

The Study on Super High Yield Breeding of Rice

Yongwei Liu, Honggang Tian, Chunguang Li, Zhaohe Meng, Fangyan Cheng, Yixuan Sun, Zhongliang Liu

Rice Research Institute, Heilongjiang Academy of Land Reclamation Sciences, Jiamusi City
Email: nksdslyw@sohu.com

Received: May 22nd, 2014; revised: Jun. 20th, 2014; accepted: Jul. 2nd, 2014

Copyright © 2014 by authors and Hans Publishers Inc.
This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).
<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

Abstract

Rice is the most important food crop in the world and feeds over half of the global population. It is the staple food for more than 60% of the population and the rice consumption accounts for 40% of the all food consumption in China. At present, the demand of rice is 185~190 billion kilograms of China and the countless gap is still in 10~15 billion kilograms. The key to solve the problem of the world food security is increasing the rice yield. This article summarizes the origin, domestic and foreign research dynamic and trend of super rice and the molecular basis of super high yield breeding research, and proposes the outlook for the future of rice breeding programs.

Keywords

Rice, Super Rice, Super High Yield Breeding

水稻超高产育种的研究

刘永巍, 田红刚, 李春光, 孟昭河, 程芳艳, 孙翊轩, 刘忠良

黑龙江省农垦科学院水稻研究所, 佳木斯
Email: nksdslyw@sohu.com

收稿日期: 2014年5月22日; 修回日期: 2014年6月20日; 录用日期: 2014年7月2日

摘要

水稻是世界上最重要的粮食作物之一，是世界近一半人口主要的粮食作物，是我国60%以上人口的主食，我国稻米消费量占全部粮食消费量的40%左右。目前，我国水稻需求约在1850~1900亿kg左右，产需缺口仍在100~150亿kg左右。进一步提高水稻单产是解决世界粮食安全问题的关键。本文概述了超级稻的由来、国内外研究动态和趋势、水稻超高产育种的分子生物学基础，并对水稻超高产育种的未来提出展望。

关键词

水稻，超级稻，超高产育种

1. 引言

水稻单产水平在经历了矮化育种和杂交稻育种实现两次大的飞跃以后，长期处于停滞不前状态。为了实现单产的第3次突破，人们寄希望于超高产育种，并于20世纪80年代初期付诸行动。经过20多年的努力，在超高产育种理论研究、新株型优异种质创制及超高产育种实践等方面，都已取得了明显的进展并预示着广阔的发展前景。

2. 超级稻的由来

超级稻(亦称水稻超高产育种)最早由日本提出，1981年日本农林水产省组织全国主要水稻研究机构，开始实施历时15年的大型协作攻关项目“超高产作物开发及栽培技术的确定”，亦即“水稻超高产育种计划”，简称“逆7.5.3计划”。该计划拟分3个阶段实施，分别用7年、5年和3年，育成比对照品种秋光(Akihikari)增产10%、30%和50%或公顷产量达到10t(糙米)以上的超高产品种。计划进行到第二阶段结束时，已经育成了晨星、北陆129、北陆130等7个超高产品种，小面积试种基本上达到了预期增产30%的目标。但由于米质和适应性太差，又不符合日本国情等原因，未能推广应用。至此，日本这项轰轰烈烈又名噪一时的水稻超高产育种计划半途而废。

1989年，国际水稻研究所(IRRI)也正式启动了新株型(New plant type)超级稻育种计划，目标是通过塑造新株型，培育公顷产量潜力13~15t的超级稻。1994年，该所在国际农业研究磋商小组(CGIAR)召开的会议上宣布，他们已经育成了在热带旱季小面积试种公顷产量可达12.5t的“新株型稻”。新闻媒体则以“新的超级稻将有助于多养活5亿人口”为题进行大肆宣传报道，由此引起世界各水稻主产国政府和科学家的广泛关注“超级稻”也成为“水稻超高产育种”和“新株型稻”的代名词被广泛传播。遗憾的是IRRI的新株型超级稻同样存在米质、抗性和适应性问题，与日本的超级稻一样，也未能推广应用[1]-[3]。

