



杂交水稻育种理论与技术

AJIAOSHUIDAOYUZHONG
LILUNYUJISHU

杨国兴 编著

613
9

杂交水稻育种理论与技术

杨国兴 编著

湖南科学技术出版社

杂交水稻育种理论与技术

杨国兴 编著

责任编辑：萧 燃

湖南科学技术出版社出版

(长沙市展览馆路14号)

湖南省新华书店发行 湖南省新华印刷一厂印刷

1982年1月第1版第1次印刷

开本：787×1092毫米 1/32 印张：8.625 字数：195,000

印数：1—9,400

定价：0.60元

前 言

我国杂交水稻已经栽种几年了，全国种植面积1978年7,000万亩，增产70亿斤，1980年达8,600万亩，增产效果显著。

近10年来，我国杂交水稻育种理论研究虽然取得了较大的成绩，但与杂交水稻的生产实践相比，尚有较大的差距。为了促进杂交水稻育种理论与技术的研究，本书本着“百家争鸣”的精神，就各种不同的学术观点，概略地介绍了国内外杂交水稻研究简况；杂种优势和水稻雄性不育的遗传育种理论；杂交水稻优势表现和生理生化特征；雄性不育株的生理生化特征、花粉败育过程和雄性不育系的分类；杂种优势利用途径；繁殖制种技术。此书可供高等农业院校师生、农业科技工作者参考。

由于本人水平有限，加之时间仓促，其缺点和错误在所难免，希望读者批评、指正。

编著者

一九八一年九月

目 录

第一章 杂交水稻的发展简况	(1)
第二章 水稻杂种优势	(6)
第一节 杂种优势的概念.....	(6)
第二节 水稻杂种优势的表现.....	(8)
第三章 杂交水稻的生理生化特征	(13)
第一节 杂交水稻的光合作用.....	(13)
第二节 杂交水稻的养分利用和物质转运.....	(21)
第三节 根系机能与养分吸收.....	(28)
第四章 水稻杂交第一代的主要经济性状的遗传	(33)
第一节 生育期的遗传.....	(33)
第二节 株高的遗传.....	(39)
第三节 丰产性状的遗传.....	(42)
第四节 抗病性的遗传.....	(48)
第五节 其他性状的遗传.....	(49)
第五章 我国栽培稻的起源和演变	(55)
第一节 我国栽培稻的起源.....	(55)
第二节 我国栽培稻的演变.....	(57)
第六章 杂种优势的遗传理论	(60)
第一节 基因理论.....	(60)
第二节 生活力理论.....	(69)
第三节 “互补”理论.....	(71)

第四节	各种杂种优势遗传理论存在的问题·····	(78)
第五节	杂交组合选配的儿个原则·····	(84)
第六节	杂种优势的预测·····	(86)
第七节	杂种优势的固定·····	(97)
第七章	水稻“三系”的概念和雄性不育株的特征·····	(101)
第一节	水稻“三系”的概念·····	(101)
第二节	水稻雄性不育株的开花习性·····	(108)
第三节	水稻雄性可育株花粉发育过程·····	(118)
第四节	水稻雄性不育株花粉发育过程·····	(126)
第五节	水稻雄性不育系的败育特点和分类·····	(130)
第六节	水稻雄性不育的细胞学机理·····	(140)
第七节	水稻雄性不育的生理生化·····	(141)
第八章	水稻雄性不育的遗传理论(一)·····	(150)
第一节	摩尔根遗传学对水稻雄性不育认识的发展·····	(151)
第二节	水稻雄性不育的遗传机理·····	(156)
第三节	基因理论在解释水稻雄性不育遗传实质所 存在的问题·····	(168)
第九章	水稻雄性不育的遗传理论(二)·····	(175)
第一节	水稻雄性不育具有数量性状的特征·····	(176)
第二节	水稻雄性不育产生的原因·····	(183)
第十章	水稻“三系”选育和杂种优势利用的途径·····	(190)
第一节	“三系”选育法·····	(190)
第二节	“两系”选育法·····	(211)
第三节	化学杀雄法·····	(213)
第十一章	水稻“三系”的提纯复壮与繁殖·····	(218)
第一节	“三系”混杂退化的主要原因·····	(219)
第二节	“三系”提纯复壮方法·····	(223)

