

强优势多倍体杂交水稻亲本的生长特性和开花习性

刘建新, 陈建国, 陈冬玲, 宋兆建, 戴兵成, 蔡得田

(湖北大学生命科学学院, 武汉 430062)

摘要: 【目的】利用远缘杂交和多倍体双重优势选育超级稻是水稻育种的新战略, 在解决了多倍体水稻育种结实率低的瓶颈问题和选育出一批多倍体粳亚种杂交品系的基础上, 重点研究多倍体水稻不育系和恢复系的生长特性和开花习性, 为实现多倍体杂交稻生产打下良好基础。【方法】从分期播种以及倍性水平上对强优势多倍体水稻亲本恢复系 Sg99012、HN2026, 不育系 PA64S 以及对照品种 9311、HD9802S 的叶龄、分蘖等生长特性进行比较研究。【结果】分期播种对品系的总叶龄数有一定的影响, 但对出叶动态变化趋势的影响不大。四倍体的主茎叶龄总数与其对应二倍体相比有减少的趋势, 出叶速率受环境因子的影响比倍性影响更大。对总分蘖数也有一定的影响, 四倍体的分蘖数比其对应二倍体少。加倍品系较其二倍体的单个颖花开放时间明显延长; 恢复系 9311、HN2026 的颖花日开放时间更趋集中, 但单穗开花历期及其高峰期不一致; 特别是具有多倍体减数分裂稳定性和高结实特性的 PMeS 品系 HN2026-4X, 具有开花期和花时都相对集中, 且不易受播期和气温影响的特点, 可作为优良多倍体恢复系加以利用。【结论】染色体加倍对试验品系的各种性状存在一定的影响, 但不影响杂交水稻选育中所利用的不育系和恢复系的主要特点。多倍体不育系的不育稳定性和多倍体恢复系的花期花时相对集中等特性更有利于杂交选育。

关键词: 多倍体水稻; 强优势; 生长特性; 开花习性; 恢复系; 不育系

Studies on Growth and Flowering Characteristics of Polyploid Hybrid Rice Parents with Strong Heterosis

LIU Jian-xin, CHEN Jian-guo, CHEN Dong-ling, SONG Zhao-jian, DAI Bing-cheng, CAI De-tian

(College of Life Sciences, Hubei University, Wuhan 430062)

Abstract: 【Objective】Using double predominance of distant crossing and polyploidization to select super rice is a new strategy of rice breeding. Based on a series of polyploid *indica-japonica* hybrid plant lines obtained after solving the problem of low seed setting rate of polyploid rice by breeding Polyploid Meiosis Stability (PMeS) lines, it is the most urgent affair in polyploid rice breeding that to study the characteristics of polyploid rice sterile lines and restoring lines to realize the application of heterosis of polyploid rice hybrids in production. 【Method】Leaf age and tillering of restoring lines Sg99012, HN2026 and sterile line PA64S of polyploid hybrids parents with strong heterosis were comparatively studied by stages and at different ploidity levels. Control materials 9311, HD9802S were studied at the same time. 【Result】Results showed that seeding by stages had certain effects on leaf number, but had few effect on change trend of leaf growth. Main stem leaf number tended to reduce from diploid to tetraploid. Environmental factors had more influence on leaf growth speed than that at ploidity level. Furthermore, seeding by stages had influence on total tiller numbers in some degree. Tiller numbers of tetraploid was less than that of its corresponding diploids. Results of flower characteristics showed that chromosome doubling obviously prolonged the duration of spikelets opening. For restoring line 9311 and HN2026 with doubled chromosome, the flowering time of spikelets in a day became more concentrated. But the flowering duration and flowering peak of a panicle differed in each variety. The flowering stage and flowering time of PMeS line of

收稿日期: 2007-09-24; 接受日期: 2008-04-30

基金项目: 国家自然科学基金项目 (39970447, 30240090, 30471063, 30650002), 湖北省教育厅重点项目 (2000Z01010), 湖北省自然科学基金项目 (2005ABA198)

作者简介: 刘建新 (1980-), 男, 湖南祁阳人, 博士, 研究方向为作物遗传育种与基因工程。通讯作者陈建国 (1966-), 男, 湖北利川人, 副教授, 研究方向为植物遗传学。E-mail: jgchen@hubei.edu.cn。通讯作者蔡得田 (1952-), 男, 湖北黄梅人, 教授, 研究方向为多倍体遗传与分子生物学。Tel: 027-50865578; E-mail: caidt8866@yahoo.com.cn

HN2026-4X with polyploid meiosis stability and high seed setting rate, were more concentrated. The seeding date and temperature had few effect on the flowering characteristics of it. So it can be utilized as a fine polyploid restoring line.【Conclusion】Chromosome doubling has influence on many characteristics of experiment materials, but has no effect on characteristics of sterile lines and restoring lines used in hybrid rice breeding. On the contrary, characteristics of more stable sterility of polyploid sterile lines, more concentrated flowering stage and flowering time of polyploid restoring lines are more beneficial to hybrids breeding. This has provided a practical evidence for utilization of strong heterosis of polyploid hybrid rice.

