

水稻光敏核不育系的育性气象模型及其机理*

姚克敏 杨亚新 储长树 唐世豪

(南京气象学院应用气象学系,南京,210044)

摘要 光敏核不育水稻的育性转换主要是抽穗前5~20天的光温条件综合影响的结果。其数量关系可由结实率量化模型表达。温敏型不育系的育性由温度主控;光敏型不育系的育性在日长大于最适日长时由日长主控,日长短于最适日长时由温度主控。温光对育性的影响存在互补效应,在最适温度以下,不育临界日长随温度升高延长;在最适温度以上,不育临界日长随温度升高缩短。温光当量可作为比较温度和日长对育性影响大小的具体量值。根据结实率量化模型及其气象机理归纳的育性转换通用图式,可作为指导不育系选育、制种和繁殖的依据。

关键词 光敏核不育,温光当量,育性转换,临界温度,临界日长,光温互补

分类号 S511

自1973年石亚明发现水稻育性可由光周期控制的两用不育系农垦58s以来,以袁隆平为首的我国杂交水稻专家对光敏核不育水稻的选育、测配及育性转换的遗传和气象机理开展了系统研究,育成一批育性稳定的两用系,并在示范推广中显示出比三系杂交稻更强大的杂种优势和增产潜力,为自花授粉作物杂种优势利用的理论和实践开创了一项全新的技术途径^[1,2]。

许多学者为揭示两用系育性变化规律和光温综合机理开展了大量的试验研究^[3~8]。育种学家迫切感到必须进一步研究光温综合调控不育系育性的数学模型及其客观机理的本质,才能正确指导不育系的选育和应用,使两系法杂交稻的研究从理论和实践方面取得成功。

本文以实验数据,在导出育性量化模型的基础上,讨论了育性变化的光温敏感期及其影响机理,提出了温光当量的概念和育性转换图式,并对育性转换的光温指标的变化进行综合分析。这些结果将对不育系选育、鉴定和应用具有指导意义。

1 资料和方法

本文分析的不育系有7001s(光敏型、晚粳)、N5088s(光温敏型、晚粳)、安农s-1(温敏型、早中粳)。供分析的生物学资料包括:(1)南京1992年和武汉1990、1991年7001s和N5088s逐日套袋结实率数据;南京1992年安农s-1逐日套袋结实率数据;(2)南京1992年人工气候箱模拟长沙、昆明、贵阳三地7月逐时气温和13.0、13.5、14.0及14.5h光长3、6、9、12天处理的盆栽套袋结实率资料。气象资料由南京气象学院和湖北农业科学院气象观测站提供逐日平均

* 本研究系863计划01-101专题项目,获863高科技基金资助
收稿日期:1993-07-08;改回日期:1993-10-10

气温。理论日长根据公式: $D_L = \frac{4}{15} \times \arcsin(\sin(45^\circ + \frac{\varphi - \sigma + \gamma}{2}) \sin(45^\circ - \frac{\varphi - \sigma - \gamma}{2}) / \cos\varphi \cdot \cos\sigma)^{\frac{1}{2}}$ 计算^[9], 式中 D_L 为理论日长(h), φ 为测站纬度, σ 为测站逐日太阳赤纬, γ 为太阳上缘恰好在地平线时的屈折率, 一般取 $34'$ 。

以武汉 1990 年部份 7001s 套袋结实率资料作为模式回代检验, 该部份资料不参加拟合。

2 结果分析

2.1 育性模型及拟合效果

2.1.1 结实率的基本规律

据对供试不育系套袋结实率分析, 若以稳定大于 0.1% 为可育期标准, 三不育系在南京或武汉均存在明显的育性转换期。如 7001s 在武汉 1990 年的可育期自 9 月 3 日~10 月 15 日, 共 43 天, 9 月 2 日前为不育期; 南京 1992 年的可育期自 9 月 1 日~10 月 8 日, 共 38 天, 8 月 31 日前为不育期。安农 s-1 在南京 1992 年有两个可育时段, 7 月 5 日~7 月 22 日共 18 天, 8 月 24~10 月 3 日共 41 天, 合计长 59 天; 7 月 23 日~8 月 23 日为不育期共 32 天。三不育系在可育期内的结实率波动情况如表 1。根据育性转换实况可以初步看出, 7001s 和 N5088s 有明显

