

水稻光温敏核不育机理设想及光温敏核不育系选育策略

陈立云 肖应辉 (湖南农业大学 水稻科学研究所, 湖南 长沙 410128)

Mechanism of Sterility and Breeding Strategies of Photoperiod/Thermo-Sensitive Genic Male Sterile Rice

CHEN Li-yun, XIAO Ying-hui

(Rice Research Institute, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China)

CHEN Liyun, XIAO Yinghui. Mechanism of sterility and breeding strategies of photoperiod/thermo-sensitive genic male sterile rice. *Chin J Rice Sci*, 2010, 24(2): 103-107.

Abstract: The research progresses on genetics of photoperiod and/or temperature sensitive genic male sterility [P(T)GMS] in rice were reviewed. A new idea for explaining the sterility mechanism of P(T)GMS rice was proposed. The fertility transition from sterile to fertile phase was the result of cooperative regulation of major-effect sterile genes with the photoperiod and/or temperature sensitive genes for plant development, but not the so-called *pgms* gene in P(T)GMS rice. The minor-effect genes, which exhibited accumulative effect for sterility, were the important factors that affect the critical temperature for sterility. The more minor-effect genes the sterile line held, the lower the critical temperature for sterility was. The critical temperature for sterility should be invariable if whole minor-effect genes were homozygous. The strategies for breeding photoperiod/thermo-sensitive genic male sterile rice were also put forward. The selective indexes of critical photoperiod and temperature for fertility transition should be set according to varietal type and ecological region. Adding selection pressures was the key technology to breed P(T)GMS rice with lower critical temperature for sterility. Improving the comprehensive performance of the whole traits and combining ability was vital for breeding photoperiod/thermo-sensitive genic male sterile rice line.

Key words: rice; photoperiod/thermo-sensitive genic male sterility; mechanism of sterility; breeding strategy

陈立云, 肖应辉. 水稻光温敏核不育机理设想及光温敏核不育系选育策略. 中国水稻科学, 2010, 24(2): 103-107.

摘要: 为更深入了解水稻光温敏核不育的遗传机理, 综述了我国水稻光温敏核不育机理研究取得的成就及存在问题, 提出了水稻光温敏核不育机理新设想, 即水稻光温敏核不育系中不存在光敏不育基因和温敏不育基因, 其育性转换是主效不育基因与发育感光基因或(和)发育感温基因相互作用的结果; 正常水稻品种中存在的不育基因位点(微效不育基因)可影响光温敏核不育系的不育起点温度, 微效不育基因聚合越多, 则不育系不育起点温度越低; 微效不育基因完全纯合, 则不育起点温度不会漂变。基于不育机理新设想, 提出了光温敏核不育系选育的策略, 即不同生态区、不同生态类型的光温敏核不育系选育的光温指标不一样, 增压选择是选育低不育起点温度核不育系的技术核心, 全面提高综合性状水平和配合力是选育实用光温敏核不育系技术的关键。

关键词: 水稻; 光温敏核不育; 不育机理; 育种策略

中图分类号: S334.5; S511.035.1

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2010)02-0103-05

1 问题的提出

自1973年石明松^[1]在晚粳品种农垦58群体中发现光敏感核不育株后, 我国开始了两系法杂交水稻的研究。按照袁隆平院士的设想, 我国杂交水稻的发展将从三系法技术体系发展为两系法技术体系^[2]。当前, 两系杂交水稻主要是利用光温敏核不育系为载体配制杂交组合。由于不育系恢复谱广、配组自由, 选配出强优势组合的概率更大; 光温敏核不育系“一系两用”, 可以降低种子生产成本; 此外, 两系杂交稻还有利于实现水稻亚种间杂种优势的利用, 在稻米品质、产量、抗性等方面具有明显优势。在国家863计划支持下, 我国两系法杂交水稻已经大面积应用于生产, 1994—2007年通过省级和国家审定的两系杂交水稻组合243个, 2000—2007年

年推广面积0.67万hm²以上的两系杂交水稻组合累计推广1308.1万hm²^[3], 两系杂交水稻的应用取得了较大的成功。在两系杂交水稻大面积推广应用的同时, 相关基础理论研究也取得了很大的进展, 其中水稻光温敏核不育机理的研究倍受关注。