Key words: Polyploid rice; Strong heterosis; Growth and flowering characteristics; Restoring line; Sterile line

0 引言

【研究意义】当前世界上主要作物—小麦、棉花、油菜都是经历了从二倍体向多倍体进化的道路, 在向多倍体的演化过程中也伴随了产量的成倍增加。由于多倍体相对二倍体具有许多优越性, 如巨大性^[1]、基因剂量增加^[2]、抗性增强^[3,4]等等, 将多倍体的优势应用到水稻中不失为一种新的水稻育种方法^[5]。在世界粮食短缺越来越明显情况下, 虽然 20 世纪 80 年代开展的二倍体超级稻研究已选育出一批准超级稻、超级稻品种, 刷新了世界水稻单产最高记录, 但是这些新品种与汕优 63 相比, 其增产幅度尚未达到 15%, 距离解决未来粮食问题所需增产 30%~50% 的目标还相差甚远^[6]。在本实验室已获得强优势多倍体杂交组合的情况下, 研究多倍体杂交水稻亲本的特性, 为多倍体育种提供实践依据具有较大的现实意义。【前人研究进展】国际上多倍体水稻育种热潮始于 1933 年 Nakamori 发现水稻四倍体, 及 1937 年勃益克斯里证实秋水仙素具有诱导植物多倍性的功能^[7]。在 20 世纪 60 年代以前, 日本、印度、菲律宾等国有人研究过水稻同源四倍体, 进行过栽培稻和野生稻杂交研究。国内的多倍体水稻研究始于 1951 年鲍文奎等人的研究^[8,9], 在材料构建, 细胞学和近年来的分子生物学^[10,11]研究等方面取得了较大进展, 但都遭遇到结实率低的瓶颈问题^[12-15], 而不能将多倍体优势推广应用, 更没有详细的多倍体水稻尤其是杂交稻亲本的生长特性和开花习性的研究。【本研究切入点】鉴于笔者实验室已选育出了 12 个强优势高结实率的多倍体水稻杂交组合^[16], 其中 2 个籼粳四倍体杂交组合 PSR073、PSR120 在克隆苗示范种植的情况下, 具有明显比二倍体杂交稻更强优势的特点^[6]。但是从经济性、时效性和规模性考虑, 多倍体杂种优势的利用必须走雄性不育系与恢复系制种的道路, 因而选育多倍体不育系和恢复系是关键。为此, 笔者应用两个强优势组合的母本粳型不育系 PA64S 四倍体 (PA64S-4X) 及其父本

粳型的高结实多倍体 PMeS 品系, HN2026 (4X)、Sg99012 (4X) 以及优良恢复系 9311、早籼不育系 HD9802S 为材料, 从两系多倍体育种的角度来研究不同播种期、不同倍性水平对亲本品系的叶龄、分蘖和开花习性的影响。【拟解决的关键问题】通过对试验品系的生长特性和开花习性的研究, 比较多倍体及其相应二倍体的差异性, 重点研究多倍体不育系和恢复系应用于杂交选育的可行性, 为下一步多倍体杂交优势的利用提供实践依据。

1 材料与方法

试验于 2003 和 2004 年在中国农业科学院油料作物研究所实验农场进行。试验品系 PA64S-2X 和 9311-2X 由中国杂交水稻工程中心罗孝和研究员提供; HD9802S-2X 是由湖北大学周勇老师提供, 该不育系为 2000 年育成并通过省级技术鉴定的优良温敏核不育系。所有试验材料的四倍体都是本实验室用二倍体幼穗经组培诱导、染色体加倍获得的。其中 HN2026-4X 和 Sg99012-4X 是笔者课题组从籼粳交四倍体杂种后代中经过多代选育获得的, 具有多倍体减数分裂稳定性 (polyploid meiosis stability, PMeS) 的高结实品系^[17]。2003 年 HN2026 和 Sg99012 于 5 月 14 日和 5 月 20 日二期播种, PA64S-4X 5 月 19 日播种, 6 月 20 日移栽; 2004 年 HN2026, 9311, PA64S 的 2X 和 4X 都于 5 月 16 日播种, 6 月 17 日移栽; HD9802S 的 2X 种子和 4X 的稻莩于 6 月 12 日播种 (植), 6 月 30 日移植。在研究亲本的生长特性时, 每一期材料各取样本 20 株, 每隔 1 d (2003 年) 或 2 d (2004 年) 观察叶龄及分蘖 1 次。叶龄观察记录方法参照《作物栽培学实验指导》^[18], 分蘖则以其实际分蘖数记录。在颖花开放期间的上午 8: 00 到下午的 6: 00, 调查开花习性。方法是: 每个品系随机取 3 株, 每株取其主茎上的穗子调查, 记录开花时间及当时的气温情况, 用红油漆点涂开放的颖花作为标记, 同时在颖花关闭时记下其关闭的时间。所有获得的数据都

用 Excel2000 及 SPSS12.0 进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 叶龄调查与分析

两个不同播期的 Sg99012-4X 和 HN2026-4X 的叶龄变化情况如图 1 所示。表明各品系出叶的速度都表现为先快后慢的趋势，即在前期出叶速度显著提高，至最高速度后再缓慢下降至零。PA64S-4X 的主茎叶龄数为 13.00，而作为父本的 HN2026-4X、Sg99012-4X 都达到了 15 叶以上（HN2026-4X 一期，二期分别为 15.11，15.20；Sg99012-4X 一期，二期分别为 15.25，15.91），并且二期父本都比相应的一期父本叶龄要长，表明 HN2026-4X，Sg99012-4X 的叶龄大小与播种时间有关。PA64S-4X 的播始历期 92~98 d 比 HN2026-4X 长 5~7 d 左右，而比 Sg99012-4X 长 2~5 d 左右。在以后两者作为父本制种时，PA64S-4X 的播种时间应根据叶差法适当提前，这样才能保证有较好的花期相遇，为获得较高的制种产量奠定基础。

