

新质源(CMS-FA)杂交稻育种技术探索与研究

王乃元

(福建农林大学作物科学学院, 福州 350002)

摘要:依据“植物细胞质—细胞核多育性基因基础上的核质互作雄性不育”遗传学原理,通过系统探索研究,从野生稻中发掘一种与野败(CMS-WA)型、红莲(CMS-HL)型恢保关系不同的新型雄性不育细胞质,称为新质源(CMS-FA)。选育鉴定了系列新质源优质米不育系。育成首个新质源杂交稻金农2优3号参加福建省水稻新品种区域试验,2007-2008两年平均比对照增产9.07%,稻米品质符合三等食用籼稻品种品质规定要求。新质源杂交稻丰富了杂交稻细胞质遗传多样性,提高杂交稻稻米品质和产量潜力,实现杂交稻高产和优质统一,为继续推进杂交稻创新和发展提供了新的动力。

关键词:杂交稻;新质源(CMS-FA)雄性不育系;高产兼优质

中图分类号:S511

文献标识码:A

文章编号:1008-0864(2009)S2-0007-06

Explorations and Studies on CMS-FA Hybrid Rice Breeding Technology

WANG Nai-yuan

(College of Crop Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: Based on the genetic theory of “multiple fertility genes cytoplasmic-nuclear interaction male sterility”, through systemic explorations and studies, a new male sterile cytoplasm called new cytoplasmic resource (CMS-FA) was discovered and identified from a common wild rice, which is different from the types of CMS-WA and CMS-HL in the relationship of restoration and maintenance. A series of fine quality male sterile lines for CMS-FA hybrid rice have been developed and identified. Jinnong II you3, the first developed CMS-FA hybrid rice combination took part in Fujian province rice new cultivar regional trial for two years in 2007 and 2008. The average yield was 9.025% higher than that of the control and its rice quality reached third class indica rice quality standards. CMS-FA hybrid rice contributes to the genetic diversity of hybrid rice cytoplasms, the improvement of hybrid rice quality and yielding potential, and the unification of hybrid rice high yield and superior quality. It will add new strength to the innovation and development of hybrid rice.

Key words: hybrid rice; CMS-FA male sterile line; high yield with fine quality

杂交稻技术大幅度提高水稻单位面积产量,已经在生产中广泛应用,对提高稻米产量,保障粮食供给至关重要。但是人口增长、耕地减少、资源匮乏、稻米品质要求提高等综合压力下,水稻育种技术必须实现新的突破,发掘更大的增产潜力,实现更高的生产收益,才能满足日益增长的生产和消费需求。

1 我国水稻育种现状和问题

我国20世纪70年代育成以野败型(WA)为

代表的三系法杂交稻,与野败型遗传行为和育种方法相似的细胞质不育系还包括冈型(G)、D型、矮败型(DA)、印矮型(ID)、K型、马协型(MX)等多种细胞质^[1~4],这些细胞质雄性不育系具有许多共性。例如,他们的保持系可以相互通用,保持系主要来自长江流域早籼稻品种;恢复系也可以相互通用,恢复系主要来自低纬度中晚籼稻或IR稻品种^[5~7]。采用红芒野生稻做母本育成的红莲型(HL)细胞质雄性不育系遗传上与野败型稍有差异,少数亲本表现出恢保相反的遗传行为^[1,2,6],但是育种方法大致与野败型相同或相

