

小麦显性核不育研究

张 驰¹ 王长春² 王长新²

(1陕西省政府农业办公室,西安·710004) (2陕西省铜川市郊区农技中心,727000)

摘 要 由普通小麦品种间杂交后代分离出的7603A核不育类型,主要由两对独立遗传的显性非等位基因控制。两对基因间存在抑制互作效应,可产生多种特有的育性分离比例。在普通小麦品种中,广泛存在着恢复系和“一次保持系”。人工制造保持系无效。不育株有纯合和杂合两种基因型。纯合型与“一次保持系”杂交,后代可获得100%的不育株;杂合型与“一次保持系”杂交,后代产生1:1育性分离。

关键词 核不育,显性,基因互作

中图分类号 S512·103·51,Q943

30多年来,国内外对T型小麦雄性不育系进行了广泛研究,取得了重大进展。但T型雄性不育系的恢复源少,选育恢复力高而稳定、配合力高、农艺性状优良的恢复系比较困难。加之种子皱缩,发芽率较低,育成杂交组合的群体优势不够理想,致使T型杂交小麦未能在生产上大面积推广。

为了突破小麦杂种优势利用这一难关,许多单位先后开始了新雄性不育类型的研究,取得了长足的进展。其中K, Ven, P, S, A型^(1~4)、单基因显性核不育⁽⁵⁾、以及光温敏不育系,均有了较深入研究。作者从1976年开始对新不育类型进行研究。

1 材料和方法

1976年在小麦常规杂交组合矮丰1号×陕农6521-13的F₂群体(183株)中发现一雄性不育株。收获自由授粉种子11粒,代号7603A。1977年用丰3-189、内乡5号、农林27、流茨奥拉4个品种分别与不育株测交。结果丰3-189和内乡5号的测交F₁完全可育,农林27和流茨奥拉的测交F₁发生育性分离。1978年秋播流茨奥拉测交F₁不育株,产生自由授粉种子28粒。以后所用的不育株均为其后代。

不育来源的双亲系谱是:矮丰1号=西农6028/水源86//58(18)2/3/丰产3号

陕农6521-13=蚂蚱麦/碧玉麦//尤皮2号/3/丰产3号

田间试验在铜川市郊区原种场进行。主要以普通小麦品种与不育株广泛测交;测交后代中的不育株与父本成对回交;完全恢复的测交后代自交、并与不育株回交;F₂的不育株和可育株兄妹交;仿“洋葱公式”人工制造保持系;镜检不育株花粉粒。测交父本株均套袋自交,调查其当代自交结实率和后代育性。进行测交、回交的不育株均选穗套袋自交,检查自交结实率。只需自交的植株,抽穗后取主茎穗套袋,乳熟期以后调查结实率,公式如下:

收稿日期:1993-02-17.

$$\text{自交结实率}(\%) = \frac{\text{能结实小穗基部结实粒数}}{\text{能结实小穗基部小花总数}} \times 100$$

2 结果与分析

2.1 测交 F₁ 的育性表现

1979年以后,以52个普通小麦品种与不育株进行测交。结果不同组合的 F₁ 育性不同。不育株率和不育度均达100%的组合有2个,占总组合数的3.8%;恢复株率达100%,恢复度80%以上的组合有17个,占总组合数的32.7%;部分组合发生育性分离(表1)。

表1 部分测交一代的育性表现

测交父本	总株数	可育株数	可育株率(%)	恢复度(%)	不育株数	不育株率(%)	不育度(%)
小偃759-15	11	11	100	88.2	0	0	—
大埧771	10	10	100	88.3	0	0	—
嵩县7号	11	11	100	91.1	0	0	—
7142	10	10	100	92.0	0	0	—
POLK	6	3	50.0	56.0	3	50.0	100
中国春	3	2	66.7	66.1	1	33.3	100
7801	27	0	0	—	27	100	100
季内罗素	32	0	0	—	32	100	100