第三节	不育系的繁殖·····	(228)
第四节	种子纯度田间调查方法·····	(238)
第十二章	杂交水稻的制种·····	(240)
第一节	适时播种, 算准播差期, 培育壮秧·····	(241)
第二节	合理密植, 及时进行田间管理·····	(248)
第三节	花期预测和调节·····	(253)
第四节	提高异交结实率·····	(267)

第一章 杂交水稻的发展简况

杂种优势是指两个不同动物或植物的种、亚种、品种（或自交系）或生态型间杂交产生的杂种，较其双亲具有更大优越性的现象。杂种优势是一种重要的生物学现象。它普遍地存在于生物界。

人类在广泛的生产斗争和科学实验中，逐步地认识和利用了杂种优势。在1,400多年前，后魏贾思勰著的《齐民要术》一书中，就有马和驴杂交产子骡子的记载。1763年，德国学者科尔鲁特(Kolreuter)以早熟的普通烟草和比较迟熟的心叶烟草进行种间杂交，得到了早熟优质的烟草杂种。达尔文是杂种优势理论的奠基人，他用了10年（1866—1876）的时间，广泛搜集了植物界异花受精和自花授粉的变异情况，对比研究了包括30个科、52个属、57个物种和许多品种在内的不同植物亲本及其杂种后代（包括第一代）许多性状的差异，得出了“异花受精一般对后代是有益的，而自花受精时常对后代是有害的”结论，并把杂交的有益性归结为亲本性因素某种程度的分化，还认定杂种优势是不同的有机体杂交以后的结果。继后，贝尔(Beal, 1862)、莫罗和格德纳(Morrow, Gurdner, 1892)、沙尔(Shull G. H.)和伊斯特(East)研究了玉米杂交效应。基于以上工作，沙尔于1914年首次提出“杂种优势”(Heterosis)的术语。1909年，沙尔提出关于在生产上应用单交种的建议得到实现。目前，世界上许多大田作物、蔬菜、果树、林木、家

蚕、家畜、家禽等利用杂种优势愈来愈广，例如：玉米、高粱、黑麦、向日葵、烟草、棉花、水稻、小麦、大麦、油菜、甜菜、饲料作物、牧草、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。据不完全统计，已有被子植物的20个科、47个属、140个种的雄性不育性被报道应用。

早在1917年，日本的奇尾就发现了水稻雄性不育现象，并提出了水稻雄性不育性状是隐性遗传，在杂种第二代的育性分离比例为1:2:1。后来，日本的近藤、小野(1923)、石川(1927)、罗马努加(1935)、胜利和水岛(1959, 1963)，印度的马德合修达纳(1967)和爱斯奥达(1968)，巴西的安多(1970)，菲律宾的维尔达(1970)，巴基斯坦的半尔嚇(1970)等都先后有报道。1958年，日本东北大学把中国野生稻的细胞质导入日本栽培稻中，获得了第一个细胞质雄性不育系。1966年，日本琉球大学把印度品种辛素拉·包罗Ⅱ(Cain Suran BoroⅡ)的细胞质引入台中65中，获得了稳定的雄性不育系。1968年，他们又以辛素拉·包罗Ⅱ×台中65的后代分离出的可育株系，用台中65作轮回亲本进行连续回交，育成了对辛素拉·包罗Ⅱ细胞质有恢复作用的新品系，但由于杂种优势不明显，至今未能投入生产。美国、印度、苏联、菲律宾等国，也相继开展了这项研究，但至今尚未育成稳定的不育系。美国和菲律宾国际水稻研究所虽然获得了雄性不育系和保持系，但未能获得理想的恢复系，而且不育系本身存在某些严重缺陷，仍然不能用于生产。

在我国，1964年湖南省黔阳农校在中粳品种“胜利粳”中发现自然雄性不育株，从此开始了水稻杂种优势利用和雄性不育的研究。1970年，湖南省黔阳农校又在海南岛发现1株自然败育的野生稻(简称野败)。1971年，江西、广西、广东、新疆、

