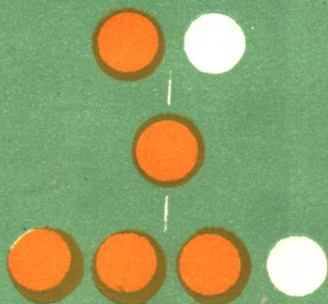




李宝健 祁祖白 编著

水稻育种的遗传学原理



广东科技出版社

水稻育种的遗传学原理

李宝健 祁祖白 编著

广东科技出版社

水稻育种遗传学原理

SHUIDAO YUZHONG DE YICHUANXUE YUANLI

李宝健 祁祖白 编著

广东科技出版社出版

广东省新华书店发行

广东新华印刷厂印刷

850×1168毫米 32开本 9.125印张 1插页 200,000字

1985年8月第1版 1985年8月第1次印刷

统一书号 16182·94 定价 2.20元

内 容 介 绍

本书从水稻的起源和分化谈起，运用水稻细胞学及细胞遗传学的原理，较详细地分述了水稻主要性状的遗传、近缘有性杂交育种、抗性育种、诱变育种、杂种优势利用、倍数性育种的理论和具体方法，同时还介绍了育种工作中常用的统计方法及原理。本书对辅导水稻育种理论的研究及育种实践有一定的帮助，适合水稻育种工作者，有关科研、生产人员和大专院校的师生阅读。

序 言

水稻是全世界三大粮食作物之一，以栽培面积来说，水稻仅次于小麦，略高于玉米。以1968年为例，全世界小麦栽培面积34.12亿亩，单产194.7斤，总产6650.52亿斤；水稻栽培面积19.8亿亩，单产286.1斤，总产5683.86亿斤；玉米栽培面积15.9亿亩，单产816.6斤，总产5022.88亿斤。由于水稻单位面积产量明显地高于小麦，故总产量仍与小麦相近。又由于玉米主要作为饲料，故水稻和小麦是当今世界上最重要的粮食作物。水稻是占人口半数以上人类的主要粮食。与小麦相比，水稻产量比较稳定，水稻的蛋白质含量虽少于小麦，但为人类所必需的氨基酸含量较多，且又容易消化和吸收，是一种很好的粮食作物。我国是世界上最大的水稻栽植地区，水稻在我国分布很广，不论东、西、南、北，全国各省区均有栽植，不仅江河湖海平原地区有，而且丘陵山岳地带数量也很大。水稻播种面积约占全国粮食作物播种面积的三分之一，产量接近全国粮食总产量的二分之一。搞好水稻遗传育种工作，过去曾对粮食增产起了重大的促进作用，今后对农业的发展，实现四个现代化也将具有重要的意义。为使从事水稻遗传学和育种学研究的同志掌握水稻遗传育种的基本规律，特编写了这本书。

本书共有九章，前三章讲的是有关水稻遗传学基础理论知识，后六章讲的是水稻育种的原理、操作方法、经验及统计方法等问题。内容可划分为五部分：第一部分，水稻的起源与分化；第二部分，水稻的细胞学及细胞遗传学；第三部分，水稻主要性状的遗传规律；第四部分，水稻近缘有性杂交育种、抗性育种、诱变育种、杂种优势利用、倍数性育种等水稻育种的原理和方

法；第五部分，介绍育种工作中常用的统计方法及原理。

本书的水稻减数分裂图由广东省农科院水稻所染色体变异利用研究课题组提供，在此谨致衷心感谢。

编 著 者

1983年12月

目 录

第一章 水稻的起源和分化	(1)
一、稻属的概况	(1)
二、野生稻和我国的野生稻	(6)
三、栽培稻的地理种族的分化	(11)
四、我国的栽培稻	(13)
第二章 水稻的细胞学及细胞遗传学	(19)
一、水稻的核型分析	(19)
二、稻属及水稻的细胞遗传学	(25)
三、水稻的染色体变异	(27)
四、稻属异源多倍体的研究	(30)
五、水稻的连锁图	(31)
第三章 水稻主要性状的遗传	(37)
一、生育期的遗传	(37)
二、株高的遗传	(42)
三、株型及叶形的遗传	(43)
四、产量组成因素的遗传	(44)
五、米质的遗传	(47)
六、脱粒性的遗传	(51)
七、花青素的遗传	(51)
八、耐寒性的遗传	(53)
九、抗病性的遗传	(53)
十、抗虫性的遗传	(56)
十一、其他一些性状的遗传	(57)
第四章 水稻的近缘有性杂交育种	(59)
一、意义与概况	(59)
二、杂交育种的定义与原理	(61)

