

• 学术讨论 •

陆地棉洞 A 核雄性不育系及其 MB 保持系的遗传模式讨论

张天真

(南京农业大学农学系, 南京 210095)

摘要 本文论述了陆地棉洞 A 核雄性不育系遗传的不同解释。根据洞 A 核雄性不育系以及它的不育保持系 MB 的遗传研究结果, 证明洞 A 核雄性不育系受 1 对隐性核不育基因控制的结论是正确的, 并提出了它的不育保持系 MB 的遗传本质。

关键词 陆地棉, 洞 A 核雄性不育, 遗传

A Discussion on the Inheritance of Dong-A Genetic Male Sterility and Its Fertility-maintaining Line(MB) in Upland Cotton

Zhang Tianzhen

(Department of Agronomy, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095)

陆地棉 (*Gossypium hirsutum* L.) 洞 A 核雄性不育系 (以下简称为洞 A 不育系) 是四川省仪陇县棉花原种场于 1972 年在洞庭 1 号品种内发现的 1 株天然突变材料^[2]。经四川省棉花雄性不育杂种优势利用协作组研究确认是 1 个天然突变材料。他们先后用该不育系或者它的衍生不育系作母本选配了川杂 1 号、2 号、3 号、4 号等杂交种, 并在四川省大面积推广^[6,11]。自洞 A 不育系发现以来, 对其雄性不育性的研究已有较多报道。遗传研究证明, 洞 A 不育性是由 1 对隐性基因控制的^[9]。用 262 个不同类型的陆地棉品种与洞 A 原始不育株及其衍生不育系杂交, F₁ 绝大多数是可育的; F₂ 群体中, 可育株与不育株的分离比例符合 3:1。为此, 黄观武等建议用 *msc₁* 作为洞 A 的基因符号^[10]。随后作者的研究也证明洞 A 不育系确是由 1 对隐性不育基因控制的, 它与国外的陆地棉不育基因是非等位的, 因此把它再次定名为 *ms₁₄*^[1,8]。

1 洞 A 不育系遗传新假说的提出

四川省农科院棉花研究所从 (洞 A × No.5014) F₅ 的散粉不育株中, 自交得到 19 个棉铃, 并获得一些自交种子。由自交种子长出 39 株棉株。在这些棉株上自交 1434 朵花, 其自交成铃率为 6.76%。对自交成铃率高的个体进一步培育、选择, 1987 年育成散粉指数达 76% 的系 (MB)^[12]。以洞 A 不育系作母本, MB 作父本, 杂中一代(MA)的不育株率接近 100%, 其育性同母本一样, 一般的陆地棉常规品种均可使之恢复雄性可育。为此, 黄观武等^[12] 提出了棉花核雄性不育“二级”繁殖、制种模式图。

王培田提出了棉花洞 A 不育系遗传的新假说^[1], 其根据是: (1) 有性杂交后代育性分离的数据不符合 1 对基因的规律; (2) 环境条件对花粉的育性和散粉指数有显著影响。这些现象启示, 还有一些尚待深入研究的修饰基因; (3) 黄观武^[12] 设计的繁殖和制种程序与甘蓝型油菜、大白菜及谷子的显性核不育体系的繁殖和制种程序非常类似。他认为, 洞 A 不育系像甘蓝型油菜、大白菜、谷子、水稻的显性核不育系那样, 受 2 对核基因互作控制。但是, 从我们对洞 A 不育系的遗传研究结果来看, 洞 A 不育系的遗传更符合 1 对隐性基因的遗传模式。

