

杂交稻恢复基因迁移与不育系自交结实的关系

刘学军 孙林静

(天津市水稻研究所, 天津 300112)

摘 要 从控制携带恢复基因的花粉源入手, 模拟繁殖中杂交稻对不育系生物学混杂后的回交和自交过程, 探讨了恢复基因的迁移和传递与不育系自交结实的关系。结果表明, 杂交稻的恢复基因迁移至不育系以后, 经过一代到二代的回交与自交, 其后代的外观性状迅速向回交亲本靠近, 出现外形趋同于不育系、结实率有高低低的“同质同形恢”, 从而产生不育系自交结实现象。回复突变以及环境的影响, 不是导致不育系自交结实的重要原因。

关键词 杂交稻 恢复基因 不育系 自交结实

近年来, 与不育系自交结实有关的种子事故频频出现, 较为突出的是江苏省繁殖的献改 A 不育系, 短短二、三年内就混杂不堪^[1]。BT 秀岭 A、农虎 26A、农 6209A、当选晚 2 号 A、六千辛 A 等粳型不育系在推广中也先后发现不育系自交结实现象^[2~5]。不育系自交结实一般具有以下特点: 外观性状较为趋近保持系或不育系, 结实率从低到高表现不一; 自交后代常表现育性性状和外观性状的分离; 自交结实株含有恢复基因, 与不育系回交可以使之产生从不育、部分可育到正常可育的后代, 同时伴有外观性状的分离; 自交结实株在不育系中难以识别, 较难去除, 有逐代上升趋势。对造成不育系自交结实原因的认识一直存在较大分歧^[1~8], 目前主要有截然不同的两种解释, 其一为环境因素影响所致; 其二为遗传因素改变所致。遗传因素的改变又包括回复突变和恢复基因迁移观点, 其中恢复基因的迁移可以较合理地解释不育系自交结实特点, 但尚缺乏足够试验证据。本研究模拟繁殖中恢复基因可能的迁移、传递、扩散过程, 试图对不育系自交结实现象给予有充足论据的解释。

1 材料和方法

籼稻: 以珍汕 97A 为母本, 汕优 63 为父本, 杂交产生 BC₁ (回交一代)、BC₂ (回交二代)、BC₁F₁ (回交一代的自交一代), 以外观形态比较明显、遗传力较高的性状作为外观指标的考察对象, 包括抽穗期、株高、包颈度、穗长; 以套袋自交结实率和黑染花粉率作为衡量育性的指标。综合外观性状和育性性状, 将 BC₁、BC₂、BC₁F₁ 中的个体划分为 AB-1、AB-2、AB-3、RF-1、RF-2、RF-3 六种类型, 划分依据见表 1。

粳稻: 以六千辛 A 为母本, 六优一号为父本, 杂交产生 BC₁、BC₂、BC₁F₁, 其它与籼稻相同。

表 1 籼稻、粳稻 6 种个体类型的划分标准

个体类型		外观性状表现	育性性状表现
AB-1	抽穗期、株型、叶型接近不育系或保持系	正常结实; 自交结实率在 50% 以上	
AB-2	同上	部分或少量结实; 自交结实率在 0 ~ 50% 之间	
AB-3	同上	不育; 自结实率为 0	
RF-1	抽穗期、株型、叶型接近杂交稻或恢复系	正常结实; 自交结实率在 50% 以上	
RF-2	同上	部分或少量结实; 自交结实率在 0 ~ 50% 之间	
RF-3	同上	不育; 自交结实率为 0	

对大面积献改优 63 制种田中的献改 A 做纯度调查, 按 AB-1、AB-2、AB-3 三种类型对杂株分类; 种植一份纯度 70% 左右的献改 A, 以镜检出的不育株为母本, 镜检出的黑染花粉株为父本杂交, 单株收获, 下一年种成株行, 以花粉镜检和套袋自交检查株行的育性, 并对抽穗期、株高、包颈度进行考察。