收稿日期:2009-10-10;修回日期:2009-12-09

基金项目:国家863计划项目(2007AA10Z181);福建省科技项目(F2007AA10Z181)资助。

作者简介:王乃元,研究员,研究方向为水稻遗传育种和杂种优势利用。Tel:0591-83792885;E-mail: wangny@sina.com

似。野败型和红莲型三系杂交稻的亲本分布特征和育种方法共同构成了经典杂交稻育种的主要技术平台,沿用至今。

我国20世纪80年代研发了二系法杂交稻。二系法杂交稻不育系来自粳稻农垦58雄性不育变异株,具有光温敏感特性,称为光温敏不育系^[1,2]。研究表明;光温敏不育系幼穗在长日高温的自然条件下发育,表现花粉不育,可以用来制种,生产杂交稻种子;不育系幼穗在短日低温自然条件下发育,表现花粉可育,可以用来繁殖不育系,扩大不育系群体,因而光温敏不育系具有一系两用的功能。二系法杂交稻的恢复系来源广泛,几乎一般栽培品种都可以作为二系法不育系的恢复系,因而配组比较自由,这是二系法杂交稻技术的主要优点。二系法不育系的育种方法与野败型雄性不育系育种方法明显不同,已经突破了长江流域早籼稻的种群局限,因而可以育成稻米品质明显改善的不育系,对提高杂交稻稻米品质起了重要的作用。

半个世纪以来,育种家们创建和完善了高秆水稻、矮秆水稻、三系法杂交稻、二系法杂交稻等育种技术体系,取得了巨大成就,已经并且将继续为生产做出巨大贡献。

但是,采用目前水稻育种技术体系育成的水稻品种在生产中仍然表现许多不足,例如:矮秆常规水稻品种稻米品质好,市场价值高,但产量普遍较低;野败型三系法杂交稻普遍产量较高,不育系的生产稳定性好,但是稻米品质欠佳,市场价值较低^[7,8];二系法杂交稻稻米品质较好,但是难以精确预报、无法控制的异常气候变化常常导致二系法不育系的育性稳定性下降,种子成本提高,生产风险增大。

如果能够集合高产、稳产和优良稻米品质,又能保障在不良气候环境条件下不育系育性稳定性良好的杂交稻育种技术,将有助于进一步发掘水稻育种潜力,提升水稻品种的综合水平和产品价值。为了实现这个目标,本课题组经历了20年艰难、大胆尝试和探索,攻克了植物雄性不育遗传学理论、种质材料、育种方法等一系列难关,取得了实质性进展,初步探索出一条新质源杂交稻育种技术路线,为实现高产、优质、生产稳定性好的杂交稻育种奠定了良好的基础。

2 理论探索

1989年盛夏,我国长江流域大范围降温,导致许多水稻育种研究单位多年积累的水稻光温敏雄性不育系材料的花粉不同程度地恢复可育,反应了水稻光温敏不育系在异常气候条件下的花粉育性极其不稳定特性。二系法不育系这个不稳定特性在随后几年的二系法杂交稻生产中得到重演和验证。二系法不育系对环境太敏感,生产风险太大。需要探索更加稳定的不育系和杂交稻育种途径。

研究结果表明,较长时期以来,许多植物雄性不育遗传实例已经超出了经典理论能够合理解释的范围,例如:小麦正交不育、反交可育,高粱正反杂交都产生雄性不育,水稻恢保关系相反,以及某些植物的细胞核突变不育、细胞质突变不育等等。这些现象用经典植物雄性不育遗传的三型学说、二型学说和一型学说都难以圆满解释,在一定程度上制约了人们对植物雄性不育遗传规律的深入认识,阻碍植物雄性不育的研究、利用和发展。就此,王乃元^[9,10]等1992年提出了“植物细胞质—细胞核多育性基因基础上的核质互作雄性不育”假说,简称“新假说”。主要内容包括:

①植物细胞质和细胞核分别存在许多可育基因和不育基因,组成各种育性基因型。在一个植物群体中,育性基因型相同。在不同的品种、亚种、种、属之间,以及不同地理、生态类型之间分布着不同的育性基因型。各个育性基因型群体存在不同程度的隔离,自成体系。

②细胞质育性基因与细胞核育性基因相互对应,共同作用于育性的遗传和表达。

③在所有育性基因位点上,细胞核与细胞质分别或共同存在可育基因时,表现正常可育。

④在任一育性基因位点上,细胞核、细胞质同时存在一对或多对不育基因时表现雄性不育。

“新假说”具有三个主要特点:

①继承和发展了植物雄性不育的三型学说、二型学说和一型学说,三种学说都能在假说中找到各自合适的位置(表1)。

②比较圆满地解释经典理论难以解释的各种植物雄性不育事例,包括小麦正交不育、反交可育,高粱正反杂交都产生雄性不育,水稻恢保关系

表1 新假说与经典植物雄性不育遗传理论比较

Table 1 Comparison between the new hypothesis and the classical male sterile genetic theory.

