

# 光敏核不育水稻遗传研究方法的思考<sup>①</sup>

孙宗修 程式华 斯华敏

(中国水稻研究所, 杭州 310006)

## Evaluation of the Research Approaches to Inheritance of Photoperiod Sensitive Genic Male Sterile Rice

Sun Zongxiu Cheng Shihua Si Huamin

(China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006)

### 一、研究历史回顾

1973年,石明松在晚粳农垦58大田中发现了一株天然雄性败育株,该不育材料在夏季长日下表现不育,秋季短日下表现可育。1984年,经邓景扬博士和湖北省有关专家分析后命名为“湖北光敏核不育水稻”<sup>(2)</sup>。1985年10月,湖北省组织有关专家对光敏核不育水稻农垦58进行了省级鉴定,并正式命名为“湖北光周期敏感核不育水稻”(Hubei Photoperiod Sensitive Genic Male Sterile Rice, HPGMR),简称为“湖北光敏核不育水稻”。光敏核不育水稻的发现,对于杂交水稻的进一步发展具有重要意义,因而受到普遍重视。

几年来,各地的水稻育种工作者在转育光敏核不育水稻农垦58(简称农垦58S)的不育基因的同时,纷纷报道了各自的光敏不育遗传研究及其基因定位的研究结果,有些结论与经典的遗传学理论相悖,在学术上引起了争论。综合有关报道,可粗分为以下4种遗传模式:

1. 单基因模式 石明松<sup>(2)</sup>根据1981—1982年的正反交试验中 $F_2$ 组合在长日条件下不育株与可育株呈1:3分离,回交一代可育:不育呈1:1分离,认定光敏核不育水稻的育性受一对与细胞质无关的隐性雄性不育基因所控制。朱英国<sup>(3)</sup>则报道,有53%的组合在 $F_2$ 群体中,可育:不育比例为3:1,隐性基因在长日照下表达。张晓国等<sup>(10,11)</sup>也报道了类似的结果。

2. 双基因模式 靳德明等<sup>(18,19)</sup>认为,农垦58S的主效基因型为 $ms^{ph}ms^{ph}rf^{ph}rf^{ph}$ ,而常规品种有 $Ms^{ph}Ms^{ph}rf^{ph}rf^{ph}$ 和 $ms^{ph}ms^{ph}Rf^{ph}Rf^{ph}$ 两类。 $ms^{ph}$ 为光敏不育基因, $Rf^{ph}$ 为对光敏不育的恢复基因,两位点相互独立。雷建勋等<sup>(20)</sup>报道了类似的研究结果,并将光敏不育的基因型定为 $ms_1^{ph}ms_1^{ph}ms_2^{ph}ms_2^{ph}$ ,两基因间具有累加作用。

3. 质量-数量遗传模式 梅国志等<sup>(16)</sup>认为,光敏不育是由光敏不育基因与育性差异基因协同作用的结果,并假设光敏不育基因为 $Ps$ ,育性差异基因为 $fd_i$ ( $i=1, 2, 3, \dots$ ),后者可以是调控 $Ps$ 的基因、修饰基因、温敏基因等。薛光行等<sup>(22)</sup>提出了修饰基因强烈影响光敏雄性不育后代表现型的报告。

4. 非典型模式 1988年,张廷璧报道,通过对M105S的长期单株选择,发现株系内的不育性在不断分离,随着世代增加,群体扩大,在混合留种情况下群体内半不育株和可育株逐渐增加<sup>(12)</sup>。李丁民等<sup>(8)</sup>结合光

①在统一更名之前,本文仍沿用“光敏”一词。

敏不育基因转育工作, 观察了 127 个组合  $F_2$  的育性, 未发现可育株与不育株分离比例符合一对隐性基因控制的遗传规律, 其中一个组合的  $F_2$  代 600 株的群体中没有出现 1 株不育株。

1989 年, 我们在杭州 ( $30^\circ 05'N$ ) 自然条件下观察了以农垦 58S 与 6 个晚粳品种杂交的分离世代的育性表现, 发现  $F_2$  或回交世代的育性分离, 各组合表现不同, 出现了非典型双峰分布或近似单峰分布的现象, 这说明了不育遗传的复杂性。