2 结果与分析

2.1 珍汕 97A×汕优 63 回交后代群体的分离类型和主要性状分布

BC₁、BC₂、BC₁F₁ 三个世代群体在外观性状如株高、抽穗期、包颈度、穗长、株叶型, 育性性状如黑染花粉率、自交结实率上表现较广泛的分离, 从外观和育性两方面着手可将其中的分离类型划分为 6 种(见表 2)。由表 2 可知, 在 BC₁ 中的 AB 型单株(AB₁+AB₂)的比例达 29. 06%, 这表明只要杂交稻花粉串粉给不育系, 即可形成较大数量的“同质同形恢”。在 BC₂ 中的 AB 型单株(AB₁+AB₂)的比例高达 43. 5%, 其中一部分在外形上与保持系已相差无几。表明“同质同形恢”形成的速度之快、数量之大是惊人的。RF 型单株因与回交亲本在抽穗期、株高等外观性状上差别较大, 较难衍生回交后代和自交后代, 其数量随世代的增加而降低, 并逐渐趋于消亡。

表 2 籼稻 BC₁、BC₂、BC₁F₁ 群体中分离类型的次数

世代	AB-1		AB-2		AB-3		RF-1		RF-2		RF-3	
	株数	%	株数	%	株数	%	株数	%	株数	%	株数	%
BC ₁	5	4. 27	29	24. 79	12	10. 26	25	21. 37	32	27. 35	14	11. 96
BC ₂	39	25. 32	28	18. 18	78	50. 65	7	4. 55	1	0. 65	1	0. 65
BC ₁ F ₁	85	17. 00	53	10. 60	68	13. 60	148	29. 60	62	12. 40	84	16. 80

由图 1 可知, 在 BC₁F₁ 中出现一部分自交高结实株, 这部分单株的恢复基因可能已经纯合, 其中的 AB-1 型单株与保持系也是难分彼此, 它们混在不育系或保持系中已难以剔除, 对不育系纯度构成严重的危害。

结合对株高、抽穗期、穗长、包颈度、黑染花粉率等性状在 BC₁、BC₂、BC₁F₁ 中分布的分析, 表明随回交世代的增加, 外观性状迅速趋向不育系, 伴随这一过程, 恢复基因迁移、传递, 扩散, 较快产生外形趋同于不育系而又具有恢复能力的自交结实株, 从而表现为不育系自交结实现象。

2.2 六千辛 A×六优一号回交后代群体的分离类型和主要性状分布

BC₁、BC₂、BC₁F₁ 在外观性状和育性性状上分离广泛, 主要有四种类型(表 3)。

与籼稻不同, 粳稻组合的 BC₁、BC₂、BC₁F₁ 中均未出现 AB—3、RF—3 型的不育株, BC₁、BC₂ 中部分不育株的比例也较低(分别是 2. 54%, 2. 90%), BC₁F₁ 中则未出现部分不育株, 这表明由于配子体不育机制的影响, 杂粳恢复基因迁移至不育系以后在传递过程中后代绝大部分表现为正常育性, 恢复基因在杂粳中的扩散速度较杂籼更快, 因而不育系自交结实问题显得尤为突出。

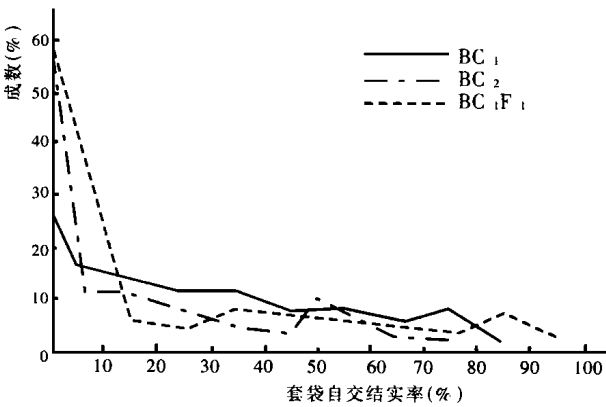


图 1 籼稻 BC₁、BC₂、BC₁F₁ 套袋自交结实率分布

表 3 粳稻 BC₁、BC₂、BC₁F₁ 群体中分离类型的次数

世代	AB-1		AB-2		RF-1		RF-2	
	株数	%	株数	%	株数	%	株数	%
BC ₁	11	13. 92	1	1. 27	66	83. 54	1	1. 27
BC ₂	254	49. 13	11	2. 13	248	47. 97	4	0. 77
BC ₁ F ₁	145	41. 31	0	0	206	58. 69	0	0

