

粳稻细胞质雄性不育系育性稳定性研究概述

张井勇¹, 闫昊¹, 丁孝羊², 赵淑莲³, 赵丽梅^{1*} (1. 吉林省农业科学院大豆研究所, 吉林长春 130031; 2. 吉林农业大学农学院, 吉林长春 130118; 3. 吉林省公主岭市刘房子街道农业技术推广站, 吉林公主岭 136103)

摘要 粳稻细胞质雄性不育系的育性稳定性是其杂种优势利用中不可忽视的问题之一。较为详细地对影响粳稻细胞质雄性不育系育性稳定性的因素, 育性变化的敏感阶段, 育性稳定性研究及鉴定方法, 不育系育性不稳定解决途径 4 个方面进行了综述。

关键词 粳稻; 细胞质雄性不育; 稳定性

中图分类号 S511 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2014)34-12053-03

A Review of Fertility Stability in Cytoplasmic Male Sterility for Japonica

ZHANG Jing-yong¹, YAN Hao¹, DING Xiao-yang², ZHAO Li-mei^{1*} (1. Soybean Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun, Jilin 130031; 2. Agricultural School of Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118)

Abstract The fertility stability in cytoplasmic male sterility for Japonica is a key subject that affect its heterosis utilization. The influence factor of fertility stability in male sterile cytoplasm for Japonica, the sensitive stage of fertility stability, the research and identification method of fertility stability, its solving methods of fertility instability were reviewed.

Key words Japonica; Cytoplasmic male sterility; Fertility stability

不育系的育性稳定性一直是作物杂种优势利用中的关键问题之一, 它决定了一个不育系能否成功应用于育种实践和杂交种生产。在主要作物的杂种优势利用中, 玉米、高粱、水稻等作物中均发现不育系育性不稳定现象^[1-4]。

自 20 世纪 70 年代以来, 我国研究三系杂交水稻和两系杂交水稻相继取得成功, 并率先在世界上种植推广, 实现水稻杂种优势利用由理论向实践的转变。与杂交籼稻育种相比, 杂交粳稻育种发展相对缓慢, 其中不育系的育性稳定性是主要问题之一^[5-8]。

粳稻质核互作雄性不育系的不稳定性主要表现在自交结实上, 不育系自交结实的原因有许多观点, 一部分研究者认为自交结实现象主要是恢复基因的迁入造成的, 即产生同质恢复株或半恢复株的生物学混杂^[9-12]; 江苏省农业科学院等单位的研究发现, 不育系有少量的自交结实, 是由本身的核质结构所决定的, 同时还受气候及内在生理条件的影响而使不育系本身育性发生变化^[5-6, 10, 13-14]。周天理等发现, 不育系原种也能自交结实, 不育系的自交结实与杂种一代中的各类杂株的出现有着密切的关系; 环境对不育系的育性表现有很大影响; 不育系稳定, 其保持系也相对稳定, 不育系不稳定, 其保持系稳定性也较差, 不育系的育性与保持系的育性有关^[5]。陆作楣认为, 水稻雄性不育系自交结实会严重降低 F₁ 的纯度。造成不育系自交结实的原因虽有几种可能: 特殊的环境条件、回复突变、胞质杂交、质核自然适应等, 但这些都不足以导致不育系中出现高比例的自交结实, 生物学混杂及其连锁反应才是导致上述现象的最普遍、最严重的诱发因素^[9]。汤述翥等认为, BT 型杂交粳稻育种方面, 育种家育成

的杂交粳稻组合不少, 但推广应用速度缓慢, 重要原因之一是 BT 型粳稻不育系不育性不如 WA 型不育系稳定, 常常影响制种纯度, 许多种子公司怕承担一定的生产经营风险^[15]。BT 型不育系在杂交粳稻育种和生产应用中主要存在两大问题: 一是自交结实现象, 二是同质恢现象。

也有学者认为^[11], 三系粳稻不育系相对的遗传稳定性, 三系粳稻不育系是核质互作不育类型, 这种类型不易受有性过程的影响, 也不存在质核自然适应, 因而具有相对的遗传稳定性。

1 影响粳稻细胞质雄性不育系育性稳定性的因素

1.1 遗传因素与育性稳定性

张爱国等对粳型不育系育性变化原因进行分析提出, 一是由于微弱恢复基因作用引起, 另一个原因是由于质核的亲性和性引起^[13], 细胞质不育系积基因的作用受到质核异质矛盾和细胞核基因异质矛盾的制约, 当回交世代较高时这些矛盾逐步达到统一时, 育性就逐渐恢复。

