

水稻 (*ORYZA SATIVA L.*) 不同类型 杂种的雄性不育性及其遗传组成

张桂权 卢永根

(农学系)

提 要

本文分析了水稻 (*Oryza sativa L.*) 不同类型杂种的雄性不育性，探讨了杂种的不同遗传组成与雄性不育性的关系。结果表明，用质核互作雄性不育系配制的杂种中，可以同时产生核核互作雄性不育性和质核互作雄性不育性。提出了 F_1 杂种的质核互作雄性不育性的育性恢复度的计算方法。根据杂种质核关系中存在的异源性，可以把杂种划分为三类：一元杂种、二元杂种和三元杂种。

水稻 (*Oryza sativa L.*) 杂种的雄性不育性根据其遗传组成可以划分为两种类型，一是核核互作雄性不育性，另一是质核互作雄性不育性。前者在水稻品种间杂种中是经常发生的，通常被称为杂种不育性^[3-7]，它被认为是由于双亲染色体重组后导致某些基因型不平衡的结果^[4]。后者主要发生于水稻质核杂种的雄性不育系，它是细胞质与细胞核基因相互作用的结果^{[2][8]}。有关这两种雄性不育性的遗传研究已有不少报道^{[2][4-8]}，但关于它们之间的关系仍不大清楚。高明尉^[2]对孢子体质核互作雄性不育性的遗传研究表明，育性恢复基因的显性作用是不完全的，具有剂量效应。表现在 F_1 杂种的育性没有完全被恢复。因此，如何估算 F_1 杂种的质核互作雄性不育性的育性恢复度是仍需进一步探索的问题。

本研究试图分析水稻不同类型杂种的雄性不育性及其遗传组成，探索计算杂种的质核互作雄性不育性的育性恢复度的方法。

材 料 和 方 法

供试的材料有：三种不同细胞质来源的5个水稻雄性不育系(A)，即野败珍汕97A、野败二九矮4A、毛早壳八四早8A、包罗Ⅰ莲源早A和包罗Ⅰ台中65A，以及6个水稻品种，即上述5个不育系相应的保持系和IR24。在这些品种中，除台中65是梗稻外，其余均为籼稻。用这5个不育系和6个品种共组配成11个不同的杂交组合(其中6个组合有正反交)。杂交前亲本均经一代以上套袋自交提纯(不育系套袋用单株保持系成对回交)。

田间试验于1982年晚季在本校实验农场进行。7月15日浸种，7月17日播种，8月5日移植。单株植，规格为5×8寸。所有材料均植于同一块试验田，作一致的通常的

田间管理。花粉育性鉴定在光学显微镜下进行。参照朱英国^[1]的分类方法，将花粉划分为可育、染败、圆败和典败四种典型进行比较。应用数理统计方法进行分析。

结果与分析

(一) 杂种的核核互作不育花粉率

由6个品种组配的6个组合中，正反交F₁的可育花粉率均无显著差异(表1)，说明细胞质对花粉育性没有明显的影响。另外，在这6个组合中，有3个组合(莲源早×IR24、二九矮4×IR24和八四早8×IR24)正反交F₁的平均可育花粉率与它的一个亲本差异极显著，而与另一亲本差异不显著。另外3个组合(珍汕97×IR24、珍汕97×二九矮4和莲源早×台中65)正反交F₁的平均可育花粉率与其任一亲本的差异均极显著。Oka^[4]曾经指出，杂种的不育性可能是由于染色体重组所引起的某些基因型不平衡的结果。正反交F₁平均可育花粉率极显著地低于其双亲的可育花粉率，表明杂种的雄性不育性不是由于某一个亲本单独影响的，而是由于双亲核基因相互作用的结果。因此，这些组合正反交F₁可育花粉率平均数与其双亲可育花粉率平均数之差可视为杂种的核核互作不育花粉率。在表1的6个组合中，3个组合表现出明显的核核互作雄性不育性，不育花粉率自11.2%至87.0%，因不同组合而异。

