

同源四倍体 水稻研究

ONGYUAN SIBEITI SHUIDAO YANJIU

郭海滨 刘向东 等著



35.3



华南理工大学出版社
SOUTH CHINA UNIVERSITY OF TECHNOLOGY PRESS



同源四倍体 水稻研究

郭海滨 刘向东 等著

其他著者（以姓氏拼音顺序排列）

程杏安 何金华 李亚娟 Shahid Muhammad Qasim
王 兰 吴锦文 张华华 赵 健



华南理工大学出版社
SOUTH CHINA UNIVERSITY OF TECHNOLOGY PRESS

· 广州 ·

图书在版编目 (CIP) 数据

同源四倍体水稻研究 / 郭海滨, 刘向东等著. —广州: 华南理工大学出版社, 2014. 1
ISBN 978-7-5623-4120-8

I. ①同… II. ①郭… ②刘… 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 (2014) 第 006405 号



同源四倍体水稻研究

郭海滨 刘向东 等著

出版人: 韩中伟

出版发行: 华南理工大学出版社

(广州五山华南理工大学 17 号楼, 邮编 510640)

<http://www.scutpress.com.cn> E-mail: scutcl3@scut.edu.cn

营销部电话: 020-87113487 87111048 (传真)

责任编辑: 兰新文

印刷者: 广州市怡升印刷有限公司

开 本: 787mm × 1092mm 1/16 印张: 6.75 彩插: 30 字数: 249 千

版 次: 2014 年 1 月第 1 版 2014 年 1 月第 1 次印刷

印 数: 1 ~ 1 000 册

定 价: 45.00 元

版权所有 盗版必究 印装差错 负责调换

序 言

水稻是世界上主要的粮食作物之一，也是我国最主要的粮食作物之一，同时还是重要的模式植物。水稻增产与稳定关系到我国的粮食安全，所以如何有效地提高水稻产量和抗性一直以来为水稻育种工作者所关注。目前实现水稻增产的育种手段主要是利用二倍体水平水稻杂种 F_1 优势。应该说，二倍体水稻杂种优势利用已使水稻产量得到明显提高，并为提高人民生活水平做出了重大的贡献。然而，随着全球气候变暖，环境恶化，病虫害危害加剧，二倍体水平的水稻育种也面临挑战：一是出现产量徘徊，难以进一步大幅度提高；二是抗性也难以再显著提高，所以迫切需要新的育种手段。同源四倍体水稻育种被认为是一种行之有效的途径，近年来引起水稻育种家的高度关注。

同源四倍体水稻是二倍体水稻经过染色体加倍形成的新种质。利用籼型同源四倍体水稻与粳型同源四倍体水稻杂交组配的亚种间杂种 F_1 具有强大的生物学优势，蕴含着巨大的增产潜力，有望成为未来水稻育种的新途径。由于同源四倍体水稻亚种间杂种 F_1 普遍存在育性偏低、产量优势难以发挥、在农业生产上难以直接应用，所以，如何创造育性正常且能克服杂种 F_1 不育性的新材料是利用其优势的关键。为了攻克此难题，华南农业大学农学院植物种质创新与细胞生物学实验室（以下简称为“本室”）经过 10 多年的努力，一是成功地通过染色体加倍获得一大批的同源四倍体水稻种质，二是通过杂交选育，培育出一些结实率正常并能克服同源四倍体水稻亚种间杂种 F_1 不育性的新材料，其中有 2 份材料于 2012 年申请国家植物新品种权保护，即华多 1 号（公告号：CNA008989E）和华多 2 号（公告号：CNA008990E）。为了总结本室近年来开展同源四倍体水稻部分研究进展，本书以本室研究生郭海滨、吴锦文、何金华、Shahid Muhammad Qasim、张华华、程杏安、赵健和王兰等部分研究结果为基础，加上一些最新研究结果编写成《同源四倍体水稻研究》一书（刘向东是本书的责任作者），本书可供有关技术人员和研究生参考。

本书中的研究工作得到本室人员的大力支持，其出版得到国家自然科学基金（31270352）、“亚热带农业生物资源保护与利用”国家重点实验室创新团队基金、广东省重点专业（农学专业）和高校专业综合改革（农学专业）等项目的资助。在此一并致谢。

郭海滨 刘向东
2013 年 10 月

目 录

第 1 章 绪论	(1)
第 2 章 同源四倍体水稻的诱导及主要特性	(5)
2.1 同源四倍体水稻的诱导	(5)
2.2 水稻染色体加倍后主要农艺性状的变化	(7)
2.3 同源四倍体水稻品系内一致性分析	(16)
2.4 同源四倍体水稻不同季节间稳定性分析	(18)
2.5 同源四倍体水稻染色体数目变异	(23)
第 3 章 同源四倍体水稻表型多样性	(26)
3.1 同源四倍体水稻主要农艺性状表型多样性分析	(26)
3.2 同源四倍体水稻主要农艺性状的相关分析	(29)
3.3 同源四倍体水稻主要农艺性状的主成分分析	(32)
3.4 同源四倍体水稻主要农艺性状的聚类分析	(34)
3.5 基于 SSR 标记分析二倍体和同源四倍体水稻的遗传变异	(38)
3.6 同源四倍体水稻表型多样性评述	(44)
第 4 章 同源四倍体水稻遗传多样性及指纹图谱构建	(46)
4.1 同源四倍体水稻的 SSR 标记多态性检测	(46)
4.2 同源四倍体水稻的遗传多样性分析	(48)
4.3 同源四倍体水稻品系核心引物的选择及 SSR 标记指纹图谱的构建	(51)
4.4 同源四倍体水稻遗传多样性及指纹图谱构建评述	(55)
第 5 章 同源四倍体水稻生殖特性	(58)
5.1 同源四倍体水稻花粉育性及花粉发育过程	(58)
5.2 同源四倍体水稻胚囊育性及胚囊发育过程	(62)
5.3 同源四倍体水稻双受精、胚胎发育及胚乳发育	(66)
第 6 章 同源四倍体水稻细胞遗传学	(74)
6.1 同源四倍体水稻花粉母细胞减数分裂终变期和中期 I 的染色体构型	(74)
6.2 同源四倍体水稻花粉母细胞减数分裂过程的异常染色体行为	(82)
6.3 同源四倍体水稻花粉母细胞减数分裂期间微管骨架组织变化	(84)
6.4 同源四倍体水稻花粉母细胞减数分裂过程的显微结构	(86)

