

• 学术讨论 •

论大白菜及其近缘芸薹属作物核不育材料的育性遗传兼基因互作的抑制效应

王谋强

(贵州省农业科学院园艺研究所, 贵阳 550006)

摘要 根据大白菜及其近缘芸薹属作物核不育材料育成的纯合两型系和杂合两型系可育株间互交 F_1 可育株自交, 其子代可能出现无育性分离情况或者产生 13(可育株):3(不育株)两种表型的育性比资料, 认为前者宜用复等位基因假说解释, 而后者用抑制作用解释为妥。抑制作用的内涵有两种可能, 一是由一对决定育性表现的育性基因与另一对不决定育性表现的抑制基因互作表现抑制作用, 即抑制作用假说; 二是由性质相同、作用相反且可育基因起上位作用的两对育性基因彼此互作产生抑制效应, 权称之为上位抑制假说解释其育性遗传现象。

关键词 大白菜及其近缘作物, 核不育, 遗传, 复等位基因假说, 抑制作用假说, 上位抑制假说。

中图分类号 Q943, S634.1

A Discussion on Fertility Inheritance of Genic Male Sterile Materials in Heading Chinese Cabbage-pe-tsai and Related Crops and Simultaneous Inhibiting Effect in Interaction of Genes

WANG Mouqiang

(Institute of Horticulture, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang 550006)

Abstract The heading Chinese cabbage-pe-tsai and related crops genic male sterile materials can breed up homozygous two-type line and heterozygous two-type line, intercrossing between fertile plants of this two lines, its F_1 fertile plant selfed, generation show two possibilities, one is being without fertility segregation, another is fertility segregation rate of 13 (fertile):3 (sterile). According literature above, it's considered that the former is proper to be interpreted by means of multiple alleles hypothesis, and the fertility heredity of the latter is appropriate to be interpreted using inhibition. The implecation of the inhibition has two possibilities, one is that a pair of fertility genes controlling fertility and another pair of inhibition genes not controlling fertility interact showing inhibition, i.e., inhibiting effect hypothesis, and the other is that two pairs of fertility genes with identical property and contrary action and its fertile genes acting epistatically interact demonstrating inhibiting effect. It was temporarily here defined as epistatic inhibition hypothesis interpreting its fertility inheritance phenomenon.

Key words Heading Chinese cabbage-pe-tsai and related crops, Genic male sterile material, Fertility inheritance, Multiple alleles hypothesis, Inhibiting effect hypothesis, Epistatic inhibition hypothesis

在遗传学上, 两对基因独立遗传下的抑制效应这一基因互作形式, 一般定义为:“在两对独立遗传基因中, 其中一对显性基因本身并不控制性状的表现, 但对另一对基因的表现有抑制作用, 这种现象称为抑制作用”, 用它来

解释在两对基因互作下所出现的其分离比率为 13:3 的两种表型情形, 而解释 12:3:1 和 9:3:4 这 3 种表型, 则用显性上位和隐性上位^[1]。在大白菜及其近缘芸薹属作物中, 只出现可育株与不育株两种表型的核不育材料的育性比有 13:3 情况, 显然套用抑制作用解释较为符合遗传学原理, 若按上述理论, 这个显性抑制基因在育种学上可视为育性恢复基因; 然而, 这类核不育材料的育性遗传解释有两点存疑, 一是为什么目前存在显性上位^[2,3]、隐性上位^[4]、抑制作用^[5,6]、复等位基因^[7]等多种假说? 二是在抑制作用假说成立的情况下, 抑制基因不决定育性性状表现起抑制作用, 若这一对抑制基因控制育性表现, 是否亦产生 13:3 的抑制效应呢? 为此, 笔者将核不育材料的育性遗传假说观点和基因互作的抑制效应见解分述于后, 期待争鸣达成共识, 使解释吻合遗传学理论, 表达贴近遗传本质。

1 资 料

自李树林等人(1985)在甘蓝型油菜上创立了核不育三系配套制种模式和张书芳等人(1990)首先在大白菜上实现核不育三系配套后, 在我国的大白菜及其近缘芸薹属作物上掀起了核不育三系选育及应用热潮, 关于核不育材料育性遗传机制的研究报道甚多, 其育性遗传假说及表达方式归纳如下。

1.1 显性上位假说 (简称“显上说”)

