

三系杂交水稻 系谱及应用

田 舍 编著
谢学升

华中师范大学出版社



内 容 提 要

本书集前人之经验,纳国内外三系杂交水稻研究成果之精华,理论与实践相结合,是一部介绍和研究三系杂交水稻育种的专著。

主要内容:绪论;1. 水稻雄性不育发展史;2. 水稻雄性不育类型的分类;3. 孢子体不育遗传型雄性不育系;4. 配子体不育遗传型雄性不育系;5. 外篇及附录;6. 生产上应用的主要杂交水稻组合简介。

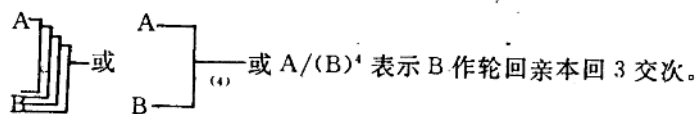
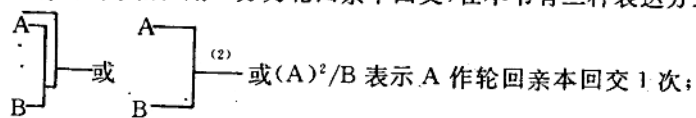
全书六章,151个系谱图 32 张表,主要供从事三系杂交水稻育种研究的科技人员和农业院校的科研和教学之参考。

本书使用符号、简称等说明

1. 系谱图中的品种或组合名称的排字方向一律从左到右,个别从上到下。
2. 系谱图中亲本排列为母本在上或在左,父本在下或在右。如父母本位置颠倒时,则在颠倒亲本一方加注♂或♀。
3. 系谱图中品种、组合及其衍生的后代符号是:
 - A 表示不育系;
 - B 表示保持系;
 - R 表示恢复系;
 - F_1 表示杂交一代;
 - F_2 表示杂交二代,由此类推;
 - × 表示杂交;
 - ⊗ 表示自交;
 - B_1F_1 表示回交一代,由此类推;
 - 表示杂交(单交)衍生;
 - 表示系选衍生;
 - 表示保持系衍生;
 - ~~~~~ 表示辐射或激光等处理衍生;
 - 花— 表示花培衍生。
4. 杂交次数的符号是:
 - / 表示第一次杂交;
 - // 表示第二次杂交;
 - /// 表示第三次杂交;
 - /4/ 表示第四次杂交;

以上杂交符号左方为母本,右方为父本。

5. 两亲本杂交后,用一方为轮回亲本回交,在本书有二种表达方式,根据不同情况使用:



序

民以食为天,粮食乃安邦定国之基础。在我国的粮食作物中,水稻占有举足轻重的地位。70年代末以来,我国的水稻生产发展很快,应用杂交水稻是重要原因之一。杂交水稻在提高粮食生产水平和解决人民温饱方面所作出的杰出贡献,已作为光辉的一页,载入了农业发展的史册。

60年代初,我国湖南袁隆平首先提出通过“三系”法,利用水稻杂交种优势的设想。并发现野败型雄性不育株。

经过广大科技工作者的共同努力,我国于70年代初取得水稻育种的重大突破,实现了“三系”配套,宣告三系杂交水稻试验成功。20多年来,全国各地先后选育了一大批水稻雄性不育系、恢复系,测配了一批优良杂交组合,摸索出了杂交稻繁殖制种和高产栽培技术,并迅速在大江南北推广开来。杂交稻明显的杂种优势和巨大的增产作用,不仅有效地缓解了因耕地减少而导致粮食短缺的矛盾,而且为发展“两高一优”农业提供了坚实的种植基础。

当前,人们的生活水平得到提高,消费观念发生了变化,对粮食品质提出了新的要求。要在保持总量持续增长的前提下,下大力气调整粮食种植结构和品种结构,生产更多的质优价廉的优质稻米,以适应市场需求,已成为广大农业科技工作者面临的新课程。

《三系杂交水稻系谱及应用》一书,是作者花费了大量时间和精力,在长期的水稻生产实践中潜心收集、积累和总结出的一本科技专著,又经过了武汉大学、华中农业大学、湖北省农业科学院和湖北省农牧业厅的一批教授、专家和科技工作者的悉心审阅,反复修改完成的。它不仅有助于我们了解水稻雄性不育系、恢复系的亲缘关系,而且有助于我们分析杂交亲本对后代相关性状(包括米质)的影响,对于指导选育优质高产杂交组合有着十分重要的意义。我相信,该书的出版必将对我省乃至全国杂交水稻的教学、科研和生产产生极其深刻的影响。

王 生 铁

1994.8.26

目 录

绪 论	(1)
第一节 水稻栽培的重大意义	(1)
第二节 水稻的起源和传播	(1)
第三节 中国种植水稻的历史	(2)
第四节 农作物杂种优势的发现及其利用趋势	(2)
第五节 我国杂交水稻育种技术的重大突破和国际上的高度评价	(3)
第六节 党和政府重视科学技术的发展	(3)
第一章 水稻雄性不育现象的发展史简介	(5)
第一节 杂种优势的发现	(5)
第二节 水稻雄性不育现象的发现、研究与利用	(5)
第二章 水稻雄性不育类型的分类	(16)
第一节 中国科学家的分类研究	(16)
第二节 中国三系杂交水稻的研究	(17)
第三节 杂交水稻组合亲缘	(28)
第四节 国外三系杂交水稻研究近况	(32)
第五节 袁隆平等科学家成果表	(38)
第三章 孢子体不育遗传型雄性不育系	(60)
第一节 野败型(WA)雄性不育系	(60)
第二节 中国普通野生稻细胞质雄性不育系和保持系系谱	(72)
第三节 籼稻细胞质雄性不育系和保持系系谱	(99)
第四节 孢子体雄性不育恢复系系谱	(124)
第四章 配子体不育遗传型雄性不育系	(130)
第一节 滇一(TI)型雄性不育系和保持系系谱	(130)
第二节 B 型雄性不育系和保持系系谱	(136)
第三节 里德型、红莲型、田型、井型、塔型、马型、滇二型、丹型、辽型 9 个雄性不育系 和保持系系谱	(146)
