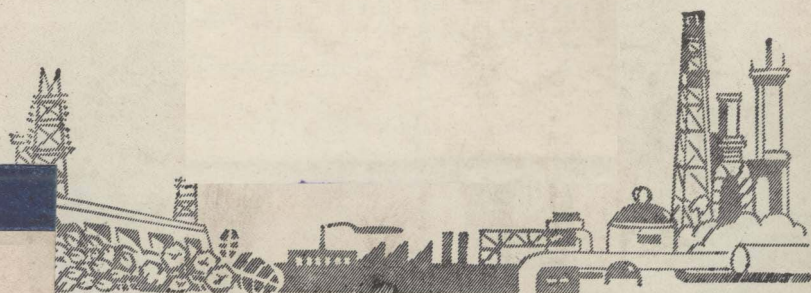


水稻雄性不育的研究



国外科技参考資料 第53号

上海科学技术情报研究所

毛主席语录

中国人民有志气，有能力，一定要在不远的将来，赶上和超过世界先进水平。

有了优良品种，即不增加劳动力、肥料，也可获得较多的收成。

目 录

- 一、关于亚洲野生稻 *Oryza perennis* 和栽培稻
O. sativa 之间杂种不育性关系的考查..... 1
- 二、栽培稻的系统分化: XX 水稻杂种败育的遗传
基础的分析.....20
- 三、按照杂种不育性对日本陆稻固有品种的分类.....37

关于亚洲野生稻 *Oryza perennis* 和 栽培稻 *O. sativa* 之间杂种 不育性关系的考查

自从加藤于 1930 年根据子一代不育性和一些其他差异把稻属 (*Oryza sativa* L.) 的品种分类为籼稻 (印度型) 和粳稻 (日本型) 以来, 许多工作者已注意到子一代杂种的部分不育性可作为推测品种的系统关系的一种标准。然而, 寺尾和水岛等指出, 不育性关系太复杂, 不能根据它把水稻品种分成两个不同的组群。冈彦一后来证明, 由一组试验品系 (test-strains) 所得到的子一代可育性的型式 (pattern), 基本上是与代表着性状联合 (character-associations) 的大陆 (籼) 型和海岛 (粳) 型相关的, 可是在每一类型中都对试验品系存在着不育反应 (sterility reactions)。

除了栽培稻 *O. sativa* 之外, 有几种具有相同染色体组 AA 的水稻, 即 *O. perennis* Moench, *O. glaberrima* Steud. 和 *O. breviligulata* A. cheval. et Roehr. (= *O. stapfii* Roschev.)。它们所有的杂交子一代并不显示染色体配对的紊乱。后两种西非特产的 *O. glaberrima* (栽培的) 和 *O. breviligulata* (野生的) 及其所产生的完全可育的杂种子一代, 而有别于显著不育性隔离和某些性状差异的栽培稻, *O. sativa* 和 *O. perennis* 截然不同。另一方面, *O. perennis* 包含各种类型。亚洲型变化于 *perennis* (多年生的) 和 *spontanea* (一年生的) 之间, 显示出一系列过渡类型 (intergrades), 所谓 *O. sativa* f. *spontanea* Roschev. 可以看作

是 *O. perennis* 的一种类型。*O. barthii* A. cheval. 也可以看作是 *O. perennis* 种的一种非洲型, 尽管它由于产生根状茎的能力高, 而与其他过渡类型有别。*O. cubensis* Ekman. 和其他南美品种可以认为是美洲型。作者及其同事已经提出, *O. perennis* 的亚洲 *perennis* 型可能是 *O. sativa* 的祖先。

已进行的对 *O. perennis* 的野生类型的杂种不育性关系的研究, 没有象对 *O. sativa* 所进行的研究那样彻底。业已报道, *O. perennis* 的一些亚洲品种和 *O. sativa* 之间的杂种子一代是可育的, 而美洲和非洲 (*barthii*) 类型与 *sativa* 的杂种子一代是高度不育或部分不育的。但这些报告是根据比较少量的杂交材料得出的。还有待研究的是有关这类水稻杂种不育性关系的变异的样板。同时也产生这样的问题, 即野生种群如何产生引起这种不育性的遗传因子的变异。在考虑这些问题时, 作者已致力于探讨 *O. perennis* 的品系之间以及种群之内的不育性关系。本文所涉及到的的是亚洲材料的资料, 已经指出: 亚洲野生稻类型大多数能与各种 *sativa* 品种产生可育的杂种子一代; 这些 *sativa* 品种尽管在其种群中含有各种各样的不育因子, 却是部分地互相不育的。

