

我国农作物两系法杂种优势育种和应用的进展

Advances in Breeding and Utilization of Two-Line System Heterosis in China's Crops

黄群策 孙敬三

(中国科学院植物研究所生殖生物学室 北京 100093)

农作物育种的历史证实,育种新材料的发现和育种新方法的建立会推动农作物育种上升到更高的层次,由此促进农作物育种迅速发展,给农业生产带来新的局面。1997年9月6~8日在我国湖南长沙召开的首届“农作物两系法杂种优势利用国际学术讨论会”着重对我国在该领域内的最新研究成果进行了较系统的总结和交流。来自美国、日本、印度、孟加拉和越南等国的22位学者怀着崇敬的心情参加了这次具有历史意义的盛会。我国在农作物杂种优势利用方面正处在国际的前沿,不论在基础理论研究方面还是生产应用方面,我国所取得的研究成果都使外国学者感到钦佩和叹服。通过两系法来研究和利用农作物的杂种优势为我国首创,这是农作物育种方法上的又一次重大变革,这将促进全球农作物育种进入一个新的历史时期,对于进一步挖掘农作物的增产潜力和提高农作物的单位面积产量具有重大的现实意义。

一、农作物两系法杂种优势研究概况

我国自从1973年成功地实现了籼型杂交水稻三系配套,1976年杂交水稻开始在生产上大面积推广应用并取得巨大的经济效益和社会效益以来,水稻杂种优势的增产潜力已得到充分肯定。然而,通过三系法利用水稻的杂种优势也碰到了难以解决的3大问题:第一,在育种上选育优良杂交组合的机率很低。通过三系法利用水稻杂种优势是以细胞质雄性不育系为遗传工具进行杂交配组,因而,在此系统中“恢保关系”在很大程度上决定着育种材料的实用价值。根据国际水稻研究所(IRRI)的研究,在测保试验中,能对“野败型”雄性不育系具有完全保持能力的材料只占测保材料的0.1%;在测恢试验中,能对“野败型”雄性不育系具有完全恢复能力的材料只占测恢材料的5%。在三系法育种中,由于恢保关系的存在,许多具有优良农艺性状和配合力好的材料由于对相应的雄性不育系不具有恢复能

力而难以成为恢复系,由此测配的大量杂交组合都将被淘汰。第二,在生产上利用单一细胞质的杂交组合将会带来潜在的危险。在三系法杂交水稻利用中,85%以上的雄性不育系带有“野败”细胞质。由于在自然界中病虫生理会随着环境条件的变化而发生相应的变化,农作物的细胞质与其抗病虫特性的表达有一定的相关性,因而,在生产上种植单一细胞质的作物会有潜在危险。美国在推广应用杂交玉米时由于采用单一细胞质(T型细胞质)而造成美国杂交玉米病害大流行,给广大农户带来了巨大的经济损失。如何创造新的育种技术和方法来防止杂交水稻细胞质单一化的遗传脆弱性,以免在生产上发生毁灭性病虫害大流行,早在80年代初就已经引起了我国杂交水稻育种家们的高度重视。第三,复杂的育种和生产程序。在水稻三系法杂种优势利用中由于以细胞质雄性不育系为遗传工具,恢保关系的限制比较明显,因而测保和测恢的工作量比较大,雄性不育系的繁殖和杂交稻种子的生产成为两个紧密相连的技术环节,育种程序和杂交种生产程序比较复杂,由此导致育种效率比较低,杂交种生产成本比较高,这在一定程度上不利于杂交水稻在生产上推广应用。

我国的袁隆平院士于1986年明确提出将水稻杂种优势利用在方法上分为三系法、两系法和一系法这三个战略发展阶段,在杂种优势利用水平上分为品种间、亚种间和种间杂种优势的设想,并强调将两系法亚种间杂种优势的利用作为当前杂交水稻育种的研究重点。经过充分论证之后,两系法亚种间水稻杂种优势利用被列入“国家863生物技术领域”的重大攻关项目。近年来,这方面的研究进展很快,两系法杂交水稻已在生产上大面积推广应用。1993年我国在生产上试种两系杂交稻27000公顷获得成功。1994年至1997年每年在生产上推广应用两系杂交稻的面积分别为67000、73000、200000和270000公顷。生产实践表明,两系法杂交稻比三系法同熟期的杂交稻增产10%左右,表现