2 洞 A 不育系的遗传

我们从 1987 年起对这一不育系的遗传进行了系统的理论研究。首先用洞 A 衍生不育系 473A 为材料, 研究洞 A 不育性的遗传。1987—1990 年期间, 共分析了 29 个 F_2 群体 (表 1), 它们都表现出 1 对隐性基因控制的 3:1 的分离 (张天真, 1991, 博士研究生论文)。1990 年, 除了继续用 473A 与不同品种 (系) 杂交外, 又用洞 A 不育系作母本着重与前人试验中出现异常的一些品种杂交, 1991、1992 年重复观察 F_2 的分离 (表 1—4)。2 年的试验结果再次证明, 洞 A 以及它的衍生不育系确实是由 1 对隐性基因控制的⁽³⁾。在我们试验中, 即使洞 A 不育系与前人试验中出现异常的一些品种杂交的 F_2 群体也都符合 1 对隐性基因的遗传模式 (表 2—4)。(洞 A × 枝 6072) 组合 1991 年符合 3:1 的分离, 1992 年在 0.05% 概率水准下偏离 3:1 的分离, 但是综合 3 次不同年份的试验结果表明, 它们仍然符合 3:1 的分离 ($n=426$, $\chi^2=0.2003$, $P=0.50-0.75$), 不符合 13:3 基因互作遗传模式 ($n=426$, $\chi^2=7.2058$, $P<0.01$)。为此, 我们认为, 前人试验结果偏离 3:1 的比值是由于试验误差所致。

表 1 洞 A 不育系遗传分析

年 份	群体数	F_2 样本数	可育株数	不育株数	卡方值	概 率
1987—1990	29	2289	1695	594	1.0521	0.25—0.50
1991	20	2137	1589	548	0.4382	0.50—0.75
1992	5	664	486	178	1.0622	0.25—0.50
总 计	54	5090	3770	1320	2.3146	0.10—0.25
异质性检验					0.2379	0.75—0.90

表 2 1977—1979 年¹⁾ 洞 A 不育系的遗传分析

组 合	可育株	不育株	卡方值	概 率
(洞 A × 多桃棉) F_2	67	9	6.3333	<0.05
(洞 A × 斯 7A) F_2	163	25	13.1134	<0.01
(洞 A × 枝 6072) F_2	126	22	9.6828	<0.01
(洞 A × 鄂棉 9 号) F_2	345	54	27.3692	<0.01
(洞 A × 陕 711) F_2	37	26	8.0444	<0.01
(洞 A × C3210) F_2	120	11	18.5333	<0.01
(洞 A × 冀邯 3 号) F_2	251	55	7.6862	<0.01
(洞 A × 临清 1526) F_2	49	5	6.3208	<0.05

1) 该表数据引自四川省雄性不育杂种优势研究利用协作组编《棉花“洞 A”雄性不育一系两用及杂种优势利用研究报告》, 1980 的资料, 未正式出版。

3 MB 核不育保持系的遗传机理研究

3.1 MB 的育性表现

如果洞 A 不育系的遗传规律符合 2 对基因互作的假说, 那么洞 A 的基因型应为 $M_sM_s r f f f$, MB 则应是双隐性 $m s m s r f r f$ 的保持系⁽¹⁾。由于 MB 不存在不育基因, 因此, 它应该和前述的 4 种作物那样表现为稳定的雄性可育。实际观察表明, MB 即使在四川散粉水平也不及正常的品种, 并且有大约一半的花粉粒是畸型不育的。很明显, 它不可能是双隐性的保持系。另外, 由四川省棉花研究所提供的 MB 系, 1990 年, 在南京的气候条件下均表现为完全不散粉。除花药外, MB 的花器结构与洞 A 可育株正常花无异。无论是拴花自交或用之作父本与其它品种杂交, 均不能成铃。用手捻破花药, 无花粉散出。整个夏季都无可育花出现。和种在相邻的 MA 系、洞 A 不育系的育性一样, 表现为完全不育。

1991 年, 又由上述单位提供种子种在本校遗传圃中。7 月上、中旬 MB 的育性很低, 可育株仅为 4.5%。7 月

下旬以后, 其育性较为稳定, 可育花与不育花表现出了连续性分离, 散粉花药率变幅为 0—100%, 以 0 者居多, 散粉指数仅为 9.09%, 散粉株率为 20.5。散粉株自交或作父本杂交均能成铃, 但成铃率低。另外, MB 系 1991 年在江苏省农科院经作所观察到的结果和我们的类似, 表现为连续性地分离⁽⁴⁾。

