

余兆海 陶继轩 主编

水稻 光(温)敏核不育 及籼粳亚种间 杂种优势利用 论文摘要

中国农业科技出版社

序 言

我国70年代育成并得到迅速推广的杂交水稻,是水稻育种和生产史上的一次革命,使水稻单位面积产量得到了突破性的提高,取得了引人注目的经济效益。但是,这些杂交水稻都是三系品种间杂交种,存在许多不利因素。1973年,湖北省石明松首次发现了光敏核不育水稻,这为两系杂交水稻的研究和利用开辟了新的途径,受到水稻育种学家的高度重视。80年代初,日本池桥宏等发现了能使籼粳杂交种 F_1 正常结实的广亲和基因,为水稻直接利用亚种间杂种优势开拓了美好的前景。1984年,袁隆平首先提出了直接利用籼粳亚种间杂种优势的杂交水稻超高产育种的设想。1987年,国家把两系法籼粳亚种间杂种优势利用研究正式列入“863计划”中。有些省(市)也将该项研究作为重点科技攻关项目,把杂交水稻的研究工作推向了新阶段。

经过众多专家的多年探索和协作攻关,我国目前已转育和筛选了一批籼、粳稻光(温)敏核不育系和广亲和系,有些已通过国家和省级技术鉴定,同时,对光(温)敏核不育系的育性转换机制、生理生态等基础理论也作了多方探讨。有些单位还试配了两系法品种间和亚种间杂交组合进行测试。但是,水稻籼粳亚种间杂种优势利用尚有不少问题。如亚种间杂交水稻籽粒充实度低、核不育系不稳定等,这些问题都急待进一步研究解决浙江省农业科学院“水稻籼粳亚种间杂种优势利用情报

研究”课题组系统地检索了直至1990年发表的有关论文,经过整理和分析,编写了《水稻光(温)敏核不育及籼粳亚种间杂种优势利用论文摘要》一书,现已由中国农业科技出版社出版,该书较全面地反映了国内外,特别是我国近十几年来的研究成果、工作进展和研究水平。该书的出版有助于科教和管理人员系统地了解该领域的研究动态,对促进情报交流,活跃学术空气,总结经验,制订研究新策略,推动该项研究向纵深发展,为我国粮食生产上两个新台阶起到促进作用。

陈 传 群

1991年

前 言

情报研究的重要任务之一是跟踪世界高新技术的发展，并及时报道，为各级领导决策服务，为科技和生产发展服务。近年来，我们根据全国水稻亚种间杂种优势利用研究的发展新趋势，结合浙江省重点科技攻关项目“水稻籼粳亚种间杂种优势的利用研究”计划进行专题情报研究，系统地搜集了有关文献，以提供信息。并根据反馈需求，对这些国内外文献进行了分析研究，编写了《水稻光（温）敏核不育及籼粳亚种间杂种优势利用论文摘要》一书，奉献给广大科技工作者。

本书内容包括光（温）敏核不育水稻的发现、选育、利用及其遗传、生理、生化、生态等基础理论研究；水稻广亲和性（品种）的研究、选育和利用；水稻籼粳亚种间杂交组合选配和杂种优势利用研究。它集中反映了国内外，特别是我国70年代以来在上述范畴内的研究新进展、新水平和新成果，对广大水稻工作者和管理人员均有重要参考价值，也是一本颇为实用的检索工具书。

编写过程中，我们十分注意真实、客观、简明、确切地反映文献的新观点、新内容，并按国家文摘编写规则编写。文摘在分类的基础上，按发表年份先后排列。对有些在不同刊物上发表，而内容极为相似的论文，则只摘编其中的一篇。搜集的文献截止于1990年。

本书在编写过程中得到浙江省科委、浙江省农业科学院的鼓励和支持。陈传群教授为本书撰写了序言，浙江省农业科学院石守黎副研究员给予审稿，在此谨表谢意。由于编者水平所限，不足之处敬请读者批评指正。

