

基因性雄不育在杂交种 生产上的应用进展*

岳国臣 王清发

(吉林省甜菜糖业研究所)

摘 要

基因性雄不育 (genic male sterility) 在植物育种上的应用已有许多研究和讨论, 它的贡献在于提供了大量生产杂交种的遗传去雄方法。其应用的领域主要包括杂交种的生产及种间和种内杂交、回交过程中将遗传变异引入作物品种中两个方面。现在已有人提出了许多利用基因性雄不育进行杂交育种的方法, 本文旨在对目前基因性雄不育在杂种生产上的应用进展进行综述。

关键词 基因性雄不育 杂交种生产 基因方法 育性恢复 人工授粉

20 世纪在育种工作中的突出成就之一, 首推杂种优势的利用。利用杂种优势来提高农作物的产量, 是一种极为有效的方法。但除了玉米、大麻等便于人工去雄的雌雄异株或雌雄异花植物以外, 对于人工去雄很难的雌雄同花植物如水稻、高粱、谷子、甜菜和大麦等等。如果没有雄性不育系, 就很难在生产上利用其杂种优势。近年来, 基因性雄不育在杂交种生产上的应用已取得了很大的进展, 本文将从基因方法、细胞遗传方法、育性的短期恢复和人工授粉等四个方面对基因性雄不育在杂交种生产上的应用进展做一讨论。

一、基因方法

基因性雄不育提供了一种生产杂交种的遗传去雄方法, 但应用这种方法不能直接获得母系, 当雄不育 (ms) 由显性基因控制时 (如小麦、胡萝卜、棉花等) 杂交后代只有 50% 为雄不育, 这样就给雄不育的获得和保持带来了困难。基因方法就是一种能被用来产生有助于识别雄不育株的标志表现型的方法。它提供了可以在植株开花前在分离种群中便于除去雄性可育株的机会。这种方法具体包括基因多效性、近亲连锁基因及特殊基因的互作等。

(一) 基因多效性的利用

在辣椒 (Meshram 和 Narkhede, 1982) 和西瓜 (Love 等, 1986) 上雄不育基因的基因多效性作用对其在种苗阶段雄不育的识别很有好处, 它们可以通过辣椒的过营养生长和西瓜具有的光滑叶片性状来识别。Stelly 和 Palmer (1980) 的研究表明大豆的雄不育基因 (msp) 产生了一个改变了的花的形态, 故可以在开花前几天被识别出来, 黄瓜上, 雄性可育株上的雄花较雄性不育株上的雄花早开花 10~14 天。因此雄花的开花时间可作为从母系中除去可育株的标准 (Pradek 和 Vozda, 1975)。

(二) 标志表现型连锁的利用

如果雄不育基因与开花前所表现出的基因相连锁时, 分离系中连锁的性状就可以用来

* 本文承蒙本所育种研究室主任凤桐审阅、谨表谢忱。

作为识别雄不育的标志。在几种作物中已发现了这种连锁。在与种子性状的连锁上, Galinat (1976)提出了玉米 ms_1 基因与白色胚乳基因相连锁, 当白种子雄不育株 ($y\ ms/y\ ms$) 与杂合的黄种子雄性可育株 ($Y\ Ms/y\ ms$) 杂交时, 白色种子只能从大多数雄不育株和少数 (2.5%) 重组雄性可育株 ($y\ Ms/y\ ms$) 的母系中选择, 在花粉脱落之前识别不出来, 因此会产生自育种子和姊妹种子。但这些种子都是白色的, 所以通过纯合的黄种 ($Y\ MS/Y\ MS$) 的杂交即可获得雄不育。在大麦中, Ulrich 和 Eslick (1977) 发现雄不育基因 (msg_{19}) 与干秕胚乳基因 (sex_3) 连锁, Foster (1977) 发现另一雄不育基因 msg_6 与干秕胚乳基因 Sex_1 相连锁。因此在 msg_6, sex_1 , msg_6, sex_1 和 $Msg_6, Sex_1/msg_6, sex_1$ 基因型的植株间杂交, 通过选择干秕的种子即可得到雄不育株。在与幼苗标志的连锁上发现, 向日葵、黄瓜、白菜和番茄的雄不育基因与紫色素基因相连锁 (Sampson 1970, Creight 1983, 等) 番茄的 ms_{36} 基因与毛茸性状 WO 基因相连锁 (Durand, 1981), PMS 突变中的 ms 基因与马铃薯叶片性状连锁 (Woollard 和 Hernandez, 1979), 高粱的 ms_7 基因与短叶片基因 shl 紧密连锁 (Webster, 1977)。在与成熟株性状的连锁上, Stoenescu (1977), 提出了向日葵的 ms_2 基因位于控制小边花性状的 fl 基因附近。黄瓜控制雌雄同株的 m 基因和控制花药室数量的 L 基因与 ms 基因连锁 (Robinson, 1978), Tanksley (1984) 报道了雄不育性基因 ms_{10} 与控制酶 (过氧化物酶) 标志 ($prx-2$) 的等位优势基因的连锁, 但这种连锁的利用要依赖于过氧化物酶鉴定的快慢和难易程度。

