

1201

水稻杂种优势利用(三系部分)讲义

(試用稿)



广东省农作物杂种优势利用协作组水稻组

一九七五年三月

前 言

越来越多的事例表明，杂种优势利用是大幅度提高农作物产量的有效措施，对促进我国农业大上、快上，落实毛主席关于“备战、备荒、为人民”和“深挖洞，广积粮，不称霸”的指示具有重要的意义。

已知二十多种蔬菜作物实现了杂种优势利用，一些国家的蔬菜生产几乎全部杂种化。大田作物玉米、高粱、烟草、亚麻、大麦、棉花等杂种优势利用也获得成功，增产幅度从百分之二十至一倍以上，其中玉米、高粱、烟草、甜菜等几种作物在许多国家已普及推广杂种。

农作物杂种优势利用研究，我国自无产阶级文化大革命和批林批孔运动以来，出现了一个蓬勃发展的群众运动的新局面，发挥了显著的增产效果。例如，高粱过去被认为是低产作物，亩产只有二、三百斤，种植杂交高粱后，亩产跃增至五、六百斤，最高亩产达二千二百九十多斤，创造了我国历史上最高纪录。杂交高粱不仅产量高，而且抗旱、耐涝、适应性广。由于其增产效果显著，杂交高粱迅速得到推广，全国近一亿亩高粱，一九六五年杂交高粱面积只有一万七千多亩，一九七三年已发展到三千八百多万亩，占高粱播种面积的百分之四十七。玉米也是如此，文化大革命前的一九六五年全国玉米播种面积中，杂交玉米的播种面积不到百分之七，一九七三年已增加到百分之四十。

水稻为我国最重要的粮食作物。显而易见，如果水稻实现了杂种优势利用，对大幅度提高单位面积产量和总产量，对完成一九八〇年全国粮食增产的宏伟目标将起很好的作用。一九五八年，日本开始研究水稻“三系”，取得了一些成绩，但进展不快，至今尚未能在生产上大面积利用。我国在一九六七年，开始了水稻“三系”的研究。一九七〇年后，全国许多省、市先后组织了一定的力量从事这项研究，发动群众，实行领导、贫下中农、科技人员三结合，开展社会主义大协作，坚持自力更生，艰苦奋斗的精神，与帝、修、反抢时间、争速度，在短短的三、四年里实现了多种材料的“三系”配套，初步选出了一些很有希望的强大优势组合，进行了少量制种和杂种示范表征。同时，有关的应用理论与基础理论研究也取得可喜的进展。从目前来看，我国水稻“三系”研究无论在速度、广度和深度上都是外国无可比拟的。这是毛主席无产阶级革命科研路线指引的结果，是社会主义制度无比优越的明证。

目 录

前 言

一、利用杂种优势提高水稻产量 (1)

- (一) 杂种优势的概念
- (二) 水稻杂种优势情况
- (三) 杂种优势的理论和解释

二、“三系”的基本知识 (5)

- (一) “三系”的概念及其相互关系
- (二) 不育材料的鉴别和不育类型
- (三) 细胞构造及受精作用
- (四) “三系”的普通遗传学知识

三、栽培稻的起源、演变和分类 (10)

- (一) 我国栽培稻的起源
- (二) 我国栽培稻种“生态类型”及其演变
- (三) “A”、“B”、“C”三型的分类方法

四、“三系”选育的途径及其进展 (14)

(一) 不育系的选育

甲、通过有性杂交选育不育系和保持系

- 1、野败不育材料的利用
- 2、可育野生稻与栽培稻杂交
- 3、籼、粳杂交
- 4、品种间杂交

乙、利用自然突变和人工诱变选育不育系和保持系

- 1、在大田中选自然突变株
- 2、人工诱发突变
- 3、保持系的选育

(二) 恢复系选育

- 1、测交
- 2、选育恢复系的其它途径

五、杂交水稻繁殖、制种 (31)

(一) 制种

- 1、隔离问题
- 2、控制花期相遇问题
- 3、行比和种植规格问题
- 4、除杂去劣问题
- 5、采用各种人工方法提高杂交率

(二) 繁殖

六、几个需要探讨的问题 (40)

(一) 关于选配强大优势组合的问题

- 1、亲本搭配的初步设想
- 2、培育各种类型不育系和恢复系
- 3、组合力预测

(二) 杂交栽培技术问题

(三) 不育系包颈现象的问题

附：全国水稻不育系研究调查记载项目试行标准（初稿）

一、 利用杂种优势提高水稻产量

(一) 杂种优势的概念

两个不同遗传类型的种或品种进行杂交所获得的杂种第一代 (F_1) 往往比杂交亲本具有较强的生长势、适应性、抗逆性、抗病力和生产力, 从而导致增产。人们把杂种第一代这种超亲现象称为杂种优势。

