)
第二节 水稻雄性不育的细胞学基础.....	(92)
一、水稻正常花粉的发育过程	(92)
二、雄性不育水稻花粉败育特征	(92)
三、光周期诱导植物雄性不育的细胞学基础	(94)
第三节 光敏核不育系的生理生化特征.....	(100)
一、蛋白质与同工酶分析	(100)
二、游离氨基酸的变化与花粉败育的关系	(110)
三、内源激素的变化.....	(111)
四、同化物的合成、运输和分配	(115)

五、矿质元素	(123)
六、光敏核不育的控制机理	(123)
第五章 水稻广亲和性的研究	(126)
第一节 籼粳杂交利用的现状和沿革	(126)
第二节 水稻广亲和性的发现	(128)
一、栽培稻的类型分化和杂交亲和性	(128)
二、广亲和性基因的发现	(131)
第三节 水稻广亲和性的遗传	(132)
一、单基因作用假说	(132)
二、双基因作用假说	(137)
第四节 水稻广亲和系的选育	(138)
一、水稻广亲和材料的筛选	(138)
二、新的水稻广亲和系的选育	(146)
三、广亲和育种中的问题探讨	(149)
四、广亲和品种的亲和性鉴定	(155)
第五节 广亲和基因的利用	(157)
一、应用于籼、粳远缘杂交选育水稻新品种	(157)
二、应用于广亲和不育系和恢复系的选育	(157)
三、选育广亲和两用核不育系	(162)
四、化杀籼粳亚种间杂交稻的配制	(162)
第六章 两系杂交水稻的杂种优势	(163)
第一节 杂种优势的衡量方法及杂种优势的主要表现	(163)
一、杂种优势的衡量方法	(163)
二、水稻杂种优势的主要表现	(164)
第二节 两系品种间杂交水稻的优势表现	(165)
一、粳型两用核不育系的配合力分析	(165)
二、籼型两用核不育系的配合力分析	(170)
三、优势表现及程度	(171)
第三节 籼粳亚种间杂交水稻的优势表现	(178)

一、 F_1 代主要农艺性状的相关与通径分析	(178)
二、籼粳杂种配合力的分析	(181)
三、优势表现及程度	(186)
第七章 两系杂交水稻的选育	(196)
第一节 水稻雄性核不育系产生的主要途径	(196)
一、自然不育株的利用	(196)
二、远缘杂交	(196)
第二节 两用核不育系的选育	(197)
一、优良不育系的标准	(198)
二、选育方法	(198)
三、核不育系选育中的问题探讨	(201)
四、利用两用核不育系进行水稻育种的新途径	(208)
五、生物技术在选育上的应用	(219)
第三节 主要两用核不育系简介	(221)
一、粳型核不育系	(221)
二、籼型核不育系	(225)
第四节 两系杂交水稻的选配	(232)
一、恢复系的选育	(232)
二、两系杂交水稻的选配	(234)
第八章 两系杂交水稻的制种和繁殖	(239)
第一节 两系杂交水稻的制种	(239)
一、两系法与三系法制种的异同点	(239)
二、安全扬花与花期相遇	(240)
三、合理的苗穗结构	(245)
四、花期预测与调节	(248)
五、提高异交结实率	(252)
六、严格防杂保纯	(259)
七、及时采取抗灾措施	(260)
第二节 亚种间杂交水稻制种	(261)

一、籼、粳稻的开花习性	(261)
二、籼粳亚种化学杂交剂制种	(265)
第三节 核不育系的繁殖	(268)
一、选择最佳齐穗期及播种期	(268)
二、栽培管理	(268)
三、先制后繁技术	(269)
四、防杂保纯	(270)
第四节 两系杂交水稻的原种生产	(270)
一、单株筛选	(271)
二、株行鉴定	(271)
三、株系比较	(273)
四、原种繁殖	(273)
第九章 两系杂交水稻的栽培技术	(276)
第一节 两系杂交水稻高产的生理基础	(276)
一、光合性能	(276)
二、对氮、磷元素的吸收利用	(278)
三、干物质积累、转运和分配	(281)
四、“源”、“库”关系	(282)
第二节 两系杂交水稻的栽培技术	(284)
一、培育壮秧	(284)
二、合理密植	(287)
三、增施肥料	(289)
四、合理促控,适时收获	(290)
五、及时防治病虫害	(298)
第十章 问题与展望	(303)
一、环境条件诱导植物雄性不育性的问题	(303)
二、影响两用核不育系育性转换的因子问题	(305)
三、光温条件对育性作用机制的问题	(306)
四、两系杂交水稻的选育问题	(307)