(三) 非等位基因的互作

向日葵的 sp 基因 (控制匙形叶) 只在具有 $msms$ 基因型的植株 (雄不育) 中才能表现出来, 这一表现同时被雄性可育株的 MS 基因所掩盖, Kovalik 和 Skaloud (1973) 已对这一互作做了探讨。 $msms\ spsp \times Msmsspsp$ 杂交后代中, 根据匙形叶这一性状在幼苗阶段即可将雄不育识别出来。另外, 玉米上也有通过利用 C_2 基因和控制紫色糊粉性状的 $R-r$ 基因间的互作来识别雄性不育的报道。

(四) 种子性状的利用

在大豆中, 绿胚基因 ($d_1d_1d_2d_2$) 与纯合的黄胚品系 ($D_1D_1D_2D_2$) 杂交, 杂交种均为黄色, 故通过携带雄不育绿胚基因杂交后标志表现型可识别出是否含有雄不育 (Burter 和 Carter, 1983)。这样就为利用雄不育性在品系中的分离来大量生产杂交种提供了保障。

(五) 两雄性不育性基因间的连锁

两雄不育性基因间的紧密连锁的重要性在于它可为后代提供 50% 雄不育综合自身不退化种质, 而无需回交的必要性。这一点同控制性状的等位优势基因与雄不育性基因的连锁相类似, 虽然有 75% 的植株必须从母系中剔除, 但它具有自身不退化的特点, 保持区中无需消除任何植株 (Rao, Devi 和 Arundhati, 1989)。

(六) 几个雄不育性基因的累积

这种方法由 Nieuwhof (1970) 在甘蓝类作物中提出, 因为在可获得几个非等位基因的雄不育性基因的作物中, 即使它们之间不发生连锁, 后代中雄不育还是占多数, 出现可利用的品系是可能的。

(七) 与单生突变基因的连锁

如果发现雄不育性基因与单生突变基因连锁, 就会得到一种无需除去雄性可育, 也无需

对保持特别注意的只生产母系的办法。

许多单生突变体很规则地通过卵子遗传,很少通过花粉遗传,这叫做雄性配子排除者(mge)突变。

因大麦中发现与雄不育性有关联的单生突变的诱导率很高,当与雄不育杂交时,可以获得提供95%~99%雄不育的这样的连锁(Foster和Fothergill,1982,等)。

(八)引入条件致死基因

Daskalov和Mihailov(1983,1985)提出了在辣椒上利用基因性雄不育生产杂交种的一种方法,即向雄不育株引入隐性条件致死基因(l)。利用这种方法可用较少的人力生产较多的杂交种,与其它杂交系统相比是很经济的。

Prochazka和Scholz(1984)报道了在番茄上利用化学处理获得的致死叶绿素突变的表现型正常化的例子。

(九)玉米 ts_2 -sk系统

利用玉米雄花穗种子基因 ts_2 和无穗丝基因sk,Galinat(1976)提出了玉米 ts_2 基因通过雌性小花上雄花穗的产生可提高雌性水平,sk基因通过穗轴上雄蕊的发育提高了雄性水平,所以利用这两个基因即可获得母系。

(十)部分雄不育性

1. 环境敏感性

对于环境敏感性部分雄不育性的增强雄性可育研究很有价值。因为当增进可育的条件与不育所需的条件极不相同,增进可育的条件可用以诱导自交产生大量雄不育种子,同时增进不育性的条件又会提供杂交种。