核不育材料的育性表现与两个基因座有关, 认为育性表现受一对显性不育基因和另一对显性上位可育基因互作控制。李树林等人(1990)^[8]用 $Ms-ms$ 示显性不育基因与等位隐性可育基因, $Rf-rf$ 示显性上位可育基因与等位隐性可育基因, Rf 起上位作用可阻止 Ms 表达而恢复可育; 张书芳等人(1990)将前者令为 $Sp-sp$, 后者令为 $Ms-ms$ 。

1.2 隐性上位假说 (简称“隐上说”)

该假说由陈凤祥等人(1993)在甘蓝型油菜上提出, 认为核不育材料的育性表现与 3 个基因座有关, 其育性表现受两对隐性重叠不育基因和一对隐性上位可育基因互作控制, $a1, a2-A1, A2$ 示隐性重叠不育基因与等位显性重叠可育基因, $b-B$ 示隐性上位可育基因与显性可育基因, 纯合隐性上位可育基因 bb 对纯合双隐性不育基因 $a1a1a2a2$ 起上位作用而恢复可育。

1.3 抑制作用假说 (简称“抑因说”)

魏毓棠等人(1992)在大白菜上认为育性表现受两对显性主效基因和一系列微效修饰基因共同控制; 主效基因用 $Ms-ms$ (示不育-可育), $I-i$ (示抑制-正常) 表示。董振生等人(1995)在白菜型油菜上认为育性表现受一对育性基因和另一对抑制基因互作控制; 其表达沿用李树林等人曾用的符号, 即 $Ms-ms$ 表示前者, $Rf-rf$ 表示后者。

1.4 复等位基因假说 (简称“复因说”)

该假说由马尚耀等人(1990)在谷子(粟)上提出, 刘定富(1992)将原基因符号 Ms^A, Ms^h, Ms^N 分别改为 Msf, Ms, ms , 通用于解释植物核不育的遗传现象。认为育性只与一个基因座有关, 在这个基因座中存在一系列复等位基因, 至少有 Msf, Ms, ms 3 个等位基因, 其中 Ms 为不育基因, Msf, ms 为可育基因, 其显隐关系表现为 $Msf > Ms > ms$ 。

2 观 点

在大白菜及其近缘芸薹属作物核不育材料的育性表现上, 目前的若干资料表明了如下共同事实的存在。一是只有稳定的全可育株和全不育株这两种表型, 无其它育性表型(如高不育株、半不育株、低不育株); 二是核不育材料可以育成兄妹交育性比均为 1(可):1(不)的纯合两型系和杂合两型系, 前者可育株自交出现 3(可):1(不)育性比, 后者可育株自交无育性分离, 杂合两型系可育株(或自交后代)与纯合两型系不育株测交其子代出现 100%不育株。三是纯合两型系与杂合两型系可育株互交, F_1 育性比为 1(可):1(不), 并将 F_1 可育株自交, F_2 可能出现两种情形, 一是无育性分离现象, 可能育性只与一个基因座(位点)有关, 可用“复因说”解释, 方智远

等人(1997)⁽⁹⁾报道的甘蓝核不育材料的育性遗传可能属此种情形。二是产生 13(可):3(不)两种表型的育性比, 这可能与两个或 3 个基因座有关, 在李树林等人(1990)和陈凤祥等人(1993)的甘蓝型油菜不同核不育材料的研究报告中, 以及董振生等人(1993)在白菜型油菜上和冯辉等人(1993)⁽¹⁰⁾在大白菜上的研究报告中均有 13(可):3(不)推测或试验, 显而易见, 这一情形套用遗传学上的抑制作用理论来解释是符合情理的, 笔者认为以抑制作用假说为宜, 即令核不育材料的育性表现只与两个基因座有关, 并受一对育性基因和另一对不决定育性表现的抑制基因互作控制, M_s-ms 示显性不育基因与等位隐性可育基因, $I-i$ 示显性抑制基因与等位隐性抑制基因, 其遗传模式同魏毓棠等人(1992)的表达。

3 见 解

若将“抑因说”下的育性基因 M_s-ms 和抑制基因 $I-i$ 都更换成另外的两对育性基因 $M_{sa}-ms_a$ 和 $M_{sb}-ms_b$ 表示, $M_{sa}-ms_a$ 示显性不育基因与等位隐性上位可育基因, $M_{sb}-ms_b$ 示显性上位可育基因与等位隐性不育基因, 根据遗传学上的基本理论, M_{sa} 能遮盖 ms_a 的表达, 纯合的 $ms_a ms_a$ 对 M_{sb} 和 ms_b 起上位作用而恢复可育, M_{sb} 能遮盖 ms_b 的表达, 并对 M_{sa} 起上位作用而恢复可育, 由此推出: 可育株的基因型为 $ms_a ms_a$ 和 $M_{sa} M_{sb}$, 不育株的基因型为 $M_{sa} ms_b ms_b$, 这一构思权称为上位抑制假说(简称“上抑说”)。