材 料 和 方 法

采用的材料是日本国立遗传研究所保藏的 *O. perennis* 和 *O. sativa* 的遗传原种。其中大部分是从原产地收集起来的种子样品, 每种种子样品代表一个种群。产地分布于印度、泰国、马来亚、缅甸、非洲和热带美洲国家。这些稻种种在该研究所的温室或自动控制的短日照田里。至于产地的条件、栽培的方法等, 可参考森岛等于 1961 年所发表的文献。

由收集起来的稻种长出的植株大多数可能是杂合的。从每个种子样品培育出的水稻植株中，任意取其一株以得到代表下一代品系的自交种子 (selfed seeds)，并在通常情况下把同一植株 (或它的后代) 用作杂交实验。一方面，按计划进行多系相互杂交；另一方面，把许多品系与一组试验品系进行杂交 (如表 1 所示，大多数用作母本)。所选择的 *O. sativa* 的试验品系是冈彥一以前所用的材料，这些材料是纯种品系，使用它们所得到的资料能够与以往用各种 *sativa* 品种所得到的资料相比较。另一个试验品系是从 *O. perennis* 的原始稻种自花受粉获得的纯种。

杂交时采用温汤去雄法 (43°C, 7 分钟)，每次杂交培育出 2~3 株杂种一代水稻，并单株记录有关杂种的缺点、花粉和种子可育性和一些其他性状。当每株水稻有两个以上小穗将要开花时，用碘化钾溶液进行花粉粒染色，测定花粉的可育性 (正常花粉的百分数)。结果发现，培育在温室 (冬天)，短日照田间 (夏天) 以及实验田中的基因型相同的子一代水稻，其花粉可育性几乎是相同的，最大的差异大约为 10%。因此，如果同一种杂交植株之中的差异超过 10%，这个较高的数值或较高数值的平均值可被用作代表特定的杂交组合 (crosscombination) 的可育性。

资 料 介 绍

1. *O. perennis* 和 *O. sativa* 杂交杂种子一代的可育性和特征。

整个实验期间发现，*O. perennis* 的亚洲品系与 *O. sativa* 杂交所得到的成果与 *sativa* 品系之间的杂交所得到的成果一样，并发现异花授粉的种子在休眠被克服后发芽良好。本研究所采用的亚洲材料中也没有发现表现出缺点的子一代杂种。正如以

表1. *O. sativa* 和 *O. perennis* 的品系之间的
子一代花粉可育性(%)

品系 编号	种, 类型和起源	品 系									
		108	414	521	563	647	W106	W122	W168	W120	W172
	<i>O. sativa</i>										
108*	籼稻型, 中国 台湾省	98	76	27	32	85	99	94	78	85	75
414*	籼稻型, 印度		95	45	67	73	94	97	98	97	98
521*	粳稻型, 日本			93	91	76	96	92	73	76	
563*	粳稻型, 日本				98	86	59	96	37	41	
647*	粳稻型, 苏拉 威西					99	93	96	68	88	67
	<i>O. perennis</i>										
W106*	<i>spontanea</i> , 印度						96		85	97	63
W122	<i>spontanea</i> , 印度							90		98	93
W168	<i>spontanea</i> , 泰国								97		
W120	<i>perennis</i> , 印度									90	
W172	<i>perennis</i> , 泰国										94

* 用作试验品系。

前的研究所指出, 野生稻的性状, 如过早落粒和多芒等在杂种一代通常为显性。

表1所示是5个 *sativa* 品系和5个 *perennis* 品系通过成对异系杂交而获得的杂种子一代的可育性变异的一般观察。表中的资料表明, 在亚洲 *perennis* 品系之间以及在 *perennis* 和 *sativa* 品系之间的杂种子一代的大多数是高度可育的。非洲的 *barthii* 和 *O. perennis* 的美洲品系与亚洲的 *O. perennis* 和 *sativa* 品种杂交可得到部分不育或高度不育的杂种子一代。