中国的超级稻育种研究最早可追溯到20世纪80年代中期。当时沈阳农业大学率先开始从理论和方法上探讨水稻超高产育种问题，并于1987年在国际水稻研究大会和《沈阳农业大学学报》上发表了题为“水稻超高产育种新动向—理想株型与有利优势相结合”论文“七五”和“八五”期间，水稻超高产育种研究被列入国家重点科技攻关计划。1996年，农业部在沈阳召开“中国超级稻研讨论证会”，正式确立并启动了“中国超级稻育种及栽培技术体系研究”重大科技计划，组织全国性大型协作攻关。计划分三期实施，目标是到2000年、2005年和2010年，分别育成百亩以上连片种植，连续两年平均公顷产量分别超过10.5t、12.0t、13.5t的超级稻。1997年袁隆平发表“杂交水稻超高产育种之后”翌年“超级杂交稻育种”也得到了总理基金的支持，同年被列入“国家863计划”，由此拉开了中国超级杂交稻育种的序幕[4][5]。

3. 国内外研究动态和趋势

3.1. IRRI 的新株型(NPT)超级稻研究

继 60 年代中期育成并推广了矮秆高产品种 IR8 号以后, 国际水稻研究所(IRRI)的育种家又先后育成了一系列 IR 编号品种。但直到育成 IR72 号, 产量潜力仍停留在 IR8 号水平上。IRRI 的科学家认为, 要打破现有高产品种的单产水平, 必须在株型上有新的突破。他们参照其他禾谷类作物的株型特点, 经过比较研究, 提出了新株型(new plant type)超级稻育种理论, 并对新株型进行了数量化设计。IRRI 设计的 NPT 的突出特点是少蘖大穗和高收获指数。基于 Donald(1968)关于小麦理想型设计中认为独秆无分蘖或少分蘖株型在单一作物群体中竞争力最小的认识, IRRI 科学家认为, 少蘖株型可减少无效分蘖, 避免叶面积指数过大造成的群体恶化和营养生长过剩导致的生物学浪费, 同时可缩短生育期, 提高日产量和经济系数, 实现超高产。NPT 设计还充分考虑到水资源限制、工业化发展带来的劳动力紧缺以及化学污染等因素, 使其更符合利用较少的水资源、劳动力和化学物质, 获得较高稻谷产量的要求[6]。1989 年, IRRI 正式启动 NPT 超级稻育种计划, 1994 年向世界宣布, 他们的 NPT 超级稻育种已获得成功, 在小区对比试验中, 产量潜力已超过现有品种 20%以上。但同时承认, 这些 NPT 超级稻结实率低, 饱满度差, 不抗褐稻虱, 不能大面积推广应用。

3.2. 中国的水稻超高产育种研究

中国的水稻超高产育种研究始于 80 年代中期。当时沈阳农业大学对国内外最新育成高产品种的形态生理特征进行了深入、系统的对比分析, 率先提出“增加生物产量; 优化产量结构; 使理想株型与优势利用相结合是获得超高产的必由之路[7]”, 同时确定了利用籼粳稻亚远缘杂交或地理远缘杂交来创造新株型和强优势, 再通过复交或回交进行优化性状组配, 使理想株型与优势相结合, 进而选育超高产品种的技术路线。

广东省农科院在矮化育种的基础上, 提出了通过培育半矮秆丛生早长株型来实现水稻超高产的构想。这种株型模式与 IRRI 的 NPT 相比, 在株高、分蘖力及生育期等方面都有明显的差异。沈阳农业大学早在 50 年代便开始水稻籼粳杂交育种研究, 在 80 年代初提出了“理想株型三要素”, 近年来开展直立穗株型研究, 育成沈农 265 等新株型育种材料, 其通过籼粳杂交选育的矮秆大穗材料沈农 366 成为 IRRI 超级稻育种骨干亲本。沈农 265 被称为“中国超级稻”[8]。袁隆平提出“远中求近, 高中求矮”的配组原则, 并进一步注意到株型在超级杂交稻育种中的重要性, 提出了选育超级杂交籼稻的株型指标, 这是一种典型的“叶下禾”株型模式, 重点是发挥剑叶冠层在生育后期群体光合作用与物质生产中的作用, 增加日产量。利用亚种间杂种优势选育超级稻的另一条途径是四川农业大学提出的“亚种间重穗型三系杂交稻超高产育种”[9][10]。

