

粳型光温敏核不育水稻不育性的遗传研究

廖亦龙¹ 万邦惠²

(1 广东省农业科学院水稻研究所, 广州, 510640; 2 华南农业大学农学系)

摘要 研究了 4 个光温敏核不育水稻的育性在不同遗传背景影响下的遗传表达. 结果表明 W6154S、W7415S、N12S 和 N18S 的育性均由 2 对核隐性基因控制, 但因遗传背景的不同, 育性的遗传表达机制极为复杂. 通过对 F_2 、 F_3 群体育性的进一步分析, 提出了“育性恢复基因的不完全显性及剂量效应”假说. 同时, 就分离群体育性分离模式的多态性进行了讨论.

关键词 粳稻; 光温敏雄性不育性; 遗传

中图分类号 S 511.210.2

关于光温敏核不育水稻(photo-thermo sensitive genic male sterile rice, 以下简称 PTGMs)不育性的遗传基础和规律研究报道较多, 一致认为 PTGMs 不育性受核内隐性基因控制, 不表现细胞质效应, 属孢子体不育类型, 常规品种携带相应的显性恢复基因. 但在育性遗传模式方面研究结果不尽一致. 综合有关方面的研究, 可将 PTGMs 不育性遗传规律概括为以下 5 种模式: (1) 单基因遗传模式(石明松, 1986; 朱英国等, 1987); (2) 双基因遗传模式(靳德明等, 1991; 1993; 胡学应等, 1992); (3) 三基因遗传模式(Zhang, 1992); (4) 质量数量性状遗传模式, 认为光敏雄性不育是光敏不育基因和育性差异基因协同作用的结果, 当育性差异基因为一对或少数对时表现为质量性状的遗传特点, 当涉及到较多对时表现数量性状的遗传特点(梅国志等, 1990). 微效修饰基因的分离、重组是造成 PTGMs 分离群体育性出现连续分布的主要原因(薛光行等, 1991); (5) 非典型性遗传模式, 强调 PTGMs 与常规品种的分离群体育性分离模式的多态性(张晓国等, 1991; 李丁明等, 1989). 而且认为, 分离模式的多态性是由于遗传背景与 PTGMs 间的遗传距离的大小造成(薛光行等, 1995).

本研究将光温敏核不育基因置于不同的遗传背景之下, 通过对其分离世代的育性进行详细分析, 提出了“育性恢复基因的不完全显性及剂量效应”假说, 较好地解释了分离群体育性出现连续分布的现象, 以及育性分离模式的多态性等问题.

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用 W6154S、W7415S、N12S、N18S 等农垦 58S 衍生不育系分别与特青、湘早粳 1 号、Vary Lava 1312(V1312)3 个常规品种进行不完全双列杂交(4×3), 并于 1994、1995 年长日高温条件下种植其 F_1 、 F_2 及 F_3 代, 观察其育性变化. 同时配置所有杂交组合的 BC_1 代, 并于 1994 年秋季高温条件下观察其育性表现.

1998-08-31 收稿 廖亦龙, 男, 29 岁, 助理研究员, 硕士

* 国家科委“863”计划(863-101-01)资助项目

1.2 试验方法

育性调查以花粉可染率为主要育性指标, 并结合单株目测和套袋自交结实率进行, 花粉育性调查时, 取 5~6 朵成熟颖花用 FAA 液固定。镜检时混合压片, 用 w 为 1% I_2 -KI 染色, $10\times$ 10 倍显微镜下观察 3 个视野。单株目测以株型、包颈程度、花药形态等为观察指标区分育性类型。

结实率调查。凡子房膨大伸长并有淀粉粒累积的都计为实粒。用经连续性矫正的 χ^2 值进行遗传适合性测验。

2 结果与分析

2.1 不育系与常规品种杂交 F_1 代育性表现

各不育系与 3 个常规品种杂交, F_1 育性列于表 1, 由表 1 分析可得, 1) 在广州长日高温条件下, 各组合 F_1 花粉育性均在 79.33% 以上, 表明各籼型不育系的育性可以被不同类型常规品种恢复, 供试的籼稻品种具有相应的显性主效恢复基因, 其不育受核内隐性主基因控制; 2) 不同类型的常规品种对同一不育系的恢复度不一致, 如特青对 W6154S 的恢复度只有 80.18%, 而 V1312 对它的恢复度达到 91.08%。其次, 同一恢复亲本对不同不育系的恢复能力也有较大差异。认为遗传背景的差异是造成这种现象的主要原因。

