

16.2613/115



水稻译文集之一

水稻育种和高产生理

浙江省农业科学院科技情报室编译
上海科学技术出版社

水稻育种和高产生理

——水稻译文集之一

浙江省农业科学院科技情报室 编译

上海科学技术出版社

水稻育种和高产生理

——水稻译文集之一

浙江省农业科学院科技情报室 编译

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 上海市印刷六厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 6.875 字数 152,000

1979年4月第1版 1979年4月第1次印刷

印数 1—15,000

书号: 16119·645 定价: 0.56元

编译者的话

水稻是世界上尤其是亚洲地区重要的粮食作物。六十年代以来,世界各国,特别是亚洲各国,对水稻的研究进行得非常活跃。研究的重点是水稻的育种,也结合进行水稻的遗传、生理、栽培、病虫害防治等方面的研究,取得了不少进展,并发表了大量论文。

第五届全国人民代表大会第一次会议上的政府工作报告指出:“对于世界上先进的科学技术,要认真学习,拿来为我所用。”介绍国外水稻的研究动态和成果,对我国的水稻工作者是有益的。国外的经验有值得借鉴和参考的地方,可以有分析、有批判地学习,做到“洋为中用”。这是我们编译这本《水稻译文集》的出发点。

国外水稻研究论文甚多,本书仅编译了自1972年以来,特别是1976年以后发表的文章15篇,内容以水稻育种为中心,包括与育种有关的遗传资源、稻的分化起源等,也有涉及水稻生理、高产栽培方面的研究。应该说,这些论文只是反映了近年来国外水稻研究的一个侧面,有些论点也是有争议的,仅供参考。

编译本书是一次新的尝试,由于编译者水平有限,时间仓促,在选题、译文方面均可能存在不妥甚至错误之处,请读者多多批评指正,以便今后改进。

1978年3月

目 录

编译者的话

稻属植物的亲缘关系	(1)
稻的基因连锁图	(12)
栽培稻的分化与起源	(28)
有关稻的几个问题	(41)
水稻遗传资源的若干情况与存在问题	(48)
印度水稻种质的保存和利用	(60)
东南亚的水稻品种与育种	(76)
美国早熟、耐肥水稻品种的选育	(87)
日本稻白叶枯病抗病品系的选育	(108)
有关对褐稻虱抗虫性的几个问题	(132)
水稻的光合作用特性与环境适应性	(144)
水稻的生长发育与植物激素	(156)
水稻的生产力及其提高的研究	(169)
高产水稻根群的形态及其生育环境	(197)
日本暖地(以佐贺县为中心)水稻高产途径的分析	(206)

稻属植物的亲缘关系

稻米是世界上百分之六十以上人口的主食，对于稻属获得较正确的知识，了解栽培稻与野生稻、野生稻与野生稻之间的相互关系，以及稻属植物的分布等，对阐明栽培稻的位置是很重要的。所以将这方面的研究概述于下。

分 类

鲁斯切维契 (Roschevicz, 1931) 是参与稻属分类而作出显著贡献者之一，他整理了过去许多种名，定出 19 个种，根据形态上的特性，将这些种归属于 4 个区 (Section): *Sativa*、*Granulata*、*Coarctata* 及 *Rhynchoryza*。其中以 *Sativa* 区最大，包括普通栽培种 (*O. sativa*) 及光稃种 (*O. glaberrima*) 等 12 个种。不用说，栽培种是来源于野生种的。*Sativa* 区的 12 个种中，7 个分布在非洲，3 个分布在亚洲，2 个分布在美洲和澳洲。鲁斯切维契认为，美洲的 2 个种是在第三纪时代从非洲移去的，澳洲的 2 个种则为派生产物。因此，他认为 *Sativa* 区的原种起源于非洲，随着年代变迁而扩大地区，分化为 12 个种。森岛 (1960) 等应用数量分类法进一步将 *Sativa* 区分为 *sativa* 和 *officinalis* 2 群，以及不包括此两者的 *australiensis* 群。