编 者

1991年5月于杭州

水稻直接利用籼粳杂种优势的研究进展

提要 水稻广亲和性和光敏核不育性的发现和研究,为克服籼粳杂种遗传障碍,简化杂交水稻制种程序创造了十分重要的条件,使籼粳杂种优势的直接利用有了希望。本文就水稻广亲和性和光敏核不育性的研究进展,以及直接利用籼粳杂种优势的可能途径进行了综合评述。水稻广亲和性主要受核基因控制,其遗传模式主要有重复隐性配子致死基因模式和单基因等位互作模式等。光敏核不育性的遗传受孢子体雄性不育隐性基因控制。但基因数目尚不完全清楚。光敏核不育水稻的生理生化研究已初步探明了光周期诱导的敏感期及临界光长;光强和光质对诱导育性转换的影响;光周期诱导育性转换的局限性;致使花粉正常发育受阻的一系列生化变化规律。籼粳杂种优势直接利用的可能途径,目前主要是基于广亲和基因和恢复基因的“三系法”和广亲和基因与光敏核不育基因或化学杀雄的“两系法”三种。水稻育种者大都认为培育广亲和光敏核不育系的两系法是利用籼粳杂种优势的最理想的途径。

我国70年代成功地育成并迅速普及杂交水稻,是水稻育种上继矮化育种后的又一次重大突破。但我国的杂交水稻主要是在利用野败细胞质不育基因的基础上发展起来的,而且仅限于籼稻或粳稻品种间的杂交组合。因此,野败细胞质单一化,亲缘关系较近,杂种优势有限,致使我国80年代的杂交水稻单产水平处于徘徊状态。为此,袁隆平于1984年提出了

直接利用籼粳杂种优势的杂交水稻超高产育种设想。

水稻亚种间杂种优势明显强于品种间杂种优势的现象，早已为人们所注意。但由于亲和性上的障碍，始终没有获得实质性的进展。近年来，由于水稻广亲和性基因的发现及其遗传研究，可望克服籼粳杂种遗传障碍，使籼粳杂种优势的直接利用有了可能。又由于湖北光敏感核不育水稻的发现，为水稻两系法籼粳亚种间杂种优势利用开辟了新途径。1987年国家已把“两系法籼粳亚种间杂种优势利用研究”列入高技术研究发展计划(863计划)。湖南、江苏、福建和广东等省相继列为重点课题。浙江省也于1988年12月制订了水稻籼粳杂种优势利用研究计划(8812计划)，投入主力开发研究。迄今，全国已筛选或转育了一批优良的广亲和品种(系)和光敏感核不育系等两用核雄性不育系，并配制了一些有明显增产苗头的两系法或三系法亚种间杂交组合。总之，经过几年的努力，我国的亚种间杂种优势利用研究已取得了可喜的进展。本文就目前最令水稻育种界关注的水稻广亲和性、光敏核不育系的研究进展以及直接利用籼粳杂种优势的可能途径作一综述。

一、水稻广亲和性

水稻广亲和性系指一品种与籼稻和粳稻杂交，其杂种 F_1 都表现正常可育的特性(自然结实率70%以上)。这一品种为广亲和品种(WCVs)。不同广亲和品种之间存在着亲和强度和亲和谱度的差异。

(一) 广亲和品种的筛选和选育

日本池桥宏等从1979年就开始对广亲和品种进行系统的筛选，已筛选出Ketan Nangka、CPSLO等6个广亲和品

种，还利用 Ketan Nangka 转育成一些新的广亲和品系，其中偏梗型广亲和品种“热研1号（A·B）”与籼稻杂交，F₁的结实率达87%以上，显示了很强的产量优势。国际水稻研究所（1987）已筛选出8个广亲和品种。国内近年来也相继筛选或转育出一大批新的广亲和品种（表1），为籼粳亚种间杂种优势的直接利用创造了重要条件。

（二）广亲和性的遗传基础

籼粳杂种不育性的产生，在某些情况下，与染色体或细胞质分化有关，但大多数学者认为，其主要原因应属于核基因不育性。目前对籼粳杂交中由核基因控制的亲和性主要有两种解释模式。

