

SHUIDAO
RANSETIZU
DUOBEIHUA
YANJIU

水稻

染色体组多倍化研究

——同源多倍体水稻研究文集

主编 黄群策 李新奇 王书玉



 郑州大学出版社

水稻染色体组多倍化研究

——同源多倍体水稻研究文集

黄群策 李新奇 王书玉 主编

郑州大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

水稻染色体组多倍化研究/黄群策,李新奇,王书玉主编. —郑州:
郑州大学出版社,2013.8

ISBN 978-7-5645-1494-5

I. ①水… II. ①黄…②李…③王… III. ①水稻-染色体-
多倍体-研究 IV. ①S511.03

中国版本图书馆CIP数据核字(2013)第130015号

水稻染色体组多倍化研究
——同源多倍体水稻研究文集

郑州大学出版社出版发行

郑州市大学路40号

出版人:王 锋

全国新华书店经销

河南省公安厅文印中心印制

开本:787 mm×1 092 mm 1/16

印张:19.75

字数:483千字

版次:2013年8月第1版

邮政编码:450052

发行部电话:0371-66966070

印次:2013年8月第1次印刷

书号:ISBN 978-7-5645-1494-5

定价:46.00元

本书如有印装质量问题,请向本社调换

目录

MULU

第一篇 关于挖掘稻属植物潜在价值的技术思路探讨

稻属植物遗传改良的研究展望	3
稻属植物的进化特点及其潜在价值	12
稻属植物染色体组多倍化的潜在价值	24
水稻多倍化及其同源多倍体的潜在价值	35
离子束介导技术在生物体遗传改良上的发展趋势	42
低能离子束生物工程的发展趋势	48
多倍体水稻及其潜在价值	54
一系法杂交水稻研究的技术策略探讨	58
通过同源三倍体固定水稻杂种优势的新设想	62

第二篇 关于同源四倍体水稻的诱导

种芽诱导获得同源四倍体水稻技术的研究	67
离子注入后诱导水稻多倍化的效果	71
水稻多倍化的诱导技术研究	77
秋水仙素处理后水稻种子内胚乳蛋白的差异性比较分析	82
水稻多倍性育种中的倍性鉴定方法研究	87

第三篇 同源多倍体水稻的生殖发育特性

同源四倍体双胚苗水稻的生殖发育特征研究	94
同源四倍体双胚苗水稻雄配子体的发育特征	103
同源四倍体双胚苗水稻雌配子体的发育特征	107
利用激光扫描共聚焦显微技术观察同源四倍体双胚苗水稻的胚胎学特征	112
同源四倍体水稻花粉粒的发育特征	119
同源四倍体水稻胚囊内反足细胞团的多态性	128
同源四倍体光温敏核不育水稻的育性稳定性研究	131
同源四倍体水稻雌雄配子体多态性的研究	137
同源四倍体水稻的生殖特性研究	141
水稻双受精过程的共聚焦显微镜观察	145
水稻胚囊发育过程中特异类型的共聚焦显微镜观察	151
双胚苗水稻种子的扫描电镜观察	155
同源四倍体多胚苗水稻双受精过程及胚胎早期发育的观察	163
不同染色体组倍性水稻在谷粒性状上的差异比较	171
多胚苗水稻 APIV 不同颖花的多卵和多胚苗频率研究	178
同源四倍体水稻双受精过程的细胞学观察	182

第四篇 关于离子束生物技术与同源四倍体水稻的性状改良

离子注入后同源四倍体水稻双胚苗突变性状的表达特点	189
离子注入后同源四倍体核雄性不育水稻的育性表达特性	195
低能氮离子注入同源四倍体水稻的生物学效应	201
低能氮离子束对不同倍性水稻的诱变效应	207
低能氮离子注入后同源四倍体双胚苗水稻及其性状稳定性	213
离子注入后对同源四倍体水稻的诱变效应	218
离子注入后双胚苗突变水稻的无性系诱导	224
离子注入水稻细胞学效应研究	229

离子注入后同源四倍体多胚苗突变水稻的筛选及其遗传稳定性	234
离子束诱变水稻多胚苗突变株的筛选及其多胚来源	240
N ⁺ 注入对不同倍性双胚苗水稻幼苗生长及酶活性的影响	246
氮离子注入对同源四倍体水稻成熟胚组织培养体系的影响	254

第五篇 关于物种间杂交及同源四倍体水稻的产量潜力

通过异倍性水稻间杂交获得同源三倍体植株	261
同源四倍体水稻与非洲栽培稻杂交的效果	267
同源四倍体水稻与非洲栽培稻杂交的胚胎学机制	270
同源四倍体水稻与非洲栽培稻杂交的后效性研究	274
同源四倍体水稻与假稻杂交获得实粒种子	279
同源四倍体水稻与假稻杂交结籽的胚胎学机制研究	283
同源四倍体水稻与狼尾草杂交的效果	287
同源四倍体水稻与狼尾草杂交结实的胚胎学证据	292
同源四倍体籼粳亚种间杂种第一代的产量潜力研究	297
同源四倍体籼粳亚种间杂种第二代的结实特性研究	302

