

中国两系法籼粳杂交水稻育种的研究进展

Progress in the Research of the Two — line Breeding of Indica — Japonica Hybrid Rice in China

黄群策

(湘潭师范学院生物系, 副教授 湘潭 411201)

作物育种的历史表明, 作物育种方法的改进和作物新材料或新基因资源的发现将会给作物育种带来新的突破, 由此会产生巨大的经济效益和社会效益。普通栽培稻包括籼亚种、粳亚种、爪哇亚种。自从 1928 年日本学者加藤茂包对普通栽培稻进行分类学研究以来, 国内外的栽培稻育种家们均一致肯定, 通过籼粳杂交所产生的籼粳亚种间杂种 F_1 具有强大的杂种优势, 但也存在着一些有待克服的问题。50 年代以来, 水稻育种家们都渴望通过适当方式利用籼粳亚种间杂种优势来提高水稻的单位面积产量。根据已故育种专家石明松等人的研究成果, 我国著名的杂交水稻育种家袁隆平 1987 年明确提出通过利用光温敏核雄性不育基因和籼粳广亲和性基因来培育两系法籼粳亚种间杂交稻, 进而在更高层次上挖掘水稻杂种优势潜力的育种新设想。经过充分的科学论证, 这一水稻育种新设想于 1987 年得到了国家科委的大力支持和资助并将其列入“国家 863 计划生物技术领域”的重大科研课题。在全国杂交水稻育种家们的大力协作攻关下, 目前已经取得可喜的研究成果。

一、主要研究成果

1. 籼粳亚种间杂种优势的客观性

普通栽培稻的三大亚种在进行亚种间杂交稻育种时可以按籼/粳、籼/爪和粳/爪这三种主要形式进行杂交配组。大量的研究表明, 亚种间杂种优势的表现程度所具有的一般趋势是, 籼粳交 > 籼爪交 > 粳爪交, 因而目前开展的两系法亚种间杂交水稻育种应该以利用强大的籼粳杂种优势为主要的战略重点。

我国水稻育种家杨守仁 1951 年最早开始籼粳杂交育种, 随后许多水稻育种家根据籼粳两亚种间性状互补原则配制了大量的籼粳杂交组合。大量的研究表明, 从籼粳交组合的杂种后代群体中可

以筛选到优良的水稻常规品种, 而籼粳杂种 F_1 的杂种优势主要表现为植株高大、生活力强、穗大粒多、种子发芽势和植株分蘖势强、茎秆粗壮抗倒伏、根系特别发达、植株再生能力和抗逆能力均强等等。袁隆平认为, 籼粳亚种间杂种 F_1 的库大源足, 其稻谷产量可以超过现有高产品种间杂交稻稻谷产量 30~50%。湖南杂交水稻研究中心 1987 年在湖南长沙对籼粳交杂种(城特 232/二六窄早) F_1 所作的优势鉴定结果表明, 该杂种亩产稻谷为 752.5 公斤, 比对照汕优 63 增产 38.07%。

2. 利用籼粳亚种间杂种优势的可能性

50 年代以来, 国内外水稻育种家们都梦寐以求地试图直接利用籼粳亚种间杂种 F_1 的强大的杂种优势, 然而, 水稻育种家们要选育出具有实用价值的强优势籼粳亚种间杂交稻组合并非一件容易的事情, 在育种技术上的难度很大。首先必须解决四大技术难题, 即杂种 F_1 结实率低、植株过高、生育期过长和籽粒充实度比较差。经过近年来的探索, 我国杂交水稻育种家们发现, 应用籼粳广亲和性基因可基本上解决籼粳亚种间杂种 F_1 结实率低的问题, 使其结实率接近正常水平; 通过向杂交亲本导入矮秆基因, 可以将籼粳亚种间杂种 F_1 的植株高度降低到半矮秆水平, 防止生育后期的倒伏; 通过选用早、中熟杂交亲本进行配组, 有可能筛选到比较早熟的籼粳亚种间杂交组合, 可以通过选育偏籼或偏粳的中间型杂交亲本进行杂交配组来解决籽粒充实度比较差的问题。上述四大难题, 都已经找到了相应的技术对策, 这预示着籼粳亚种间杂交水稻育种的突破是完全可能的, 大面积推广应用以增产增收已为期不远了。