表 1 各不育系与恢复品种杂交 F_1 代育性表现(广州, 1994)

组合	抽穗期 (日/月)	花粉可染率/%		
		穗数	$\bar{x} \pm S$	C. V/%
W6154S/特青	22/8	4	80.18 $\pm$ 2.60	9.484
W6154S/湘早籼 1 号	20/8	16	90.98 $\pm$ 4.62	5.081
W6154S/V1312	18/8	18	91.80 $\pm$ 3.90	4.243
W7415S/特青	1/9	4	89.81 $\pm$ 7.27	8.125
W7415S/湘早籼 1 号	28/8	6	79.33 $\pm$ 6.40	8.060
W7415S/V1312	29/8	6	87.08 $\pm$ 5.24	6.020
N12S/特青	27/8	11	81.88 $\pm$ 6.84	8.348
N12S/湘早籼 1 号	26/8	4	86.07 $\pm$ 5.08	5.907
N18S/特青	30/8	5	90.30 $\pm$ 5.87	6.501
N18S/湘早籼 1 号	29/8	8	88.18 $\pm$ 2.95	3.343
N18S/V1312	28/8	8	89.09 $\pm$ 2.80	3.144

2.2 F_2 代及 BC_1 代育性分离模式

农垦 58S 衍生籼型不育系与不同类型常规品种杂交 F_2 代和 BC_1 代育性结果列于表 2, 表中显示: 1) W6154S 与 3 个常规恢复品种杂交, W7415S 与特青杂交 F_2 育性符合 1:15, BC_1 代符合 1:3 的分离比例, 遗传适合性检验符合两对基因的假设, 表现为两对基因的遗传模式。2) W7415S/湘早籼 1 号, N18S/湘早籼 1 号, N18S/V1312 F_2 代育性分离呈 3:13 的遗传模式, 表现为两对基因的“抑制”作用, W7415S/V1312 F_2 代不育与可育之比为 1:7.180 3, 不符合任何形式的遗传比例, 具有非典型性。而 BC_1 代育性分离涉及两对基因的遗传。综合上述情况认为

W7415S 涉及核内两对隐性基因的遗传,但其遗传机制极为复杂,因遗传背景不同而变化极大.表现出遗传模式的多态性.3) N12S 与特青,湘早籼 1 号, N18S/特青配组的 F_2 代, BC_1 代的育性分离均表现为一对基因的遗传模式,但田间观察显示,其育性呈连续分布,半不育株较多,而与安农 S-1,衡农-1S 等单基因不育系配组的 F_2 代育性分离状况不同(廖亦龙等,1998).

表 2 各不育系与常规品种杂交 F_2 、 BC_1 代育性表现¹⁾(广州,1995)

组合与世代	不育株 可育株		实际比例	期望比例	χ^2	P/%
W6154S/特青 F_2	31	501	1:16.161	1:15	0.098 2	75 ~ 90
W6154S//W6154S/特青	5	23	1:4.600	1:3	0.428 6	50 ~ 75
W6154S/湘早籼 1 号 F_2	15	322	1:21.467	1:15	1.567 0	10 ~ 25
W6154S//W6154S/湘早籼 1 号	10	37	1:3.700	1:3	0.177 3	50 ~ 75
W6154S/V1312 F_2	22	319	1:14.500	1:15	0.001 8	> 90
W6154S//W6154S/V1312	16	40	1:2.500	1:3	0.214 3	50 ~ 75
W7415S/特青 F_2	43	508	1:11.814	1:15	2.013 4	10 ~ 25
W7415S//W7415S/特青	16	30	1:1.875	1:3	0.198 4	50 ~ 75
W7415S/湘早籼 1 号 F_2	78	402	1:5.154	3:13	1.808 5	10 ~ 25
W7415S//W7415S/湘早籼 1 号	13	25	1:1.923	1:3	0.009 8	> 90
W7415S/V1312 F_2	61	438	1:7.181			
W7415S//W7415S/V1312	16	36	1:2.250	1:3	0.641 0	25 ~ 50
N12S/特青 F_2	125	409	1:3.270	1:3	0.639 2	25 ~ 50
N12S//N12S/特青	28	38	1:1.357	1:1	1.227 3	25 ~ 50
N12S/湘早籼 1 号 F_2	144	412	1:2.861	1:3	0.194 2	50 ~ 75
N12S//N12S/湘早籼 1 号	9	15	1:1.667	1:1	1.041 7	25 ~ 50
N18S/特青 F_2	126	349	1:2.770	1:3	0.511 5	25 ~ 50
N18S//N18S/特青	25	34	1:1.360	1:1	1.084 7	25 ~ 50
N18S/湘早籼 1 号 F_2	76	365	1:4.803	3:13	0.569 9	25 ~ 50
N18S/V1312 F_2	81	277	1:3.420	3:13	3.280 0	5 ~ 10
N18S//N18S/V1312	15	31	1:2.067	1:3	1.043 5	25 ~ 50

