

杂交水稻培育的实践和理论

湖南省水稻研究所杂优组 袁隆平

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。由于植物雄性不育性的发现和利用，从而使不少两性花植物，如高粱、向日葵、甜菜等的杂种优势也能广泛应用于生产。近年来，我国的杂交水稻已取得了重大的突破，为大幅度提高水稻产量开创了一条有效的途径。这项成就的取得，是毛主席革命科研路线和光辉哲学思想的伟大胜利，是无产阶级文化大革命的丰硕成果，同时也充分体现了我国社会主义制度的无比优越性。

杂交水稻的成功，也为发展遗传育种学的实践和理论提供了新的内容，概括起来有三个方面：一是丰富了雄性不育和“三系”关系的遗传理论；二是否定了稻、麦等自花授粉作物没有杂交优势的旧理论；三是给某些其它自花授粉作物的制种技术提供了良好的借鉴。本着百家争鸣的精神，本文仅就这三方面的问题，谈谈我们的初步体会和看法。

水稻雄性不育的遗传类型及其在“三系”培育中的某些规律性

遗传的雄性不育变异在水稻中是经常发生的，按形态上可分为花药分裂型、花药或雄蕊退化型、无花粉型和花粉败育型四类。（机械性的花药分裂，一般易受环境条件影响）。按来源上可分为自然突变的、人工诱变的和远缘杂交的三类。在遗传学上暂按传统的概念分，则有细胞核遗传、细胞质遗传和核质互作三类。

从选育水稻“三系”和利用其杂种优势的目的出发，我们要求的不育材料应该是所谓核质互作型的，因为这种类型比较容易做到“三系”配套。

细胞质突变的水稻雄性不育尚未见有报导，已知自然突变和人工诱变的不育材料多属隐性的核遗传，与细胞质遗传直接关系甚少。正反交（不育材料用子一代可育株作杂交亲本）的结果，由于可育性为显性相关，因此，育性正常的父本一般都是这类材料的恢复系，而很难找到它们的保持系；至少在我们的上千个材料的测交中是没有找到的。这主要在于引起这种突变的原因和条件尚不知道。

大量的实践证明，用远缘杂交进行的所谓核置换，是创造核质互作型雄性不育的有效方法。例如已经“三系”配套的“野败”型，“野栽”型不育系，是普通野生稻同栽培稻的核置换，“南新”型、“BT”型等不育系是和粳稻的核置换等等。很明显是质和核的不协调，亦即质核的矛盾，便造成了这一类型的雄性不育系。由于我们已一般地知道这种不育性产生的来龙去脉，因此，在找其保持系和恢复系方面就有了较大的自由。就现有的实践，某些籼粳交不育系，多是籼质与粳核矛盾的产物，如加入籼核的成分，来克服或缓和其间的矛盾，便有可能促进其育性恢复。所以说这类籼粳型不育系的恢复因子常存在于籼稻品种中。

然而，并非一切远缘杂交的核置换都能造成雄性不育和实现“三系”配套。综析一些试验结果，可以看出有两点带规律性的现象。

一是亲缘关系的远近（即细胞质分化差异程度）要适度。籼稻和粳稻，属于同一祖先的两个亚种，彼此质核的差异相对地说还是较小，因此大多数籼粳交组合的核置换不能获得不育系，而只有极少数特定的组合，亦即演变上处于较高阶段的现代化粳稻品种的核置换，能获得不育系。这是因为它们细胞质分化的差异程度较大的缘故。同样道理，有极少数籼籼交或粳粳交，虽在同一个亚种范围内，但若双亲处在系统发育的两个极端也是可能得到雄性不育的。与此相反，野栽交由于血缘关系较远，彼此的核质差异大，因此很容易获得不育系。但若走向系统发育的两个极端，超出一定范围后，就会因质核矛盾太大，而造就极深刻的雄性不育，亦即转化成了所谓细胞质起主导作用的雄性不育，以致较难找到恢复系。“野败”粳型不育系“京引66”便可能是属于细胞质遗传，至今在原有粳稻品种中还没有它的恢复系。