表 1 供试不育系的结实率变化

站名	不育系	平均结实率	均方差	极大值	极小值
南	7001s	35.1	25.5	76.8	0.6
京	N5088s	38.0	24.8	82.5	2.8
1992 年	安农 s-1	22.4	18.5	45.7	0.9
武	7001s	20.4	15.5	41.4	0.52
汉	N5088s	20.2	14.9	45.9	0.89
1990~1991 年	安农 s-1	25.6	23.6	81.3	0.38

的高温长日不育, 低温短日可育特性, 安农 s-1 则有低温短日和低温长日两个可育段, 温度可能是控制育性的主导因素。

2.1.2 单因子对结实率的影响规律

为探求日长和温度对育性的单因子影响规律, 分别取日长为 12.0~12.9h, 温度为 23~26℃ 的逐日套袋结实率资料绘制结实率 (P) 与光温敏感期间 (抽穗前 5~15 或 20 天) 的平均日均温 (T) 与平均日长 (D) 的单相点聚图 (图 1~3)。据图分析

(1) 温度对供试不育系的结实率影响均表现为一单峰曲线, 其中 7001s

峰值偏向高温长日 (N5088s 同); 安农 s-1 峰值近似二次曲线。表明温度对不育系育性具有高、低温削弱作用, 适温对育性有促进作用。

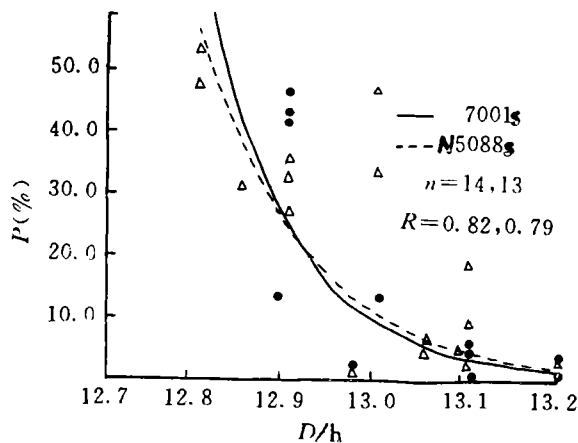


图 1 7001s 和 N5088s $P-D$ 曲线

(2)日长对 7001s 和 N5088s 结实率的影响均表现为一指数曲线,其基本影响规律是长日削弱育性、短日促进结实。从图 1 看 7001s 结实率随日长的变化比 N5088s 迅速,表明 7001s 对日长反应更为敏感。

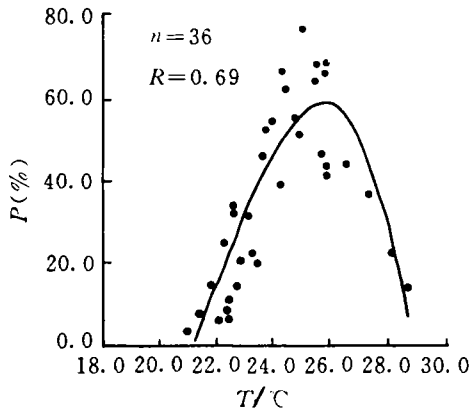


图 2 7001s P-T 曲线

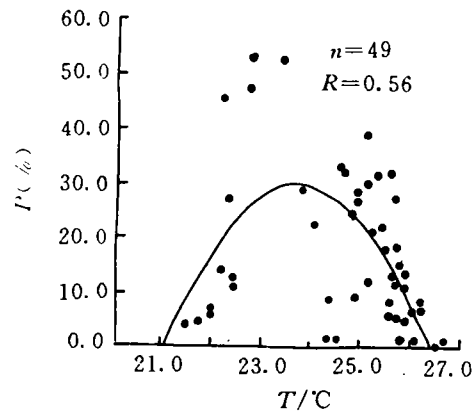


图 3 安农 s-1 P-T 曲线

(3)采用解析方法可分别求得三不育系的不育临界高温(T_H),不育临界低温(T_L),最适温度(T_0)及 7001s 和 N5088s 的最适光长(D_0)(表 2)。

表 2 三不育系的 T_0 、 T_H 、 T_L 、 D_0 值

不育系	$T_H/^\circ\text{C}$	$T_L/^\circ\text{C}$	$T_0/^\circ\text{C}$	D_0/h
7001s	29.0	20.7	26.0	12.8
N5088s	29.0	20.7	25.0	12.8
安农 s-1	26.7	21.2	23.7	