表1 近几年发现或转育的部分广亲和材料

筛选或选育单位	广亲和材料	类 型
日本热带农业研究中心	Ketan Nangka, Colotoc, CPSLO17,	爪哇
	Padi Bujang Pendek	爪哇
	Aus373, Dular	Aus
	Jykuchern, Kuchem (不丹品种)	梗
	热研1号 (A, B)	梗
国际水稻研究所	Moroberekan, Palawan, PBMNI, Fossa HV	梗
	BPI 76	籼
	Dular, N22, Lambayeque 1	Aus
中国水稻研究所	Gogo Sirah, Nggonemal, Tanggalasi,	爪哇
	Senatus, Malum	爪哇
	Nava76, Newbonnet, Bluebelle	籼
	Changnot	籼
	中国91, Pecos	梗
	T984	籼

续 表 1

筛选或选育单位	广亲和材料	类 型
湖南杂交水稻研究中心	培迪, 轮回422, 早轮回422	爪哇
	培矮64, 培矮64S	籼
	培C311等	粳
江苏省农业科学院	02428, 850041, 029	粳
福建省三明市农科所	G4024-1, G4025-2, G4135-1, G4135-2	偏粳
	68-83	粳
	SMR	籼
贵州省农业科学院	白壳粳粘, 黄壳粳粘等	粳陆
江苏省宝应农科所	六南早 (A, B)	偏粳
武 汉 大 学	MCP231	粳
南京农业大学	红壳老鼠牙, CP231, 阿诺塔马若	粳
浙江农业大学	秀水117, T8340	粳
	IR58, 二九丰	籼
华中农业大学	0046, B5580A1-15, Lemont	爪哇
	毫梅	云南光壳稻
	822	籼
北京农业大学等	P40, 矮仔占, 长毛糯	中间
	三磅七十萝, 毛白谷, Manngc	中间
	Khaoyanak	中间
	毫格劳, 白镰刀谷	云南光壳稻
	Jyanak (不丹)	粳
	Natapasume, BPI	籼陆
浙江省农业科学院	ZR 6	粳

1. 重复隐性配子致死基因模式 (冈彦一, 1953)。他认为配子发育的受阻过程受两个不同位点的隐性基因重复作用所控制。设两个亚种A和B的基因型分别为 $XXyy$ 和 $xxYY$, 与它们相对应的广亲和品种基因型为 $XXYY$ 。杂交后代的基因型和表现型示图 1。

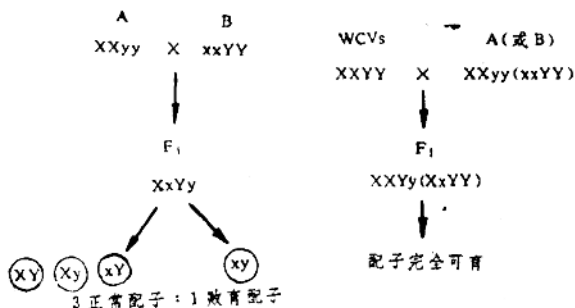


图 1 重复隐性配子致死基因假说模式

2. 单基因等位互作模式 (北村, 1962, 1963)。他认为远缘杂种 F_1 不育性的遗传基础是由于同位点杂合性所致。设两个亚种A和B在一个位点上分别具有 S^iS^i 和 S^jS^j 的基因型, 广亲和品种基因型为 S^nS^n , 杂交后代的基因型和表现型示图 2。它既不同于通常的孢子体不育, 又不同于配子体不育, 携有 S^j 的配子, 在孢子体基因型为 S^nS^j 或 S^jS^j 时可育, 但为 S^iS^j 时表现不育, 故又称之为单基因孢子体-配子体互作模式。

池桥宏等利用显性标记基因对两种模式进行了验证, 结果支持单基因等位互作模式。他们把不育基因位点暂定为 S_5 , 已知的复等位基因 S_5^0 、 S_5^i 、 S_5^j 位于第一连