第一篇 关于挖掘稻属植物 潜在价值的技术思路探讨

文献综述

根据杂交水稻育种的发展趋势,袁隆平(1987)明确提出了水稻杂种优势利用和遗传改良的总体思路,即在育种方法上由“三系法”到“两系法”,进而实现“一系法”;在杂种优势利用水平上从利用品种间杂种优势到利用亚种间杂种优势,进而利用远缘物种间杂种优势。袁隆平提出的总体思路已经成为全球水稻遗传改良的技术指南。在20世纪初研究者就已经证实,在生物界存在着两种具有潜在利用价值的优势效应,即杂种第一代所表现的杂种优势效应和染色体组多倍化所导致的优势效应。中国超级稻育种的技术性突破和在水稻生产中所产生的巨大效益,已经使水稻遗传改良的水平提升到令人振奋的研究层次。然而,关于稻属植物染色体组多倍化所导致的优势效应,其潜在的利用价值尚未被挖掘,目前已经引起了一些研究者的高度关注。

从水稻育种的发展进程来看,水稻育种方法的创新主要围绕着三个方面,即如何更有效地创造出丰富多彩的遗传性变异群体,和怎样更准确地筛选出具有实用价值的优良基因型,以及更有效地利用其潜在的增产优势。从国内外水稻遗传改良的研究现状和研究进程来看,目前仍然存在着值得注意的三大局限性,即思想观念的局限性、研究范围的局限性和技术路线的局限性。

从水稻遗传改良的现状来看,在稻属植物内还存在着很大的产量潜力有待于进一步挖掘,也存在着一系列技术难题需要破解。通过不断地采用现代生物技术,有可能在更高层次上进一步探索利用稻属植物优势效应的新途径。在稻属植物中存在着比较丰富的种质资源,其染色体组多倍化及其效应有待于进行更加深入的研究,其潜在的利用价值还有待于不断地挖掘。

在同源多倍体水稻的研究中迫切需要形成新的技术思路,以便寻找到新的研究途径。在对同源多倍体水稻的生殖发育特性进行研究的过程中,研究者已经发现的四种特异性现象(即同源三倍体水稻的结籽现象及其染色体组倍性的遗传稳定性、在异倍性水稻间的杂交后代中早世代性状稳定遗传的现象、在隔离条件下的胚自发现象和群体内某些单株的高结实现象)值得关注。

从目前二倍体水稻的育种现状来看,在二倍体水平上的增产潜力很有限,而在多倍体水平上的实用价值还有待于进一步探索。同源四倍体水稻具有很强的遗传可塑性和很弱的遗传保守性,利用其作为水稻远缘杂交的桥梁,从野生物种中不断地引进有益的基因,由此有可能创造出具有强再生能力、强宿根性和无融合生殖特性的新种质,这将有助于杂

交水稻的多代利用和固定水稻的杂种优势。以稻属内现有的种质资源为基础,利用现代生物技术创造出具有强大的种间杂种优势和实用价值的异源多倍体水稻,这不但可以促进物种升级和创造出新物种,还可能在更高层次上利用和固定其强大的杂种优势。

正常二倍体水稻的有性生殖能力比较强,这是经过长期自然选择和人工选择的结果,因而要在二倍体水稻中开展无融合生殖研究会碰到一系列技术难关,试图在二倍体水稻中寻找和创造具有实用价值的无融合生殖种质则难度比较大。同源多倍体水稻由于其染色体组的多倍性而伴随着一系列形态变异、生理生化代谢上的变异和生殖方式上的变异,在生殖方式上的变异特征就是其有性生殖能力变弱和自交结实率明显下降,这种有利的内部环境条件可能会促进某些潜在的无融合生殖基因的表达。因此,今后应该将水稻无融合生殖育种的研究重点转移到多倍性水平进行深入研究,即在同源多倍体水稻中通过种质寻找法、种质诱变法、杂交转育法和生物技术法筛选和创造具有实用价值的水稻无融合生殖种质。

在本篇主题中选用了9篇论文,从稻属植物的种群特征和进化特点、植物染色体组多倍化的潜在价值、离子束生物技术的发展趋势和一系法杂交稻研究的技术思路等方面阐明了作者的4个学术观点。其一,在稻属植物中存在着比较丰富的种质资源,也存在着很大的产量潜力有待于进一步挖掘。水稻品种间杂种优势的利用已经达到了相当高的水平,而亚种间杂种优势的利用和物种间杂种优势的利用则为水稻遗传改良展示出广阔的研究前景。从目前水稻遗传改良的发展趋势来看,试图在特定物种内对水稻进行有效的遗传改良,进而期望着获得突破性成果的难度会越来越大,而打破物种间的生殖隔离和遗传隔离,促进异源遗传物质在不同物种间进行交流和重组的发展方向则向人类展现出广阔的研究前景。因此,在近缘物种间和远缘物种间建立水稻高效的遗传改良的技术体系将是值得探索的新的研究方向。其二,利用离子束生物技术对同源多倍体水稻进行遗传改良,有可能为水稻育种寻找到新的突破口。在同源四倍体水稻中所存在的三大技术性难题(即颖壳尖端长芒、籽粒充实度差和结实率低)有望借助于离子束生物技术得到解决。其三,水稻染色体组多倍化及其效应有待于进行更加深入的研究,其潜在的利用价值还有待于不断地挖掘。在染色体组多倍化水平上探索稻属植物的潜在价值将会使其研究水平上升到新的技术高度,其学术价值和应用前景均令人振奋。其四,明确提出了通过利用无融合生殖基因和培育同源三倍体途径来固定水稻杂种优势的新设想。这一育种新设想具有两大优点并急待解决四大技术性问题。通过常规育种手段将无融合生殖基因引入同源三倍体遗传组成中将可望消除其有性胚,而通过无性胚的产生来保持其遗传组成的相对稳定性,进而可以达到固定水稻杂种优势的目的。