1) 调查日期: BC_1 代为 1995 年 7 月 10 日, F_2 代为 1995 年 7 月 10 ~ 21 日; 2) $\chi^2(0.05, 1) = 3.84$

2.3 F_3 代育性分离表现及分析

从各不育系与特青杂交后的 F_2 群体中随机选择 30 个单株(不育株不入选), 每单株选主穗种成一个 F_3 小区(株系), 以确保各小区植株具有相同的基因型. 考查各组合 30 个 F_3 株系的育性分离状况, 并统计育性按 1:3, 1:15 及不发生分离的株系数, 以及各组合整个 F_3 群体中不育株与可育株的数目列于表 3. 表 3 显示, W6154S/特青 F_3 代稍微偏离两对基因独立遗传群体的育性分离模式(以上各分离类型株系数分别为 8, 8, 14 个), 而且从整个 F_3 大群体中总不育株与总可育株之比不符合 1:11 的遗传比例($\chi^2 = 22.73^{**}$), 表现为不育株明显偏少. 而从其 F_2 群体中不育与可育之比符合 1:15 的比例, 没有出现不育偏多的现象. 出现这种现象的主要原因与 W6154S 的育性起点温度较高有关, 一旦高温条件不能满足, 则不育性不能彻底表达; W7415S/特青 F_3 代的 30 个株系符合 8:8:14 的比例, 且整个 F_3 群体中不育与可育之比符合

1:11 的遗传比例($\chi^2 = 0.5244$), 表明其育性受核内两对相互独立的隐性基因控制; N12S/特青, N18S/特青 F_3 的 30 个株系中, 出现 1:3, 1:15, 及不发生分离的小区数均不符合 8:8:14 的比例, 且整个 F_3 群体不育与可育之比亦不符合 1:11 的遗传比例, 表现为不育株极少, 不发生分离的株系数较多。

表3 W6154S、W7415S、N12S 和 N18S 与特青杂交 F_3 代育性分离模式(广州, 1995)

不育系	按不同比例分离小区数			总株数	不育株	可育株	$\chi^2(1:11)$
	1:3	1:15	0:∞				
W6154S	4	10	16	1 613	81	1 532	22.73**
W7415S	9	8	13	2 022	178	1 844	0.5244
N12S	3	7	20	1 580	47	1 533	58.69**
N18S	3	9	18	1 615	68	1 547	33.39*

进一步分析表明, N12S/特青, N18S/特青 F_3 群体中不育株明显偏少, 不发生育性分离的株系数显著增多的原因是由于 F_2 群体中具单式基因型 $Ssss$ 的个体在长日高温条件下表现为不育或育性极低而没有入选的缘故, 也正是杂种后代不育系依然还能分离出可育株的原因(张廷壁, 1988)。此类个体占整个群体的 $5/16(2/16S_1s_1s_2s_2 + 2/16s_1s_1S_2s_2 + 1/16s_1s_1s_2s_2)$ 。这样, F_2 代群体中入选小穗的基因型为 $S_1S_1S_2S_2(1/11)$, $S_1S_1S_2s_2(2/11)$, $S_1s_1S_2S_2(2/11)$, $S_1s_1S_2s_2(1/11)$, $s_1s_1S_2S_2(1/11)$, $S_1s_1s_2s_2(4/11)$ 。前 5 种基因型个体自交产生的 F_3 群体育性不发生分离, 表现为可育(包括半不育)。这类个体占 F_3 群体的 $7/11$, 因此, F_3 群体中不发生育性分离的株系数为 $7/11 \times 30 = 19$ 个, 与本研究的结果相吻合(N12S/特青为 20 个, N18S/特青为 18 个)。

3 讨论

3.1 基因的不完全显性及剂量效应

现代遗传学认为, 如果等位基因中要有控制该性状发育的 2 个(或多个)显性基因同时存在时才能发挥完全作用, 否则, 只能发挥部分作用(表现为中间性状), 这就是不完全显性。而且还认为, 基因对于代谢过程的调控即对于性状发育的调控, 不仅有定性作用, 而且还有定量作用, 当某一杂合基因型中, 某种基因在数量或活力上占优势, 合成的基因产物大大超过另一种基因产物, 从而就能控制性状的发育, 表现出相应的表现型效应。即存在基因剂量效应(周希澄, 1990; Francisco et al, 1984)。