3. 光温敏核不育系的选育

我国现有的光温敏核不育系主要包括农垦 58S、安农 S-1、衡农 S-1、5460S 和 CIS₂₈₋₁₀ 及其衍生系, 就生态类型而言已应有尽有。近年来主要解决了两大问题: 一是选育出一大批育性转换的临界

起点温度比较低的光温敏核雄性不育系,解决了在夏季条件下进行杂交制种时其育性稳定性问题。二是通过对育性调节剂、不同生态条件下的繁殖、冷水灌溉法和割茬再生繁殖等的研究,已经基本上解决了光温敏核雄性不育系自交繁殖的问题,由此使光温敏核雄性不育系夏季育性稳定性与秋季自交结实率的矛盾得到了解决。因此,光温敏核雄性不育系作为一种重要的遗传工具,将会安全有效地应用于两系法籼粳亚种间杂交水稻的培育。

4. 籼粳广亲和材料的筛选

日本学者池桥宏 1982 年所提出的水稻广亲和性的概念和解决籼粳亚种间杂种不育性的遗传理论,为我国杂交水稻育种家们克服籼粳亚种间杂种的育性障碍,实现普通栽培稻不同亚种间优良基因的交流和重组,进而为籼粳亚种间杂交水稻强优势组合的筛选和应用提供了新的思路。

经过广泛的测交配组,我国已经筛选到一大批籼粳广亲和性材料,如湖南杂交水稻研究中心的培迪、培 C₃₁₁、培 C₃₁₂、轮回 422、培矮 64、早 AB₇₈、迟 AB₇₈ 和 E₁₆₄;江苏农业科学院的 02428 和广抗粳 2 号;福建三明市农业科学研究所的 SMR 和 AC₁₄₇₂₅;贵州农业科学院的白壳粳粘和黄壳粳粘;南京农业大学的红壳白鼠牙、CP₂₃₁ 和阿诺培马若;北京农业大学的 P₄₀、长毛糯、矮仔粘、三磅七十箩和 Mangge;浙江农业大学的 IR₅、秀水₁₁₇ 和 T₈₃₄₀;中国水稻研究所的 T₉₈₄、T₉₈₆、Pecos、L₂₀₁ 和中国₉₁;武汉大学的 MCP₂₃₁₋₂、MCP₂₃₁₋₄、MCP₂₃₁₋₆ 和 MCP₂₃₁₋₇;四川农业大学的 CA₅₃₇、CA₅₄₄、Lemont、Bellemont 和鉴 12;中国农业科学院的回复二倍体 69232-2 等等。以这批材料为基础,经过近年来不断地杂交转育,我国现有的籼粳广亲和性材料具有各种各样的农艺性状,生态类型是应有尽有。

我国杂交水稻育种家们近年来在对水稻籼粳广亲和性材料或品种进行筛选的过程中获得了三条值得借鉴的经验:一是在爪哇型品种和原产于云贵高原的品种中寻找籼粳广亲和性材料或品种成功的可能性比较大;在籼粳中间类型和籼粳交错地区的品种,如南朝鲜的水源系统和密阳系统的品种,我国台湾品种和美国品种中,也比较容易寻找到籼粳广亲和性品种或材料。二是某些籼粳广亲和性品种在进行广亲和性鉴定时对籼型和粳型测验种表现出比较强的亲和力。但对其它籼稻品种进行杂交或者对其它粳稻品种进行杂交时,各杂种在亲和力的表现上可能会存在着一定的差异,所以,在应用籼粳广亲和性品种进行杂交配组时应该在严格的试验条件下鉴定各杂交组合的实用性。三是在某些籼粳广亲和性材料如 CPSLO₁₇ 和 SMR 的遗传组成中,既带有籼粳广亲和性基因又带有使雄性不育性得到恢复的育性基因,这类材料有可能被用于

“三系法”籼粳亚种间杂交稻的培育,但在实际应用时要考虑这类材料的其它农艺性状是否符合育种目标。

关于籼粳广亲和性品种的鉴定标准,国家“863”计划两系法杂交水稻研究专题组提出了不同生态型的 6 个品种作为统一的测验种对籼粳广亲和性品种进行鉴定和筛选。这 6 个测验种是早籼南特号(原产江西)、中籼南京 11 号(原产江苏)、中籼 IR₃₆(原产菲律宾)、早粳有芒早沙粳(原产上海)、中粳秋光(原产日本)和中粳巴利拉(原产意大利)。对于测交 F₁ 的育性标准是,其花粉可育率在 80% 以上、小穗可育率在 70% 以上定为正常可育,低于这一标准则定为半不育或全不育。利用双列杂交试验所获得的研究结果表明,在籼型测验种中以南特号对粳稻品种的亲和性最弱(即对粳型品种所具有的籼粳广亲和性的鉴别能力最强),南京 11 号次之,IR₃₆ 最强。在粳型测验种中,以巴利拉与籼稻品种的亲和性最弱,秋光次之,有芒早沙粳最强。