已经发现: 子一代水稻的种子可育性在很大程度上是与花粉可育性相平行的, 或是较低的。种子和花粉可育性之间的差异可能是由于种子可育性的环境变化或者是不育因子对小孢

子和大孢子的不同的影响(differential effects)。在 *perennis* 和 *sativa* 品系之间的 252 次杂交中, 两个百分数之间的相关系数为 0.60。

坚鱼和水岛于 1958 年指出, 某些 *perennis* (*spontanea* 型, 取自印度和中国) 和日本的 *sativa* 品系之间的正反交杂种子一代, 在种子可育性方面有差异。为了检查杂交实验中是否出现这种现象, 在每个杂交组合中采用同一单株既作母本又作父本进行各种组合的 14 次正反交实验。结果表明, 花粉可育性方面没有显著的差异, 各种器官的大小也没有显著的差异, 而种子可育性方面则有一定范围的相互差异。然而, 由于子一代水稻的数量不足, 仅能对其中三种进行资料的方差分析。三个杂交组合之一——W107-H 与 504, 与上述作者们所发现的一样, 在杂种子一代种子可育性方面有显著的差异, 可育性为 43%, 而 504 × W107-H 则为 89%。W107-H (*spontanea* 类型取自印度) 是通过染色体自发加倍从单倍体水稻得到的一种纯品系, 504 (*sativa*, 取自中国台湾省的梗稻型) 也是一种纯品系。因此, 相互差异可以被认为是细胞质效应(cytoplasmic effect) 或者是母体组织和大孢子或胚之间的某种不调和的相互作用所致。看来种子可育性的相互差异(reciprocal differences)可能在水稻群体中时常发生。

2. *O. perennis* 和 *O. sativa* 的品系间杂种不育性关系的分析

把亚洲 *O. perennis* 和一些试验品系之间杂种子一代的花粉可育性的分布作为实例与冈彦一采用 *sativa* 品系所得到的资料一起列于表 2。结果发现, 1) 用 *O. perennis* 试验品系 W106 与亚洲 *perennis* 和 *sativa* 品系杂交, 几乎都能产生高度可育的杂种子一代; 2) 用 *O. sativa* 试验品系 108 和 414 (籼稻) 以及

表 2. 亚洲 *perennis* 和 *sativa* 品系与某些试验品系(样品)
杂交所产生子一代花粉可育性的分布:

a) 试验品系: W106 (*O. perennis*, *spontanea* 类型, 印度)

物种和类型	正 常 花 粉 的 %																试验 品系 编号
	100	95	90	85	80	75	70	65	60	55	50	40	30	20	10	0	
<i>O. perennis</i> :																	
<i>spontanea</i>	4	8		1		1											14
Intermediate*	2	7	3		1												13
<i>perennis</i>	2	1	1			1	1	1		1							8
<i>O. sativa</i> :																	
Continental (籼稻)	6	15															21
Tropical-Insular (粳稻)		10	3	2	1												16
Temperate-Insular (粳稻)		3	3					1									7

b) 试验品系: 414 (*O. sativa*, 籼稻, 印度)

物种和类型	正 常 花 粉 的 %																试验 品系 编号
	100	95	90	85	80	75	70	65	60	55	50	40	30	20	10	0	
<i>O. perennis</i> :																	
<i>spontanea</i>	4	9	2	1	1	1	1										19
Intermediate*	1	8	3		1	1	1		2								17
<i>perennis</i>	2	6					1				1	1					11
<i>O. sativa</i> :																	
Continental (籼稻)	5	3	2	2	2	3	3	4	10	9	10	2					55
Tropical-Insular (粳稻)					3	2	6	9	3	3	8	4	1				39
Temperate-Insular (粳稻)				2	4		3	2	1	2	1	3	2				20

c) 试验品系: 521 (*O. sativa*, 粳稻, 日本)