第五章 外篇和附录	(161)
第一节 外篇:中间体不育遗传型雄性不育系和保持系系谱	(161)
第二节 附录一:红野型、滇三型等 10 个不育系、保持系、恢复系系谱	(170)
第三节 附录二:无型、阿(O)型、印型、油粘Ⅱ型、金海野型、宁 A 型、野栽型 7 个雄 性不育系和保持系系谱	(184)
第四节 附录三:梗 67、里勃 R、26 窄早、台 8—5、C57、IR36 等 7 个雄性不育恢复系 系谱	(190)
第六章 生产上应用的主要杂交水稻组合的特性	(195)

主要参考文献.....	(207)
后记.....	(215)

绪 论

第一节 水稻栽培的重大意义

水稻是人类栽培最古老最广泛的粮食作物,全世界人类有百分之六十以上是依靠稻米为主食,水稻是粮食作物中的主体,小麦、玉米、高粱、粟谷、豆类、薯类是其羽翼。

水稻是一种多型性植物,在世界地理上,稻作带分布较广,栽培区域遍及五大洲;野生稻变为栽培稻,是在长期自然选择和人工培育下,分化演变形成各种稻的类型和品种品系,水稻在各种农作物中是类型、品种及品系最多、分布最广的一种粮食作物。

当今世界五大洲的各个国家都是处在人口多土地少的情况下,粮食是人类生存必不可少的生活资料。全世界尚有 5 亿多的人口处在饥饿边缘,饥饿是人类最早最凶恶的敌人,早在 400 万年以前,它就袭击、威胁人类的生命安全,直到现在人类还念念不忘地害怕饥饿,这是人类面临的一个最严重问题。

美国人唐·帕尔伯格教授于 1988 年 11 月出版的《走向丰衣足食的世界》一书,介绍了世界 40 多位反饥饿英勇斗士,呼吁全世界人民,向饥饿作不屈不挠的斗争,引导人类走向丰衣足食的世界。一个食物丰足的世界即将要来临,未来的世界是一个更加美好的世界。

第二节 水稻的起源和传播

中国是个水稻生产古国,也是一个水稻生产大国,中国水稻生产已有 7000 多年的历史,中国种稻始祖,炎帝神农氏在太古时代(包括氏族公社的半坡氏族、河姆渡氏族),“因天时,相地宜,斲木为耜,揉木为耒,始教民艺五穀,而农事与焉。”这是中国种稻的发展时期,水稻栽培面积占世界水稻的 22.8%,稻米产量占世界总产量的 37.4%,世界上许多国家的水稻都是从中国而传入的,所以中国是这些国家水稻的祖国。宇野(1944 年):中亚及欧美稻作传自印度、日本稻作传自中国,南洋稻作传自马来。安藤广太郎(1951 年)和野口弥吉(1956 年):日本稻作在公元前 1~2 世纪从中国传入。康德尔(1984 年):印度稻作起源,在中国之后。丁颖认为全世界稻种栽培传播有三说:(1)中国系统:中国栽培稻约于公元前 1~2 世纪,向东传至日本,水稻栽培技术约在公元前 1000 年,由中国向南传播至菲律宾。语音考证,中国称稻为 Dau, Fau, Tau 或 Dao, Tao 和海南古称稻为耗或 Hao,云南傣族称稻为毫,闽南、广东称稻 Deu, Teu, 西南苗族称稻为 Tsu。越南称稻为 Gao, 泰国称稻为 Kao。(2)印度系统:约在公元前 10 世纪,由印度西经伊朗,传入巴比伦,后传至非洲和欧洲;在新大陆发现后,再传入美洲。语音考证,拉丁语 Oryza 非来源于印度语 Arishi,而是来源于中国宁波地方 Li—Zz, 或 Zz—Li, 再转南印度 Sall, 结果形成 Arishi, Oryza, Rice 等语音系。(3)南洋系统:在公元前 1084 年印度尼西亚的爪哇开始种稻(宇野 1944 年),各地稻作技术和稻的语音约于公元前 1000 年左右,由澳尼族从大陆南下所传播的,因而形成稻米(Padi)和稻谷(Bvas 或 Padi)的语音系。

第三节 中国种植水稻的历史

1950 年发现新石器时代遗址 30 多处,都有碳化稻谷、稻米、茎叶等遗物存在,如浙江余姚河姆渡和桐乡罗家角出土遗物,用 C^{14} 鉴定结果,两地种稻历史分别为距今 6950 ± 130 B. P 和 7040 ± 150 B. P,就相当于中国太古时代的炎帝神农氏时代(约公元前 2700 年)以前 2000 多年,证明那时在我国的钱塘江下游已有相当规模的水稻种植区域。(1)中国稻作的起源:中国栽培稻作的渊源,即渔业稻作农耕文化,以往有人认为中国农业起源于黄河流域,长江流域渔业稻作农耕文化晚于内陆畜牧粟作农耕文化。从现在新发掘的新石器时代证据证明长江流域渔业稻作文化,不晚于黄河流域,甚至还可能早些,考古学家吴维棠(1988 年)的两篇文献,分析新石器时代的稻谷分布、古地理、古气候、民族学和农学等资料,论证中国稻作农业起源于杭州湾两岸河姆渡和罗家角两处遗址,然后不断逐级扩展到全国各地,两处遗址分别鉴定出时间如前。所以认为杭州湾两岸及太湖平原,原来是中国最早的渔业稻作农耕文化的发源地,这是中国的原始农业,它从一开始就是与畜牧业紧密结合的生态农业。中国不仅有发达畜牧粟作农耕文化,而且还有同样发达的渔业稻作农耕文化,两相结合,将中国的史前农耕文化提早到距今 8000 年前,比泰国奴克塔遗址早 700 年,比巴基斯坦早 2200 年,比印度早 2400 年,比朝鲜早 4100 年,比日本早 4400 年,这样中国是世界上最古老的人工栽培稻区。(2)亚洲栽培稻的起源:据国际水稻所张德慈博士等认为,稻属起源于冈瓦纳古大陆,由于地理变迁古大陆断裂,从而独立地形成亚洲野生稻和非洲野生稻,两者按不同方向演化。亚洲多年野生稻主要沿南亚喜马拉雅山麓及其相连东南亚和南亚中国山脉演变进化成为一年生野生稻或一年多生野生稻,在喜马拉雅山麓直至恒河平原,在此广阔地带或边沿上,经过缅甸、泰国北部和老挝直到越南北部和中国南部、西部的许多地点,独立发展为一年生栽培稻。在南部热带亚热带地区,由于气候生态影响,向籼亚种方向发展,北到黄河流域发展成为温带粳亚种。这个幅员辽阔地带是亚洲栽培稻的起源地。