2.1.3 育性量化模型通式

根据光温单因子对育性变化的影响规律可综合育性变化的量化模型通式^[10]

$$P = P_0 \left(\frac{T - T_L}{T_0 - T_L} \right)^A \left(\frac{T_H - T}{T_H - T_0} \right)^B \cdot e^{C(D - D_0)}$$

式中 P_0 为不育系在种植地的最高结实率; T_H 为不育临界高温,当 $T > T_H$ 时,育性为零; T_L 为不育临界低温,当 $T < T_L$ 时,育性为零; T_0 为最适可育温度,当 $T = T_0$ 时,育性处于最适状态; D_0 为最适临界日长,当 $D < D_0$ 时,令 $D = D_0$; D 和 T 分别为育性敏感期的实际平均日长和平均日均温度; A 、 B 、 C 分别为不育系光温敏感度的参数,其中 A 为低温敏感系数, B 为高温敏感系数, C 为日长敏感系数。

该模型通式的物理意义是:不育系的育性变化是由育性敏感期间的温度和日长综合作用的结果。存在着最适可育温度 T_0 ,不育临界低温 T_L 和不育临界高温 T_H 三个温度特征点,当 T 由不育临界温度(T_L 或 T_H) $\rightarrow T_0$ 时,育性逐渐恢复,当 $T < T_L$ 或 $T > T_H$ 时,育性隐现不育。对于光敏型不育系,存在最适临界日长 D_0 ,当 $D > D_0$ 时,育性逐渐减弱。

2.1.4 光温敏感期的确定和参数的求取

若将抽穗前 30 天作为幼穗分化历期并按 5~30 天间隔作顺序滑动,可划分出 21 个幼穗发育时段,进一步按时段统计平均温度和平均日长后,即可按模型通式分别拟合育性模型并计算相应的模型效果(表 3),取拟合复相关系数最大,剩余方差最小的发育期作为育性敏感期。

供分析的三个不育系的育性敏感期,N5088s 和 7001s 均为抽穗前 5~20 天(记用-5~-20),安农 s-1 为-5~-15,其幼穗发育正值二次枝梗分化至减数分裂期,与多数研究结论一致^[4,7]。相应的拟合模型列于表 4,拟合效果见图 4、5(N5088s 与 7001s 效果相似,图略)。

表 3 三个不育系 21 个生育时段的模型复相关系数(r)和剩余均方差(se)

时 段	7001s		N5088s		安农 s-1		
	r	se	r	se	r	se	
1	0~-30	0.7889	18.36	0.7528	20.49	0.3562	19.51
2	0~-25	0.8292	16.98	0.7469	17.61	0.5217	18.08
3	0~-20	0.8292	15.60	0.7333	16.74	0.6441	16.24
4	0~-15	0.7850	15.37	0.6757	16.74	0.5971	17.27
5	0~-10	0.7846	15.33	0.6788	18.53	0.5709	15.65
6	0~-5	0.7402	19.65	0.5637	23.70	0.4665	19.03
7	-5~-30	0.7948	20.57	0.8242	17.15	0.2421	19.96
8	-5~-25	0.8202	18.38	0.8244	16.72	0.3332	19.41
9	-5~-20	0.9069	11.26	0.8307	13.52	0.6188	16.57
10	-5~-15	0.8495	16.83	0.8301	18.04	0.6690	15.58
11	-5~-10	0.8056	16.85	0.6541	21.13	0.4737	18.56
12	-10~-30	0.7844	23.33	0.7948	17.22	0.2457	20.02
13	-10~-25	0.7882	21.02	0.8280	16.82	0.3188	19.62
14	-10~-20	0.8168	19.17	0.7979	17.33	0.4458	18.53
15	-10~-15	0.7282	27.85	0.7744	18.47	0.4862	17.75
16	-15~-30	0.7799	22.37	0.7421	18.03		
17	-15~-25	0.8055	21.40	0.8023	18.88		
18	-15~-20	0.7765	24.93	0.6950	19.82	0.2921	19.13
19	-20~-30	0.7172	24.93	0.6761	20.99		
20	-20~-25	0.6945	27.92	0.6476	21.05		
21	-25~-30	0.5253	25.75	0.3055		0.3700	19.31