本试验通过对 F_2 及 F_3 代的育性分离研究表明, 当常规品种中的恢复基因表现不完全显性时, F_2 群体育性呈连续分布, 出现许多育性不同的半不育株, 且具有 $Ssss$ 单式基因型个体表现为不育或育性极低而没有入选, 使得 F_3 群体中不发生育性分离的小区数明显增多, 而按 1:3 分离的小区数显著减少。因此认为光温敏雄性不育的遗传存在基因的不完全显性及剂量效应。具体表述下: 1) 当遗传背景中只有一个恢复基因(S_1)存在不完全显性时, 那么 F_2 群体就会符合 $3(2S_1s_1s_2s_2 + 1s_1s_1s_2s_2):13$ 的遗传比例。如 W7415S/湘早籼 1 号 F_2 , N18S/湘早籼 1 号 F_2 , N18S/V1312 F_2 。2) 当遗传背景中 2 个恢复基因均不完全显性时, 群体中不育与可育之比就会接近 $5(2S_1s_1s_2s_2 + 2s_1s_1S_2s_2 + 1s_1s_1s_2s_2):11$, 符合 1:3 的遗传比例。如 N12S/特青 F_2 , N12S/湘早籼 1 号 F_2 , N18S/特青 F_2 。3) 当遗传背景中两个恢复基因均存在不完全显性, 且不完全显性存

在差异(假定就恢复能力而言 $S_1 > S_2$),那么 S_1, S_2 具有累加效应, F_2 群体中就会出现很多育性类型不同的个体,按照可育程度可以排列如下: $s_1s_1s_2s_2 < s_1s_1S_2s_2 < S_1s_1s_2s_2 < s_1s_1S_2S_2 < S_1s_1S_2s_2 < S_1S_1s_2s_2 < S_1s_1S_2S_2 < S_1S_1S_2s_2 < S_1S_1S_2S_2$. 这正是造成 F_2 群体育性在长日高温条件下依然表现为连续分布的原因. 当 S_1, S_2 不完全显性程度相差愈大,群体育性的连续分布就愈明显;当 S_1, S_2 不完全显性愈为接近,基因的累加效应就愈为明显,群体中凡具有 $S_1s_1S_2s_2, s_1s_1S_2S_2, S_1S_1s_2s_2$ 基因型个体育性极为接近而表现半不育、凡具有 $S_1S_1S_2s_2, S_1s_1S_2S_2, S_1S_1S_2S_2$ 基因型个体育性极为接近而表现高可育,具有 $S_1s_1s_2s_2, s_1s_1S_2s_2, s_1s_1s_2S_2$ 基因型个体的育性极为接近而表现育性极低或不育,使得群体育性呈三峰分布. 4)当两个恢复基因的恢复能力很强时,则 F_2 群体育性符合 1:15 的遗传比例. 如 W6154S/特青 F_2 , W6154S/湘早粳 1 号 F_2 . 正是由于恢复基因的不完全显性及剂量效应,以及基因在环境条件的影响下相互作用的结果,分离群体的育性呈现一定范围内的连续分布,表现出遗传模式的多态性.

3.2 光温敏雄性不育遗传模式的多态性

光温敏雄性不育遗传模式的多态性在前人的研究中广泛报道过, Sheng(1992)通过对农垦 58S 不育性遗传学研究,提出“重复基因位点平行突变”假说,并且认为基因间的互作是导致 F_2 群体育性分离模式多态性的原因. 事实上,育性的划分标准带有很大的的人为因素. 研究表明, F_2 群体育性多数呈连续分布,如果群体中不育与可育之比为 1:3 或相差不大,那么总能找到一个育性阈值把半不育,完全可育划开,使得不育:半不育:全可育符合 4:3:9 的遗传比例,表现为“隐性上位”作用. 其实 s_1, s_2 属于同效基因,不是分别控制两个性状,不具一一对应关系,只有重叠作用和累加作用,不能简单地用经典遗传学的基因互作效应来解释其分离现象(孙宗修等,1993). 同样我们也不能把 3:13 的育性分离现象说成是 s_1 对 s_2 的抑制作用. 薛光行等(1991)及梅国志等(1990)把 F_2 群体育性连续分布现象归结为微效修饰基因、微效育性差异基因的影响. 仍然不能很好地解释遗传模式多态性问题. 而且修饰基因的作用应该造成 F_2 群体育性呈单峰分布,使得亲本育性类型个体较少,而中间型(半不育)个体明显增多(Francisco et al, 1984).