(二) 水稻杂种优势情况

水稻跟其他作物一样, 同样存在着明显的杂种优势, 这是客观存在的并在大量实践中得以证实。

例如: 协作组石牌点一九七四年早造用“三系”配制的杂种一代三个组合, 与父本及本地推广品种进行比较观察, 结果三个组合的产量不仅比父本增产, 而且比推广种珍珠矮11号增产百分之六十一至一百三十三, 比新育出的良种“南京11号”也明显增产 (见表1)。

表1 杂种一代与亲本和推广种的产量比较

广州石牌1974年早造

杂种和亲本	实割株数(株)	总产量(斤)	单株产量(两)	折亩产量(斤)	F_1 与父本和推广种比较(%)		
					与父本比	与珍珠矮11号比	与南京11比
二九矮4A × IR24	400	38.8	0.97	1164	+106.4	+133.7	+108.9
IR24	254	12.0	0.47	564			
二九矮4A × IR661	100	8.2	0.82	984	+95.2	+97.6	+74.7
IR661	100	4.1	0.41	504			
二九矮4A × 2039	63	4.23	0.67	804	+86.1	+61.4	+42.1
2039	56	2.02	0.36	432			
珍珠矮11号(对照 ₁)	200	8.3	0.46	498			
南京11号(对照 ₂)	100	4.7	0.47	564			

注: 1、规格 $\frac{15+5}{2} \times 5$ 寸宽窄行。

2、折合亩产时，每亩以一万二千株计算。

3、本试验没有设重复，土地肥力条件下。

又如广西农学院一九七四年晚造种植了六亩杂种一代水稻。南宁会议时，对此六亩杂种田验收了零点八亩，在翻秋栽培一般管理水平下，亩产一千二百一十一斤，其中一厘二分的二九南一号A×1R24亩产一千七百四十七斤，二厘五的二九矮4号A×1R24亩产一千六百一十六斤。此外，萍乡市在二厘二面积上用流矮糯A×A，获亩产一千四百九十点八斤，献党一号A×1R24，一百余株折亩产一千六百四十斤。其它各省也都获得小面积亩产一千三百至一千四百斤，较大面积亩产一千至一千二百斤的产量，对比试验结果，部分优势组合可以比各省现有的当家良种增产百分之二十以上。

但应该指出，不是所有杂交组合的杂种一代都表现出优势，而且具有优势的组合其优势的大小也因组合不同而有明显的差异。湖南农科院一九七四年对三十六个组合F₁优势的鉴定结果，有三十一个组合比父母本都增产，增产幅度从百分之零点四一至一百一十四点四九；有五个组合比父本减产百分之四点六六至一十八点六四；有二十五个组合比当地推广良种增产百分之零点二四至三十七点零九；十一个组合减产百分之零点九九至三十三。这一情况说明水稻品种间存在着一个特殊配合力问题，要选择一个优势较强的组合，必须经过严格的筛选。

水稻杂种优势的表现形式是多方面的：

1、植株健壮、长势旺盛，这是杂种的一般特点。其中早生快发这点应特别一提，以引起在栽培管理上的注意。去年晚造我们对广州石牌点种的四十个杂交组合进行分蘖消长的动态调查，发现在前、中期时，有二十一个杂交组合（杂种）的分蘖条数比全部对照（父本、珍珠矮11、广二选5号、保持系）的要多，有些组合虽然不能比全部对照种表现优势，但一般都能比当家种（珍珠矮11、广二选5号）强。

2、根系强大、耐旱抗倒、吸肥力强，养分的积累运转比较协调。湖南农科院用P³²（磷）示踪的结果表明：杂种分蘖期吸磷量比父母本显著增加。进入生长中、后期，母本（二九南一号A）表现中期高，后期急剧下降；父本（1R24）则中期低后期显著增高；而杂种无论中、后期都与吸收量最高的亲本相似，因而杂种吸磷量均超过父母本。吸磷强度的提高，反映了杂种具有旺盛的代谢机能。成熟后测定磷的含量，杂种稻谷中的含磷量高于双亲，稻草中则低于双亲，且稻谷含磷量多于稻草；而亲本则稻草中多于稻谷。这一结果也表现了杂种运转功能的持续性，对后期籽粒充实有重大作用。

同时，湖南农科院田间观察，杂种根深面广，抗倒耐旱能力特别是抵抗根倒伏能力比父母本显著增强，一九七三年试验田齐穗后受两次强风袭击，幅育1号、湘矮早4号等品种严重根倒伏，而四个杂种都无倒伏现象。晒田后，杂种白根上浮土表，清晰可见，表现出强大的发根力。

3、穗大、粒多、有效穗数多，这是杂种优势最为明显的表现。穗数、粒数与粒重是构成产量的三大要素。在这三要素中，杂种水稻的有效穗数和粒数明显地超越双亲。至于粒重方面，就几年来的考查，多数杂种的千粒重能超过双亲的中值，接近大粒亲本；但超过最高亲本的情况比较少见（见表2）。