雄性不育遗传学说 Genetic theory of male sterility	细胞质不育 Cytoplasmic sterility	细胞核不育 Nuclear sterility	核质互作不育 Nucleo-cytoplasmic interreaction sterility
三型学说(Sears, 1947) Theroy III (Serrs, 1947)	S() ; F()	(SS) ; (FF)	S(SS) ; F(SS) ; F(FF)
二型学说(Edwardson, 1956) Theroy II (Edwardson, 1956)	— — —	(SS) ; (FF)	S(SS) ; F(SS) ; F(FF)
一型学说(Kihara, 1968) Theroy I (Kihara, 1968)	— — —	— — —	S(SS) ; F(SS) ; F(FF)
新假说(Wang, 1992) New hypothesis (Wang, 1992)	S(SS) ; F(SS)	S(SS) ; S(FF)	S(SS) ; F(SS) ; F(FF)

相反,以及细胞核突变不育、细胞质突变不育等等。

③可以指导和开创植物雄性不育研究新途径。

3 发掘新型野生稻雄性不育细胞质源

为了重演和验证“新假说”,依据“新假说”的基本原理和研究思路,作者开展了一系列水稻雄性不育的探索研究。先后采用了30余种不同来源的水稻(包括野生稻)作为细胞质供体,采用辐射诱变获得的4个不等位雄性不育突变体作为细胞核供体,研究他们核质互作的遗传表现^[11,12]。结果从普通野生稻(*O. rufipogon*)中获得一种核质互作雄性不育遗传的新材料,其恢保关系与CMS-WA型、CMS-HL型相互不等位,是一个新型雄性不育细胞质源,称为新质源CMS-FA^[13]。

4 新质源水稻雄性不育系金农1A选育与研究

在研究材料普通野生稻(*O. rufipogon*)/金早6号//早恢89的杂交后代中分离出雄性不育株,

初步推断表明:能够恢复野败型不育系的早恢89却不能有效恢复普通野生稻(*O. rufipogon*)细胞质的雄性不育特性,说明这是一个与野败型完全不同的新型雄性不育细胞质源。继续用不育株作母本,早恢89做父本连续回交,获得稳定雄性不育系,命名为金农1A,2005年通过了省级技术鉴定,早恢89同时成为雄性不育保持系金农1B^[13]。对金农1A不育系开展相关研究如下:

分期播种育性表现:

①2003~2004两年分期观察金农1A的花粉育性^[13],2003年从6月13日开始观察,到10月15日结束。2004年从6月20日开始观察,到9月15日结束。结果表明金农1A的花粉不育度分别为99.3%和99.8%,不育度高于对照野败型珍汕97A,2年结果相似。与光温敏不育系相比,金农1A不育度高于对照培矮64S,而与对照SE21接近(表2)。

②新质源(CMS-FA)不育系的农艺性状和稻米品质与野败型(CMS-WA)不育系珍汕97A比较,新质源(CMS-FA)不育系金农1A表现穗大,穗粒数多(表3),稻米糙米率80.2%,精米率74.1%,整精米率71.8%,粒长6.7 mm,长宽比3.2,垩白米率8%,垩白度1.1%,透明度1级,碱

表2 金农1A分期播种的花粉育性表现

Table 2 Pollen fertility performance of Jinnong 1A sowing at different times.

观察日期 Date	2003			2004		
	金农1A Jinnong 1A	珍汕97A Zhenshan 97A	培矮64S Pei'ai 64S	金农1A Jinnong 1A	珍汕97A Zhenshan 97A	SE21S
平均数 Mean	99.3	99.2	96.8	99.8	99.3	99.9
标准差 SD	0.72	0.87	5.29	0.19	1.4	0.05

消值6.8级,胶稠度63 mm,直链淀粉15.5%,蛋白质12.0%。稻米12项品质指标全部达到部颁优质米二级标准。尤其是垩白粒率和稻米垩白度分别为8%和1.1%,稻米外观品质大幅度提高,为组配优质米杂交稻提供良好的遗传基础。