出明显的杂种优势。

两系法杂交水稻的育种成就给其它作物的育种家们带来新的启示,推动了其它农作物两系法杂种优势利用研究的进程。迄今为止,两系法杂种优势利用研究已经在水稻、小麦、高粱、玉米、谷子、棉花、西瓜和油菜等作物上取得了突破性成就,开创了农作物杂种优势利用的新局面。

二、农作物两系法杂种优势研究利用的最新成果

1. 在杂交配组中所利用的母本材料的类型

通过有性杂交方式使具有不同遗传基础的雌雄配子经过双受精作用重组在一起后形成杂种 F_1 合子是农作物杂种优势利用中的关键步骤。对于大多数自花授粉作物而言,利用其杂种优势的难度比较大。如何选择具有特殊意义的母本材料在很大程度上决定着是否能有效地利用其杂种优势来增产增收。目前,在农作物两系法杂种优势利用中主要选用如下3种类型的母本材料:

第一,光温敏核雄性不育系。这种不育系的育性在遗传上受细胞核内1~2对隐性基因控制,但育性基因在表达过程中在一定程度上受到生活环境中光温条件的进一步调控,由此决定着其育性表达和转换。对于“培矮64S”、“7001S”和“测64S”等水稻光温敏核不育系而言,在长日照高温的夏季条件下孕穗和始穗则表现为雄性不育,而在短日照低温的秋季条件下则表现雄性部分恢复,能部分自交结实。因而,这样的水稻核不育系可以一系两用,即在夏季条件下可用作杂交母本进行杂交制种,而在秋季条件下它可以自交繁殖以保持其特征特性。目前我国所选育的实用型水稻光温敏核不育系包括爪哇型(培矮64S)、粳型(7001S、GB028S和5088S)和籼型(安湘S、810S、湘125S、测64S、蜀光612S和GD2S)。

在谷子两系法杂种优势利用研究中,利用光温敏核不育突变材料“292”为杂交父本分别与不同生态型的优良品种进行杂交,经过多代筛选后从坝谷239×292杂交组合中选育出光温敏核不育系“821”。在河北省南部自然光温条件下“821”早播则表现出稳定的雄性不育,而晚播则表现为育性正常,自交可结实。除此之外,利用地理远缘材料进行杂交和连续回交所选育的谷子光温敏不育系“光A₁”在长日照条件下始穗则表现为稳定的雄性不育,而在短日照条件下其自交结实率达到30~50%。

在油菜育种中也发现了核不育材料。“湘91S”是甘蓝型低芥酸油菜温敏核不育系,选自“86A///中油821//湘油5号/Marnoo”这一复合杂交的后

代群体。“湘91S”在自然条件下表现出低温可育而高温不育的特性。除此之外,在甘蓝型油菜品系“84-1”与“84-2”的杂种 F_2 群体中分离出不育株,随后选育出核雄性不育两用系 AB_1 。 AB_1 在昆明或西宁夏播时表现为雄性不育,而在武昌秋播时则表现为雄性可育。

在小麦和高粱中所培育的光温敏核不育系与水稻、谷子、油菜光温敏核不育系在光温反应上存在着明显的差异。核不育小麦ES-3、ES-4和ES-5的育性变化表现为短日照低温条件下雄性不育,而长日照高温条件下可育,属于短日(<12小时)低温(<10℃)敏感型核雄性不育。高粱核雄性不育系湘糯粱S-1是温敏型核不育系,在育性转换的温度范围内表现为短日照促进不育而长日照促进可育,但不存在明显的临界光周期效应。除此之外,在大麦和玉米等作物中所选育的核雄性不育材料都具有各自的育性转换特性和利用价值。