表1 6个组合正反交F₁杂种及其亲本的可育花粉率比较

组合	正反交F ₁ 的可育花粉率			亲本的可育花粉率(%)		正反交F ₁ 平均值与双亲平均值之差(%)
	观察株数	平均数(%)	标准差($\text{sin}^{-1}\sqrt{\%}$)	正交母本	正反父本	
莲源早×IR24	19	95.0	9.35	82.9***	98.2	5.8
IR24×莲源早	14	97.7	2.59			
二九矮4×IR24	27	94.4	8.98			
IR24×二九矮4	28	97.5	3.04	85.3***	98.2	4.2
八四早8×IR24	4	91.5	4.93			
IR24×八四早8	10	90.8	5.38	92.7	98.2***	-4.3
珍汕97×IR24	20	86.1	8.18			
IR24×珍汕97	17	86.6	7.36	97.0***	98.2***	-11.2
珍汕97×二九矮4	14	61.4	5.04			
二九矮4×珍汕97	17	62.0	2.77	97.0***	85.3***	-29.5
莲源早×台中65	9	5.7	4.32			
台中65×莲源早	9	6.1	3.56	82.9***	97.7***	-87.0

***正反交平均值与单亲本之间差异达0.1%显著水平

(二) 杂种中质核互作雄性不育性与核核互作雄性不育性的关系

用莲源早A、B和台中65A、B组配成三类不同遗传组成的杂种。第Ⅰ类是具有包罗Ⅰ细胞质的莲源早A和台中65A，属质核杂种。第Ⅱ类是这两个不育系的相应保持系间

的正反交，即莲源早B×台中65B和台中65B×莲源早B的F₁，属核核杂种。第Ⅲ类是不育系与非对应保持系杂交，即莲源早A×台中65B和台中65A×莲源早B的F₁，兼属质核和核核杂种。比较了这三种类型杂种的花粉育性，结果见表2。第Ⅰ类型的莲源早A和台中65A是具有相同细胞质的质核互作雄性不育系，它们都具有高度的质核互作雄性不育性。莲源早A只有0.5%的可育花粉，台中65A的花粉全部败育，染败花粉率为91.1%。第Ⅱ类型的莲源早B×台中65B正反交F₁具有高度的核核互作雄性不育性，正反交F₁平均只有5.9%的可育花粉，核核互作不育花粉率为87.0%（表1）。第Ⅲ类型的莲源早A×台中65B和台中65A×莲源早B的F₁具有相同的质核关系，它们的花粉不但全部败育，而且染败花粉平均只有33.9%，花粉育性明显地低于第Ⅰ类型和第Ⅱ类型。从第Ⅲ类型的质核组成可以看出，它所产生的雄性不育性既包含了莲源早和台中65的细胞核和包罗Ⅰ细胞质间相互作用产生的雄性不育性（第Ⅰ类型），又包含了莲源早细胞核与台中65细胞核间相互作用产生的雄性不育性（第Ⅱ类型）。这表明杂种中可以同时存在两种不同遗传组成的雄性不育性，即质核互作雄性不育性（以Scn表示）和核核互作雄性不育性（以Snn表示），杂种的雄性不育性（以Sh表示）是这两种不育性累加作用的结果。它们的关系为：

$$Sh = Scn + Snn \dots \dots \dots \dots \dots \dots \quad (1)$$

表2 三类雄性不育植株的花粉育性比较 (% ± sin⁻¹ √%)

杂 种 类 型		观 察 株 数	可 育 花 粉 率	染 败 花 粉 率	圆 败 花 粉 率	典 败 花 粉 率
I	莲源早A	26	0.5 ± 4.26	89.3 ± 14.54	2.8 ± 5.17	7.5 ± 14.72
	台中65A	13	0	91.1 ± 20.02	7.0 ± 17.97	1.9 ± 4.75
II	(莲源早B×台中65B) F ₁	9	5.7 ± 4.32	45.8 ± 14.98	32.8 ± 9.02	15.7 ± 14.02
	(台中65B×莲源早B) F ₁	9	6.1 ± 3.56	37.2 ± 9.18	38.7 ± 3.11	18.0 ± 13.62
III	(莲源早A×台中65B) F ₁	27	0	35.5 ± 15.92	52.3 ± 14.63	12.2 ± 9.43
	(台中65A×莲源早B) F ₁	29	0	32.2 ± 12.03	55.4 ± 10.34	12.4 ± 10.71