表2 杂种一代 (F₁) 经济性状表现

广州 石牌 1974

性 状	观察组合 总 数	超 高 亲		偏 高 亲		双亲中间值		偏 低 亲		负于低亲	
		组合数	占%	组合数	占%	组合数	占%	组合数	占%	组合数	占%
株 高	35	24	68.6	8	22.9	1	2.8	2	5.7	0	0
穗 长	35	29	82.9	5	14.3	1	2.8	0	0	0	0
有效穗数	35	25	71.4	7	20.0	1	2.8	2	5.7	0	0
每穗实粒数	16	13	81.3	0	0	0	0	1	6.2	2	12.5
千 粒 重	34	3	8.8	10	29.4	0	0	9	26.5	12	35.3
单株产量	14	12	85.7	1	7.1	0	0	0	0	1	7.1

注：杂种及亲本均为单株植

日本人村山盛一 (1973) 研究了三十三个组合的杂种在单本植情况下产量性状的优势表现指出，产量的杂种优势与每穗粒数、穗数、及千粒重的相关系数分别是：0.757, 0.619及0.462。产量的杂种优势比各性状均高，所以可以设想：产量的杂种优势是各产量构成要素的杂种优势的累加效果造成的。

总之，水稻杂种优势通常在生长势、有效穗数、每穗粒数、粒重、适应性、抗逆力以及生理生化等诸方面表现出来。好的杂交组合可比亲本明显优越，比推广种也能增产百分之二十以上。

应该肯定杂种优势的表现是内因（遗传基础）和外因（环境条件）互相作用的结果，是外因通过内因而起作用的。优势的表现不是绝对的，而是有条件的。

(三) 杂种优势的理论和解释

关于杂种优势产生的原因有种种理论解释，争论了数十年尚未得到彻底解决，因为它牵涉到生物学上多方面的问题，相当复杂。达尔文用“杂交有益自交有害”，“杂交的利益全然依靠性因素的差异”来解释杂种优势。达尔文广泛研究了植物的自花授粉和异花授粉情况下后代的变异，发现杂种优势是自然界中的普遍现象，但是达尔文不能答复杂种优势产生的原因是什么。

米丘林遗传学认为，有机体的生活力“决定于受精时相结合的性细胞的差异程度”，只要两性细胞能够很好地完成其受精过程，那末这种差异的程度越大，有机体的生活力就越强。杂交亲本有机体，世代代生活在不同的环境条件之下，同化了不同的生活条件，它们产生的配子就有质上的差异。由这些配子结合所产生的杂种胚的生活力和杂种优势，就是直接来源于亲本配子间质上的差异性。因为“差异就是一种矛盾”，构成杂种有机体的内部矛盾越大，代谢能力就越强，生活力和杂种优势就越强。所以米丘林遗传学认为：杂交时，由于雌雄配子的异质性，增加了杂种机体的内在矛盾，提高了杂种的生活力，表现出杂种生活

力优势，这个学说称为“生活力学说”。

摩根遗传学认为，遗传因子的杂合性是产生杂种优势的根本原因。有“显性学说”和“超显性学说”两种解释。“显性学说”的主要观点是，显性基因对有机体的生活力有利，而隐性基因则有害。杂种优势直接来源于显性基因的积累，任何一个有机体如果积累较多的显性基因，则生活力比较强。杂交时，母本的有利显性基因，掩盖了等位的父本不利的隐性基因；同样，父本的另一个有利显性基因，掩盖了等位的母本的不利隐性基因。于是杂种一代就表现出父母本有利显性基因的积累和互补，而父母本不利隐性基因不能起作用，杂种表现出生活力优势。“超显性学说”的主要观点是，杂合状态的本身可以增加基因间的相互作用，杂种优势直接来源于杂合基因之间的互作。互作的种类越多，就越能促进有机体的旺盛代谢，而使有机体有优势的生活力。所以显性杂合子的生活力要超过显性纯合子。例如一个纯合子亲本的基因型为 $\frac{AB}{AB}$ ，基因之间的互作只有AB一种；另一个纯合子亲本的基因型为

$\frac{A'B'}{A'B'}$ ，基因之间的互作也只有A'B'一种。然而它们的杂合子的基因型为 $\frac{A}{A'}\frac{B}{B'}$ ，基因之间的互作就有AB、A'B'、AB'、A'B、AA'、BB'，甚至还有ABA'、A'B'A……等多种。因此杂种一代比纯种亲本有较多的基因互作，大大促进有机体的代谢作用，表现出优势的生活力。

还有一种解释杂种优势原因的理论叫做“遗传平衡理论”，它的主要观点认为，农作物品种在自然条件和人为条件的选择作用下，形成了适应外界条件和自身的内在协调的遗传平衡系统。在正常情况下，它们的生长发育和繁殖是平稳均衡地进行的。构成有机体的遗传平衡系统，是有机体基因间的复杂的相互作用，个体发育和系统发育的联系，外界条件对有机体生长发育的影响等诸因素所产生的矛盾的统一体，当不同种类的品种杂交时，这种遗传体系的平衡性即被打破，杂种后代表现出生活力的优势或劣势（±优势）。杂交亲本的亲缘关系越远，遗传平衡系统越易受破坏，出现不育、发育不良、甚至丧失生活力等现象。