稻属植物遗传改良的研究展望^①

黄群策 周莎莎 张时萍

摘要 概括了稻属植物遗传改良的主要成就及其局限性,认为利用染色体组多倍化技术有助于为稻属植物遗传改良水平的提高寻找到新的突破口,指出了稻属植物遗传改良的发展趋势。

关键词 稻属植物; 遗传改良; 染色体组多倍化; 产量潜力

稻属植物是禾本科中非常重要的植物种群,它们广泛分布于全球的热带地区和亚热带地区。在稻属中包含有两个栽培物种和 21 个野生物种。研究者在 20 世纪初就已经证实,在生物界存在着两种具有潜在利用价值的优势效应,即杂种第一代所表现的杂种优势效应和染色体组多倍化所导致的优势效应^[1]。我国超级稻育种的技术性突破促使稻属遗传改良的水平提升到新的研究层次并给水稻生产带来了革命性的巨变。然而,关于稻属植物染色体组多倍化所导致的优势效应,其潜在的利用价值目前尚未被完全挖掘^[2]。尽管如此,一些研究者近年来对多倍体水稻的特征特性及其潜在价值予以了高度关注^[3-6]。

通过现代生物技术进一步挖掘稻属植物的增产潜力和提高遗传改良水平已经成为水稻育种中的研究热点^[7]。从植物物种的进化与其染色体组的关系来看,染色体组多倍化是新物种形成的主要途径之一,而人工遗传改良技术的不断完善则有助于促进新物种形成的速度。在多倍体水平上探索稻属植物的潜在价值将会使其研究水平上升到新的高度,因为我们将二倍体水稻诱导为多倍体水稻并对其进行筛选的研究工作实际上是在探索稻属内新物种形成的特点和方式,其研究难度相当大,但其科学价值和对稻属科学的促进作用大得还无法估量^[3,8]。

1 稻属植物遗传改良的主要成就及其局限性

从水稻遗传改良的研究现状来看,在稻属植物内还存在着很大的产量潜力有待于进一步挖掘,也存在着一系列技术难题需要破解。在稻属植物中存在着比较丰富的种质资源,其染色体组多倍化及其效应有待于进行更加深入的研究,其潜在的利用价值还有待于不断地挖掘。

纵观现代水稻遗传改良的发展历程,已经在 20 世纪发生过两次重大的育种技术变革,即矮化育种和杂交水稻育种,由此使水稻育种水平得到了根本性提升^[9]。20 世纪 50 年代开始的水稻矮化育种以改良水稻农家品种的植株高度为育种目标,旨在解决高产与抗倒伏的矛盾,进而挖掘水稻品种的产量潜力。水稻矮化育种的成功,促使水稻产量潜力由 200 kg/667 m² 上升到 400 kg/667 m²。20 世纪 70 年代获得成功的杂交水稻育种所

① 该文曾在《杂交水稻》[2012,27(2):1~7]刊出

导致的社会效益和经济效益更加明显。通过品种间杂交所培育的杂交水稻组合的产量潜力可以达到 $500 \text{ kg}/667 \text{ m}^2$ 以上,通过粳籼架桥方式所培育的部分亚种间杂交水稻组合的产量潜力可以达到 $700 \text{ kg}/667 \text{ m}^2$ 以上。

我国水稻育种家对水稻超高产育种理论和技术路线进行了卓有成效的探索,其中,最具有代表性的学术观点包括袁隆平提出的“形态改良与提高杂种优势水平相结合,辅之以利用野生稻有利基因”的超高产杂交育种模式;杨守仁提出的北方粳稻“直立大穗”模式;黄耀祥提出的南方籼稻“半矮秆早生快长”模式;周开达提出的“重穗型”水稻模式和程式华提出的“后期功能型”水稻模式^[10-16]。在 20 世纪 80 年代中期,袁隆平根据水稻遗传改良的发展趋势,明确提出了杂交水稻育种的战略设想,其中在涉及水稻杂种优势效应时他概括了优势效应的表现趋势,即品种间杂种优势效应 < 亚种间杂种优势效应 < 物种间杂种优势效应。

从实际应用的效果来看,这些水稻育种的学术观点对于促进我国杂交水稻超高产育种水平的进一步提高曾经或正在发挥重要的指导作用。自从 1996 年“中国超级稻计划”启动以来,我国超级稻育种在短短十多年时间内已经取得了令世人瞩目的科学成就。在我国水稻遗传改良领域内,水稻超高产育种的基础理论已经得到不断完善,具有新株型特征的优异种质资源不断产生,水稻育种成果不断涌现,已经形成了具有重要导向作用的水稻育种理论,即“理想株型建立与杂种优势效应挖掘相结合”。

从国内外水稻遗传改良的研究现状和研究进程来看,仍然存在着值得注意的三大局限性,即思想观念的局限性、研究范围的局限性和技术路线的局限性。

其一,在水稻遗传改良的研究领域内思想观念的局限性明显地阻碍着这一学科在研究水平和学术水平上的进一步提升。在水稻遗传改良内大多数研究者目前致力于在二倍体水稻中挖掘其潜在的利用价值,其思想观念很难跨越出二倍体水稻的局限性。关于稻属植物的生物学知识及其遗传育种学原理主要来源于以二倍体水稻 ($2n = 2x = 24$) 为研究材料所获得的研究结果,而对于多倍体水稻的生物学特征特性前人所积累的研究资料和研究经验比较少,以至于许多研究者都以传统的观点看待和评价多倍体水稻的特征特性。从植物物种的进化与其染色体组的关系来看,染色体组的多倍化是新物种形成的主要途径之一,而人工诱变方法的不断成熟促进了新物种形成的速度。