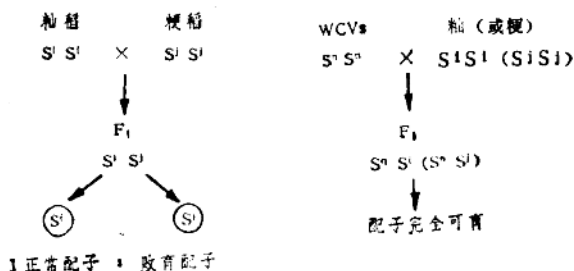


图2 单基因等位互作模式

锁群，与标记基因稃尖紫色 (c) 和糯色基因 (wx) 连锁。李新奇对单基因等位互作模式也作了证实，并指出广亲和性的表现还有微效基因参与作用。最近，池桥宏等发现另外一个基因位点与水稻广亲和性有关，Dular 的广亲和性就是由该基因控制的。这个新基因和位于第Ⅳ连锁群的 R (红果皮基因) 连锁。

由于在不同地理生态条件下的长期分化，栽培稻内部积累的变异十分丰富，不同的研究材料和方法，有可能表现不同的遗传特性。杂种不育性可能具有多种基因模式，基因作用方式可以是等位基因互作，也可以是非等位基因互作。广亲和性遗传基础可能比已知的还要复杂。另一方面，对广亲和性的遗传研究，目前还只限于少数学者对很少一部分品种的试验和分析，因此，已有的理论尚不完善，尚待作进一步研究。

二、两用核雄性不育水稻

两用核雄性不育系是指既能自交结实繁殖自身，又能表

现完全雄性不育用作制种工具的水稻品系。这种不育性由隐性核基因控制，与细胞质无关。该不育系在水稻杂交稻育种上具有配组自由、一系两用等优点，还可避免败育细胞质的负效应。

根据育性对光、温条件反应的不同，有人将核不育系分为光敏型、温敏型和光温互作型。光敏型的育性变化主要受光照长度影响，在长日照（13时45分以上）条件下，表现完全雄性不育，在短日照条件下，表现雄性可育。温度高低（在水稻正常生长发育范围内）对光敏型育性变化基本上不起作用或作用很小。温敏型的育性变化主要受温度影响，在较高温度下表现完全雄性不育，在较低温度下表现可育，光照长度对其育性变化基本上不起作用或作用很小。诱导不育的临界高温为 25°C 或 27°C ，诱导可育的临界低温为 23°C 左右，反应敏感期为花粉母细胞形成期或花粉母细胞减数分裂期。光温互作型的育性变化是光温互作效应的结果，按光和温作用的主次，又可分为光温型和温光型两个亚类。一般粳型两用核不育水稻多为光敏型或光温型，籼型不育系多为温敏型或温光型。以上类型的区分是相对的，大量研究表明，即使同一核不育基因，因置入不同遗传背景或同一不育系在不同的生态环境下，育性对光温反应也有所不同甚至差异很大。因此，影响两用核不育水稻育性变化的内外因素甚为复杂，其规律性尚待进一步研究探明。

（一）两用核雄性不育系的发现、转育及利用

光敏核不育水稻（PGMR），最初是石明松于1973年在晚粳品种农垦58大田中发现的，以后福建农学院、湖南安江农校等也相继发现了新的光敏核不育水稻，后被确认为温敏

核不育型。至1989年，已育成并通过省级以上技术鉴定的两用核不育系有17个（表2），其中籼稻9个，粳稻8个，不育基因来自原始农垦58光敏核不育株（HPGMR）的有14个，非HPGMR来源的有3个。这些不育系均达到了规定标准，即群体1000株以上，性状整齐一致；不育株率100%，不育度99.5%以上；育性转换明显，不育时期连续30天以上；可育期的结实率30%以上，异交结实率不低于V20A或珍汕97A。此外，近年来全国还有不少单位又发现或育成了一些新的两