上述关于杂种优势原因的各种理论解释，是从杂交育种的实践经验总结出来的，有一定的参考价值，但是也各有它的片面性和某些错误观点。米丘林遗传学派把有机体的生活条件作为杂种优势的终极原因，忽视了杂种的内部“遗传”机制（内因）。摩根遗传学派把杂种的内部遗传机制孤立杂种的生活条件之外，忽视了优势发育所依据的条件。遗传平衡理论的中心思想是“自然界的平衡”，既不了解自然界动态的平衡，也不了解自然界辩证发展的动因。杂种优势理论有待在进一步的实践中加以验明与发展。

二、“三系”的基本识知

上面已谈及，水稻杂种一代具有明显的杂种优势，用于生产上能增产。但杂种优势现象只是在杂种第一代表现较为突出，杂种第二代以后，由于群体性状出现严重分离，使产量明显下降，以致在生产上不能再利用。因此，杂种优势的利用，实际上是利用杂种的第一代。为此，要使杂种优势能在大面积生产中应用，首先要解决如何能不断获得杂种第一代种子的问题，也就是要解决制种的问题。有些作物如玉米、烟草等花器较大，种子繁殖系数高，或用种量较少，可以通过人工去雄的方法配制杂种。但水稻是雌雄同花作物，花器小，种子繁殖系数低，每朵花只结一粒种子，要指望用人工去雄来获得大量杂交种子是很困难的。为此要在生产上利用水稻杂种优势就必须解决如何使杂交母本的雄性配子失去授粉能力。目前已成功地通过以下两途径：一是培育雄性不育的水稻；二是利用化学药物直接杀雄。我们这里谈的是前一种途径，就是利用雄性不育系配制杂种。在生产上要应用不育系来生产杂交种子，还必须“三系”配套，也就是需要不育系、保持系、恢复系三种不同的水稻种子。

（一）“三系”的概念及其相互关系

1、雄性不育系（简称不育系）

不育系在杂交时作母本用，其雄性器官（主要指花药或花粉）退化或发育不正常，丧失了授粉能力，自交不能结实，但雌蕊正常，只要接受其它品种的正常花粉就可以结实。这样的品系称“雄性不育系”。

现阶段的水稻雄性不育系有四大类：①野败型不育系，如二九矮4号不育系，二九南不育系，珍珠矮不育系等；②野栽型不育系，如莲塘早不育系；③籼粳型不育系，如滇型不育系、BT型不育系（从日本引进的）；④突变型不育材料（三系尚未配套，目前主攻保持系），如“无C”、“424”、“131”、“8006”等不育材料。目前试用于生产上的是野败型不育材料。

2、水稻雄性不育保持系（简称保持系）

不育系不能自交结实，那么本身怎样传种呢？怎样才能年年有大量的纯不育系种子呢？如果能找到另一个品系，它本身雌雄蕊发育正常并可以自交结实传种，而它的花粉授到不育系的雌蕊上，也能使不育系结实，把收到的杂交一代种子播下所产生的植株又是雄性不育的。这样就解决了不育系的传种问题。这种给不育系授粉而又能保持它的不育性的品系，称为保持系。如二九矮4号不育系的保持系是二九矮4号；珍珠矮不育系的保持系是珍珠矮。保持系与不育系外貌几乎是一样的，好象孪生姊妹，在抽穗前是比较难于区别的。只是抽穗扬花后，检查其花粉或花药的颜色、大小、开裂情况等才能区别。保持系具有鲜黄色饱满开裂的花药和正常的花粉，而不育系则无。

3、水稻雄性不育恢复系（简称恢复系）

保持系只能解决不育系的传种问题，还未能解决生产上应用的杂交第一代种子，必须有另一个品系，它本身雌雄蕊正常可传种，用它的花粉授到不育系上，所结的杂交种子长出来的植株其雌雄蕊恢复正常，能自交结实。这个品系就称为雄性不育恢复系。

在生产上有利用价值的恢复系，除了能恢复不育系的育性这一特性以外，还必须有一个重要条件，那就是它配出的杂种一代具有强大的优势（即具有高的配合力），如苗健壮、分蘖力强、抗逆性强、穗大粒多、粒重，能获高产。如目前制种所用的二九矮4号不育系，其早造恢复系是1R24、1R661和泰引一号等；晚造恢复系为水田谷6号、朝阳矮等，都基本具备以上两个条件。

