

Zajiao Shuidao Yuzhong

Cong Sanxi Liangxi dao Yixi

杂交水稻育种

从三系、两系到一系

孙宗修 程式华 主编



中国农业科技出版社

杂 交 水 稻 育 种

从三系、两系到一系

孙宗修 程式华主编

中,国农业科技出版社

(京)新登字 061 号

内 容 提 要

本书是我国第一本集杂交水稻育种三系法、两系法和一系法理论与实践于一体的科学理论著作。全书分六章,系统介绍了水稻杂种优势理论和雄性不育的机制,着重反映了我国在杂交水稻三系法和两系法科研与生产方面的新成果,对水稻无融合生殖的研究进展也有评述。内容广泛新颖,提出的问题中肯而深刻。可供从事农业科研、教学、生产及管理人员阅读、参考。

杂 交 水 稻 育 种 从三系、两系到一系

孙宗修 程式华主编

责任编辑: 厉葆初

中国农业科技出版社出版

(北京市海淀区白石桥路 30 号 邮政编码 100081)

浙江新华印刷厂印刷

开本 850×1168 毫米 1/32 印张: 9.5 字数: 264 千字

1994 年 10 月第一版 1994 年 12 月第一次印刷

印数: 1—2000 册 定价: 12.00 元
ISBN 7-80026-846-2/S·548

序

我国水稻生产的迅速发展,很大程度上是依靠了高产新品种的选育和推广。要培育高产或超高产的新品种,除了需要有丰富的种质资源外,还需要对育种技术进行更新;而育种技术的更新,又在一定程度上依赖于新的优异种质的发现。

我国水稻杂种优势利用的突破口就是野生稻败育株的发现,并以此为契机,首先实现籼型杂交稻“三系”配套。“三系”杂交稻的培育成功,为我国的粮食增产作出了重大贡献。生产实践表明,在相同条件下,“三系”杂交稻一般比普通品种增产 20% 左右。我国自 70 年代中期“三系”杂交稻培育成功并应用于生产以来,水稻亩产已大面积突破了 500 公斤大关。但是,进入 80 年代以后,“三系”杂交稻的产量出现了徘徊的局面,主要原因是受恢复基因限制,组配杂种 F_1 的双亲品种亲缘关系比较近,杂种优势的潜力有限。另一方面,三系法的育种程序和生产环节比较复杂,以致选育新组合的周期长,速度慢,种子成本高,不适应市场经济的需要。

袁隆平同志正是从我国的杂交水稻育种现实出发,提出他的杂交水稻育种的战略设想的,即在育种方法上,从利用胞质不育系的“三系法”到利用光(温)敏核不育系的“两系法”,进而到利用无融合生殖的“一系法”;在杂种优势利用水平上,从品种间杂种优势利用到亚种间杂种优势利用,发展到远缘杂种优势利用。袁隆平的杂交水稻育种战略设想受到了各方面的重视。

浙江省是我国的主要产稻省,人多田少,选育和推广水稻新品种和新组合尤为重要。杂交水稻自 1976 年汕优 6 号试种成功后发展很快,1978 年便达到了 245 万亩,1984 年已达 868 万亩,占当年晚稻面积的 41.9%。近年来新育成了一批高产优质的杂交稻组合应用于生产,为全国的水稻增产作出了贡献。如中国水