6.5	同源四倍体水稻花粉母细胞减数分裂过程的超微结构	(87)
第7章	高育性同源四倍体水稻新种质的主要特性	(90)
7.1	华多1号和华多2号选育过程	(90)
7.2	华多1号和华多2号的主要特性	(90)
7.3	高育性同源四倍体水稻新品系1162的主要特性	(92)
7.4	高育性同源四倍体水稻新品系1162和1134的细胞遗传学	(94)
7.5	高育性新品系1162及其杂种一代花粉和胚囊育性	(99)
7.6	高育性同源四倍体水稻新品系杂种优势分析	(101)
附录	彩图	(103)

第1章 绪 论

多倍性在植物界中广泛存在^[1]，是植物进化的方向。据不完全统计，植物界中被子植物有30%~80%是多倍体，大约70%显花植物在进化过程中进行多倍化^[2]。小麦等许多重要农作物也都是多倍体^[3]。由于多倍体植物具有比二倍体多出一倍或以上的基因和复等位基因的变异，所以拥有更高的代谢能力和物质合成能力，从而促进植物器官增大（有利于产量增加）、抗性提高和营养品质增加等^[4-5]。由多倍体组配的杂种 F_1 由于复等位和非等位基因互作的几率增加，遗传多态性增加^[6-7]，杂种 F_1 具有更强大的生物学优势，以及更大的增产潜力和更广的适应性，可望成为未来植物育种的重要途径^[8-11]。所以，创建和培育多倍体杂种 F_1 ，以及开展相关的基础理论研究具有重要的理论和实践意义^[12]。

水稻是世界上最主要的粮食作物之一，世界上约有一半人口以稻米作为主食。我国是一个以稻米作为主食的国家，作为提高水稻产量的最主要途径之一——水稻育种一直以来受到我国有关部门的高度重视。20世纪后半叶，我国水稻育种取得举世瞩目的成就，特别是水稻矮化育种和杂种优势利用的成功曾使我国水稻产量得以大幅度提高，为改善我国人民生活和社会稳定做出巨大的贡献。但随着我国人口的不断增加、可耕水稻田面积的逐年减少，再加上环境和灌溉水源的污染日益加重，对水稻安全生产构成巨大的威胁。这些不可逆转因素给水稻育种家提出了新的挑战。如何培育产量高、米质符合多数人要求、在抗性和耐性上要比现有水稻品种明显提高的新型品种就成为摆在现代水稻育种家面前一个急需考虑的问题。针对这个问题，我国水稻育种家做了多方面的探索，其中的策略之一就是利用水稻亚种间四倍体杂种优势，一方面希望用来克服二倍体典型籼粳杂交存在高度不育的问题，另一方面是利用四倍体水稻基因组的加倍，以提高“异基因”的杂合性，增加优良基因组合和互作的概率，从而增加对不良环境影响的适应性，最终达到稳定提高产量和改善米质的目的^[10, 13-14]。

我国水稻多倍体育种早在20世纪50年代就开始，首先是由中国农科院鲍文奎院士开创的。在20世纪50—60年代，鲍文奎等利用秋水仙碱等药剂诱导了几份典型的籼型和粳型同源水稻四倍体，并配制籼粳四倍体杂种。他们对同源四倍体水稻纯合体、杂种以及杂种后代的农艺性状（特别是结实率）和花粉母细胞减数分裂期间的染色体行为（主要是四价体数目）进行了研究，获得一些重要结果，发现籼粳四倍体杂种一代的结实率比相应的二倍体杂种明显提高，在杂种后代的分离群体中，通过选择可以选到结实率在80%以上的单株，而且还能得以初步稳定。为此，鲍先生认为通过大量诱导同源四倍体水稻，配制籼粳杂种，通过杂交育种可以选到结实率正常并有望在生产上推广的水稻四倍体品种，为水稻多倍体育种指明了方向^[15-16]。鲍文奎等的研究后因“文革”而暂停，直至20世纪80年代才重新大量开展，他们通过杂交育种结合花药培养建立无

性系,选育出一些优良品系,并在生产上进行初步试验,为水稻多倍体育种带来新的希望^[17-22]。20世纪80年代后期,除了鲍先生的实验室大量开展水稻多倍体研究外,国内陆续有一些单位也开展有关的研究,这些单位包括中国科学院成都生物所^[23]、四川农业大学^[24]、中国科学院华南植物园^[25]、华中农业大学和湖北大学^[26-29]、湘潭师范学院和郑州大学^[30-32]、华南农业大学^[33-36]、上海农科院、广东农科院、中国水稻所和湖南农业大学等。研究主要包括:一是诱导方法的改进,建立了高效诱导同源四倍体水稻的方法。二是对同源四倍体水稻的农艺性状和生殖特性开展研究。研究表明,二倍体加倍后的稳定同源四倍体水稻表现单株穗数减少、每穗粒数减少、结实率下降、千粒重增加、谷粒有芒、抽穗期延迟、株高变矮、茎秆增粗、抗倒性增强和多数出现包颈等现象^[37]。三是开展同源四倍体水稻亚种间杂种优势利用的研究^[25-29,33-36,38]。研究表明,同源四倍体水稻亚种间杂种具有强大的生物学优势,但育性偏低,并成为利用其杂种优势最大障碍之一,所以曾一度使研究停滞不前。直至20世纪90年代后期,才取得突破性的进展。这些进展主要是黎垣庆等^[25]和蔡得田等^[10]先后报道选出结实率接近正常,而且理论产量明显比二倍体水稻增加的同源四倍体水稻亚种间杂交组合。另外,涂升斌等^[23]于2003年底也报道创建了近1000份同源四倍体水稻材料,并选育出一批同源四倍体的不育系、保持系和恢复系等,组配了100多个同源四倍体水稻杂交组合,选育出理论产量达812kg的同源四倍体水稻杂交组合。这些研究都显示了利用同源四倍体水稻亚种间杂种优势的巨大潜力。