三系之间的相互关系以下图示之：

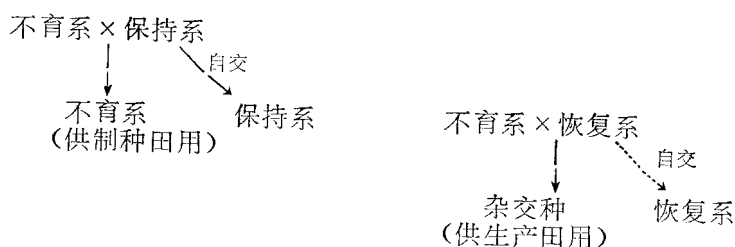


图1 “三系”之间相互关系示意图

(二) 不育材料的鉴别和不育类型

不育株可以从其外部形态特征和花粉育性检验两方面去鉴别。

1、从外部形态特征鉴别不育株：雄性不育性并不是一种孤立的性状，它与其它性状密切相关。例如水稻不育株一般比正常能育株的株型紧凑，分蘖力强，边抽穗边分蘖，叶色较深绿，生育过程叶片无明显转色，穗颈较短，甚至包颈，抽穗开花也较迟，这是早期的表现。后期如没有接受可育株的花粉则不结实，谷壳不入米，谷壳较绿，当其它可育株籽粒成熟变黄时，不育株上的谷壳仍保持青绿色。

2、从花粉育性鉴别不育株：从外部形态特征鉴定往往不够准确，需进一步作花粉育性鉴定。从花药、花粉上看，不育株与可育株相比较，主要差别如表3。

表3 不育株与可育株的花药、花粉比较

主要性状	不育株	可育株
花药形态	瘦小，黄白或淡黄色	肥大、饱满、黄色
花药开裂情况	不开裂	孔裂或纵裂
花粉数量	无或有，但不散出	多，随花药开裂大量散出
花粉形态	空瘪、畸形	圆球形
花粉内淀粉	无或极少	多
对碘—碘化钾反应	不染色或个别淡蓝色	蓝色
套袋自交情况	不结实	结实正常

注：日本BT材料花粉圆球形，对碘—碘化钾反应全是淡蓝色。

按花药花粉的特征，不育性可分为三种类型：

①花粉败育型：花药较同品种正常植株的略小，淡黄色，不开裂。花药内有花粉，花粉粒形态正常或畸形皱缩，对碘化钾无蓝色反应。当前试用的二九矮4号不育材料，珍珠矮不育材料等均属此类型。

②无花粉型：花药较同品种正常植株的瘦小，黄白色，不开裂；花药内完全无花粉或只有少量极小的颗粒，对碘化钾无蓝色反应，如“无C”、“424”、“131”等不育材料。

③花药退化型：花药高度退化，大小仅及同品种的正常植株的 $\frac{1}{3}$ 左右，不开裂，内无花粉，对碘化钾无蓝色反应。

花粉检查方法：采集当天应开而未开的颖花（其花药已伸出颖顶端约 $\frac{1}{2}$ 或 $\frac{2}{3}$ 处者），在不同枝梗上镊取3~5朵有代表性的颖花的花药，先观察外部形态，然后把它们放在载玻片上，用镊子压碎，加“碘—碘化钾”溶液1~2滴（碘化钾2克，溶于5~10毫升清水中，加入1克碘片，再加清水300毫升即配成。配后要贮于棕色密闭玻璃瓶中），即可在100倍显微镜下观察花粉着色变化。

（三）细胞构造及授粉作用

每个生物体都是由无数个细胞构成的。细胞是动植物组成的最小单位，它具有某一生物的基本属性。细胞由细胞壁（膜）、细胞质和细胞核三部分构成。在细胞质和细胞核中，又含有很多物质。现代遗传学认为与遗传有密切关系的是细胞核中的染色体，其次是细胞质中的线粒体、质体、叶绿体等。当水稻授粉时，花粉粒（相当于一个细胞）在柱头上发芽以花粉管伸长到子房里放出精核与卵细胞结合，成为结合子（受精卵）。一般认为，雄配子体的细胞质不进入（或极少进入）雌配子体。这种结合子（新生物体）的细胞质成分基本是母体的，细胞核成分的一半是父体的、一半是母体的。以模式图表示如下：

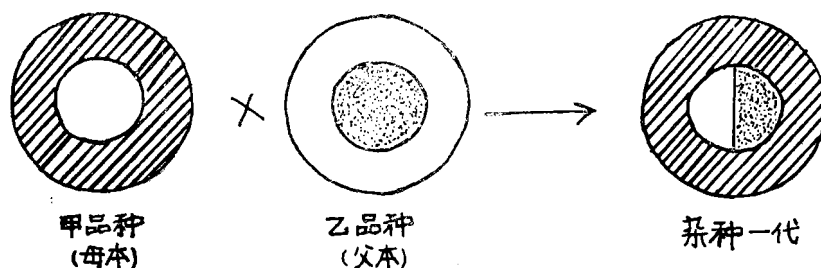


图2 受精遗传方式模式图

在受精以前，雌雄配子（性细胞）的产生要经过一个特殊分裂方式即减数分裂而形成。在这种减数分裂后，性细胞中染色体数目减少一半，即性细胞所具有的染色体是原来体

细胞的一半，以后通过授精又使染色体数目重新加倍，即恢复到原来的染色体数。如水稻的染色体为12对(24条)，形成了性细胞后，则染色体是原来的一半即12条，当雌雄性细胞结合后染色体数又恢复到原12对的数目。

(四) 三系的普通遗传学知识(雄性不育的遗传原理)