二是要以在系统发育上处于低阶段的品种作母本。换句话说，就是细胞质要比较原始，而细胞核要比较近代化，核置换才易于获得不育系。通常认为现有栽培稻的演变谱系是从普野到籼到粳。同一个远缘杂交组合，正反交的核置换结果往往截然相反。例如野×栽和某些籼×粳，正交会随着回交世代的上升，得到完全的雄性不育的后代，而反交后代的育性会逐渐恢复正常。由此可见，核质矛盾所引起的雄性不育有其特定性，即方向性。不能同意在野生稻或某些籼稻品种的细胞质中，原体就存在着特定的不育因子的假说。我们认为，雄性不育是核中的某些因子与细胞质互作的不协调性，使代谢上的某个环节发生了异常变化而引起的。生物的细胞是一个统一的整体，但从某种意义上看，质是核的环境条件。在进化上处于较高阶段的核，被置换到比较原始的细胞质中，等于从较好的环境转移到较差的环境去，由于核不适应这种环境，因而易于引起雄性不育及其它现象。反之，把比较原始的细胞核置换到比较进化的细胞质中，核对质较易适应，一般不会引起雄性不育等异常现象。

关于水稻的杂种优势

一、植物有无优势，不决定于它们固有的生殖方式

关于自花授粉作物有无优势现象，在学术界存在着几种不同意见。但传统的、迄今仍相当流行的观点，则是自花授粉植物无杂种优势。这个观点对于开展自花授粉作物的杂种优势的育种工作，起着消极的作用。

自花授粉作物无杂种优势的理论基础是显性学说，是根据某些异花授粉作物的自交有衰退而杂种有优势现象推断出来的。显性学说认为，在异体受精生物里存在着许多有害的、呈杂合状态的隐性基因，因而自交表现出衰退现象；而自体受精作物有害的隐性基因，很容易在自交过程中受到自然或人工淘汰，所积累和保存下来的几乎都是有利基因，所以，自交不会衰退，杂交也无优势。国外《遗传学原理》一书中，便是这么写道：

“已经知道自交对某些生物体（玉蜀黍）是经常有害的，其它则偶尔有害（果蝇），亦有完全无害的（小麦），这种差别是不同物种的生殖生物学所约束的。如小麦，自花受精是正常生殖方法，隐性有害突变在其发生之后立即同质化，……所以，小麦自交后，不会使旺势消失，异交一般不表现杂种优势。”

然而这个理论是片面的，我们从中至少可以看到有以下几点难以自圆其说。

(一) 与自交系的杂种优势现象相矛盾。大家知道，玉米自交系继续自交不再引起衰退现象，但杂交能产生强大的优势。而天然的自花授粉植物品种(天然自交系)，自交也不退化，为什么杂交却不能产生杂种优势呢？

(二) 所谓互补余地很少，也是站不住脚的。显性学说认为，造成杂种优势的主要原因是有利显性基因的互补作用，而自花授粉植物品种，本身已经积累了很多有利的、有优势的显性基因，因此显性互补的余地就很少了，杂交自然不会产生较强的优势。

所谓互补，应该包括两个方面。一是指不同性状间的互补，即通常指的互相取长补短，如某些稻麦大穗型品种同多穗型品种杂交，可以获得较多而大穗的杂种；豌豆节间密、节数多的品种同节间长、节数少的品种杂交，就会得到节间既长、节数又多的杂种。从这方面看，毫无疑问，自花、异花授粉作物是受到其共同遗传规律支配的，二者之间绝不会存在着很大的差别。其实，一个经常被显性学说引用的经典例子，就是上述两种节间类型豌豆杂交试验，而豌豆恰好是较严格的自花授粉作物。

互补的第二个方面，就是指控制同一个性状，特别是数量性状的所谓微效多基因间的互补作用(实则为互促进作用)。从这方面看，自花授粉植物无优势论也是片面的。例如仅就粒重和其长宽厚这个数量性状而言，现有的高产优良品种，彼此之间千差万别，但我们很难说其中哪一个品种积累了或每个品种都积累了最多的有利基因。更不能说在这一具体性状上它们之间没有或者很少有互补余地。的确，双亲的互补作用，是构成杂种优势的主要因素之一。但应当指出，互补是建立在有差异的基础上的，这是一条基本原则。无论是不同性状或是同一性状，唯有差异存在，才会有互补作用。

由此可见，决定互补余地大小的不在于植物的生殖方式，而是受该种植物所拥有的类型和品种的丰富度制约。凡是类型和品种越丰富多彩，越千差万别，互补的余地就越大。反之，品种单纯，类型贫乏的品种，互补余地就小。