本研究认为遗传模式的多态性主要由于恢复基因的不完全显性,使得 S_1, S_2 具有累加作用,表现出基因的剂量效应,单式基因型($Ssss$)个体表现不育,或育性极低. 同时,由于表型是基因之间、基因与环境之间相互作用的结果,因此 F_2 群体育性表现连续分布,育性分离模式具有多态性. 另外,同源染色体的交换重组(Holliday 理论)以及连锁遗传也是造成遗传模式多态性的原因.

参 考 文 献

- 石明松,邓景扬.1986.湖北光敏核不育水稻的发现、鉴定及其利用途径.遗传学报,13(2):107~112
 朱英国,余金洪.1987.湖北光敏核不育水稻育性稳定性及其遗传行为研究.武汉大学学报(HPGMR 专刊),61~67
 薛光行,邓景扬.1991.对光周期敏感雄性核不育水稻的初步研究——修饰基因对光敏雄性不育后代表现型的影响.遗传学报,18(1):59~66
 梅国志,汪向明,王明全.1990.农垦 58S 型光周期敏感雄性核不育的遗传分析.华中农业大学学报,9(4):400~406
 张晓国,朱英国.1991.湖北光敏不育水稻不育性的遗传规律.遗传,13(3):1~3

- 靳德明,李泽炳.1991.晚粳光敏核不育系与常规晚粳品种杂交 F_1 、 F_2 和 BC_1 育性的遗传行为. 华中农业大学学报,10(2):136~144
- 靳德明,李泽炳.1993.粳型光敏核不育系与常规粳稻品种杂交后代的遗传分析. 华中农业大学学报,12(3):121~124
- 胡学应,万邦惠.1992.水稻光(温)敏核不育基因的遗传分析.见:袁隆平主编.两系法杂交水稻研究论文集.北京:农业出版社,12(3):201~204
- 李丁明,梁世荣, 绮林.1989.湖北光敏核不育水稻在华南的利用研究.杂交水稻,(1):27~31
- 孙宗修,程式华,斯华敏.1993.光敏核不育水稻遗传研究方法的思考.遗传,15(6):35~37
- 薛光行,邓景扬,赵建宗.1995.水稻光周期敏感雄性不育性的遗传研究—— F_2 分离群体育性分布的多态性.中国农业科学,28(1):33~41
- 周希澄,郭平仲,冀耀如.1990.遗传学.北京:高等教育出版社,52~293
- 廖亦龙,万邦惠.1998.四种温敏核不育水稻不育性的遗传分析.福建稻麦科技,16(3):1~4
- 张廷璧.1998.湖北光敏核不育水稻的遗传研究.中国水稻科学,2(3):123~128
- Sheng Xiaobang. 1992. Genetics of photoperiod sensitive genic male sterility of Nongken 58S(*Oryza sativa*). Chinese J Rice Sci, 6(4):5~14
- Francisco J, Ayala J A, Kiger Jr. 1984. Modern genetics. New York: The Benjamin/Cumming Publishing Company Inc, 545~633
- Zhang Q F, Shen B Z. 1994. An RFLP-based genetic analysis of photoperiod sensitive male sterility in rice. Rice Genet (Newsletter), 10(3):24~25

The Inheritance of Photo-Thermo Sensitive Genic Male Sterility in Indica Rice(*Oryza sativa* L. subsp. *indica*)

Liao Yilong¹ Wan Banghui²

(1 Institute of Rice Research, Guangdong Academy of Agric. Sci., Guangzhou, 510640;

2 Dept. of Agronomy, South China Agric. Univ.)

Abstract The fertility inheritance and expression under the influence of different genetic background of four Photo-Thermo Sensitive Genic Male Sterile Rice were studied. The results indicated that the fertility of W6154S, W7415S, N12S and N18S was controlled by two pair of nuclear recessive genes, but their expression and genetic mechanism were very complicated due to the great influence of various genetic background. By thoroughly analyzing the fertility segregation of F_2 , F_3 population, the hypothesis, "incomplete dominance and dosage effect of restorer genes", was put forward and the polymorphism of fertility segregation was also discussed in this paper.

Key words Indica Rice(*Oryza sativa* L. subsp. *indica*); Photo-Thermo Sensitive Genic Male Sterility; inheritance

【责任编辑 张 砾】