物种和类型	正 常 花 粉 的 %																试验品系编号
	100	95	90	85	80	75	70	65	60	55	50	40	30	20	10	0	
<i>O. perennis</i> :																	
<i>spontanea</i>		2	6	1	2	1			1		3		1			1	18
Intermediate*		2	4	3		1	2				3					1	16
<i>perennis</i>		1	1	1	1	1				1		1	1	1			9
<i>O. sativa</i> :																	
Continental (籼稻)			2	3	8	4	2	8	2	1	10	11	3	4			58
Tropical-Insular (粳稻)		1	11	3	4	3	2	2	4	4	1	2	2				39
Temperate-Insular (粳稻)		2	7	2	1		2	1	2	1	2						20

* Intermediate 为 *perennis* 和 *spontanea* 类型之间的中间类型。

521(粳稻)与大部分的 *perennis* 品系杂交,也能产生高度可育的杂种子一代,但是这种趋势在用试验品系 563 和 647(粳稻)时是不很明显的;3)在 *O. perennis* 品系之中, *spontanea* 类型的子一代可育性比 *perennis* 类型的子一代可育性高。因此,可以说, *O. perennis* 的亚洲品系之间和它们与籼稻和粳稻的 *sativa* 品种之间的杂交,可产生高度可育的子一代杂种。*spontanea* 的子一代可育性之所以高于 *perennis* 类型的子一代可育性,可以归因于它的群体所含的不育因子的比率较低,这将于后面加以讨论。

正如冈彦一在 1954 年和 1958 年所提到的一样, *sativa* 品种之中的籼稻的试验品系与籼稻品种杂交所产生的子一代可育性比它与粳稻品种杂交所产生的子一代可育性高,而粳稻的试验品系,特别是温带岛屿(Temperate-Insular)类型(521 和 563)的试验品系与粳稻品种杂交所产生的子一代可育性比它与籼稻

品种杂交所产生的子一代可育性高。这些事实指出,在变异中涉及到分化的两个方向:栽培稻和野生稻之间的分化是其中之一,前者对其他各种品种具有一般的亲和力,而后者则受较大限制;栽培稻分化为籼亚种和粳亚种则是另一方向。

冈彦一曾用一系列“+”和“-”号表示一个品系对一组试验品系的不育作用,这一系列“+”和“-”号表示杂种子一代比试验品系的花粉可育性高于或低于 87.5%,然后根据“+”号的数目(横轴)和其类似性(纵轴)排列出不育作用的类型。但是,用这种方法测定每组杂交组合所得到的正常的花粉率不足以得出最后的结论。为了克服这一缺点,作者们曾经采用如下主要分量分析技术:由于试验品系 W106 在几乎所有的杂交组合中都能产生高度可育的子一代,所以可分析从其他 5 个试验品系得到的资料。从这些资料中随意取用 30 个 *sativa* 和 30 个 *perennis* 品系,把由它们与五个试验品系 (108, 414, 647, 521 和 563 分别用 A, B, C, D 和 E 表示)所得到的花粉可育性变换为反正弦,计算 5 个变量之间的相关系数,以便制成两个相关矩阵,一个矩阵代表 *sativa* 品系,另一个代表 *perennis* 品系。在前一矩阵中,5 个变量可分为正相关的两个组,两组之间成负相关。这两组与籼稻类型和粳稻类型相一致。相反,后者的所有相关呈正号(正相关)。根据这些相关矩阵,用 Kendall (1957) 法求出第一个和第二个分量。5 个试验品系的第一和第二分量矢量的方向余弦列于表 3。

为了简明起见,把根据这个计算结果得出的结论先写出来:

在 *O. sativa* 中,变量的第一个分量指出它分化为籼亚种和粳亚种,第二个分量表明它朝野生型方向变化。相反,在 *O. perennis* 中,第一个分量表明它朝栽培型变化,第二个分量表明它有分化成籼亚种和粳亚种的潜在能力。