本室从1999年开始大量诱导同源四倍体水稻,经过10多年的努力,诱导出一批不同类型的同源四倍体水稻,包括典型的籼稻、典型的粳稻(含热带粳稻和东北粳稻等),携带有育性“中性基因”、光温敏核不育基因,携带有不同座位“籼粳杂种 F_1 花粉不育”的同源四倍体水稻近等基因系等。期间也开展大量的研究,包括同源四倍体水稻的主要特性、遗传稳定性、群体遗传结构、生殖特性和细胞遗传学等。为了详细介绍有关的研究进展,本书拟从以下几方面介绍:同源四倍体水稻的诱导及主要特性(第2章);同源四倍体水稻表型多样性(第3章);同源四倍体水稻遗传多样性及指纹图谱构建(第4章);同源四倍体水稻的生殖特性(第5章);同源四倍体水稻细胞遗传学(第6章);高育性同源四倍体水稻新种质的主要特性(第7章)。

参考文献

- [1] Comai L. The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature Reviews Genetics*, 2005, 6 (11): 836-846.
- [2] Soltis D E, Bell C D, Kim S, et al. The Origin and Early Evolution of Angiosperms. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2008, 1133: 3-25.
- [3] Masterson J. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science*, 1994, 264: 421-424.
- [4] Osborn T C, Pires J C, Birchler J A, et al. Understanding mechanisms of novel gene expression in polyploids. *Trends in Genetics*, 2003, 19 (3): 141-147.
- [5] Yu Z, Haage K, Streit V E, et al. A large number of tetraploid *Arabidopsis thaliana* lines, generated by a rapid strategy, reveal high stability of neo-tetraploids during consecutive generations. *Theo-*

- retical and Applied Genetics, 2009, 118 (6): 1107 - 1119.
- [6] Yu H X, Wang M, Tang D, et al. OsSPO11 - 1 is essential for both homologous chromosome pairing and crossover formation in rice. *Chromosoma*, 2010, 119 (6): 625 - 636.
- [7] Pecinka A, Fang W, Rehmsmeier M, et al. Polyploidization increases meiotic recombination frequency in *Arabidopsis*. *BMC Biology*, 2011, 9 (24): 1 - 7.
- [8] Otto S P, Whitton J. Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics*, 2000, 34: 401 - 437.
- [9] Bwennett M D. Perspectives on polyploidy in plants - ancient and neo. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2004, 82 (4): 411 - 423.
- [10] 蔡得田, 袁隆平, 卢兴桂. 21 世纪水稻育种新战略: 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.
- [11] Shahid M Q, Liu G F, Li J Q, et al. Heterosis and gene action study of agronomic traits in diploid and autotetraploid rice. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B - Soil and Plant Science*, 2011, 61 (1): 23 - 32.
- [12] Shahid M Q, Xu H B, Lin S Q, et al. Genetic analysis and hybrid vigor study of grain yield and other quantitative traits in autotetraploid rice. *Pak. J. Bot.*, 2012, 44 (1): 237 - 246.
- [13] 傅亚萍, 颜红岚, 李玲方, 等. 不同染色体倍性水稻植株光合特性的研究. *中国水稻科学*, 1999, 13 (3): 157 - 160.
- [14] 马永峰, 陈建国, 刘幼琪, 等. 水稻光温敏不育系培矮 64s 二倍体与四倍体颖花性状和剑叶性状的比较. *湖北大学学报*, 2002, 24 (4): 359 - 363.
- [15] 鲍文奎, 严育瑞. 几种禾谷类作物的同源多倍体和双二倍体的研究初报. *作物学报*, 1956, 5 (3): 297 - 316.
- [16] 严育瑞, 鲍文奎. 禾谷类作物的多倍体育种方法的研究. *农业学报*, 1960, 11 (1): 1 - 19.
- [17] 陈志勇, 吴德瑜, 宋文昌, 等. 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.
- [18] 鲍文奎, 秦瑞珍, 吴德瑜. 高产四倍体水稻无性系. *中国农业科学*, 1985, 6: 64 - 66.
- [19] 秦瑞珍, 宋文昌, 郭秀平. 同源四倍体水稻花药培养在育种中的应用. *中国农业科学*, 1992, 25 (1): 6 - 13.
- [20] 秦瑞珍, 童庆娟, 徐铮, 等. 长时期保持高频率再生能力的同源四倍体水稻花粉无性系的建立. *植物学报*, 1989, 31 (11): 830 - 834.
- [21] 秦瑞珍, 吴德瑜, 陈志勇, 等. 四倍体水稻杂种选株无性系的研究. *作物学报*, 1986, 12 (1): 63 - 65.
- [22] 刘宗贤, 秦瑞珍. 四倍体水稻花药培养筛选初级三体的细胞学依据. *中国农业科学*, 1995, 28 (6): 1 - 8.
- [23] 涂升斌, 孔繁伦, 徐琼芳, 等. 水稻同源四倍体杂种优势利用技术新体系的研究. *中国科学院院刊*, 2003 (6): 426 - 428.
- [24] 四川农大. 水稻亚种间倍性杂种优势利用研究. 1999 年工作总结 (内部材料, 2000 年 863 汇报材料).
- [25] 黎垣庆, 许秋生. 四倍体亚种间杂种优势的研究 (内部材料, 2000 年 863 汇报材料).
- [26] 蔡得田. 粳多倍体杂种优势利用 (内部材料, 2000 年 863 汇报材料).
- [27] 刘幼琪, 刘信民, 陈建国, 等. 水稻粳杂种多倍体的研究. *北京大学学报*, 2002, 24 (1): 72 - 76.