稻研究所和台州地区农科所共同育成的籼型杂交稻组合“汕优10号”目前已成为我国长江流域杂交晚稻的当家组合。

为了将我省杂交水稻研究推向新阶段,1988年12月,浙江省政府决定,由浙江省科委组织中国水稻研究所、浙江省农科院和浙江农业大学等单位实施籼粳亚种的杂种优势利用的研究,简称“8812”计划。5年来,在省府领导关心和支持下,“8812”计划在专家顾问组的指导下,采取了“三系”“两系”并进、实践理论兼顾的技术路线,使该项研究取得了突破性的进展。育成的协优413、汕优413、威优T2200和汕优210等4个亚种间组合已进入示范和生产试种阶段,达到了“8812”计划制订的选育比现行主栽杂交稻增产一成左右的产量指标。此外,为了改变我国现有杂交稻不育系胞质单一化和杂交稻组合米质欠佳的局面,新的不育胞质的开发和优质不育系的选育也取得了不小的进展。在基础理论方面,在国内首次提出“光敏雄性不育是一种复杂的光温生态现象”的全新的观点,光敏核不育水稻的光温反应研究1992年被国家科委列为我国具独创性和突破性的基础研究重大成果。在省科委的重视和支持下,还组织力量开展有关无融合生殖的研究。

《杂交水稻育种:从三系、两系到一系》一书的写作构思,正是在浙江省水稻杂种优势利用理论与实践取得重大突破的形势下形成的。参加编著的主要作者是在这方面取得重大成果的中青年科学工作者,全书不仅体现我省青年科技人员勇于创新、勇于实践的精神和严谨的科学态度,而且也凝聚着老一辈科学家对青年科技工作者关心和培养的成效。我相信,该书的出版,将有助于我省的杂交水稻育种走上积极、稳妥的轨道,并起到与全国同行交流的窗口作用。

陈 传 群

1993年11月1日

前 言

鉴于水稻无融合生殖在杂交水稻育种战略中的重要意义,1992年2月,中国水稻研究所孙宗修研究员向浙江省科委提交了在浙江省开展水稻无融合生殖的探索性研究的建议,受到了浙江省科委有关领导的重视。省科委副主任陈传群教授特地约见了孙宗修研究员,对此进行了广泛的讨论,并提出了一些重要意见。其中一项是组织人员撰写一本集杂交水稻育种三系、两系和一系法理论与实践于一体的专著,以对水稻杂种优势利用的研究成果作一系统总结,并使读者对杂交水稻育种的战略思想有一全面的认识。当时将这一专著暂定名为《杂交水稻从三系到一系》,并将写作任务下达中国水稻研究所。

中国水稻研究所是由国务院批准建设的“七五”期间国家大中型建设项目。近年来,遵循“立足浙江,面向全国,放眼世界”的办所方针,在水稻科研方面取得了一系列重大成果,尤其是一批青年科技人员脱颖而出,已成为水稻所科研的骨干力量。浙江省科委的专著写作任务下达后,即受到了所领导的重视,并迅速成立了由有关中、青年科技人员组成的写作班子承担这一任务。

全书的写作采取了分工合作的方针,先由主编制定写作大纲,组织全体写作人员进行认真的讨论,然后分工写作,最后由主编统稿、定稿。全书由孙宗修研究员和程式华副研究员负责主编。内容共分6章,各章的写作分工是:第一章《水稻杂种优势的理论》由罗利军及孙宗修执笔;第二章《水稻雄性不育机理》由吴建利及程式华执笔;第三章《三系法品种间杂交稻》由章善庆执笔;第四章《两系法杂交稻》由程式华执笔(其中化学杀雄一节由陶龙兴及孙宗修执笔);第五章《籼粳亚种间杂交稻》由程式华执笔;第六章《一系法杂交稻》由胡慧英及孙宗修执笔。每节的结语和每章结尾的展望一节统一由程式华撰写。

