



杂交水稻学

袁隆平 主编

中国农业出版社

封面设计 胡金刚 田雨



ISBN 7-109-07929-5



9 787109 079298 >

ISBN 7-109-07929-5/S·5270

定价: 150.00 元

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

杂交水稻学

袁隆平 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

杂交水稻学/袁隆平主编. —北京: 中国农业出版社,
2002.11

ISBN 7-109-07929-5

I. 杂... II. 袁... III. ①水稻-杂交育种②杂交-
水稻-栽培 IV. S511

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2002) 第 072043 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 傅玉祥

责任编辑 朱朝伟 范 林 赵立山

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2002 年 11 月第 1 版 2002 年 11 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 31.5 插页: 2

字数: 730 千字 印数: 1~1 500 册

定价: 150.00 元

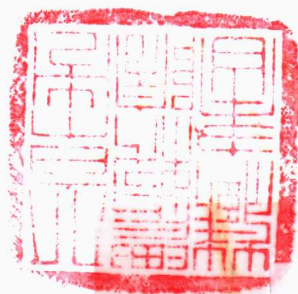
(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)



彩图一 杂交稻大面积制种 (王精敏摄)



彩图二 大面积杂交稻丰产田 (王精敏摄)



彩图三 第一个育成的杂交
稻组合：南优2号
(王精敏摄)



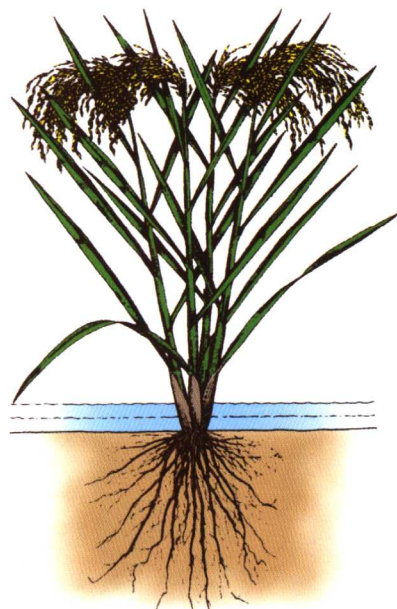
彩图四 香两优 68
(王精敏摄)



彩图五 两优培九
(王精敏摄)



彩图六 汕优 63 (王精敏摄)



彩图七 国际水稻研究所设计的新株型水稻



彩图八 广东省农业科学院
的超高产品种：特青



彩图十 重穗型杂交稻：
两优 681



彩图九 沈阳农业大学的超高产
直立穗品系：沈农 265



彩图十一 超高产植株
形态模式





彩图十二 培矮 64S



彩图十三 徐选 S



彩图十四 徐选 S/C105 (王精敏摄)

主 编 袁隆平

副 主 编 王三良

编写人员 (按姓氏笔画排序)

马国辉	王三良	王伟成	邓定武
朱运昌	刘爱民	李稳香	肖层林
邹应斌	武小金	周承恕	赵炳然
袁隆平	徐秋生	唐建初	唐秋澄
盛孝邦	廖伏明		

前 言

粮食是关系到国计民生的头等大事。杂交水稻自 1976 年大面积推广以来,到 2001 年已累计推广约 2.7 亿 hm^2 ,增产粮食近 4 亿 t。从 20 世纪 80 年代末开始,杂交水稻的年种植面积约占水稻总播种面积的一半,而产量则占水稻总产量的 58%,每年因杂交水稻技术增产的粮食可养活 7 000 多万人口,相当于一个人口较多的省份。由此可见,发展杂交水稻为保障我国的粮食安全作出了巨大的贡献。

杂交水稻技术是全国杂交水稻研究协作组广大科技工作者的智慧与劳动的结晶。为了推广普及这一技术,1986 年,我们编写了《杂交水稻育种栽培学》,较为全面地概括了当时的主要研究成果和应用技术。但是,现代科技迅猛发展,各项技术日新月异,杂交水稻也不例外。从 1986 年以来,我国已完成两系法杂交水稻研究,并在超级杂交稻研究方面取得重大突破,杂交水稻的分子育种也取得了重大进展。为此,重编一部新的杂交水稻专著是广大杂交水稻工作者的普遍要求。