福建等省(区)先后引入野败材料。1972年,将它列为国家重点科研项目,并组织了由21个省、市、自治区的有关单位参加的全国大协作。江西、湖南等省在1972年利用野败材料转育出29矮4号、珍汕97、29南1号、71—72等第一批籼稻雄性不育系和保持系。1973年,广西、湖南、江西、广东、福建等省又筛选出IR₂₄、IR₆₆₁以及泰引1号等一批恢复系,成功地实现了“三系”配套,并生产了第一批杂交水稻种子。1974年,广西、湖南、江西、广东等进行了生产示范,一般亩产1,100—1,200斤,小面积亩产1,500多斤。1975年,全国试种杂交水稻5,600亩,一般亩产1,000斤以上,小面积亩产达到1,800多斤,比常规水稻品种增产2—3成,双季晚稻增产幅度更大。1976年,全国种植杂交水稻面积达208万亩,增产效果明显。湖南省种植9.8万多亩杂交中稻,平均亩产784斤,其中桂东县2.5万亩平均亩产836斤,比常规水稻品种每亩增产215斤;12.35万亩双季杂交晚稻,平均亩产580斤,比常规水稻品种增产4成以上,衡阳地区50.2万余亩,平均亩产681斤,比该地区历史上晚稻单产最高的1975年408斤,增产273斤,增产近7成。1977年湖南省推广杂交水稻1,848.7万亩,以作双季晚稻栽培为主,平均单产525斤,比常规稻每亩增产133斤。由于推广了杂交晚稻,这年全省晚稻总产比1976年增产14亿斤;1978年又比1977年增产17.5亿斤;1979年又比1978年增产8.44亿斤。福建省1979年种植杂交水稻892万亩,增产稻谷7亿斤。该省1977—1979年共推广杂交水稻1,900万亩,增产稻谷17亿斤,超过全省连续3年粮食增产总数的二分之一。1978年,全国推广杂交水稻7,000万亩以上,增产70亿斤。1980年,全国种植杂交水稻8,800万亩,其中杂交粳稻56万亩。1980年辽宁省种植杂交粳稻50万亩,每亩增产100—150斤。

繁殖制种技术逐步完善，产量不断提高。籼稻制种开始每亩只有30斤左右，现在每亩产量达400余斤，粳稻制种产量更高。四川省1977年制种产量平均每亩26斤，1979年22万亩制种田，平均单产达98斤，1980年制种21万亩，平均单产120斤左右，并出现了亩产200斤的县、300斤以上的社队。湖南省繁殖制种产量逐年上升（表1—1）。制种亩产过100斤的县有16个，亩产过

表1—1 历年繁殖、制种产量情况 （湖南省种子公司）

年 份	制 种			繁 殖		
	面 积 (万亩)	亩 产 (斤)	总 产 (万斤)	面 积 (万亩)	亩 产 (斤)	总 产 (万斤)
1975	0.38	34.7	13.18			
1976	73.80	41.8	3189.84	5.1678	42.0	217.0
1977	82.59	50.8	4196.03	4.2867	42.4	181.75
1978	92.10	65.4	6116.00	4.7700	75.5	360.28
1979	56.95	79.7	4538.92	2.34436	98.7	221.50

300斤的丘块达121.761亩。宁远县双桥公社欧公养大队4队有一丘制种田(0.87亩)，亩产达421斤。繁殖亩产过100斤的县有25个，其中江永县255.3亩，平均亩产186.0斤，宁远县280亩，平均亩产达162.3斤。

“三系”的选育有了新的发展，长江流域双季稻区已选育出早稻杂交组合；粳稻杂种优势利用有了新的突破，运用更远缘的亲本选育了许多新的不育系和恢复系材料。

基础理论方面：对水稻杂优理论和雄性不育的遗传实质展开了广泛的讨论，并提出了杂种优势综合机理的遗传模型，“互补”理论，分子学说，以及细胞核控制细胞质雄性不育的遗传控制模型，细胞质控制细胞核雄性不育的遗传控制模型，分子