(三) 与显性连锁学说本身相矛盾。显性学说认为，在同一条染色体上隐性不利基因总是与显性有利基因呈紧密连锁关系，所以杂种优势不能在后代固定下来；杂种后代的优势总不如杂种一代。显隐性基因的连锁是生物界常见的现象，自花授粉植物具有同样的连锁现象，但为什么杂交却不能产生优势呢？

(四) 显性学说不能解释高超亲现象。在我们水稻杂交试验中，有些组合具有高超亲现象，即杂种某一性状的优势超过双亲之和。例如，二九南1号A×国际稻30，杂种从出苗到抽穗的生育期在长沙比双亲之和多3天；二九南1号A×粳40，杂种每穗粒数多于双亲之和。如按照显性学说，则杂种的性状的数质如果等于双亲之和，就达到了最大限度的互补或累加作用，而不可能出现高超亲现象。

总之，自花授粉植物无优势论者违背了“差异就是矛盾”、“事物内部的这种矛盾性是事物发展的根本原因”这些辩证唯物主义的基本哲学原理。分析事物不抓事物内部的矛盾本质，因而必然会走向形而上学的推理，把植物有无优势归结于受它们的固有生殖方式所决定，显然是错误的。

二、水稻和其它植物的杂种优势受共同的规律所支配

水稻有无杂种优势或优势大小，关键在于选配亲本。这与异花授粉植物具有很大的共同性。

(一) 两个杂交亲本在遗传性上要有差异, 即它们的亲缘关系要远或地理上的分布要远, 或生态类型要有所不同, 这样的亲本才能造成较强的生活力。我国目前在生产上应用的组合或在优势上比较突出的组合, 几乎都是由三方面的亲本所组成的。例如, 南优 2 号、南优 6 号是地理上远距离的配偶; 二九南 1 号 A × 雪谷早是生态类型上不同的配偶; 黎明 A × 培迪, 71 × 72 A × 粳 410 是籼粳的配偶。其中又以亲缘关系为第一位, 往往可以得到超亲或高超亲的优势。

(二) 性状上要有差异, 彼此有相互取长补短和相互促进的作用。如南优 2 号父母本在生育期、株型、抗性以及许多农艺性状上都有较大的差异, 才在不同程度上起到互补和互促进作用。其粒重偏于较重的亲本, 抗稻瘟偏于较抗的父本, 株高和每穗粒数都是超亲。生育期、株型等性状则表现为中间型。数量性状多属于中间型遗传, 但在杂种优势利用上也有其应用价值。如科卵糯的籽粒过于长大, 结实不饱满, 与谷粒较小而短圆的珍汕 97 配制的杂种, 谷粒大小表现为中间型, 但因结实饱满, 故千粒重超亲。

(三) 亲本之一应是高产品种, 具有优良的综合性状。杂种是在亲本的基础上发挥优势的, 即所谓水涨船高, 我们需要的是较高的绝对产量。两个差异大的低产品种, 虽然可能造成很强的优势, 但是绝对产量不见得高。如二九南 1 号 A × 粳 410 的优势强于南优 2 号, 但其绝对产量不如后者。目前生产上应用的杂交组合, 无例外地都需要有一个高产亲本。

三、水稻的杂交优势是客观存在且蕴藏着巨大的增产潜力

经过 1974 年至 1976 年三年试种, 我们对杂交水稻作了比较全面的调查分析, 它和常规稻种比较, 有如下几个突出的优良特性:

第一, 根系发达, 功能旺盛, 吸收力强。同位素 P^{32} 示踪观察, 表现根系伸展速度快, 吸收能力强而持续, 养分的积累运转比较协调。

第二, 长势茁壮, 繁茂, 分蘖力特强, 光合势强, 过氧化物酶的活性和呼吸强度较一般品种低, 特别是光呼吸强度低, 因而积累多, 消耗少, 营养增长快。

第三, 穗大粒多, 一般平均每穗 180—250 粒, 显著超过双亲。每亩 15—20 万穗均可产千斤以上。多数杂交种的千粒重能超过双亲中值, 接近大粒亲本。

第四, 适应性很强。凡是能种水稻的地方, 只要生育期满足它的需要, 不论种在什么田里, 在大致相同的条件下, 杂交水稻比常规稻种易于获得较高的产量。

1976 年我省试种杂交水稻约为 130 多万亩, 绝大多数比常规稻种有明显的增产效果。在湖南现在的生产条件下, 一般比当家种每亩可增产 100 多斤到 200 多斤。不少地区创造了一季亩产一千三、四百斤, 甚至一千五、六百斤的高产量。证明杂交水稻蕴藏着较大的增产潜力, 展示了我国水稻大幅度增产的光辉前景。