表2 通过省级技术鉴定的水稻核不育系 （1989）

不育系名称	亚种	不育基因来源	对光温反应	选育单位
5047S	粳	农垦58S (HPGMR)	光 敏	湖北省农业科学院
31111S	粳	农垦58S (HPGMR)	光 敏	华中农业大学
WD-1S	粳	农垦58S (HPGMR)	光 敏	武汉大学
7001S	粳	农垦58S (HPGMR)	光 敏	安徽省农业科学院
C407S	粳	农垦58S (HPGMR)		中国农业科学院作物研究所
1541S	粳	农垦58S (HPGMR)		湖北省宜昌地区农科所
AB019S	粳	农垦58S (HPGMR)		武汉市东西湖农科所
6334S	粳	农垦58S (HPGMR)	光 敏	华中师范大学
W6154S	籼	农垦58S (HPGMR)	温 敏	湖北省农业科学院
W7415S	籼	农垦58S (HPGMR)	温 敏	湖北省农业科学院
8801S	籼	农垦58S (HPGMR)	温 敏	湖北省仙桃市农科所
K7S	籼	农垦58S (HPGMR)		广西省农业科学院
K9S	籼	农垦58S (HPGMR)		广西省农业科学院
K14S	籼	农垦58S (HPGMR)		广西省农业科学院
安农-1S	籼	非HPGMR	温 敏	湖南省安江农校
衡农-1S	籼	非HPGMR	温 敏	湖南省衡阳地区农科所
5460S	籼	非HPGMR	温 敏	福建农学院

用雄性核不育水稻。

目前，许多单位正在集中力量利用两用核不育系大量配组，有些组合已接近应用阶段，特别是品种间两系组合已在生产上试种示范，表现出明显的产量优势。如湖北省农业科学院的梗稻组合5047S/R9-1和N5088S/R9-1，1989年在该省示范1.1万亩，平均亩产350~517公斤，比常规品种鄂宜105增产10%以上，且抗病性强；广西农业科学院试种1000亩KS-14/03等三个组合作双晚栽培，普遍表现早熟高产，验收产量最高的达660.4公斤/亩。同时在其他一些省和单位的区试和品试中，表现出比同熟期对照三系杂交稻增产5%左右，名列第一的组合，有培矮64S/湘早籼1号，W6154S/特青，N98S/特青，IR8S/明恢63对汕优63，W6154/测49对威优49（早籼），7001S/轮回422对当优C堡（梗）等。此外，用安农-1S配出几个在长江流域可作早稻的组合，产量比同熟期的常规早稻高10~20%。福建农学院的“光优6063”比威优64增产18%左右。亚种间组合，如华中农大的32001S/02428，湖北省农业科学院的W6154S/CY85-41，W6184S/02428，W6154S/176-2，W6154S/CA529，武汉大学的8912S/50649，8912S/50465，湖南的衡农-1S/DT713等经初步观察研究，有明显增产的苗头。

（二）光敏核不育水稻的生理生化及遗传研究

1. 光周期诱导育性转换的研究

大量的研究结果表明，光敏核不育水稻的花粉育性敏感期是在幼穗分化的第二次枝梗及颖花原基分化期至花粉母细胞形成期，其中最敏感的时期是雄蕊形成初期至花粉母细胞形成期；光周期诱导育性转换的主导因子是光照长度，但还

与光强、光质有关。如农垦58S,在北纬 $30^{\circ}30'$ 附近地区9月1日前抽穗不育,9月3日后抽穗可育,人工控制下的临界光照长度为13.75~14.00小时/日,有效光强为50Lx以上;红光和蓝光与白光一样能诱导育性转换,初步认为光受体物质是光敏色素。杨代常等报道,育性转换过程中除光敏色素外,可能还有蓝光受体——隐花色素的参与。光诱导作用在分蘖之间不能传递,在北纬 18° ~ 33° 地区有明显的育性转换特性。当然不同遗传背景的籼、粳光敏核不育系育性表现不尽一致。

2. 生化研究

双相电泳技术初步探明农垦58S与其可育株的叶蛋白质和幼穗蛋白质存在差异。在花粉母细胞形成期以后,过氧化物酶、细胞色素氧化酶和酯酶同工酶均有差异,在花药发育早期,不育花药的过氧化物酶的活性远较可育花粉高,并在花药发育过程中,该酶的活性从高到低变化,与可育花药呈现相反的规律,这种异常变化引起花粉发育早期体内IAA短缺,导致代谢紊乱、中毒,致使花粉败育。游离氨基酸分析表明,花粉败育与脯氨酸和丙氨酸含量变化异常有关。激素及有关代谢抑制剂处理研究初步表明,HPGMR中可能存在受光周期调节的乙烯代谢系统,其育性转换受乙烯代谢水平的调控。最近,夏凯等的研究表明,农垦58S在光敏感期之前,叶片内存在一团特异的热敏感物质,与农垦58有着不同的物质构成,在LDF的第一个光周期后,这团热敏感物质消失,且叶片细胞膜性质可能发生变化。这说明农垦58S的特异代谢途径在早期就已表现出来,在HPGMR中光信号最初的效应是通过改变膜的性质来进一步调节基因表达的。