Nieuwhof和Sawhney(1983)针对大豆、大麦、甘蓝和番茄中一些突变体的表现受温度影响这一特性,提出雄不育要根据所需要的条件种植在相应的环境中,这种情况通过变化光周期有可能控制可育水平(异地生长)。无外界花粉时向日葵雄不育和大豆 ms_4 突变体可以结实(Graybosch和Palmer,1984)这实际上是部分自身不亲合性的一种形式。

2. 各种表现

玉米雄不育主茎上的由 ms_5 、 ms_{11} 和 ms_{14} 控制的雄花穗是不育的,而分蘖上的则是可育的,利用分蘖上的雄花穗花粉自交的植株后代全部不育。据报道,当杂交种子在非分蘖条件下生产时,这些雄不育种子突变体可在分蘖条件下被改进(Albertsen和Phillips,1981)。

3. 部分可育性

小麦由于只带有5%自交(部分可育)的雄不育作为少量自交种子,可以正常使用。它不会影响杂交种的杂种优势。这种情况下的母系可以通过自交突变体获得(Gill和Anand,1970)。

二、细胞遗传方法

细胞遗传方法注重在雄性不育和雄性可育杂交时产生全部雄不育后代。通过使用特殊染色体如外源染色体,复制,异常染色体或假连锁来寻求结论。一般而言,产生为保持基因性雄不育所需的特殊细胞遗传材料很困难,但一经产生,保持却很容易。

(一)平衡三级三体(BTT)

Ramage(1965)首先提出了在大麦中使用 BTTs 来保持基因性雄不育, BTT 被定义为三级三体是建立在标志基因的显性等位基因与易位点紧紧连锁的方式上的, 易位点位于外源染色体上, 隐性等位基因位于两个组成二倍体的常态染色体上, 这种情况中的雄不育基因为标志基因。

1965年和1968年美国农业部和亚利桑那大学分别报道了大麦 BTT 品系(Ramage, 1983), 但这种方法也有不足之处, BTT 保持区中要除去二倍体雄不育, BTTs 很弱, 不能大量生产种子, 当外源染色体断裂时, BTT 品系活力加强, 但又导致了外源染色体花粉的传递率上升, Ramage 和 Scoles(1981)提出了带有 *ms* 基因的 BTT 品系与幼苗致死基因连锁会使 BTT 保持区中二倍体的消除更容易, 利用这种方法产生的雄不育 50% 不能存活。

马铃薯中已认识到了适宜的三级三体, 通过雄配子来传递外源染色体, 形态上与二倍体有很大差异, 这样就为它们生长早期的消除提供了方便(Khush 和 Kick, 1967)。

(二)小麦 XYZ 系统

Driscoll(1972)提出了利用隐性基因控制小麦雄不育的 XYZ 系统。这种方法与大麦三体法(常协恒一郎, 1968)相似。

XYZ 系统中的三个 X、Y、Z 系, 都带有 *msms* 基因, 并分别拥有二、一和零个引入染色体, 引入染色体带有相应的 *Ms* 基因, Y 系中通过花粉传递很少, 常态染色体和引入染色体相互又不成对, 因此不能交换 *ms—Ms* 等位基因。这些系统中, 基础雄不育基因和小麦“Transec”染色体 4A(Driscoll, 1978)或修改了的大麦染色体 4Hm(Islam 和 Driscoll, 1984)适宜作为带有 *Ms* 等位基因的外源染色体使用。

XYZ 系统利用的困难有: 1. Y 系中的引入染色体频繁地通过花粉传递; 2. 外源染色体着丝点分离不当; 3. 因两个外源染色体的不联会 X 系不稳定。Driscoll(1986)试图发现包括低花粉传递率的等臂染色体在内的修改 XYZ 系统, 如果成功的话, 这个系统就为产生全部母系提供了一种新方法。

(三)复制缺失染色体(D_p-D_r)

- 染色体缺失一部分基因而有另一染色体的复制片段, 被称为 D_p-D_r 染色体。它产生的一种方式来自于易位, 常态染色体上的 *ms* 等位基因和 D_p-D_r 染色体上的 *Ms* 基因接近于 D_p-D_r 片段, 因为 D_p-D_r 染色体不能通过花粉传递, 这样的染色体出现于 *Ms* 与互换点接近的易位杂合体自交后代中, 当 *Ms* 基因接近于 D_p-D_r 染色体转效点时, 常态染色体上的 *Ms* 与 *ms* 交换不会发生。