水稻光温敏核不育是一种典型的生态遗传现象, 其遗传行为既受控于内部基因, 又受外部光、温等生态因子的影响。光温敏核不育遗传机理的研究

收稿日期: 2009-06-26; **修改稿收到日期:** 2009-09-15。

基金项目: 国家863计划资助项目(2006AA100101); 国家农业科技成果转化资金资助项目(2007GB2D200226); 湖南省自然科学基金重点资助项目(03JJY3033); 湖南省自然科学基金资助项目(08JJ1003)。

第一作者简介: 陈立云(1949—), 男, 研究员, 博士研究生导师, E-mail: Chenliyun996@163.com。

结果不一,主要有1对^[4]、2对^[5-6]主效基因控制等多种遗传模式或假说,亦有研究表明农垦58S的光敏雄性不育性具有质量-数量性状的遗传特点^[7]。即便是对于农垦58S中同一不育基因的研究结论也大相径庭,光敏核不育基因的定位就有4类相对立的报道,包括:1)光敏核不育基因位于第5染色体上。张端品等^[8]于1990年最先报道农垦58S中1对光敏基因 *pms* 与位于水稻第5染色体上的大黑矮生 *d-1* 连锁;钱前等^[9]和林兴华等^[10]进一步验证了这一结论。2)胡学应等^[11]将农垦58S的两对不育基因分别定位在第3和第11染色体上。3)光敏核不育基因位于或不位于第7染色体上。Zhang等^[12]在第7和第3染色体上分别定位到2个不育基因 *pms1* 和 *pms2*, Wang等^[13]也检测到与光敏核不育基因连锁的分子标记 *PGMS0.7*, 而王风平等^[14]的研究否定了引起农垦58突变为农垦58S的基因位于第7染色体上的 *pms1* 区间。4)光敏核不育基因位于第12染色体上。王京兆等^[15]在第12染色体上检测到与光敏核不育基因关联的标记; Mei等^[16]发现1个位于第12染色体上的光敏核不育基因 *pms3*;李子银等^[17]、陈亮等^[18]、Li等^[19]和李香花等^[20]均筛选到与光敏不育基因 *pm3* 连锁的标记; Lu等^[21]则进一步将 *pms3* 定位在第12染色体上28.4 kb的染色体区段。

水稻光敏核不育基因的遗传研究结论的不一致,一方面可能与多数研究者^[8-19]采用F₂群体进行研究有关。由于F₂群体单株的生育期分离很大,育性诱导阶段所遇光温条件相差甚远,导致对光敏核不育性遗传模式的误判。另一方面,对这种现象更多采用“不育基因的表达受遗传背景的影响”来解释^[22]。那么,影响不育基因表达的遗传背景究竟是什么?元生朝等^[23]提出了两个光周期反应的假说,即诱导营养生长向生殖生长转变的第一光周期反应和此后诱导育性转换的第二光周期反应。

此外,在水稻光温敏核不育系的育种实践中,有许多现象不能用光敏核不育基因来解释。一个所谓的光敏核不育系可以转育成温敏的早粳型不育系(如由农垦58S衍生而来的W6154S),那么光敏核不育基因到哪里去了?反之,一个温敏核不育系与感光品种杂交,后代经选择可育成光敏核不育系,那么这个新光敏核不育系的光敏核不育基因又从何而来?还有,笔者在育种实践中发现发育感光性与光敏核不育特性存在密切联系,如对C815S及同源株系的光温特性与不育特性的研究发现,即使来源于

同一杂交组合的不同株系,其发育感光性强则光敏特性强;发育感光性中等光敏核不育特性中等;发育感光性弱的则基本表现为温敏特性^[24]。

既然发育感光性、感温性与光温敏核不育系存在联系,那么光温因子是通过怎样的具体方式和途径与核不育基因共同作用导致的雄性不育呢?因此,找到一种光温敏核不育机理的合理解释,对光温敏核不育系的选育、繁殖及杂交制种技术方案的制订和原种生产等都有着极为重要的意义。