综合上述各种超高产育种理论, 其实质不外乎以下几点: 1) 重塑株型; 2) 利用籼粳亚种间杂交产生的强大优势; 3) 兼顾理想株型与优势利用, 即形态与机能相结合。从株型设计上看, 无论哪种理论或途径, 所设计的株型一般都具有适度增加株高, 降低分蘖数, 增大穗重, 生物产量与经济系数并重等共同特点。从育种方法上看, 都注意到了利用亚种间杂交来创造中间型材料, 再经复交或回交并辅之其他高新技术, 选育超高产品种或超级杂交稻。

从总体上看, 中国的超级稻育种虽然起步略晚于日本, 但由于理论与方法研究系统、深入, 采取的技术路线正确, 因此获得了全面成功。目前, 无论是南方超级杂交籼稻育种, 还是北方常规超级粳稻育种, 均处于国际同类研究的领先水平[11]。

4. 水稻超高产育种的分子生物学基础

水稻超高产育种的实质是如何利用杂种优势, 改良现有的品种(组合), 创制新材料, 培育出新品种(组

合), 实现预期目标; 也就是水稻杂种优势的有效利用、目标性状选择和评价的过程。其理论基础是杂种优势。水稻基因工程, 重要性状的基因定位、克隆和功能研究, 高密度遗传、物理、表达图谱的构建、功能基因组学、生物信息学等领域的长足发展, 为阐明水稻杂种优势的分子生物学基础, 开发和利用有利基因, 提高育种效率创造了条件。

4.1. 遗传基础

围绕杂种优势形成的原因, 国内外学者进行大量的理论探索, 提出显性、超显性、核质互作等假说。用亲本的遗传差异和遗传互补来解释杂种优势的遗传基础, 但相当长的时间里未找到证实假说的分子生物学证据。随着水稻分子生物学的不断发展, QTL 分析方法为研究水稻产量有关的一系列数量性状杂种优势与杂合度及互作方式奠定了基础[12]。利用加倍单倍体、回交一代、F₂ 分离群体, 进行水稻产量及相关性状 QTL 定位研究, 以分析产量性状的基因位点, 在染色体上分布的位置, 估算每个 QTL 的遗传效应等。综合分析水稻产量性状及相关性状 QTL 定位的结果, 可以看出控制水稻产量性状 QTL 数量多、分布广, 检测到的 QTL 一般只控制群体总变异的小部分。不同 QTL 的贡献率、效应值和作用方式存在多种变异, 在同一个群体中, 不同 QTL 的作用方式可能不同; 在同一座位上, 不同等位基因之间的互作也可能不同[13]。综合考虑各产量性状。对产量性状起主要作用的染色体区间的检测及其效应方向, 几乎不受遗传背景和环境条件的影响, 而且, 有一些重要区间在不同组合、不同遗传背景和不同环境条件下普遍发挥作用。

4.2. 水稻细胞质雄性不育和育性恢复机理

水稻杂种优势利用的基础是雄性不育。细胞质雄性不育是我国杂种优势利用的主体。细胞质雄性不育是由植株的细胞核基因组和细胞质基因组(线粒体、叶绿体基因组)相互作用共同决定的。利用 RRFLP、R APD、AFLP 等方法分析水稻不育系、保持系 mtDNA 的差异与多态性, 研究 R 线粒体 DNA、线粒体基因组的重复序列与细胞质雄性不育关系、线粒体基因、叶绿体基因和核基因互作与雄性不育关系[14]。水稻细胞质雄性不育的基因和育性恢复基因的研究落后于玉米、油菜等植物 至今, 还没有找到水稻线粒体基因组中引起雄性不育的确切位点, 也没有研究清楚恢复基因对不育基因转录过程及产物的作用方式。

4.3. 基因表达和调控

遗传组成看, 杂交种的所有基因均来源于 2 个杂交亲本, 并没有产生出新的基因, 与亲本相比, 杂交种在各种性状的表现上却发生了明显的变化, 特别是杂交种的一些重要的经济性状甚至超过最好的亲本。这说明亲本基因在杂合的遗传背景下表达方式发生了明显的变化, 而且杂交种的基因表达调控更为协调、互补和有效。运用 mRNA 差异显示技术研究了水稻杂交种及亲本基因表达方式的变化趋势, 呈现出数量水平和质量水平的表达差异[15]。