试验仅考察了 BC₁ 的套袋自交结实率分布, 原因在于 BC₂、BC₁F₁ 同 BC₁ 一样, 群体基本表现正常结实, 自交结实率分离极小。

试验对株高、抽穗期、穗长、包颈度等性状在 BC₁、BC₂、BC₁F₁ 中的分布做了考察。结果表明, BC₁、BC₂ 的株高、抽穗期、穗长、包颈度均呈单峰分布(本文仅列出株高的分布, 见图 2), 峰高由与六千辛 A、B 性状指标接近的单株构成, BC₂ 中这类单株较 BC₁ 更多。BC₁F₁ 较 BC₁、BC₂ 分离广泛, 但与六千辛 A、B 外观性状指标接近的单株仍构成 BC₁F₁ 分布的峰高部分。

综合以上结果, 显然, 随回交世代的增加, 回交后代的外观性状迅速趋向于回交亲本, 由于这一过程伴随恢复基因的快速扩散, 因而杂交稻对粳型不育系生物学混杂后产生更为严重的不育系自交结实后果。

2. 3 献改 A 群体中的田间调查和测恢表现

在献改优 63 制种田中于成熟期随机抽查了 1000 株献改 A, 发现 207 株 AB 型杂株, RF 型杂株没有出现, 可能在前几代去杂过程中因与献改 A 差别较大已被剔除。AB 型单株中 AB—1 型占 58. 38%, AB—2 型占 5. 95%, AB—3 型占 35. 68%。AB—1 型单株与献改 B 较为接近, 但仔细辨认还是存在些微区别, 如有的 AB—1 型单株稃尖有芒, 有的子粒呈细长形等。

为了进一步与模拟试验相互印证, 选一份海南鉴定纯度为 70% 的献改 A 种子,

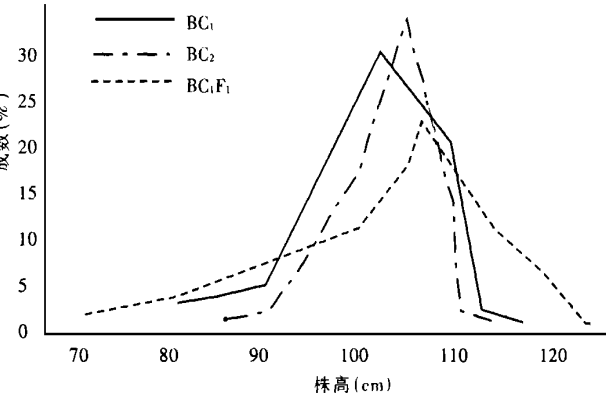


图 2 粳稻 BC₁、BC₂、BC₁F₁ 的株高分布

随机取样种植 154 株,抽穗时通过花粉镜检,从中检出 47 株黑染花粉率高的散粉株,将这些散粉株与献改 A 进行测交,下年种植测交株行,结果发现散粉株中 36 株是保持系,占 76.6%,11 株是恢复能力大小不一的同质恢,占 23.4%。虽然这 11 株同质恢与献改 B 极为相近,但其测交后代在花粉育性、株高、结实率、包颈度上仍存在分离,这与汕优 63 和珍汕 97A 回交的 BC₂ 的株行表现极为一致。根据人工模拟的实验结果,可以认为献改 A 中的自交结实株除去保持系的机械混杂外,其它同质恢或变异不育株可能是杂交稻(献改优 63 或汕优 63)的恢复基因迁移至献改 A 后传递、扩散的产物。

3 讨论

江苏农科院、云南农大、南京农大的研究证明,珍汕 97A、六千辛 A 等不育系对环境温度和光照的反应是稳定的,环境因素对不育系的纯度几乎不产生影响。因环境因素造成的不育系自交结实表现以下特点:在温度或光照变化很大的年份或环境才会发生;自交结实率低,一般只有千分之几,不育系的其它性状不发生变化;自交结实株的后代仍然表现不育。这三个方面特点与生产中不育系自交结实的情况相去甚远,因此可以断言,环境因素对质核互作的野败型不育系、BT 型不育系的育性没有太大影响,不是导致自交结实的主要原因。