2 水稻光温敏核不育机理的新设想

2.1 发育感光、感温基因与主效不育基因的互作是导致水稻光温敏核不育系育性转换的实质

水稻光温敏核不育系中,不存在所谓的“光敏核不育基因”,只存在1个或2个主效不育基因,这一主效不育基因与一般的核不育基因(如棉花中的洞A)性质是一样的,且一般都是通过突变而来。该不育主基因之所以产生光温敏不育现象是因为它与发育感光、感温基因连锁或者存在互作,由于发育感光、感温基因的影响或调控,从而使不育主基因产生育性变化。发育感光基因和感温基因对不育基因的刺激诱导作用需经过从量变到质变的过程,这个过程决定了光温敏核不育系育性转换所需要的时间。

2.2 微效不育基因可影响光温敏核不育系不育起点温度

正常水稻品种中存在微效不育基因(不育基因位点)。微效不育基因的存在可能是有些品种特别是粳交后代耐高、低温能力差的原因之一。不育基因位点的多少和作用程度可影响品种抗高温和耐低温的能力,不育基因位点多,作用程度大,则品种的抗高温、耐低温能力差,结实率不稳定,适应性不广。光温敏核不育系中的微效不育基因与主效不育基因共同作用,可改变不育系的不育起点温度,不同微效不育基因聚合越多,选育不育系时育性越难稳定,然而如果这些微效基因都纯合了,则选育的不育系不育起点温度低,育性稳定。不同微效不育基因对育性影响的程度存在差异,作用大者产生不育的效果会更好,育成的光温敏核不育系育性会更稳定。

2.3 新设想引申出的一些推断

1)由于发育感光或(和)感温基因作用于不育基因才产生光温敏、温敏不育现象,所以发育感光性和感温性的强弱往往决定了光敏、温敏不育的程度,即发育感光性强则光敏不育程度高。

2)感光的品种同时也是感温的,这可能是迄今

未发现育性不受温度影响的纯光敏核不育系的原因。光温敏不育是连动的,即长日照条件下,不育起点温度降低;短日照条件下,不育起点温度升高。倘若是纯温敏不育系,则不育起点温度相对稳定。

3)自然界通常是长日照和高温相伴,短日照和低温相随,因此,自然界的光温敏不育现象大多表现为长日高温不育和短日低温不育。

4)倘若能分离克隆光温敏核不育系的不育主基因,并将它导入感光性强的水稻品种,由于发育感光基因与不育基因的连锁或互作,可能育成光敏核不育系;如果将它导入感温性强的水稻品种,则可能育成温敏核不育系。

5)光温敏核不育系与不具感光性的品种杂交,可以育成温敏核不育系;同样,温敏核不育系与强感光品种杂交,可以选育到光温敏核不育系。

6)早稻类型的温敏核不育系并非只具有温敏特性,由于有些早稻品种存在隐性感光基因或同时存在感光基因和感光抑制基因,尽管生育期表现为早稻,但感光基因仍然可能影响不育基因表现出光敏核不育现象。

7)由于微效不育基因决定光温敏核不育系不育起点温度,所以微效不育基因的杂合性是引起不育系不育起点温度漂变的主要原因。光温敏核不育系核心种子生产的过程也是微效不育基因纯合的过程,一旦微效不育基因全部纯合,不育起点温度将不再漂变。

8)一个高不育起点温度的不育系与正常品种杂交,通过增压选择,一般可选到不育起点温度较低的不育系。但如果所用正常品种与原不育系的亲缘关系很近,则难选到低不育起点温度的不育系,因为它们之间不育基因位点的多少和所处的位置差别不大,增压选择没有效果。如果是籼粳交或亲缘关系较远的品种与高不育起点温度的不育系杂交,通过增压选择,可选到低不育起点温度的不育系。

9)不同来源的主不育基因聚合,应该可选到育性更加稳定的不育系,但必须通过增压选择,并配合其他微效不育基因的作用。

10)研究表明,许多同母异父的光温敏核不育系 F_2 群体,其可育与不育的分离比例是不同的,有单峰型、双峰型和多峰型^[25]。即通常所说的光敏不育基因在不同遗传背景下表现各异,造成这种现象的原因就是因为父本的发育感光性和感温性不同,以及不同的感光、感温基因与主不育基因作用的方式。