三、关于育种目标的确定	(63)
四、关于亲本资源和亲本选择的原则	(67)
五、杂交组合的主要方式	(71)
六、有性杂交技术	(74)
七、杂种后代的选择与培育	(78)
第五章 水稻的抗性育种	(84)
一、抗病育种	(84)
二、抗虫育种	(96)
三、抗寒育种	(101)
第六章 水稻的诱变育种	(106)
一、诱变育种的意义与特点	(106)
二、诱变育种的基本原理	(110)
三、诱变处理的方法	(120)
四、诱变处理后代的选育	(128)
五、提高诱变育种效果应注意的几个问题	(132)
第七章 水稻杂种优势利用	(134)
一、杂种优势利用概况	(134)
二、杂种优势表现及其利用途径	(135)
三、杂种优势的解釋	(142)
四、水稻“三系”及其相互关系	(144)
五、水稻三系的选育	(151)
六、制种及繁殖	(160)
七、水稻三系杂种优势利用的存在问题与解决途径	(168)
八、“两系”法及化学杀雄法	(169)
第八章 水稻倍数性育种	(172)
一、单倍体育种	(172)
二、四倍体水稻	(195)
三、水稻的“三体”植株	(199)
第九章 育种工作中常用的统计方法及原理	(201)
一、统计学方法在育种工作中的意义	(201)

二、资料整理与图示	(201)
三、平均数	(208)
四、标准差	(210)
五、变异系数	(214)
六、标准机误	(215)
七、显著性测验	(216)
八、相关	(230)
九、回归	(237)
十、正交法试验	(245)
附录 统计用表	(261)

第一章

水稻的起源和分化

一、稻属的概况

栽培水稻属于禾本科稻属(*Oryza*)。禾本科是种子植物中的一个本科，其种类仅次于菊科、豆科和兰科，全世界约有500属6000种，我国也有约180属1000多种。禾本科分为竹亚科和禾亚科两个亚科。稻属是禾亚科中的一个属，*Oryza*属的植物有很大的分化，其变异体几乎分布整个地球，可见其适应性之广。在这属植物当中有大约20—25个很好地分化出来的种(见表1—1)。在这许多种中只有两种是栽培稻，一个叫*Oryza sativa* 普通栽培稻，分布于亚洲及世界绝大部分地区，我国的栽培稻也属此类，可能是从普通野生稻或*O. balunga* 野生稻演变而来。另一种叫*O. glaberrima*，只分布于几个非洲国家之中，它的种子的休眠期很明显，叶舌较短，抗旱力弱，与我国的栽培种显著不同，可能从短叶舌野生稻演变而来。由于*O. sativa* 的播种面积很大，我们将着重介绍一些有关它的知识，对*O. glaberrima* 的研究至今仍很少进行，故在此暂且不谈。在稻属中除上述两个栽培稻外，其他统称野生稻，或简称野稻。