表 3. 在相关矩阵的主要分量分析后所求得的 5 个品种
(试验品系)的方向余弦

试 验 品 系	<i>sativa</i> 的 矩 阵		<i>perennis</i> 的 矩 阵	
	C_1	C_2	W_1	W_2
108	-0.462	0.147	0.431	-0.226
414	-0.366	0.562	0.441	-0.535
647	0.207	0.787	0.455	-0.314
521	0.556	-0.018	0.435	0.605
563	0.549	0.208	0.474	0.446
contribution	0.506	0.247	0.500	0.184

这个结论来自资料的下列解释。如表 3 所示, 用 *sativa* 资料时, 第一个分量(C_1)对籼稻的试验品种(108 和 414)给出负的方向余弦; 对粳稻的试验品种(521, 563 和 647)给出正的方向余弦。而第二个分量(C_2)对所有这些试验品种倾向于给出正的方向余弦。用 *perennis* 资料时, 这种情况完全相反, 第一个分量(W_1)对所有试验品系给出正的方向余弦。第二个分量(W_2)倾向于根据符号的不同来区分籼稻和粳稻。这些分量的作用在于它表明了总变异的大约 70% 是根据一个相关矩阵求得的。为了与这些分量轴进行比较, 把 *sativa* 品系的 5 个变量合并计算以最大限度的扩大籼稻和粳稻之间差异的判别函数 (discriminant function)。求得的函数(X)为: $X = -1.00A - 0.18B + 0.62C + 0.12D + 0.58E$ 。该函数(X)与 5 个变量的分量轴 C_1 和 W_2 在符号上很类似。这些分量轴之间的相关(cosine $\theta'S$)以及由这些分量轴和判别公式所给出的分数之间的相关如下:

$$\cos \theta_{C_1 W_1} = 0.24, \cos \theta_{C_1 W_2} = 0.82, \cos \theta_{C_2 W_1} = 0.76,$$

$$\cos \theta_{C_2 W_2} = 0.50, \gamma_{C_1 X} = 0.92 \text{ 和 } \gamma_{W_2 X} = 0.32$$

因此, 可以认为 *sativa* 的第一分量轴(C_1), 以及 *perennis*

的第二分量轴(W_2)表示出品系分化为籼稻和粳稻。另一方面,考虑到 *perennis* 品系与不同的 *sativa* 类型有产生可育的杂种子一代的趋势,因而可以认为,对 5 个试验品系都给出正方向余弦的 *perennis* 的第一分量轴(W_1)和 *sativa* 的第二分量轴(C_2)代表着 *perennis* 和 *sativa* 之间的变异。

用每个分量轴的方向余弦所给出的分数,可进一步检定被观察的品系的分布。散布图(图 1)表示由 *sativa* 的第一个分量轴(横坐标)和 *perennis* 的第一个分量轴所规定的平面中的 *sativa* 和 *perennis* 品系的分布,冈彦一以往分类反应类型也是采用根据图中符号分类的方法。散布图表明,二种方法已得到可比较的结果,而变异的连续性可以用新方法较好地说明。同时发现,大多数 *perennis* 品系是沿着横坐标(C_1)位于籼稻和粳稻之间的位置上,它们的 W_1 的分数较大,所以处在散布图的上部分。根据这些计算结果推论, *O. perennis* 的亚洲型具有分化为诸如籼亚种和粳亚种的潜在趋势。

3. 在野生稻的群体中所发现的各种不育因子

森岛等 1961 年证明,野生稻群体在外表性状以及生理反应方面不同程度上是异型的。它的不育性可能也是同样情况。必须注意到,有些群体中有部分可育稻株,杂种不育关系的研究是基于亲本自交可育的前提。作者用原始种子培育的水稻来研究群体内可育性的变异。实验结果指出了下列事实:

1) *perennis* 类型群体中大多数都有不少部分不育植株,不育植株在群体中出现的频率与植株的再生能力直接相关。因而说明,引起不育的因子在仅用种子(*spontanea* 类型)繁殖时就被排除,而在部分无性繁殖群体(*perennis* 类型)中则能够继续存在。可以认为,不育植株在群体中出现的频率愈高,无性繁殖率亦愈高。