由于研究者不同、种名混淆等原因，产生了若干混乱。1963 年在菲律宾国际水稻研究所召开的“稻遗传学与细胞遗

传学”的座谈会上,将稻属归纳为表 1 的 19 个种。该表对鲁斯切维契的分类作了相当的修订,特别是将作为 *Rhynchoryza* 的 *O. subulata* 从 *Oryza* 属分开,而作为 *Rhynchoryza subulata* 处理。

以后立冈(1964)根据胚的结构,将 *O. coarctata* 从稻属中分开,而定为 *Scleophllum coarctata*,同时取消 *Coarctata* 节,而设置了 *Ridleyanae* 节(或区),试行了新的分类法(表 2)。

表 1 “稻遗传学与细胞遗传学”座谈会中认可的稻属种(1963)

名 称 和 种 名	名 称 和 种 名
普通栽培稻 <i>sativa</i>	阔叶野生稻 <i>latifolia</i>
光 稃 稻 <i>glaberrima</i>	马来野生稻 <i>ridleyi</i>
短舌野生稻 <i>breviligulata</i>	高秆野生稻 <i>alta</i>
澳洲野生稻 <i>australiensis</i>	短药野生稻 <i>brachyantha</i>
极短粒野生稻 <i>schlechteri</i>	狭叶野生稻 <i>angustifolia</i>
密集野生稻 <i>coarctata</i>	粗线粒野生稻 <i>perrieri</i>
药用野生稻 <i>officinalis</i>	线粒野生稻 <i>tisseranti</i>
小粒野生稻 <i>minuta</i>	长护颖野生稻 <i>longiglumis</i>
紧穗野生稻 <i>eichingeri</i>	疣粒野生稻 <i>meyeriana</i>
斑点野生稻 <i>punctata</i>	

表 2 稻属植物的染色体数、染色体组及其分布

Oryzeae 族	<i>n</i>	染色体组	分 布
<i>Oryza</i> 属			
<i>Oryzae</i> 节			
普通栽培稻	12	A	亚洲
曲须根野生稻(<i>O. rufipogon</i>)	12	A	
宿根野生稻(<i>O. barthii</i>)	12	A ^b	非洲
光稃稻	12	A ^c	非洲

(续上表)

Oryzae 族	n	染色体组	分 布
短舌野生稻	12	A ^s	非洲
澳洲野生稻	12	E	澳洲
紧穗野生稻	12	C	非洲, 亚洲
斑点野生稻	12	B	非洲
	24	BC	
药用野生稻	12	C	亚洲
小粒野生稻	24	BC	亚洲
阔叶野生稻	24	CD	美洲
高秆野生稻	24	CD	美洲
重颖野生稻	24	CD	美洲
<i>Ridleyanae</i> 节			
马来野生稻	24	—	亚洲
长护颖野生稻	24	—	新几内亚
短药野生稻	12	F	非洲
狭叶野生稻	12	—	非洲
粗线粒野生稻	12	—	马达加斯加
线粒野生稻	12	—	非洲
<i>Granulatae</i> 节			
疣粒野生稻	12	—	亚洲
<i>Schlechterianae</i> 节			
极短粒野生稻	—	—	新几内亚

注: 分类根据立冈(1964); —: 不详。

稻属植物的亲缘关系

搞清楚栽培稻的染色体数, 研究栽培种相互间、栽培种与野生种之间杂种的染色体配对情况, 是阐明栽培种所包括的范围和来源的重要方法。稻属的种, 除了至今染色体数不清楚的一个种(*O. schlechteri*)之外, 是以 $X=12$ 为基数的二倍

体($2n=24$), 或者是杂合性四倍体($2n=48$)。以二个栽培种主要的 *sativa* 群均是二倍体, 而 *officinalis* 群则混合存在着二倍体和杂合性四倍体。

1. 通过染色体组分析确定种的亲缘关系

如前所述, 探明种的亲缘关系的方法之一, 是通过细胞遗传学的途径, 即对各个种相互之间的 F_1 , 应用染色体的配对为主, 也考虑种子结实性能等, 以阐明种的染色体组的方法。