希尔斯(Sears, 1947)把雄性不育概括为三种类型:

- (1) 细胞质雄性不育;
- (2) 细胞核雄性不育;
- (3) 细胞质——细胞核互作型雄性不育。

这三种类型雄性不育遗传如图3中所示。

图解说明: 内圈表示细胞核, 外圈表示细胞质。一般雄性不育的基因是隐性, 用小写f表示。雄性可育基因是显性, 用大写F表示。细胞质基

因无所谓显隐性, 所以用大写S表示不育, 用N表示可育。细胞质因子只能通过母本传递。

细胞质雄性不育类型: 主要受细胞质因子作用。一般品种是其保持系。它接受一般可育花粉, 后代只表现从母本来的雄性不育特性, 正反交结果不同。例如, 玉米的T型不育系及许多通过远缘杂交培育的不育系。此种材料难于找到恢复系。

细胞核雄性不育类型: 不育基因位于染色体上。一般品种都是它的恢复系。用一般品种与之杂交, F₁代可育, F₂代产生育性分离。假如F₂可育株和不育株的比例是三比一, 则认为是一对单因子遗传的雄性不育。一般大田寻找的不育材料以及辐射引变得到的不育材料, 多属此类型。通常它难找保持系。

细胞质——细胞核互作型雄性不育类型: 其雄性不育性是由细胞质因子与细胞核因子相互作用的结果。相对而言, 它既容易找到保持系, 也易找到恢复系。像高粱、玉米、洋葱以及水稻中已三系配套的不育材料皆属之。

要强调指出, 从大量的研究材料表明, 所有的雄性不育特性的遗传都是受细胞质——细胞核相互作用所控制, 没有单纯的细胞质雄性不育, 也没有单纯的细胞核雄性不育。希尔斯

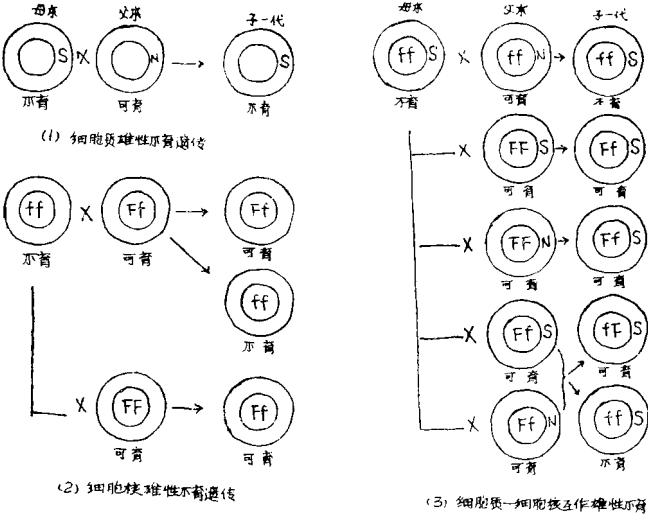


图3 不同类型的雄性不育遗传模式图

的分类是片面的、机械的。然而在育种实践上，希尔斯的分类还是在一定范围内被应用，因为它指出了不育材料的表现（如其恢复系或保持系的难找或易找的倾向性），这对人们制定初步的三系选育方案会有帮助的。我们就是从这个意义上来介绍希尔斯分类的。

我们可以把图三有关细胞核——细胞质互作型雄性不育部分简化为四种型式（见图 4）

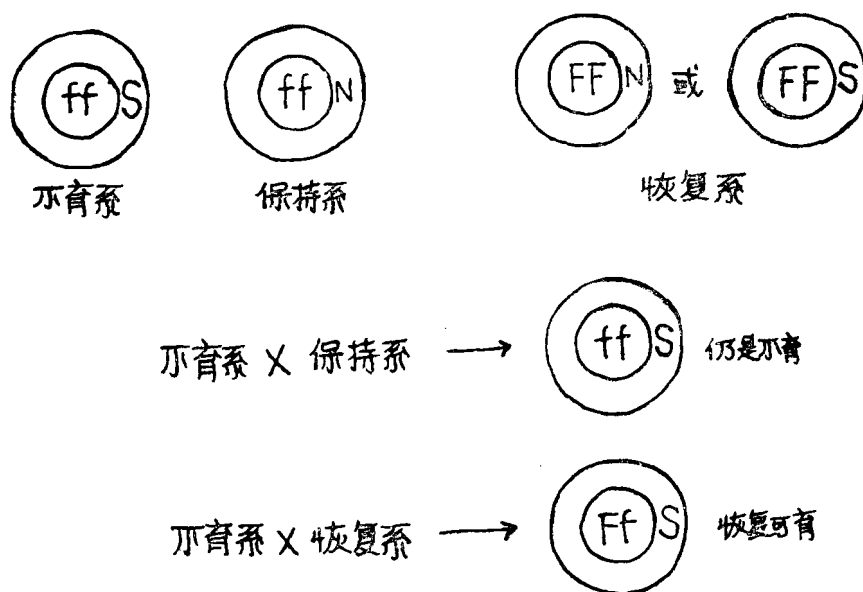


图 4 细胞核—细胞质互作型雄性不育遗传模式图

从图 4 可以得知，不育系和保持系在遗传基础上核相似，质不同；不育系和恢复系则是核不同，质相似或不同。

也应说明，上述模式仅能说明部分现象，不能解释全部事实。根据许多作物（包括水稻）的不育系多是通过核置换产生的事实，有人（如我国的遗传所）认为并不存在细胞核与细胞质不育基因，雄性不育只是细胞质和细胞核生理机能不协调（矛盾）所致。