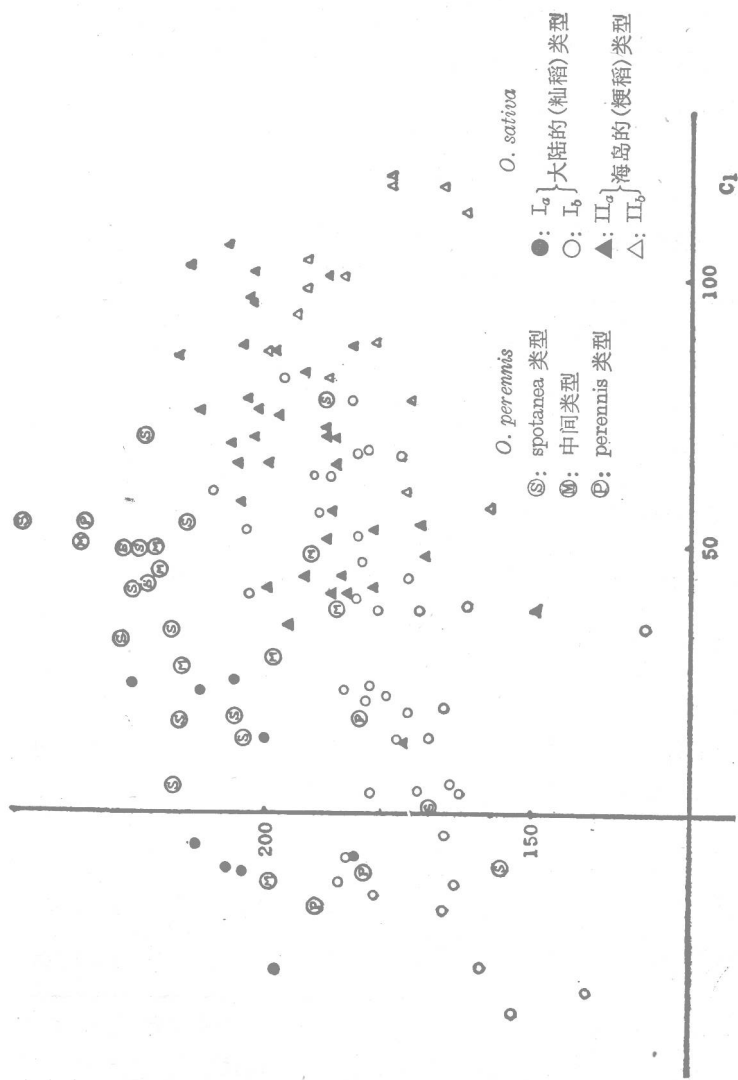


图 1. *perennis* 和 *sativa* 品系的散布是根据 *sativa* 的第一个分量 (C_1 ; 横坐标) 和 *perennis* 的第一个分量 (W_1 ; 纵坐标) 求得。

2) 在第一代植株的自花受粉后代中,花粉可育性的分布列于表 4。自花受粉倾向于产生不育的植株,少数几个部分可育的植株是从高度可育亲本得来的,大多数部分可育植株是从部分可育的亲本得来的。

3) 表 5 表明,同一群体的植株相互杂交所产生的子一代植株的花粉可育性高于亲本的自花受粉后代。

表 4. 在 *O. perennis* 的自花授粉后代和子二代(样品)中所发现的可育性变异

群体 编号	类型	所观察 的品系 的编号	亲本的花 粉可育性 (%)	后 代 花 粉 的 可 育 性 (%)											总株数
				100	90	80	70	60	50	40	30	20	10	0	
自花受粉后代															
W107	<i>spontanea</i>	1	99	46	1	1		1		1					50
W107	<i>spontanea</i>	1	98	30	7				1		1		1		40
W107	<i>spontanea</i>	10	98~100	45	2	1		1							49
W203	<i>spontanea</i>	14	98~100	63	6	1									70
W120	<i>perennis</i>	1	73	4	2	1			1						8
W120	<i>perennis</i>	1	49	3	2	4	2	1	3	2	2	1	2	8	35
W120	<i>perennis</i>	11	95~99	26	16			5		1	1			3	52
W132	<i>perennis</i>	3	95~98	4	7	1	1							2	15
子二代群体			(F ₁)												
W101×W208 (<i>spont.</i> × <i>peren.</i>)			86	14	134	20	5	2	2	1				1	179
108×W106 (<i>sat.</i> × <i>spont.</i>)			99	117	41	3		1	1						163
521×W106 (<i>sat.</i> × <i>spont.</i>)			94	58	54	9	2	2	3				1		129
108×W208 (<i>sat.</i> × <i>peren.</i>)			90	3	42	42	29	10	11	4	4	1	2		148
504×W208 (<i>sat.</i> × <i>peren.</i>)			84	13	93	16	8	2	1	1			1		135