盛永等为了搞清楚稻属的染色体组, 进行了种间杂交试验, 对获得的许多杂种作了细胞遗传学的研究。于 1943 年最初对普通栽培稻、小粒野生稻, 及阔叶野生稻分别给予 AA、BBCC, 及 CCDD 的染色体组符号, 推断出 4 种染色体组。接着, 明确了药用野生稻与普通栽培稻不同, 而与小粒野生稻及阔叶野生稻有相同的染色体组, 并以此作为 C 染色体组的基本种。以后, 进行了以栽培种及近缘野生种为中心的细胞遗传学的研究, 阐明了各个种的染色体组构成。

普通栽培稻与 *O. sativa f. spontanea* 的杂种在减数分裂中期形成染色体数 12, 而且结实率高。同时, 普通栽培稻与其变种 *O. sativa var. fatua* 的杂种每个母细胞平均形成 4~6 个二价染色体, 分裂也无异常, 结实率也高。

普通栽培稻与 *O. perennis* 的杂种染色体虽完全可配对, 但种子结实率因组合不同而有变异。即有时种子完全不结实, 有时结实率达到较高的 55% 左右。在亚洲、美洲、非洲不同地区来的 *O. perennis* 与 *O. sativa* 的杂种中, 以与亚洲型的 *balunga* 的杂种结实率最高, 达到 90% 左右, 而与美洲型的 *cubensis*、非洲型的宿根野生稻 (*barthii*) 的杂种, 结实率甚低, 仅为 5% 左右。进一步对许多品系探讨两个种间的杂种是必要的, 同时认为, 从群体遗传学的方法, 推论亚洲的

O. perennis 为 *O. sativa* 的祖先,其意义是相当大的。

就两种栽培稻,即普通栽培稻与光稃稻的亲缘关系来说,两者正反交的杂种染色体配对,因杂交组合而异,有时配对正常,有时伴随着各种程度一价染色体的出现而表现分裂异常。两者都是完全不结实的。

局限于非洲西部地区的栽培稻(光稃稻)与该地野生种短叶野生稻的杂种中,除在第一中期为 12 外,极少形成 2~4 个一价染色体(1.6~2.0%),种子结实率较高,达到 52~55%。

短叶野生稻与 *O. sativa* f. *spontanea* 或 *O. perennis* 的正反交杂种中,观察到 12 Π 等若干个一价染色体,以及由其产生的分裂异常现象。

两种栽培稻中,普通栽培稻目前已遍及全世界,而光稃稻的分布仅限于非洲西部小范围内。这两个种各具有相当不同的形态特征,其关系早已进行论述。即拉马纽杰(Ramanjam, 1938)根据两者的杂种结实率和后裔分离,认为光稃稻是普通栽培稻的变种,而森中等(1957)根据杂种细胞遗传学上的研究,认为两个种染色体组虽相同,但从性状上的差异来看,不如作为不同种较为妥当。同时森岛等(1963)还认为,短叶野生稻是光稃稻的祖先型,光稃稻同亚洲的普通栽培稻的起源是各自独立的。

如已所述,普通栽培种的染色体组构成是 AA。因此,根据普通栽培种与近缘种之间,以及近缘种相互之间的杂种进行的细胞遗传学上研究结果,供试的近缘种应与普通栽培种染色体构成 AA 是相同的。不过有关此种染色体组的符号至今尚有若干混乱现象。里奇哈雷(Richharia, 1960)认为 *O. perennis* 为原型,它与短叶野生稻的染色体组符号为 P^1P^1 , 普通栽培稻为 P^2P^2 , 光稃稻和 *O. stapfii* 为 P^3P^3 ; 叶氏和享

德森(Yeh 和 Handerson, 1961)以普通栽培稻及其变种 *O. sativa* var. *fatua*、*O. sativa* var. *formosana* 以及 *O. balunga* 的染色体组符号为 A_1A_1 , *O. perennis* 的染色体组符号为 A_2A_2 ; 光稃稻、短叶野生稻及 *O. stapfii* 的染色体组的符号为 EE; 博哈蒙特(Bouharmont, 1962)则以普通栽培稻、*O. fatua* 的染色体组为 AA, 光稃稻、*O. stapfii*、短叶野生稻的染色体组为 A_1A_1 。也有些研究者将这些稻种的染色体组符号全部均作为 AA 的。