光敏不育基因的定位研究结果也不一致, 张端品<sup>[13]</sup> 通过标记基因法, 将农垦 58S 的光敏不育基因定位在第 5 染色体上, 与  $d-1$  基因连锁, 重组值为 28.41% 左右, 胡学应等<sup>[14]</sup> 通过同工酶法, 将农垦 58S 等的两对光温敏基因分别定位在第 6 和第 11 染色体上 (以上染色体编号均已按 1990 年新的国际染色体编号系统校正), 这在学术上引起了争议。

## 二、几个值得商榷的问题

1. 经典遗传学研究方法的适用范围 经典的遗传学研究方法, 即通过杂交、回交或自交, 依据  $F_2$  代、回交  $F_1$  代或后继世代 (如  $F_3$ 、 $F_4$  等) 植株性状的分离, 推断研究对象的遗传模式, 是建立在一个基因控制一个性状的基础上的。当配子随机产生、受精机会均等、合子成活率一致、所研究的性状相对稳定时, 即可获得预期的研究结果。然而, 在光敏核不育水稻的遗传研究中, 上述原理似没有得到应有的重视, 这可能是研究未能取得一致结论的原因之一。

2. 光敏核不育基因表达的条件 搞清基因表达的条件是进行遗传学研究的先决条件, 石明松于 1980—1981 年以分期播种的农垦 58S 单株结实率与日照长度进行相关分析, 推断其育性是受光照长度制约的<sup>[2]</sup>。元生朝等<sup>[1]</sup> 观察了农垦 58S 和 M105S 在幼穗发育中育性转换的敏感期、诱导不育的临界光长、光强及短日光周期下在暗期进行短暂间断光照诱导不育的作用等, 认为光周期性质是诱导农垦 58S 育性转换的主导因子, 提出湖北光敏核不育水稻具有二个光周期反应与三个发育阶段的假设, 认为第一光周期决定分化, 第二光周期决定育性。

以往多数试验是在大田中进行, 通过人工遮光控制光长。由于夏季日照长, 因此长日在一定程度上掩盖了夏季高温的作用。尽管 1987 年就有关于温度对光敏不育作用的报道<sup>[15]</sup>, 但由于缺少对资料的缜密分析, 得出了“温度通过光周期起作用”这一值得推敲的结论。

近几年通过使用人工气候箱使光敏核不育水稻的光温反应研究取得了突破性进展<sup>[4-7]</sup>, 发现光敏核不育水稻的光温反应十分复杂, 不但光周期, 而且温度和光温互作效应都显著地影响育性的表达。在人工控制条件下, 农垦 58S 即使在长日条件下, 低温也能导致其由不育转为部分可育, 同样在高温条件下, 即使短日照, 其育性也显著下降<sup>[5]</sup>。因此, 对于这种复杂的环境敏感型不育特性, 要揭示其遗传本质, 必须满足其基因表达的光温条件。

3. 自然光温条件对基因表达的适合性 自然条件的气候是复杂多变。从大范围来讲, 北方夏季日照较长, 但温度不高, 有利于光敏不育性的表达; 华南夏季气温较高, 但长日天数较少, 有利于温敏不育性的表达; 至于云贵高原, 气候更加复杂, 即使农垦 58S 也没有明显的不育期<sup>[21]</sup>。以同一纬度来看, 沿海地区夏季台风频繁, 温度变化大, 温度对育性的作用较明显。从小范围来看, 气候年度间的变化很大, 长江中下游地区 1988 年盛夏高温有利于不育性的表达, 而 1989 年盛夏的异常低温, 则造成多数光敏不育材料的育性出现“打摆子”现象。另一方面, 即使在同一地点, 每天的气候因子也不一样。在气候因子中, 日长变化较有规律, 夏至最长, 冬至最短, 如以农垦 58S 的临界日长来推算, 在杭州 ( $30^\circ 05'N$ ) 的育性转换期在 8 月中旬<sup>[17]</sup>, 但由于遗传背景的影响, 不同组合间对光照反应是不同的。因此在自然条件下, 以一刀切的方法确定对分离群体育性考察的日子 (如 8 月 25 日) 是不尽合理的。如以 1989 年杭州、武汉的资料来看, 即使育性表现较好的粳型材料