5. 籼粳亚种间杂交稻组合的选育

根据籼粳亚种间杂种 F₁ 有可能出现结实率低、植株过高、生育期过长和籽粒充实度不良等不利性状,我国杂交水稻育种家们在育种技术上主要采用四种方法来选育具有实用价值的籼粳亚种间杂交组合。一是定向培育有苗头的目标组合。这里所谓的目标组合就是指通过人工杂交所筛选到的强优势籼粳杂交稻组合,它们一般具有很大的增产潜力,但存在着某些不利性状,如结实率比较低或尚未完成两系配套。在这种情况下所采用的选育方法是将其籼型亲本转育成同型光温敏核雄性不育系,将籼粳广亲和性基因导入粳型亲本的遗传组成中,然后再进行组合筛选。二是选育出各种优良的粳型籼粳广亲和系,再用各种光温敏核不育系进行测交配组,进而筛选出具有实用价值的强优势组合。三是直接利用现有的优良的粳型籼粳广亲和品种与籼型光温敏核不育系进行测交筛选。四是将籼粳广亲和性基因与光温敏核不育基因结合于一体,选育出粳质、籼核、籼粳广亲和性的光温敏核不育系,这种核不育系称为通用型核不育系,其实用价值比较大。粳质对杂种优势的表现具有良好的效应;籼核有利于籼粳亚种间杂交制种,有可能解决籼粳亲本花时难以相遇的问题;籼粳广亲和性基因的存在则能扩大恢复谱。在理论上普通栽培稻各亚种内的正常品种均可以被用作恢复系。

经过我国杂交水稻育种家们的多年努力,现在已经筛选出一大批有苗头的籼粳亚种间杂交稻新组合正在进行试种,同时,在组合筛选中获得了一些经验:一是籼粳亚种间杂种 F₁ 普遍具有比较强的营养优势和生殖优势,这主要表现在单株茎叶重和每穗颖花数的增加。二是籼粳亚种间杂种 F₁ 的杂种优

势包括可利用部分和非可利用部分。可利用的营养优势以单位茎叶重所承担的稻谷重表示,而可利用的生殖优势以每穗颖花数乘以结实率来衡量。三是通过籼粳广亲和系来利用籼粳亚种间杂种优势,应该以增加单位面积上的有效颖花数来提高经济产量。四是在籼粳亚种间杂交组合的选育上,无论是控制植株过高和生育期过长,还是改善产量结构性状,都要以选用优良的杂交亲本为前提。五是典型的籼粳亚种间杂种 F_1 的杂种优势还难以直接利用,其主要原因就是这种杂种 F_1 在表现强大杂种优势的同时往往伴随着表现出一些不利的农艺性状,因而降低了其实用价值。因此,利用籼粳广亲和系与偏籼或偏粳的恢复系及其派生系进行杂交配组,或者利用偏籼的籼粳广亲和系与偏粳的籼粳广亲和系进行杂交配组,进而实现部分籼粳亚种间杂种优势的利用,应该作为当前籼粳亚种间杂种优势利用的育种战略。

二、急待解决的问题

1. 光温敏核雄性不育系不育临界起点温度的遗传漂移问题

光温敏核雄性不育水稻发生育性转换的临界起点温度的高低在很大程度上决定着其实用价值。大量的研究表明,由于遗传漂移,某一优良的核雄性不育系在自然条件下经过几个世代的自交繁殖之后,其群体内高温敏单株个体的频率会逐代增加,而低温敏单株个体的比例会逐代减少,最后,该雄性不育系会由低温敏型变成高温敏型,失去其实用价值。这是目前两系法籼粳亚种间杂交稻育种和利用中急待解决的问题。为了防止光温敏核不育系在自交繁殖过程中群体内高温敏型个体逐代增加而低温敏型个体逐代减少的遗传漂移现象的发生,袁隆平于1995年明确提出了光温敏核不育系的提纯方法和原种生产程序:单株选择→在低温或长日低温条件下进行单株鉴定和筛选→再生留种(由此产生核心种子)→生产原原种→生产原种→供制种田用种。根据此提纯方法和原种生产程序,光温敏核不育系的育性遗传漂移问题基本上可以得到解决。