表 4 三不育的拟合模型与效果

不育系	模 型	样本数	相关系数	剩余方差
7001s	$56.99 \left(\frac{T-20.7}{26-20.7} \right)^{1.2445} \cdot \left(\frac{29-T}{29-26} \right)^{0.6041} \cdot e^{-8.4210(D-12.8)}$	47	0.9069	11.26
N5088s	$44.71 \left(\frac{T-20.7}{26-20.7} \right)^{1.0695} \cdot \left(\frac{29-T}{29-25} \right)^{1.1860} \cdot e^{-4.4266(D-12.8)}$	49	0.8307	13.51
安农 s-1	$28.85 \left(\frac{T-21.2}{23.7-21.2} \right)^{1.0195} \cdot \left(\frac{26.7-T}{26.7-23.7} \right)^{1.5755}$	53	0.6691	15.45

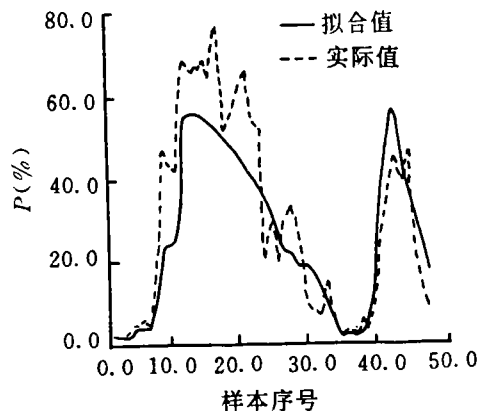


图4 7001s 模型拟合效果

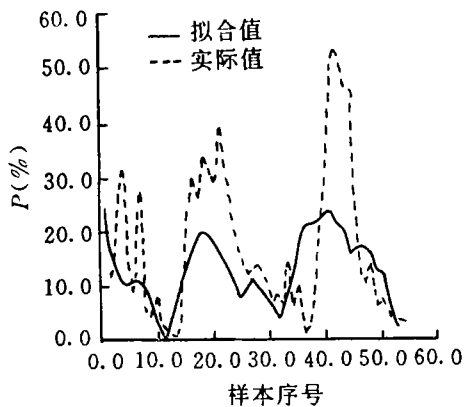


图5 安农 s-1 模型拟合效果

用 1990 年武汉 7001s 部分套袋结实率资料对相应模型作回代检验(表 5),平均绝对误差为 8.13%。

表 5 7001s 模型验证结果

日 期	实际结实率(%)	拟合结实率(%)	误 差(%)
9.3	0.52	3.88	-3.36
9.5	10.70	6.57	4.13
9.10	17.73	11.46	6.27
9.12	27.9	24.38	3.21
9.14	29.19	29.17	0.02
9.17	41.37	49.67	-8.30
9.19	40.00	56.95	-16.95
9.24	37.43	56.39	18.96
9.26	40.91	52.92	-12.01

2.2 育性机理分析

2.2.1 不同不育系对光温敏感性的差异

一般认为安农 s-1 因能在夏至后较长日长下结实,被认为是对日长反应不敏感的温敏型不育系;7001s 和 N5088s 只能在 8 月末以后的短日下结实,认为是对日长反应敏感的光敏型不育系。比较表 4 中三不育的模型参数,安农 s-1 在模型拟合中没有入选日长项, A、B 系数均较大,7001s 则 B 值小, C 值大,结合自然条件下高温与长日,低温与短日匹配的特点,可以认为两种不育系类型的育性光温影响机理是,温敏型不育系的育性由温度主控,日长对育性无明显影响,光敏型不育系的育性在长日(高温)下由日长主控,高温能削弱育性,短日(低温)下($D < D_0$),则由温度主导育性,日长不能促进育性。N5088s 的 C 值比 7001s 明显减小, A、B 值介于安农 s-1 和 7001s 之间,其温光敏感性应属于光温敏类型。

正是这种育性影响机理会使温敏型不育系在某种植地的自然育性出现两个甚至多个可育时段,而光敏型不育系则多数表现为一个可育时段。在低纬短日地区(如三亚),甚至会出现无明显不育时段。育性的年际波动,温敏型不育系也会因温度变化的相对不稳定而明显增大。

2.2.2 温光条件对育性影响比较

为分析温度和日长对育性影响的大小,可分别对拟合方程求算结实率(P)对温度(T)和日长(D)的偏导数,并求取两者的变化比值,得到影响结实率变化的光温当量值(TDR), TDR 值表示单位温度($^{\circ}\text{C}$)变化与单位日长变化(h)对结实率的促进(削弱)效应的比值,应是衡量温度和日长对育性变化影响大小的量值。

TDR 值求算的方程

$$TDR = (\partial P / \partial T) / (\partial P / \partial D) = A / [C(T - T_L)] - B / [C(T_H - T)]$$

