

杂交水稻的研究与实践

STUDY AND PRACTICE OF HYBRID RICE

李泽炳 肖翊华 朱英国 利容千 刘承柳 万经猛 编



上海科学技术出版社

杂交水稻的研究与实践

李泽炳 肖翊华 朱英国 编
利容千 刘承柳 万经猛

上海科学技术出版社

杂交水稻的研究与实践

李泽炳 肖翊华 朱英国 编
利容千 刘承柳 万经猛

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

新华书店上海发行所发行 上海中华印刷厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 16 字数 350,000

1982年12月第1版 1982年12月第1次印刷

印数: 00,001—9,200

统一书号: 16119·752 定价: (科四) 1.45元

编 者 的 话

杂交水稻的大面积种植，已经产生了巨大的经济效益。从1976年到1980年，五年累计全国种植面积达二亿五千多万亩，增产粮食二百六十多亿斤，平均亩产一般比其他水稻良种增产100斤以上。杂交水稻是我国农业方面的一项重大发明，它的研究和推广在国际上居领先地位。它突破了“水稻是自花授粉作物，杂交没有优势”的观点，找到了新的杂交方法，为大幅度提高水稻产量开辟了新的途径。它大大丰富了农作物遗传育种和水稻高产栽培的理论与实践，在国际上产生重大影响。1980年，杂交水稻作为我国第一个农业技术转让给美国，经过对比试验，杂交水稻和美国水稻良种相比，增产幅度很大。

《杂交水稻的研究与实践》一书是在比较系统总结我国杂交水稻研究成果和实践经验的基础上编写而成的。既阐明了有关水稻雄性不育和杂种优势的生物学基础，又概述了有关杂交水稻高产栽培的生态条件及相应措施。书中对于导致水稻雄性不育的一系列细胞学异常，以及水稻杂种优势的同工酶谱变化，都采用了较多的图版，便于读者理解和识别。由于本书是一本介绍杂交水稻的基础理论与生产实践相结合的、内容广泛的科技书籍，对从事有关杂交水稻教学、科研人员，综合性大学生物系及农业院校的学生以及从事水稻生产的农业技术人员，都可用作参考。

杂交水稻毕竟还处于幼年阶段，有关它的研究和实践都

还很不完善。特别是由于编者水平有限，书中不当和错误之处，敬希读者批评指正。

一九八一年六月于武昌

目 录

第一章 水稻杂种优势利用研究概述

第一节 水稻杂种优势利用研究概况	2
一、国外有关水稻杂种优势利用的研究概况	2
二、我国水稻杂种优势利用的研究简况	6
第二节 水稻杂种优势利用的途径	13
一、“三系”法	13
二、“两系”法	15
三、化学杀雄	16

第二章 水稻雄性不育的生物学基础

第一节 栽培稻的起源、类型和演变	18
一、栽培稻种的起源	18
二、我国栽培稻种的演变和类型	26
第二节 水稻雄性不育的遗传学基础	32
一、植物雄性不育的遗传解释	32
二、水稻雄性不育的遗传	36
第三节 水稻雄性不育的细胞学基础	64
一、水稻正常的花粉形成与发育过程	64
二、水稻雄性不育的花粉败育特征	71
三、水稻雄性不育花药壁的异常结构	95
四、水稻雄性不育的雄蕊花丝与药隔维管束异常结构	103

第四节 水稻雄性不育的生理和生化特征	109
一、花粉中淀粉的含量	110
二、花粉中蛋白质与游离氨基酸的含量	111
三、花粉中酶的活性与呼吸强度	115
四、花粉对磷素(^{32}P)、甘氨酸(^{14}C)和硫脲嘧啶(^{35}S)的吸收 强度	125
五、花药的鲜重	128

第三章 水稻三系选育

第一节 水稻雄性不育系和保持系的选育	131
一、水稻雄性不育的来源和选育的基本途径	131
二、水稻各类雄性不育系和保持系的选育	143
三、水稻雄性不育系的分类	160
第二节 水稻雄性不育恢复系选育	167
一、优良恢复系的标准	167
二、水稻雄性不育恢复系的来源和恢复系选育的基本途径	168
三、选育恢复系的方法	171
四、杂交水稻亲本选配原则	182