2. 选育优良的籼粳广亲和性品种

大量的研究表明,我国现有的籼粳广亲和性品种还难以在生产上大面积推广应用,这主要有两个原因:一是目前所选育的籼粳广亲和性品种的综合农艺性状还有待于进一步改良。二是籼粳广亲和性表达的稳定性问题,即以籼粳广亲和性品种所配制的大多数籼粳亚种间杂种 F_1 很难保持比较高的结实率,特别是当生态环境发生变化时其结实率也会发生很大的变化。笔者认为,籼粳广亲和性品

种的综合农艺性状的改良有赖于通过复交方式导入比较多的有实用价值的优良基因才有可能达到目的,而籼粳广亲和性种质的有效改良则有待于进一步对其遗传特点有真实而全面的了解。现有的大多数研究结果表明,水稻籼粳广亲和性的表达与其他杂种的遗传背景有着密切关系,因而在选育籼粳广亲和性品种时通过广泛测配筛选优势强而结实率高的杂交组合就显得尤为重要。

3. 籼粳亚种间杂种 F_1 的籽粒充实度问题

籼粳亚种间杂种 F_1 的籽粒充实度一方面与“源、库、流”密切相关,另一方面也与早衰、气候条件和某些病虫害等多种因素紧密相联。目前选育出的大多数籼粳亚种间杂交稻组合都表现为充实度差,其主要原因就是库太大、流不畅和在生育后期出现早衰现象。为了解决这一问题,某些杂交稻育种家主张在育种上以选育每穗总粒数为180粒左右的杂交组合,以此来协调“源”和“库”的关系;选用不发生早衰和籽粒充实度良好的籼型光温敏核不育系与粳型广亲和系配组将有可能克服其杂种在生育后期的早衰现象;选用在生育后期落色好的杂交亲本则有可能获得后期落色好的杂种 F_1 ,这种杂种 F_1 预计会表现出良好的充实度。

4. 防止杂交亲本的亲缘关系混杂

我国目前许多籼粳亚种间杂交稻组合在试种过程中并没有象育种家们所期望的那样表现出强大的杂种优势,其主要原因在于其杂交亲本的亲缘关系发生了混杂所致。前人的研究表明,生物杂种优势的表达规律之一就是在一定范围内双亲的遗传距离越远则其杂种优势越强,而其遗传距离越近则其杂种优势越弱。双亲的遗传距离与其亲缘关系呈正相关关系。因此,在进行杂交亲本的选育过程中要特别注意亲缘隔离,防止双亲的亲缘关系混杂,以便更容易选育出强优势籼粳亚种间杂交稻组合。

三、评 述

自从1976年我国利用核质互作型雄性不育系所培育的三系法品种间杂交稻在生产上大面积推广应用以来,随着人口不断地增加而耕地面积不断减少,我国杂交稻育种家们一直思索着杂交稻单位面积产量能否进一步提高和如何进一步提高的问题。水稻光温敏核雄性不育基因和籼粳广亲和性基因的相继发现为两系法籼粳亚种间杂交稻的选育提供了重要的遗传工具,这使得利用籼粳亚种间强大的杂种优势来进一步提高水稻的单位面积产量成为可能。

国家“863”计划生物技术领域的研究课题之一

(下转第15页)

种波场在细胞、组织中的相互作用,其结果势必对人体相应器官起到调节肌体、诱发共鸣、康复健身的独特疗效。

六、实施方案

利用音乐来调制激光辐射有多种可行的方法。这里介绍的是采用法拉第磁致旋光效应来调制激光强度所研制的 LMH—1 型激光音乐全息理疗仪。

所谓磁致旋光,是指当偏振光波通过某些晶体材料时,偏振面旋转到平行于所加磁场方向的现象。这是因为在磁场的影响下,物质的固有频率或本征能级发生赛曼分裂,当线偏振光束在进入置于纵向磁场中的透明介质时,就会分裂为两个反方向旋转的圆偏振光束,其中一个对应于右旋圆偏振光,另一个对应于左旋圆偏振光,并且两者在这磁化的介质中具有不同的折射率,亦即以不同的速度通过。在离开介质时,它们又重新组合成线偏振光,但偏振面相对于入射前旋转了某个角度,旋转的角度 φ 依赖于磁场强度 H 和介质长度 D ,并由下式确定:

$$\varphi = VDH$$

式中 V 称为费尔得常数(Verdet),与介质性质有关。此式的重要意义在于,当介质材料一定时, V 、 D 都是常数, φ 角仅按磁场的变化而变化。可以在

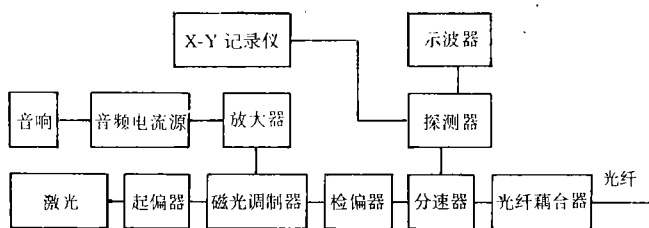


图1 LMH—1 型激光音乐全息理疗实验设置示意图

一不太长的材料棒上绕上多圈绝缘铜导线,制成一个磁光调制器,当线圈上通过的是来自音响并经过放大的音频信号电流时,即在材料棒中建立起随音乐时变的磁场,则入射激光束偏振面旋转的角度也

是随音乐而时变的,经过检偏器后,就实现了音乐对激光束强度的调制。

图1给出实验的具体方案,由光纤引出载有音乐信息的激光束来刺激人体穴位,示波器和 X—Y 记录仪实时显示或记下载息激光的波形等数据。

七、展 望

音乐对人体的作用,在我国古代就有所认识。中山医科大学著名康复医学专家卓大宏教授对此有过专门论述。然而,作为一种理疗手段,则只是近几年才在一些康复疗养性医院尝试,基本上是为病人选择一定的音乐,在适当的时间供病人听,是作为一种独特的精神或心理疗法而实施的。采用激光对人体的弱刺激来配合音乐理疗,国外十几年前已有学者开始进行实验。他们把人体的低电阻部位作为刺激点,缺乏足够的理论基础,不免带有一定的盲目性,因而一直停留在感性阶段,没有突破性进展。指出这些不足,是为了强调,需要一种普适的研究音乐治疗的理论和方法。解释一些迷惑不解的事实,并给出相当精确的预言,这是任何一种有生命力的理论方法所必须具备的特征。我们提出的激光音乐全息理疗,正是向这方面努力,为音乐理疗的机理研究和应用开发探索新路。展望其发展,这种 LMH 系列理疗仪还只是通过人的听觉与触觉来获取音乐信息,但人对客观外界信息的接收,70% 以上是靠眼睛,音乐信息理疗治病把眼睛排斥在外,显然是不够充分的。实际上可以方便地加上音乐画面,象音乐电视(MTV)那样通过视觉把人们带到音乐旋律与歌词所表现的意境中去。这种超越时间和空间的视觉刺激对人体的调节作用是不可低估的。另外,就触觉来说,我们尽可能把载息激光分多路同时刺激人体不同部位的有关穴位,这样把 LMH 与 MTV 组成一体,形成视觉、听觉和触觉多通道一体化的激光音乐全息理疗。总之,音乐是人类非同寻常的宝贵财富,其巨大的魅力刺激着人们无穷的想象力,许多迹象显示,音乐理疗将成为现代医学中一十分诱人的分支! (责任编辑 冷远猷)

(上接第 48 页)

两系法亚种间杂种优势的利用,在短短的几年时间内,已取得了重大的研究成果,培育的一大批籼粳亚种间杂交稻组合已经进入了试种阶段,这预示着诱人的前景。根据目前的研究现状,两系法籼粳亚种间杂交稻的育种战略重点应该以光温敏核雄性不育基因和籼粳广亲和性基因为基础,采用偏粳型光温敏核雄性不育系与带有籼粳广亲和性基因的偏粳型恢复系进行杂交配组,选育中穗中粒型、籽

粒充实度好的强优势籼粳杂交组合,以此实现利用部分籼粳亚种间杂种优势来进一步提高稻田的单位面积产量,可比当前生产上大面积推广应用的品种间杂交稻组合增产 10~20%。以后随着研究的不断深入,再通过扩大双亲的亲缘关系和遗传差异,在更高层次上选育出优势更强大的大穗型和特大穗型的籼粳亚种间杂交稻组合,进而使稻田的单位面积产量来一次飞跃。 (责任编辑 王宏章)