在多倍体水稻的研究中,思想观念的局限性主要表现在许多研究者面对多倍体水稻中所存在的问题,都以传统的观点来看待和评价其特征特性,以至于对一些超常规的生物学现象感到迷惑不解。利用染色体组多倍化技术使二倍体水稻成为同源多倍体水稻的实质就是通过促使二倍体物种升级而获得了新的多倍体物种。在自然界新物种产生之后还要经过千百万代的自然筛选才能形成相对稳定的种群,而从野生物种到栽培物种所经历的时间也相当长。利用人工方法创造一种具有潜在利用价值的新作物比在某一栽培作物中培育一个新品种要困难得多,其复杂程度难以想象。面对同源多倍体水稻研究中所出现的一些特殊的生物学现象如果仅仅根据在二倍体水稻研究中所积累的经验或知识给予解释而不抓住染色体组多倍化基础上的特殊性,其结果往往使研究结论不可避免地带有一定的片面性。如果研究者的思想观念仍然局限性在二倍体水稻中寻找挖掘其产量潜力的新的突破口,则在近期内水稻遗传改良很难有新的重大的技术性突破,因而试图进一步提升水稻遗传改良的研究水平和学术水平也不是一件很容易的事情。

其二,在水稻遗传改良的研究领域内研究范围的局限性明显地限制着这一学科在挖掘稻属植物杂种优势效应上发生根本性突破。20 世纪 70 年代中期籼型杂交水稻的培育成功揭开了利用水稻杂种优势效应进一步挖掘水稻产量潜力的研究序幕,而 20 世纪 90 年代中期超级杂交水稻育种的启动以及随后的成功已经将水稻遗传改良水平提升到新的高度。随着我国第一期和第二期超级杂交水稻育种的成功,第三期超级杂交水稻的育种目标($900\text{ kg}/667\text{ m}^2$ 以上)已经成为研究者努力探索的主要研究方向。第三期超级杂交水稻育种主要立足于在二倍体水稻中挖掘水稻的增产潜力,其技术路线主要涉及 3 个方面,即个体和群体的理想株型、亚种间杂种优势效应和引进 C4 植物(如玉米等作物)的高光合效率。

值得研究者深思的问题是,第三期超级杂交水稻育种获得成功之后,水稻遗传改良的发展方向在何处?即如何才能使水稻遗传改良的研究水平上升到新的技术平台?根据前人的研究结果,水稻杂种优势效应的表现特点已经得到明确肯定,即在普通栽培稻内籼粳亚种间杂种优势效应最强,其次是籼爪亚种间杂种优势效应,再其次是粳爪亚种间杂种优势效应,依次是籼籼品种间杂种优势效应,粳粳品种间杂种优势效应最小。尽管籼粳亚种间杂种优势效应最强,但在二倍体水平其结实率低的问题一直使水稻育种家感到困惑。在籼粳亚种间杂交水稻育种的研究中,一些研究者试图通过利用“籼粳广亲和性基因”来解决籼粳亚种间杂种第一代结实率低的问题,但育种效果并不是很理想。除此之外,在多倍体水平探索普通栽培稻内籼粳亚种间杂种优势潜力的挖掘则是一条值得进一步关注的技术路线。由此可见,如果水稻遗传改良的研究主题仅仅局限在挖掘二倍体水稻的杂种优势效应,则很难使这一学科在挖掘稻属植物杂种优势效应及其潜在价值上发生根本性变革。

其三,在水稻遗传改良的研究领域内关于染色体组多倍化研究中技术路线的局限性明显地影响着这一学科在更高层次上创造稻属植物新种质的研究进展。在植物物种的系统发育过程中,染色体组的多倍化效应在一定程度上促进了植物物种由低级向高级不断地演化,从而导致植物物种的遗传多样性范围不断拓展。在挖掘多倍体水稻潜在价值的研究中,新的技术思路有待于探讨,新的研究途径值得进一步探索。从植物物种的系统进化来看,染色体组的多倍化和异源基因组的有效结合是物种进化的主要动力,由此会提高其生长势、增强其适应性和加大其增产潜力。目前在生产上利用的水稻是二倍体($2n = 2x = 24$),在现有栽培作物中其基因组最小,系统进化程度很有限。从物种进化的染色体组倍性水平和染色体大小的适应性理论来看,适当增大水稻基因组,提高其染色体组的倍性水平,可以扩大其基因容量和丰富其遗传变异范围,增加优良基因重组的几率,提高其适应性和产量潜力。从水稻遗传改良的现状来看,在稻属植物内还存在着很大的产量潜力有待于进一步挖掘,也存在着一系列技术难题需要破解。

在多倍体水稻的研究中技术思路的局限性主要表现在以同源多倍体水稻为研究材料所获得的研究资料均比较零散,缺乏研究的系统性,尚未通过一条研究主线瞄准一个主题展开研究。到目前为止,还没有一位研究者明确地提出一条切合实际的技术思路,以至于在同源多倍体水稻的研究中表现出明显的随意性。