第四章 水稻杂种优势利用的生物学基础

第一节 水稻杂种优势利用的遗传学基础	186
一、杂种优势形成的遗传学解释	186
二、水稻杂种主要经济性状遗传	188
三、杂交水稻抗性遗传	204
第二节 水稻杂种优势的生理基础	212
一、杂交水稻的生长优势和物质积累优势	213
二、杂交水稻的物质运转优势	238
第三节 水稻杂种优势的预测	247

一、杂种优势与线粒体互补	247
二、杂种优势与叶绿体互补	252
三、杂种优势与同工酶	260
四、杂种优势与遗传距离	270
第四节 杂交水稻的生育期与光温反应	271
一、杂交水稻的光温反应特性和类型	272
二、杂交水稻的光温反应特性与亲本的关系	278
三、杂交水稻的生育期变化	286
四、杂交水稻的熟期分组	287

第五章 杂交水稻制种和不育系繁殖技术

第一节 水稻三系的幼穗发育和开花特性	290
一、水稻的幼穗发育	290
二、水稻三系的开花特性	299
第二节 杂交水稻制种技术	309
一、安全齐穗与花期相遇	309
二、培育壮秧、长好苗架	322
三、花期预测和调节	325
四、提高结实率的措施	327
五、严格隔离，去杂保纯	331
第三节 不育系繁殖技术	332
一、不育系繁殖特点	332
二、不育系繁殖技术	333
第四节 水稻三系原种生产	338
一、水稻三系退化表现	338
二、三系退化的主要原因	341
三、三系原种生产的程序和方法	342

第六章 杂交水稻高产栽培的生理基础与技术

第一节 杂交水稻对主要生态条件的反应与要求	349
一、对温度的反应与要求	349
二、对水分的反应与要求	357
三、对肥料的反应与要求	361
四、对土壤的反应与要求	366
第二节 杂交水稻高产的群体结构与生理特性	368
一、产量构成因素的形成及高产的穗粒指标	369
二、高产群体的动态结构	394
三、高产的生理代谢特点	403
第三节 杂交水稻的高产栽培技术	411
一、选用优良组合	411
二、力争早发稳发，奠定足穗基础	415
三、促使中期稳长，培育壮秆大穗	433
四、增强后期防损能力，提高结实率和粒重	439
第四节 杂交水稻的无性栽培	450
一、直接留蔸再生	451
二、禾蔸分株育苗再生	452
三、蘖节再生	453
四、茎节再生	454

第七章 水稻化学杀雄利用杂种优势

第一节 水稻化学杀雄利用杂种优势的特点	456
一、亲本来源丰富，选配自由	456
二、某些组合，杂种二代有利用价值	457
三、在推广良种基础上争取更高产量	459
四、制种程序简单，方法简便	459

第二节 水稻化学杀雄原理	460
一、化学杀雄的生理生化特征	460
二、化学杀雄的细胞学特征	465
第三节 水稻化学杀雄制种技术	475
一、强优化杀组合的选配	475
二、化学杀雄制种的主要技术	477
三、化学杀雄杂交水稻的命名及强优组合简介	485
主要参考文献	488

水稻杂种优势利用研究概述

两个遗传性不同的品种或类型经过杂交，其杂种一代表现比双亲具有较强的生活力，生长势，适应性，抗逆性和丰产性，这种超亲现象称为杂种优势。利用这种超亲现象配制和种植第一代的杂种，以达到较多的增产，称为杂种优势利用。