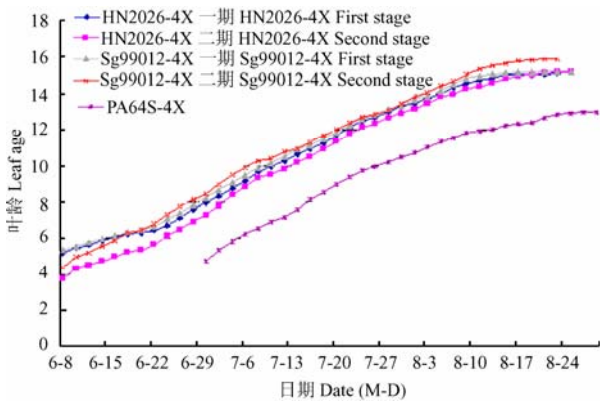


图 1 分期播种叶龄变化情况

Fig. 1 Change of leaf age at different seeding stages

从不同倍性水平比较叶龄的变化得知，主茎叶龄总数：9311-2X 为 17.30，9311-4X 为 17.00，HN2026-2X 为 15.60，HN2026-4X 为 15.60，PA64S-2X 为 14.20，PA64S-4X 为 13.20。各品系的总叶龄数并没有随着染色体的倍数增加而增加，反而有减少的趋势。从出叶的速率来看，图 2 表现出 3 个明显的高峰值，而且各品系的趋势大体一致，说明其出叶的速率受环境条件的影响比较大（主要是气候条件），但是从图中也可以看出第二个峰值最高，第一个次之，第三个最矮，总体趋势是先快后慢。9311-2X 的最高出叶速率出现

在 7 月 4 日的 11.28 叶龄时，其对应四倍体则出现在 6 月 10 日的 6.14 叶龄时；其余的相应数据为：HN2026-2X：7/7，11.74；HN2026-4X：6/28，8.88；PA64S-2X：6/28，8.55，PA64S-4X：7/1，8.62。由此可知，恢复系 9311 和 HN2026 的最高出叶速率出现的时间四倍体明显早于其二倍体，而在不育系 PA64S 中四倍体略晚于二倍体。两年中 PA64S-4X 的最大叶龄总数大致相当，一个为 13.00，另一个为 13.20；最高出叶速率时间一个在 8.10 叶龄时，另一个在 8.62 叶龄时，也是大致相当。说明不同倍性对恢复系出叶速率有较明显的影响，而对不育系不太明显。

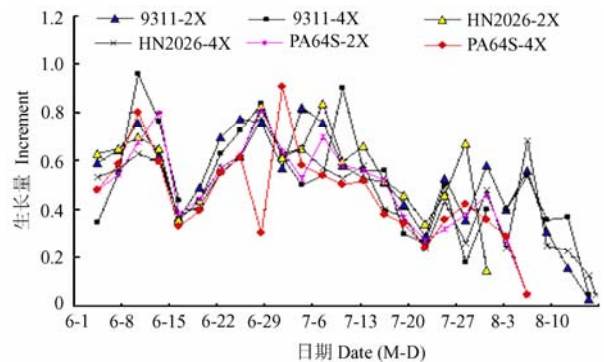


图 2 不同倍性水平叶龄的生长量变化

Fig. 2 Leaf increment at different ages and ploidy levels

2.2 分蘖的调查与分析

所有试验品系在移栽（6 月 18 日）至恢复分蘖开始后的一个月左右分蘖基本完成，且两个父本的一、二期的分蘖高峰期趋于一致。由图 3 可知，PA64S 四倍体在 7 月 28 日以后，HN2026-4X 及 Sg99012-4X 在 7 月 24 日以后分蘖基本趋于停顿，分蘖数接近最后分蘖总数。

值得注意的是不育系 PA64S-4X 的分蘖数高达 10.35 左右，它的每 2 d 的最高分蘖数可达到 1.55；这种分蘖数多、分蘖较快的特点，可为其后期生长的多穗奠定基础，是选育不育系的优良特性。而正常结实的 HN2026-4X 及 Sg99012-4X 的分蘖数则较低，分别为 7.30 和 6.65；每 2 d 的最高分蘖数 HN2026-4X 为 1.1~1.2，Sg99012-4X 为 0.8~1.0。HN2026-4X、Sg99012-4X 的一、二期的分蘖高峰期基本相当，说明分期播种在时间相差不大的前提下，对其分蘖高峰期的影响不明显。

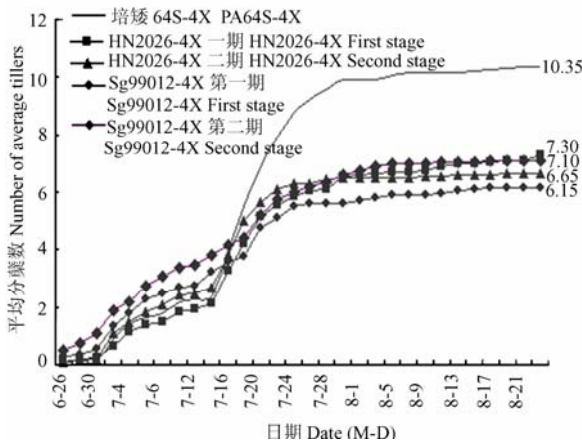


图 3 分期播种的分蘖动态变化曲线

Fig. 3 Tiller growth curve of different materials at different seeding stages

表 1 颖花开放持续时间

Table 1 Flowering duration of single spikelet

品种(系)	倍性	穗颖花数	最小值	最大值	平均值	标准差
Varieties or lines	Ploidity	Spikelet numbers per panicle	Minimum (h)	Maximum (h)	Mean (h)	SD
9311	2X	292	0.38	4.65	1.30	0.56
	4X	199	0.45	8.62	2.14	1.25
HN2026	2X	261	0.22	2.52	0.93	0.29
	4X	65	0.75	2.17	1.25	0.24
PA64S	2X	217	0.20	19.22	2.35	1.62
	4X	56	0.33	23.83	7.68	8.18
HD9802S	2X	70(83)	2.33	47.83	6.25	9.45
	4X	10(24)	1.42	46.00	21.00	12.81