中国既然是个水稻生产大国和古国,加之有 960 万平方公里的土地面积,稻种资源多达 4~5 万多份,各种生态类型应有尽有,所以我们说,中国是个水稻资源丰富的国家。现在中国已育成 1600 多份常规品种和杂交水稻组合及不育系、恢复系。当前,国际水稻所已搜集水稻品种资源 8 万多份。

水稻是中国最重要的粮食作物,总面积、总产量和单位面积产量均居全国粮食作物首位,1986 年同 1949 年相比,总产量增长 2.54 倍,单产增长 1.83 倍。

第四节 农作物杂种优势的发现及其利用趋势

英国的达尔文 1859 年编著的《物种起源》一书,发现多种农作物有杂种优势,认为利用杂种优势是一项切实可行的增产措施。他发现植物有雄性不育现象,存在于 30 个科、52 个属、57 个种中。同时,发现在许多品种内不同亲本的杂种一代具有较大的性状差异,得出异花授粉对后代有益,自花授粉对后代有害,将农作物杂交有益归结为亲本性因素某种程度的分化,结论为“杂种优势。”我们认为达尔文是杂种优势理论的奠基人,也是发现雄性不育现象的始祖。

当今世界公认达尔文的杂种优势是一伟大的科学发现,世界上的农业科学家经 130 多年的精心研究,已开展 26 种粮食、饲料、蔬菜等农作物杂种优势利用。为服务生产,中国成功地利

用水稻杂种优势,在世界上影响是最大的,也是最深的。五大洲的种稻国家都先后开展水稻杂种优势利用研究,所以我们对水稻雄性不育现象溯源、发展、回顾及其研究,在遗传育种学理论和实践上都具有十分重要的意义。

1969年据不完全统计,已有22个科、51个属、153个种,包括玉米、高粱、大麦、小麦、黑麦、油菜、水稻等11种大田农作物和饲料、蔬菜等16种作物,都在利用杂种优势。

第五节 我国杂交水稻育种技术的重大突破 和国际上的高度评价

在袁隆平教授指导下,中国的科学家们经12年的辛勤努力,终于为中国人和人类找到了一个消灭饥饿的良方——杂交水稻。1974年在世界上首次利用水稻杂种的第一个国家,就是中国。

三系杂交水稻是中国水稻生产上的一项重大技术改革,成为人类在水稻生产上的一项有效增产的新途径。

美国的唐·帕尔伯格教授说:袁隆平教授正引导我们走向一个营养充足的世界,中国农业科学家们用12年的时间(从1964年~1975年)对人类作出了杰出的贡献,使中国三系杂交水稻的科研和生产居于世界领先地位。

1980年3月和1981年6月,中美两国先后在北京签订《杂交水稻综合技术转让合同》,我国第一项农业技术转让给了美国的园环和卡捷尔两公司。

1986年10月,在首届杂交水稻国际学术讨论会上,称中国三系杂交水稻的推广是第二次绿色革命,这场在中国广大田野上有亿万农民参加举世瞩目的水稻杂种优势利用创举,在世界农业发展史上是空前的,所以中国政府在1981年给这项成果颁发了国家级特等发明奖,以奖励袁隆平和他的合作者们。

中国是从1964年开始研究杂交水稻,1973年实现三系配套,1974年选育出强优组合,1975年制定一套完整制种技术,1976年就开始示范试验和大规模应用推广。从1976年至1989年的14年间,杂交水稻累计种植面积达14亿亩,共增产稻谷70亿吨(Mt)。1989年全国种植面积达1.98395亿亩,1990年达2.2688亿亩,约占全国水稻种植面积的42.6%,每亩单产比常规稻增产75公斤。

第六节 党和政府重视科学技术的发展

国际水稻所所长斯瓦米纳森博士说过,由于水稻是自花授粉作物,以前没有人认为它会有杂种优势,但中国人民做出了有力的回答,为解决世界粮食问题作出了贡献;世人认为12亿人口的中国,吃饭问题是个难于解决的大问题,而中国人用三系杂交水稻解决了,这是一项奇迹。

中国在占世界七分之一的耕地面积上,解决了占世界五分之一的人口温饱问题,这是当今举世瞩目的伟大成就。

党中央国务院发出了“依靠科学技术,振兴我国农业”的指示,中国杂交水稻研究又瞄准了新的目标。袁隆平教授说:“中国杂交水稻分为三个阶段:第一阶段是目前大面积推广的三系杂交水稻;第二阶段是两系亚种间杂交水稻;第三阶段是杂种优势被固定了的一系杂交水稻。”

为了广大的生产、科研、教学人员的需要,根据我国袁隆平、朱英国、王培田等专家教授对水稻雄性不育类型的研究,有核置换类型 2—37 种、细胞质来源 10—60 个、核置换父本 14—71 个,初步划为孢子体不育、配子体不育和中间不育(不确切的划分),特编著一本《三系杂交水稻系谱及应用》一书,献给有关的读者。