由于在广泛测交中,既找到了恢复力强的品种,也获得了有良好保持力的品种,因此,按照 Sears“三型”学说分析,可初步认为该不育类型是核质互作不育类型。

2.2 人工制造保持系

由于在测交中,具有保持能力的品种很少,因此,仿“洋葱公式”,用陕农6521-13、陕农2号和山前3个品种为父本,与不育株杂交、回交,人工制造保持系。结果,反回交一代(BC₁)植株自交,均有部分株系分离出不育株(图1)。

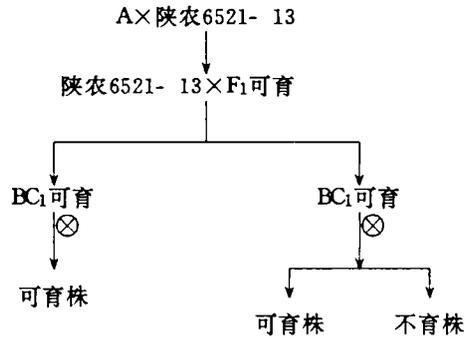


图1 人工制造保持系产生不育株示意图

上述结果表明,在陕农6521-13等3个品种的细胞质背景中,均能出现雄性不育。而陕农6521-13是不育来源的父本品种。可见,这种雄性不育与双亲的细胞质差异无关,属核不育类型,“人工制保”无效。显然,这与广泛测交的结果分析相矛盾。

2.3 全不育 F₁ 植株回交后代的育性表现

为了转育成稳定一致的不育系,以全不育 F₁ 组合的全不育植株分别与测交父本成对

回交。结果回交后代均发生育性分离。以 F_1 育性分离组合的全不育植株分别与测交父本成对回交,后代亦发生育性分离(见表2)。

表2 高加索测交 F_1 、 BC_1 的育性表现

年份	世代	总株数	不育株数	不育株率(%)	可育株数	可育株率(%)	$X^2(1:1)$	P
1980	F_1	13	5	38.5	8	61.5	0.31	0.50~0.75
1981	BC_1	25	13	52.0	12	48.0	0	>0.99
	F_1	17	17	100	0	0	—	—
1982	BC_1	30	16	46.7	14	53.3	0.03	0.75~0.90

由表2可知,1980年高加索的测交 F_1 发生育性分离。经 X^2 测验,可育株数与不育株数之比符合1:1分离比例。1980年的回交一代育性分离亦符合1:1分离比例。为验证上述结果的可靠性,1980年继续用高加索和不育株测交。令人不解的是,17株 F_1 植株(1981年)全不育。1981年继续与 F_1 回交,后代的育性(1982年)与上述回交结果一致。此后,继续用测交父本与回交后代中的全不育株回交多代,均不能完全保持不育特性。其余 F_1 全不育的组合与测交父本成对回交,也得到了一致的结果。至此,选育保持系的所有努力均没有成功,证明7603A 属核不育类型。2.1和2.2的矛盾得以合理解释。可见,只用测交一代的育性表现类型判断不育类型是片面的。

为了弄清两年测交 F_1 育性结果不同的原因,对有关工作程序和内容进行了核查,证明无误;测交父本均套袋自交,当代育性正常,后代农艺性状均稳定一致,育性正常。

1981年高加索测交 F_1 全不育,表明不育对可育为显性。 BC_1 1:1育性分离,符合一对基因隐性回交的特点,进一步说明回交父本有隐性纯合可育基因,不育株有相对应的显性纯合不育基因, F_1 为杂合不育基因型。即在不育株群体中存在纯合与杂合两种不育基因型。1980年高加索的测交 F_1 有1:1育性分离,证明测交母本为杂合不育株。可见,高加索两年测交所用不育株的基因型不同,是测交结果不同的根本原因。上述疑点得以合理解释。也使广泛测交中 F_1 全不育和1:1育性分离两类结果得以合理解释。

2.4 全可育 F_1 后代的育性表现

在广泛测交中,约有1/3组合的 F_1 育性恢复正常。在这些组合中,可育对不育表现为显性。这显然不能用上述显性不育基因的遗传方式加以解释。以下用丰3-189的测交后代为例说明。