HD9802S-2X 中大部分很久时间不关闭，所统计的 83 个颖花中有 13 个为大于等于 48 h 的情况，而其 4X 中则为绝大部分，所统计的 24 个颖花中有 14 为大于等于 48 h 的情况

Most of HD 9802S-2X spikelets did not shut for a very long time, e.g., opening time of 13 in 83 spikelets tested more than 48 hours. Besides, most of spikelets tested in corresponding tetraploid also did so, e.g., opening time of 14 spikelets in 24 spikelets tested more than 48 hours

分蒸发变干会导致柱头的生活力降低，从而又不利于杂交的成功和颖壳的关闭。

2.3.2 单日颖花开放动态的观察 试验结果见表 2：9311-2X 的开花时间主要在 9: 00~13: 00，占开花总数的 93.49%，在 9: 00~12: 00 就达到了 82.81%，期间虽然没有非常突出的高峰期，但却表现得非常集中；9311-4X 开花时间也主要集中在 9: 00~13: 00 占了 86.08%，其开花高峰期基本在 10: 00~12: 00 间，占 58.24%，比较其二倍体而言，更趋于集中一些；HN2026-2X 的高峰期很明显，位于 10: 00~12: 00 间，占了 75.38%，余下的则在各个时段都有所分布；

但不同倍性品系的分蘖特点有明显不同。二倍体的分蘖数明显多于其对应四倍体的分蘖数。2004 年观察资料显示，不育系 PA64S 各倍性水平与恢复系 HN2026 及 9311 各倍性水平的分蘖数相比较，明显多于后两者，分别为 PA64S-2X 27.20, 4X 16.90；HN2026-2X 17.90, 4X 7.70；9311-2X 15.90, 4X 9.10。

2.3 开花习性的观察

2.3.1 单朵颖花开放持续时间的观察 从表 1 中可以看出，二倍体品系经染色体加倍后，颖花从开放到关闭的持续时间明显延长。不育系 PA64S 和 HD9802S 二倍体的开花持续时间长，多倍体则变得更长。说明开花持续时间较长的不育系，加倍成四倍体后，其增加的幅度比恢复系材料要长得多。长时间的颖花开放状态有利于接受更多的父本花粉，提高授粉的成功率；但处于开放状态也不能太长，以免其受阳光辐射及水

其四倍体表现得非常集中，高峰期明显位于 10: 00~12: 00，占 81.25%；PA64S-2X 的开花时间主要集中于 10: 00~14: 00，此时间段开放的颖花数占总颖花数的 65.56%，其中以 12: 00~13: 00 为高峰。而 PA64S-4X 的开花时间则显得异常分散，没有一个明显的高峰值；HD9802S-2X 颖花开放分布得比较分散，但高峰期还是比较明显的，在 9: 00~10: 00，占据了 30.37%，其四倍体大体与之类似，即分布较为分散，其高峰期在 8: 00~10: 00，占 55.29%。此外不论是 HD9802S 二倍体还是四倍体它们都有一部分颖花在傍晚或在晚上才开放，其总体开花特征是在傍晚、晚

上及早晨的时候开花较多,而在中午前后开放的颖花反而较少,与绝大多数材料相反。从表 2 中还可以看出,经染色体加倍后,各品系的颖花日开放动态已有较大的变化,其一是不育系和结实率低的 9311 四倍体

的开花时间大大延长而开花高峰不明显或者异常,如 HD9802S 的高峰期在 8:00~9:00,达到 35.29%;其二是 PMS 品系 HN2026-4X 的开花极其集中。这种良好开花习性与高结实特性是选育恢复系所需要

表 2 不同品系颖花日开放动态分布表

Table 2 Flowering time distribution of spikelets opened in one day

开花时间 Time of flowering	颖花时开花百分率 Percent of spikelets flowering in one hour (%)							
	9311		HN2026		PA64S		HD9802S	
	2X	4X	2X	4X	2X	4X	2X	4X
<8:00	0	0	0	0	0	0	0	0
8:00~9:00	4.43	0.00	0.21	0.00	6.04	7.48	7.41	35.29
9:00~10:00	30.73	13.92	12.21	3.75	7.25	12.24	30.37	20.00
10:00~11:00	25.26	26.01	37.69	58.75	16.01	9.52	17.04	8.24
11:00~12:00	26.82	32.23	37.69	22.50	15.41	16.33	8.89	8.24
12:00~13:00	10.68	13.92	5.35	15.00	22.96	9.52	3.70	3.53
13:00~14:00	2.08	8.06	1.50	0	11.18	4.08	1.48	0.00
14:00~15:00	0	1.10	1.07	0	7.25	10.88	2.96	0.00
15:00~16:00	0	0.00	2.78	0	5.44	15.65	7.41	0.00
16:00~17:00	0	0.00	0.00	0	5.14	4.08	0.74	4.71
17:00~18:00	0	4.76	1.50	0	3.32	10.20	8.89	8.24
>18:00	0	0	0	0	0	0	11.11	11.76
颖花数 Spikelet numbers	384	273	467	80	331	147	135	85