第二,具有特殊标记性状的材料。利用植物体的外观农艺性状与雄性不育性具有连锁关系来培育具有特殊标记性状的核雄性不育系则为两系法杂种优势的利用找到了另一条新途径。在利用蓝白两系杂交小麦的技术体系中,蓝色系(籽粒呈浅蓝色)在遗传上处于杂合状态,能自交结实,其自交结实率因材料不同而异(变幅为56.4~93.2%)。蓝色系通过自交能产生出白粒(64.3%)、浅蓝粒(32.1%)和深蓝粒(3.6%)这3种颜色的种子。由白粒种子所长成的植株表现为稳定的雄性不育,不育率和不育度皆达到100%。利用白粒所长成的植株与任何普通小麦杂交,其杂种 F_1 育性恢复正常,能在一定程度上表现杂种优势。由浅蓝粒种子所产生的植株经过自交仍然可以产生白粒、浅蓝粒和深蓝粒这3种颜色的种子。浅蓝粒种子具有一系两用的特性,这给小麦杂种优势的利用带来了方便。除此之外,在西瓜两系法杂种优势利用中,利用种子深颜色和茎光滑无毛这两个性状与核基因ms控制的雄性不育性紧密连锁的关系,已经选育出两用核不育系“92C65-1”。

第三,雌雄异熟材料。在生产上被大面积栽培的农作物大部分是雌雄同花型,并且其雌蕊和雄蕊几乎都是同时成熟,这对于杂种优势的利用有很大的限制。雌雄异熟突变材料的发现为雌雄同花型作物的杂种优势利用找到了一条新途径。在棉花育种中,通过陆地棉与海岛棉杂交,在其杂种 F_2 群体中发现了雌雄异熟单株,随后培育出棉花雌雄异熟系。这种棉花的雌蕊比雄蕊早成熟1~2天,根据这一时间差异就可以进行杂交制种,获得杂种 F_1 种子,节省了棉花杂种优势利用中人工去雄的技术环节,降低了杂交种子的生产成本。另外,通过不同棉铃之间的自交所产生的种子又能完全保持雌雄异

熟特性,由此保持其种性的延续。

2. 农作物两系法杂种的杂种优势水平

在杂交配组上,与三系法相比,通过两系法能在更大范围内利用一些具有优良农艺性状且配合力良好的育种材料,因而,采用两系法在测交中更容易筛选到强优势杂交组合。大量的研究结果表明,两系杂交稻比同熟期的三系杂交稻增产10%左右,其杂种优势效应非常明显。两系杂交稻1993年在生产上试种27 000公顷,平均每公顷稻谷产量为7 170公斤(即每亩478公斤);1994年至1996年3年推广面积分别为67 000、73 000和200 000公顷,每公顷稻谷产量分别为7 005、7 215和7 190公斤。“培两优特青”1992年在湖南省中稻区试中每公顷稻谷产量为9 477公斤;在云南省永胜县单季丰产试验中每公顷稻谷产量达到17 113公斤;1994年在黔阳县中稻试验中每公顷稻谷产量为12 960公斤;在湘潭晚稻区试中每公顷稻谷产量为11 630公斤;1995年在汉寿县单季稻加再生稻每公顷稻谷产量达到15 120公斤。由此可见,两系杂交稻的增产潜力非常明显,实用价值很大。

利用棉花雌雄异熟系所配制的杂交种“异优3号”和“异优6号”在试种示范中表现出强大的杂种优势,每亩皮棉产量200公斤左右,比棉花常规品种增产50%以上,并且,两系杂交棉生长稳健、结铃数多、成熟早、纤维质量好和衣分高(44%)。利用棉花核不育系“洞A”、“751A”、“473A”和“MA”所配制的川杂1、2、3、4、6号,内杂1号和杂交早熟系列杂交种,平均每公顷增产皮棉176.55公斤。

利用油菜光温敏核不育系“湘油91S”配制的杂交种91-87S×951028比常规油菜品种中油821增产21.3%。两系杂交油菜亩产可以达到130公斤左右。

利用高粱温敏核不育系“湘糯梁S-1”与恢复系“湘10721”杂交配制的杂交种于1991~1994年在湖南、四川、山西和江苏等14个省(区)进行品比和试种示范中不仅表现出比较强的适应性,而且还表现出明显的增产优势。头季种植平均亩产为400~450公斤,丰产试验田可以达到600公斤左右;秋季再生种植平均亩产为550公斤,丰产试验田可以达到650公斤。

以小麦光温敏核不育系ES-3、ES-4和ES-5等配制73个两系杂种小麦,对其在单株稀植条件下和群体条件下的杂种优势效应所进行的研究结果表明,91.8%的供试杂种在产量上具有明显的杂种优势,其中比双亲增产20%以上的杂种占65.89%,超高值亲本20%以上的杂种占50.70%。杂种优势主要表现在单株穗数和穗粒数增多,千粒重增加和植株增高等方面。在群体水平方面,有14个杂种显著地超过高产对照品种,平均增产