1990—1991 年, MB 在湖北武昌均表现不育, 不能自交成铃⁽⁵⁾。此外, 它在河南省太康县也表现为完全不育(郭小平, 私人通讯)。不同的年份、不同的地区, MB 系的育性表现差异很大, 但均不及正常的棉花品种, 说明它很可能仍带有 ms_{14} 隐性核不育基因。

3.2 MB 系小孢子发育的细胞学观察

用常规的石蜡切片法观察了 MB 群体中的正常可育株、部分可育株和完全不育株不同发育阶段小孢子发育情况。细胞学观察表明, MB 表现出 473A 不育系特有的畸型发育特征, 表现在花粉母细胞的胞质融合、个别花粉母细胞的芽式增殖、减数分裂过程中染色体的异常行为, 以及胞质分裂异常比较严重⁽⁷⁾。单核早期小孢子的败育严重。

与 473A 相比较, MB 花粉败育时期向后移。在单核期到双核期都可观察到花粉败育现象, 并且 MB 系部分小孢子能够正常发育, 直到形成成熟的花粉粒。因此, 从本研究的结果来看, MB 带有雄性不育基因, 很可能是一个部分不育系⁽⁴⁾。

表 3 1991 年洞 A 不育系的遗传分析

组 合	可育株	不育株	卡方值	概 率
(洞 A × 多桃棉) F_2	105	39	0.2351	0.50—0.75
(洞 A × 斯 7A) F_2	93	29	0.0437	0.75—0.90
(洞 A × 枝 6072) F_2	116	38	0	>0.90
(洞 A × 鄂棉 9 号) F_2	74	19	0.8065	0.25—0.50
(洞 A × 陕 711) F_2	27	8	0.0005	>0.90
(洞 A × C3210) F_2	129	31	2.4083	0.10—0.25
(洞 A × 冀邯 3 号) F_2	109	33	0.1502	0.50—0.75
(洞 A × 临清 1526) F_2	32	16	1.3611	0.10—0.25

表 4 1992 年洞 A 不育系的遗传分析

组 合	可育株	不育株	卡方值	概 率
(洞 A × 多桃棉) F_2	130	49	0.4109	0.50—0.75
(洞 A × 斯 7A) F_2				
(洞 A × 枝 6072) F_2	82	42	4.7419	<0.05
(洞 A × 鄂棉 9 号) F_2	109	38	0.0204	0.75—0.90
(洞 A × 陕 711) F_2	101	35	0.0098	>0.90
(洞 A × C3210) F_2				
(洞 A × 冀邯 3 号) F_2				
(洞 A × 临清 1526) F_2	64	14	1.7094	0.10—0.25

3.3 MB 的遗传研究

选用陆地棉遗传标准系 TM-1 分别与 MB、洞 A 以及它的衍生不育系杂交, 以研究 MB 的遗传。(MB × TM-1) F_1 与常规品种一样, 正常散粉, 育性正常, 个体间散粉亦无明显差异。 F_2 群体的散粉表现出了连续变异, 但主要集中表现为正常可育和不育, 中间型个体较少, 仅占 10.4%, 群体散粉指数为 58.68%, 高于 MB, 而低于 TM-1, 近似于中亲值。鉴于中间型出现的频率明显低于 2 个极端型的频率, 而 MB 又来源于洞 A 不育系杂种后代的不育株, 其遗传背景仍然带有 ms_{14} 核雄性不育基因, 可以认为 MB 的遗传可能是由 ms_{14} 主基因和它的修饰基因共同控制的⁽⁴⁾。如果把大于和等于 2 级散粉等级的植株视为可育株, 小于 2 级的视不育株, 则

(MB×TM-1) F₂ 群体完全符合 3:1 的分离 ($n=334$, $X^2_c=0.0639$, $P=0.75-0.90$)⁽⁴⁾。

(洞 A×TM-1) F₁ 群体表现为全部可育, F₂ 可育与不育株的分离比例为 3:1 ($n=177$, $X^2_c=0.0471$, $P=0.75-0.90$)。整个 F₂ 群体中无中间型出现。根据 (洞 A×TM-1)F₂ 和 (MB×TM-1)F₂ 2 个分离群体的育性表现证明了 (MB×TM-1)F₂ 群体中的修饰基因完全来自 MB, 而非 TM-1⁽⁴⁾。