三、栽培稻的起源、演变和分类

在水稻杂种优势利用研究中，无论是“三系”配套选育或者是选配强大优势组合，皆需做大量的杂交组合，都要涉及到亲本的血缘关系。为了更有效地选择亲本以及进一步对水稻杂种优势形成的原因和雄性不育遗传机理进行探讨，了解一些栽培稻种的起源、演变和分类的基本常识是很有必要的。

(一) 我国栽培稻的起源

在稻属 (*Oryza* L.) 19个种 (也有说23个种) 中，普通野生稻种 (*O.S.L.f.Spontanea*) 最值得人们注意。一般认为世界上主要的栽培稻种和我国的栽培稻种 (*Oryza sativa* L.) 就是起源于此种野生稻的。它至今仍散见于世界上热带和亚热带地区，我国广东、广西、云南和台湾均有发现，可以说在一定程度上已分化成各种生态类型。经过我国有关工作者，特别是丁颖等的研究，证实了我国栽培稻种并非传自印度，而是起源于我国华南地区的普通野生稻，有自己独立的起源和演化系统。

现已确认，我国分布有四个野生稻种：普通野生稻 (*Oryza sativa f.Spontanea*)、药用野生稻 (*O.officinalis*)、疣粒野生稻 (*O.meryerama*) 和小粒野生稻 (*O.minuta*)。其主要区别特征见下表：

表 4 野生稻的主要特征特性对照表

种 名	普 通 野 生 稻	疣 粒 野 生 稻	药 用 野 生 稻	小 粒 野 生 稻
项 目	普 通 野 生 稻	疣 粒 野 生 稻	药 用 野 生 稻	小 粒 野 生 稻
特 性	水生植物，有随水涨而快速伸长的现象，秋后抽穗，宿根。	陆生植物，耐荫蔽、耐旱性强，能终年抽穗，宿根。	生长于山谷润湿地，耐荫，宿根。	沼泽植物，粒多而小，宿根。
根	具有强大的须根系。	根株呈木质。	须根系，具有明显的地下茎。	须根，不具地下根茎。

形态特征	茎	匍生茎，在地面或水中，有地上或水中分枝。	茎纤细，近茎部节间实心，少有地上分枝。	茎节平滑，无色，有刚强的分蘖。	茎长中等，茎节紫色，节间无色，无地上分枝。
	叶	叶片狭长，叶浓绿，叶鞘带紫色，剑叶开度特大。	叶短而幅度大，光滑无色，叶鞘极薄。	叶片阔大，主脉明显偏于一边，色淡绿。	叶片较短，剑叶开度小，叶鞘外部紫色。
	穗	穗枝数少，散生，少有第二次枝梗。	穗轴和穗枝短，着粒数少。	穗直立，穗梗特别长，穗枝位于主轴茎部的轮生，上部的互生。	穗呈尖塔形，穗枝散生。
	小穗	稃面格子状，有稃毛，稃端紫色，具紫红色长芒。	稃光滑无毛，无芒，稃面有疣粒突起。	具稃毛，稃端无色，外稃先端具短芒或无芒。	内稃顶端具尖锐刺毛，外稃特具屈曲芒。
	谷粒	狭长，灰褐色。	倒卵形，秆黄色。	形小而偏圆，褐色。	形小而偏圆。褐色。
备 注	稻株除匍生、谷壳灰褐色和极易落粒外，多与栽培稻同。				
		地上部和地下部的形态与小竹相像。	植株较小粒野生稻大，而粒形稍阔。	粒形细小。	

引自《野生稻的特征特性》一书，1964年

其中普通野生稻与栽培稻在特征特性上大体相似。目前最为常用的野败型不育系就是从普通野生稻的败育株转育而来的。

(二) 我国栽培稻种“生态类型”及其演变

野生稻种发展成为栽培稻是在自然选择和人工选择共同作用下形成的，但人工选择的作用占主要地位。我国自然环境条件复杂多样，稻作分布区域辽阔，加上栽培历史最为悠久，我国拥有的稻种类型和品种也就极为复杂与繁多。我国栽培稻种，从其与气候和土壤因子等的关系考察，可以分为：籼稻和粳稻、早中稻和晚稻、水稻和陆稻、占稻和糯稻等四大“生态类型”。