外遗传(epigenetic)现象是 DNA 序列不发生变化, 而基因表达发生可遗传变化; 外遗传影响许多细胞生物活动, 如基因表达、细胞分化、基因沉没、假突变等。DNA 甲基化, 染色体重新螺旋化、RNA 的剪辑等会形成外遗传效应。水稻基因组 5'-CCGCT 序列大约为 16.3% 发生胞嘧啶甲基化, 幼苗和剑叶 DNA 甲基化的位点只有少数不同。幼苗 DNA 甲基化的程度高于剑叶 DNA; 基因组的整体甲基化水平与杂种优势不相关, 而特异位点的甲基化与杂种优势显著相关。RAN 编辑、剪切在控制 BT 型细胞质雄性不育的表达和育性恢复上也有重要作用。

4.4. 光合生理代谢

20 世纪水稻品种改良后产量增加了 2 倍多, 但单位叶面积的光合速率没有任何增加。水稻单位叶面积产量大幅度提高得益于群体光能利用率的改善, 即叶面积增加、叶片受光势态改善、叶面积光合持续

时间延长[16]。可以说,现代水稻品种的改良主体上属于株型育种,通过增大叶面积进一步提高单产已相当困难了。寄希望改良水稻光能转化效率为核心的生理育种的理论和技术重大创新,实现水稻产量潜力的突破。Matsuoka[17]等采取另一种策略,用基因工程技术。成功地把 C4 植物—玉米的光合作用的 3 种酶(PEPC、PPDK、NADP-ME)的基因分别转入 C3 植物—水稻细胞中,培育出 3 种转基因水稻新材料,有关研究表明这些转基因水稻的光合作用明显高于一般水稻[18]。这一突破性研究结果预示着水稻光合生理育种新领域即将来临。将为实现水稻超高产育种的目标提供了新的技术手段。

4.5. 分子标记辅助水稻超高产育种

构建水稻饱和的分子遗传图谱,利用 RFLP、AFLP、RAPD、微卫星等分子标记辅助目标基因选择、回交选择、系谱选择、基因组背景选择,以减少不利基因的连锁累赘。聚合有利基因,转移目标基,加快育种进程。提高选择效率,分子标记辅助育种手段已开始应用于核心种质的筛选、育种后代的选择、遗传分析材料的鉴定中,并有一些成功的实例,如应用分子标记技术将 3 个抗稻瘟病基因 *Pi2*、*Pi1*、*Pi4* 定位在水稻第 4、11、12 号染色体上,利用连锁标记成功地聚合 3 个抗稻瘟病基因,获得抗性植株[19]。同样的方法将抗白叶枯病基因 *Xa4*、*Xa5*、*Xa13*、*Xa21* 不同组合方式聚合在一起。利用不同抗性基因的互补效应,提高水稻植株的抗性。通过回交育种途径,借助分子标记辅助选择技术。将广谱高抗白叶枯病主效应基因 *Xa21* 导入优良杂交稻恢复系明恢 63、密阳 46 中、改善明恢 63、密阳 46 及其配制的杂交组合抗白叶枯病的能力[20]。

但是,注意到目前分子标记辅助选择技术在水稻超高产育种中的应用报道不多。具体表现在:分子标记研究非常活跃,但大多停留在基因定位上,育种应用的少;分子标记辅助育种成功的实例仅限于质量性状,数量性状的辅助选择还有困难。有重要价值的数量性状的 QTL 定位基本上局限于初级定位,只定位了部分效应较大的 QTL,且定位的精确性欠佳、还没有哪个数量性状的全部 QTL 较精确定位出来;基于定位的分析群体与育种群体不相关,两者各自独立,就难提出优良育种目标性状与分子标记的关联性[21][22]。

5. 展望

水稻超高产育种要加强产量及其相关性状在基因组水平(基因定位,基因互作及效应、基因结构、基因表达和调控、基因表达产物)、细胞水平生理过程和形态水平目标性状的构成相互关联的研究。在理论上深入研究水稻杂种优势的分子生物学基础,杂种优势有效利用新途径及其机理,诸如重要农艺性状杂种优势基因利用及 QTL 的精细定位,杂种优势比较基因组,基因表达谱分析及特异表达基因分离,转录因子基因表达和激素代谢调控,探索代谢基因差异表达及产量构建机理,细胞质雄性不育与育性恢复的分子机理[23]。通过对重要农艺性状杂种优势的基因或 QTL 的精细定位及其遗传效应研究,表明决定水稻产量重要因素的遗传基础;对决定重要农艺性状基因表达的大规模分析,鉴定和分离出差异表达的基因,揭示它们在基因组中的位置、遗传效应、时空表达模式、对应的代谢支路的表达调控机理,在分子水平建立基因表达调控模型。实现杂种优势的遗传学基础与分子基础的整合,利用水稻分子生物学功能基因组、生物信息学、生理生态学的研究成果,逐步建立起综合的水稻超高产育种学理论。