2 染色体组多倍化技术有助于提高稻属植物遗传改良的水平

从生物学产量、经济产量和经济系数的关系来看,有效地提高水稻单位面积的生物学产量是进一步挖掘水稻产量潜力的基础,这在很大程度上有赖于通过现代遗传改良技术进一步提高水稻单位面积的光能利用率和建立合理的株叶形态结构。根据有关学者的估算^[11],在我国北方稻作区,当水稻的光能利用率为0.86、1.52和3.38时,其单位面积的生物学产量($\text{kg}/667\text{ m}^2$)分别为1 000、1 800和4 000,其相应的单位面积的稻谷产量($\text{kg}/667\text{ m}^2$)分别为500、900和2 000^[11]。从我国第三期超级杂交水稻的育种目标(900 $\text{kg}/667\text{ m}^2$ 以上)和育种实践来看,超级杂交水稻在小面积(667 m^2 左右)上稻谷产量达到900 $\text{kg}/667\text{ m}^2$ 左右的育种目标可以实现,但在大面积(超过6670 m^2 左右)上稻谷产量试图达到900 $\text{kg}/667\text{ m}^2$ 左右的育种目标则实现的难度比较大。然而,同源四倍体籼粳杂种第一代的产量潜力值得注意^[17]。

在试验中,以不同染色体组倍性的籼型水稻品种和粳型品种为亲本材料,对其杂种第一代的产量特性进行了比较研究(表1)。研究结果表明,在单株穗数和每穗颖花数上,4份二倍体籼粳亚种间杂种第一代的变幅分别是12.6~13.2和236.9~311.2,而4份同源四倍体籼粳亚种间杂种第一代的变幅分别是11.6~13.6和277.3~296.2,由此说明不同染色体组倍性的籼粳亚种间杂种第一代在单株穗数和每穗颖花数上并没有表现出很大的差异。然而,在千粒重和结实率上,不同染色体组倍性的籼粳亚种间杂种第一代所表现出的差异特别明显,即4份二倍体籼粳亚种间杂种第一代在千粒重和结实率上的变幅分别是26.8~27.8 g和5.1%~7.2%,而4份同源四倍体籼粳亚种间杂种第一代在千粒重和结实率上的变幅分别是49.9~56.3 g和81.3%~86.1%。由此可见,同源四倍体籼粳亚种间杂种第一代在千粒重和结实率上所表现出的特点是挖掘其产量潜力的性状基础。

在本试验中,同源四倍体籼粳亚种间杂种第一代的产量潜力特别值得重视。观察结果表明,同源四倍体籼粳亚种间杂种第一代的籽粒充实度均达到了正常水平,而二倍体籼粳亚种间杂种第一代的籽粒充实度均比较差。试验结果表明,在生物学产量和稻谷产量上,同源四倍体籼粳亚种间杂种第一代的优势效应均相当明显(表2)。4份二倍体籼粳亚种间杂种第一代和4份同源四倍体籼粳亚种间杂种第一代在生物学产量上均超过对照籼型杂交稻组合Ⅱ优838,表明籼粳亚种间杂种优势效应确实很强。然而,4份二倍体籼粳亚种间杂种第一代在稻谷产量上却比对照更低,其降低的幅度达到-87.21%~-88.41%。尽管如此,4份同源四倍体籼粳亚种间杂种第一代在稻谷产量上所表现出的产量潜力显得更加明显,其优势效应的变幅达到107.48%~142.02%。由此可见,在二倍体水平籼粳杂种第一代所表现出来的优势效应很难按照现有的技术程序得到应用,而在同源四倍体水平籼粳亚种间杂种第一代所表现出来的强大的杂种优势效应值得进一步研究和挖掘。

表 1 同源四倍体粳亚种间杂种第一代的主要农艺性状

试验材料	株高 / cm	生育期	单株 穗数	每穗 颖花数	千粒重 / g	自交结实率 / %
IR ₃₆₍₄₎ (粳) × 紫梗 ₍₄₎ (粳)	133	171	11.6	281.8	56.3	81.3
IR ₃₆₍₄₎ (粳) × 新稻 10 ₍₄₎ (粳)	126	170	13.6	296.2	51.6	85.6
IR ₂₈₍₄₎ (粳) × 紫梗 ₍₄₎ (粳)	131	173	12.8	277.3	55.8	82.9
IR ₂₈₍₄₎ (粳) × 新稻 10 ₍₄₎ (粳)	128	168	12.3	291.4	49.9	86.1
IR ₃₆₍₂₎ (粳) × 紫梗 ₍₂₎ (粳)	141	170	13.1	236.9	27.4	6.8
IR ₃₆₍₂₎ (粳) × 新稻 10 ₍₂₎ (粳)	146	166	12.9	291.4	26.8	5.1
IR ₂₈₍₂₎ (粳) × 紫梗 ₍₂₎ (粳)	139	170	12.6	311.2	27.8	7.2
IR ₂₈₍₂₎ (粳) × 新稻 10 ₍₂₎ (粳)	147	168	13.2	266.1	26.9	5.6
Ⅱ 优 838(CK)	110	148	10.8	188.6	29.1	88.9