第一章 水稻杂种优势利用研究

两个遗传性不同的品种或类型经过杂交，其杂种一代表现比双亲具有较强的生活力、生长势、适应性、抗逆性和丰产性，这种超亲现象称为杂种优势。利用这种超亲现象配制和种植第一代的杂种，以达到较大的增产，称为杂种优势利用。

杂种优势是生物界中的一种普遍现象。我国劳动人民在长期的农业生产实践中，对杂种优势早就有认识和利用。在公元584年前后的《齐民要术》一书中，记载马和驴杂交的后代骡子，要比双亲都健壮，适于劳役，又耐粗饲。1637年出版的《天工开物》一书中，也有关于养蚕业利用杂种优势的记载。到了18世纪中叶，已开始引起了人们对于植物杂种优势的注意。1760年德国学者科尔鲁特（Kolreuter）曾建议在生产上利用烟草杂种的第一代。达尔文是杂种优势理论的奠基人，他用整整十年时间（1866—1876年），广泛收集了植物界异花受精和自花受精的变异情况，第一个指出玉米杂种优势的现象。贝尔（Beal）从1862年起，研究玉米杂交效应，指出生产上可利用品种间杂种第一代。谢尔（G·H·Shull）通过多年研究，已注意到玉米自交衰退与杂交有利的现象，他在1914年将此现象定名为“杂种优势”（Heterosis）。20世纪30年代以后，杂种玉米开始在农业生产上大量应用并迅速发展，单产可提高20~40%。现今，世界上大田作物、蔬菜、果树、林木、家蚕、家畜、家禽等利用杂种优势愈来愈广泛。大田作物中的玉米、向日葵、烟草、高粱、棉花、油菜、甜菜、水稻、小麦、大麦、牧草等，蔬菜作物中的番茄、洋葱、南瓜、黄瓜、甜瓜、西瓜、茄子、莴苣、菠菜、萝卜、白菜、甘蓝、辣椒、葱、芹菜等都已经或即将利用杂种

优势以大幅度提高农作物产量，是现代农业科学技术的突出成就之一。

第一节 水稻杂种优势利用研究概况

水稻是雌雄同花的自交作物，要利用杂种优势，首先要获得大量的杂交种子。由于水稻的颖花小，人工去雄杂交不能满足大面积水稻生产的要求，要象玉米、高粱等作物那样，用失去授粉能力的雄性不育系作母本，通过与父本品种间的自由授粉，才能迅速取得大量杂交种子。

为利用水稻杂种优势而开展的雄性不育系选育，早在1958年，日本东北大学胜尾清曾以中国红芒野生稻为母本与日本粳稻“藤坂5号”杂交，并经过连续回交，培育成了具有中国红芒野生稻细胞质的藤坂5号不育系。1960年，日本琉球大学新城长有以印度籼稻钦苏拉一包罗Ⅱ（Chinsurah BoroⅡ）为母本与中国粳稻台中65杂交，发现包罗Ⅱ有导致台中65产生雄性不育的细胞质，并育成了包台型（即BT型）台中65雄性不育系，同时把包罗Ⅱ的恢复基因导入台中65的细胞核，产生了BT型不育系的同质恢复系，于1968年实现三系配套。之后，1968年日本农业技术研究所渡边以缅甸籼型里德稻（Lead rice）与藤坂5号杂交，通过连续回交，育成了具有里德细胞质的藤坂5号不育系，并找到了有较强恢复力的福山（粳）为恢复系。BT型与里德型不育系配制的组合，因优势不强均未能用于生产。

我国水稻杂种优势利用的研究起步虽迟，但进展极速。1964年，袁隆平从洞庭早籼、胜利籼等品种中，找到了能遗传的自然雄性不育株，其中可分为无花粉型、花粉败育型和花药退化型等三种。利用这些不育株曾育成南广占等矮秆不育材料。为获得保持系，湖南、四川、广西、江西、广东、安徽、湖北、福建等省、自治区，先后对这些自然不育材料进行了数以千计的测交筛选，绝大

多数品种、品系对这些不育材料都有恢复力，但未能筛选出它们的保持系。从遗传分析中得知，这些自然不育材料属于一对隐性雄性不育基因所控制的，所以难以找到保持系。

1970年冬，李必湖在海南岛崖县的普通野生稻（*O. sativa* f. *spontanea*）群落中，⁴⁸发现一株花粉败育株（简称野败），并用广场矮3784、6044、京引66等品种测交，发现对野败不育株有保持能力。1971年江西省萍乡市农业科学研究所用二九矮、珍汕97，广西农业科学院用广选3号等品种测交，均有较好的保持能力。1973年江西、湖南、福建等省的育种工作者以野败为母本，长江流域栽培的矮秆早粳为父本，通过杂交和连续回交核置换，先后育成了珍汕97、二九南1号、威20、威41等野败型雄性不育系。随后，广西、湖北等省、市、自治区通过野生稻与栽培稻杂交，育成广选3号、红莲等野栽型不育系。