- [28] 刘信民, 刘幼琪, 陈冬玲, 等. 水稻籼粳杂种四倍体的人工诱导. 湖北大学学报, 2001, 23 (2): 178 - 181.
- [29] 陈建国, 蔡得田, 陈冬玲, 等. 籼粳杂种多倍体结实情况的初步研究. 湖北大学学报, 2002, 24 (1): 78 - 80.
- [30] 黄群策, 孙敬三. 植物多倍体在作物育种中的展望. 科技导报, 1997, 17 (1): 53 - 55.
- [31] 黄群策, 梁秋霞, 李玉峰, 等. 低能氮离子注入同源四倍体水稻的生物学效应. 激光生物学报, 2003, 12 (5): 355 - 359.
- [32] 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 - 17.
- [33] 张华华, 冯九焕, 卢永根, 等. 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 (5): 380 - 384.
- [34] 王兰, 刘向东, 卢永根, 等. 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, 2004a (4): 3 - 11.
- [35] 王兰, 刘向东, 卢永根, 等. 同源四倍体水稻胚乳发育: 糊粉层细胞壁纤维素物质发育、胚乳淀粉积累及胼胝质“套”的形成. 中国水稻科学, 2004b (6): 33 - 40.
- [36] 刘向东. 水稻分子育种技术的研究和应用——同源四倍体水稻研究进展, 广东省自然科学基金团队项目工作报告, 2003.
- [37] 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 (2): 37 - 144.
- [38] 秦瑞珍. 多倍体籼粳亚种间杂种优势利用研究 (内部材料, 2000 年 863 汇报材料).

第2章 同源四倍体水稻的诱导及主要特性

2.1 同源四倍体水稻的诱导

自然界存在可利用的多倍体植物数目有限,因而人工诱导创造多倍体显得更为重要。自从1937年发现秋水仙碱诱导植物多倍体的作用后,已经在植物150多个属中诱导出许多同源多倍体材料^[1-6]。随着对多倍体的产生途径、特性和鉴定方法等方面更为深入的研究,多倍体诱导育种显示了日益广阔的应用和发展前景^[7]。

人工诱导多倍体有物理方法和化学处理方法。物理方法有:温度激变、机械创伤、电离辐射、非电离辐射、离心力、热冲击、 γ 射线和X射线等^[8]。在化学处理法中,利用秋水仙碱溶液处理种子或种芽是比较经典的诱导方法。纺锤体的产生对于细胞正常分裂是必需的。秋水仙碱抑制纺锤体的形成,阻断细胞正常分裂,造成染色体复制后不分离,使染色体数目加倍。不同的秋水仙碱浓度、不同的处理时间及温度和不同的处理方法,甚至不同处理材料的诱导效果均有差异^[9-11]。利用秋水仙碱处理获得同源四倍体水稻的具体方法主要有两种:一种是利用秋水仙碱处理种芽或种子,再从植株上获得同源四倍体水稻种子;另一种是利用秋水仙碱处理愈伤组织,分化再生后获得同源四倍体水稻植株^[9-10,12-14]。

本室于1997年开始利用秋水仙碱处理种芽加倍获得同源四倍体水稻研究。以籼稻广陆矮4号等品种作为材料建立加倍的方法,试验步骤是:种子经过浸种3d、催芽4d、暗培养4d(以促进胚芽鞘的伸长),30~35℃下分别用0.04%、0.06%和0.08%的秋水仙碱溶液浸泡处理24h、48h、72h和96h(期间更换秋水仙碱2~3次),结果表明0.08%秋水仙碱和96h的处理时间会使处理的种子腐烂死亡或者使处理过的种子生活力变弱,在种植后难以恢复生长。0.04%的秋水仙碱30~35℃下处理72h是比较合适的诱导方案。在所处理的38份不同类型的材料中,有3份材料获得疑加倍的少量种子,主要表现为谷粒变大、有短芒(其中之一为广陆矮4号材料)。这些疑加倍的种子进一步种植后,大部分植株恢复成二倍体,只有少数植株仍保持多倍性。在广陆矮4号群体中,只发现3株有加倍性状(表现为粒大、有短芒和结实率低等),这3株收种种植后,后代全部为同源四倍体水稻,以后世代表现稳定,没有发现恢复成二倍体的现象。经根尖有丝分裂制片鉴定,其后代染色体数目为 $2n=4x=48$,证实为同源四倍体水稻。进一步研究发现,不同基因型材料加倍效果差异很大,多数粳稻通过秋水仙碱处理,当代容易得到疑加倍的种子,但再种植一代,全部或绝大多数的材料恢复为二倍体,如台中65等;多数籼稻通过秋水仙碱处理,当代得到疑加倍的种子频率都比较低,再种植一代,多数的材料能得到少数的同源四倍体材料,频率在1%以下。这些材料经过再种植

一代，就基本稳定了。值得指出的是，有些籼稻材料很难加倍，难以得到加倍的种子。

目前建立的理想诱导方案为：种子经过浸种 3d、催芽 3d、暗培养 4d（以促进胚芽鞘的伸长）和室温（28 ~ 33℃）下用 0.04% 的秋水仙碱溶液浸泡处理 72h（期间更换秋水仙碱 2 ~ 3 次），处理后，用清水洗 2 ~ 3 次，恢复 1 ~ 2d 后播种。本室利用该方法已加倍成功 50 多份同源四倍体水稻（表 2-1）。