的。

2.3.3 单穗开花历期的观察 以 3 个稻穗为基数分别观察各品系的单穗开花历期,结果如表 3 和表 4 所示。9311-2X 的开花时间持续天数一般是 6、7 d,始花后 3~4 d 即可达到高峰期,且高峰期较为明显,占 40%左右;其四倍体开花历期明显延长,一般需 9~10 d,高峰期虽没有其二倍体那么明显,但在始花后 3~4 d 仍有一个 23.33%至 30.30%大小的高峰。HN2026-2X 开花历期一般在 8 d 左右,高峰期出现迅速,始花后 2~3 d 即可达到高峰期,在始花后的连续 3 天内开放的颖花数占总开放数的 69.33%~79.59%,其四倍体开花历期较短仅 7 d 左右,在始花后第 2~4 天即达到最高期,高峰期非常明显,始花后的连续 3 d 内开放的颖花数占总开放数的 59.88%~87.50%。

不育系 PA64S-2X 的开花时间持续 11、13、14 d 不等,但绝大部分的颖花经 7~9 d 即可完成开花,9 d 后开花率仅占 0.94%~8.82%。PA64S-4X 的花期最短,只有 7 d。且在始花后 4~5 d 即达到高峰期。但

PA64S-4X 有小部分颖花在开放以后长时间不关闭,甚至可以持续几天,其原因可能是发育存在一定缺陷。HD9802S-2X 在始花的一、两天即达到了开花的高峰期,但高峰期内所开放的颖花数所占比例并不大,最高的才 15.53%,此外其开花历期极不均匀,在 2~10 d 的范围内变动极大,而且大部分都是闭颖开花;其四倍体开花则相对集中一些,持续天数一般在 4~7 d 间,高峰值所开颖花比例也较二倍体高;而且四倍体有前后两个开花高峰,两个高峰开放的颖花比率相差不大,表现出“慢-快-慢-快-慢”的趋势。与二倍体类似,四倍体也有一部分颖花未开放或为闭颖开花,但这种颖花数明显低于二倍体状态。说明 HD9802S 无论是二倍体还是四倍体在武汉春季播种,其不育性彻底而开花习性异常,制种存在一定困难性。

2.4 温度对开花习性的影响

2.4.1 温度对颖花当日开放持续时间的影响 为了避免夜温对各品系颖花开放持续时间的影响,本试验仅统计当日开闭的颖花并进行分析,以明确昼温对颖

表 3 不同倍性恢复系 9311 和 HN2026 的单穗开花分布

开花时间 Time of flowering	单穗日开花百分率 Percent of flowering spikelets of a panicle in one day (%)											
	9311-2X			9311-4X			HN2026-2X			HN2026-4X		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
第一天 First day	0	4.29	9.91	2.22	2.02	2.38	4.62	1.02	10.71	2.75	7.14	2.63
第二天 Second day	5.13	11.43	17.12	18.89	23.23	11.90	26.47	19.90	30.61	17.58	33.93	19.74
第三天 Third day	14.36	39.52	42.34	23.33	14.14	28.57	20.17	29.08	29.59	16.48	37.50	21.05
第四天 Fourth day	39.49	22.86	20.27	22.22	30.30	18.25	22.69	20.41	19.39	25.82	16.07	43.42
第五天 Fifth day	22.56	11.43	7.21	22.22	18.18	23.02	7.98	13.78	0.51	21.43	3.57	11.18
第六天 Sixth day	17.44	9.52	2.25	3.33	3.03	8.73	5.46	3.06	4.59	13.19	0.89	1.97
第七天 Seventh day	0	0.95	0.90	1.11	1.01	1.59	6.30	11.22	4.59	2.20	0.89	0
第八天 Eighth day	0	0	0	1.11	2.02	1.59	3.78	1.53	0	0.55	0	0
第九天 Ninth day	0	0	0	5.56	6.06	0.79	2.52	0	0	0	0	0
第十天 Tenth day	0	0	0	0	0	3.17	0	0	0	0	0	0
统计颖花数 Total	195	210	222	90	99	126	238	196	196	136	112	162

表 4 不同倍性不育系 PA64S 和 HD9802S 单穗颖花开花分布 (2003)

Table 4 Distribution of spikelets opening time of a single panicle of sterile line PA64S and HD9802S at different ploidity level (2003)

开花时间 Time of flowering	单穗日开花百分率 Percent of flowering spikelets of a panicle in one day (%)											
	PA64S-4X			PA64S-2X			HD9802S-2X			HD9802S-4X		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
第一天 First day	4.17	2.78	11.43	5.88	17.33	0.94	4.94	9.45	3.82	2.50	5.13	4.44
第二天 Second day	8.33	8.33	0.00	2.94	13.33	0.94	6.17	1.57	5.73	17.50	17.95	13.33
第三天 Third day	8.33	22.22	2.86	0.00	25.33	9.43	4.32	0.79	1.91	15.00	7.69	13.33
第四天 Fourth day	27.08	47.22	8.57	2.94	18.67	5.66	4.94	1.57	7.01	5.00	5.13	8.89
第五天 Fifth day	18.75	8.33	48.57	0.00	17.33	5.66	0.62	0.00	1.27	10.00	20.51	8.89
第六天 Sixth day	20.83	8.33	22.86	61.76	2.67	32.08	4.32	0.79	1.27	2.50	7.69	13.33
第七天 Seventh day	4.17	2.78	5.71	8.82	4.00	27.36	3.70	0.00	0.64	0	5.13	4.44
第八天 Eighth day	2.08	0	0	2.94	0.00	14.15	1.23	0.79	0	0	0	0
第九天 Ninth day	2.08	0	0	5.88	0.00	2.83	0	0.00	0	0	0	0
第十天 Tenth day	2.08	0	0	0.00	0.00	0.00	0	0.79	0	0	0	0
第十一天 Eleventh day	2.08	0	0	2.94	0.00	0.94	0	0	0	0	0	0
第十二天 Twelfth day	0	0	0	2.94	0.00	0	0	0	0	0	0	2.22
第十三天 Thirteenth day	0	0	0	0.00	1.33	0	0	0	0	0	0	0
第十四天 Fourteenth day	0	0	0	2.94	0	0	0	0	0	0	0	0
未开放 Unopened	0	0	0	0	0	0	69.75	84.25	78.34	47.50	30.77	31.11
颖花数 Total	48	36	35	34	75	106	162	127	157	40	39	45

