


“十三五”国家重点出版物出版规划项目


中国耐盐碱水稻技术创新与研究丛书

# 第三代杂交水稻育种技术

总主编 袁隆平

本卷主编 米铁柱 刘佳奇 邹丹丹

 山东科学技术出版社  
www.lkj.com.cn



# 第三代杂交水稻育种技术

山东科学技术出版社

图书在版编目 ( CIP ) 数据

第三代杂交水稻育种技术 / 袁隆平总主编 ; 刘佳音等主编. — 济南 : 山东科学技术出版社, 2019.9

ISBN 978- 7- 5331- 9892- 3

I. ①第… II. ①袁… ②刘… III. ①杂交—水稻—作物育种 IV. ①S511.035

中国版本图书馆CIP数据核字 (2019) 第180649号

第三代杂交水稻育种技术

DISANDAI ZAJIAO SHUIDAO YUZHONG JISHU

责任编辑: 孙雅臻 于 军

装帧设计: 魏 然

---

主管单位: 山东出版传媒股份有限公司

出 版 者: 山东科学技术出版社

地址: 济南市市中区英雄山路189号

邮编: 250002 电话: (0531) 82098088

网址: www.lkj.com.cn

电子邮件: sdkj@sdcbcm.com

发 行 者: 山东科学技术出版社

地址: 济南市市中区英雄山路189号

邮编: 250002 电话: (0531) 82098071

印 刷 者: 济南新先锋彩印有限公司

地址: 济南市工业北路188-6号

邮编: 250100 电话: (0531) 88615699

---

规格: 16开 ( 185mm × 260mm )

印张: 13.75

版次: 2019年9月第1版 2019年9月第1次印刷

定价: 128.00元

## 《第三代杂交水稻育种技术》编委会

总 主 编 袁隆平

本卷主编 刘佳音 米铁柱 李继明 张国栋

编 委 (按姓氏笔画排序)

于 萌 王克响 王学华 齐双慧 孙佳丽

孙艳君 孙常键 李 莉 李儒剑 吴洁芳

邹丹丹 张 佩 张彦荣 罗 碧 袁定阳

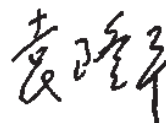
顾晓振 徐春莹 彭既明

# 序

众所周知，增产粮食有两个主要途径：第一，依靠科学技术提高单位面积产量；第二，增加耕地面积。世界上大约有10亿 $\text{hm}^2$ 盐碱地，亚洲约占1/3，中国的盐碱地面积也在1亿 $\text{hm}^2$ 左右。有效利用这些盐碱地，增加可耕地面积是提高粮食总产量最直接和有效的途径，这也成为农业领域的重要发展方向。

2012年以来，为了有效地推进盐碱地稻作利用产业化，我带领青岛海水稻研究发展中心团队，联合国内外相关机构与研究者，从杂交水稻技术研发应用、耐盐碱水稻选育推广、优质稻米生产加工到智慧农业等多个领域进行了广泛深入的探索，搭建了跨学科融合创新的盐碱地稻作改良与可持续发展的新技术与新模式。

我带领青岛海水稻研究发展中心将以“解决饥饿问题，保障世界粮食安全”为使命，联合各方面力量，实现改良666万 $\text{hm}^2$ 盐碱地的目标，推动现代农业产业发展，助力乡村振兴，同时进行国际推广，加快“一带一路”建设步伐，共建人类命运共同体。



2019年7月

# 目 录

## 第一章 中国杂交水稻概况 / 1

### 一、中国杂交水稻的发展 / 1

### 二、中国杂交水稻的推广历程 / 5

参考文献 / 14

## 第二章 杂交水稻育种技术 / 16

### 第一节 水稻杂种优势的利用 / 16

#### 一、杂种优势现象 / 16

#### 二、杂种优势的利用 / 17

### 第二节 杂交水稻育种技术发展状况 / 18

#### 一、第一代杂交水稻育种技术 / 18

#### 二、第二代杂交水稻育种技术 / 26

#### 三、发展趋势 / 34

参考文献 / 34

## 第三章 第三代杂交水稻的创制 / 38

### 第一节 植物雄性不育 / 38



- 一、植物雄性不育的分类 / 38
- 二、细胞质雄性不育和核质互作不育 / 47
- 三、雄性不育系及其保持系选育标准 / 58
- 四、雄性不育系及其保持系的选育 / 59
- 五、恢复系选育标准及恢复基因来源 / 61
- 六、雄性不育恢复系选育方法 / 63