在本书的写作与出版过程中承蒙中国水稻研究所新老所长熊

振民研究员、闵绍楷研究员、应存山研究员和浙江省科委副主任陈传群教授及农医处许涵森、陶继轩副研究员的大力支持,厉葆初编审承担了本书的责任编辑,在此谨表衷心的感谢。

由于编著者的水平有限,书中难免有不完善和不严谨之处,还望各位同仁批评指正。

编 著 者

1994年6月

目 次

序 前言

第一章 水稻杂种优势的理论	(1)
1.1 杂种优势的概念与表现	(1)
1.1.1 杂种优势的概念	(1)
1.1.2 杂种优势的衡量指标	(2)
1.1.3 杂种优势的表现	(4)
1.1.4 杂种优势表现的组合间和性状间差异及相关性	(7)
1.1.5 结 语	(10)
1.2 杂种优势的遗传机理	(11)
1.2.1 细胞核内等位基因的相互作用	(12)
1.2.2 细胞核内非等位基因的相互作用	(14)
1.2.3 细胞核和细胞质的相互作用	(14)
1.2.4 结 语	(15)
1.3 杂种优势的生理生化基础及优势预测	(15)
1.3.1 同工酶	(15)
1.3.2 光合作用特性	(17)
1.3.3 呼吸作用和光呼吸	(18)
1.3.4 根系活力及吸肥特性	(19)
1.3.5 干物质积累、运转和分配	(20)
1.3.6 对逆境的抗性	(21)
1.3.7 杂种优势的预测方法	(22)
1.3.8 结 语	(25)
1.4 杂种优势利用的途径和方法	(25)
1.4.1 杂种优势利用的途径	(26)
1.4.2 杂种优势利用的方法	(27)
1.4.3 结 语	(29)

1.5 展 望	(29)
参考文献	(30)
第二章 水稻雄性不育机理	(35)
2.1 雄性不育系的外部形态和细胞学	(35)
2.1.1 稻的生长周期与花器结构	(35)
2.1.2 雄性不育系的形态特征	(36)
2.1.3 雄性不育的细胞学	(37)
2.1.4 结 语	(44)
2.2 雄性不育的分类	(44)
2.2.1 植物雄性不育分类概述	(44)
2.2.2 水稻雄性不育的分类	(46)
2.2.3 结 语	(48)
2.3 雄性不育的生理生化特征	(48)
2.3.1 物质运输和代谢	(48)
2.3.2 能量代谢	(49)
2.3.3 蛋白质	(50)
2.3.4 氨基酸含量	(52)
2.3.5 酶的活性	(53)
2.3.6 内源激素	(57)
2.3.7 质体基因和产物	(58)
2.3.8 核基因及其产物	(60)
2.3.9 结 语	(61)
2.4 雄性不育的遗传理论	(62)
2.4.1 三型学说	(62)
2.4.2 二型学说	(64)
2.4.3 多种核质基因对应性学说	(64)
2.4.4 通路学说	(64)
2.4.5 亲缘学说	(65)
2.4.6 Ca^{2+} -CaM 系统调控假说	(65)
2.4.7 生理调控假说	(68)
2.4.8 结 语	(68)

2.5 展望	(69)
参考文献	(70)
第三章 三系法品种间杂交稻	(76)
3.1 三系的研究及配套应用	(76)
3.1.1 三系选育的历史	(76)
3.1.2 杂交水稻的推广和效益	(78)
3.1.3 杂交水稻生产存在的问题及对策	(80)
3.1.4 结 语	(81)
3.2 水稻雄性不育系及保持系的选育	(82)
3.2.1 水稻雄性不育株的来源	(82)
3.2.2 水稻雄性不育株的育性鉴定	(82)
3.2.3 水稻雄性不育的主要类型	(83)
3.2.4 细胞质对杂种一代表现的影响	(85)
3.2.5 水稻雄性不育系及保持系选育标准	(86)
3.2.6 水稻三系之间的相互关系	(87)
3.2.7 水稻雄性不育系转育的基本方法	(88)
3.2.8 几个不同质源不育系的选育	(89)
3.2.9 结 语	(95)
3.3 水稻野败型恢复系的选育	(96)
3.3.1 野败型恢复基因的遗传	(96)
3.3.2 优良恢复系的标准	(98)
3.3.3 水稻恢复基因的分布	(98)
3.3.4 恢复系选育的方法	(99)
3.3.5 浙江省应用的几个主要恢复系	(101)
3.3.6 结 语	(102)
3.4 杂交水稻新组合	(103)
3.4.1 强优组合的选配原则	(103)
3.4.2 杂交水稻组合的命名方法	(104)
3.4.3 为浙江省粮食生产作出重大贡献的部分组合	(105)
3.4.4 部分强优势杂交组合	(105)
3.4.5 结 语	(111)