1979年第2次用丰3-189与不育株测交,测交结果与1977年一致, F_1 仍表现完全可育。用1个 F_1 的完全可育株给两个不育株授粉,结果两组合的后代均发生育性分离。其中 $80A_{11} \times 80B_6$ 后代的可育株数与不育株数之比符合1:1的分离比例, $80A_{12} \times 80B_6$ 后代的育性分离比为86:50,明显偏离1:1和3:1的分离比例。 $80B_6$ 自交后代的育性分离比例为42:10,也明显偏离3:1的分离比例,与已知的13:3分离比例相吻合(见表3)。对其余26个 F_2 株系进行育性调查,结果全部株系发生育性分离。上述结果既不符合单基因显性不育的遗传方式,也不符合已知的隐性不育基因的遗传方式。由于13:3是抑制基因遗传特有的分离比例,故可推知,除显性不育基因外,可能还有抑制基因存在。因为显性抑制基因和不育基因共同存在时,可抑制不育基因的表达,从而表现可育性状。而隐性抑制基因不影响育性基因的表现。

表3 A×丰3K-189后代的育性表现

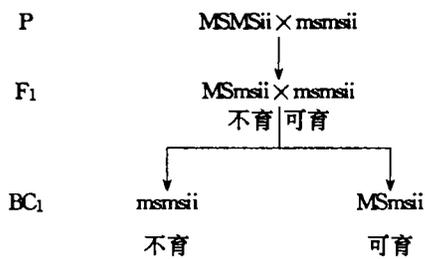
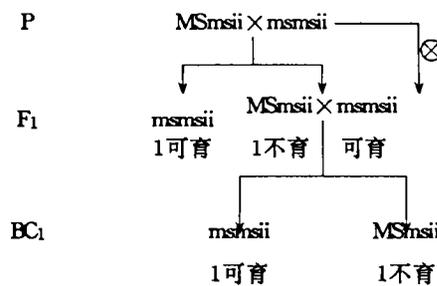
世代与组合名称	总株数	可育株数	可育株率(%)	不育株数	不育株率(%)	X ²	P
F ₁	27	27	100	0	0	—	—
BC ₁ 80A ₁₁ ×80B ₆	33	18	54.5	15	45.5	0.12(1:1)	0.50~0.75
80A ₁₂ ×80B ₆	136	86	63.2	50	36.8	0.01(5:3)	>0.90
F ₂	52	42	80.8	10	19.2	0.01(13:3)	>0.90

2.5 基因型分析

以 MS 代表显性不育基因, ms 表示对应的隐性可育基因, 以 I 表示显性抑制基因, i 为对应的隐性抑制基因。则上述研究结果可用基因型表示如下:

1) F₁全不育组合的回交 按照两对基因的作用方式, 要使 F₁全不育, BC₁:1 育性分离, 测交母本必须具有纯合显性不育基因, 父本有对应的纯合隐性可育基因, 抑制基因应均为纯合隐性。遗传方式可用图2表示。

2) F₁育性分离组合的回交 母本应有杂合不育基因型和隐性纯合抑制基因, 父本应有隐性纯合不育基因和隐性纯合抑制基因。遗传方式可用图3表示。

图2 F₁全不育组合的回交图3 F₁育性分离组合的回交

3) (A×丰3-189)F₁的回交与自交 要使 F₁完全可育, 测交父本必须有纯合显性抑制基因。由于 F₂的分离比例13:3是两对杂合基因的分离比例, 因此, F₁必定有基因型 MSm-

sl_i 存在。由此可知 A×丰3-189的可能基因型是: MS-ii × $\begin{Bmatrix} MSMSII \\ msmsII \end{Bmatrix} \rightarrow \begin{Bmatrix} MSMSIi \\ MSmsIi \\ msmsIi \end{Bmatrix}$ 。因为

F₂中没有不分离的株系, 所以 F₁中不存在基因型 msmsl_i。进而可知父本中没有基因型 msmsl_i。又知杂交时1个不育株, 因而母本基因型只能是 MSmsi_i。据此, (A×丰3-189)F₁回交和自交的遗传方式见图4。

需要指出的是, 测交只用了一个 F₁植株, 而 F₁有2种可能的基因型, 因而, 本结果中没有 MSMSI_i 的回交后代。由图4可以看出, BC₁中有5:3的育性分离比例, 这与表2中的 80A₁₂×80B₆的育性分离比相符合。