注: 试验材料的下标(2) 和(4) 分别代表二倍体和同源四倍体

表 2 同源四倍体粳亚种间杂种第一代的产量潜力

试验材料	生物学产量		稻谷产量	
	生物学实产 / (kg/667 m ²)	优势程度 / %	稻谷实产 / (kg/667 m ²)	优势程度 / %
IR ₃₆₍₄₎ (粳) × 紫梗 ₍₄₎ (粳)	4 180.9	163.46	1856.1	142.02
IR ₃₆₍₄₎ (粳) × 新稻 10 ₍₄₎ (粳)	4 036.2	113.04	1 633.8	113.04
IR ₂₈₍₄₎ (粳) × 紫梗 ₍₄₎ (粳)	4 282.9	169.89	1 755.5	128.91
IR ₂₈₍₄₎ (粳) × 新稻 10 ₍₄₎ (粳)	4 076.1	156.86	1 591.2	107.48
IR ₃₆₍₂₎ (粳) × 紫梗 ₍₂₎ (粳)	3 127.4	97.08	93.6	-87.80
IR ₃₆₍₂₎ (粳) × 新稻 10 ₍₂₎ (粳)	3 211.1	102.35	88.9	-88.41
IR ₂₈₍₂₎ (粳) × 紫梗 ₍₂₎ (粳)	3 311.2	108.66	98.1	-87.21
IR ₂₈₍₂₎ (粳) × 新稻 10 ₍₂₎ (粳)	3 026.9	90.74	96.7	-87.39
Ⅱ 优 838(CK)		1 586.9		766.9

注: 试验材料的下标(2) 和(4) 分别代表二倍体和同源四倍体

关于稻属植物在进化过程中的染色体组多倍化效应,目前还缺乏公开的文献资料。然而,研究者通过对稻属植物的分类系统及其遗传组成进行深入研究之后已经确定了各种稻属植物的物种归属及其染色体组成。稻属植物的 23 个物种中包括 8 个异源四倍体物种,即 3 个物种具有 CCDD 染色体组(高秆野生稻、大护颖野生稻和宽叶野生稻)、3 个物种具有 BBCC 染色体组(非洲野生稻、马蓝普通野生稻和小粒野生稻)、1 个物种具有

HHJJ 染色体组(马来野生稻)和 1 个物种具有 HHKK 染色体组(短粒野生稻)。除此之外,在两个包含 CC 染色体组的物种(药用野生稻和紧穗野生稻)的生态类群中分别都包含有二倍体类型和同源四倍体类型。在稻属内的其余物种均为二倍体物种,其染色体组分别为 AA、AgAg、AlAl 或 AmAm。

3 稻属植物遗传改良的发展趋势

尽管研究者对禾本科多倍体的研究已经历了 100 多年,对其在自然界的分布及其特征特性等方面已经积累了一些研究经验和获得了一些可供后人借鉴的知识,但是,在该研究领域内还有大量的技术性问题有待于进一步研究和探索,也有一些奇特的生物学现象使研究者感到迷惑不解。根据前人对稻属植物进行遗传改良的研究结果,我们提出稻属植物多倍体研究的技术思路,即确定一个主攻方向,明确两个研究目标,寻找三大基因资源,关注四大理论问题和培育五种多倍体新材料。

在稻属植物多倍体研究中的一个主攻方向就是利用人工诱导染色体组多倍化技术和通过有性杂交技术加速某些稻属植物物种的进化进程,促进物种快速升级,进而挖掘其潜在的利用价值和学术价值。在稻属植物多倍体研究中所涉及的两个研究目标就是在染色体组多倍体水平通过利用杂种优势效应进一步挖掘稻属植物的产量潜力和在增产效应显著的前提下固定其杂种优势。在稻属植物多倍体研究中需要寻找的三大基因资源是限制染色体多价配对的基因、促进胚乳自发的基因和诱导不定胚生殖的基因。在稻属植物多倍体研究中需要关注的四大理论问题是,在特定物种内染色体组倍性与其产量潜力的相关性、染色体组多倍化与其遗传特性表达规律的相关性问题、不同染色体组倍性水平与其生殖发育特征的相关性问题和遗传背景与其染色体组稳定性的相关性。在稻属植物多倍体研究中迫切需要培育五种多倍体新材料,即具有无融合生殖特性的材料、具有宿根再生特性的材料、具有光温敏核不育特性的材料、具有胚乳自发特性的材料和具有产量潜力的同源多倍体或异源多倍体杂种第一代组合。

在植物多倍体研究中包括同源多倍体、同源异源多倍体和异源多倍体这三种类型。从研究难度和生产应用难度来看,对同源多倍体的研究比较容易,对异源多倍体的难度比较大,对同源异源多倍体的难度最大。对同源多倍体的研究涉及相同染色体组的增加所导致的生物学效应,利用染色体组加倍技术就可以使二倍体植物成为同源四倍体植物。对同源四倍体研究所遇到的主要问题是结实率、籽粒充实度和生殖发育特征等等,其遗传变异范畴仍然局限在原有基因型所涉及的范围之内。对异源多倍体的研究不但涉及两个或两个以上物种的基因型的效应,还涉及异源染色体组的增加所导致的生物学效应以及异源染色体组在新的遗传体系中的平衡关系,由此导致在遗传上关系更加复杂,在性状重组上更加多样,其研究难度比较大。对同源异源多倍体的研究涉及更多在遗传上、在性状表达上、生殖发育特征上和世代交替上所显现出来的生物学效应,其研究难度还难以想象。

从目前的研究现状和研究趋势来看,在稻属植物多倍体研究中在近期内将会取得突破性进展的研究主题主要包括 7 个方面。其一是关于思想观念的更新。现代遗传学理论和生物学知识体系主要建立在以二倍体生物为试验材料所获得的试验资料的基础之上,