N5047S, 育性在8月中旬即已开始转变<sup>(9,17)</sup>。如育性调查仍以8月25日为限,就有可能造成与其杂交的分离群体中统计比例的偏差。而对于多数晚粳类型,在长江中下游地区要在8月15日前抽穗,如不进行短日照处理是有一定困难的。气候因子中的温度是一个极不稳定的因素,尤其是东南沿海台风频繁地区。研究表明,在长日照条件下,在减数分裂期24.6℃处理1天或26.4℃处理3天,足以使一些籼型光敏不育系的育性发生转变<sup>(6)</sup>。气候条件复杂多变严重影响了光敏不育遗传研究在不同地区间或同一地区不同年份间的重复性。

### 三、结语与展望

综上所述,光敏雄性不育是一种十分复杂的光温生态现象,不育基因表达需要有严格的光温条件。自然条件下的气候是复杂多变的,因此难以满足不育基因表达的基本条件。我们在1989年的遗传试验中,农垦58S在理论不育期出现了不同程度的自交结实现象,单株最高结实率达19.0%。这种来自低温的干扰因素是很难从F<sub>2</sub>或回交世代群体中排除掉的。因此,在自然条件下对光敏雄性不育的遗传研究不能满足经典遗传学研究方法的适用条件,换句话说,在自然条件下用经典方法研究光敏不育的遗传规律是不适当的。

光敏核不育水稻的遗传研究,无论在理论上还是在实践上均是十分必要的。使光敏核不育水稻的光温反应相对简化,充分满足光敏不育基因表达的条件,是今后开展这项研究的关键。在人工控制条件下应用经典的方法及通过经典方法与现代分子遗传学手段(如RFLP)相结合的研究途径,有可能使人们对光敏不育的遗传特性有更深入的认识。

### 参 考 文 献

- (1) 元生朝等:1988. 作物学报, 14(1): 8-15.
- (2) 石明松等:1986. 遗传学报, 13(2): 107-112.
- (3) 朱英国等:1987. 武汉大学学报 HPGMR 专刊, 61-67.
- (4) 孙宗修等:1989. 中国水稻科学, 3(2): 49-55.
- (5) 孙宗修等:1991. 中国水稻科学, 5(2): 56-60.
- (6) 孙宗修等:1993. 作物学报, 19(1): 83-87.
- (7) 孙宗修等:1991. 浙江农业学报, 3(3): 101-105.
- (8) 李丁民等:1989. 杂交水稻, (1): 27-31.
- (9) 汪发启:1991. 杂交水稻(增刊): 60-64.
- (10) 张晓国等:1990. 华中农业大学学报, 9(4): 481-483.
- (11) 张晓国等:1991. 遗传, 13(3): 1-3.
- (12) 张廷璧:1988. 中国水稻科学, 2(3): 123-128.
- (13) 张端品等:1990. 华中农业大学学报, 9(4): 407-419.
- (14) 胡学应等:1991. 华南农业大学学报, 12(1): 1-9.
- (15) 贺浩华等:1987. 武汉农业大学学报 HPGMR 专刊, 87-93.
- (16) 梅国志等:1990. 华中农业大学学报, 9(4): 400-406.
- (17) 程式华等:1990. 中国水稻科学, 4(4): 157-162.
- (18) 靳德明等:1988. 作物杂志, (3): 8-10.
- (19) 靳德明等:1991. 华中农业大学学报, 10(2): 136-144.
- (20) 雷建勋等:1990. 华中农业大学学报, 9(4): 420-429.
- (21) 廖昌礼等:1991. 贵州农业科学, (1): 1-5.
- (22) 薛光行等:1991. 遗传学报, 18(1): 59-66.

本文于1991年9月16日收到。