表 2-1 本室加倍成功的同源四倍体水稻（含部分外引材料）

序号	编号	品种	序号	编号	品种
1	T41	矮脚南特 -4x	33	T433	E4 -4x
2	T42	广陆矮 -4 号 -4x	34	T434	E5 -4x
3	T43	L202 -4x*	35	T435	E24 -4x
4	T44	96025**	36	T437	E45 -4x
5	T45	Jackson -4x*	37	T438	E245 -4x
6	T46	PEDR -2B -4x*	38	T440	Lemont -4x
7	T47	辽粳 944 -4x	39	T441	丝苗血缘 -4x
8	T48	盐粳 48 -4x	40	T442****	4001 -4x
9	T49	Bengal -4x	41	T443	CypressPB -6 -4x
10	T410	饶平扫帚 -4x	42	T444	Gulfmont -4x
11	T411	粳粳 89 -4x	43	T445	陆香 -97 -4x
12	T412	大胆白 86 -4x	44	T446	APIV -4x
13	T413	J455 -4x	45	T447	IR36 -4x
14	T414	粤晶丝苗 2 号 -4x	46	T448	8821 -4x
15	T415	南海早银占 -4x	47	T449	M18 -4x
16	T416	愉黑 1 号 -4x	48	T450	02428 -4x
17	T417	细川 -4x	49	T451	大文糯 -4x
18	T418	四会花罗占 -4x	50	T452	华粳粳 74 -4x
19	T419	粤香占 -4x	51	T453	P II -6 -4x
20	T420	大叶白 -4x	52	T455	鼠牙 -4x
21	T421	桂农占 -4x	53	T456	M12 -4x
22	T422	J422 -4x	54	T457	N9s -4x
23	T423	沈农 265 -4x	55	T461	乌血糯 -4x***
24	T424	沈农 15 -4x	56	T462	秋光 -4x***
25	T425	P3984 -4x	57	T463	南京 -4x***
26	T426	增野丝苗 -4x	58	T465	南特号 -4x***
27	T427	勾镰早 -4x	59	T467	培矮 64 -4x***
28	T428	零轮 -4x	60	T469	华银占 -4x
29	T429	博 B -4x	61	T471	KJ 长粒稻
30	T430	P6 粳型 -4x	62	T473	华恢 305
31	T431	台中 65 -4x			
32	T432	E2 -4x			

注：* 由中国科学院华南植物园黎垣庆研究员提供；** 由中国农业科学院张玉华研究员提供；*** 由中国农业科学院秦瑞珍研究员提供；**** 包含 4 个品系。

2.2 水稻染色体加倍后主要农艺性状的变化

同源四倍体水稻具有明显不同于二倍体原种的形态特征（彩图 2-1 ~ 彩图 2-10）。广陆矮 4 号-4x 与二倍体原种广陆矮 4 号比较，前者茎秆粗壮、包颈、叶片较宽、叶色深绿，且生育期比较长、种子粒大有芒、结实率较低。经过对广陆矮 4 号-4x 后代的考察发现，早代的结实率有升高的趋势，如 1999 年早晚季和 2000 年早季，其结实率约有 10% 的升高，经邓肯氏新复极差法分析，在 $\alpha=0.05$ 水平上差异显著（表 2-2）。特别值得提出的是，在广陆矮 4 号-4x 的后代考察中，发现其植株包颈现象严重并且包颈部分基本为空粒，推测是由于包颈阻碍了开花过程的发生，从而导致结实的异常。根据考种的结果，广陆矮 4 号-4x，如果计入包颈部分，则结实率由 69% 下降到 58%，也就是下降了 11% 左右。而单独计算包颈部分的结实率只有 10% ~ 20%。经邓肯氏新复极差法分析，在 $\alpha=0.05$ 水平上差异显著，说明包颈现象对结实率的影响显著。

表 2-2 同源四倍体水稻广陆矮 4 号-4x 在不同年份季节条件下结实率的表现

株系	2000 年早季			2000 年晚季			2001 年早季		
	平均穗长/cm	平均结实率/%	千粒重/g	平均穗长/cm	平均结实率/%	千粒重/g	平均穗长/cm	平均结实率/%	千粒重/g
1	—	39.10	26.91	26.24	46.36	37.22	26.42	52.71	32.24
2	—	37.11	—	24.50	49.64	37.02	27.31	51.97	32.33
3	—	54.50	31.23	25.63	49.10	35.85	22.83	53.02	34.75
4	—	35.60	26.46	24.06	57.98	36.64	26.57	52.30	33.44
5	—	15.60	18.43	25.36	60.30	35.85	27.77	61.65	32.82
6	—	46.00	29.53	26.46	50.35	34.74	26.46	50.35	34.74
7	—	34.50	30.15	25.45	53.69	35.46	25.87	58.65	33.02
8	—	32.40	29.24	24.06	54.35	36.26	26.28	56.75	33.12
9	—	36.90	28.36	23.20	52.82	37.81	25.87	70.17	32.74
10	—	26.70	28.71	25.03	52.80	34.85	25.66	53.26	34.22
11	—	41.80	30.74	27.20	35.12	36.23	26.90	61.54	35.24
12	—	27.80	27.03	24.05	49.54	35.84	25.38	53.66	31.19
13	—	24.20	29.91	23.74	56.08	36.83	26.77	67.66	34.50
广陆矮 4 号	—	59.32	20.26	22.14	78.99	25.01	22.12	86.52	22.12

注：1 ~ 13 表示广陆矮 4 号-4x 的 13 个株系，每个株系统计 5 株植株个体。“—”数据缺失。广陆矮 4 号三季考种中均随机选择 5 株考察。广陆矮 4 号的结实率逐年也有提高，但不排除误差因素。