杂交水稻虽已应用于生产, 但这项工作仅仅才开始, 还有广阔的发展前途, 还蕴藏着巨大的产量潜力。

(一) 水稻是世界上最古老的、分布范围最广的作物之一, 资源极其丰富。因此, 在选配杂交亲本上比玉米等作物有更多的自由, 选择优良组合的机率更大。

(二) 水稻由于是自花授粉植物, 优良品种的各对基因呈高度纯合状态。因此, 杂种第一代会有高度的一致性, 从而有利于发挥高产的作用。

(三) 由于基因呈纯合状态, 其遗传性状较易控制, 也就是说较易把双亲的优点集

聚在杂种第一代上。

(四) 杂交优势的强弱, 是指对亲本相比较而言的相对数值。水稻属高产作物, 产量基础本来就高, 近年来由于常规育种的不断发展, 育成了许多产量相当高的品种, 这样, 杂交水稻的产量又能在新的水平上更上一层楼。

关于制种问题

“三系”配套以后, 由于没有经验, 初次制种产量很低, 亩产只有10多斤。这时有人说什么“水稻是自花授粉作物, 花粉量少, 每日开花时间短, 柱头很小, 且多数品种不外露, 这一系列不利于异花传粉的特征特性, 注定了杂交水稻过不了制种关”, 认为“三系”虽然配了套, 又有优势, 但不能在生产上应用。事物总是一分为二的。上述的特征特性确有不利于异花传粉的一面, 但也有有利的一面。例如开颖授粉, 花粉轻小而光滑, 裂药时几乎全都散出, 可借风力传到一定距离(据测定可达40米)。这些保留下来的风媒传粉的特征特性是制种的前提。

“花粉量少, 根本不能满足异花授粉的需要”是制种低产论的所谓最有力的根据。这是一种“只见树木, 不见森林”的形而上学观点。就单个花药和穗子来看, 水稻的花粉量确实比玉米和高粱的少, 但就单位面积上累积的花粉量来看, 差异并不大。据我们调查, 杂交水稻南优2号的父本平均每个花药有600粒左右, 按制种田亩产父本300斤估算, 每亩花粉粒约有300亿, 以10天散粉计, 在散粉均匀的条件下, 则每天每平方寸面积上可散落5,000粒左右, 密度是很大的, 完全可以满足授粉的要求。实践证明, 影响制种产量的并不是花粉数量不足, 而是花粉是否分布均匀并能散落在母本柱头上的问题。水稻的柱头较小, 颖壳开张角度小, 多数品种柱头不外露或外露不大, 这些是不利于异花授粉的。但是, 我们可以通过人工选择柱头发达外露和开颖角度大的不育系来加以解决。在制种的实践中, 群众发现剑叶是阻碍花粉落到柱头上的最大障碍。割去剑叶, 不仅可以使母本柱头接触花粉的机率大大增加, 而且母本每天开花的时间也随之提早, 可使异交率显著提高。这一措施已经在制种中采用, 对提高种量效果很显著。

在实践中还发现, 每天开花时间拉长, 固然可以提高异交率, 但由于水稻开花时间一般长达几十分钟, 而花粉则在开花后数分钟内就散完。所以, 开花时间的长短不是主要因素, 关键是父母本开花时间能否相遇。群众采用割叶和喷“920”可以提早母本开花时间, 对父母本花期相遇有一定作用。

近二年来, 我省广大群众和科技人员, 坚持“实践、认识、再实践、再认识”的辩证唯物论的认识论, 充分发挥人的主观能动性, 不断认识水稻开花传粉的规律和各种因素, 发挥提高异交率的有利一面, 克服其不利的因素, 终于突破了制种关。全省制种产量一次比一次高。1975年冬和1976年春, 全省97个县市的7,000多名贫下中农、社员群众和科技人员, 在海南岛繁殖、制种28,400多亩, 平均亩产75.5斤, 较1975年翻了一番。他们不仅创造了较高的制种产量, 而且大大发展了杂交水稻的制种技术和理论, 这充分说明“群众是真正的英雄”是一个颠扑不破的真理。