由此在生物界已经形成了一定的传统观念,即用生物学中传统的观念看待生物学内的所有问题,特别是许多研究者仍然用现有的理论知识对多倍体研究中所出现的特异性现象进行解释,由此导致对其感到迷惑不解。其实,在生物体物种进化过程中染色体组多倍化途径是产生新物种的重要途径之一。在自然界通过染色体组多倍化途径形成新物种的效率相当低,而通过人工诱导染色体组加倍方法获得新物种的效率却相当高。利用染色体组多倍化技术和有性杂交技术促使二倍体物种成为同源多倍体或异源多倍体的实质就是通过促使二倍体物种升级而获得了新的多倍体物种。因此,在稻属植物多倍体研究中除了以现代遗传学理论和生物学知识体系为基础之外,迫切需要以新的观念来看待稻属植物多倍体在其生长发育和世代交替过程中所表现的特征特性及其规律,这才有助于在稻属植物多倍体研究中找到新的性状遗传规律、确定新的技术路线和建立新的知识体系。

其二是关于同源四倍体结实性和籽粒充实度问题的解决。前人的研究结果表明,同源四倍体水稻难以利用的重要原因之一是减数分裂异常导致雌雄配子或雌雄配子体的生活力严重下降,进而导致其结实率明显降低和种子的充实度很差。然而,近年来在同源四倍体水稻的研究中发现,利用现代生物技术可以将同源四倍体的结实率提高到85%以上,其种子的充实度也可以达到正常水平。如果利用稻属内亚种间杂种为试验材料进行染色体组多倍化,其同源四倍体杂种的结实率会显著提高,其生物学产量优势相当明显。基于这些研究结果,促使一些研究者在同源四倍体水稻中寻找类似于普通小麦中的“Ph基因”,由此认为同源四倍体的结实率和其种子的充实度问题有望在近期内可以得到解决。

其三是关于同源四倍体品系的生产应用。前人按照经典遗传学原理,一直认为同源四倍体植物由于在雌雄配子或雌雄配子体产生过程中不能进行正常的减数分裂,其雌雄配子或雌雄配子体的生活力很弱或没有正常的受精能力,由此导致其结实率很低。正因为如此,以收获种子为目的的作物,其同源四倍体的结实率问题很难解决,其生产应用的难度相当大。然而,近年来的大量研究结果表明,植物多倍体的生殖发育规律(或遗传规律)与植物二倍体的生殖发育规律(或遗传规律)存在着很大的差异,如果用传统的学术观点来看待植物多倍体的特征特性及其表现趋势则往往会使研究者感到迷惑不解。随着研究者对稻属植物多倍体研究的不断深入,同源四倍体水稻的结实率问题有望在近期内得到解决,其生产上的潜在利用价值也将得到挖掘。从现有的研究结果来看,限制同源四倍体品系在生产应用的主要问题并不是籽粒充实度和结实率问题,而是其综合性状是否优良和产量潜力是否明显超过其二倍体亲本的产量潜力。可以肯定的是,随着研究的不断深入和同源四倍体材料的不断积累,近期将有一大批同源四倍体水稻品系在生产上发挥其应有的作用。

其四是关于在同源四倍体水平“三系法”配套和“两系法”配套的研究趋势。近代禾本科植物遗传改良的一个显著特点是,在主要的禾本科植物中利用品种间杂种优势挖掘其产量潜力的研究已经创造出巨大的社会效益和经济效益。由于生物体之间的遗传距离与其杂种优势效应的大小存在着很大的相关性,利用品种间杂种优势效应提高产量潜力的研究已经处于停滞不前状态。在目前遗传改良水平处于相当高的情况下,一大批研究者开始关注同一物种内亚种间杂种优势的研究和利用问题,特别是在稻属植物的杂种优势利用研究中普通栽培稻内不同亚种间杂种优势的潜在价值及其问题已经促使一大批研

究者进行了深入地探索。研究结果表明,普通栽培稻不同亚种间杂种优势的效应明显地超过品种间杂种优势效应,尤其以亚种间生物学产量优势更为明显。然而,利用原始亚种间杂交所配置的杂种第一代尽管表现出明显的杂种优势效应,但其结实率低的问题一直难以从根本上得到解决。值得庆幸的是,近年来一些研究者发现,在同源四倍体水平通过原始籼亚种与原始粳亚种杂交所获得的杂种第一代不但会表现出强大的亚种间生物学产量优势,而且还会表现出正常的结实率 and 经济学产量优势。由此可见,在同源四倍体水平探索亚种间杂种优势利用问题将会使稻属植物杂种优势的研究迈上一个新的台阶。在这项研究中,无论是采用“三系法”配套的技术路线还是采用“两系法”配套的技术路线,其技术瓶颈就是如何解决在杂交制种中的异交结实率问题。可以肯定的是,一旦在这一技术瓶颈上获得突破性进展,原始亚种间杂种优势的利用将会创造出更加明显的社会效应和经济效益。

其五是关于同源四倍体品系的生殖发育特性的研究。植物体的生殖发育特性除了与物种类型有关之外,还与染色体组的倍性密切相关。当二倍体植物被诱导为同源四倍体植物之后,前者与后者在生殖发育特性上会产生明显的差异。通常的情况是,二倍体植物的有性生殖能力比较强,其遗传可塑性比较小,而同源四倍体植物的有性生殖能力比较弱,其遗传可塑性比较大。按照传统的细胞学观点和遗传育种学观点,同源多倍体水稻在雌雄配子或雌雄配子体的发育过程中同源染色体不能实现两两配对而导致减数分裂异常,由此不能形成具有正常生活力和受精能力的雌配子或雄配子,最终导致结实率低或难以获得实粒种子。然而,在对同源三倍体水稻和同源四倍体水稻的研究中已经发现了值得注意的四种奇特现象,即同源三倍体水稻的结籽现象及其倍性的遗传稳定性、在异倍性水稻间的杂交后代中早世代性状稳定遗传的现象、在隔离条件下的胚自发现象和群体内某些单株的高结实现象。由此可见,在水稻多倍体中所出现的这些超常规现象值得进行深入研究,特别是通过以水稻同源四倍体多胚苗品系为基础有可能发现在多倍体水平的新的生殖现象,进而为在水稻中寻找特异性无融合生殖基因提供一条新途径。