3.4 MB 系的遗传本质

根据本研究, 我们认为棉花洞 A 不育保持系 MB 自身是一个部分不育系, 它带有洞 A 不育基因 ms_{14} 。MB 及其杂种 F₂ 的散粉性状均表现为连续性分离, 且亲本型出现的频率较高, 表明 MB 可能带有一些呈数量性状遗传的 ms_{14} 的修饰基因⁽⁴⁾。

根据多基因假说的遗传学原理, 我们假定⁽⁴⁾, MB 中每一个 ms_{14} 的修饰基因效应是等效的和可加的, 当某个体内该类修饰基因的总数为 n 个时, 则其基因型可表示为 $ms_{14}ms_{14}a_1a_1a_2a_2\cdots a_n a_n$ 。若以 ΔPE 表示任一正效基因的散粉效应, 则上述基因型的总效应为

$$PE_{MB} = n \times \Delta PE$$

当 n 增大时, PE_{MB} 亦会提高; 当 PE_{MB} 提高至某一临界值时, ms_{14} 的基因效应可能会被完全修饰, 即表现为正常散粉, 小于或接近临界值时, 则表现为完全不育或部分不育。由于个体间这些修饰基因的数目不等, 因而群体内个体间的散粉性状也就出现了分离。

洞 A 不育系与 MB 杂交 F₁ 代称为 MA。如果洞 A 不育系中不存在 ms_{14} 的修饰基因, 那么, MA 的散粉效应可表示为:

$$PE_{MA} = 1/2n \times \Delta PE \quad PE_{MA} = 1/2PE_{MB}$$

由于 PE_{MA} 仅为 PE_{MB} 的一半, 所以 MA 表现出较高度度的不育或完全不育。同时还可以看出, MA 的育性与 MB 的散粉能力密切相关, MB 的散粉指数高, MA 的育性也会相应提高。因此, 不能单纯强调提高 MB 的散粉指数, 而应根据不同环境条件下 MA 的育性表现, 来确定 MB 散粉指数的适宜范围。

四川省农科院棉花研究所从 1990—1992 年分别用组合 I (洞 A×MB) 的 6 个世代和组合 II (抗 A1×MB) 的 10 个世代 (含双亲), 以数量遗传学的方法来研究 MB 育性保持的遗传机理。两年的研究表明, MB 系仍然带有隐性核不育基因, 并且在不育类植株的散粉性状中, 不仅含有加性效应, 而且还存在显性效应和加性×显性的互作效应。其中加性和互作效应起增效作用, 而显性效应起减效作用。这进一步证实了我们的试验结果, 即 MB 系不太可能是基因型为 $msmsrfrf$ 的双隐性保持系。

参 考 文 献

- (1) 王培田, 1992. 遗传, 14 (1): 41—42.
- (2) 四川省南充地区农业科学研究所, 1978. 农业科技通讯, (2): 19—21.
- (3) 冯义军等, 1993. 北京农业大学学报, 19(增刊): 76—79.
- (4) 冯义军等, 1995. 南京农业大学学报, 18(1): 1—4.
- (5) 刘金兰等, 1994. 棉花学报, 6 (1): 16—22.
- (6) 张天真, 1989. 种子, (1): 1—5.
- (7) 张天真, 潘家驹, 1991. 南京农业大学学报, 14 (3): 7—11.
- (8) 张天真等, 1992. 棉花学报, 4 (1): 1—8.
- (9) 黄观武等, 1981. 中国农业科学, 14 (1): 5—11.
- (10) 黄观武等, 1982. 四川农业科技, (2): 1—4.
- (11) 黄观武等, 1988. 西南农业学报, 1 (1): 23—30.
- (12) 黄观武等, 1989. 中国农业科学, 22 (4): 17—21.

本文于 1994 年 4 月 5 日收到。