遗传模型，基因强度理论，进化遗传模型等。这些假说，对认识杂种优势的遗传实质，和雄性不育的遗传实质是非常有益的。一些单位对杂交水稻的形态特征、生理生化等进行了初步研究；对水稻雄性不育株的植物学特征、花粉发育败育的特性进行了显微结构和亚显微结构初步观察；对杂种优势的预测提出了线粒体互补、相对遗传力、染色体显带、遗传距离等新方法；初步明确了杂交水稻高产栽培的理论，等等。所有这些工作，无疑对我国今后水稻“三系”的研究和杂交水稻生产都有一定的指导意义。

当然，水稻杂种优势利用还存在不少问题，工作上带有一定的盲目性。但我们深信，在党的英明领导下，经过广大科技工作者的艰苦工作，存在的一些问题是不难解决的，一定会把杂交水稻的研究不断引向深入，使我国杂交水稻生产提高到新的水平。

第二章 水稻杂种优势

第一节 杂种优势的概念

两个遗传性不同的亲本杂交，产生杂种第一代(F_1)，优于其双亲的现象叫杂种优势。例如，目前推广的杂交水稻，一般均较其亲本生长势强、抗逆性强、适应性好、丰产性高，产量较普通良种增加20—40%，有的甚至更高。杂种优势在第一代出现最为明显，杂种第二代的优势急剧下降，杂种第三代以后各世代的优势继续下降，下降的速度随着代数的增加而越来越慢，最后趋向稳定。

杂种优势的标准，目前有各种各样的认识，归纳起来有下面三种。(1) 凡是杂种性状的质或量超过双亲性状的平均值，就叫杂种优势；(2) 凡杂种性状的质和量超过任一亲本，才能视为杂种优势；(3) 杂种性状的质或量，不仅要超过双亲中最大值或最小值亲本的数值，而且还要超过当时当地生产上推广的当家良种，才算杂种优势。

当前不仅对杂种优势的概念认识不一致，而且有的人还把杂种优势与生长势、生活力等概念混杂在一起。这是不对的。杂种优势包括生长势，但不等于生长势。因为优势不仅表现在生长势方面，而且还表现在形态、生理和生化等方面。杂种生活力的提高，是杂种优势表现之一，但仍然不等于杂种优势。

众所周知,杂种某些性状的数值虽然超过亲本同一性状的数值,但不一定相应地提高了生活力和适应性。例如,来自亲缘关系疏远的杂种,某一性状的平均值超过亲本,但其适应性、生活力不仅没有增强,反而有所降低。

杂种优势不是任何两个品种或材料杂交,其杂种都能出现优势的。不同杂交组合是这样,就是同一杂交组合不同性状也是如此。有的表现出优势,有的不表现优势,有的甚至出现劣势,或叫负优势。杂种优势在数量上和亲本比较,有两种可能性:一种是正向的,即向增大的方向发展,如杂交水稻的分蘖力常大于亲本;一种则是负向的,即向减少的方向发展,例如,高秆水稻品种与矮秆品种杂交,杂种出现超矮的个体。但是,在某种意义上来看,正负向优势对于生产均是有用的。

杂种优势的表现在产量、器官、体积、数量、生长速度、生育期、抗逆性以及适应性方面,也表现在化学成分(蛋白质、脂肪、糖类等)、特殊的化学物质(激素、维生素、色素、核酸等)、生理生化过程强度(代谢活力水平,酶的活性等)方面。总之,表现在外部可见的性状、内部不可见的成分和生理生化反应上。

为了便于研究和利用杂种优势,需要对杂种优势的大小进行计算。常用的方法有以下几种:

一、平均优势法: 杂种第一代同双亲的平均值作比较,用百分数表示,表达优势的大小。

$$\text{平均优势}\% = \frac{F_1 - \text{双亲平均值}}{\text{双亲平均值}} \times 100$$

二、超亲优势法: 杂种第一代同较好的亲本作比较。

$$\text{超亲优势}\% = \frac{F_1 - \text{较好亲本}}{\text{较好亲本}} \times 100$$

三、竞争优势或对照优势：杂种第一代同对照品种或当时当地推广的良种比较。

$$\text{对照优势}\% = \frac{F_1 - \text{对照品种}}{\text{对照品种}} \times 100$$

第二节 水稻杂种优势的表现

一、发芽势强，苗粗苗壮

1958年，南京农学院进行了籼粳稻杂交所得杂种与亲本的发芽势比较试验，结果杂种的发芽势比亲本强（表2—1）。

表 2—1 籼粳稻杂种 F_1 、亲本种子发芽试验 （南京农学院）

观察项目 杂交组合	发 芽 势				
	发 芽				
	种子数	发芽率 (%)	测定种 子 数	芽 长 (厘米)	根 长 (厘米)
503 × 公17号	109	86.2	20	1.30	3.3
公17号 × 503	61	80.2	20	0.98	2.3
503	—	—	20	0.43	0.9
公17号	—	—	20	0.53	1.1
银 坊 × 胜利籼	—	81.3	20	0.59	2.1
胜利籼 × 银坊	34	85.3	20	1.02	3.1
胜利籼	—	—	20	0.59	2.1
银坊	—	—	20	0.25	1.1

据广东省英德县农科所报道(1973)，杂种早稻的苗高，叶龄均超过对照品种（表2—2）。

表2—2

杂种秧苗优势表现 (广东省英德县农科所)

杂 交 组 合	苗高 (厘米)	叶 龄 (叶)	叶 色	总鲜重 (克)	平 均 鲜 重 (克)	比对照 增 减 (%)	备 注
星选1×广矮3784选	22	4	绿	6.5	0.216	30.1	鲜重为 30株计
金南特×802	17	4.8	青绿	6	0.2	20.4	
802×成都矮	22.5	4.4	青绿	7.9	0.266	60.4	
对 照	21	4.2	青绿	5	0.166		

二、分蘖力强，根系发达

(一) 分蘖力强

在稀植或单本种植的情况下，杂交水稻具有分蘖早、分蘖快的优点。广东省英德县农科所试验结果证明了这一点(表2—3)。

表2—3

杂种第一代分蘖情况比较 (广东省英德县农科所)

组 合	插 苗 数	分 蘖 消 长 情 况										备 注
		29/4		11/5		16/5		25/5		29/5		
		分 蘖 数	增 减 (%)	分 蘖 数	增 减 (%)	分 蘖 数	增 减 (%)	分 蘖 数	增 减 (%)	分 蘖 数	增 减 (%)	
星选1×广矮3784选	1	2.1		4.2	10.5	4.7	14.6	6.1	—	6	—	株行距 4×6寸
金南特×802	1	3.2	52	5.6	52	6.4	56	7.4	—	7.2	—	插后22 天定点
802×成都矮	1	2.1		4	5	4.6	12	5.8	—	6	—	调查
珍珠矮(对照)	1	2.1		3.8		4.5		7.7		8		

据广西农学院报道，二九南一号A×IR₂₄组合，单本植，株行距为4×6寸，每亩最高苗数为28.25万，而29南1号仅24.25万，IR₂₄为26.35万，当地推广良种“广选3号”为20.12万，杂种较双亲和当地良种增加1.9—8.13万。

但是，杂种的分蘖优势易受栽培条件的影响。常在密植、多本植的情况下，杂种的分蘖优势则表现不明显，甚至是没有优势。

（二）根系发达

1976年，湖南农学院杂优协作组报道，南优2号的根系在许多方面优于常规稻（表2—4）。

表2—4 南优2号和常规稻“余晚6号”根系测定比较

项 目	南 优 2 号	余 晚 6 号
根的活力	弱	强
根群数量	大	小
根的含N量	高	低
根的寿命	短	长
吸收N、P、K单位重量	少	多

广西农学院报道，杂交水稻发根率大于常规品种。例如，杂交水稻发根率为2.346，广选三号仅0.741，二九南1号为1.11，IR₂₄为1.627。江西宜春农科所在成熟期测定杂交水稻（珍汕97A × IR₂₄）的根长22厘米，最长达30厘米，大部分根系分布范围在24厘米左右，最宽达34厘米；而推广品种“宜春矮1号”同期的根系长仅5—9厘米，分布范围9—10厘米。

以上资料表明，杂交水稻发根早，发根快，发根率大，扎根深，分布广，根群数量大，根的含氮量高。但是，根的活力弱，根的寿命短，吸收N、P、K单位重量少。而常规品种则相反。

三、穗大、粒多、粒重

（一）穗大粒多

穗大粒多是杂交水稻最突出的优点，也是杂交水稻高产的