第一章 水稻雄性不育现象的发展史简介

第一节 杂种优势的发现

植物雄性不育现象的发现

自达尔文(Charles Robert Darwin)1859年10月出版的《物种起源》一书论述过植物雄性不育现象以来,到1969年的不完全统计,已在22个科、51个属、153个种发现过雄性不育现象,说明雄性不育现象在植物花粉发育中是普遍存在的。达尔文是发现农作物雄性不育的始祖,也是杂种优势理论的奠基人。他用10年的时间(1866年~1876年),搜集植物界异花授粉和自花授粉的大量事实,计30个科、152个属、57个种及许多品种内不同植物亲本及其杂种一代的许多性状差异,得出“异花授粉”对后代是有益的,自花授粉对后代是有害的结论,把杂交有益归结为“亲本性因素某种程度的分化”,结论为“杂种优势”(Heterosis),也是不同有机体杂交后的结果。

第二节 水稻雄性不育现象的发现、研究与利用

一、水稻雄性不育的启蒙(1917~1960)

1917年日本人奇尾和1923年近藤小野发现水稻雄性不育现象。

1926年中国人赵连芳首次用剪颖去雄杂交,为开展人工杂交水稻的第一人。

1926年中国人丁颖,利用野生稻与栽培稻自然杂交,经7年后,于1933年育成杂交新品种,定为中山1号。

1926年美国琼斯(Jones),在加利福尼亚州,利用水稻雄性不育性配制的四个杂种组合,其株高和分蘖有优势,增产优势达69%以上,产量均超过亲本。

1927年日本人石川在水稻中找到基因型雄性不育株。

1928年日本研究了用日本稻与台湾稻杂交的不育性,如大稻(日本)×乌尖(台湾), F_1 有55.22%为半不育;神力(日本)×乌尖(台湾), F_1 有94.72%为高不育,而大稻×乌尖的 F_1 不育性不稳定。

1930年特托(Kato),对杂种不育性,将栽培稻分为籼稻和粳稻二个亚种。

1935年罗马的努加研究水稻雄性不育。

1947年美国希尔斯(Sears),将雄性不育遗传分为三类:①细胞质雄性不育,一般品种是它的保持系,难找恢复系,如提型(T)小麦不育系;②细胞核雄性不育,一般品种是它的恢复系,难找保持系,如淮型(V)小麦不育系和湖南安江农校在胜利籼自然变异雄性不育株;③细胞质-核互作型雄性不育,易找保持系和恢复系,如高粱3197A,一般品种是它的保持系和恢复系,易于三系配套。

1985年日本人按栽培稻的粘性大小、芒的有无、粒形颜色等划分为39个变种,其中把具

有普通粒形或大粒无芒水稻,划分为三类,即谷粒赤黄色为 Var. Italica AL;谷粒红或暗红色为 Var. Jaramiea KCHE;谷粒黑褐色为 Var. Paragua Yensis HCHE;由于无日本稻,1894 年增加谷粒黄色为 Var. Japonica INAG。

1951 年将杂种不育的原因区分为基因不育性和染色体不育性两类,而基因不育性是由于双亲基因不协调,使生殖器官退化;染色体不育性是由于双亲染色体结构上有差异,使 F_1 (杂种)在减数分裂时,不能正常配对而造成不育。

1952 年日本人松尾根据形态和杂交 F_1 可育性表现,将世界栽培稻划为 A、B、C 三个类型:①A 型品种:谷粒短而宽的粳稻,主要分布在中国北方及日本;②B 型品种:谷粒长而宽的籼稻,主要分布印度尼西亚的爪哇;③C 型品种:谷粒长而窄的籼稻主要分布印度及中国南方。

1958 年美国用粳粳杂交,育成“皮尔科斯”雄性不育系;还用非洲光身稻(*O. Glaberrima* Stend)为细胞质亲本,以粳稻为核亲本,育成三个粳粳杂交的“光型”雄性不育系。

1958 年日本人将杂种不育性分为单倍体不育性和二倍体不育性。

1958 年国际水稻所从籼稻品种杂交后代中发现雄性不育。

1958 年日本人 Lkatsus and Mizushima 在比较栽培稻(*Oryza Sativa*) $\times$ 野生稻(*Oryza Spontanea*)的正反交中,产生 F_1 群体时,当野生稻供给的细胞质(日本),减少结实率,其杂种含野生稻细胞质及栽培稻细胞质花粉,回交二代后,产生约 90% 不育,再用野生稻细胞质回交含栽培稻细胞质花粉,产生全不育 F_1 。

1958 年日本九州大学新城长有用印度籼稻品种包罗 2 号细胞质,转移到日本稻中后产生雄性不育。

1958 年~1959 年和 1963 年,日本东北大学胜尾清和水岛用中国红芒野生稻(*Oryza Sativa* L. F. Spontamen)为母本,连续用粳稻藤坂 5 号回交,育成红芒野生稻细胞质藤坂 5 号雄性不育系,但有部分自交结实。