持回复突变观点的研究者认为不育系自交结实主要是因为核内不育基因突变成恢复基因所致。但是,自然界中雄性不育突变频率极低(在 $1/10^6$ 左右),育种家企图将水稻不育系(S/ff)诱发突变成保持系(N/ff)或恢复系(S/FF),这个设想至今未能实现。即使发生不育系的回复突变,保持系的连续回交也可将极少的恢复基因淘汰掉,况且少量的突变,还会因随机漂变而趋向消失;一般的突变只影响个别性状,不会连带其它的农艺性状一起变异,而生产上发现的自交结实株常伴有农艺性状的改变。因此,回复突变也不是不育系自交结实的重要原因。

本试验的结果表明,杂交稻的恢复基因迁移至不育系以后,经过一代到二代的回交或自交,出现大量的自交结实株。由于回交易于使后代在外观性状上向回交亲本(不育系)靠近,在回交或回交的自交后代中就很快出现了外形趋同于不育系、结实率有高有低的“同质同形恢,从而表现为不育系自交结实现象。对生产中献改 A 自交结实株的调查也进一步验证了本试验的研究结果。排除保持系的机械混杂,杂交稻恢复基因的迁移、传递和扩散是不育系自交结实的最主要原因。

杂交粳稻的不育系自交结实现象比杂交籼稻严重得多,本研究的结果揭示了其中的原因。对于杂交粳稻而言,不育系一般为配子体不育,杂交稻和 BC₁、BC₂、BC₁F₁……的可育花粉都有恢复基因,因而,BC₁、BC₂、BC₁F₁……中的个体绝大部分表现正常结实,极少的表现部分结实,不会分离出不育株;粳型不育系不包颈或包颈较轻,开花期花粉镜检染色,与“同质恢”缺乏明显的标记性状,因此混入的自交结实株难以辨识,不易去除,繁殖时它们一边自交,一边回交,从而将恢复基因迅速散开来,几代以后问题就比较严重了。不育系自交结实问题是杂交粳稻纯度不高的重要原因,只有按照科学的繁种程序,才可以有效解决这个难题。

参 考 文 献

- 1 陆作楣. 野败型不育系献改 A 大量自交结实的探讨. 种子, 1991(4): 40~41
- 2 迟克生, 华泽田, 苏玉安 等. 北方杂交粳稻不育系选育和提纯. 杂交水稻, 1995(5): 12~14
- 3 陈玉虎. 粳型杂交稻“同质恢”混杂原因的分析. 浙江农业科学, 1990(3): 125~127
- 4 张爱国. 粳型不育系育性变化原因的分析. 安徽农业科学, 1988(2): 7~10
- 5 王才林, 汤玉庚, 汤述翥 等. 六优杂交粳稻的混杂原因及其防止途径. 江苏农业科学, 1988(4): 10~12
- 6 朱华高. 杂交稻 AB 类杂株产生原因及不育系育性变化原因的初步研究. 作物学报, 1983, 9(2): 139~142
- 7 陆作楣, 赵霭林, 马崇云. 杂交稻混杂退化问题研究. 中国农业科学, 1983(2): 8~15
- 8 周天理, 郑秀萍, 陈金泉 等. 水稻不育系中杂株的来源及遗传分析. 作物学报, 1992, 18(1): 7~16

Relation Between Migration of Restoring Genes of Hybrid Rice and Self Fruitfulness in MS Line

Liu Xuejun Sun Linjing

(Tianjin Rice Research Institute, Tianjin 300112)

Abstract Migration and transference of restoring genes of hybrid rice to MS line were imitated in this study by the method of controlling pollination in order to find out the relation between the introduced restoring genes and self fruitfulness in MS line. The main conclusions were as follows: self fruitfulness in MS line is mainly caused by the introduced restoring genes, that is to say, restored or half-restored plants with the same cytoplasm as MS line have been appeared in the selfing generation and back-crossing generation of MS line. All hypotheses of so-called “back mutation”, “environmental impact” can not explain roundly why self fruitfulness occurred in MS line.

Key words: Hybrid rice; Restoring gene; MS line; Self fruitfulness