

十字花科作物显性核基因雄性不育研究现状及发展

沈向群¹, 于学明¹, 褚向明², 扬文骏¹, 关玉富¹

(1. 辽宁东亚种子科学院, 沈阳 110034; 2. 沈阳市农业局, 沈阳 110011)

中图分类号: S634. 032 文献标识码: A 文章编号: 1001-0009(2001)02-0015-03

在细胞核雄性不育中存在着显性核基因雄性不育和隐性核基因雄性不育两种类型。隐性核基因雄性不育居多, 占 88% 左右, 而显性核基因雄性不育仅占 10% (刘定富 1993)。显性核基因雄性不育虽不及隐性核基因雄性不育普遍, 但迄今为止至少在 20 个属 22 个种中发现了由显性核基因控制的雄性不育性。显性核基因雄性不育与隐性核基因雄性不育有许多相似甚至相同的遗传特性。例如, 测交筛选保持系时两者都仅能获得不育株率稳定在 50% 的不育系统, 但是二者有着实质性的差异。

(1) 不育株与可育品系测交, 其隐性核基因雄性不育的 F_1 代全部可育, 显性核基因雄性不育的 F_1 代则会出现全不育、全可育、1:1 分离或全可育、3:1、1:1 分离三种可能的情况。(2) (不育株 × 恢复系) F_2 代, 隐性核基因雄性不育的所有家系均有育性分离, 而显性核基因雄性不育可能有部分家系无育性分离, 全部正常可育。

目前我国已发现的显性核基因雄性不育材料可分为两大类: 单基因控制的显性核基因雄性不育和基因互作型的显性核基因雄性不育。

1 单基因控制显性核基因雄性不育

由单基因控制的显性核基因雄性不育既没有完全的保持系, 也没有完全的恢复系, 它的原始不育株一般是以杂合显性存在的。杂合不育株与普通品种杂交, F_1 就发生育性分离, 而且后代始终都是 1:1 分离。这种材料通常是由基因突变产生的, 但突变的频率极低, 一般很难发现。最有代表性的实例是太谷核不育小麦 (高忠丽 1972)。在十字花科作物方面, 只有 Q. P. Van Der Meer (1987) 报道了在大白菜上发现单基因显性不育性, 他通过 *Brassica rapa subsp. Pekinensis* B. *rapa subsp. chinensis* 杂交后代自交, 产生了雄性不育单株, 再与其他材料测交, 几乎所有的后代都分离为 50% 的雄性不育株和 50% 的雄性可育株, 因而得出该雄性不育由一个显性核基因控制的结论。

2 互作型显性核基因雄性不育

互作型显性核基因雄性不育的育性是由显性不育基因和能使其育性恢复的显性上位基因共同控制的。显性上位基因只对显性不育基因发生作用, 它不能独立控制某一性状。胡洪凯和马尚耀等 (1986) 在“澳大利亚谷 × 吐鲁番谷”的谷子后代中, 首次发现了谷子显性核基因雄性不育基因。该不育系在北纬 18° 以南地区, 能少量恢复育性, 且生产 6% ~ 10% 自交种子, 可获全不育群体, 建立了显性核不育纯合一型系。

李树林等 (1985) 对一直被认为是隐性核基因雄性不育的甘蓝型油菜雄性不育现象进行了研究, 并育成了“23A”等显性核基因雄性不育系。根据甘蓝型油菜的不育株与恢复株杂交, 可育株自交后代中出现 13:3 的分离, 可育株系与纯合型“两用系”不育株杂交并在 F_1 群体中兄妹交, 出现 5:3 分离, 而认为甘蓝型油菜的上位基因与不育基因是独立遗传的, 其不育性是由两对显性基因“ M_s ”和“ R_f ”互作控制, 其中“ M_s ”为显性不育基因, “ R_f ”为显性上位基因, “ R_f ”能抑制不育基因的表达, 从而使育性恢复。

张书芳等 (1990) 首先在大白菜地方品种“万泉青帮”中发现了显性核不育基因, 经研究发现与上述甘蓝型油菜有类似的遗传机制。提出了大白菜显性核基因雄性不育与显性上位基因互作雄性不育性的遗传模式。