TDR 值的求算结果列于表 6,它给出了光温因素在不同水平下对结实率影响大小的量化概念。分析表 6,光敏型不育系的 TDR 值以 T_0 时最小, $T \rightarrow T_L$ 或 T_H 时, TDR 值增大,由此,温光条件对育性的影响表现为,在 T_0 前后,温度变化对育性的影响最小,当 $T \rightarrow T_L$ 或 T_H 时,温度的效应就不断增大。在相同温度下,N5088s 的 TDR 值总大于 7001s,说明后者受日长的影响更大,光敏性更强。

表 6 不同温度($^{\circ}\text{C}$)下 TDR 值

不育系	21	22	23	24	25	26	27	28
7001s	0.48	0.10	0.05	0.03	0.02	0.004	0.012	0.05
N5088s	0.77	0.15	0.06	0.03	0.01	0.04	0.10	0.2

2.2.3 育性转换指标

确定不育系育性转换的温度和日长指标是决定繁殖制种最适播栽期,指导两系法实践应用的关键生态特征值,也是育种家迫切想要明确的经济性状量值。不难理解,由于光敏型不育系的育性主要受敏感期间的日长与温度综合影响,不育系的育性指标不可能是定值。若以群体结实率 $\leq 0.5\%$ 为不育系育性临界指标界限,根据模型可分别计算 7001s 和 N5088s 育性转换的临界温度和日长组合指标如表 7。(1) $T = T_0$ 时的日长应为该不育系的不育临界日长(D_c),据计算 7001s 为 13.36h,N5088s 为 13.82h。(2)当 $T \geq T_H$ 或 $T \leq T_L$ 或 $D \geq D_c$ 时,育性隐现不育。(3)当 $T_0 \rightarrow T_L$ 或 $T_0 \rightarrow T_H$ 时,由于温光的补偿作用,不育临界日长可延长。反之,日长延长时,则有削弱育性的作用,使不育系可以在 $T_L - T_H$ 之间呈现不育。所以温敏型不育系的育性转换指标是相对稳定的,而光(温)敏型不育系的育性转换指标,应是一组光温综合指标。

表 7 光敏不育系在不同温度下的育性临界日长(h)

不育系	21	22	23	24	25	26	27	28
7001s	13.01	13.22	13.29	13.33	13.35	13.36	13.36	13.33
N5088s	13.36	13.68	13.77	13.81	13.82	13.79	13.72	13.57

2.2.4 育性转换图式及育性波动区

据上分析的育性转换模型和机理,可归纳出光敏核不育水稻的育性转换通用图式如图 6。该图所示的基本论点是:

(1)在水稻抽穗扬花期的热害温度(指标为日均温 $30 \sim 32^{\circ}\text{C}$,3 天)和冷害温度(指标为 $18 \sim 20^{\circ}\text{C}$,3 天)^[11,12]之间为光敏核不育水稻的育性敏感区域。凡遗传性稳定的不育系,育性在该区域内同时受日长和温度的综合影响。

(2)在育性敏感区域内的高温(长日)时段($T > T_H$, 或 $D > D_c$),育性可表现为一个不育区,低温(短日)时段($T_L < T < T_H$ 或 $D < D_c$),育性可表现为一个或两个以上可育区。 $T = T_H$