1.1.1 不同类型细胞质不育系间育性稳定性存在差异。

水稻三系不育系均属于质核互作雄性不育系, 其不育特性是由特异的质核结构所决定的, 对某一不育系而言, 对其保持或恢复的品种都是确定的; 对某一不育系具有恢复能力的品种, 对另外一类不育系可能具有保持能力。同核异质不育系在育性稳定性上存在明显差异, 细胞核对育性稳定性存在影响^[8-9, 15-16]。汤述翥等通过研究 BT 型、H 型和 LWA 型粳稻同核异质不育系的不育性、可恢复性、开花习性及其异交特性, 发现 BT 不育性最不稳定, 预示了 BT 型不育系在生产应用中存在着潜在风险; HL 型粳稻不育系的不育性较 BT 型稳定, WA 型粳稻不育系的不育性最稳定^[12, 15]。

1.1.2 同种细胞质不育系间育性稳定性。

蒋义明发现, 溲型水稻不育系间在高温条件下花粉败育率和自交结实率存在差异, 有的不育系在高温条件下表现稳定, 有的不育系则出现可育花粉而出现自交结实现象, 说明同种细胞质不同细胞核不育系间育性稳定性存在差异^[17]。

基金项目 国家高技术研究发展计划“863 计划”(2011AA10A105); 国家自然科学基金委项目(31201224, 31301399)。

作者简介 共同第一作者: 张井勇(1979-), 男, 吉林永吉人, 副研究员, 从事大豆杂种优势利用研究; 闫昊(1980-), 男, 吉林四平人, 从事大豆杂种优势利用研究。* 通讯作者, 研究员, 从事大豆杂种优势利用研究。

收稿日期 2014-10-27

1.2 外部环境因素与育性稳定性

1.2.1 环境温度与育性稳定性。对于粳稻不育系育性稳定性与环境温度有关,许多学者进行了一系列环境因素特别是温度对不育系自交结实影响的研究。李铮友 1978 年报道了粳稻科情 3 号 A 在高温下恢复了可育^[18]。该不育系在日平均气温 27~37℃抽穗、开花时,花药开裂散粉正常,自交结实率可达 20%;而在七、八月份日平均温度低于 22℃以下的昆明种植,自交结实率仅有 1/10 000 左右。师常俊等对滇 I 型滇农 1 号 A 进行了多年的异地种植观察,认为温度与该不育系的花药开裂散粉与自交结实有关^[19]。蒋义明研究也发现,滇 I 型粳稻不育系滇寻 1 号 A 是一个典型的温度敏感不育系,其育性转换的主导因子是温度,滇寻 1 号 A 在较高温度地区种植时则表现出育性恢复的现象^[17]。育性转换的临界发育时期为花粉母细胞形成期至双核花粉发育期。育性转换的临界日平均温度为 22.0℃,低于此温度时表现为完全不育,而高于此温度时,在一定范围内可育性随温度增高而增加;对此不育系自交结实后代的观察发现,自交结实后代仍表现为完全不育,亦具有温敏的特性。恢复保持系关系与滇寻 1 号 A 本身完全相同。

林生等报道了三系不育系育性受温度影响,发现高温(日平均温度 36.7℃)使极少数 BT 型不育系秀岭 A 的花药开裂散粉,导致不育度变化,产生自交结实;对自交结实种子在海南鉴定发现,表现全不育的占 88.9%,半不育的占 11.1%^[4]。说明绝大多数自交结实粒是不育的,基本上不影响不育系的纯度,但高温会影响杂交种制种纯度。张爱国研究认为,温度的变化对 BT 型不育系具有一定的影响,高温条件下,散粉株增多,其育性恢复比例也上升^[13]。王才林等对 BT 型六千辛 A 在二次枝梗分化期或花粉母细胞形成期至扬花期给予 36 或 34℃的高温处理,观察到黑染色大花粉粒比例增多及花药肥大有孔裂、散粉现象^[14]。王小虎等研究发现,在花粉母细胞形成期和花粉母细胞减数分裂期进行高温处理($\geq 35^\circ\text{C}$),BT 型粳稻三系不育系武运粳 7 号 A 黑染大花粉率和套袋自交结实率都比对照高^[20-21];同一高温处理与对照比较,黑染大花粉粒所占比例越大,套袋自交结实率越高;高温处理和自然对照都有少量套袋自交结实现象,但自交结实率都非常低。由此可以推断出,黑染大花粉粒所占比例的大小与自交结实率的高低可能存在某种联系。对自交结实粒共 36 株在海南鉴定表现完全不育,不育度比秀岭 A 和六千辛 A 都高。多数研究结果都表明,高温($> 35^\circ\text{C}$)容易使 BT 型不育系的花药开裂、散粉,导致不育度的变化^[22]。