魏毓棠等 (1992) 利用 9 个雄性不育两用系进行两用系间不育株与可育株的双列杂交, 组配成了 4 个不育株率和不育度均达 100% 的显性核基因雄性不育系。提出了“细胞核主效基因显性抑制及微效基因修饰”遗传假说, 该假说认为, 与显性不育基因互作控制雄性不育的不是显性上位基因而是显性抑制基因, 除主效基因外可能还有一些修饰基因影响育性基因的表达。沈向群等 (1992) 使用“万泉青帮”系统的“88-1A”大白菜雄性不育系转育成了新的雄性不育系, 并提出显性抑制基因的存在。

方志远等 (1995) 利用甘蓝材料 79-399 的自然群体中出现的雄性不育株作母本, 用该材料可育株和其他不

收稿日期: 2000-12-15

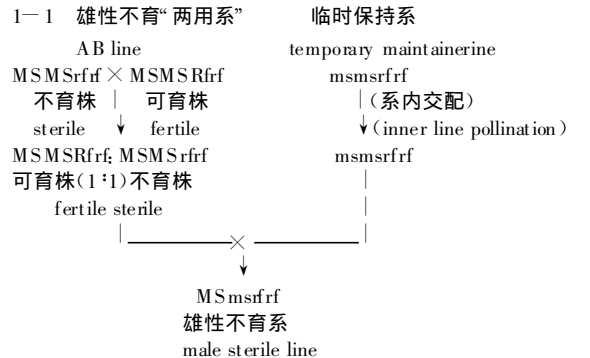
同材料可育株为父本测交, 后代均出现不育株, 部分不育株有时出现微量花粉, 自交后代育性 3:1 分离, 结果证明, 不育材料的不育性受一对显性主效基因控制, 通过大量测交筛选, 育成了 100% 显性核基因雄性不育系。

冯辉等(1996)在前人研究的基础上, 提出了大白菜显性核基因雄性不育“复等位基因”假说, 既在一个控制雄蕊育性的位点上, 至少有 MS^f 、 MS 、 ms 三个复位基因。其中 MS^f 为显性恢复基因, MS 为显性不育基因, ms 为隐性可育基因, 显隐关系为 $MS^f > MS > ms$ 。 MS^f 和 ms 均为可育基因, 它们之间无显隐关系。沈向群等(1999)在利用“88-1A”重复雄性不育转育时发现其转育结果没有重演性, 通过遗传验证试验证明了“复等位基因”的存在, 同时利用 RAPD 标记技术, 使用 100 个引物对显性核基因雄性不育进行了 RAPD 测定, 找到了与育性有关的 RAPD 标记, 并证明了控制育性的基因只有一个, 说明“复等位基因”符合大白菜显性核基因雄性不育的遗传规律。刘定富(1992)对作物显性核不育恢复性遗传的研究作了综述, 认为根据当时的研究结果, 确定哪一种遗传假说更符合实际为时尚早, 以往的研究只是用自己的假说解释自己的试验结果, 未能充分排除其它的可能性。为了准确区分两种机制(基因互作与复等位), 刘定富提出了各种可能的遗传设计。他设计的三种遗传试验共 8 种情况, 都是靠较小群体的定性差异来区分的, 为探明植物显性恢复性的遗传机制奠定了理论基础。

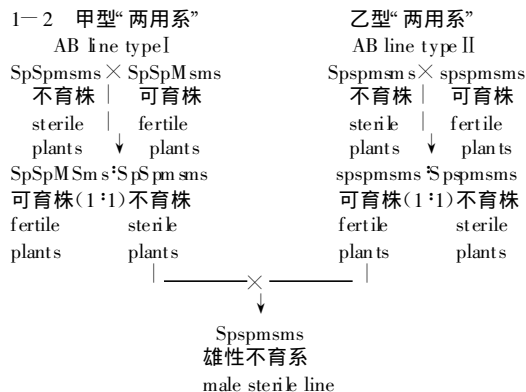
3 交互型显性核基因雄性不育的几种遗传模式

李树林等(1986)首先在甘蓝型油菜上筛选到了显性核基因雄性不育材料的“临时保持系”, 用常规的有性杂交方法育成了 100% 雄性不育系。之后, 大白菜(张书芳 1990、魏毓棠 1992、沈向群 1992、冯辉 1995)和甘蓝(方志远 1995)也都先后育成了类似的核基因雄性不育系统。从根本上解决了核不育利用难点, 从而引起了育种工作者的重视。传统的植物性不育两系选育理论已不能解释这种新的遗传现象, 为了寻求新的答案, 育种工作者们提出了如下几种遗传假说:

1. “显性不育与显性上位基因互作”假说(李树林 1985、张书芳 1990)遗传模式, 如下图:

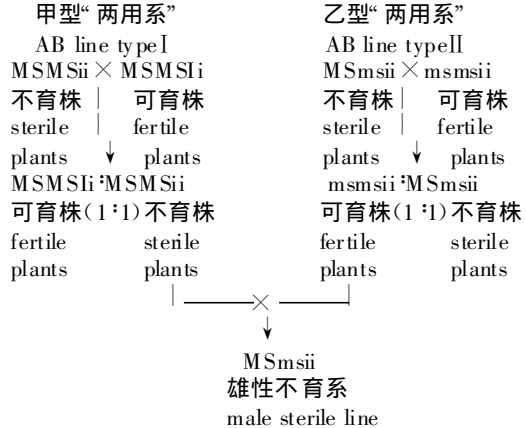


(甘蓝型油菜核基因互作遗传模式 李树林等)



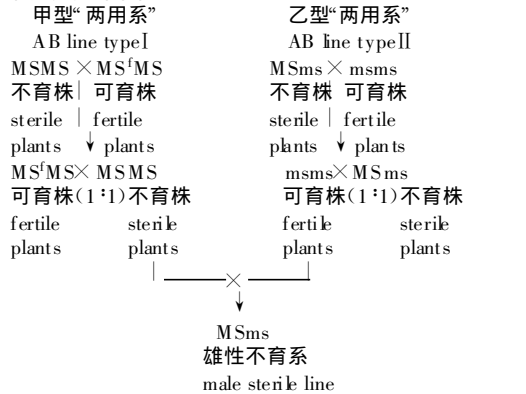
(大白菜核基因互作遗传模式 张书芳等)

2. “显性不育与显性抑制基因互作”假说(魏毓棠 1992)遗传模式, 如下图:



(大白菜显性抑制基因互作遗传模式 魏毓棠 1992)

3. “复等位基因”假说(冯辉 1996、沈向群 1999)遗传模式, 如下图:



(大白菜复等位基因遗传模式 冯辉 1996)

4 显性核基因雄性不育的发展前景

目前, 国内外的大白菜杂种种子生产几乎全部利用自交不亲和系组配, 但自交不亲和系存在自交退化、人工繁殖亲本费用高、若花期不遇或遇特殊天气导致老花自交杂种存度难以保证。雄性不育两用系曾在大白菜杂种利用上广泛使用, 但是由于存在拔除系内可育株费时费

近年来,笔者在参与处理种子事故时,发现有些纠纷是因整枝过狠引起的,非种子质量问题。据试验,整枝对薄皮甜瓜各器官之间的相互关系有显著影响。合理的整枝就是使营养体合理的、充分的生长,不至因徒长而影响产量和品质。

1 整枝原则

1.1 前紧后松 子蔓迅速伸长期,必须及时整枝,促进坐果,促使植株从以营养生长为主向生殖生长过渡,促进果实生长;果实膨大后,根据品种生长习性、生长势摘心、疏蔓或放任生长。

1.2 适时整枝 在晴天中午、下午气温较高时进行,伤口愈合快,减少病菌感染;同时,茎叶较柔软,避免损伤。摘下茎叶随时带出瓜地。有露水或阴雨天不应整枝。

1.3 适量整枝 单株留叶太少,整枝过狠,植株容易早衰,果实不能充分长大,瓜小,果实着色不良,口感差,含糖量低。过早摘除所有生长点的“省工整枝”法并不科学。实践证明坐果后子蔓先端1~2孙蔓放任生长对防止植株早衰有利;尤其在干旱瘠薄的地块,叶小株丛小,整枝更不应过狠。如坐果前整枝过严,果实发育期壮龄叶比例太低,果实因得不到足够的营养物质而出现瓜小、轻、偏长,含糖量低,植株早衰多病。摘心不宜过早,过早会影响其它叶片的功能并加速老化。