1960 年~1962 年,日本农林水产省中国农业试验场北村莫一(Vitamuea)将籼稻抗病性引入粳稻,用 10 年杂交试验,得出结论:①用特一特普(Te-Tep),即印度支那籼稻 $\times$ 农林 6 号(日本粳稻)。塔杜康(Taducam),即菲律宾籼稻 $\times$ 农林 6 号,卢隆(印度支那籼稻) $\times$ 农林 6 号的三个组合中,产生不育株,胚囊和花粉正常,花药不开裂,这种细胞质定名为 T 型;②用观音籼(Kannosen),即中国籼稻 $\times$ 农林 8 号的组合,产生不育株,胚囊正常,花粉败育,这细胞质定名为 K 型;③马威-B₁₁(Mawi-B₁₁),即斯里兰卡籼稻 $\times$ 农林 8 号的组合,产生不育株,花粉开裂严重,这细胞质定名为 M 型。

二、水稻雄性不育研究的早期(1961~1970)

1960 年~1967 年日本用粳稻品种与中国野生稻和缅甸首稻(Head Rice)杂交,获得雄性不育株,花粉能染色,可见带双核或三核的花粉粒,是败育的,直到 1972 年未找到恢复系。

1963 年日本人 Y. Watanabe 等用栽培稻(*Oryza Sativa* L. 与药用野生稻 *O. Officinalis*)、小粒野生稻、阔叶野生稻(*O. Latifolia*)、澳洲野生稻(*O. Australiensis*)等的种间杂交,发现不育性的产生与染色体来源有关,栽培稻染色体组为 AA,药用稻的为 CC,澳洲稻的为 EE,小粒稻的为 BBCC,阔叶稻的为 CCDD;前三种是二倍体,后二者是四倍体,A. B. C. D. 各自代表不同组合,二个染色体,实验证明,杂交后使染色体加倍,所得双二倍体 AA、CC、AA、BB、CC、AA、CC、DD,都是雄性不育,雌蕊不发育或退化。但 EE、BB、CC,有 20%—30% 的可育花粉及 10%—15% 结实率,由于它与 AA、BB、CC 这时染色体不同,因而认为 A 与 C,这两组的相互作用是造成不育的原因。以药用稻为母本,以 X 栽培稻为父本,得到二倍体 CC、AA,也是雄性

不育,我们认为栽培稻细胞质与雄性无关,实际上核质关系是很复杂的,结论有待研究。

1963年朱耀恩(Chu Yaoen)在国外用稻属栽培稻(*Section Sativa*)的4个品种进行研究,栽培稻(*O. Sativa*)、光亮野生稻(*O. Glaberrima*)、非洲多年生野生稻(*O. Perennis*)、短舌野生稻(*O. Breviligulata*)、非洲稻(多年生)分布最广,类型最多,可分为亚洲、非洲、美洲、大洋洲四大地理亚种(按这个种即一般认为普通野生稻(*O. Sativa F. Spontanea*)),但分类学家,仍有分歧意见,他发现:①非洲稻(多年生)型与其他种及类型杂交困难, F_1 种子不易发芽;②短叶舌稻与光亮稻杂交, F_1 生长很弱;③以上的种间杂交, F_1 均出现不同程度的花粉不育,而胚囊不正常。这说明雄性不育,起源于遗传远缘异质的植物,杂交后代产生生理和代谢紊乱影响,结实力下降,重则不能发芽,或难于成活,如造成生殖细胞败育,但大孢子和雄配子体,又比小孢子和雄配子体的抗逆能力更强,原因需待研究。

1964年中国湖南安江农校教师袁隆平在胜利籼品种中发现一自然变异不育株,用南广粘等多次杂交,难于找到保持系;后在三亚市红星农场水沟野生稻群中发现了一株雄性不育株,从而育成野败型雄性不育系奠定了基础,经过9年攻关,在全国14省、市、自治区的协作下,终于于1973年实现籼型三系配套,三系杂交水稻 F_1 首次在上世界上应用于生产。

1966年日本人新城长有用印度籼稻辛索拉包罗Ⅰ(*Chinsurah Boro I*)为母本×台中65号(台湾梗稻)为父本,经核置换育成台中65雄性不育系,称为B型或BT型,它的特性是核-质互作型雄性不育遗传型,以包罗细胞质台中65号作保持系和15个国家的153个品种具有不育细胞质和恢复的细胞核,这些地方的夏稻(*Aman*)和秋稻(*Aus*),以及其他国家水稻品种,未发现有不育细胞质,如印度和孟加拉的春稻品种(*Chinsurah Boro I*, *Assam*, *Bhutur*, *Tepa*)等四个品种,均有一个有效恢复基因,即与包罗Ⅰ(*Boro I*)一样的雄性不育细胞质,而梗稻品种的细胞质几乎是相同的,没发现能够使栽培稻产生雄性不育的细胞质,所以现在未见利用梗稻细胞质进行核置换,得到不育材料的研究报道。

1966年日本胜尾用中国野生稻(*O. Sativa L. F. Spontanea*)、印度野生稻(*O. Sativa Fatua*)作母本,和许多栽培稻品种进行杂交和回交,证明野生稻细胞质和栽培稻细胞核之间,经核置换可产生不育性,经回交进行核置换,野生稻为母本结合的后代,不育性逐渐提高;栽培稻为母本的组合后代,不育性逐渐下降或者消失。

1966年日本用中国野生稻×藤坂5号,并多次回交的后代株系,自交结实为零,反之藤坂5号×中国野生稻,多次回交后育性基本恢复正常。这说明不育原因是中国野生稻细胞质与藤坂5号细胞核之间的特殊作用,造成核质互作型雄性不育。1967年国际水稻所从菲律宾人阿斯瓦尔选育的雄性不育系群中筛选出二个雄性不育系D320(B581A6—545/2×81B—25),不育花粉达90%以上,回交二代,1972年定名为菲一型A。另D388(IR400—28—45×Pamkhari203,即盘壳哈逊203),套袋结实率5%,不套袋的5%—15%,回交二代,1972年定名为菲二型A;可用盘壳哈逊203保持,用皮泰(*Peta*)恢复。