③不同细胞质不育系的恢保关系测验:

采用分属于新质源(CMS-FA)、野败型(CMS-WA)、红莲型(CMS-HL)的3个不育系金农1A、

珍汕97A、丛广41A为母本,7个品系做杂交父本,组配成杂交组合,考察F1代花粉和小穗育性。结果能够有效恢复野败型和红莲型不育系的花粉和小穗育性,5个野败型、红莲型的恢复系早恢90、福恢016、早恢89、明恢63和IR24,却不能恢复新质源不育系金农1A的花粉和小穗育性。由此进一步证明新质源与野败、红莲相互不等位,是一种新型的细胞质^[13]不育系材料(表4)。

表3 新质源不育系金农1A主要农艺性状

Table 3 Main agronomic characters of CMS-FA sterile line Jinnong 1A.

品系 Line	播种-抽穗(d) Days from sowing to heading	叶片数 Number of leaves	株高(cm) Plant height (cm)	穗长(cm) Ear length (cm)	穗颈长 (cm) Neck length of spike(cm)	每穗 粒数 TNSP	千粒重 (g) TGWT (g)	穗粒重(g) Seed weight per ear(g)	柱头 外露率(%) Stigma exsertion(%)
金农1A Jinnong 1A	74.8	14.1	72.3	22.6	-11.1	184.9	24.0	4.4	43.0
珍汕97(ck) Zhenshan 97(ck)	67.7	14.0	64.0	23.0	-14.4	151.3	25.0	3.78	43.0

表4 3种细胞质不育系测交后代育性比较

Table 4 Fertility comparison of test cross progenies from three types of cytoplasmic male sterile lines.

品系 Line	父本 Male parent			母本 Female parent			
	自然结 实率(%) Natural seed set (%)	金农1A Jinnong 1A		珍汕97A Zhenshan 97A		从广41A Congguang 41A	
		花粉可染率(%) Pollen stainability(%)	自然结实率(%) Natural seed set (%)	花粉可染率(%) Pollen stainability(%)	自然结实率(%) Natural seed set (%)	花粉可染率(%) Pollen stainability(%)	自然结实率(%) Natural seed set (%)
珍汕97B Zhenshan 97B	86.6	4.4	4.3	0.5	2.0	50.0	71.8
II-32B	85.2	5.0	2.0	2.7	2.9	53.0	66.2
丛广41B Congguang 41B	92.5	0.0	3.3	50.5	87.0	2.8	7.6
早恢90 Zaozui 90	78.5	27.1	0.6	90.0	91.6	55.0	79.1
福恢016 Fuhui 016	90.5	22.4	0.2	89.0	81.4	35.0	65.2
早恢89 Zaozui 89	80.6	1.7	0.0	84.5	92.5	51.3	65.2
明恢63 Minghui 63	73.4	12.0	3.1	88.0	81.6	83.5	87.8
IR24	65.6	1.6	3.4	95.0	82.9	55.0	84.8

5 新质源水稻雄性不育恢复系研究和选育

已知水稻新质源(CMS-FA)雄性不育的恢复系在栽培品种中极少分布^[15],但是,这个野生稻

自交是可育的。依据植物细胞质-细胞核多育性基因基础上的核质互作雄性不育遗传的遗传学原理^[9,10],可以推论,水稻自身表现雄性不育时,它的细胞质和细胞核必然同时存在相对应的不育基因;水稻在细胞质不育背景下表现雄性可育时,它的细胞核染色体上必然存在与该细胞质不育基因

相对应的可育基因,称为恢复基因。采用杂交和多次回交转育的方法,把这种恢复(可育)基因转移到目标品种的遗传背景中,研制成新质源雄性不育恢复系。例如,用野生稻(非轮回亲本)与籼稻品种明恢63(轮回亲本)杂交和连续多次回交,后代再经过自交,将野生稻中的可育基因分离、转移、重组、整合到明恢63遗传背景中,获得农艺性状与明恢63相似,花粉和小穗全可育的野生稻新质源恢复系金恢1号^[14,16]。同样的方法,育成了系列新质源雄性不育恢复系金恢2号、金恢3号、金恢4号等等。用新质源不育系与新质源恢复系