各地试验证明:每生产1.5kg品质优良的好产品,在水肥合理的情况下,需中等大小叶片30~35片。甜瓜叶片是制造营养物质的器官,决定果实产量和品质。幼叶同化功能弱,主要消耗营养物质供自身长大,不能输出物质。随着叶面积的扩大,所合成的物质逐渐增加,净同化率增加,25d左右叶面积不再增加,30d左右净同化率达到最大值,这时除自身消耗,输出供其它部分需要的物质最多,对全株贡献最大,这种功能叶又称壮龄叶,在一株上壮龄叶越多,所占比例越大,供给果实积累物质越多,35d以后净同化率开始下降。肥水管理好,无病害,可延迟叶片衰老。45d以后的叶片又称衰老的叶片,可以适当摘除避免营养物质的消耗。

2 保瓜方法

人工授粉:塑料拱棚薄皮甜瓜生产在开花授粉时,正处在早春气温较低,没有昆虫授粉,再加上前期低温寡照,所以在自然条件下,落花化瓜很多,坐瓜极低,在这种情况下,就必须进行人工授粉。人工授粉的最佳时间是上午9~11点,下午14~15点。授粉方法:单纯雄雌花授粉:用毛笔蘸一下雄花,再将所蘸的花粉蘸到雌花柱头上即可。此法瓜均匀,味甜、畸形瓜少。用坐瓜灵喷花:用中国农业科学院郑州果树研究所研制生产的“坐瓜灵”

工,并且难以清除干净,杂种纯度难以保证。从自我保护角度,上述方法难以控制亲本流失。之后,育种家们开始寻求100%雄性不育途径,最早利用的是Ogura萝卜不育胞质导入到其它十字花科蔬菜中,虽然解决了育性问题,但终因苗期叶片黄化、生长缓慢、蜜腺不发达,制种产量低,配合力低下而未进入实用化阶段。异源胞质始终存在质核协调问题,而显性核不育来自大白菜自然群体不存在质核不协调问题,大大增加了可利用程度。辽宁省育成的显性核基因雄性不育系,其不育基因来自当地主栽品种,不育性对各种环境表现稳定,配合力高、制种产量高、生长势强,已成为辽宁省大白菜育种的主要手段。1998年以来省级审定的大白菜品种全部是利用显性核基因雄性不育系配制的组合。由于遗传规律基本清楚,方法简单,转育其它性状易操作,可从这几方面入手:

4.1 转育不同生态型的雄性不育系 大白菜生产供应已改变过去的那种一茬吃半年的状态,一年四季随种随收均衡上市,这就要有适应不同生长环境、不同熟期的品种(抗抽薹春栽品种,抗热夏栽品种,早中晚熟品种)。

4.2 转育黄心系统大白菜不育系 大白菜黄心叶色深浅与类胡萝卜素、总糖、总纤维素、Vc等含量呈正相关,类胡萝卜素含量与含水量呈负相关,类胡萝卜素高的内叶黄色的品种,营养成分高。黄心为数量性状,通过连续定向回交,黄心和育性选择同时进行,4~6代即可完成。

4.3 转育抗病大白菜不育系 随着环境污染、土壤肥力下降、病原菌增加,大白菜病害普遍发生,强度增加,选育双亲抗病势在必行,通过连续定向回交,抗性和育性选择同时进行,4~6代也可完成。

4.4 转育不同类型大白菜不育系 由于各地消费习惯的不同,所要求的类型不尽相同,在转育不同类型不育系时,务必要进行母性经济形状的选择,从符合母性目标性状中选择不育系。

4.5 现代生物技术的发展,为进行植物雄性不育分子水平的研究提供了可能。DNA标记直接反映了植物基因组上的差异,可以检测大部分基因组上的差异(如RFLP)甚至整个基因组(如RAPD)上的差异,可用于构建遗传连锁图,进行基因定位,以较高精度和速度鉴定、转移和整合目的基因。将分子标记技术应用于雄性不育研究,可为雄性不育提供最直接的生物学证据,这对探明雄性不育的机理,从而更有效地应用于育种,意义重大。

0.2g/L浓度喷花,用手动喷雾器均匀向雌花定向喷雾(包括果柄),在雌花开放的当天或第2天喷花,坐瓜率达98%。注意温度和浓度。用四种产品混配组成配方:

1.8%的爱多收,1%防落素,0.5%的2,4-D及赤霉素。每1kg水加爱多收1ml,防落素5ml,2,4-D 4ml,赤霉素0.1g(赤霉素先用少许酒精稀释)。坐瓜率达95%以上。

(齐齐哈尔市蔬菜研究所,161041)