27.8%,最高增产45.8%。利用温光型核雄性不育系C49S和C86S配制的9个杂交种在小区试验中比对照品种绵阳11号平均增产30.1%,表现出比较大的增产潜力。

3. 光温敏核不育系的繁殖技术

利用光温敏核不育系为遗传工具来利用杂种优势必须要采用有效的技术措施来解决其育性稳定性与其自交繁殖的矛盾。一般而言,在某一生态条件下雄性不育性稳定的光温敏核不育系其自交繁殖都比较困难,而自交繁殖比较容易的光温敏核不育系往往容易发生育性波动,由此会给杂交制种带来风险。目前选育光温敏核不育系的重点就是要选育育性转换的临界起点温度比较低,在夏季异常低温条件下育性不容易波动、雄性不育性稳定的材料,这对于安全制种非常必要。针对这种核雄性不育系自交繁殖比较困难,在秋季条件下不容易获得自交种子的问题,需要采用有效的技术措施加以解决。经过不断地探索,在实践中我国已经采用冷水灌溉法、割茬再生法和育性调节剂诱导法来提高水稻光温敏核不育系自交繁殖产量。

4. 水稻光温敏核雄性不育基因的染色体定位

以农垦58S为材料所获得的染色体定位结果表明,光温敏核雄性不育基因MS⁹分别与属于水稻11个连锁群中的U-1等28个标记基因表现为独立遗传,而与属于V₁+IX连锁群(即第二染色体)中的标记基因d-1连锁,两者之间的重组值为28.41±3.94%。在水稻第二染色体上定位基因的顺序是gh-1-nl2-d-1-Se-2-al-3-spl-8-al-b(t)-V-10(t)-ops-bgl-ri-spl-7-nl-1-al-2。在连锁图上,d-1基因处于28的位置上,而ri基因处于82的位置上。我国在水稻光温敏核雄性不育基因的定位方面所取得的研究成果有助于水稻新质源光温敏核不育基因的发现、筛选和鉴别。

5. 生态遗传雄性不育理论

我国于1973年在梗稻品种“农垦58”自然群体中发现具有在长日高温的夏季条件下表现雄性不育而在短日低温条件下育性部分恢复特性的突变单株,经过选育后培育出光温敏核不育系“农垦58S”。随后,在水稻、小麦和高粱等作物中又发现大量具有育性转换特性的新材料。经过对这一系列光温敏核不育材料进行深入细致的研究后,我国学者提出了“生态遗传雄性不育理论”,试图在理论上对光温敏核不育特性的表达机理给予解释,在实践上指导农作物光温敏核不育系的筛选。

生态遗传雄性不育理论的主要依据就是植物的雄性不育性既受遗传因素的控制,又受生态条件的影响。由此认为,植物雄性不育性是雄性不育基因在一定生态条件下的表达结果。所谓雄性不育基因,可以是直接阻碍雄性正常发育的遗传因素,也

可以是决定雄性发育所需要的某种生态条件的遗传特性。所谓生态条件,包括影响植物雄性器官生长发育的温度、光照、水分、营养和化学物质等物理、化学和生物因素。生态因素可以分为自然生态因素和人工生态因素这两种类型。在植物各品种之间,雄性器官对于不利生态条件的忍耐能力存在着很大差异,因而,同一品种在不同生态条件下其雄性器官的发育状况明显不同,不同品种在同一生态条件下其雄性器官的发育状况也有很大差异,这为光温敏核不育系的选育提供了丰富的物质基础。

在实际操作时,首先要根据农作物品种的雄性器官发育对生态条件的要求,将通过远缘杂交,两系不育系转育和辐射诱变处理所获得的分离群体种植于能诱导雄性不育的生态条件下,对其中所出现的不育单株要强迫自交或给以促进其雄性可育的条件,使其发育迟缓的颖花在正常生态条件下发育,由此获得自交种子。随后,各世代在正常的生态条件下种植,从中筛选出性状优良的可育单株,直至农艺性状稳定,群体整齐一致。最后,从稳定株系中选出部分种子在适合诱发雄性不育性表达的生态条件下种植,对其雄性不育性的稳定性和异交结实性进行严格鉴定,由此选育出具有实用价值的光温敏核不育系。