《杂交水稻学》是一本能比较全面、比较系统地反映当前杂交水稻最新研究成果的科学著作。书中除了保存杂交水稻经典技术的一些精华部分以外,着重从理论和方法上阐述了两系法杂交水稻、超级杂交水稻、杂交水稻分子育种以及繁殖、制种、栽培方面的新技术。对广大农业科技工作者和农业院校的师生都有一定的参考价值。

本书由从事杂交水稻科研、生产和教学人员共同编写,涉及学科较多,可能在某些方面还不深入,而且由于我们的写作水平有限,难免有不足甚至错误之处,希望广大读者不吝批评指正。

本书的编写和出版得到了国家杂交水稻工程技术研究中心、湖南省农业科学院、湖南农业大学、湖南省农业厅和中国农业出版社的大力支持,同时,万宜珍女士作了不少具体事务性工作,在此一并致谢!

编 者

2002 年 7 月 10 日于长沙

目 录

前言

第 1 章 水稻杂种优势	1
1 杂种优势的概念	1
2 杂种优势的形态基础	6
3 杂种优势的生理生化基础	13
4 杂种优势的遗传基础	22
5 杂种优势利用的途径	34
第 2 章 水稻雄性不育性	38
1 水稻雄性不育性的分类	38
2 水稻雄性不育的细胞形态学	45
3 水稻雄性不育的生理生化特性	56
4 水稻雄性不育的遗传机理	65
第 3 章 水稻雄性不育系的选育	79
1 细胞质雄性不育资源	79
2 细胞质雄性不育系的选育	86
3 光温敏核不育资源	91
4 光温敏核不育系的选育	105
5 优良不育系简介	119
第 4 章 水稻雄性不育恢复系选育	128
1 水稻雄性不育恢复基因的遗传	128
2 恢复系选育	137
3 主要恢复系简介	150
第 5 章 品种间杂交水稻组合选育	155
1 杂交水稻育种程序	155
2 优良组合的选配原则	157
3 杂交水稻抗性组合的选育	159
4 优质米组合的选育原理与技术	162
5 品种间杂交水稻组合选育的发展与成就	170
第 6 章 水稻广亲和系和亚种间杂交组合的选育	180
1 水稻广亲和系的选育	180

2 水稻亚种间杂种优势及其组合的选配	192
第7章 超高产组合的选育	205
1 水稻理论上的产量潜力	205
2 超高产水稻的概念和指标	206
3 超高产水稻的形态模式	206
4 选育途径和方法	209
第8章 杂交水稻分子育种	214
1 基因工程	214
2 外源总 DNA 导入	219
3 分子标记辅助选择	223
第9章 亲本原种生产与繁殖	228
1 亲本的原种生产	228
2 亲本繁殖	237
第10章 三系法杂交水稻制种	246
1 亲本的异交特性	247
2 制种生态条件的选择	255
3 父母本花期相遇	256
4 父母本群体结构的建立	261
5 花期预测与调节	265
6 父母本异交态势的改良与人工辅助授粉	271
7 防杂保纯	276
第11章 两系法杂交水稻制种	280
1 两系法杂交水稻制种的生态条件要求与两个安全期	280
2 制种基地的选择与季节的安排	283
3 高产优质制种群体苗穗结构的建立	285
4 制种亲本异交态势的改良	288
5 稻粒黑粉病及稻曲病的防治	290
6 防杂保纯	292
第12章 种子检验	296
1 田间检验	296
2 室内检验	298
3 种植鉴定	302
4 人工气候室鉴定	304
5 杂交水稻种子质量定级	305
第13章 种子加工与贮藏	307
1 杂交水稻种子加工	307
2 种子贮藏	320
第14章 杂交水稻栽培研究概况	330