花开闭的效应。结果显示, 9311 二倍体、四倍体颖花
开花持续时间在 26~33℃ 都随温度的增加而缩短
(1.33~1.27 h, 2.68~1.83 h); HN2026 二倍体则相

反, 在 34~39℃ 随温度的升高而有所延长, 从 0.85~
0.91 h, 估计对粳型的 HN2026 二倍体而言 34~39℃
温度较高, 高温影响了颖花浆片的机能, 延缓了颖花

的关闭时间,从而延长了颖花开放持续的时间。HN2026 四倍体在 33~37℃时,颖花开放持续时间基本相同,而较其二倍体有所延长;PA64S-2X 的颖花开放时间随着温度的上升(从 21℃到 35℃)逐渐缩短,分别为 2.38、2.30、1.95、1.83,表现得较为一致;而其四倍体则相反,它随着温度的升高颖花开放的持续时间则明显延长,从 2.10 到 2.52 h。此外,各品系在温度范围大致相同的情况下,四倍体的颖花开放持续时间明显比其对应二倍体长,这可能是二倍体品种经染色体加倍成四倍体后的一个固有特性,而这种特性在不育系选育上是有利用价值的。

2.4.2 温度对当日开花高峰期的影响 9311-2X 在 26~29℃时,日开花高峰期在 10:00~10:30,而在 29~33℃时日开花高峰期则在 12:00~12:30,从 26~29℃到 29~33℃区间,开花高峰期呈现出延后的现象,而在 29~31℃至 31~33℃间高峰期基本不变,高峰期延后的现象经推测是受到环境中湿度过大或空气流动速度较快的影响,同时也可以看出 3 个不同温度区间高峰期开放颖花的百分率随温度的增加而增大,表明该品系在温度升高时,日开花高峰期趋向于集中。其四倍体与二倍体有较大的不同。温度升高时,开花高峰期先提前后延后,但仍比最前的 26~29℃区间要早些,高峰期所开颖花百分率呈现降低的趋势。HN2026-2X 在 32~34.5℃范围时,日开花高峰期非常集中,占据了当日所开放颖花总数的 66.67%;在 34~36.5℃区间时,日开花高峰出现时间与前面一样,只是其中的开花百分率下降幅度较大,为 29.69%;而在 36~37.5℃范围时,日开花高峰期提前 0.5 h 出现,百分率略有增长,为 42.11%。PA64S-2X 的颖花开放的高峰期随着气温的逐渐升高而越来越提前,从 21~23℃的 11:30~13:00 到 29~34.5℃的 11:00~11:30。而其四倍体呈现出与此相反的趋势,气温愈高,高峰期愈往后移,且颖花开放时间更为分散,即高峰期内开放的颖花占当日开放的颖花总数的比率变小。HD9802S-2X 在 26~28℃范围内,日开花高峰出现在 9:30~10:00,而且其所占的比例非常高,达到 65.22%,当温度升至 28~31℃时,高峰期则提前至 8:30~9:00,而此期的颖花开放比例下降较大,只有 26.47%;其四倍体因每穗颖花数较少,其中很大一部分又不能正常开花(或为闭颖开花),能正常开花的都集中在早晨、傍晚或夜间,很难找出其在不同温度背景下的开花情况,难以对其进行与温度相关方面的比较分析。

3 讨论

不育系和恢复系杂交制种产量的高低取决于花期相遇良好与否、母本穗数的多少及异交结实率的高低^[19]。因此,在生产中亲本播差期的确定、基本苗数及肥水运筹等措施都直接影响产量。同时分蘖数的多少及变化情况对于作物的株型育种具有重要意义^[20],而此前不同品系经染色体加倍后叶龄和分蘖的变化规律都还不清楚,这些都需要经过详细的研究才能确定,所以研究播差期、倍性水平与叶龄及分蘖的关系对于多倍体育种应用都具有重要意义。通过本研究,我们得知分期播种对主茎叶龄总数有一定的影响,但对出叶动态的大体变化趋势影响不大,都表现为“先快后慢”,这与笔者实验室在强优势多倍体籼粳亚种间杂种中观察到的特点相似^[6]。而且在播差期相差不大的情况下,其最高出叶速率受环境影响比播期大。四倍体品系与对应二倍体相比较,其叶龄总数或不变或减少,但最高出叶速率两者有差别;在所用的恢复系中,四倍体早于二倍体,而不育系则刚好相反。此外,经染色体加倍后各品系的分蘖总数明显降低,这与宋文昌等的多倍体穗子减少的观察相一致^[8],但与具强大优势的多倍体籼粳杂种旺盛的分蘖力明显不同^[6];特别是两个倍性水平的 PA64S 分蘖数都相当高,这在株型育种和不育系配种方面具有较好的应用价值。