11)一般而言,2个正常品种的杂种一代结实率

的稳定性要优于光温敏核不育系与正常品种的杂种一代。这可能是因为光温敏核不育系中除不育主基因以外还存在较多微效不育基因,一旦所用父本也具有相同的微效不育基因时,所配杂交种由于聚合了更多的纯合隐性微效不育基因,其结实率就易受天气条件的影响。如有的两系杂交组合在海南冬季进行纯度鉴定时,如果在抽穗扬花或减数分裂期遇到异常低温就完全不结实;此外,一些大面积生产种植的杂交组合遇异常高温结实率明显下降,也是这种原因造成的。两系杂交稻的父、母本在亲缘关系上不能过近,这既有利于杂种优势的产生,又利于培育广适性杂交组合。因此,两系杂交稻组合的选育要特别注意对抗逆境条件的增压选择,以培养抗逆性强、适应性广的稳产组合。

3 光温敏核不育系选育的策略

3.1 不同生育期发育类型光温敏核不育系的选育

3.1.1 光敏特性强的核不育系选育

这种不育系制种安全,且高产稳产,其光温指标是长光条件下不育起点温度低(21°C 左右),短日照条件下不育起点温度高($25\sim 26^{\circ}\text{C}$);反向光温敏核不育系则在短日条件下可育起点温度升高(31°C 左右),在长日条件下可育起点温度降低($25\sim 26^{\circ}\text{C}$)。要育成这类不育系必须要用感光性强的品种与之杂交选育,使育成的光温敏核不育系具有较强的发育感光性。但是,凡发育感光性强的品种与其他品种配组,易造成 F_1 的生育期严重超亲,应用范围受到限制。加之华南秋制育性敏感期处于相对较短的日照条件下,不育起点温度升高,制种安全性不好。强光敏性的光温敏核不育系的最大优点在于繁殖易高产稳产,其他方面并无优势。况且低不育起点温度的温敏不育系冷水串灌繁种问题已经解决,因而不必刻意追求选育光敏特性强的核不育系。

3.1.2 弱光敏低不育起点温度的核不育系选育

长江流域稻区,选育用于配制中、晚稻组合的光温敏核不育系,宜选用生育期适当长且具有一定发育感光性的光温敏核不育系。这是因为光温敏核不育系在长江流域稻区一般只宜进行夏制,生育期适当长有利于改善产量性状从而提高制种产量。育成的这类不育系,要求在长日照条件下不育起点温度 22°C 左右,生理不育下限温度 17°C 左右,这样在长日照条件下敏感期采用 $20\sim 21^{\circ}\text{C}$ 冷水串灌 $12\sim 15$ d,不育系能完全自交结实;在短日照条件下,不育系的弱光敏特性引起不育起点温度升高至 23.5°C 左

右,所以这类不育系能在广东、广西较短日照条件下进行秋制。同时,冬季在海南繁种也易成功。笔者选育的水稻光温敏核不育系 C815S 就属这种类型^[26-27]。

3.1.3 温敏型核不育系的选育

用于长江中下游稻区配制杂交早稻的光温敏核不育系必然是早稻品种,由于早稻品种感光性弱或者不感光,因而早稻类型核不育系一般只能是温敏核不育系。温敏核不育系的不育起点温度可定为 22.5℃左右。如株 1S 的不育起点温度为 22.7℃,大面积生产制种近 8 年,没有出现过制种的安全性问题,且株 1S 在冷灌繁种和海南冬繁都表现出较好的高产稳产特性。