3. 遗传研究

遗传研究表明, 水稻光敏核不育属孢子体雄性核不育, 受隐性核基因控制, 细胞质对它无明显的影响。至于控制不育的基因数, 目前的研究结果尚不一致。主要有三种观点:

(1) 受一对主效基因控制, 存在具有修饰作用的微效基因; (2) 受核内含主效基因的一组隐性基因群控制; (3) 受两对隐性主基因控制。最近, 梅国志等提出了水稻光周期敏感雄性不育特征的基因以及育性差异基因协同作用的遗传模式。光敏不育基因 (P_s) 以外的决定育性的一对或多对基因即育性差异基因 [$f_{di}(i=1,2,3,\dots)$] 存在于品种间, 其基因对数因遗传组成、遗传背景不同而异, 并对育性有明显差异作用。杂交双亲中存在这样的基因时, 在后代的分离中就会同光敏不育基因一起被反映出来, 使不同的杂交组合表现出各种复杂的分离。这一模式能够较全面、系统地解释光敏性遗传的复杂多变性。

三、水稻直接利用籼粳杂种优势的可能途径

基于广亲和基因 (S_g^n)、光敏核不育基因 ($ms^{ph}rf^{ph}$)、细胞质核互作雄性不育基因 [$S(rf)$] 和恢复基因 (Rf), 籼粳杂种优势利用的可能途径有如下几种:

(一) 两系法

1. 两用核雄性不育系两系法

(1) 籼不粳广两系法 ($ms^{ph}ms^{ph}rf^{ph}rf^{ph}S_g^iS_g^i \times M_s^{ph}M_s^{ph}Rf^{ph}Rf^{ph}S_g^nS_g^n$): 即选育多种类型的优良籼型光敏核不育系与优良粳型广亲和系测交, 选配籼粳亚种组合, 如

华中农业大学的32001S/02428和湖南杂交水稻研究中心的W6154S/培C311。研究表明，此法在育种和制种上简便有效，还可在一定程度上协调籼粳花期不遇的矛盾，所以是育种家们努力的主要方向。

(2) 粳不粘广两系法 ($ms^{ph}ms^{ph}rf^{ph}rf^{ph}S_6^1S_5^1 \times M_1^{ph}M_2^{ph}Rf^{ph}Rf^{ph}S_6^nS_5^n$)：即选育花期与籼稻相遇的粳型光敏核不育系与籼型广亲和系测交，选配籼粳亚种组合。这样可较好地解决花期不遇问题，同时还可以克服用籼稻作母本有时出现的籼质梗核不亲和现象。

(3) 广亲和光敏核不育重组两系法 ($ms^{ph}ms^{ph}rf^{ph}rf^{ph}S_6^nS_5^n \times M_1^{ph}M_2^{ph}Rf^{ph}Rf^{ph}S_6^1S_5^1$)：即将广亲和基因和光敏核不育基因结合于一体，选育粳质、籼核、广亲和的光敏核不育系。该不育系可与任何粳稻品种配组，这样便可配组自由，更容易筛选出强优组合。这一方式是“两系法”生产籼粳杂交稻的最为理想的途径，也是当前研究的重点。湖南杂交水稻研究中心已培育出籼型广亲和光敏核不育系培矮64S。

另外，在选育方法上，还可先定向培育目标组合，即通过人工杂交筛选（包括化学杀雄）出强优亚种间杂交稻，然后将它们的一方（通常是籼型）亲本转育同型的核不育系，另一方亲本导入广亲和基因，如果 F_1 是结实正常的组合，只须将亲本的一方（通常是籼型）转育成核不育系，产生种间杂交组合。如湖南杂交水稻研究中心的9024（籼）/轮回422（爪）为 F_1 结实正常的目标组合，将核不育基因导入9024，在 B_2F_2 中选出性状似9024的不育株与轮回422复测，多数杂种的表现已接近原目标组合。

∴ ∴ ∴