第二节 普通核不育基因的研究现状 / 66

- 一、隐性核不育基因研究现状 / 66
- 二、水稻隐性核不育基因研究现状 / 69

第三节 普通核不育中间材料的创制 / 72

- 一、普通核不育突变体的利用策略 / 72
- 二、水稻普通核不育中间材料的创制 / 78

参考文献 / 118

第四章 第三代杂交水稻中间材料的鉴定 / 129

第一节 中间材料的分子鉴定 / 129

- 一、PCR检测法 / 130
- 二、外源蛋白检测与鉴定法 / 133
- 三、mRNA检测与鉴定法 / 134
- 四、转基因植株检测的其他技术 / 135

第二节 中间材料的表型鉴定 / 137

参考文献 / 142

第五章 第三代杂交水稻在杂交育种中的应用 / 145

第一节 第三代杂交水稻的优势分析 / 146

一、三系法杂种优势利用及其存在的问题 / 147

二、两系法杂种优势利用及其存在的问题 / 149

三、第三代杂交稻及其优势 / 150

第二节 第三代杂交稻的研究现状 / 151

第三节 第三代杂交稻的应用 / 153

一、新保持系和不育系的创制 / 154

二、第三代杂交水稻不育系的利用 / 156

三、展望 / 156

参考文献 / 157

第六章 第三代杂交稻安全性评价 / 159

第一节 转基因技术 / 159

一、转基因技术综述 / 159

二、水稻转基因技术 / 169

三、转基因水稻的分类 / 171

第二节 我国水稻转基因研究现状 / 174

第三节 水稻转基因的安全评价 / 176

一、水稻转基因安全评价的流程 / 176

二、转基因水稻环境安全评价 / 177



第四节 转基因水稻食用安全评价 / 182

一、转基因抗虫水稻 / 182

二、转基因抗病水稻 / 185

三、转基因高营养水稻 / 187

四、药用转基因水稻 / 189

五、耐盐性转基因水稻 / 189

第五节 我国转基因水稻产业化前景分析 / 190

一、我国转基因水稻产业化的优先序 / 190

二、转抗虫基因水稻产业化利弊分析 / 191

三、展望 / 193

参考文献 / 195

第七章 第三代杂交水稻不育系商业化生产 / 200

第一节 第三代杂交水稻的生产 / 200

一、三系法杂交种的制备 / 200

二、两系法杂交种的制备 / 201

三、第三代杂交种的制备 / 202

参考文献 / 203

# 第一章 中国杂交水稻概况

稻米是中国一半以上人口的主食，因此水稻的稳产性、丰产性高低严重影响着我国的粮食供给安全。随着工业化、城市化的快速发展，工业用地、商业用地严重侵占农业生产所需的土地。目前，我国可利用的耕地总面积正在逐年减少，水稻种植面积也随之缩减。为保障我国粮食供给安全，保证稻谷总产量不变或进一步提高，提高水稻面积单位产量是最快捷有效的手段之一。

## 一、中国杂交水稻的发展

杂交水稻是利用杂种优势将两个在遗传上有一定差异的水稻品种的优良性状互补，通过杂交，获得具有杂种优势的第一代杂交种。由于杂交水稻来自两个不同的水稻品种，其基因型具有高度杂合性，后代出现株高、分蘖数、穗长、穗粒数等性状分离，因此需年年制种但不能留种。杂交水稻在产量和抗性方面较常规