参考文献 (References)

- [1] 徐正进,陈温福,张龙步 (1990) 日本水稻育种的现状与展望. *水稻文摘*, **9**, 1-6.
- [2] 袁隆平 (1997) 杂交水稻超高产育种. *杂交水稻*, **6**, 1-6.
- [3] 杨仁崔,杨惠杰 (1998) 国际水稻研究所新株型稻研究进展. *杂交水稻*, **13**, 29-31.

- [4] 杨守仁, 张龙步, 陈温福等 (1996) 水稻超高育种的理论和方法. *中国水稻科学*, **10**, 115-120.
- [5] 陈温福, 徐正进, 张龙步 (2005) 北方粳型超级稻育种的理论与方法. *沈阳农业大学学报*, **36**, 3-8.
- [6] 都兴林, 金润洲, 方秀芹等 (1998) 水稻不同产量水平干物质积累、分配与产量关系的研究. *吉林农业科学*, **1**, 7-21.
- [7] 陈温福, 徐正进, 张龙步 (1995) 水稻超高产育种生理基础. 辽宁科技出版社, 沈阳.
- [8] 陈温福, 徐正进, 张龙步 (2003) 水稻超高产育种——从理论到实践. *沈阳农业大学学报*, **34**, 324-327.
- [9] 陈秀琴, 朱秀珍, 刘建华 (2005) 高产水稻株型的研究探讨. *天津农林科技*, **1**, 13-14.
- [10] 陈友订, 黄秋妹, 张旭 (2005) 水稻株型育种. 上海科学技术出版社, 上海.
- [11] 王象坤 (1996) 中国稻作起源研究中几个主要问题的研究新进展. In: 王象坤, Ed., *中国栽培稻起源与演化研究专集*, 中国农业大学出版社, 北京, 2-7.
- [12] 朱军, 杨肖娥, 余允贵等 (1999) 籼型杂交稻稻米赖氨酸性状的基因型@环境互作效应分析. *中国农业科学*, **32**, 8-14.
- [13] 庄杰云, 郑康乐 (1998) 水稻产量性状遗传机理及分子标记辅助高产育种. *生物技术通报*, **1**, 1-9.
- [14] 翟虎渠, 曹树青, 唐运来等 (2002) 籼型杂交水稻光合性状配合力及遗传力分析. *作物学报*, **2**, 154-160.
- [15] 程宁辉, 高燕萍, 杨金水等 (1997) 水稻杂种一代与亲本幼苗基因表达差异的分析. *植物学报*, **39**, 379-382.
- [16] 王淑红, 邹应斌 (2004) 超级稻干物质积累特性研究进展. *作物研究*, **5**, 312-315.
- [17] Matsuoka, M., Nomura, M., Agarie, S., et al. (1998) Evolution of C4 photosynthetic genes and overexpression of maize C4 genes in rice. *Journal of Plant Research*, **111**, 333-337.
- [18] 高宇, 田恬 (2004) 超高产水稻生理育种研究进展. *中国农学通报*, **20**, 1-3.
- [19] 郑康乐, 黄宁 (1997) 标记辅助选择在水稻改良中的应用前景. *遗传*, **19**, 40-44.
- [20] 杨益善, 邓启云, 陈立云等 (2005) 野生稻高产 QTL 的分子标记辅助育种进展. *杂交水稻*, **5**, 1-5.
- [21] 江良容, 李义珍等 (2003) 稻米外观品质的研究进展与分子改良策略. *分子植物育种*, **1**, 243-255.
- [22] 谢新华等 (2003) 稻米蛋白质的研究进展. *广东农业科学*, **2**, 2-4.
- [23] 邹应斌, 周上游 (2003) 中国超级杂交水稻超局产栽培研究的现状与展望. *中国农业科技导报*, **1**, 31-35.