1968年日本农林省技术研究室度边好郎,以里德稻(缅甸籼稻)×藤坂5号(日本梗稻),并多代回交,育成里德稻细胞质藤坂5号不育系,测得福山为恢复系,配制 F_1 的结实率达85%,优势不强。

1969年美国伊瑞克逊(J. R. Erickson),用白壳(*Biro—Co*)即台湾籼为母本,与卡罗柔(*Caloro*)、卡尔罗斯(*Colrose*)和科卢(*Colusa*,即加利福尼亚洲梗稻)等杂交, F_1 几乎不育,反之与白壳杂交,其 F_1 有50%结实。

1969年国际水稻所用皮泰(*Peta—籼稻*)/4皮泰细胞质,选育D383雄性不育系,该不育系

用皮泰/4×台中本地一号,选育一品系 IR400-4-5,和 D203 杂交,选得皮泰可恢复。

1969 年国际水稻所在 65 个籼稻×籼稻杂种的细胞学研究中发现有 5%—46.7%,平均 21.3% 的小孢子发生在粗线期中松散配对现象,但亲本品种也有这种现象,其频率为 2.9%—52.1%,平均 20%。

1969 年美国加利福尼亚大学伊瑞克逊(J. R. Erickson)以白壳(Biro-Co,即台湾籼稻)和光身稻(O. Glaberrima Stends)为母本,分别与卡尔罗斯(Calrose)、卡罗柔(Caloro),科卢(Colusa)杂交,发现白壳和光身稻均有导致卡尔罗斯、卡罗柔、科卢雄性不育的细胞质。

1969 年美国伊瑞克逊又用白壳为母本与卡罗柔、卡尔罗斯、科卢杂交, F_1 几乎全不育,以后用它们回交,获得高不育后代 B_4F_1 ,套袋自交的结实为 0%—4%,平均为 1.2%;再用非洲稻的三个品系 PI23853、PI231195、PI269630,与科卢、卡罗柔斯(Earlose)杂交,也获得雄性不育系, B_4F_1 套袋自交,结实为 0%—5%,平均为 1.2%,1970 年尚未找得恢复系。又据加州大学,在 1972 年用台中本地 1 号与 Calaody(2)杂交,取得雄性不育株。

1970 年南朝鲜用中国野生稻与藤坡 5 号回交,育成雄性不育系,不育率在 98%。

1970 年苏联在杂种群体中也选也雄性不育株。

三、水稻雄性不育研究的发展(1971~1980)

1971 年麦克纳唐(D. T. Medonald)用 5 个水稻品种种间杂交,测 F_1 总光合率,发现在最大的光照 30℃—40℃,最优杂交组合库鲁(Kulu)×台中本地 1 号,比高产亲本的光合能力高 44%,库鲁×贝利派特那(Belle Patna),比高产亲本高 41%,由于杂种分蘖旺盛,光合面积较大,因而制造有机物质和同化力较强。

1971 年国际水稻所菲律宾阿斯瓦尔发现台中本地 1 号×P203(盘壳哈逊 203),回交 4 次,花粉不育率达 91.1%,30 株后代,花粉不育率平均为 98.9%;反交以 P203×台中本地 1 号,则花粉基本正常,不育率为 8.1%—11.4%,平均为 4.9%。

1972 年美国伊瑞克逊(J. R. Erickson)已育成水稻雄性不育系 BC 型,母本为白壳(Biro-Co 籼稻),父本为卡罗柔(Caloro 粳稻), B_2F_1 自交结实率为 0%—1%。

1972 年美国伊瑞克逊用光身稻(西非)(O. Glaberrima)×白壳为母本,卡尔罗斯(粳稻)为父本, B_2F_1 自交结实为 0%—5%,而育成 G 型 A。

1972 年印度中央农业实验研究所的斯瓦明纳逊(M. S. Swaminthan)用非洲稻萨科提拉—55(Sakotir—55)×AC5653(籼)杂交,选育出雄性不育系,称为 Sa 型 A,不育度达 70%以上, B_1F_1 自交结实率为 0.25%,巴斯马蹄 370(Basmati370),对它恢复,已回交二代。

又用加牙(Jaya)×S317 的 F_1 获得结实率仅 2.4% 和 IR28×C435 的 F_1 全不育,雄性不育的减数分裂是正常的。

1972 年美国卡那汉(H. L. Carnahem)和伊瑞克逊(J. R. Erickson),用白壳为母本与卡罗柔等杂交, F_1 不育,19 个组合的 F_1 中,有 8 个的产量超过高产亲本的 22%—110%,增产原因,主要为穗粒数增多,再用卡罗柔回交,不育率逐渐增加,反交的 F_1 结实率接近 50%,属核质互作型。 B_1F_1 的白壳雄性不育系,结实率为 0%—4%,天然异交结实率平均为 16.2%,父本卡罗柔等,分别为 74.5% 和 91.6%。又利用光身稻(Oryza Glaberrima)为母本,与卡罗柔等杂交, F_1 不育, B_1F_1 变为雄性不育系,套袋自交,结实率为 0%—5%,天然异交结实率平均为 24%。

1972 年印度斯瓦明纳逊用西非稻卢科提拉—55,配制 14 个组合, F_1 中的 14 个穗数,均超过双亲,9 个穗粒数超过双亲,4 个千粒重超过双亲。