开花习性是与异交结实密切相关的一个重要特性,直接影响到杂交稻制种的产量和亲本繁种的纯度,因此对各品系进行开花习性的研究具有重要意义^[21]。实验结果表明:多倍体的单个颖花开放时间明显延长,且对颖花日开放动态有影响。不育系和结实率低的 9311 四倍体的开花时间大大延长而且开花高峰不明显或者异常,但是 PMeS 品系 HN2026-4X 的开花极其集中。这种良好开花习性与高结实特性是选育恢复系所需要的。贺浩华等 1996 年 7 月 16 日至 9 月 3 日在江西南昌对 PA64S-2X 的开花习性的研究表明^[22]:PA64S-2X 集中开花时间为抽穗后的 2~5 d,累计开花率为 87.67%;在 9:30~10:30 有个不很明显的日开花高峰期,此期内开花数占当天所开颖花总数的 46.31%,颖花开张持续时间为 1.59 h 左右。而在本试验中,PA64S-2X 的集中开花时间为始花后的 2~5 d,累计开花率为 81.27%,在 12:00~13:00 有个不很明显的高峰期,占当天开花数的 23.0%,颖花开张时间为 2.35 h 左右。观察时间为 2003 年 9 月 4 日到 9 月 12 日,地点在武昌,当时气温介于 21.5~34.5℃,

大多数时间气温在 23~27℃。由这些数据可知, 本实验所测得的相关时间指标都相对延后或延长, 所得的相关百分率都小于前者, 其中的可能原因是前者的气温比后者高, 因为两地纬度大致相当, 而前者的试验时间正好处于一年的高温期, 本实验对 PA64S 的观察时间则基本上处于高温期之后。此外, 研究发现, 所有的不育系品系败育非常彻底, 其四倍体在海南处于育性恢复期, 其花粉粒中也绝大部分都是圆败, 难以自交结实。其开花习性中, 也有一个相对集中的开花期和开花时间, 颖花开放持续时间长等特点对于不育系选育和应用都非常有利。可是四倍体像二倍体一样都存在较大数量的颖花未开放或闭颖开花, 更加影响它的结实性。这可能是同源四倍体不育系的共性, 其原因与四倍体不育系减数分裂不正常导致花器官发育异常有关^[17]。但是育性转换不好、太多颖花不能开放, 则会显著降低授粉成功的概率, 既不利于亲本繁殖, 又不利于制种时获得高产。为此, 直接利用 PA64S-4X 和 HD9802S-4X 是不合适的, 而必须针对其减数分裂稳定性问题而导入 PMeS 品系基因, 改善其育性恢复期的结实率, 保持其不育期的不育性和开花习性, 才能应用于生产。

4 结论

四倍体水稻的主茎叶龄总数与其对应二倍体相比有减少的趋势, 其分蘖数比对应二倍体也较少。四倍体比二倍体的单个颖花开放持续时间明显延长; 优良恢复系 9311、HN2026 的颖花日开放时间更趋集中, 尤其是具有多倍体减数分裂稳定性和高结实特性的 PMeS 品系 HN2026-4X, 具有开花期和花时都相对集中, 且不易受播期和气温影响的特点, 可作为优良多倍体恢复系加以利用。染色体加倍对水稻不育系的各种性状存在一定影响, 即结实率低、不育系更稳定。多倍体不育系的不育稳定性和多倍体恢复系的花期花时相对集中等特性更有利于杂交选育。

References

[1] Bretagnolle F, Lumaret R. Bilateral polyploidization in *Dactylis glomerata* L. subsp. *Lusitanica*: occurrence, morphological and genetic characteristics of first polyploids. *Euphytica*, 1995, 84: 197-207.

[2] 李 梅. 染色体遗传学导论. 长沙: 湖南科学技术出版社, 1991.

Li X. *Introduction of Chromosomal Heredity*. Changsha: Hunan Science & Technology Press, 1991. (in Chinese)

[3] 巴拉诺夫. 植物多倍体. 北京: 科学出版社, 1959.

Baranov. *Plant Polyploid*. Beijing: Science Press, 1959. (in Chinese)

[4] Gill B S. Nucleocytoplasmic interaction (NCT) hypothesis of genome evolution and speciation in polyploid plants. *Cytoplasmic Engineering in Wheat*. 1991: 48-53.

[5] 蔡得田, 袁隆平, 卢兴桂. 二十一世纪水稻育种的新战略 II. 利用远缘杂交和多倍体双重优势进行超级稻育种. *作物学报*, 2001, 27(1): 110-116.

Cai D T, Yuan L P, Lu X G. A new strategy of rice breeding in the 21st century II. Searching a new pathway of rice breeding by utilization of double heterosis of wide cross and polyploidization. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27(1): 110-116. (in Chinese)

[6] 宋兆建, 杜超群, 戴兵成, 陈冬玲, 陈建国, 蔡得田. 两个强优势多倍体籼粳亚种杂交稻生长习性研究. *中国农业科学*, 2006, 39(1): 1-9.

Song Z J, Du C Q, Dai B C, Chen D L, Chen J G, Cai D T. Studies on the growth habits and characteristics of two polyploid *indica-japonica* hybrids with powerful heterosis. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 39(1): 1-9. (in Chinese)

[7] 纳耶 N M. 顾铭洪译. 水稻的起源和细胞遗传. 北京: 农业出版社, 1981.

Nayar N M. Translated by Gu M H. *Origin and Cytogenetics of Rice*. Beijing: China Agriculture Press, 1981. (in Chinese)

[8] 宋文昌, 张玉华. 水稻四倍化及其对农艺性状和营养成分的影响. *作物学报*, 1992, 18: 138-144.

Song W C, Zhang Y H. Rice tetraploidy and its effect on agronomic traits and nutritional constituents. *Acta Agronomica Sinica*, 1992, 18: 137-144. (in Chinese)

[9] 陈志勇, 吴德瑜, 宋文昌, 张玉华, 秦瑞珍, 鲍文奎. 同源四倍体水稻育种研究的近期进展. *中国农业科学*, 1987, 20(1): 20-24.