因此, 1963 年国际水稻研究所在“稻遗传学与细胞遗传学”的座谈会染色体组符号委员会中, 作如下的归纳, 以整理过去的混乱状态。即:

AA: 普通栽培种, *perennis* 亚种。 *balunga* (亚洲型)

A^bA^b : *O. perennis* 亚种。 *barthii* (非洲型)

$A^{cu}A^{cu}$: *O. perennis* 亚种。 *Cubenisi* (美洲型)

A^sA^s : 光稃稻, 短叶野生稻。

另外, 以染色体组构成已明了的普通栽培稻 (AA)、*O. paraguayensis* (= 阔叶野生稻, CCDD) 及小粒野生稻 (BBCC) 作为分析种, 根据其染色体组构成不清楚的 *O. brachyantha* 杂种的染色体组配对和 F_1 杂种产生的困难程度, 对后者给予新的染色体组符号 FF。 *O. brachyantha* 是目前稻区 (或节) 以外已确定其染色体组构成的唯一的种。

就澳洲野生稻来说, 根据此种与近缘野生种杂种植株的中期染色体有大小以及染色体的配对程度, 盛永等已于 1960 年确定其染色体结构与 A, B, C 染色体组不同, 但以后就其与 AA、BBCC、CCDD 染色体组种的杂种研究, 给予染色体组的符号为 EE。

杂合性四倍体小粒野生稻 (BBCC) 和阔叶野生稻 (CCDD)

的染色体组构成, 以及具有这两个种共同染色体组 CC 的二倍体种虽早已阐明了, 但发现单方面具有染色体组构成为 BB 及 DD 的二倍体种则不容易, 长期内仍然未搞清楚。

1967 年, 笔者以在非洲搜集、保存于三岛遗传研究所的二倍体种斑点野生稻, 与药用野生稻 (CC)、小粒野生稻 (BBCC)、斑点野生稻 (4X)(BBCC) 进行杂交, 根据其于 BBCC 染色体组杂种的染色体组配对情况以及与 CC 染色体组稻种杂交的困难程度, 主张二倍体的斑点野生稻是 BB 染色体组的基本种。虽然也有与此相反的不同论述(Hu, 1970), 但后来笔者等成功地作出了一向较困难的斑点野生稻 (2X) $\times$ 药用野生稻 (CC) 的杂种, 而且进一步培育成用秋水仙碱处理获得的加倍合成复二倍体与自然 BBCC 染色体组种的杂种, 观察了其形态与染色体配对情况。同时还对合成复二倍体与自然 BBCC 染色体组的种比较了磷酸化酶和过氧化酶的酶谱。由这些研究的结果证实了二倍体的斑点野生稻是 B 染色体组的基本种。

对于分布在中、南美洲的阔叶野生稻 (CCDD) 等构成染色体组之一 DD 的基本种, 沙曼(Sharma, 1974)等根据斯里兰卡的药用野生稻和曼谷的药用野生稻的自然杂种半不实 F_2 植株染色体加倍的品种间四倍体, 与哥斯达黎加的阔叶野生稻的杂种染色体配对情况, 以曼谷的药用野生稻作为 D 染色体组的基本种, 不过尚有许多疑点。同时, 布鲁克(Brücher)从南美洲搜集的二倍体阔叶野生稻, 作者相信它是 DD 染色体组的基本种。以后该氏以二倍体种阔叶野生稻种子产生的幼苗, 检验体细胞的染色体数时, 与预期相反, 为 $2n=48$ 的四倍体。因此, 到目前止, D 染色体组的二倍体种尚未有确定的稻种。