3.5 杂交水稻的主要栽培技术	(111)
3.5.1 因地制宜选择组合	(111)
3.5.2 培育分蘖壮秧	(112)
3.5.3 合理密植,确保足够有效穗	(113)
3.5.4 科学施肥	(116)
3.5.5 水分控调	(118)
3.5.6 结 语	(119)
3.6 杂交水稻的主要制种技术	(119)
3.6.1 花期相遇的标准	(120)
3.6.2 确定播种差期的方法	(120)
3.6.3 建立高产的群体结构	(124)
3.6.4 花期预测和调节	(125)
3.6.5 提高异交结实率	(129)
3.6.6 结 语	(130)
3.7 水稻三系的提纯复壮	(130)
3.7.1 三系混杂退化的表现和原因	(130)
3.7.2 三系提纯的方法和程序	(131)
3.7.3 三系提纯的主要技术环节	(135)
3.7.4 结 语	(136)
3.8 展 望	(137)
参考文献	(137)
第四章 两系法杂交稻	(140)
4.1 植物的光周期与光周期诱导不育现象	(140)
4.1.1 植物光敏色素的发现	(140)
4.1.2 水稻的光周期现象	(141)
4.1.3 光周期诱导植物雄性不育现象	(142)
4.1.4 结 语	(143)
4.2 光敏核不育水稻的发现及其意义	(143)
4.2.1 农垦 58S 的发现	(143)
4.2.2 农垦 58S 的基本特性	(143)
4.2.3 光敏核不育水稻发现的意义	(144)

4.2.4	具育性转换特性的核不育材料的命名变化	(145)
4.2.5	结 语	(146)
4.3	光敏核不育水稻的光温生态	(146)
4.3.1	光周期作用	(146)
4.3.2	温度效应及光温互作	(151)
4.3.3	特定温度下籼型光敏核不育水稻的光敏不育特性 ..	(155)
4.3.4	温度敏感期与敏感临界温度	(156)
4.3.5	营养生长期光温条件对育性转换的影响	(160)
4.3.6	光敏核不育水稻育性转换的光温作用模式	(162)
4.3.7	结 语	(163)
4.4	光敏核不育水稻不育性的遗传	(164)
4.4.1	光敏雄性不育的遗传类型	(164)
4.4.2	育性分离模式	(164)
4.4.3	光敏雄性不育基因的等位关系	(170)
4.4.4	光敏雄性不育基因的染色体定位	(171)
4.4.5	光敏不育性与发育感光性的遗传关系	(177)
4.4.6	结 语	(178)
4.5	两系法杂交稻的选育	(179)
4.5.1	光敏不育系的选育	(179)
4.5.2	光敏不育系的鉴定	(187)
4.5.3	两系法品种间杂交稻的选育	(189)
4.5.4	两系法杂交稻制种技术	(191)
4.5.5	光敏不育系的繁殖技术	(192)
4.5.6	光敏不育系的原种生产	(195)
4.5.7	结 语	(196)
4.6	化杀法两系杂交稻的研究	(197)
4.6.1	水稻化学杀雄剂的研制	(197)
4.6.2	主要化学杀雄剂的作用机理	(198)
4.6.3	化学杀雄法利用杂种优势的优越性	(202)
4.6.4	大面积应用化杀法制种的限制因素	(204)
4.6.5	化学杀雄制种的基本指标和技术要点	(206)