稻有较大优势，如“湘两优900”亩<sup>\*</sup>产1 149.02kg，创造了世界上水稻单产的最新、最高纪录，但杂交水稻在米质上如直链淀粉含量、氨基酸含量、蛋白质含量等方面往往较常规稻稍差。

杂交水稻的生产面积已达水稻生产总面积的55%，其稻谷产量占全国稻谷总产量的一半以上。杂交水稻不仅在中国大面积推广，也在国外如印度、菲律宾、越南、埃及、印度尼西亚以及美国等多个国家得到推广。

### （一）三系杂交水稻——第一代杂交水稻

1971年，湖南省水稻杂种优势利用协作组用野败原始株与早籼水稻品种6044杂交，从其杂种F<sub>1</sub>中选择不育株，1971年冬又以二九南1号为父本杂交，1973年育成二九南1号不育系和保持系，并与引自IRRI的水稻品种IR24配组育成强优势杂交水稻组合南优2号（林世成，1991），成为我国第一个三系配套的杂交水稻。

与此同时，颜龙安等人于1971年以“野败”为母本，以早籼水稻品种珍汕97为父本，通过杂交和回交，于1973年育成优良杂交水稻不育系珍汕97A和保持系珍汕97B。该不育系是20世纪八九十年代我国使用面积最大的杂交水稻不育系（林世成，1991）。湖南省贺家山原种场于1973年育成杂交水稻不育系V20A和同型保持系V20B，是全国推广面积最大的杂交水稻不育系之一（林世成，1991）。红莲细胞质的杂交水稻不育系统称为红莲型不育系（林世成，1991）。红莲细胞质杂交水稻不育系是武汉大学遗传研究室以海南红芒野生稻为母本，以早籼水稻品种莲塘早为父本，杂交、回交筛选出来的。后由广东省农业科学院转育成的粤泰A、B和2007年审定定名的珞红3号A、B（武汉大学生命科学学院育成）均属于此类型。

湖南省杂交水稻研究中心张惠莲从水稻品种印尼水田谷6号群体中选择出不育株，以此为亲本，经杂交、回交育成了杂交水稻不育系Ⅱ-32A和保持系

---

<sup>\*</sup> 亩为非法定计量单位，1亩=1/15 hm<sup>2</sup>。本书沿用“亩产”提法。编者注。

Ⅱ-32B。Ⅱ-32A是我国杂交水稻中重要的不育系之一。三系杂交水稻不育系的育成是在研究过程中利用了亲缘远缘和地理上远缘的细胞质基因而育成的，可见远缘基因的引入是杂交水稻成功的重要遗传物质基础。

三系杂交水稻恢复系的选育利用了国际水稻研究所选育的水稻品种IR8、IR24等为代表的一系列品种或其衍生系作为父本，从而配制出具有强优势的杂交水稻组合。我国杂交水稻推广面积最大、时间最久的杂交稻组合汕优63的恢复系明恢63就有国际水稻研究所选育的水稻品种IR30的亲缘，我国杂交水稻早期推广的强优杂交水稻组合南优2号的恢复系也是国际水稻研究所的IR24，还有我国广泛应用的其他杂交水稻强优组合汕优3号（珍汕97A / IR66）、汕优8号（珍汕97A / IR28）、威优6号（V20A / IR26）、威优30号（V20 A / IR30）等都是以国际水稻研究所选育的水稻品种作为恢复系品种（林世成，1991）。相关研究报告，我国“八五”期间和“九五”期间育成的新恢复系中有80%以上的恢复系来自IR系列品种或者它们的衍生品种如汕优63、明恢63、南优2号、汕优3号、威优6号等（阳峰萍等，2007）。