2. B、C、D 染色体组之间的共同性

CC、BBCC 及 CCDD 染色体组的稻,其外部形态有类似性,因而有这样的见解:这些构成的染色体组 B、C、D 起源是相同的,其差异仅仅在于控制染色体配对的基因位点不同(桑姆帕斯,1962;戈帕拉克里斯南等,1966)。同时也有这样的推论:这三种染色体组只不过是药用野生稻的 C 染色体组的变异而已。

同时也有人报道,小粒野生稻(BBCC)×*O. brachyantha* (FF)、小粒野生稻×澳洲野生稻(EF)、*O. paraguayensis* (CCDD)×澳洲野生稻(EF)、澳洲野生稻(EF)×高秆野生稻(CCDD)等的杂种形成的二价染色体,并非是 BC 与 E,或者 F、CD 与 E 之间的异源联会,而是来源于 B 与 C 或者 C 与 D 染色体组之间的配对,因此, B、C、D 各染色体组相互之间共同性颇大。

但是,这些推论是根据稻株形态或染色体大小(具有 E 染色体组的澳洲野生稻的染色体较大)的比较而来的。当然,形态是基因与环境相互作用的结果,所以其过程是复杂的。形态上的类似性不能作为基因相同的直接证明。基因是在染色体上以一定次序排列着的,除了不配对的基因等情况外,相同染色体在减数分裂中期形成二价而排列在基板上。

[普通栽培稻(AA)×小粒野生稻(BBCC)]×普通栽培稻(AA),以及[普通栽培稻(AA)×阔叶野生稻(CCDD)]×普通栽培稻(AA)的回交杂种,形成了 $12_{II}+24_{I}$ 的配对型,这样获得的结果表明,此一价染色体来源于 B 与 C 或 C 与 D 染色体组之间的非共同性(森中和福岛,1956;片山,1967)。

为了直接了解 B、C、D 染色体组之间的相同程度,对 B×C 和 C×D 及其反交的杂种,或者对 BBCC 和 CCDD 染色

体组的单倍体观察一下染色体的配对是较为适当的。二倍体的斑点野生稻和 *O. collina* (斯里兰卡药用野生稻)、紧穗野生稻、药用野生稻等 C 染色体种的杂种中, 每个母细胞形成的二价染色体数平均至多只有 3.49, 是比较少的。新关氏(1977)将 BBCC 染色体种的单倍体用对氟苯基代丙氨酸处理获得一株稻, 笔者等在人工合成复二倍体的后代中获得二株稻, 二者都是单倍体, 于中期对每个母细胞只观察到平均 1.58、2.41、3.30 个松弛的末端配对的二价染色体。

从上面回交和 B 与 C 染色组间的杂种及 BBCC 染色体种的单倍体所示的结果, B、C、D 各染色体组之间的相同性很少, 这说明了其相互之间有相当的分化。

包括在稻区(节)中各个种(除了未发现的 DD 染色体种之外)的染色体构成, 至今均已搞清楚了。但非属于稻区(节)的种中, 染色体组已确定的仅有短药野生稻的 FF 而已。笔者在染色体构成不明的马来野生稻和疣粒野生稻与染色体组分析种之间进行了许多杂交试验, 至今已在普通栽培稻(AA) × 马来野生稻(????), 及普通栽培稻(AA) × 疣粒野生稻(??)两个组合中成功地作出杂种。在前一杂种中, 观察到体细胞 $2n=36$, 而且在减数分裂中期每个母细胞观察到只有 0.1 或 0.3 个二价染色体。根据两个种的染色体配对数和配对程度, 以及杂交的难度和形态上的差异, 认为它们均不包含着 A 染色体组。

迄今为止, 尚未发现含有 A 染色体组的自然复二倍体。阐明此种原因, 是追踪稻属植物进化过程上有意义的问题之一。渡边(1975)合成了稻区(节)内种间复二倍体, 并进行了其核学的观察。结果, 含有 A 染色体组的 3 种复二倍体均表现完全不结实, 将其与栽培稻的二倍体及四倍体杂交而获得