4.6.6 主要化杀杂交组合	(209)
4.6.7 结 语	(211)
4.7 展 望	(211)
参考文献	(212)
第五章 籼粳亚种间杂交稻	(220)
5.1 亚洲栽培稻类型的分化	(220)
5.1.1 类型分化	(220)
5.1.2 籼粳亚种的分类方法	(221)
5.1.3 结 语	(223)
5.2 广亲和性品种的筛选与鉴定	(224)
5.2.1 籼粳杂交亲和性现象	(224)
5.2.2 广亲和性品种的鉴定与筛选	(224)
5.2.3 结 语	(228)
5.3 广亲和性的遗传	(228)
5.3.1 籼粳杂种 F_1 不育的遗传理论	(228)
5.3.2 广亲和基因的遗传及基因定位	(229)
5.3.3 现有广亲和性品种的遗传分类	(234)
5.3.4 结 语	(235)
5.4 籼粳亚种间杂种优势的利用	(236)
5.4.1 籼粳杂种优势的间接利用	(236)
5.4.2 籼粳杂种 F_1 的直接利用	(237)
5.4.3 籼粳亚种间杂交稻生产利用的限制因素及其对策	(243)
5.4.4 结 语	(245)
5.5 展 望	(246)
参考文献	(246)
第六章 一系法杂交稻	(251)
6.1 无融合生殖概述	(251)
6.1.1 无融合生殖概念	(251)
6.1.2 无融合生殖的类型	(252)
6.1.3 环境条件对无融合生殖的影响	(256)
6.1.4 无融合生殖在进化中的地位	(258)

6.1.5 无融合生殖的遗传机制	(259)
6.1.6 结 语	(259)
6.2 水稻无融合生殖研究	(261)
6.2.1 无融合生殖在固定水稻杂种优势中的作用和必须 具备的条件	(261)
6.2.2 开展水稻无融合生殖研究的基本思路	(262)
6.2.3 获得水稻无融合生殖材料的途径	(264)
6.2.4 水稻无融合生殖研究的现状	(266)
6.2.5 结 语	(269)
6.3 展 望	(270)
参考文献	(270)
索 引	(275)

第一章 水稻杂种优势的理论

杂种优势是生物界普遍存在的一种现象。我国是世界上第一个成功地利用水稻杂种优势的国家。杂交水稻培育成功,标志着我国水稻育种事业在继 50 年代系统选育,60 年代矮化育种之后的又一次重大突破,开创了水稻生产的新局面,这是世界农业发展史上的一次伟大创举。本章着重介绍水稻杂种优势的基本概念和研究概况,杂种优势的遗传机理和生理生化基础以及水稻杂种优势利用的途径和方法。

1.1 杂种优势的概念与表现

1.1.1 杂种优势的概念

两个遗传组成不同的亲本杂交产生的杂种一代优于双亲的现象称为杂种优势。具体地讲,杂种 F_1 在生长势、生活力、繁殖率、抗逆性、适应性、产量和品质诸方面均比双亲优越。利用杂种一代这种超亲现象以获得更大的经济效益,称为杂种优势利用。

人类对杂种优势的认识和利用已有相当长的历史。早在 1500 年前,我国就有马和驴杂交产生的骡子在适劳役、耐粗饲等方面具有超亲优势的记载。公元 1673 年出版的《天工开物》一书,叙述了养蚕业利用杂种优势的事实。

农作物的杂种优势是 18 世纪中期德国学者 Kolreuter (1763) 在烟草中首次发现的。达尔文 (1866~1876) 在广泛研究了植物异花受精和自花受精的变异情况后第一次指出玉米具有杂种优势。Shull (1914) 注意到玉米自交衰退、杂交有利的现象,提出了杂种优势的概念,对于推动杂种优势的研究起了重要的作用。至 20 世纪中叶,玉米杂种优势在农业上得到大量利用,单位面积产量大幅度提高。

水稻的杂种优势研究始于 19 世纪。1926 年, Jones 首先提出了水稻具有杂种优势,引起了各国育种家的重视。1968 年日本新

城长友在育成了具有“钦苏拉包罗Ⅱ”细胞质的“台中 65”不育系后,实现了粳型杂交水稻的三系配套,遗憾的是未能在生产上利用。美国、印度、前苏联、菲律宾也相继开展了这项研究,但未完成三系配套。