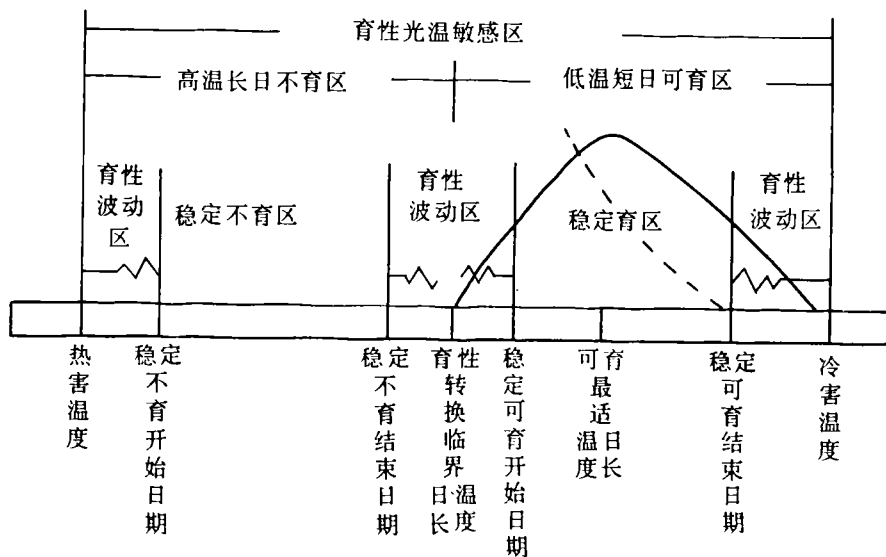


图6 育性转换通用图式

$=T_L$ 或 $D=D_c$ 为不育和可育之交点,即该不育系的不育临界温度(温敏型不育系)和不育临界日长(光敏型不育系)。

(3)在可育域区内,温度的影响呈现为一偏态抛物线,日长的影响呈一指数曲线,并存在最适临界温度 T_0 及最适临界日长(D_c)。可育区内不育系的结实率因不育系的类型不同受育性敏感期相应的日长或温度水平的影响,可呈现明显波动,甚至临时不育。

(4)由于存在温度和日长的时间(年际间)和空间(地区间)变化,育性的光温效应在出现时间上必然随之波动,因而在育性转换的交界处,各会出现一个育性气候波动区域,其宽度取决于种植地的地理位置(高度及纬度)及气候条件。相应地,在两个育性波动区域之间,各自形成一个稳定可育区,其宽度决定了该不育系在种植地的实际利用价值。

参 考 文 献

- 1 袁隆平. 选育水稻光温敏不育系的技术策略. 杂交水稻, 1992, (1): 1~4
- 2 袁隆平. 两系法杂交水稻研究进展. 中国农业科学, 1990, 23(3): 1~6
- 3 张自国, 曾汉来, 元生朝. 再论光敏核不育系水稻育性转换的光温作用模式. 华中农业大学学报, 1992, 11(1): 1~6
- 4 卢尖桂. 对水稻光温敏雌性不育系选育中一些问题的思考. 高技术通讯, 1992, 5: 1~4
- 5 唐锡华, 陶余敏, 潘国铨等. 籼稻光(温)敏核不育系抽穗与结实对光周期和温度的反应特性. 植物生理学报, 1992, 18(2): 207~212
- 6 薛光行, 赵建宗. 水稻光敏感雌性不育临界日长及其对环境因子反应的初步研究. 作物学报, 1990, 16(2): 112~121
- 7 元生朝, 张自国, 许传祯. 光照诱导湖北光敏感不育水稻育性转变的敏感期及其发育阶段的探讨. 作物学报, 1988, 14(1): 8~16
- 8 王明全, 梅国志. 农垦 58s 对光周期敏感的育性变化研究. 华中农业大学学报, 1990, 9(4): 355~361
- 9 兰鸿第. 水稻光温问题研究. 北京: 气象出版社, 1982. 2~3
- 10 高亮之, 金之庆, 黄耀等. 水稻钟模型—水稻发育动态的计算机模型. 中国农业气象, 1989, (3): 3~10
- 11 全国杂交稻气象条件研究协作组. 籼型杂交稻秋季低温冷害指标变化规律的研究. 南京气象学院学报, 1981, 4(2): 192~198
- 12 姚克敏. 稻麦棉与气象. 北京: 农业出版社, 1986. 44~50

A METEOROLOGICAL MODEL OF FERTILITY CHANGE IN PSGMR WITH MECHANISMS

Yao Kemin Yang Yaxin Chu Changshu Tang Shihao

(Department of Applied Meteorology, NIM, 210044, Nanjing, PRC)

Abstract The fertility alteration in photo-sensitive genic male sterile rice (PSGMR) is the integrated result of photo-thermal conditions 5 to 15-20 days prior to the earing stage with the numerical relation presented by a quantified grains-producing rate model. Results show that the fertility of the thermo-sensitive PSGMR is controlled largely by temperature over that period and that of the photo-sensitive type by insolation when it is longer than the optimum daylength and otherwise by temperature. Moreover, the temperature and insolation are inter-supplementary in their impacts on fertility, and below (above) the optimum temperature the sterility has its critical daylength elongated (shortened) with increasing temperature. The photo-temperature equivalent can be taken as a useful measure of temperature and insolation influencing the fertility. The general diagrams of the fertility change based on the quantified grains-producing rate model and its mechanisms provide a scientific basis for the seed selection, development and reproduction of sterility rice.

Keywords photo-sensitive genic male sterility, photo-temperature equivalent, fertility change, critical temperature, critical insolation, photo-temperature inter-supplementary effects