1 国内外研究概述	330
2 杂交水稻高产栽培理论与实践	332
3 杂交水稻高产栽培技术体系	339
第 15 章 杂交水稻的生态适应性	342
1 杂交水稻的气候生态适应性	342
2 杂交水稻的土壤生态适应性	347
3 杂交水稻种植的生态区划和布局	352
第 16 章 杂交水稻栽培生理	356
1 光合作用	356
2 杂交水稻的呼吸作用和光呼吸	361
3 矿质营养生理	365
4 杂交水稻根系活力特点	373
5 干物质积累、运转和分配	378
6 “源”“库”关系	380
第 17 章 杂交水稻的生长发育	392
1 稻株的器官建成	392
2 感光性、感温性及基本营养生长性	415
3 杂交水稻的生长发育时期	421
4 产量形成过程	429
第 18 章 双季杂交稻高产栽培	437
1 双季稻高产栽培技术的发展	437
2 双季杂交早稻高产栽培技术	439
3 杂交晚稻高产栽培技术	445
第 19 章 杂交中籼稻及一季杂交晚籼稻高产栽培	451
1 杂交中籼稻高产栽培	451
2 一季杂交晚籼稻高产栽培	459
第 20 章 杂交籼稻再生高产栽培	465
1 再生稻的种植区划	466
2 发展杂交水稻再生稻的意义	467
3 再生稻的生长发育特点	468
4 杂交稻再生产量构成特点	471
5 再生稻的高产栽培技术	473
第 21 章 杂交水稻超高产栽培途径及理想株型培植	481
1 超高产设想及其可行性	481
2 实现超高产的途径	482
3 株型的栽培调控	485

第 1 章 水稻杂种优势

1 杂种优势的概念

1.1 杂种优势现象

杂种优势 (Heterosis) 是指两个遗传性不同的亲本杂交产生的杂种一代, 在生长势、生活力、抗逆性、产量、品质等诸方面优于其双亲的现象。将杂种第一代这种超亲现象应用于农业生产, 以获得最大的经济效益, 称为杂种优势利用。

杂种优势现象, 早在 2 000 年以前, 中国古代观察到马、驴杂交产生骡子这一事实就已发现。20 世纪 20、30 年代, 美国采纳玉米遗传育种学家琼斯 (Jones.D, F, 1917) 的建议, 开展玉米双交种育种工作, 将杂交玉米推广面积达到全美玉米播种面积的 0.1% (约 3 800hm²), 开创了 (异花授粉) 植物杂种优势利用的先河。司蒂芬斯 (Sterphens, J.C.1954) 利用西非高粱和南非高粱杂交选育出高粱不育系 3197A, 并在莱特巴英 60 高粱品种中选育出恢复系, 利用“三系法”配制高粱杂交种在生产上应用, 为常异花授粉作物利用杂种优势开创了典范。1964 年袁隆平开始水稻杂种优势利用研究, 1973 年成功地实现了“三系配套”, 育成了南优 2 号等组合并在生产上推广应用。从而明确了除异花授粉作物和常异花授粉作物外, 自花授粉作物也有强大的杂种优势。

水稻杂种优势利用的研究始于 19 世纪。1926 年, 美国的琼斯 (Jones, J.W) 首先提出水稻具有杂种优势, 从而引起了各国育种家的重视。此后, 印度的克丹姆 (Kadem, B.S.1937)、马来西亚的布朗 (Broun, F.B.1953)、巴基斯坦的艾利姆 (Alim, A.1957)、日本的冈田子宽 (1958) 等都有过关于水稻杂种优势的研究报道。科学家对水稻杂种优势利用的研究, 首先是从不育系的选育开始的。1958 年, 日本东北大学的胜尾清用中国红芒野生稻与日本粳稻藤坂 5 号杂交, 经连续回交后, 育成了具有中国红芒野生稻细胞质的藤坂 5 号不育系。1966 年日本琉球大学的新城长友用印度春籼钦苏拉包罗 II 与中国粳稻台中 65 杂交, 经连续回交后, 育成了具有钦苏拉包罗 II 细胞质的台中 65 不育系。1968 年, 日本农业技术研究所的渡边用缅甸籼稻里德稻与日本粳稻藤坂 5 号杂交, 育成了具有缅甸里德稻细胞质的藤坂 5 号不育系。但是, 这些不育系均未能在生产上应用。1970 年, 袁隆平的助手李必湖和冯克珊从中国海南岛崖县普通野生稻群落中, 找到了花粉败育型不育材料。1972 年, 江西、湖南等省采用这一材料育成了珍汕 97、二九南 1 号等不育系及其保持系; 1973 年, 广西、湖南等省 (自治区) 用测交方法先后筛选出 IR24 强恢复系, 成功地实现了“三系”配套。从此, 自花授粉作物水稻杂种优势在生产上的利用成为现实。中国杂交水稻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。