杂种优势是生物界中的一种普遍现象。我国劳动人民在长期的农业生产实践中，对杂种优势早就有所认识和利用；在公元 584 年前后的《齐民要术》一书中，记载马和驴杂交的后代骡子，要比双亲都健壮，适于劳役，又耐粗食。1637 年出版的《天工开物》一书中，也有关于养蚕业利用杂种优势的记载。到了十八世纪中叶，也开始引起了人们对于植物杂种优势的注意，1760 年德国学者科尔鲁特(Kolreuter)曾建议在生产上利用菸草杂种的第一代。达尔文是杂种优势理论的奠基人，他用整整十年时间(1866~1876)，广泛收集了植物界异花受精和自花受精的变异情况，第一个指出玉米杂种优势的现象。贝尔(Beal)从 1862 年起，研究玉米杂交效应，指出生产上可利用品种间杂种第一代。沙尔(G. H. Shull)通过多年研究，已注意到玉米自交衰退与杂交有利的现象，他在 1914 年将此现象定名为“杂种优势”。二十世纪 30 年代以后，杂种玉米开始在农业生产上大量应用并迅速发展，单产可提高 20~40%。现今，世界上大田作物、蔬菜、果树、林木、家蚕、

家畜、家禽等利用杂种优势愈来愈广泛。大田作物中的玉米、向日葵、菸草、高粱、棉花、油菜、甜菜、水稻、小麦、大麦、牧草等，蔬菜作物中的番茄、洋葱、南瓜、黄瓜、甜瓜、西瓜、茄子、莴苣、菠菜、萝卜、白菜、甘蓝、辣椒、葱、芹菜等都已经或即将利用杂种优势，并取得了日益明显的经济效益。利用杂种优势以大幅度提高农作物产量，是现代农业科学技术的突出成就之一。

第一节 水稻杂种优势利用研究概况

一、国外有关水稻杂种优势利用的研究概况

据爱德华逊(Edwardson, 1970)、雷赛和莱斯顿(Lasar 和 Larsten, 1972)等的不完全统计，已经在 20 个科(其中包括禾本科、豆科、锦葵科、茄科、菊科、蓼科、葫芦科等)47 个属的 140 多种被子植物内发现有便于在生产上利用的核质互作型的雄性不育系。国外在水稻杂种优势利用研究方面一般也是从不育化育种开始，目前国外已报道了能导致水稻雄性不育的细胞质有六种：

- (1) 中国红芒野生稻(*O. ru fipogon* 或 *Oryza sativa* L. f. *spontanea*),
- (2) 钦苏拉包罗 II (Chinsurah boro II),
- (3) 里德稻(Lead rice, 即铅稻),
- (4) 白壳(Bir-Co),
- (5) 非洲光身稻(*O. glaberrima* Steud.),
- (6) 中国台中本地 1 号。

日本已培育出三种不同细胞质的梗稻雄性不育系。1958

年,日本东北大学胜尾清以中国红芒野生稻×日本粳稻“藤坂5号”,并经过连续回交,培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,日本琉球大学新城长有以印度春籼“钦苏拉包罗Ⅱ”×中国粳稻“台中65”,并经过连续回交,培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渡边以缅甸籼稻“里德稻”×日本粳稻“藤坂5号”,并经过连续回交,培育成了具有里德稻细胞质的藤坂5号不育系。日本新城长有在培育包台型(简称BT型)不育系的同时,将包罗Ⅱ的恢复基因导入了台中65的细胞核中,获得了BT型不育系的同质恢复系“BT—A”系,配制的第一代杂种结实率达90%以上。里德型藤坂5号不育系也测得了日本品种“福山”作为恢复系,配制的第一代杂种结实率达85%。但上述两套不育系配制的杂种,优势都不强,未能用于生产。

1969年,美国加利福尼亚大学埃里克森(J. R. Erichson)等以我国台湾省品种“白壳”(Bir-Co)和“非洲光身稻”(O. glaberrima Steud.)为母本,分别与加利福尼亚粳稻“卡尔罗斯”(Calrose)、“卡罗柔”(Caloro)、“科卢萨”(Colusa)杂交,发现白壳和非洲光身稻都有导致加州粳稻雄性不育的细胞质。1972年,菲律宾国际水稻研究所的阿斯华尔(D. S. Athwal)和福马尼(S. S. Virmani)以“台中本地1号”为母本,与“朋克哈里203”(Pankhari 203)杂交,发现台中本地1号有导致朋克哈里203雄性不育的细胞质。但适于上述雄性不育诱导细胞质的任何有效育性恢复基因尚未见报道。