表 1-1 稻属各种的名称、染色体数目及组型和地理分布

种 名	中 译 名	染色体 数 目 ($2n = 12$)	染色体 组 型	地 理 分 布
<i>O. sativa</i>	普通栽培稻	24	AA	原分布于中国南部和东南亚、 南亚, 现分布于世界各地
<i>Var. spontanea</i>	普通野稻	24	AA	中国南部、东南亚、南亚
<i>O. nivara</i>	印度野稻	24	AA	印度
<i>O. perennis</i>	多年生野稻	24	AA	亚洲
<i>Asiatic</i> (Subsp. <i>balunga</i>)	亚洲多年生野稻(巴隆卡亚种)	24	AA	亚洲
<i>American</i> (Subsp. <i>cubensis</i>)	美洲多年生野稻(古巴亚种)	24	A ^{cu} A ^{cu}	西印度群岛
<i>African</i> (Subsp. <i>bartini</i>)	非洲多年生野稻(巴蒂亚种)	24	AbAb	非洲
<i>O. glaberrima</i>	光身稻(非洲栽培稻)	24	A ^g A ^g	热带非洲西部、中部
<i>O. breviligulata</i>	短叶舌野稻	24	A ^g A ^g	西部非洲——苏丹
<i>O. punctata</i>	斑点野稻	24或48	BB 或?	热带非洲东北部
<i>O. eichingeri</i>	爱氏野稻(紧穗野稻)	48	B B C C	坦桑尼亚等
<i>O. minuta</i>	小粒野稻	48	B B C C	马来西亚、菲律宾、印度尼西亚
<i>O. officinalis</i>	药用野稻	24	C C	中国南部、印度、缅甸等

(续上表)

<i>O. latifolia</i>	宽叶野稻		48	CCDD	美洲中部、南部、西印度群岛
<i>O. alta</i>	高秆野稻		48	CCDD	巴西、洪都拉斯等
<i>O. grandiglumis</i>	大颖野稻		48	CCDD	巴西、洪都拉斯等
<i>O. australiensis</i>	澳洲野稻		24	EE	澳洲北部
<i>O. brachyantha</i>	短花药野稻		24	FF	非洲中部、西部
<i>O. granulata</i>	颗粒野稻		24	—	印度、斯里兰卡、缅甸、泰国等
<i>O. meyeriana</i>	疣粒野稻		24	—	印度、菲律宾、泰国、中国
<i>O. angustifolia</i>	狭叶野稻		24	—	热带非洲
<i>O. perrieri</i>	彼氏野稻		24	—	马达加斯加
<i>O. tisserantii</i>	狄氏野稻		24	—	非洲中部
<i>O. coarctata</i>	密生野稻		48	—	印度、巴基斯坦、孟加拉等
<i>O. ridleyi</i>	马来野稻		48	—	马来西亚、泰国、新几内亚
<i>O. longiglumis</i>	长颖野稻		—	—	新几内亚
<i>O. schlechteri</i>	短粒野稻		—	—	新几内亚

目前，国内外对野生稻资源的研究和利用日益重视。我国成功地利用了野生稻败育类型，实现了水稻“三系”配套，促使了水稻杂优利用顺利地展开，对粮食增产起了重大作用，表现了野生稻利用的潜力。又如我国一些单位利用野生稻作亲本，选育了良种。如原中山大学农学院利用普通野生稻与栽培稻的自然杂交后代，选育成第一个具野生稻血缘的栽培稻新品种——中山一号（晚季稻）。又从中山一号不断衍生出中山红、包胎白、包选二号等抗逆性强、适应性广的品种。其中包选二号在广东省至今仍有一定的推广面积，充分显示出它的持久的适应性。这些都说明了对野生稻资源的重要性不应忽视，应加强研究和利用。

上述稻属中的二十多个种之间的关系如何？多年来通过许多科学家的努力，进行了稻属各种间多个组合的杂交试验，并结合细胞遗传学的观察和分析，Sampath（1966年）综合了上述研究成果，将稻属各种按其系统亲缘关系分为以下四个系群。

（1）*Sativae* 系（栽培稻系）。其中包括有：栽培稻、普通野生稻、印度野稻、多年生野稻、光身稻、短叶舌野稻等。它们的染色体组型为AA或其变型（ $A^{ou} A^{ou}$ 、 $A^b A^b$ 、 $A^g A^g$ 等），染色体均为二倍体，分布于亚洲、非洲、西印度群岛等地。

（2）*Latifoliae* 系（宽叶稻系）。其中包括有：宽叶野稻、高秆野稻、大颖野稻、爱氏野稻、小粒野稻、药用野稻，还可能有点野稻。它们的染色体组型是CC，BBCC或CCDD，不仅有两倍体，还有四倍体。