1.2 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。

1.2.1 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：

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

式中 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。

1.2.2 超亲优势 (V%)

杂种一代某一经济性状偏离最高亲本同一性状值的比例：

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

式中 F_1 为杂种一代平均值， HP 为高亲本值。

1.2.3 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：

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

式中 F_1 为杂种一代平均值， CK 为对照品种值。

1.2.4 相对优势

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

式中 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。

1.2.5 优势指数

$$a_1 = \frac{F_1}{P_1} \quad a_2 = \frac{F_2}{P_2}$$

式中 a_1 、 a_2 分别代表某一性状两亲本的优势指数。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 Tatum (1942) 在对玉米的研究中首次提出了配合力的概念。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。此后,国内外学者对不同的水稻品种类型进行了一系列的配合力研究,对水稻杂种优势利用和常规杂交育种选择亲本均具有一定的指导作用。

1.3 杂种优势的表现

杂交水稻在许多性状上存在明显优势。在外部形态、内部结构和生理等方面均有显著表现。从经济性状上分析,杂种一代的优势主要表现在营养优势、生殖优势、抗性优势和品质优势等方面。

1.3.1 营养优势

杂种一代生长势旺盛,营养优势强。杂交水稻和常规水稻相比,其营养优势主要有如下几种表现:

1.3.1.1 种子发芽快,分蘖发生早,分蘖力强 湖南农学院测定南优2号及其亲本种子发芽速度,以南优2号最快,不育系最慢。上海植物生理研究所观察表明,南优2号、南优6号作一季稻栽培,在播后12d就开始分蘖,比父本提早6~8d。广西农业科学院调查南优2号、保持系二九南1号、恢复系IR24和对照品种广选3号在相同条件下的最高苗数,南优2号达28.25万,比其余三个品种增加1.9万~8.3万。

1.3.1.2 根系发达,分布广,扎根深,吸肥能力强 据湖南省农业科学院和上海植物生理研究所测定,南优2号与亲本及常规良种相比,在发根数和根重方面都有明显优势。武汉大学对4个杂交水稻及其亲本进行根系生长、呼吸代谢特点的研究,发现4个组合的根系重量、体积具有超亲优势,抽穗至灌浆期根系蛋白质的含量出现一个峰值,杂种根系在长度、直径、侧根及表层根发生上兼有双亲特征,杂种比亲本生长量高。

1.3.1.3 植株较高,茎秆粗壮,抗倒性强 杂交水稻的株高普遍具有明显的杂种优势,江西省农业科学院对29个杂交水稻组合进行了测定,结果27个组合表现正向杂种优势。广西农业科学院分析了汕优2号和常规品种包选2号的茎秆性状,发现汕优2号从第1节间至第6节间粗及壁厚均大于包选2号,表现明显的优势。

1.3.1.4 单株绿叶多,叶片厚,冠层叶面积大 这些特征为制造较多光合产物提供了有利条件。据武汉大学(1977)测定,南优1号在抽穗期和成熟期单株叶面积分别为6 913.5cm²和4 123.8cm²,而IR24仅4 354.3cm²和2 285.1cm²。