日本新城长有对BT型雄性不育及育性恢复的遗传进行了较系统的研究。BT型不育系是包罗Ⅱ的不育细胞质(S)与一对隐性不育核基因ff的质核杂种,其质核基因型为

(S) ff; 新城长有曾用“萨拉克”(Salak)等 6 个籼稻品种测交,发现它们的质核基因型都是(S)FF; 用 21 个粳稻品种测交,它们都具有可育细胞质(N)和一对隐性不育核基因 ff,其质核基因型为(N) ff; 故前者对 BT 型不育系有恢复作用,后者具有保持作用。至于粳型 BT—A 同质恢复系,除具有包罗 II 的(S)细胞质以外,它的 12 对染色体中有 11 对来自粳稻台中 65,另一对载有 FF 恢复基因的 C 染色体则来自包罗 II,其质核基因型也是(S)FF。BT 型不育系与 BT—A 恢复系杂交,杂种 F_1 (S) Ff 结实正常,结实率可达 90% 以上,但 F_1 的花粉可育率平均只有 50% 左右,即每个花药中有效的可育花粉粒数只占总粒数的 1/2; 其中占半数的(S) f 型花粉,质核关系不协调,成为无效的不育花粉; 另一半(S) F 型花粉,发育正常,成为可育花粉。这种质核互作关系直接作用在 F_1 配子上,导致 F_1 近半数的雄配子不育,叫做配子体不育。据新城长有观察,里德型不育系也属配子体不育。

国外对水稻杂种一代具有优势也进行了一些研究。近年来报道: 日本村山盛一(1976)对不同来源的水稻品种进行品种间杂交,配制出 78 个组合的杂种,在单本插的情况下,有 60 个组合的产量超过了高产的亲本,其中 14 个组合差异显著; 亲本之一用国外品种比全都用日本品种, F_1 代杂种表现出较明显的杂种优势; 在各种产量因子中,每穗粒数的优势最高,其次为每株穗数; 杂种产量和每穗粒数的相关系数是 0.757, 和每株穗数的相关系数是 0.619, 和千粒重的相关系数是 0.462; 他认为,若能探寻出大量生产 F_1 代杂种种子的经济有效的方法,水稻的杂种优势是可能在生产实践上应用的。美国卡那汉(H. L. Carnahan, 1972)等用我国台湾省及日本粳稻与加利福尼亚品种杂交,19 个组合 F_1 , 有 8 个组合的产量超

过高产亲本 22~110%，增产的原因主要是每穗粒数增多。美国麦克唐纳(D. J. McDonala, 1971)研究了五个水稻品种间杂交 F_1 的总光合率，最好的杂交组合“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%。

菲律宾国际水稻研究所于 1972 年育成带有台中本地 1 号胞质的朋克哈里 203 不育系，但其自然异交率极低，且是高秆品种；由于他们当时对水稻杂种 F_1 的优势表现，以及对是否能选育出具有满意的异交特性的水稻不育系、顺利地进行杂种种子的生产，信心不足，因此，当即停止了该项目的研究工作。我国杂交水稻研究的成果，对国际水稻研究所是一极大的促进，1978 年，该所所长布来迪(N. C. Brady)亲自到我国参观杂交水稻，并邀请我国有关学者到该所作学术报告，报告受到该所及各国学者的极大重视。随后，他们立即着手恢复研究杂交水稻的工作部署，1979 年从热带农业国际研究所调回福马尼(S. S. Virmani)博士，与该所现任的植物育种系主任库斯(G. S. Khusl)博士合作，重新开始他们在七十年代初期的研究工作；着手引进包括中国、美国育成的 22 种胞质的不育性材料，进行测交、转育，并开展某些基本理论方面的研究；研究重点是解决水稻杂种优势利用的三大基本问题：即获得比推广良种高产的杂种优势，三系配套以及可行的杂种种子的大量生产；在短短的一、二年内已初获成果，如：引自我国的两个不育系威 20A 和珍汕 97A 在保持系和不育系同时播插、开花期不割叶、不进行人工辅助授粉的条件下，分别获得相对于保持系的 19.0% 和 28.2% 的结实率，证明了我国选育的野败型不育系在热带地区同样表现不育性稳定、异交结实良好。在测交筛选新恢复系的研究中，测得该所新选育