三、在农作物两系法杂种优势利用中急待解决的问题

1. 光温敏核不育系的育性稳定性

在农作物两系法杂种优势利用中,以光温敏核不育系为杂交母本配制杂交种是其主要途径。由于光温敏核不育系是一种生态遗传型雄性不育系,其育性表达除了以特定的育性基因为基础之外,还在很大程度上受生态因素,特别是光温因素的调控。在自然界,光周期的变化有规律可循,但温度的变化因受到其它许多因素的影响而在每年的同一时间内年度间的变化比较大,特别是夏季异常低温的来临并不以人们的意志为转移,这给两系法杂交制种带来了很大的麻烦。近年来两系法杂交水稻在大面积制种时由于夏季异常低温的出现而使一些地区的制种失败,经济损失巨大,其主要根源是现有的光温敏核不育系的育性稳定性比较差,在夏季气温条件下育性容易发生比较大的波动。如果不从根本上采取有效措施解决水稻光温敏核不育系在自然条件下育性波动的问题,则两系法杂交水稻在不断地扩大推广应用面积时很可能会面临着很大的潜在风险,由此将会给农业生产造成巨大的经济损失。

目前,通过在人工气候室内筛选和纯化核心种子是保持现有水稻光温敏核不育系育性稳定性的

主要技术措施之一。今后在育种上选育育性转换的临界起点温度比较低,雄性不育性比较稳定的新材料是水稻光温敏核不育系选育的主要育种目标,这对于大面积推广应用两系法杂交水稻,充分发挥其增产潜力和降低杂交制种的潜在风险都有着重大的现实意义。

2. 强优势杂交组合的筛选

两系育种方法并非是育种目的,而其育种目的就是要选育出具有实用价值的强优势杂交组合,以便进一步挖掘农作物的增产潜力,以此达到增产增收的目的。然而,目前在农作物两系法杂种优势利用中,除两系杂交稻已经选育出适应不同生态条件,能在生产上大面积推广应用的强优势杂交组合外,其它作物在强优势组合的筛选上刚起步不久或尚未起步,还设有选育出具有实用价值,适应性广的强优势杂交组合。

为了充分体现两系法在农作物杂种优势利用中的优越性,必须尽快选育出能在生产上大面积推广应用的强优势杂交组合。今后在农作物两系法优良杂交组合的筛选中必须遵循如下3个基本原则:第一,父母本的遗传差异要大。大量的研究表明,双亲之间的遗传差异与其杂种 F_1 的杂种优势存在着极显著的正相关关系,即在一定范围内,双亲的遗传差异越大则其杂种 F_1 的优势效应越强,反之,双亲的遗传差异越小则其杂种 F_1 的优势效应越弱或表现出负效应。在实际操作中,选择那些与母本遗传差异大的材料进行测交配组,才有比较大的机率选育出强优势杂交组合。第二,父母本的农艺性状要互补。父母本的农艺性状互补就是指用于测交的父母本材料要有尽可能多的优点,不能有共同的缺点。在杂交配组时一旦双亲性状互补则有利于杂种 F_1 综合双亲的优良性状,克服双亲各自的缺点,由此有可能表现出强大的杂种优势。第三,双亲的配合力要好。在杂交配组时双亲的配合力与其杂种 F_1 的杂种优势强度存在着明显的正相关关系,双亲配合力的好坏直接关系到杂种 F_1 优势效应的表现程度,只有配合力好的亲本才能配制出增产潜力大的杂种 F_1 。

3. 完善栽培技术措施

农作物杂种优势的表现特点之一就是生态适应性,即特定的杂交组合适应于特定的生态条件,只有在特定的生态条件下特定的杂交组合的增产潜力才能得到充分发挥,因而,在生产上要根据各种生态条件安排最适宜表现其杂种优势潜力的杂交组合才能获得最大的经济效益。除此之外,良种需要良法配合才能充分发挥良种的增产潜力,而目前关于农作物两系法杂种的栽培技术措施尚不完整,有待于进一步研究和完善,这对于农作物两系法杂种优势在生产上广泛应用具有重要的意义。

(责任编辑 刘先曙)