石春林等研究发现,33℃以下的温度对 2 个不育系的结实率无明显影响,此后随温度及持续天数的增加结实率将逐步降低^[23]。郑卓等的研究也表明,开花前 3~8 d 是水稻花粉育性对温度的敏感时期,当日最高气温达 35℃以上时,花粉育性明显降低;开花当天高温是引起结实率降低的主要原因,当开花当天日平均温度高于 31℃时,结实率明显下降^[24]。

全东兴等研究了温度对北方杂交粳稻 BT 型不育系花粉败育特点和育性的影响^[25]。结果表明,17℃低温处理条件下育性稳定,套袋自交结实率与对照非常接近;但是在 35℃高温处理条件下,2 个不育系都表现出染败率大幅度降低,圆败和典败率增加,自交结实率显著降低,花粉败育更彻底。在高温环境条件下,北方 BT 型不育系的花粉败育更彻底,北方杂交粳稻不育系不会因温度的升高而发生散粉可育的现象,花粉败育更彻底。这与前人的研究结果有所不同。说明无论是高温还是低温都没有影响北方杂交粳稻不育系的柱头活力,温度的变化不会对制种产量造成影响。

1.2.2 生长光周期与育性稳定性。突出的例子是水稻,光敏核不育水稻,一般长日条件下不育,短日条件下可育^[26]。目前尚未发表质核互作型粳稻不育系对日照反应如此敏感的相关报道。

1.2.3 环境空气湿度及其他因素。目前空气湿度影响粳稻三系不育系育性稳定性也未见报道。而对于籼稻三系不育系,何冲霄等研究认为,龙特浦 A 自交结实率的高低与花粉黑染率的高低有关,黑染花粉主要来自颖花内的黄花药,而空气湿度增大会影响黄花药散粉,甚至还加速了黄花药的败育进程^[27]。所以较高的湿度会明显降低龙特浦 A 的自交结实率。

1.2.4 田中水温与育性稳定性。水稻孕穗开花期气温低会产生障碍型冷害,有研究者用冷水循环灌溉来鉴定孕穗开花期水稻的耐冷性^[28],但未见粳稻不育系育性与水温相关性的报道。

1.3 机械混杂和生物学混杂与育性稳定性 林生等通过对 BT 秀岭 A 不育性的稳定性分析研究,认为存在同质恢复系,造成 BT 秀岭 A 纯度急剧下降,但不产生不育株;少数的不育株是可育保持系授粉的结果,主要由机械混杂引起^[4]。

在水稻育种生产实践中,机械混杂和生物学混杂不可避免,1983~1984 年,国家种子总站曾委托湖南省贺家山原种场和石门农场,对南方 7 个省 3 个野败型不育系的 31 个原种样品进行田间种植鉴定,结果只有 1 份材料的纯度为 100%,其余样品全有保持系混入其中^[9]。不育系和保持系的植株形态几乎完全相同,生育期又一样,很难在母本行中将混入的保持系除去。不育系中发生保持系的机械混杂,杂交稻中就会产生大量不育株和保持系植株。

陆作楣等认为,就 BT 型不育系来说,由于是配子体不育,杂交稻的可育花粉都有恢复基因^[9]。与恢复系一样,当不育系接受了具恢复基因的花粉后,后代即表现自交结实。这些种子长成植株后,一方面继续自交并发生分离;一方面又散发具有恢复基因的花粉,继续与周围的不育系回交。北方大多数组合父母本的生育期、株高差异较小,故分离的植株不易去除,而且杂株的开花期和不育系接近。所以一旦发生生物学混杂,经过几代繁殖,就会产生各种自交分离植株和连续回交植株。这时不育系群体中就会出现自交结实率和外观均有差异的不同类型,也有几乎同不育系完全相象的“同质恢复系”。