1972 年国际水稻所福马尼(S. S. Virmani)博士选育 P203(Pamkharth203)雄性不育系,它

是高秆品种,但天然异交结实率极低,因而制种信心不足,停止杂交水稻研究达8年,而中国杂交水稻的育成,杂种优势效益大,对他是个很大的鼓舞。

1973年罗特杰(J. N. Rutger)等以30×30厘米行株距做大田试验,结果1组16个 F_1 比亲本平均增产19%,2组9个 F_1 ,比亲本平均增产35%,3组16个 F_1 ,比亲本平均增产36%,总计41次试验中,只有10个比各区高产亲本增产显著,只有2个比最好的CK品种显著增产,增产效果主要来自每穗粒数增多和每株穗数略有增加。但在15×15厘米株行距条件,杂种优势不易表现出来,4个 F_1 的平均产量不比亲本平均产量显著增产,他们认为在美国通常的直播条件下,水稻杂种优势还不能应用于生产,加之杂交制种有诸多困难,故对杂交水稻在美国推广抱有怀疑态度。

1973年日本琉球大学农学系部村山盛一对不同来源水稻品种进行品种间杂交,配制三个组合,在单本插秧下,研究杂种产量优势,表现三个组合中有28个组合的产量高于双亲,其中一个组合产量超过双亲中高产亲本的较好亲本,一个组合产量超过双亲中高产亲本的50%,超过所有亲本中最高亲本产量的20%,在各产量因素中,每穗粒数的优势最高,每株穗数的优势次之,千粒重的优势更低。一些杂种产量和每穗粒数相关系数为0.757,每株穗数相关系数为0.619,千粒重优势相关系数为0.462,产量增加百分数和每株穗数千粒重,增加百分数之和相关系数为0.873,这说明杂种优势主要是每穗粒数的增加,其次为有效穗数增加,因而产量增加。

1973年朱耀恩和新成长有用辛索拉包罗Ⅱ(Chsaurah BoroⅡ)与台中65号杂交, B_6F_1 即B型雄性不育系的材料(不育株),花粉败育发生在单核期,而减数分裂与四分体形成过程中,正常不育花粉中无淀粉积累,蔗糖与转化酶含量在可育株中最高,半育株居中,不育株最低。小孢子单核期前,淀粉酶在不育株中,比正常植株中高。单核期后,其活性在有恢复基因的植株中减低,接近正常植株,认为雄性不育的细胞质提高淀粉活性,而恢复基因能使之降低。在各种类型不育系中,也看到花粉粒中淀粉不能正常积累的现象。应该注意,花粉败育的主要原因,还应当从小孢子形成的整个代谢生理中,研究碳水化合物氨基酸、核酸的相互关系,弄清雄性不育的根本原因。

1976年村山盛一对不同来源水稻品种中进行品种间杂交,配制78个组合杂种在单本插植下有60个组合产量超过高产亲本,其中14个组合差异显著,其亲本之一用外国品种,比全部用日本稻的 F_1 杂种表现出明显的杂种优势。在各种产量因子中,每穗粒数优势最高,次为每株穗数,杂种产量和每穗粒数相关数为0.462;他认为若能找出大量生产 F_1 杂种种子的经济有效方法和杂种优势,可能在生产实践上应用。

1978年国际水稻所所长布来迪(N. C. Brady)亲自来中国参观杂交水稻,并邀请中国专家到国际水稻所讲学,受到该所专家和各国学者极大重视,之后,立即恢复该所的杂交水稻研究。

1979年国际水稻所从热带农业国际所调回福马尼(S. S. Virmani)博士与该所植物育种系主任库希(G. S. Khush)博士合作,重新开始他们在70年代初期的杂交水稻工作,并着手引进中国和美国育成的22个胞质不育性材料进行测交转育,并开展某些基础理论研究,重点解决水稻杂种优势利用三大基本问题,即获得推广良种高产的杂种优势,三系配套和可行的杂种种子的生产。在一二年中,已初步获得成果,如对中国V20A、珍汕97A的研究,证明在中国选育野败型雄性不育系在热带地区同样表现出不育性稳定,异交结实率良好。在测交筛选新恢复系研究中,测得该所新选育品系IR583-162-1-2-3对V20A、珍汕97A有良好的恢复能力,杂种一代优势明显,IR583-162-1-2-3对稻瘟病、台叶枯病具有较高水平抗性,对各种主要病毒褐飞虱也具有抗性。同时还能抗旱,比IR24早熟5~7天,并具有似IR24的高产的株叶

型,表现比 IR36和 IR50高产。

1980年国际水稻所选配的威20A×IR54经四次重复小区测产,比 CKIR36及威优6号汕优2号增产1~2成多,虽比父本 IR54减产4%,但若以日产量比,杂种要比父本增产34%。该组合在旱季栽培,全生育期只99天,与威20A 相似,而 IR54全生育期124天,该组合鉴定对短光照有较强的敏感性,在中国华南有试种价值。

1980年美国将中国三系杂交水稻引入加利福尼亚州等处试验,平均亩产达1474.6~1566.3斤,比美国良种塔斯派尼特(Starbonnet)平均每亩558.7斤增产35.63%—37.84%。

1978年~1980年国际水稻所将11个细胞质雄性不育系即野败型4个、冈型2个、BT 型1个、台中本地1号(台湾),即盘克哈逊203型1个、普通野生稻细胞质型2个,即[ms519A(保持系为 Wx126-12-21)---40402即南朝鲜]和 Bjo—Co 白壳细胞质型[Calrose(卡尔罗斯)、Caloro(卡罗柔)、Coluse(科卢萨)],美国型1个,ESD7—3均有保持能力,也均能适应热带地区种植。