当 $a = b = 1$ 时, 意即育性由两对基因控制, 这两对基因可为“抑因说”下的 M_s-ms 和 $I-i$, 也可为“上抑说”下的 $M_{s_1}-ms_1$ 和 $M_{s_2}-ms_2$, 此时“二说”下的育性比及模式完全吻合, 只存基因属性差异(图 1)

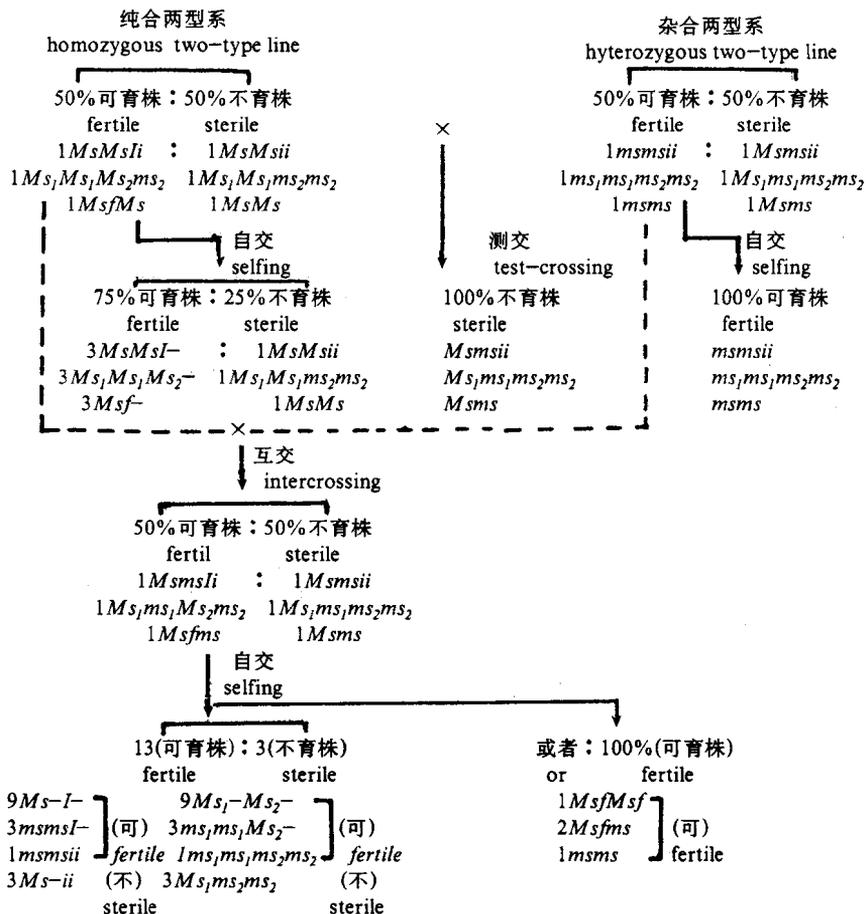


图 1 “抑因说”和“上抑说”下双基因与“复因说”下单基因核不育的遗传模式比较

若育性受 3 对基因控制且其中两对表现重叠作用, 则有 $a=2, b=1$ 或者 $a=1, b=2$ 两种可能, 前者在“抑因说”和“上抑说”下仍有相同的育性比和模式, 唯有二者的基因属性不同; 后者用“抑因说”不能解释, 而用“上抑说”可圆满解释, 如陈凤祥等人(1993, 1996)^[4, 11] 报道的 9012A 育性遗传即属此种情形, 现用“上抑说”试释如下:

令 Ms_1-ms_1 示显性不育基因与等位隐性上位可育基因, Ms_2, Ms_3-ms_2, ms_3 示显性上位重叠可育基因与相应等位隐性重叠不育基因, 则不育株的基因型为 $Ms_1-ms_2ms_2ms_3ms_3$, 可育株基因型为 Ms_2 (或 Ms_3) 和 $ms_1ms_1ms_2ms_2ms_3ms_3$, 其不同基因型的个体在各种交配下的育性比分别为: 纯合两型系 $Ms_1Ms_1ms_2ms_2ms_3ms_3$ (不) $\times Ms_1Ms_1Ms_2ms_2ms_3ms_3$ (或 $Ms_1Ms_1ms_2ms_2Ms_3ms_3$) (可) 和杂合两型系 $Ms_1ms_1ms_2ms_2ms_3ms_3$ (不) $\times ms_1ms_1ms_2ms_2ms_3ms_3$ (可) 兄妹交其育性比均为 1 (可): 1 (不); $Ms_1Ms_1ms_2ms_2ms_3ms_3$ (不) $\times ms_1ms_1ms_2ms_2ms_3ms_3$ (可) 测交产生核基因互作不育系 100% $Ms_1ms_1ms_2ms_2ms_3ms_3$ (不); 三隐性纯合体 $ms_1ms_1ms_2ms_2ms_3ms_3$ (可) 自交产生 100% $ms_1ms_1ms_2ms_2ms_3ms_3$ (可) (临保系); 单基因杂合体 $Ms_1Ms_1Ms_2ms_2ms_3ms_3$ (或 $Ms_1Ms_1ms_2ms_2Ms_3ms_3$) (可) 自交产生 3 (可): 1 (不); 双基因杂合体 $Ms_1ms_1Ms_2ms_2ms_3ms_3$ (或 $Ms_1ms_1ms_2ms_2Ms_3ms_3$) (可) 自交产生 13 (可): 3 (不); 双基因杂合体 $Ms_1Ms_1Ms_2ms_2Ms_3ms_3$ (可) 自交产生 15 (可): 1 (不); 三基因杂合体 $Ms_1ms_1Ms_2ms_2Ms_3ms_3$ (可) 自交产生 61 (可): 3 (不)。

“上抑说”认为核不育材料内含性质相同, 作用相反且可育基因起上位作用的育性基因彼此互作产生 13(可): 3(不)的抑制效应, 在育种学上可将 Msb 视为 Msa 的恢复基因, $msamsa$ 则视为 $msbmsb$ 的恢复基因, 可育基因的上位性可能是生物繁衍后代, 保存种性的一种本能。在根据表型推断基因型的经典遗传学中, 难于裁决“上抑说”和“抑因说”下的基因属性, 可能只存一种, 或许兼而有之, 从能解释 9012A 的情况看, “上抑说”下的基因属性可能存在。因此认为“上抑说”可与“抑因说”和“复因说”并立, 对解释不同核不育的遗传现象和开展相关应用研究都具有一定的促进作用。假设“上抑说”成立, 则经典遗传学中的抑制作用定义值得推敲再审。

参 考 文 献

- 1 沈德绪, 林伯年. 园艺植物遗传学. 北京: 农业出版社, 1985, 81~86
- 2 李树林, 钱玉秀, 吴志华. 甘蓝型油菜细胞核雄性不育性的遗传规律探讨及其应用. 上海农业学报, 1985, 1(2): 1~12
- 3 张书芳, 宋兆华, 赵雪云. 大白菜细胞核基因互作雄性不育系的选育及其应用模式. 园艺学报, 1990, 17(2): 117~125
- 4 陈凤祥, 胡宝成, 李强生等. 甘蓝型油菜细胞核雄性不育材料9012A的发现与初步研究. 北京农业大学学报, 1993, 19(增刊, 下): 57~61
- 5 魏毓棠, 冯辉, 张蜀宁. 大白菜雄性不育遗传规律的研究. 沈阳农业大学学报, 1992, 23(3): 260~266
- 6 董振生, 庄顺琪, 刘创社等. 白菜型油菜显性核不育的遗传分析及选育方法研究. 西北农业学报, 1995, 4(2): 22~26
- 7 刘定富. 植物显性核不育恢复性遗传的理论探讨. 遗传, 1992, 14(6): 31~36
- 8 李树林, 周熙荣, 周志疆. 显性核不育油菜的遗传与利用. 作物研究, 1990, 4(3): 27~32
- 9 方智远, 孙培田, 刘玉梅等. 甘蓝显性雄性不育系的选育及其利用. 园艺学报, 1997, 24(3): 249~254
- 10 冯辉, 魏毓棠, 许明. 大白菜核基因互作雄性不育性的研究. 北京农业大学学报, 1993, 19(增刊, 下): 113~117
- 11 陈凤祥, 胡宝成, 李成等. 甘蓝型油菜隐性上位互作核不育系9012A与6AB和S45AB的遗传对比研究. 见: 中国作物学会油专委编, 中国油料作物科学技术新进展——1996年油料作物学术年会论文集, 北京: 中国农业科技出版社, 1996, 212~215

1997-01-13 收稿, 1997-09-26 修回.