2007 年和 2008 年 4 个不同季节间对 10 个同源四倍体水稻（其中 6 个粳稻和 4 个籼稻）及其相应的二倍体原种在不同条件下的主要农艺性状和产量性状表现进行研究，发现 4 个季节中不同的温度、日照和降水显著影响材料的各种特性（表 2-3、表 2-4）。同源四倍体和相应的二倍体水稻晚季的产量和结实率都比早季的高。早季连续超过 4d 高于 35℃ 的高温可能是导致早季低产的原因。长日照和适合的温度所形成的高库流是晚季高产的主要原因。籽粒长度、宽度和千粒重不受季节的影响。同源四倍体水稻的籽粒长度、宽度和千粒重明显比相应的二倍体水稻大。二倍体水稻的干物质与产量呈明显的正相关，而在同源四倍体水稻中收获指数与产量呈正相关。晚季条件下，同源四倍体和相应的二倍体水稻的生育期和株高显著比早季短。在亚热带条件下，籼稻的产量比粳稻高，但前者的结实率却比后者低。虽然同源四倍体水稻的剑叶长度和宽度以及穗长较长，但产量还是较低。广陆矮 4 号-4x、L202-4x、Jakson-4x 和 IR36-4x 4 份同源四倍体水稻的产量和结实率比其他同源四倍体水稻高。

表 2-3 季节对二倍性水稻主要农艺性状的影响

年份季别	抽穗期 /d	株高 /cm	穗长 /cm	剑叶长 /cm	剑叶宽 /cm	鲜重 /(t·ha ⁻¹)	干物质重 /(t·ha ⁻¹)	穗数	每穗粒数
2007 年早季	98.3 A**	103.96 A*	22.6 B**	26.4 B*	1.84	25.2 B	10.4B**	7.1B**	132.3**
2007 年晚季	76.4 C**	91.81 B*	23.0 AB**	29.8 A	1.82	30.4 A**	13.9 A**	8.9 A**	140.1**
2008 年早季	95.6 B**	105.53 A*	22.0 C*	25.3 B*	1.87*	25.9 B	10.0B**	7.2 B**	132.9**
2008 年晚季	75.2 C**	94.15 B*	23.4 A**	30.8 A	1.85	31.3 A**	13.8 A**	8.9A**	136.4**
LSD (0.05)	2.103	2.747	0.6003	2.434		3.529	1.519	0.6655	
年份季别	单株实 粒数	单株总 粒数	千粒重 /g	产量 /(t·ha ⁻¹)	芒长 /cm	谷粒长 /cm	谷粒宽 /cm	结实率 /%	收获指数 /%
2007 年早季	714.6B**	907.8 B**	24.34**	4.9 B**	0.04**	8.10**	3.00**	78.9 AB**	48.7**
2007 年晚季	984.1A**	1196.7 A**	24.61**	7.1 A**	0.16**	8.19**	3.02**	82.0 A**	50.7**
2008 年早季	712.9B**	959.6 B**	24.07**	4.9 B**	0.10**	8.05**	3.01**	77.6 B**	49.4**
2008 年晚季	966.8 A**	1185.3 A**	24.59**	6.9 A**	0.21**	8.16**	3.01**	81.4 A**	50.3**
LSD (0.05)	109/4	128.3		0.8390				3.279	

注：每列中相同字母代表在 0.05 水平上差异不显著。

*, ** 分别代表在 0.05 和 0.01 水平上差异显著和极显著，表明二倍体水稻的性状明显不同于同源四倍体水稻。

LSD (last significant difference) 最小显著差数。

谷粒长 = 10 粒谷粒总长度；谷粒宽 = 10 粒谷粒总宽度。

表 2-4 季节对同源四倍性水稻主要农艺性状的影响

年份季别	抽穗期 /d	株高 /cm	穗长 /cm	剑叶长 /cm	剑叶宽 /cm	鲜重 / (t · ha ⁻¹)	干物质重 / (t · ha ⁻¹)	穗数	每穗 粒数
2007 年早季	106.6 A	98.5 A	26.1 A	30.5 B	1.91	26.2	8.2	4.9 B	84.9
2007 年晚季	81.1 C	82.3 B	25.8 A	32.8 AB	1.86	24.3	9.4	5.7 A	91.9
2008 年早季	102.7 B	96.7 A	23.5 B	30.7 B	2.00	27.6	8.3	5.5 A	85.5
2008 年晚季	81.3 C	85.7 B	25.8 A	33.3 A	1.85	24.9	9.6	5.9 A	89.6
LSD (0.05)	2.491	4.222	1.417	2.442				0.5271	
年份季别	抽穗期 /d	株高 /cm	穗长 /cm	剑叶长 /cm	剑叶宽 /cm	鲜重 / (t · ha ⁻¹)	干物质重 / (t · ha ⁻¹)	穗数	每穗 粒数
2007 年早季	121.3 B	398.5 B	34.67	1.21 B	1.47	9.81	3.56	29.3	15.5
2007 年晚季	196.5 A	492.4 A	34.23	1.97 A	1.49	9.82	3.54	36.4	21.1
2008 年早季	129.5 B	462.9 A	34.19	1.28 B	1.47	9.78	3.57	28.7	15.8
2008 年晚季	208.4 A	510.1 A	34.16	2.12 A	1.12	9.84	3.54	38.1	21.9
LSD (0.05)	52.36	49.75		0.5604					

注：LSD (last significant difference) 最小显著差数。

对 2010 年早晚季 34 份同源四倍体水稻及 32 份二倍体原种的穗数、株高、剑叶长、剑叶宽、穗长、粒长、粒宽、实粒数、空粒数和结实率等 10 个农艺性状进行调查 (表 2-5 和表 2-6)，发现同源四倍体水稻穗长、剑叶长、剑叶宽、粒长和粒宽等性状的平均值都比二倍体水稻高，但穗数、株高、实粒数和结实率则低。