2.6 兄妹交后代的育性表现及分析

为验证上述的分析结果, 在(A×丰3-189)F₂中随机选取5个不育株与5个可育株兄妹交。结果后代产生1:1育性分离的组合有2个, 对应父本株自交后代有3:1育性分离; 后代产生3:1育性分离的组合有1个, 对应的父本株自交后代不分离; 另有2个组合的后代无育性分离, 对应的父本株自交后代亦不分离(表4)。

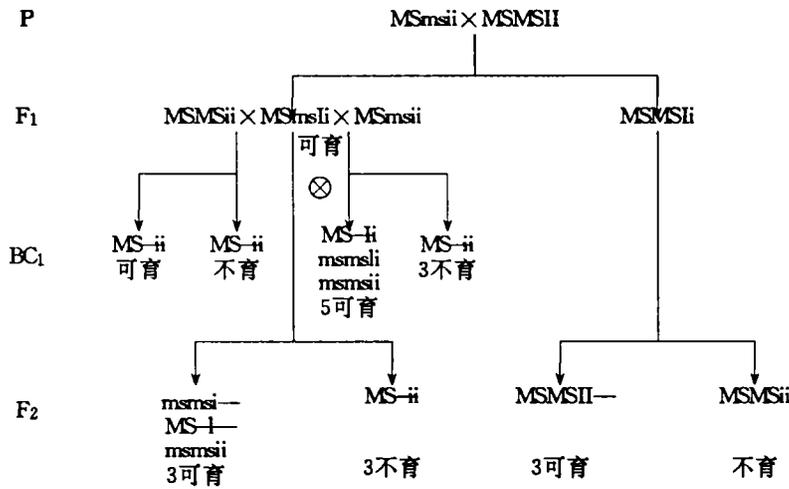


图4 (A×丰3-189)F₁的回交与自交

表4 兄妹交及其父本自交后代的育性表现

组合代号	兄妹交后代					父本自交后代					
	总株数	可育株数	不育株数	X ²	P	父本株号	总株数	可育株数	不育株数	X ² (3:1)	P
81AB ₁	32	15	17	0.03(1:1)	0.75~0.90	81B ₁	122	94	28	0.17	0.50~0.75
81AB ₂	34	16	18	0.03(1:1)	0.75~0.90	81B ₂	155	115	40	0.02	>0.90
81AB ₃	38	28	10	0(3:1)	>0.99	81B ₃	201	0	0	—	—
81AB ₄	10	10	0	—	—	81B ₄	208	0	0	—	—
81AB ₅	22	22	0	—	—	81B ₅	172	0	0	—	—

按照2.5的两对基因抑制互作模型分析,(A×丰3-189)F₂应分离出7种可育基因型和2种不育基因型(图4)。在组合数足够的情况下,F₂兄妹交组合的可能基因型有14种,后代育性表现型有5种。结合其父本株自交后代的育性表现,14种基因型可分为7类(表5)。

比较表4和表5可知,表4中的3种类型在表5均有出现,尤其是该不育类型特有的81AB₃,与表5中的第2类结果相同。说明前述分析客观地反映了该不育类型的遗传方式。但所做的兄妹交组合较少,致使4种类型没有出现。此外,由上述各种育性分离比例可知,两对主效基因独立遗传。育性分离有连续性,提示可能还存在数目不等的修饰基因。

2.7 7603A 的花器性状

7603A的花丝较长,花药短小,黄褐色,多伸出颖外,不开裂或极少开裂。用1%的碘-碘化钾溶液对花粉粒染色后,镜检观察表明,花粉粒为圆形,多数染色浅,少数染色较深。这些方面与T型不育系均有明显区别。