其六是以同源四倍体材料为桥梁完成异源遗传物质转移的研究。在植物的进化过程中各个物种已经形成了物种间的生殖隔离机制,由此导致物种间的遗传物质很难进行交流。在近年的研究中发现,同源四倍体水稻具有很强的遗传可塑性和很弱的遗传保守性,在水稻远缘杂交中同源四倍体水稻是比较好的亲本和桥梁,以其为中介可望将远缘物种中的有益基因引入到二倍体水稻中,进而创造出具有实用价值的水稻新种质。在以同源四倍体水稻为杂交母本,以狼尾草或假稻为花粉供体的属间远缘杂交中,我们在杂交当代就获得了实粒种子并对其胚胎学进行了研究。由此可见,对于二倍体水稻而言,通过染色体组多倍化之后再行远缘杂交或异源遗传物质转移将可以获得比较好的效果。

其七是培育异源多倍体新物种的探索性研究。在普通小麦的自然进化历程(即从二倍体一粒小麦到异源四倍体二粒小麦再到异源六倍体普通小麦的自然演变历程)中,其产量水平不断提高,这一客观事实激励着一大批研究者试图按照这一自然进化模式创造出更多更好的异源多倍体新物种。根据现有的关于生物杂种优势效应的研究结果,品种间杂种优势客观存在,亚种间杂种优势更强,物种间杂种优势比亚种间杂种优势更加明显。基于这一研究结果,袁隆平院士在 20 世纪 80 年代中期就明确提出了杂交水稻的育种战略设想,其中包括从杂种优势的利用水平来看应该从品种间杂种优势利用到亚种间

杂种优势利用,再到物种间杂种优势利用。然而,值得特别指出的是,在物种自然演变历程中通过染色体组倍性变化产生新物种的自然进化模式已经相当成功,而人类在创造新物种的研究中却遇到了相当多的技术难题有待于进一步研究和探索。在培育异源多倍体新物种的探索性研究中研究者目前尚未寻找到客观存在的规律和机制,其研究的盲目性相当大。我们相信,随着研究的不断深入和研究经验的不断积累,通过利用现代生物技术打破物种间的生殖隔离和完成异源染色体组的重组,一大批异源多倍体新材料将会源源不断地涌现出来,这将有助于研究者寻找到客观存在的异源多倍体新物种形成的规律和机制,由此将迎来稻属植物遗传改良的新局面。

参考文献

- [1] 黄群策. 被子植物的无融合生殖 [M]. 福州: 福建科学技术出版社, 2000.
- [2] 黄群策, 秦广雍. 禾本科植物染色体组多倍化研究 [M]. 北京: 原子能出版社, 2008.
- [3] 黄群策, 李新奇. 稻属植物染色体组多倍化的潜在价值 [J]. 杂交水稻, 2008, 23 (6): 1-6.
- [4] 秦瑞珍, 宋文昌. 同源四倍体水稻花药培养在育种中的应用 [J]. 中国农业科学, 1992, 25(1): 6-13.
- [5] 蔡得田, 袁隆平, 卢兴桂. 二十一世纪水稻育种新战略 II 利用远缘杂交和多倍体双重优势进行超级稻育种 [J]. 作物学报, 2001, 27(1): 110-116.
- [6] 黄群策, 孙梅元, 邓启云. 多倍体水稻及其潜在价值 [J]. 杂交水稻, 2001, 16(1): 1-3.
- [7] 黄群策. 稻属植物的潜在价值 [M]. 郑州: 郑州大学出版社, 2011.
- [8] 鲍文奎, 秦瑞珍, 吴德瑜. 高产四倍体水稻无性系 [J]. 中国农业科学, 1985, 28 (6): 64-66.
- [9] 袁隆平. 杂交水稻的育种战略设想 [J]. 杂交水稻, 1987, 3(1): 1-3.
- [10] 袁隆平. 袁隆平论文集 [C]. 北京: 科学出版社, 2010.
- [11] 陈温福, 徐正进. 水稻超高产育种理论与方法 [M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [12] 杨守仁, 张龙步, 王进民. 水稻理想株型育种的理想和方法初论. 中国农业科学, 1984, 17(3): 6-13.
- [13] 程式华, 翟虎渠. 杂交水稻超高产育种策略 [J]. 农业现代化研究, 2000, 21(3): 147-154.
- [14] 程式华, 翟虎渠. 水稻亚种间超高产组合的若干株型因子的比较 [J]. 作物学报, 2000, 26(6): 713-718.
- [15] 程式华, 庄杰云, 曹立勇, 等. 超级杂交稻分子育种研究 [J]. 中国水稻科学, 2004, 18(5): 377-383.
- [16] 程式华, 曹立勇, 陈深广, 等. 后期功能型超级杂交稻的概念及生物学意义 [J]. 中国水稻科学, 2005, 19(3): 280-284.
- [17] 黄群策, 李新奇, 李玉锋. 同源四倍体粳亚种间第一代的产量潜力研究 [J]. 中国稻米, 2011, 17(2): 6-8.