组配成杂交稻组合,花粉和小穗育性全部恢复到正常可育水平,同时表现出强大的杂种优势。

6 新质源杂交稻产量和品质表现

6.1 新质源杂交稻表现

用CMS-FA型胞质不育系金农2A分别与金恢2号、金恢3号组配和种植成杂交稻。结果新质源杂交稻表现育性恢复到正常水平,杂种优势强、穗大粒多、结实率高,产量均比同组生育期的对照增产(表5)。

表5 新质源杂交稻产量和生育期表现

Table 5 Yield and growth duration performance of CMS-FA hybrid rice.

组合 Combination	播种 (月/日) Sowing date(m/d)	全生育期 (d) Whole growth period(d)	株高(cm) Plant height (cm)	穗长(cm) Ear length (cm)	穗数 (穗/m ²) Ear number (ear/m ²)	每穗 粒数 TNSP	结实率 (%) Seed set (%)	千粒重 (g) TGWT (g)	产量 (t/hm ²) Yields (t/hm ²)	增产 (%) Yield increase (%)
金农优22 Jinnongyou 22	6/29	118	104.3	23.7	225.7	159.4	88.6	25.1	7.8	+5.9
金农优23 Jinnongyou 23	6/29	115	102.0	23.5	225.7	146.0	90.4	27.2	8.0	+7.7
汕优63(CK) Shanyou 63(CK)	6/29	114	94.8	23.9	239.2	121.4	90.9	28.8	7.4	-
金农优22 Jinnongyou 22	11/30	148	119.9	25.2	224.9	210.1	86.4	26.0	10.5	+30.5
金农优23 Jinnongyou 23	11/30	147	113.8	25.3	224.9	182.2	85.1	29.5	10.1	+25.4
汕优63(CK) Shanyou 63(CK)	11/30	132	97.0	29.5	298.3	108.0	87.0	29.5	8.1	-

6.2 新质源杂交稻稻米品质表现

种植和检测新质源杂交稻金农2A/金恢2号、金农2A/金恢3号2个组合的稻米品质,结果12项稻米品质指标全部接近优质米品种的品质指标,尤其是垩白粒率分别为5%和2%,垩白度分别为0.4%和0.2%,达到了大幅度降低稻米垩白粒率和垩白度的效果,表明新质源杂交稻明显提高了稻米外观品质(表6)。

6.3 首个新质源杂交稻参加区域试验表现

首个新质源杂交稻组合金农2优3号参加福建省区域试验表现:

6.3.1 产量 参加福建省2007年迟熟晚稻区域试验中,全省14个区域试验点平均产量为7.01 t/hm²,比对照组合汕优63增产9.07%,增产极显

著。2008年续试,平均产量为7.65 t/hm²,比对照组合汕优63增产8.98%,增产极显著。两年平均比对照增产9.025%。

6.3.2 全生育期 2007年平均126.9 d,比对照汕优63长0.5 d;2008年比对照汕优63长4.1 d。两年平均比对照汕优63长2.3 d。

6.3.3 稻米品质 稻米糙米率81.7%,精米率73.3%,整精米率46.8%,粒长7.3 mm,长宽比3,垩白米率25%,垩白度3.4%,透明度2级,碱消值5.8级,胶稠度76 mm,直链淀粉15.7%,蛋白质7.2%。综合指标达到国家3等食用优质籼米品质标准。

6.3.4 抗病性 两年对稻瘟病抗性综合表现为中感(5级)。

表 6 新质源杂交稻品质
Table 6 Rice quality of CMS-FA hybrid rice.