3 结论与讨论

1)由普通小麦品种间杂交后代分离出的7603A在其父母本细胞质中均可出现,属核不育类型。核置换和“人工制保”均未获得保持系。

2)7603A由两对抑制互作的显性非等位基因控制。当显性不育基因MSMS或MSms与隐性抑制基因II或Ii共同存在时,表现可育性状。

表5 兄妹交的理论组合及其父本自交后代的育性表现

类别	兄妹交组合基因型	兄妹交后代		父本株自交后代	
		基因型	可育株:不育株	基因型	可育株:不育株
1	MS-ii × MSMSIi	MS-li	1:1	MSMSI-	3:1
		MS-ii		MSMSii	
2	MSmsii × msmsIi	msmsIi	3:1	msmsI-	可育
		MSmsIi		msmsii	
		msmsii			
		MSmsii			
3	MS-ii × msmsII	MS-li	可育	msmsII	可育
		msmsIi			
	MS-ii × MS-II	MS-Ii	可育	MS-II	可育
		msmsIi		msmsII	
4	MSmsii × msmsii	msmsii	1:1	msmsii	可育
		MSmsii			
	MSMSii × msmsIi	MSmsIi	1:1	msmsI-	可育
		MSmsii		msmsii	
5	MSMSii × MSmsIi	MS-li	1:1	MS-1-	13:3
		MS-ii		msmsI-	
6	MSmsii × MSmsIi	MS-li	5:3	MS-1-	13:3
		msmsIi		msmsI-	
		msmsii		msmsii	
		MS-ii		MS-ii	
7	MSMSii × msmsii	MSmsii	不育	msmsii	可育

3)控制7603A的两对主效基因独立遗传。此外,可能还存在数目不等的修饰基因。BC有5:3, F₂有13:3, 兄妹交有3:1育性分离, 均为该不育类型所特有。

4)7603A的恢复系在普通小麦品种中大量存在。其基因型为msmsII和MSMSII。一次保持系也广泛存在于普通小麦品种之中, 其基因型为msmsii。不育株的基因型有纯合与杂合两种: MSMSii和MSmsii。前者只能通过杂合可育株自交分离获得, 后者在各种杂交后代中均可能出现。纯合不育株与“一次保持系”杂交, 后代可产生100%的不育株, 继续回交则育性分离; 杂合不育株与“一次保持系”杂交, 后代产生1:1育性分离。

5)李树林等在甘兰型油菜、张书芳等在大白菜、胡洪凯等在谷子的研究中, 均发现了两对基因互作的显性核不育, 其遗传方式与本研究相似, 说明这一遗传方式具有普通性。

6)由于某些杂交组合数偏少, 后代分离群体较小, 可能使某些遗传特点没有充分表现, 还有待进一步研究。

致谢: 本文承蒙杨天章教授审阅和指导, 谨致谢忱。

参 考 文 献

- 1 张改生, 杨天章. 山羊草细胞质的1B/1R小麦——黑麦型雄性不育系研究初报. 陕西农业科学, 1987, (5): 1~5
- 2 张改生. S型小麦雄性不育系研究初报. 陕西农业科学, 1986, (5): 4~7

- 3 范 灏. 普通小麦 Prmeipi 细胞质雄性不育性的初步研究. 中国农业科学, 1986, (1), 54~58
- 4 杨天章. 普通小麦种内的一种细胞质变异. 作物学报, 1983, (4), 217~223
- 5 邓景扬, 高忠丽. 小麦显性雄性不育基因的发现和利用. 作物学报, 1980, 6(2), 85~98

Dominant Nuclear Sterile Common Wheat

Zhang Chi

(Agricultural Office of the People's Government of Shaanxi Province, Xian 71004)

Wang Changchun Wang Changxin

*(Agricultural Technological Center of Suburban District of Tongchuan Municipality,
Tongchuan, Shaanxi, 727000)*

Abstract 7603A isolated from the hybrid offsprings among common Wheat cultivars belongs to nuclear sterile type mainly controlled by two pairs of dominant non-allele genes of the independent inheritance. There exists the inter inhibiting effect between two pairs of genes, thus, producing the multi-special fertile isolation percentage. In common wheat cultivars, there are the restoring lines and "temporary maintenance lines". The artificial maintenance lines are invalid. The sterile plants have two kinds of genes——isozygosity and heterozygote. When isozygosity type was crossed with "the temporary maintenance line", a 100% of sterile plants was obtained from the offsprings. When heterozygote type was crossed with "the temporary maintenance line", its generation could produce 1:1 fertile isolations.

Key words nuclear sterile, dominant, gene interaction