Phillips(1978)提出了玉米利用 5—6b 易位产生带有 D_p-D_r 染色体材料及利用多次分裂基因(Po)产生雄不育的论点, 而 Patterson(1975)也产生了利用玉米 *Ms* 基因和 6—9 个易位的类似的材料。

虽然这个系统为玉米获得母系提供了成功的方法, 但在 D_p-D_r 杂合体中, 纯合的和杂合的雄性可育只能通过雄不育株的杂交来区别, 只有后者对获得母系是有用的。因此, 每次都必须种植从雄不育 $\times D_p-D_r$ 杂合体的一部分杂交种子, 这样才能识别出母系来。

(四)假连锁

假连锁就是位于不同染色体上的两个非等位基因, 由于带有两个与互换点相近的两个

基因的两个染色体间的互换,而表现为连锁基因。

Burnham(1976)阐述了包含两个雄不育基因(ms_1ms_2)在内的假连锁的利用。两个基因的雄性可育杂合体,有一个雄不育基因(ms_1)在常态染色体上,另一个(ms_2)在互换染色体上,当与雄不育杂交时,两雄不育基因($ms_1ms_1ms_2ms_2$)纯合隐性会产生全部雄不育后代。然而,双隐性株($ms_1ms_1ms_2ms_2$)的产生很困难。

Falk等(1982)提出在 ms 基因和反应胚乳或胚性状的基因间创造假连锁,这样的连锁易于在雄不育性分离的品系中在播种前选择出雄不育株。

目前尚无成功利用互换建立良好的 ms 基因连锁的报道。

三、育性的临时恢复

通过化学处理等手段,如果可以将雄性不育的育性临时恢复;那么雄不育就能通过自交产生母系。

Nickerson(1960),Phatak(1966),Kasembe(1967)等在玉米、大麦和番茄上应用赤霉素,Wan等(1983)在水稻上应用白色醇,Yardanow(1983)在番茄上应用含银硝酸盐来处理雄性不育株,均取得良好效果。利用这种方法生产母系简单可靠,同时化学药品对植株所产生的副作用又不是严重问题,因为被处理的植株不用作杂交种生产。

Driscoll(1976)和 Hockett等(1978)提出了一种严格的化学恢复基因性雄不育的方法,由于这种方法为获得母系提供了捷径,当认清雄不育的细胞/生物化学原理时,就会选择出适宜的化学药品来恢复育性,因此开展这方面的研究工作很有前途。

四、人工授粉

功能性雄性不育其不育性是由于不裂的花药引起的,所以通过人工开放花粉将花粉转移到柱头上的自交雄不育是可能的,Roever(1948)在番茄上取得了这一技术的突破,这样雄不育就可以很容易获得,与人工去雄相比较这种方法的劳动量也不大。

五、结 语

自从 1890 年达尔文首先报道植物雄性不育的现象以来,雄性不育系的利用和发展取得了很大的成绩,利用雄性不育,不仅打开了两性花类型植物杂种优势利用的大门,就是对单性花类型植物的杂种优势利用也提供了许多方便。然而,目前基因性雄不育多是自然发生的,或经过诱变成为雄性不育突变体。Duvick(1966)认为所有的植物种类至少含有一个雄性不育核基因,大多数种类要有很多,已发现大麦有多于 25 个 MS 突变体,大多为诱导所产生的(Foster等,1983)。所以基因性雄不育还是很普遍的,要想更好地主动地利用这一方法,就必须加强基因性雄不育的生理生化基础、遗传机制等方面的研究,摆脱大量复杂的无关联因素的影响,提高植物育种潜能。

参 考 文 献

[1]Brim,C. A.,and C. W. Stuber,1973:Application of genetic male sterility to recurrent selection schemes in soybeans. *Crop Sci.* 13,528~530.

[2]Burton,J. W.,1983:A method for production of experimental quantities of hybrid soybean seed. *Crop Sci.* 23,388~390.

[3]Doney,D. L.,and J. C. Theruer,1978:Reciprocal recurrent selection in sugarbeet. *Field Crops Research* 1,173~181.

(以下[4]~[18]从略)