4. 有关花粉可育性的资料还从 *perennis* 类型的群体中植株-品系的实验 (plant-line experiment) (从自然群体中

表 5. 同一群体的第二代植株(W120; *perennis* 类型)
之间的子一代花粉可育性

植 株	花 粉 可 育 性 (%)											总 株 数
	100	90	80	70	60	50	40	30	20	10	0	
自花受粉后代												
1	3	4	1	1			1			1	1	12
2	6	1	1									8
3		1	1									2
4	2	1	1									4
5		4			1		1					6
子一代(F ₁):												
1×2	2											3
1×3	2	2										4
1×4	2	1		1								4
2×3	2	2			1							5
2×4	1	1										2
2×5	1					1						2
3×5	3	1										4
4×5	1	1										2

的个别植株分别收集种子进行实验)取得。

资料的方差分析表明, 品系(σ_o^2)内方差的遗传分量显然大于品系(σ_P^2)间方差的遗传分量。例如: 在两个群体中(一个取自印度的卡塔克, 另一个取自印度的赖普尔), σ_o^2 的遗传分量大至 117.06 和 162.01; 而 σ_P^2 的遗传分量仅为 5.30 和 13.93 (皆以 $\sin^{-1}\sqrt{\%}$ 表示)。

这些事实指出在 *perennis* 类型的野生群体中, 对于影响二倍体和结合子的一些不育因子多半植株是杂合的, 一些植株的不育性可能是由于这些因子的同型组合 (homozygous combinations)所造成的。对 *perennis* 和 *sativa* 品系之间杂种的子二

代进一步进行观察,杂种子一代是可育的,杂种子二代也是可育的。表4的下部分表明,子二代在花粉可育性方面有很大差异,而且从子二代植株所得到的一些后代品系可培育成部分不育的植株。这种现象与冈彦一和土井田等于1962年所得到的有关 *sativa* 的亚种间杂种不分离的不育性 (true-breeding sterility) 的实验结果相一致。按照他们的报告,这种不育性应是双倍体的,各种杂交组合出现的不育性与杂种子一代的不育性是无关系的。因此可以推论,在 *perennis* 类型的群体中所发现的不育性建立在与杂种子一代不同的遗传基础上,杂种子一代显然是单倍体不育或配子不育。

除了上述群体内不育性之外,常常发现同一群体中的植株与一定试验品系杂交所产生的杂种子一代可育性不同。为了观察这种变异,从 *perennis* 和 *spontanea* 群体(第一代或第二代植株)取出一定量植株与两个试验品种 108(籼稻)和 504(粳稻)进行杂交,它们之间的杂种子一代的花粉可育性为 45%。实验结果列于表6。表中的资料表明,子一代植株的花粉可育性有很大差异。有些植株与两个试验品系杂交后产生高度可育的子一代,另一些植株与一个或两个试验品系杂交,则产生部分可育的子一代。同时还表明,在有些杂交中,同一次杂交所产生的子一代植株也表现出花粉可育性有一定范围的分离。在对 *perennis* 和 *spontanea* 类型进行比较时,发现前者比后者表现出更强的杂合性。这些资料指出,野生群体,特别是 *perennis* 类型的群体,含有纯合状态遗传因子和杂合状态遗传因子,这些遗传因子都造成了杂种子一代的不育性。

上述实验结果使我们看到野生群体保持着双倍体和单倍体效应的各种不孕因子, *perennis* 类型的不孕因子所携带的变异性高于 *spontanea* 类型的不孕因子所携带的变异性。这种变异