在育成雄性不育系后，随即开展了恢复系筛选的全国性协作攻关。1973年广西农学院等先后筛选出一批恢复系，其中以分布于东南亚的籼型品种泰引1号、IR24、IR26及IR661等具有较强的恢复能力。至此，我国野败型杂交籼稻三系已基本配套，并选配出一批强优势组合，宣告了我国杂交稻的育成。1974和1975年，连续两年，经湖南、广西、江西等省、自治区进行杂交稻组合优势鉴定；结果表明，三系籼型杂交稻的产量比一般当地栽培品种增产20%以上。

与此同时，云南省从高海拔籼稻与粳稻台北8号自然杂交不育株中经过复交和连续回交，首先育成滇I型不育系。北京、辽宁、新疆、江苏、浙江、湖南等省、市、自治区以1972年从日本引进的包台A以及滇I型A、野败A转育出一批粳型不育系。辽宁、新疆、江苏以及中国农业科学院等采用籼粳杂交，将籼稻的恢复基因转入到粳稻中，育成C57、300、粳67、77302等恢复系，并选出黎优57、中杂1号和农虎26A×培C115等强优势组合，一般增产15%左右。

南方稻区进一步开展了不育系的繁殖、制种和栽培技术的研

究，逐步摸索出了一套较为完整的相应的技术措施，推动了杂交稻在我国的大面积推广。

为了不断提高水稻杂种优势利用水平，并开展了基础理论的研究，如对雄性不育株进行了细胞形态、生理生化的观察和分析，阐明了花粉败育的过程和形态特征以及生理生化特点；对野败型杂交稻的育性基因作了初步分析，对雄性不育及杂交稻优势的机理进行了探讨。

我国育成的杂交稻优势明显、产量高、适应性广，因此能迅速推广应用。1990年杂交稻种植面积达到2.3892亿亩。单季杂交稻小面积亩产突破1100千克的高产纪录。双季杂交稻每亩产量最高达1120千克。杂交稻的育成和推广是我国农业科学上的一项重大成就，它突破了近代遗传学家认为的水稻、小麦等自花授粉作物自交不会使旺势消灭，异交一般不表现杂种优势的观点，为大幅度提高水稻产量开辟了新的途径，为其它自花授粉作物利用杂种优势提供了借鉴，也发展了农作物遗传的基础理论。

随着光、温敏核不育系和广亲和基因的发现，两系杂交稻的选配成功和应用，亚种间杂交稻杂种优势的利用成为现实。使我国水稻的杂种优势利用跨入了一个新阶段。我国杂交水稻的研究与应用继续居于世界领先地位。

第二节 水稻杂种优势利用的途径

一、“三系”法

“三系”是指雄性不育系、保持系和恢复系。

(一) 雄性不育系(简称不育系，以A表示)

雄花发育不正常，套袋或隔离条件下，自交不能结实，雌蕊正常，具有受精能力，只要有外来正常花粉就可以授粉结实。

不育系须具有：(1)不育性稳定，能遗传，自交不结实，不育

度和不育株率均达到100%，(2)群体整齐，性状与父本基本一致，(3)雌性器官可接受正常花粉受精结实。

(二) 雄性不育保持系(简称保持系，以B表示)

保持系的功能是使不育系的不育特性能一代一代地保持下去，即用保持系的花粉授到不育系的柱头上，所产生的后代仍然是不育的。保持系应是一个纯系，群体整齐，花药发达，花粉量多，自交结实正常；保持系与不育系是同型兄妹系，主要性状大致相似，也有一些区别。

(三) 雄性不育恢复系(简称恢复系，以R表示)

恢复系能使不育系的 F_1 代杂种育性完全恢复正常，恢复系本身的农艺性状和恢复能力应整齐一致，配制的杂种也没有分离现象。

三系配套就可以利用水稻的杂种优势。不育系是三系的基础，不育系和保持系杂交获得不育系，不育系和恢复系杂交获得杂交水稻。三系之间的相互关系如图1—1。

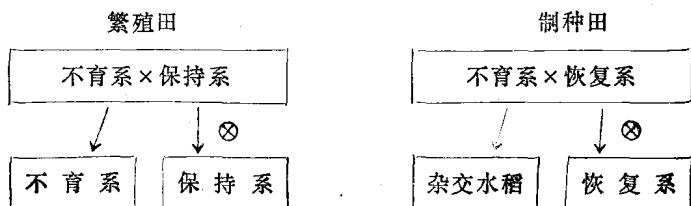


图1—1 杂交水稻三系相互关系图

二、“两系”法

早在70年代初，安徽省芜湖地区农科所利用核不育的部分雄性不育材料(这种雄性不育材料通常有5~10%的自交结实种子)，配制了两系杂交稻。后来由于繁殖制种上的困难和生产应用杂交种上的不方便，未能在推广上形成气候而很快消失，但它却丰富了遗传育种理论。