1965年，云南农业大学的李铮友拉开了中国杂交粳稻的研究序幕，他在台北8号田中发现了天然杂交不育株，经过4年的攻关研究，最终于1969年育成中国第一个粳稻细胞质雄性不育系即“红帽缨不育系”，并通过籼粳搭桥技术于1970年育成中国第一个粳型恢复系南8，1973年实现杂交粳稻三系配套。至今，滇I型不育系一直是中国培育粳型杂交稻组合的两个主要细胞质雄性不育系之一，主要用于培育滇杂、甬优以及津优的粳型杂交稻系列。目前，利用滇I型不育细胞质培育的杂交粳稻在全国年推广种植达66.67万 $\text{hm}^2$ 。在我国粳稻种植面积中，杂交粳稻的种植面积只占粳稻种植总面积的3%，而常规粳稻的种植面积占粳稻种植面积的97%（汤述翥等，2008）。粳稻中恢复系匮乏，不育系遗传基础单一，杂交粳稻产量优势和米质优势比常规粳稻不明显，且不能留种进而增加农户的投入，这些因素严重制约杂交粳稻发展，其中粳稻中恢复系匮乏和不育系遗传基础单一是最主要制约因素。



## （二）两系杂交水稻——第二代杂交稻

1973年，石明松在湖北沔阳沙湖农场农垦58大田中发现了3株不育株，在相关单位通过自然分期播种过程中发现它们在长日照条件下表现为不育特性，而在短日照条件下恢复育性。基于这种雄性不育特性，石明松于1981年提出了长日高温下制种、短日高温下繁殖（即“一系两用”）的设想，拉开了我国两系法杂交稻全面发展的序幕（卢兴桂，2003）。专家们经过多年的研究，培育出了以培矮64S为代表的一批两系不育系，如Y58S、C815S、培矮88S等（罗孝和等，1989；李任华等，2000；郭柏生等，2001；邓启云，2005），并且配制出以“两优培九”为代表的一批高产两系杂交水稻组合，在我国大面积推广应用。

研究发现，两系杂交稻的不育系和杂交组合（F）在育性表现上存在着不稳定性，表现在杂交水稻生产上的不稳定。由于两系杂交水稻的遗传机制比较复杂，不同的研究者对此看法不同。如靳行明等认为受一对主效基因控制，朱英国等认为受两对隐性基因控制，万昕等认为应当属数量性状微效多基因控制。最后，张启发等人利用DNA分子标记研究发现，其光敏不育基因（*prms*）在第3，5，7，12号染色体上均能找到相应的基因位点，而温敏不育基因（*tins*）定位的研究结果是将8个温敏不育基因（*tins*）各自定位在8，7，6，2，2，5，9和10号染色体上（蔡春苗等，2008）。研究表明，共有12个控制两系杂交水稻的光温敏不育基因，是微效多基因控制的数量性状，易受环境条件如光照、温度的影响，因此在水稻生产中存在不稳定性。

1980年日本制定了水稻超高产育种计划，要求15年内育成比原有品种增产50%的超高产品种。后来虽然培育出了5个接近或达到育种目标的粳稻品种，但由于种种原因未能大面积推广。之后，1989年国际水稻研究所提出培育“超级稻”（后称“新型株”，也称理想株型）的育种计划（袁隆平，2006），并培育出1个适于直播的超级热带粳稻，也未能大面积推广。

1996年，中国农业部立项“中国超级稻育种”计划，并分期逐步实施：第一

期，到2000年实现亩产700kg（中稻）；第二期，到2005年实现亩产800kg（中稻）；第三期，到2015年实现亩产900kg（中稻）（袁隆平，2008）。通过努力，已于2000年实现了超级稻第一期目标，2004年实现了第二期目标。据农业部统计，至2006年底共有49个水稻品种和杂交稻组合被认定为超级稻，其中常规稻品种14个，杂交稻组合35个（邓华凤，2007；袁隆平，2008）。

在超级杂交稻中，不育系中9A、中浙A、Q2A、培矮64S、C815S、P88S、Y58S起了重要作用，恢复系9311、Q611、蜀恢527、明恢86等起了重要作用，其中蜀恢527已配制出5个农业部认定的超级稻组合，明恢86及其衍生恢复系（航1号）配制出4个通过农业部认定的超级稻组合。9311与培矮64S配制的杂交稻组合“两优培九”在我国南方稻区推广面积最大。