陆作楣提出,水稻雄性不育系自交结实会严重降低 F_1 的纯度^[9]。造成不育系自交结实的原因虽有几种可能:特殊的环境条件、回复突变、胞质杂交、质核自然适应等,但这些都不足以导致不育系中出现高比例的自交结实。生物学混杂及其连锁反应才是导致上述现象的最普遍、最严重的诱发因素。

2 育性稳定性敏感阶段

目前研究表明,影响育性稳定性的敏感阶段主要集中在孕穗开花期,具体时期各个研究结果有一定差异。蒋义明研究提出,滇 I 型粳稻不育系滇寻 1 号 A 其育性转换的主导因子是温度,育性转换的临界发育时期为花粉母细胞形成期至双核花粉发育期^[17]。王才林等研究认为,BT 型六千辛 A 在二次枝梗分化期或花粉母细胞形成期敏感^[14]。

3 育性稳定性的研究及鉴定方法

水稻三系不育系育性稳定性的鉴定方法较多,多数学者主要利用以下手段及途径研究鉴定水稻三系不育系的育性稳定性:①不同地区种植,创造不同光温条件,利用不同地区纬度及海拔差异,创造不同的光温条件,对不育系稳定性进行鉴定^[4,12,20-25]。②同一地区不同时期播种,在同一地区,利用分期播种使不育系育性敏感期处在不同的光温环境下,鉴定其育性稳定性。③人工控制条件进行,主要有温室及气候箱,早期的研究主要在温室内进行,但温室的光温条件很难控制,试验结果精确度差。目前普遍利用的方法是人工气候箱法,此方法能可人工设置不同地光温湿等环境条件,准确、可靠。

4 不育系育性不稳定解决途径

4.1 严格注意原种生产和防杂保存工作

水稻雄性不育系自交结实会严重降低 F_1 的纯度。生物学混杂及其连锁反应才是导致上述现象的最普遍、最严重的诱发因素。提出不育系繁育要遵循“起点要高、防杂要严、数量要大、世代要短、程序要简”的方针^[9]。

4.2 加强多种不育细胞质源的利用研究,解决 BT 型不育系育性不稳定和细胞质单一问题

汤述翥等对通过研究 BT 型、H 型和 LWA 型粳稻同核异质不育系的不育性、可恢复性、开花习性及其异交特性,发现 BT 不育性最不稳定,BT 型、HL 型不育系的异交结实率无显著差异,但明显高于 WA 型不育系^[8,12]。BT 型不育系的可恢复性最好,HL 型不育系次之,WA 型不育系最难恢复。综合分析后提出了用 HL 型不育系部分替代 BT 型不育系的设想。

4.3 同种细胞质内选育稳定的不育系

在对 BT 型粳稻不育系鉴定时,应严格鉴定程序,掌握最适鉴定时期,增加分期播种次数和自交套袋期数,确保投入生产应用的 BT 型粳稻不育系育性安全稳定。已经在生产中应用的 BT 型粳稻不育系在遇到高温天气时,应加强育性监控,以对制种纯度有所预测^[12]。

5 展望

低温对粳稻不育系育性影响研究较少,低温是否会对粳稻不育系育性稳定性产生显著影响,除全东兴做了相关报道

外,还没有详细报道。

高温能引起粳稻不育系产生自交结实现象,但长时期高温条件在自然环境中很少遇见,且特殊条件下造成的不育系的自交结实株多数仍然表现高度不育,其自交结实后代也基本不育,对生产杂交种会造成很大危害^[4,6,10-11]。但杂交种在种植中育性表现不稳定,会给生产造成很大威胁,如杂交种遇到极端环境条件花粉由可育向不育转变,会造成结实降低甚至不结实现象,因此粳稻杂交种的育性稳定性有待于研究。