1973年，湖北省沔阳县沙湖原种场已故育种家石明松，在晚粳农垦58大田中首次发现自然光敏核不育株，并定名为光敏核不育水

稻。该材料在某种特定的光温条件下表现雄性不育，而在另一特定的光温条件下表现雄性可育，即一系能两用。随后，全国各地相继发现了一批光、温敏核不育系，统称为两用核不育系。利用两用核不育系在稳定不育时段抽穗与相应的父本品种（恢复系）在一个隔离区内按一定行比种植，即可配制杂交种，利用其在可育时段抽穗自交结实，可自行繁殖不育系种子，把这种利用两用核不育系生产杂交种子的方法叫做“两系法”，把用此法生产的杂交稻称为“两系杂交稻”。其生产程序可用图1—2表示。

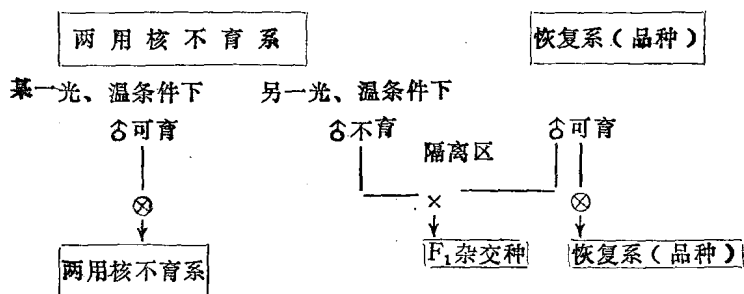


图1—2 两系法利用杂种优势图

三、化学杀雄

化学杀雄是指在稻穗发育的某一时期，喷洒化学杀雄剂，使花粉失去授粉能力，而维持雌蕊的正常育性。随后选用能产生强优势的父本品种进行授粉，产生杂交种子，称为化学杀雄杂交稻。这是利用杂交优势培育杂交稻的又一有效途径。

花药杀雄产生的雄性不育，是非遗传性的生理雄性不育。没有不育基因的参与，不需鉴定恢复系，二代群体也不会分离出不育株。化杀法不受不育基因的限制，可以广泛选择亲本进行配组，互补累加双亲优良性状，所以在杂种优势的利用上，程序简单，配组方便，增产效果显著。

化学杀雄的特点是亲本选配自由，来源丰富，有的组合杂种二代还有利用价值；有些丰产性能好、抗病性强的特殊材料在“三

系”选育方法不便应用时，可利用化学杀雄配制杂种。

我国水稻化学杀雄的研究，从1970年起，广东、江西、湖南等省先后开始试验。江西农业大学于1971年筛选出杀雄剂1号（主要成份为甲基砷酸锌）。此后，广东省研制出杀雄剂2号（主要成份为甲基砷酸钠），这两种杀雄剂在水稻上应用，均有良好的杀雄效果。据不完全统计，1982年，广东、江苏、浙江、江西等省化杂交稻的种植面积为5.9万余亩。

第三节 两系杂交水稻的主要特点和类型

一、两系杂交水稻的主要特点

目前生产上普遍采用的三系杂交稻的育种程序和生产环节较复杂，以致选育新组合的周期长，效率低，推广环节多，速度慢，同时种子成本高、价格贵，这些都是三系法杂交水稻在种植面积上和提高产量上受到限制的内在不利因素。与之相比，两系法杂交水稻育种和制种具有很大的优越性。

（一）简便、高效、成本低

采用两系法育种可以避免三系法母本繁殖中出现的困难。可以在一定的光、温条件下制种，不必专门选配恢复系的材料，不需要保持系，也不存在花期不遇问题。比目前的核质互作型的三系材料简单得多。它的不育基因易于转育，不论是用作父本，还是作为母本，都可以培育出所需要的不育材料，而且在一定的光、温条件下能自交繁殖。因而，繁殖亲本种子同于种植常规稻，所以省工、省田，制种成本低，直接促进杂交稻的商品生产，还能保持纯度、方法简便、易于大面积推广应用。不育系繁殖亩产量可达300~400千克，比三系法繁殖不育系种子亩产要高10倍左右。两用核不育系的异交结实率高，单穗结实率达30~50%，所以杂交制种产量也高，在同等条件下比汕杂制种高30%以上。