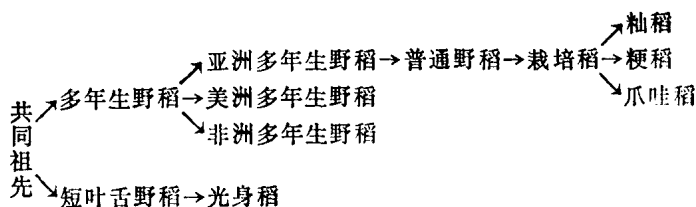
（3）*Angustifoliae* 系（狭叶稻系）。其中如短花药野稻、狭叶野稻、彼氏野稻等。其染色体组型有的为FF，它们之间形态相似，可以进行杂交，可能有相近的染色体组型，多为二倍体。

（4）*Granulatae* 系（颗粒稻系）。其中有：颗粒野稻、长颖野稻、马来野稻等，既有二倍体，也有四倍体。它们的染色体组型及其相互关系仍不十分清楚。

澳洲野稻的染色体组型为 EE，有人建议归于 (2) 系，但尚未有最后的定论。

由于 *Sativa* 系有重要的经济意义，我们在此介绍一下有关其中各种相互关系的一些资料。光身稻与短叶舌野稻形态上是相似的，它们的杂种有正常的减数分裂，故一般是全育的，仅偶尔会出现一些轻微程度的不育性，相似的情况可在 *Sativa* × *Var. spontanea* 中看到。在普通栽培稻和光身稻之间，它们的形态、分布和适应性均很不相同，但 *Sativa* × *Glaberrima* 的种间杂种是可育的，其 F_1 的小孢子发育过程具有几乎正常的配对期细胞，表示它们的基因型是基本相似的。虽然其细胞学上近似，但由于又有上述性状的巨大差别，故可认为其遗传学上是分化的，因此用 AA 表示 *O. sativa*，用 A^aA^a 表示 *O. glaberrima* 的染色体组型。

以 *Sativa* × *Nivara* → F_1 可育，减数分裂过程正常；以 *Sativa* × *Balunga* → F_1 可育，减数分裂过程正常，说明 *Sativa* 与亚洲的野生稻血缘接近。但以 *Sativa* × *Cubensis*，杂种完全不育，减数分裂过程破坏。以 *Sativa* × *Barthii* 的一系列杂交，只偶然获得一个杂种，其植株虽生长健旺，但结实率只有 5%。如将 *Cubensis* × *Barthii* 则杂种可育，减数分裂正常。以上说明普通栽培稻与美洲、非洲多年生野生稻血缘关系相差很远，但后两者的血缘关系则较为接近，因之栽培稻可能是由一个共同的祖先演变而来，这一祖先可能产生在南亚、东南亚或中国的西南部，其进化血缘关系暂用下图表示：



从上可见，*O. sativa* 很可能是由多型性的 *O. sativa. spontanea*

ea, 或进一步追溯也可能是由亚洲多年生野稻经过长期的自然进化再通过人工选择而培育成功的。也有认为是由相近的野生稻之间发生了天然杂交再经选育而成功的。通过系统的实验杂交和突变试验则有可能模拟进化的历程, 并使有所争论的问题能获得肯定的答案。由于在我国南部、亚洲南部和东南部, 不论栽培稻或野生稻均具有多样性和变异类型, 故可以认为, 该地区是水稻起源的初生中心。但由于稻属植物分布极为广泛, 类型很多, 故水稻也可能是一种多源性的作物, 如在非洲小面积栽培的 *O. glaberrima*, 已被一致认为是由短叶舌野稻进化而来。

二、野生稻和我国的野生稻

野生稻与栽培稻到底有些什么区别? 野生稻资源到底可能有些什么价值? 现列表说明如下(表1—2)。

总的看来, 在适应性、抗病虫害、抗不良环境方面, 野生稻或许具有更多的宝贵基因, 在特殊基因(如细胞质雄性不育基因、品质基因等)的利用方面, 野生稻还有很大的尚待发掘的利用潜力。

我国的野生稻资源相当丰富, 在我国南部东起台湾, 西至云南西部, 北达北回归线, 南至海南岛南部的广阔地带内均有野生稻的分布。经初步研究, 我国大陆的野生稻资源主要有三种, 其特性特征简介如下:

(1) 普通野生稻 (*Oryza sativa* var. *spontanea* 或 Var. *fautua*) 是一种多型性的种类, 在北纬 $18^{\circ}15'$ 至 $25^{\circ}00'$ 的范围内均有分布。多年生, 宿根性, 9—11月出穗, 株高100—150厘米, 匍匐生长在沼泽地、草塘或溪河沿岸。穗枝披散, 着粒疏, 谷粒狭长, 粒长8—9毫米, 粒端具长芒, 柱头外露, 开花颖角大、时

表 1—2 野生稻与栽培稻的比较

野 生 稻	栽 培 稻
1. 宿根性，多年生，能自然生长于沼泽地	非宿根性，通常一年生
2. 对不良环境的抵抗力强	对不良环境的抵抗力弱
3. 分蘖松散，甚至有匍匐状	分蘖较紧凑，均呈直立状
4. 水中的节均能生根	水中的节通常不能生根
5. 穗形疏松，穗小粒少	穗形较紧密，穗大粒多
6. 抽穗不齐，往往绵延 1—2 个月	抽穗较整齐，一般在一周左右完成
7. 谷粒易脱落	不易落粒
8. 糙米多为红色	糙米多为白色
9. 谷粒休眠期长，发芽很慢	谷粒休眠期短，发芽较快
10. 抗病力较强，适应性较好	抗病力较弱，适应性较差

间较长，柱头生命力强和花期较长。谷粒成熟期黑褐色或黄褐色，结实率低，易脱粒，除原生野生型外，还存在不少性状接近栽培稻的中间类型。有的野生稻的细胞质内含雄性不育基因，其染色体组型为 AA（图 1—1）。

（2）药用野生稻（*O. officinalis*）主要分布在北纬 28°25′—24°15′ 范围内的寡照和湿润的山谷中。多年生，宿根性，10—11 月间出穗，株高 200—300 厘米，秆坚硬散生，叶片阔大平滑，穗颈特长，穗大挺直，穗枝披散，籽粒细小，每穗有数百粒，粒形短圆，长仅 4—5 毫米，稃灰褐色，具 1—2 厘米短芒，籽粒容

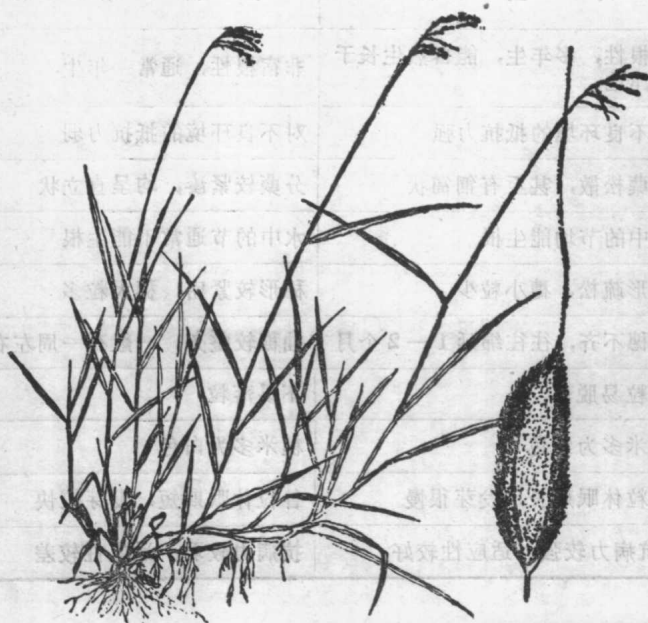


图1—1 普通野生稻

易脱落，其染色体组型为CC（图1—2）。

（3）疣粒野生稻（*O. meyeriana*）主要分布在北纬 $18^{\circ}10'$ — $24^{\circ}46'$ 范围内的沿江坡地和高山河谷的灌木丛林中。多年生，宿根性，除隆冬外，能终年不断出穗成熟，植株矮，株高30—40厘米。茎叶形似竹子，茎坚硬散生，叶片短阔，无茸毛，穗轴短，每穗10—15粒，籽黄褐色，无毛，但有不规则小疣状突起，结