1.3.2 生殖优势

巨大的营养优势为生殖生长打下了良好的基础。杂种一代繁殖力强,生殖优势显著,具体表现为穗大粒多,粒大,产量高。

1.3.2.1 穗大粒多,大穗优势明显 杂交水稻表现穗大粒多,能较好地统一大穗与

多穗的矛盾, 在每公顷 270 万左右穗数的情况下, 每穗总粒数一般可达 150 粒, 多的达 200 粒。据江西省农业科学院调查, 29 个杂交水稻组合中, 有 89.65% 的组合每穗粒数表现正向优势。四川省农业科学院对中国近几十年来不同栽培品种穗粒结构的分析表明, 20 世纪 60 年代矮秆品种比 50 年代高秆品种增产 31.3%~98.5%, 每穗粒数和粒重相差甚微, 主要是穗数前者比后者多 67.5%~77.7%。70 年代杂交水稻比矮秆品种增产 11.2%~32.1%, 主要是每穗粒数增加了 18.0%~30.9%, 千粒重也高了 9.2%~12.0%。故杂交水稻的产量优势是在一定穗数的基础上通过大穗优势来实现的 (表 1-1), 亚种间杂交组合, 穗大粒多的优势更为突出。朱运昌 (1990) 观察了 44 个亚种间组合, 平均每穗 180 粒以上的有 33 个, 占 75%, 200 粒以上的有 25 个, 占 56.28%, 250 粒以上的有 9 个。

表 1-1 杂交中稻和常规中稻的穗粒结构比较
(中国农业科学院等, 1991)

品种类型 (统计年份)	有效穗 (万/hm ²)	实粒数 (粒/穗)	千粒重 (g)	产量 (kg/hm ²)
高秆品种 (1962—1963)	162~231	83.6~113.1	25.0~26.6	3 457.5~5 572.5
矮秆品种 (1964—1965)	288~387	85.8~113.5	23.5~25.1	6 772.5~7 320
杂交中稻 (1976—1979)	237~298.5	112.3~133.9	26.0~28.1	7 533~9 672

1.3.2.2 粒大, 千粒重高 杂种一代的粒重普遍超过亲本。曾世雄 (1979) 研究了 34 个品种间组合的杂种优势表现, 有 23 个组合超过了大值亲本, 31 个组合超过双亲平均值。据江西省农业科学院对 400 个杂产水稻组合的粒重分析, 67.75% 的组合表现正向杂种优势。

1.3.2.3 籽粒产量高 由于杂交水稻不仅具有明显的营养生长优势, 而且穗粒重也具有优势, 从而奠定了高产的基础。江西省农业科学院对 29 个杂交水稻组合的测定结果表明, 28 个组合表现产量超亲优势, 其中 18 个组合增产达显著标准。所有组合都表现出竞争优势, 平均优势达 35.53%。广西农业科学院测定了 53 个组合, 平均优势率 37.6%, 超亲优势率 28.4%。印度 Manuel 等 (1989) 测定了 15 个杂种 9 个性状, 所有性状都有相对优势, 产量优势最高的组合达 46%。诸多研究报道表明, 杂种产量优势幅度为 1.9%~157.4%, 产量超亲优势为 1.9%~386.6%。目前推广的强优杂交组合, 产量水平一般比常规品种高。而近年来国内育成的籼粳亚种间组合则在现有大面积推广的强优组合的基础上又前进了一大步, 其产量优势更明显。如中国水稻研究所育成的亚种间组合协优 413 作连晚栽培比汕优 10 号增产 14% 以上。

1.3.2.4 生育期延长 生育期一般表现数量性状的遗传, 受双亲生态型的影响较大, 故变异较大。潘熙淦 (1981) 分析了 550 个不同类型的野败杂交组合及双亲的生育期, 结果表明, 野败 A×籼稻类型组合, 杂种熟期大致为双亲中间值, 优势指数接近 1.0。但由于杂种穗大粒多, 库容量大, 往往灌浆期较长。因此, 全生育期比亲本平均为长。亚种间杂交水稻的生育期超亲现象更为明显。宋祥甫等 (1990) 分析了 9 个籼粳交组合的全生育