四、水稻雄性不育的利用(1981~1990)

1979年~1980年国际水稻所将中国汕优2号、汕优6号和威优6号等组合引入该所作鉴定试验,产量都比常规稻 IR36和 IR42的低,究其原因,这些组合易感染热带流行性病虫害。

1980年~1986年国际水稻所为使杂种一代及其亲本能否适应热带生态环境,经6年努力从400多组合中经试验及观察,有些组合产量超过了最佳对照品种20%—30%。如表1-1。

表1-1 1980~1986年国际水稻所杂交组合产量试验表

杂 交 组 合	年 份	产量(吨 /公顷)	为对照 产量%
雨 季			
IR11248-242-3/IR15323-4-2-1-3	1980	5.9	122
珍汕97A/IR13420-6-3-3-1	1981	6.2	123
珍汕97A/IR54	1982	4.4	113
IR46828A/IR54	1983	5.3	112
IR46828/IR54	1984	4.5	140
IR54752A/IR13419-113-1	1985	5.1	107
	平均	5.2	120
旱 季			
IET3257/IR2797-105-2-2-3	1981	10.4	132
IET3257/IR2797-105-2-2-3	1982	8.9	135
IET3257/IR42	1983	9.6	124
IR29799-17-3-1-1A/IR2797-125-3-2-2	1984	7.2	108
IR46828A/IR13524-21-3-3-3	1985	5.4	123
IR54754A/IR46R	1986	7.4	119
	平均	8.2	123
	总平均	6.7	122

1980年~1986年国际水稻所将威20A/IR54种在水田,单产为每公顷7.5吨,比最佳时照品种 IR36单产高1.1吨,增产15.60%。

1980年~1986年国际水稻所研究细胞质源问题,从改良水稻品种及优良品系中测交筛选优良保持系,经回交筛选适合热带条件的细胞质雄性不育系,现已选育7个雄性不育系(略)。

1. 选育新细胞质源:

发现非洲栽培稻(登记号:AC102726)是一个可与IR36的核基因进行互作的新雄性不育细胞质源,能培育为IR36遗传背景的雄性不育系。

2. 选育优良恢复系:

在所有品种及品系中发现,约有20%恢复系有较强的恢复力,如印度尼西亚的CR1009、RADHA、ADI36、Sadang、Sumeru及南朝鲜的Suweon287(水源287)、Mizyang54(密阳54)、Iri348(爱丽348)等八个雄性不育恢复系。

1980年~1986年中国三系杂交水稻制种技术为国际水稻所、印度尼西亚、南朝鲜等引入,并在当地进行了适应性研究。

1)自然异交:结实率在国际水稻所达43%,印度尼西亚达10%—25%,南朝鲜达2.2%—30%的新雄性不育。

2)制种单产:国际水稻所每公顷为1000~1578公斤,印度尼西亚每公顷600~1800公斤,南朝鲜每公顷750~1530公斤。菲律宾一家私营种子公司,正研究在热带的杂交水稻制种技术。

3)应用大田单产:杂交水稻与常规稻特别是与半矮改良水稻品种比较,每公顷可增产1吨左右,但需选育适合不同生态环境新三系,降低种子生产成本,其有效措施是:

①选育大柱头雄性不育系:大柱头雄性不育系具有短窄或横向生产剑叶的农艺性状,以提高异交结实率。

②利用分蘖力强的特性:将秧苗进行无性繁殖,扩大繁殖系数,降低用种量。

③用组织培养:增加个体,扩大繁殖系数,在最短期内加速提高种子数量,供应用户需要。

3. 米质:

从 F_1 收获 F_2 谷粒,其化学物理特性受遗传分离影响,国际水稻所Khush等研究认为, F_1 米质与亲本呈正相关,但外界环境条件因素也有,因此整精米率、粒型、外观、蒸煮特性呈中间状态,间或有达到或超过高值亲本。只要亲本选配得当,通过双亲米质性状互补,定能选育出优良米质组合。

4. 今后育种发展和急需解决的问题:

1)杂交稻的适应性范围;

2)杂交稻、常规稻栽培技术的共同性和特异性;

3)细胞质不育性和易感病虫害关系;

4)发展新质源应避免质源单一而引起流行性病虫害发生;

5)测定三系亲本米质特性,以期培育优异米质的 F_1 ;

6)杂交稻在天水田、旱地的经济效益;

7)杂交稻的肥料利用率;

8)推广杂交稻的社会效益和经济效益。

1980年~1986年印度尼西亚、印度、南朝鲜等用汕优2号、汕优6号、威优6号等组合试验均获得和国际水稻所相似结果,从本国优良品种或品系中鉴定出雄性不育保持系,回交转育至 $B_2F_1-B_4F_1$,获得较稳定雄性不育系。

1980年~1986年日本重视杂交水稻,1981年订50年规划,将杂交水稻列为重点项目,经6年实践应用,选配几百个组合,筛选有希望应用 F_1 ,北陆农业试验场于1985年申请登记北陆杂1