3.2 增压选择是选育理想不育起点温度光温敏核不育系的关键

在以往的光温敏核不育系选育过程中,多利用自然条件,使育种材料育性敏感期遇到低温导致育性出现波动时进行选择。但要使选择的育种材料育性敏感期正好遇到所需要的那种育性转换温度概率很小,尤其是选低不育起点温度的光温敏核不育系更难。因此,要人为创造选择条件,最理想的办法是建一个人工水温处理系统。人工水温处理系统包括制冷机、温控仪、储水池、处理池水循环设备(用制冷机和温控仪使储水池的水温恒定在所要求的温度范围,根据不育系类型的不同,温度一般可设在 22~23℃);通过管道使储水池的水流入处理池,然后用泵把处理池的水抽入储水池,让冷水循环,使处理池的水温稳定在所要求的范围。当选种材料进入育性敏感期后,将性状优良的当选株于幼穗分化Ⅳ期移入处理池处理 5~7 d,处理完后,搬到自然光温条件下,标记剑叶与下一叶叶枕距±2 cm 的单茎,抽穗时对这些单茎穗连续镜检 3 d,淘汰育性不好的单株,育性符合要求的当选单株割后再生,再利用人工水温处理系统,用 20℃的冷水处理再生株 10~12 d,使之自交获得种子。如此反复进行多代,就能选到既能安全制种,又能高产稳产繁种的光温敏核不育系。

3.3 全面提高光温敏核不育系的综合性状水平和配合力

两系杂交稻能否应用于大面积生产,不仅要求杂交组合优势强、抗性好、品质优,而且要求制种风险小、产量高,其中的关键技术就是光温敏核不育系的实用性。我国通过鉴定的众多光温敏核不育系经过多年的考验、筛选,目前只有为数不多的不育系所

配组合通过省级审定,说明选育实用型光温敏核不育系的重要性^[28]。

3.3.1 性状全优原则

1)要求不育系育性稳定,制种安全,繁殖高产稳产。

2)农艺性状特别优良。强调不育系矮秆,茎秆坚韧,株叶形态好,早发性好,分蘖力强,生长量大,生物产量高。

3)经济性状特别优良。不育系达到或基本达到各级区试现有对照杂交稻组合的库容量水平,这是杂交稻产量取得突破的重要基础。

4)稻米品质好。要求整精米率 50%以上,垩白粒率 20%以下,直链淀粉含量 16%~24%,适口性好。

5)抗性较好。要求稻瘟病抗性达到中抗水平以上,对高温和低温阴雨有一定的耐性,稻粒黑粉病和纹枯病较轻。

6)异交结实特性优良。母本要求柱头外露率达 70%以上,柱头生活力强,异交亲和力好,花时早而集中,受精后内外籽闭合好。

3.3.2 高配合力原则

选育高配合力的光温敏核不育系是选配强优势组合的基础。与三系杂交稻相比,曾经有相当长的一段时间两系杂交稻的产量未能达到人们最初预想的水平,其中重要的原因是光温敏核不育系的配合力难以超过三系不育系,即使选配出的一些强优势的两系杂交组合也是得益于高配合力恢复系的作用。因此,光温敏核不育系的配合力亟待进一步提高。

3.3.3 亲缘适度原则

光温敏核不育系与所配父本的亲缘要适度远缘。但需特别强调的是,籼粳亚种间的杂种优势只能是部分利用,不能利用典型的籼粳杂交种优势,也不宜有过量的籼粳互渗成分后的杂种优势利用。

参考文献:

- [1] 石明松. 对光照长度敏感的隐性雄性不育水稻的发现及技术研究. *中国农业科学*, 1985, 18(2): 44-48.
- [2] 袁隆平. 杂交水稻的育种战略设想. *杂交水稻*, 1987(1): 1-3.
- [3] 杨仕华, 程本义, 沈伟峰, 等. 中国两系杂交水稻选育与应用进展. *杂交水稻*, 2009, 24(1): 5-9.
- [4] 石明松, 邓景扬. 湖北光周期敏感核不育的发现、鉴定及其利用途径. *遗传学报*, 1986, 13(2): 107-112.
- [5] Yang Z P. Inheritance of photoperiod sensitive genic male sterility and breeding of photoperiod sensitive genic male-sterile