的杂种也是不结实的。从这点看来,此种特异的不结实现象,可能是稻属中并不存在着含有A染色体组多倍体的原因。

同 功 酶

为了推断生物的亲缘关系,进行了基因直接产物蛋白质或同功酶比较方法的试验。稻属植物中,过氧化酶、酸性磷酸酶及酯酶等,也表现出种特有的酶谱,不过有的报告认为,根据酶谱进行种的分类,因在种内变异很大,似乎是较困难的。

笔者等(1973)对二倍体的斑点野生稻及其近缘种比较了各种同功酶,发现从酶谱求出的类似度指数与从细胞遗传学获得的结果是十分一致的。同时,根据系统明确的B染色体种与C染色体种杂种的合成复二倍体,与自然之BBCC染色体种的酶谱作比较,获得的结果表明推断自然BBCC染色体组种的构成系统的可能性。

数 量 分 类 法

按一定标准将生物界中各种各样的变异进行分类,在生物学研究中是很重要的事。最近,与以往的分类法不同,按数理处理大量性状的数量分类学已发展起来了。

在稻属中,采用此方法已进行了试验,就其对多数性状测定的结果来说,是以簇群分析和主要成分分析进行的。结果,与以前分类方法进行分类的结果大体是一致的。

分 布

稻的亲缘关系与分布未必是无关的。关于稻属各个种的分布, 鲁斯切维契(1931)和佐佐木(1935)已有了几篇报道。立冈(1963)证实了稻属的 22 个种, 并记述了其分布。在 22 个种中, 中南美洲 3 种, 亚洲和非洲各 8 种, 澳洲 1 种。此外, 曲须根野生稻分布于亚、非、澳洲, 紧穗野生稻分布在斯里兰卡和非洲。

在这些稻种之中, 新几内亚的极短粒野生稻, 长护颖野生稻 ($2n=24$), 东南亚的疣粒野生稻 ($2n=24$)、马来野生稻 ($2n=48$), 非洲的线粒野生稻 ($2n=24$)、狭叶野生稻 ($2n=24$), 马达加斯加的粗线粒野生稻, 染色体组构成还不清楚, 极短粒野生稻的染色体数亦未确定。

结 束 语

上面, 将稻属植物的亲缘关系, 主要根据细胞遗传学方法获得的结果作一叙述。但还有许多有待解决的问题。至今, 这方面的研究多数是由日本研究者进行的。希望留下来的问题亦通过我们之手加以解决。

(译自《生物の科学 遺伝》31(7)11~18, 1977, 原作者片山 平, 吴尧鹏译)

稻的基因连锁图

本世纪初，星野氏在“札幌农学会报”(现“北海道大学农学系纪要”的前身)第3卷上，发表了《梗稻与糯稻杂交获得胚乳成分的变化》一文，开始记载了胚乳异粉性(Xenia)现象，同时也以《稻性间因子的两性分析研究》为题，试图对孟德尔主义作一介绍。该氏对豌豆和稻的遗传先后进行了8年研究，在性状遗传学方面留下许多结果。这些研究是在孟德尔法则再发现之后二年的事。另一方面，加藤氏也同时开始着手进行稻、麦的人工杂交，成为杂交育种法的先驱。这些研究由安藤、池野两人于二十年代介绍之前，大部分均未发表，但他研究的性状颇广，有株高、秆粗、穗长、叶大小、茎数、着粒密度、芒的有无、护颖长度、叶舌有无、植株色泽、糙米大小、胚乳性质、开花期早晚、脱粒性、耐病性等。在当时进行这样广泛的研究是值得注意的。

以下必须对稻体各部分具有的性状表现与基因作用一起加以叙述，所以先将稻各部分的名称列如图1。

尽管这种稻的遗传研究开始较早，相应地具有较早的历史，但以后的进展却不很大，与玉米、大麦有很大的距离。特别是连锁群，即有关染色体上基因的排列研究及其成果，可以说在很长时期内仍是片断的。而且这情况不仅在日本，其他各国也是同样的。

当然，其间值得特别加以记述的报道也并非没有，可以列举出：印度的拉美和拉奥(Ramiah 和 Rao, 1953)，以籼稻为对