检测项目 Test items	标准 Stardand	金农优 22 Jinnongyou 22	金农优 23 Jinnongyou 23	汕优 63(CK) Shanyou63(CK)
糙米率(%) Brown rice rate(%)	77.0~78.9	84.1	82.2	78.5
精米率(%) Milled rice rate(%)	69.9~70.9	73.4	73.3	74.1
整精米率(%) Head rice rate(%)	40.0~44.9	63.8	67.5	54.8
粒长(mm) Grain length(mm)	>6.5	7	7.6	6.2
长宽比 Aspect ratio	-	3.3	3.6	2.8
垩白粒率(%) Chalky rice rate(%)	21~31	5	2	52
垩白度 Chalkiness degree	5.1~8.0	0.4	0.2	18.7
透明度(级) Trans parence(grade)	2	1	1	1
碱消值(级) Ackali spreading value(grade)	4.0~4.9	5.2	5.8	6
胶稠度(mm) Gel consistency(mm)	50~59	75	82	36
直链淀粉(%) Amycose(%)	15.0~24.0	13.4	14.1	20.7
蛋白质(%) Protein(%)	8.0~8.9	9.7	9.2	9.6

新质源杂交稻组合金农 2 优 3 号 2009 年进入生产试验, 初步实现了高产和优质高度统一, 展示出良好的应用前景。

7 展望

新质源杂交稻以“植物细胞质 - 细胞核多育性基因基础上的核质互作雄性不育”为理论基础, 在种质材料、育种技术等一系列创新基础上, 开辟了杂交稻育种技术新领域。丰富了杂交稻细胞质遗传多样性, 丰富了水稻雄性不育基因遗传多样性, 提高了杂交稻稻米品质和产量潜力, 为实现高产和优质的高度统一、推进杂交稻创新和发展提供新的动力。

参 考 文 献

- [1] 袁隆平. 杂交水稻学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2002, 38~154.
- [2] 朱英国. 水稻雄性不育生物学 [M]. 武汉: 武汉大学出版社, 2000, 398~455.
- [3] 程式华. 杂交稻育种材料和育种方法的现状和发展趋势 [J]. 中国水稻科学, 2000, 14(3): 165~169.
- [4] 闵绍楷, 申宗坦, 熊振民, 等. 水稻育种学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1996, 210~245.
- [5] 林世成, 闵绍楷. 中国水稻品种及其系谱 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1991, 180~214.
- [6] 李泽炳, 肖翊华, 朱英国, 等. 杂交水稻的研究与实践 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1982, 131~185.
- [7] Virmani S S ed, 杨仁崔, 陈顺辉译. 杂种优势和杂交水稻育种 [M]. 福州: 福建科学技术出版社, 1996, 1~104.
- [8] 罗玉坤, 朱智伟, 金连登, 等. 从普查结果看我国水稻品种品质的现状 [J]. 中国稻米, 2002(1): 5~9.
- [9] 王乃元. 植物细胞质 - 细胞核多育性基因基础上的核质互作雄性不育假说 [A]. 见: 中国遗传学会. 遗传学基础理论问题讨论文集 [C]. 北京: 北京师范大学出版社, 1993, 237~252.
- [10] 王乃元, 梁康连. 作物雄性不育的核质关系浅析 [J]. 福建农学院学报(自然科学版), 1993, 22(1): 16~22.
- [11] 王乃元, 李毓, 梁康连, 等. 水稻雄性不育性在异源胞质背景的遗传表现 [J]. 中国水稻科学, 2004, 18(3): 274~276.
- [12] 王乃元, 李毓, 蔡之军, 等. 诱变水稻雄性不育性在异源胞质背景的遗传表达 [J]. 核农学报, 2005, 19(1): 9~12.
- [13] 王乃元. 野生稻 (*O. rufipogon*) 新质源改良不育系稻米品质的研究 [J]. 作物学报, 2006, 32(2): 253~259.
- [14] 王乃元. 野生稻 (*Oryza rufipogon*) 新质源雄性不育恢复系的研究 [J]. 作物学报, 2006, 32(12): 1884~1891.
- [15] 王乃元, 梁康连, 李毓, 等. 水稻新质源(CMS-FA)杂交稻系统的亲本资源筛选 [J]. 作物学报, 2008, 34(9): 1549~1556.
- [16] 王乃元, 梁康连, 李毓, 等. 水稻新质源(CMS-FA)雄性不育恢复基因的遗传 [J]. 作物学报, 2008, 34(11): 1929~1937.