表 2-5 2010 年晚季二倍体水稻 10 个农艺性状的平均值

材料名称	有效穗数 (平均值 $\pm$ 标准误)	株高/cm (平均值 $\pm$ 标准误)	剑叶长/cm (平均值 $\pm$ 标准误)	剑叶宽/cm (平均值 $\pm$ 标准误)	穗长/cm (平均值 $\pm$ 标准误)
矮脚南特	7.20 $\pm$ 0.80	87.40 $\pm$ 2.18	31.84 $\pm$ 3.28	1.62 $\pm$ 0.17	20.45 $\pm$ 0.57
广陆矮 4 号	6.20 $\pm$ 0.49	90.60 $\pm$ 0.60	29.48 $\pm$ 1.29	1.20 $\pm$ 0.12	21.07 $\pm$ 0.35
L202	6.20 $\pm$ 1.02	116.40 $\pm$ 4.84	29.76 $\pm$ 2.47	1.48 $\pm$ 0.04	23.36 $\pm$ 0.31
Jackson	3.80 $\pm$ 0.66	103.60 $\pm$ 0.60	27.76 $\pm$ 1.66	1.72 $\pm$ 0.09	24.59 $\pm$ 0.38
PDER-2B	5.00 $\pm$ 0.55	105.40 $\pm$ 2.09	31.28 $\pm$ 1.06	1.60 $\pm$ 0.03	21.00 $\pm$ 0.44
辽粳 944	6.00 $\pm$ 0.71	70.60 $\pm$ 2.69	16.64 $\pm$ 4.37	1.40 $\pm$ 0.20	13.90 $\pm$ 1.78
Bengal	10.20 $\pm$ 1.56	86.40 $\pm$ 1.72	23.28 $\pm$ 1.22	1.12 $\pm$ 0.06	21.21 $\pm$ 0.90
饶平扫帚	6.60 $\pm$ 1.63	159.60 $\pm$ 5.95	36.30 $\pm$ 2.08	1.14 $\pm$ 0.04	21.72 $\pm$ 0.49
粳粳 89	4.00 $\pm$ 0.32	110.20 $\pm$ 0.73	27.14 $\pm$ 1.34	1.95 $\pm$ 0.06	—
大胆白 86	4.00 $\pm$ 0.45	146.80 $\pm$ 2.80	28.60 $\pm$ 3.33	1.46 $\pm$ 0.14	21.70 $\pm$ 0.76
J455	3.80 $\pm$ 0.20	70.20 $\pm$ 1.59	15.60 $\pm$ 1.04	0.88 $\pm$ 0.18	21.29 $\pm$ 0.23
南海早银占	6.60 $\pm$ 0.75	91.00 $\pm$ 0.84	31.78 $\pm$ 2.34	1.76 $\pm$ 0.07	20.82 $\pm$ 0.52
愉黑 1 号	5.20 $\pm$ 0.49	96.40 $\pm$ 2.06	26.80 $\pm$ 1.20	1.18 $\pm$ 0.10	22.44 $\pm$ 0.42
细川	8.20 $\pm$ 0.92	142.60 $\pm$ 2.62	31.36 $\pm$ 2.94	1.38 $\pm$ 0.04	20.55 $\pm$ 0.81
粤香占	5.60 $\pm$ 0.51	93.40 $\pm$ 2.04	26.24 $\pm$ 1.59	1.50 $\pm$ 0.06	20.15 $\pm$ 0.36
大叶白	5.20 $\pm$ 0.37	157.80 $\pm$ 2.40	39.80 $\pm$ 2.13	1.40 $\pm$ 0.04	23.14 $\pm$ 0.35
桂农占	6.40 $\pm$ 0.68	103.80 $\pm$ 1.24	28.24 $\pm$ 2.40	1.42 $\pm$ 0.12	23.72 $\pm$ 0.55
沈农 265	4.80 $\pm$ 0.37	86.20 $\pm$ 1.77	26.66 $\pm$ 3.17	1.88 $\pm$ 0.06	16.22 $\pm$ 0.45
沈农 15	5.50 $\pm$ 1.19	82.20 $\pm$ 1.85	15.92 $\pm$ 0.83	1.30 $\pm$ 0.09	12.73 $\pm$ 0.56
勾镰早	5.60 $\pm$ 0.24	153.00 $\pm$ 2.98	34.34 $\pm$ 2.76	1.52 $\pm$ 0.17	22.92 $\pm$ 0.55
零轮	7.00 $\pm$ 0.45	75.00 $\pm$ 2.08	—	—	13.20 $\pm$ 0.10
博 B	6.60 $\pm$ 0.51	66.10 $\pm$ 1.85	19.74 $\pm$ 0.72	1.26 $\pm$ 0.06	14.10 $\pm$ 0.36
Lemont	5.20 $\pm$ 0.73	83.80 $\pm$ 1.38	24.28 $\pm$ 0.57	1.96 $\pm$ 0.05	22.13 $\pm$ 0.75
IR36	8.40 $\pm$ 0.40	75.00 $\pm$ 1.76	26.84 $\pm$ 1.78	1.18 $\pm$ 0.04	18.96 $\pm$ 0.55
8821	6.00 $\pm$ 1.05	107.60 $\pm$ 1.63	27.64 $\pm$ 1.07	1.58 $\pm$ 0.06	20.97 $\pm$ 0.58
M18	5.60 $\pm$ 0.75	101.80 $\pm$ 2.24	30.84 $\pm$ 2.82	1.64 $\pm$ 0.11	20.58 $\pm$ 0.54
02428	3.75 $\pm$ 0.48	83.00 $\pm$ 2.39	24.34 $\pm$ 1.18	1.96 $\pm$ 0.12	20.04 $\pm$ 0.72
大文糯	5.20 $\pm$ 0.37	117.40 $\pm$ 2.62	34.10 $\pm$ 2.38	2.06 $\pm$ 0.07	23.78 $\pm$ 0.56
华粳粳 74	5.00 $\pm$ 0.32	100.20 $\pm$ 1.02	29.70 $\pm$ 0.58	1.64 $\pm$ 0.18	20.53 $\pm$ 0.63
鼠牙	5.20 $\pm$ 0.37	108.60 $\pm$ 1.44	36.10 $\pm$ 4.10	1.36 $\pm$ 0.15	23.14 $\pm$ 0.53
乌血糯	4.60 $\pm$ 0.68	146.00 $\pm$ 2.17	35.94 $\pm$ 3.87	1.56 $\pm$ 0.07	23.56 $\pm$ 0.54
KJ 长粒稻	6.00 $\pm$ 0.55	118.40 $\pm$ 1.44	36.74 $\pm$ 2.62	2.00 $\pm$ 0.06	25.44 $\pm$ 0.21