1964年,我国袁隆平开始了杂交水稻的研究工作。1970年,李必湖在海南岛崖县普通野生稻自然群落中发现花粉败育型不育材料,利用这一材料育成了一系列的雄性不育系。1973年,我国成功地实现了籼型杂交水稻的三系配套,以后又实现了粳型三系配套,选育出的一批不同类型的杂交水稻组合在生产上大面积推广,普遍表现强大的杂种优势,比主栽常规品种增产 20%左右,产生了巨大的经济效益和社会效益。

1.1.2 杂种优势的衡量指标

杂种优势既是生物界中的普遍现象,又是一种复杂的生物现象,其表现形式是多种多样的,有正向优势,也有负向优势。杂种一代性状超过亲本时称为正向优势,低于亲本则称负向优势。由于人类的要求与植物本身的需求不完全相同,有些对植物来讲是正向的优势,对人类要求来讲,却是负向优势。

为了便于研究、评价和利用杂种优势,需要对杂种优势的大小进行测定。杂种优势可以从不同的角度进行评价,常用的杂种优势衡量指标有以下几种。

●平均优势(V%) 杂种第一代某一经济性状测定值偏离双亲平均值的比例:

$$V(\%) = \frac{F_1 - MP}{MP} \times 100\%$$

F_1 为杂种一代平均值,MP 代表双亲平均值,即 $MP = \frac{P_1 + P_2}{2}$, F_1 与平均数差异越大,优势越强。

●超亲优势(V%) 杂种一代某一经济性状值偏离最高亲本同一性状值的比例:

$$V(\%) = \frac{F_1 - HP}{HP} \times 100\%$$

F_1 为杂种一代平均值,HP 为高亲本值。

●竞争优势(对照优势, V%) 杂种一代某一经济性状值偏离对照品种或当地推广品种同一性状值的比例:

$$V(\%) = \frac{F_1 - CK}{CK} \times 100\%$$

F_1 为杂种一代平均值, CK 为对照品种值。

●相对优势

$$hp = \frac{F_1 - MP}{1/2(P_1 - P_2)}$$

F_1 为杂种一代平均值, P_1 、 P_2 为两亲本值, MP 为双亲平均值。

$hp=0$, 无显性(无优势); $hp=\pm 1$, 正、负向完全显性; $hp>1$, 正向超亲优势; $hp<-1$, 负向超亲优势; $1>hp>0$, 正向部分显性; $-1<hp<0$, 负向部分显性。

●优势指数

$$a_1 = \frac{F_1}{P_1} \quad a_2 = \frac{F_1}{P_2}$$

a_1 、 a_2 分别代表某一性状两亲的优势指数。优势指数高, 说明杂种优势大, 反之则优势小。 a_1 、 a_2 差异大时, 互补后杂种出现的杂种优势亦可能较大。

上述各种指标对分析杂种优势都有一定的价值, 但是要使杂种优势应用于大田生产, 不仅杂种一代要比其亲本具有优势, 更重要的是必须优于当地推广的良种(对照品种)。因此, 对竞争优势的衡量更具有育种意义。

杂种优势与双亲基因型的关系密切, 不同亲本配组 F_1 杂种优势强弱不同。Sprague 和 Tatun(1942)在对玉米的研究中首次提出了配合力的概念^[57]。配合力包括一般配合力和特殊配合力。前者是指一个纯合亲本在一系列杂交组合中性状的平均表现, 决定于基因型中的加性效应; 后者是指某一特定组合 F_1 实测值与其双亲一般配合力得到的预测值之差, 决定于基因型中的非加性效应。利用一般配合力高的亲本配组, 往往可获得特殊配合力高、杂种优势强的 F_1 代。Wu(1968)率先对水稻有关性状进行了配合力估测^[58]。此后, 国内外学者对不同的水稻品种类型进行了一系列