参考文献

- [1] KIDD H J. The inheritance of restoration of fertility in cytoplasmic male-sterile sorghum. A preliminary report [J]. Sorghum Newsletter, 1961, 4: 47-49.
- [2] DUVICK D N. Inference of morphology and sterility on breeding methodology [M]//KREY K J. Plant breeding. Iowa, Ames: Iowa State University, 1966: 85-138.
- [3] 石明松,邓景扬. 湖北光感核不育水稻的发现、鉴定及其利用途径 [J]. 遗传学报, 1986, 13(2): 107-112.
- [4] 林生,杨振宇,齐德权,等. BT 秀岭 A 不育性的稳定性分析研究 [J]. 杂交水稻, 1987(3): 9-12.
- [5] 周天理,张功宙,黄琪玉,等. 杂交稻混杂原因研究 [J]. 杂交水稻, 1986(1): 40-43.
- [6] 李振宇,吴建利. 我国三系杂交粳稻育种研究的现状与展望 [J]. 杂交水稻, 1991(S1): 13-16.
- [7] 潘润森,毛大梅,陈志伟,等. 杂交水稻三系不育系选育的实践与思考 [J]. 杂交水稻, 2005, 20(5): 6-9.
- [8] 汤述翥,张宏根,梁国华,等. 三系杂交粳稻发展缓慢的原因及对策 [J]. 杂交水稻, 2008, 23(1): 1-5.
- [9] 陆作楣. 水稻雄性不育系自交结实问题的探讨 [J]. 南京农业大学学报, 1989, 12(2): 6-11.
- [10] 陆作楣. 杂交水稻良种繁育体系的研究 [M]//北方杂交粳稻育种研究. 北京:中国农业出版社, 1999: 227-231.
- [11] 刘学军,刘瑞符,马忠友,等. 粳型三系不育系混杂退化原因及对策探讨 [M]//北方杂交粳稻育种研究. 北京:中国农业出版社, 1999: 231-236.
- [12] 汤述翥,孙叶,张宏根. 同核异质粳稻不育系特性比较 [J]. 中国水稻科学, 2005, 19(6): 521-526.
- [13] 张爱国. 粳型不育系育性变化原因的分析 [J]. 安徽农业科学, 1988(2): 7-10.
- [14] 王才林,汤玉庚,刘云松,等. BT 型粳稻不育系六千辛 A 育性稳定性的初步研究 [J]. 江苏农业科学, 1989(7): 1-4.
- [15] 汤述翥,张宏根,朱正斌,等. 红莲型不育细胞质应用于粳稻杂种优势的思考与初探 [J]. 西南农业学报, 2009, 22(4): 1158-1164.
- [16] 黄荣华,杨仁崔,梁康廷. 龙特浦同核异质不育系的育性比较 [J]. 福建农业大学学报, 2000, 29(3): 277-280.
- [17] 蒋义明. 高温对滇型杂交稻雄性不育系育性的影响 [J]. 云南农业大学学报, 1988, 3(2): 99-107.
- [18] 李铮友. 从分析矛盾入手探讨水稻杂优理论遗传育种 [J]. 遗传育种, 1978(3): 5-6.
- [19] 师常俊,纳信真,李伟华. 滇型“滇农 1 号”不育系的育性研究 [J]. 云南农业大学学报, 1987, 2(1): 101-104.
- [20] 王小虎,王建军,端木银照. 高温对武运梗 7 号 A 育性稳定性的影响 [J]. 江苏农业科学, 2009(1): 78-80.
- [21] 王小虎,苏月红,王雪刚. 高温胁迫对武运梗 7 号 A 育性稳定性的影响研究 [J]. 中国稻米, 2011, 17(1): 28-31.
- [22] 杜士云,王守海,李成奎,等. 温度对三系 BT 型粳稻不育系育性的影响 [J]. 安徽农业科学, 2003, 31(3): 343-344.
- [23] 石春林,金之庆,郑建初,等. 减数分裂期高温对水稻颖花结实率影响的定量分析 [J]. 作物学报, 2008, 34(4): 627-632.
- [24] 郑卓,邓贤兰,曾建军,等. 抽穗扬花期温度对红米花粉育性结实率及其粒重的影响 [J]. 安徽农业科学, 2008(2): 481-482.
- [25] 全东兴,周长春,侯立刚. 开花期温度对北方杂交粳稻 BT 型不育系花粉败育及育性的影响 [J]. 湖北农业科学, 2011, 50(1): 30-32.
- [26] 袁隆平. 选育水稻光、温敏核不育系的技术策略 [J]. 杂交水稻, 1992(1): 1-4.
- [27] 何冲霄,姚立生,孙明法. 龙特浦 A 自交结实特性与穗期空气湿度的相关研究 [J]. 杂交水稻, 2000, 15(6): 37-38.
- [28] 戴陆园,叶昌荣,余琼琼,等. 水稻耐冷性研究: ix 稻冷害类型及耐冷性鉴定评价方法概述 [J]. 西南农业大学学报, 2002, 15(1): 41-45.