续表 2-5

材料名称	谷粒长/cm (平均值 ± 标准误)	谷粒宽/cm (平均值 ± 标准误)	实粒数 (平均值 ± 标准误)	空粒数 (平均值 ± 标准误)	结实率/% (平均值 ± 标准误)
矮脚南特	0.83 ± 0.03	0.30 ± 0.00	426.25 ± 51.28	128.20 ± 26.56	79.54 ± 3.38
广陆矮4号	0.77 ± 0.01	0.29 ± 0.01	580.20 ± 53.19	111.60 ± 11.58	83.65 ± 1.68
I202	0.92 ± 0.04	0.22 ± 0.01	525.60 ± 108.90	149.40 ± 34.48	76.94 ± 5.22
Jackson	0.88 ± 0.02	0.21 ± 0.01	525.80 ± 91.37	203.80 ± 37.79	72.32 ± 1.76
PDER-2B	0.85 ± 0.03	0.29 ± 0.02	404.40 ± 29.88	68.20 ± 2.85	85.47 ± 0.37
辽粳944	0.73 ± 0.00	0.36 ± 0.00	251.34 ± 15.07	133.38 ± 7.13	61.79 ± 15.69
Bengal	0.90 ± 0.02	0.20 ± 0.01	727.80 ± 78.09	111.60 ± 20.59	87.05 ± 1.39
饶平扫帚	0.80 ± 0.01	0.33 ± 0.00	666.80 ± 7.68	116.49 ± 4.72	85.43 ± 3.09
粳粳89	0.85 ± 0.00	0.21 ± 0.00	800.20 ± 34.44	92.80 ± 7.86	89.63 ± 0.69
大胆白86	0.69 ± 0.00	0.27 ± 0.00	414.60 ± 33.57	10.20 ± 4.64	97.76 ± 0.88
J455	0.72 ± 0.01	0.23 ± 0.01	445.82 ± 7.94	14.17 ± 0.81	96.69 ± 0.98
南海早银占	0.85 ± 0.01	0.23 ± 0.00	685.20 ± 52.92	77.80 ± 17.57	90.07 ± 1.50
愉黑1号	0.92 ± 0.01	0.25 ± 0.01	548.40 ± 66.27	75.40 ± 11.83	88.04 ± 0.96
细川	0.73 ± 0.02	0.28 ± 0.00	553.00 ± 74.17	170.80 ± 44.67	77.34 ± 4.66
粤香占	0.74 ± 0.01	0.22 ± 0.01	593.80 ± 58.25	118.80 ± 16.76	83.26 ± 1.95
大叶白	0.78 ± 0.01	0.24 ± 0.00	529.80 ± 49.43	19.60 ± 4.82	96.17 ± 1.23
桂农占	0.83 ± 0.02	0.20 ± 0.00	841.20 ± 95.56	148.40 ± 22.13	84.67 ± 2.46
沈农265	0.67 ± 0.02	0.30 ± 0.01	367.40 ± 18.78	176.60 ± 33.48	68.19 ± 4.78
沈农15	0.72 ± 0.00	0.31 ± 0.00	279.75 ± 42.01	45.50 ± 10.10	86.33 ± 2.18
勾镰早	0.85 ± 0.01	0.25 ± 0.01	606.40 ± 36.54	91.80 ± 11.89	86.82 ± 1.61
零轮	—	—	216.79 ± 0.75	15.05 ± 0.36	93.60 ± 0.95
博B	0.72 ± 0.01	0.25 ± 0.01	341.00 ± 27.39	111.00 ± 13.83	75.13 ± 3.27
Lemont	0.84 ± 0.01	0.23 ± 0.00	475.80 ± 52.71	52.40 ± 9.01	90.32 ± 0.79
IR36	0.93 ± 0.01	0.23 ± 0.01	569.60 ± 58.46	141.00 ± 20.95	80.38 ± 1.91
8821	0.89 ± 0.00	0.24 ± 0.01	757.00 ± 180.83	211.80 ± 72.16	73.55 ± 12.70
M18	0.72 ± 0.01	0.27 ± 0.01	1098.00 ± 90.64	72.60 ± 8.30	93.69 ± 0.73
02428	0.68 ± 0.02	0.34 ± 0.01	487.00 ± 32.83	48.25 ± 8.99	91.20 ± 1.03
大文糯	1.12 ± 0.01	0.32 ± 0.01	583.20 ± 80.80	122.40 ± 26.46	83.34 ± 1.89
华粳粳74	0.85 ± 0.01	0.24 ± 0.01	876.20 ± 35.37	44.00 ± 2.93	95.20 ± 0.33
鼠牙	0.88 ± 0.01	0.20 ± 0.01	997.40 ± 98.11	70.60 ± 13.07	93.37 ± 1.09
乌血糯	0.95 ± 0.01	0.31 ± 0.01	404.60 ± 52.45	86.60 ± 18.78	82.86 ± 2.95
KJ长粒稻	0.93 ± 0.00	0.20 ± 0.00	833.60 ± 64.17	146.20 ± 23.80	85.31 ± 1.65