(三) F₁杂种的质核互作雄性不育性的育性恢复度

(A×R) [即(不育系×恢复系) F₁] 和它相应的(B×R) [即(保持系×恢复系) F₁] 的细胞核是相同的。当(A×R) 的质核互作雄性不育性被完全恢复时(A×R) 的花粉育性与(B×R) 的花粉育性理论上是相等的。对珍汕97A×IR24、八四早8A×IR24和二九矮4A×IR24F₁的可育花粉率平均数与其相应的(B×R) 正反交的可育花粉率平均数的比较，表明这三个组合的(A×R) 的可育花粉率(以Far表示)都比其相应的(B×R) 的可育花粉率(以Fbr表示)要低。经t检验，三个组合的Far与Fbr之间的差异达显著或极显著的水平(表3)。由于杂种的核核互作雄性不育性是双亲核基因相互作用的结果，它在(A×R) F₁和(B×R) F₁中是等量的。用(B×R) 作对

表3 (不育系×恢复系) F_1 杂种的质核互作雄性不育性的育性恢复差和育性恢复度

组 合	观 察 株 数	(A×R) 的 可育花粉率 (Far)	(B×R) 的 可育花粉率 (Fbr)	育性恢复差 (Scn)	育性恢复度 (Dfr)
珍汕97A×IR24	12	79.8	86.4	6.6*	0.924
八四早8A×IR24	17	83.9	91.2	7.3**	0.920
二九矮4A×IR24	27	57.6	96.0	38.4***	0.600

注：(A×R) 表示(不育系×恢复系) F_1 ，(B×R) 表示(保持系×恢复系) F_1 ，取正反交平均值(见表1)。

* Far与Fbr之间的差异达5%显著水准；** 1%显著水准；*** 0.1%显著水准。

照，可以排除杂种中的核核互作雄性不育性。很明显，Far与Fbr之差，就是(A×R) F_1 杂种中没有被恢复的那部分质核互作雄性不育性，或称质核互作雄性不育的育性恢复差。

$$Scn (\%) = Fbr - Far \dots \dots \dots \dots \dots \dots \dots \quad (2)$$

当Far=Fbr时，Scn=0，即质核互作雄性不育性被完全恢复。因此，Far与Fbr之比就是质核互作雄性不育性的育性恢复度(Dfr)：

$$Dfr = Far / Fbr \dots \dots \dots \dots \dots \dots \dots \quad (3)$$

计算了珍汕97A×IR24、八四早8A×IR24和二九矮4A×IR24三个组合 F_1 杂种的质核互作雄性不育性的育性恢复差(Scn)和育性恢复度(Dfr)(表3)。结果表明，IR24对这三个不育系的质核互作雄性不育性都不能完全恢复。IR24对珍汕97A、八四早8A和二九矮4A的育性恢复度分别为0.924、0.920和0.600。

讨 论

从本试验看出，在一个杂种的遗传组成中，存在着三种质核关系：第1亲本细胞核与细胞质间的关系(CN₁)，第2亲本细胞核与细胞质间的关系(CN₂)以及第1亲本细胞核与第2亲本细胞核间的关系(N₁N₂)。可以认为，所谓杂种就是质核关系存在着异源性。根据杂种中质核关系存在的异源性，杂种似可以分为三类，即一元杂种、二元杂种和三元杂种(表4)。

表4 杂种类型与雄性不育类型之间的关系

杂种类型	异源的质核关系*	雄性不育类型	实 例
一元杂种	C ₁ N ₁	Scn	质核杂种(表2—I)
二元杂种	C ₁ N ₂ 、N ₁ N ₂	Scn、Snn	品种间杂种(表2—II)
三元杂种	C ₁ N ₂ 、C ₁ N ₃ 、N ₂ N ₃	Scn、Snn	用质核杂种配制的杂种(表2—III)

* C—细胞质；N—细胞核，右下角数字表示亲本编号。

杂种雄性不育性的遗传基础是质核关系中存在着不协调性。这种不协调性是通过双亲细胞核基因间或细胞核基因与细胞质基因间相互作用产生的。不同类型的杂种具有不同的异源质核关系，因此可以产生不同遗传基础的雄性不育性。