Chen Z Y, Wu D Y, Song W C, Zhang Y H, Qin R Z, Bao W K. Recent advances in the autotetraploid rice breeding. *Scientia Agricultura Sinica*, 1987, 20(1): 20-24. (in Chinese)

[10] 秦瑞珍, 程治军, 郭秀平. 利用同源四倍体花培途径创建水稻突变体群的研究. *作物学报*, 2005, 31(3): 392-394.

Qin R Z, Cheng Z J, Guo X P. The establishment of mutant pool using anther culture of autotetraploid rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(3): 392-394. (in Chinese)

[11] 程治军, 秦瑞珍, 张 欣, 雷财林, 郭秀平, 万建民. 多倍体化引起植物表型突变的分子机理研究. *作物学报*, 2005, 31(7): 940-943.

Cheng Z J, Qin R Z, Zhang X, Lei C L, Guo X P, Wan J M. Molecular mechanism for phenotypic mutation arisen from polyploidization in plant. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(7): 940-943. (in Chinese)

- [12] Oka H. Studies on tetraploid rice IV. F₁ hybrids between tetraploid varieties of rice. *Journal of Genetics*, 1953, 29(3): 101-108. (in Japanese)
- [13] 黄群策, 孙敬三, 白素兰. 同源四倍体水稻的生殖特性研究. 中国农业科学, 1999, 32(2): 14-18.
Huang Q C, Sun J S, Bai S L. Study on reproductive characters of autotetraploid rice. *Scientia Agricultura Sinica*, 1999, 32(2): 14-18. (in Chinese)
- [14] 王 兰, 刘向东, 卢永根, 冯九焕, 徐雪宾, 徐是雄. 同源四倍体水稻胚乳发育: 极核融合和胚乳细胞化. 中国水稻科学, 2004, 18(4): 281-289.
Wang L, Liu X D, Lu Y G, Feng J H, Xu X B, Xu S X. Endosperm development in autotetraploid rice: The fusion of polar nuclei and the formation of endosperm cell wall. *Chinese Journal of Rice Science*, 2004, 18(4): 281-289. (in Chinese)
- [15] 张华华, 冯九焕, 卢永根, 杨秉耀, 刘向东. 利用激光扫描共聚焦显微镜观察同源四倍体水稻胚囊的形成与发育. 电子显微学报, 2003, 22: 380-384.
Zhang H H, Feng J H, Lu Y G, Yang B Y, Liu X D. Observation on formation and development of autotetraploid rice embryo sac using laser scanning confocal microscope. *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 2003, 22: 380-384. (in Chinese)
- [16] Cai D T, Chen J G, Chen D L, Song Z J, He Y C, Wang A Y, Zhang W, Ma Y F, Liu J X, Du C Q. Exploring new way to solve the potential crisis of food shortage by polyploid rice. In: 5th International Rice Genetics Symposium. 19-23 Nov. 2005, Manila, Philippines. IRRI, P58.
- [17] 蔡得田, 陈建国, 陈冬玲, 戴兵成, 张 维, 宋兆建, 杨之帆, 杜超群, 唐志强, 何玉池, 张道生, 何光存, 朱英国. 两个具多倍体减数分裂稳定性的多倍体水稻品系的选育. 中国科学 C 辑: 生命科学, 2007, 37(2): 217-226.
Cai D T, Chen J G, Chen D L, Dai B C, Zhang W, Song Z J, Yang Z F, Du C Q, Tang Z Q, He Y C, Zhang D S, He G C, Zhu Y G. The breeding of two polyploid rice lines with the characteristic of polyploid meiosis stability. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2007, 37(2): 217-226. (in Chinese)
- [18] 湖南农学院. 作物栽培学实验指导. 北京: 农业出版社, 1988.
Hunan Agriculture College. *Guidance to Crop Cultivation Experiment*. Beijing: China Agriculture Press, 1988. (in Chinese)
- [19] 潘 华, 贺浩华, 黄文新, 刘小强. 部分水稻不育系和恢复系的叶龄模式. 江西农业科技, 2002, (3): 9-12.
Pan H, He H H, Huang W X, Liu X Q. The leaf age mode of some rice sterile lines and restoring lines. *Jiangxi Agricultural Science and Technology*, 2002, (3): 9-12. (in Chinese)
- [20] 郭玉春, 梁义元, 林文雄. 超级稻分蘖特性研究初报. 福建稻麦科技, 1997, 15(1): 13-17.
Guo Y C, Liang Y Y, Lin W X. Study on tillering characteristics of super-rice. *Fujian Science and Technology of Rice and Wheat*, 1997, 15(1): 13-17. (in Chinese)
- [21] 陈雄辉, 万邦惠, 吴长维, 梁克勤. 光温敏核不育水稻开花习性的研究. 华南农业大学学报, 1996, 17(2): 1-6.
Chen X H, Wan B H, Wu C W, Liang K Q. Study on the flowering habit of photo-thermo-sensitive genic male sterile rice. *Journal of South China Agriculture University*, 1996, 17(2): 1-6. (in Chinese)
- [22] 贺浩华, 彭小松, 余秋英, 刘宜柏. 水稻光温敏核不育系的开花习性观察. 中国水稻科学, 1998, 12(4): 245-248.
He H H, Peng X S, Yu Q Y, Liu Y B. Observation on flowering habits of photo-thermo-sensitive genic male sterile rice. *Chinese Journal of Rice Science*, 1998, 12(4): 245-248. (in Chinese)

(责任编辑 于 竞)