### （三）新“两系”杂交稻——第三代杂交水稻

中国的第一代杂交水稻是以细胞质雄性不育系为遗传工具的三系法杂交水稻，第二代杂交水稻是以光温敏雄性不育系为遗传工具的两系法杂交水稻。目前，中国杂交水稻的研究已进入第三代的研究，即以遗传工程雄性不育系为遗传工具的杂交水稻。第一代杂交水稻即三系法杂交水稻是杂交水稻育种的经典方法，其不育性表现较为稳定，但其育性受恢复系和保持系关系的制约，筛选到优良组合的概率较低；第二代杂交水稻即两系法杂交水稻，它在配组方面自由度较高，几乎大部分常规水稻品种都能恢复其育性，但其育性受环境影响较大，而天气因素非人力所能控制，若遇到极端天气（如异常低温或异常高温）会使研究结果失败。鉴于三系法和两系法都有各自的优缺点，因此我们期望找到一种可以将这两种杂交水稻育种方法结合起来，并起到互补作用的新育种方法，即“第三代杂交水稻育种技术”。

## 二、中国杂交水稻的推广历程

袁隆平1964年在安江农校实习农场发现水稻不育株，从此拉开了中国杂交水



稻研究的序幕，历时9年的攻关研究，于1973年实现我国籼型杂交水稻不育系、保持系和恢复系的三系配套，育成我国第一个三系配套的杂交水稻——南优2号，并于1975年实现大面积推广种植。1976—1988年，12年的时间内，杂交水稻的推广种植面积从14万 $\text{hm}^2$ 上升到1 266.67万 $\text{hm}^2$ ，这在中国作物良种推广史上极为罕见（覃明周，1989）。

目前已推广的杂交水稻大部分含有细胞质雄性不育系的血缘，其中主要的细胞质类型有包台型（BT型）、红莲型（HL型）、野败型（WA型）、印水型（YS型）以及冈型（K型）。研究表明，野败型、冈型和印水型中的不育基因在起源和遗传关系方面为同一种不育类型。BT型不育基因Orf79位于线粒体基因组，其编码产物细胞毒素肽ORF79导致花粉失去育性，而位于水稻第10号染色体的基因Rf21即为WA型不育基因。

1974年，南优2号、矮优2号等第一批杂交组合诞生，一般单产超过 $7.5\text{t}/\text{hm}^2$ ，其中广西农学院的南优2号单产 $8.96\text{t}/\text{hm}^2$ ，比早稻当家品种广选3号翻秋栽培增产48.4%，比晚稻当家品种包选2号增产61.5%，比高产亲本IR24增产48.18%。1975年，湖南、江西、广西、广东等十多个省（自治区、直辖市）试种杂交水稻 $373.33\text{hm}^2$ ，平均单产 $7.5\text{t}/\text{hm}^2$ 以上，双季早稻和中稻比当地当家品种增产20%~30%，双季晚稻增产幅度更高。1976年1月，农业部在广州召开南方13省（自治区、直辖市）参加的籼型杂交水稻推广会议，决定在中国南方大面积推广杂交水稻，并由湖南向部分省（自治区、直辖市）提供三系种源。1976年全国杂交水稻种植面积跃升到13.8万 $\text{hm}^2$ ，较1975年扩大了369倍，使杂交水稻推广进入1976—1979年的快速增长期（图1-1）。1978—1979年杂交水稻面积稳步扩大，为之后的推广打下了坚实的基础。1980—1981年进入徘徊期：杂交水稻组合单一、生育期较长、抗性不强等，有些地方病虫害严重，或因抽穗扬花期受高温、低温影响，致使空壳率高，造成减产（万崇翠，1988），1980年杂交水稻种植面积由1979年的496.73万 $\text{hm}^2$ 下降到478.87万 $\text{hm}^2$ ，1981年又恢复到511.73万 $\text{hm}^2$ 。1982年开始进入新的发展时期：通过调整组合布局，1982年种植面积扩大到61.67万