1. 籼稻和粳稻

此两大类型在形态特征和生理特性方面大致有如下的差别：

表 5

籼稻和粳稻的主要区别

项目 \ 种 类	粳 稻	籼 稻
叶形及叶色	狭长、深绿	宽、淡绿
叶 毛	一般无毛	一般有毛
稃 毛	毛密而长	毛稀而短
剑叶开度	大	小
粒 形	较宽厚，横断面接近圆形	细长，横断面稍扁圆
芒	长芒或短芒	普通无芒，亦有短芒
发芽速度	较慢，所需温度较低	较快，所需温度较高
抗寒性	比较耐寒，不易烂秧	较不耐寒，易烂秧
耐旱性	较强	较弱
分 蘖	较弱	较强
耐肥性	较耐肥不易倒伏	较不耐肥易倒伏
落粒性	一般较难落粒	一般较易落粒
抗病性	抗稻瘟病力较弱	抗稻瘟病力较强
米 质	出米率较高、碎米少、粘性大，胀性小	出米率较低，碎米多，粘性差，胀性大
石炭酸反应	一般不染色	一般染色

籼稻品种主要分布于华南热带和淮河以南亚热带的低地，具有耐湿、耐热、耐强光的习性。而粳稻品种主要分布华南热带附近的高地，太湖地区，淮河以北温度较低地带以及云贵高原，具有耐旱、耐寒和耐弱光的习性。根据籼粳稻分布的特点，丁颖等认为粳稻是由籼稻演变而来的气候生态型，并将两者分定为两个亚种，即籼亚种和粳亚种，这也是栽培稻中两个最基本的划分类型。

2. 晚稻和早稻

晚稻与早稻最显著的差别在于对光照和温度的反应。早稻感温性较强，稻穗分化和个体发育需要较高的温度，气温愈高，生长发育愈快，稻穗分化愈快。而晚稻感光性较强，要求在较短日照条件下，才能通过光照阶段，完成幼穗分化，在长日照条件下，往往延迟幼穗分化，抽穗成熟推迟甚至不能抽穗。晚稻这一点与野生稻的严格短日照要求颇为相似。丁颖等认为早稻是从短日照的晚稻类型演变而成的一种气候生态型。

3. 水稻和陆稻

陆稻是水稻的对称，它在形态、生理各方面比较适应旱生的条件，而在水田生长时生长发育也相当良好。故丁颖等认为陆稻是水稻演化而来的土壤生态型。

4. 占稻和糯稻

无论籼稻或粳稻都有糯性与非糯性之别，有糯性的稻种统称为糯稻。通常叫籼糯为小

糯，粳糯为大糯。一般食用的稻种糯性弱，属非糯性的稻种叫占稻。占、糯稻的主要区别是米粒（胚乳）淀粉性质上的不同。占稻主要含直链淀粉而糯稻则主要含支链淀粉，野生稻与占稻的淀粉类型相似，故丁颖等认为糯稻是通过占稻淀粉性质变异形成的。

这四种生态类型在演化关系上的先后，一般认为首先由野生稻演化为籼与粳二大类型，籼稻是栽培稻的基本型，粳稻是由籼稻演化而来的。早稻很大可能是由晚稻演化而来的。至于水陆稻和占糯稻孰先孰后以及其同型内的稻种演化的先后皆有待研究证实。

(三) “A”、“B”、“C” 三型的分类方法

栽培水稻的分类方法中，我们认为以上述我国丁颖等的分类较为合理，然而国外尚有其他一些不同的分类方法，并且在一些水稻“三系”选育资料文献中引用着。现在只简单介绍日人松尾孝岭（1952年）的看法。松尾等对1400个水稻品种的形态进行了研究，以粒形作为最重要的性状，把各品种划分成为：短、大、长三种类型。具体划分标准见表6。

表 6 水稻粒型划分标准

粒 型	平 均 长 度 (毫米)	平 均 宽 度 (毫米)
短 (a)	7.00 ± 0.02	3.37 ± 0.01
大 (b)	8.30 ± 0.05	3.39 ± 0.02
长 (c)	7.93 ± 0.03	2.97 ± 0.01

——引自日人松尾孝岭，1952年

松尾等后又发现粒形与株型存在密切的关系，结果把供试品种再分为：A、B、C三型，其研究结果被整理成下表：

表 7 3 种基本类型的植株性状组合

项 目	A型	B型	C型	项 目	A型	B型	C型
粒形	短	长	细	颖的茸毛	多	多	少
第2叶身长	短	长	长	芒	无	有	无
第2叶与茎所成的角度	小	小	大	落粒性	难	难	易
植株的绿色浓淡	浓	淡	淡	穗数	多	少	多
植株的坚硬度	硬	硬	软	穗重	重	重	轻
剑叶与穗轴之间的角度	中	大	小	秆长	矮	矮	长
最上节位的叶鞘抽出度	不抽出	不抽出	不抽出	穗长	短	长	中
剑叶的长度	短	长	长	枝梗数	少	多	中
剑叶的阔度	狭	阔	狭	着粒密度	密	中	中
分蘖数	多	少	多				
植株的直立性	直	直	散				
叶的茸毛	无	少	多				