质核杂种属于一元杂种，只存在一种异源的质核关系(C_1N_2)。质核互作雄性不育系实质上是质核杂种，因此只能产生质核互作雄性不育性。品种间杂种属于二元杂种，存在着两种异源的质核关系(C_1N_2 、 N_1N_2)。它既可以产生核核互作雄性不育性，也可以产生质核互作雄性不育性。但由于品种间杂种通常不产生质核互作雄性不育性^{[3][4]}，因此品种间杂种的雄性不育性通常主要为核核互作雄性不育性。用质核互作雄性不育系配制的杂种属于三元杂种，存在着三种异源的质核关系(C_1N_2 、 C_1N_3 、 N_2N_3)。它可以同时存在质核互作雄性不育性和核核互作雄性不育性。因此，在用质核互作雄性不育系配制的杂种中，实际表现的雄性不育性与它的质核互作雄性不育性是两个不同的概念，不能混为一谈。当杂种存在核核互作雄性不育性时，即使杂种的质核互作雄性不育性被完全恢复，杂种仍不能表现为正常的育性，特别在籼梗杂种中表现更为明显。因此，仅仅根据杂种的育性大小来判断杂种质核互作雄性不育性的恢保关系是不够准确的。作者认为，用不育系配制的杂种实际表现的育性可以作为衡量杂种在育性上是否符合生产要求的一个指标，但一般不宜作为质核互作雄性不育性的育性恢复度。本文提出的质核互作雄性不育性的育性恢复度的计算方法，排除了核核互作雄性不育性的影响，能比较准确地反映质核互作雄性不育性的育性恢复度，因此可以作为判断杂种质核互作雄性不育性的恢保关系的一个指标。

高明尉^[2]对孢子体雄性不育性的遗传研究表明，被研究的雄性不育系的质核互作雄性不育性受两对独立的隐性育性恢复基因控制。育性恢复基因的显性作用是不完全的，具有剂量效应。这种基因作用的不完全显性表现在 F_1 杂种的育性没有完全被恢复。从本质上说，杂种的质核互作雄性不育性的育性恢复度，反映了育性恢复基因的显性程度。因此，它可用于分析显性育性恢复基因的效应。

参 考 文 献

- [1] 朱英国：水稻不同细胞质类型雄性不育系的研究，《作物学报》，5(4) 1979:29—38。
- [2] 高明尉：野败型杂交籼稻基因型的初步分析，《遗传学报》，8(1) 1981: 66—74。
- [3] Nayar, N. M. : 1973, Origin and cytogenetics of rice. Advances in Genetics, 17, 153—292.
- [4] Oka, H. I. : 1957, Genic analysis for the sterility of hybrids between distantly related varieties of cultivated rice. J. Genet., 55, 397—409.
- [5] ——— : 1974, Analysis of genes controlling F_1 sterility in rice by the use of isogenic lines. Genetics, 77, 521—534.

- [6] —— : 1978, Phylogenetic differentiation of cultivated rice, $\times \times I$. The sporophytic pollen sterility, its genetic basis and intervarietal relationships as show by F_2 sterility. Japan. J. Genetics, 53 (6), 397-410.
- [7] —— : and Y. Doida : 1962, Phylogenetic differentiation of cultivated rice, $\times \times$. Analysis of the genetic basis of hybrid breakdown in rice. Japan. J. Genet., 37, 24-35.
- [8] Shinjyo, C. : 1975, Genetical studies of cytoplasmic male sterility and fertility restoration in rice, *Oryza sativa* L.. Sci. Bull. Coll. Agr. Univ. Ryukyus, 22, 1-57.

THE MALE STERILITY OF DIFFERENT TYPES OF HYBRIDS AND THEIR GENETIC CONSTITUTION IN RICE (*ORYZA SATIVA* L.)

Zhang Guiquan Lu Yonggon
(Department of Agronomy)

ABSTRACT

The pollen fertility of the hybrids of 11 crosses made by 5 male sterile lines from three kinds of cytoplasmic sources and 6 varieties in rice was genetically analyzed. Among six intervarietal crosses, three ones exhibited significant nuclear-nuclear male sterility in F_1 s. In the crosses, Boro I Taichung 65A \times Lian-yuan-zao and Boro I Lian-yuan-zao A \times Taichung 65, F_1 s involved two kinds of male sterility, viz. nuclear-nuclear male sterility and cytoplasmic-nuclear male sterility. The formula of calculating the degree of fertility restoration(Dfr)for cytoplasmic-nuclear male sterility was established. $Dfr = Far/Fbr$ (Far denotes the fertile pollen rate of the F_1 of male sterile line \times restorer line, and Fbr denotes the fertile pollen rate of the F_1 of maintainer line \times restorer line). Based on their heterogeneity between nuclei and between cytoplasm and nucleus, hybrids may be classified into three types, viz. monohybrid (C_1N_2), dihybrid (C_1N_2, N_1N_2) and trihybrid (C_1N_2, C_1N_3, N_2N_3).