- lines in rice (*Oryza sativa* L.) through anther culture. *Euphytica*, 1997, 94: 93-99.
- [6] 谢国生, 张端品, 谢岳峰. 光敏核不育水稻恢复基因对数和等位性研究. 武汉植物学研究, 2000, 18(6): 449-453.
- [7] 薛光行, 邓景扬. 对光周期敏感雄性核不育水稻的初步研究——修饰基因对光敏感雄性不育后代表现型值的影响. 遗传学报, 1991, 18(1): 59-66.
- [8] 张端品, 邓训安, 余功新, 等. 农垦 58S 光敏感雄性不育基因的染色体定位. 华中农业大学学报, 1990, 9(4): 407-419.
- [9] 钱前, 朱旭东, 曾大力, 等. 湖北水稻光敏感核不育基因 *msth* 的定位研究. 浙江农业学报, 1995, 7(6): 429-433.
- [10] 林兴华, 余功新, 张端品, 等. 农垦 58S 光敏不育基因在水稻第 5 染色体上位置的确定. 华中农业大学学报, 1996, 15(1): 1-5.
- [11] 胡学应, 万邦惠. 水稻光温敏核不育基因与同工酶基因的遗传关系及连锁测定. 华南农业大学学报, 1991, 12(1): 1-9.
- [12] Zhang Q F, Shen B Z, Dai X H, et al. Using bulked extremes and recessive class to map gene for photoperiod-sensitive genic male sterility in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1994, 99(8): 8875-8679.
- [13] Wang B, Xu W W, Wang J Z, et al. Tagging and mapping the thermo-sensitive genic male-sterile gene in rice (*Oryza sativa* L.) with molecular markers. *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 1111-1114.
- [14] 王风平, 梅明华, 徐才国, 等. 光敏核不育水稻农垦 58S 与正常品种“农垦 58”在 *pms1* 区段无育性基因分离. 植物学报, 1997, 39(10): 922-925.
- [15] 王京兆, 王斌, 徐琼芳, 等. 用 RAPD 方法分析水稻光敏核不育基因. 遗传学报, 1995, 22(1): 53-58.
- [16] Mei M H, Dai X K, Xu C G, et al. Mapping and genetic analysis of the genes for photoperiod-sensitive genic male sterility in rice using the original mutant Nongken 58S. *Crop Sci*, 1999, 39: 1711-1715.
- [17] 李子银, 林兴华, 谢岳峰, 等. 利用分子标记定位农垦 58S 的光敏核不育基因. 植物学报, 1999, 41(7): 731-735.
- [18] 陈亮, 梅明华, 徐才国, 等. 鉴定与水稻光敏核不育基因 *pms3* 连锁的 AFLP-RFLP 标记. 厦门大学学报: 自然科学版, 2000, 39(4): 421-425.
- [19] Li X H, Lu Q, Wang F L, et al. Separation of the two-locus inheritance of photoperiod sensitive genic male sterility in rice and precise mapping the *pms3* locus. *Euphytica*, 2001, 119: 343-348.
- [20] 李香花, 王伏林, 陆青, 等. 水稻光敏核不育基因 *pms3* 的精细定位. 作物学报, 2002, 28(3): 310-314.
- [21] Lu Q, Li X H, Guo D, et al. Localization of *pms3*, a gene for photoperiod-sensitive genic male sterility, to a 28.4-kb DNA fragment. *Mol Genet Gen*, 2005, 273: 507-511.
- [22] 张晓国, 朱英国. 湖北光敏感核不育水稻不育性的遗传规律. 遗传, 1991, 13(3): 1-3.
- [23] 元生朝, 张自国, 许传楨. 光照诱导湖北光敏核不育水稻的敏感期及发育阶段的探讨. 作物学报, 1988, 14(1): 8-9.
- [24] 何强, 陈立云, 邓华凤, 等. 水稻 C815S 及其同源株系的育性光温特性. 作物学报, 2007, 33(2): 262-268.
- [25] 薛光行, 邓景扬, 赵建宗, 等. 水稻光周期敏感雄性不育性的遗传学研究——F₂ 分离群体育性分布的多态性. 中国农业科学, 1995, 28(1): 33-41.
- [26] 陈立云, 肖应辉, 唐文帮, 等. 超级杂交稻育种三步法设想与实践. 中国水稻科学, 2007, 21(1): 90-94.
- [27] 唐文邦, 何强, 肖应辉, 等. 水稻两用核不育系 C815S 所配组合杂种优势分析. 湖南农业大学学报, 2004, 30(6): 499-502.
- [28] 陈立云, 严钦泉, 肖应辉, 等. 两系法杂交水稻的理论与技术. 上海: 上海科学技术出版社, 2001: 102-105.