hm<sup>2</sup>。1985年由于受粮食面积缩减的影响，杂交水稻种植面积由1984年的884.47万hm<sup>2</sup>下降至861.20万hm<sup>2</sup>。之后杂交水稻推广面积逐年稳步扩大，1992—1993年出现2年的短暂下滑后，1994年又迅速反弹，并于1995年达到2 089.78万hm<sup>2</sup>（占水稻面积的67.97%）的历史最大面积。1995—1999年在1 900万hm<sup>2</sup>以上的高位维持了5年，之后杂交水稻面积呈现缓慢的下降趋势，至2013年维持在1 617.87万hm<sup>2</sup>（占水稻面积的53.37%）。1976—2013年，中国杂交水稻总推广面积为5.3162亿hm<sup>2</sup>。

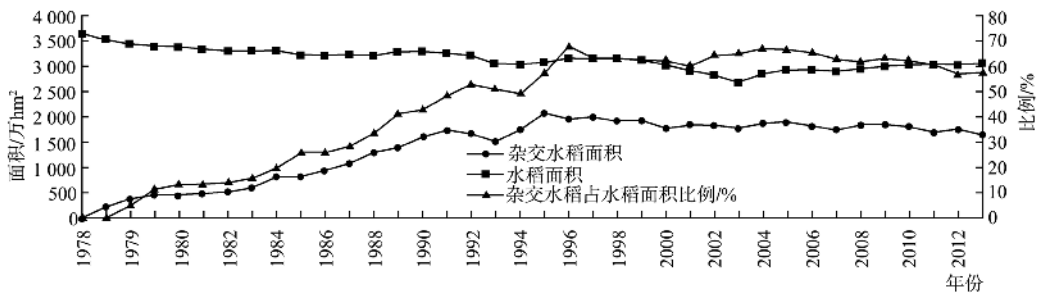


图1-1 1976—2013年中国杂交水稻推广面积变化动态  
(胡忠孝, 2016)

1995年之后杂交水稻面积下降与水稻种植面积下降的大背景有关，如图1-1所示。至于水稻种植面积下降的原因，主要是随着经济发展，耕地减少，以及种植业结构从粮食作物向非粮作物的调整。从2004年开始，随着国家对粮食生产重视力度的加大，水稻种植面积开始缓慢回升，但杂交水稻面积继续维持下降趋势。究其原因：一是随着人们生活水平的提高，对稻米品质的要求也逐渐提高，米质更优的常规稻获得更大的种植空间；二是杂交水稻种子价格一路走高，导致杂交水稻用种成本增加，尤其轻简栽培用种量大，农民转而种植用种成本更低的常规稻；三是随着直播、机插、机收等轻简、机械化栽培技术的推广，要求水稻品种生育期短、稳产性好、抗倒性强，而目前缺乏相应的杂交水稻品种（石荫荫，2014；陈立云，2015）。

如表1-1和表1-2所示，2013年全国共有17个省（自治区、直辖市）有杂交



水稻分布，其中面积最大的是湖南，达到287.94万hm<sup>2</sup>，其次是江西，再次是湖北、安徽和四川，而上海、江苏、浙江、福建、河南、海南、重庆、贵州、云南和陕西的杂交水稻面积较小。

表1-1 2013年中国杂交水稻面积分布（胡忠孝，2016）

地区	面积（万hm <sup>2</sup> ）	占水稻面积比例（%）
上海	2.41	18.54
江苏	20.70	7.59
浙江	45.61	46.05
安徽	182.54	70.48
福建	62.11	86.79
江西	233.65	77.98
河南	52.31	88.01
湖北	195.00	84.61
湖南	287.94	64.50
广东	111.07	59.45
广西	125.07	87.13
海南	18.21	52.58
重庆	55.84	99.69
四川	169.91	99.45
贵州	31.35	95.30
云南	21.39	57.11
陕西	8.85	100.00

陕西、重庆、四川、贵州、海南的杂交水稻占水稻面积的比例都在90%以上，河南、湖北、福建、广西在80%以上，江西、安徽、湖南为60%~80%，广