的品系 IR 5853-162-1-2-3 对威 20 不育系和珍汕 97 不育系有良好恢复能力，杂种一代优势明显；IR 5853-162-1-2-3 对稻瘟病、白叶枯病具有较高水平的抗性，对各种主要病毒病和褐飞虱也具有抗性，并能抗旱，同时比 IR 24 早熟 5~7 天，且具有类似 IR 24 的高产株叶型和穗型，表现比 IR 36、IR 50 高产；1980 年 4 月在国际水稻研究所建所 20 周年之际把该品系定名为 IR 54。威 20A × IR 54 的杂种一代，经 4 个重复的小区测产，比对照 IR 36 以及我国提供的威优 6 号、汕优 6 号增产一成至二成多，虽比父本 IR 54 减产 1.4%，但若以每日产量比较，杂种要比父本增产 34%，该组合在旱季栽培，全生育期只有 99 天，与威 20 不育系相同，而父本 IR 54 的全生育期是 124 天；据鉴定，这个组合对短光照有较强的敏感性，在我国华南地区可能有一定的试种价值。

1980 年，美国将我国的杂交水稻引入加利福尼亚州等地试种，与美国水稻良种斯塔邦尼特 (Starbonnet) 相比较，结果杂交水稻平均亩产达 1474.6~1566.3 斤，比美国的对照良种平均每亩 558.7 斤增产 165.5% 到 180.3%。

二、我国水稻杂种优势利用的研究简况

我国水稻杂种优势利用的研究起步虽迟，但进展极速。1964 年，湖南安江农校（现名黔阳农校）袁隆平同志在洞庭早粳中发现败育型雄性不育株，开始了水稻杂优育种的研究。1970 年 10 月湖南黔阳农校李必湖同志在海南岛崖县发现了雄性不育野生稻植株（通称野败），为育成粳型水稻三系提供了细胞质亲本；江西、湖南、福建等省的育种工作者以野败为母本，长江流域栽培的矮秆早粳为父本，通过杂交和连续回交置换，育成了珍汕 97、二九南 1 号、威 41、威 20 等一批野败型

早籼不育系；广西等地的育种工作者通过对野败不育系的广泛测交，从栽培籼稻品种中发现一批恢复系，其中以东南亚地区的籼稻如泰引1号、IR 24、IR 661、IR 26等恢复力较强，配合力也好，从而在1973年完成了三系配套。这些恢复系并不具有野败的细胞质，故属异质恢复系。用这些异质恢复系配制的籼型杂交水稻，一季单产个别高产田可达1600~1700斤，一般要比当地推广良种每亩增产100斤左右；目前我国籼型杂交水稻的栽培已遍及南方各省的稻区，1979年全国杂交水稻的种植面积约7600万亩。与此同时，云南省的育种工作1969年从高海拔籼稻与粳稻台北8号天然杂交的不育株中经过复交和连续回交，育成了红帽缨等一批滇一型粳稻不育系；辽宁农科院利用籼粳杂交进行人工制恢，从 $(IR 8 \times 科情 3)$ $F_1 \times$ 京引35的复交后代中选出C57、C55等品系，对滇型、BT型粳稻不育系恢复良好，从而在1975年实现了粳稻三系配套。目前粳型杂交水稻主要在辽宁等省试种，一般可比当地推广良种增产10~20%。

在杂交水稻高产栽培生理生态研究总结的基础上，初步探明了我国不同地区、不同栽培条件下的育秧方式和群体结构，及其相应的增库、强源的技术措施，为制订不同生态条件下的高产模式打下了基础；有关单位在一季杂交水稻亩产1400斤以上的高产田内，研究了干物质生产与分配的规律，总光合势、群体叶面积系数和叶层构造，单位面积上颖花量及籽粒发育情况与结实率的关系，并采取定穗、定期X光摄影法，仔细观察分析了开花日序及粒肥和光照对空秕粒的影响，提出籽粒发育不存在不可逆性，加强灌浆中的后期水肥管理，可使杂交水稻受精后曾一度停止发育的籽粒继续充实而大大减少空秕率。通过不同地区不同季节大面积繁殖、制种技术的