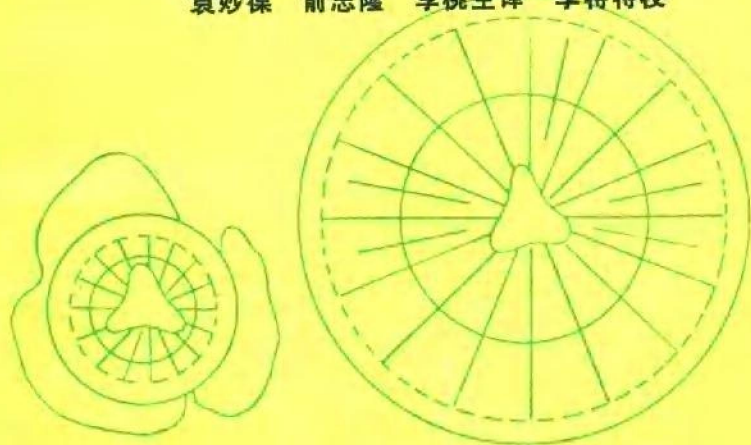
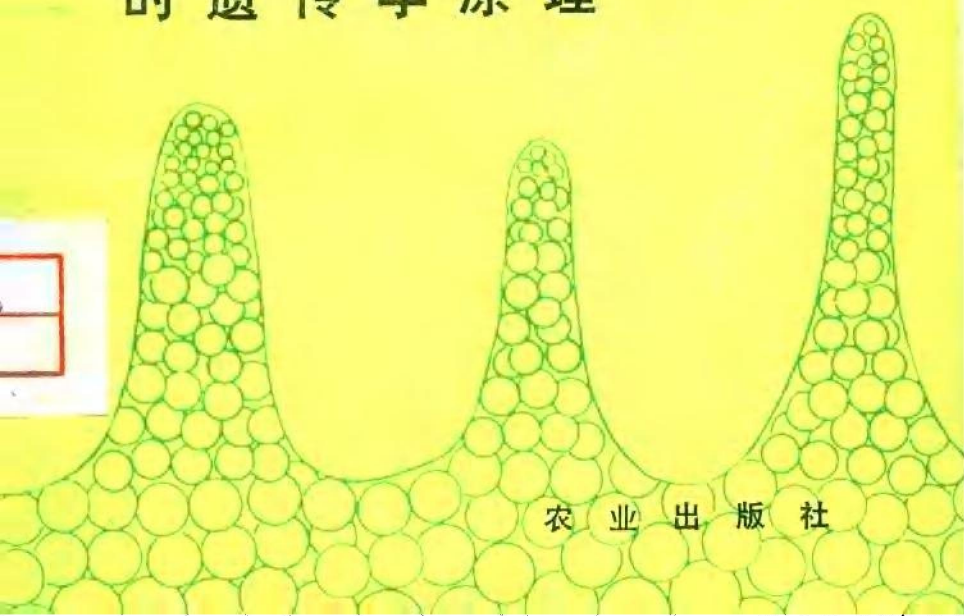


袁妙葆 俞志隆 李桃生译 李特特校



植物细胞质雄性不育 的遗传学原理



农业出版社

植物细胞质雄性不育的遗传学原理

〔苏〕H.B.杜尔宾 A.H.巴利洛娃

袁妙葆 俞志隆 李桃生译 李特特校

农业出版社出版(北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 兰州新华印刷厂印刷

787×1092毫米 32开本 6.5印张 145千字

1980年6月第1版 1980年6月北京第1次印刷

印数 1—7,500册

统一书号 16144·2079 定价 0.68元

内 容 简 介

此书以现代概念论述了不同来源的植物细胞质雄性不育的遗传学原理。其主要内容有：(1)阐明了不育株与可育株在生殖细胞的细胞器结构与功能特性方面的实验结果；(2)援引了有关细胞质雄性不育株的育性恢复资料，并说明育性恢复基因对细胞器结构和功能特性的影响；(3)讨论了染色体基因和细胞质基因在细胞质雄性不育形成中的相互作用的理论模式。

本书可供广大的生物学专业工作者及植物遗传与育种方面的科技人员参考。

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ
ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ
МУЖСКОЙ
СТЕРИЛЬНОСТИ
У РАСТЕНИЙ
Н.В.ТУРБИН, А.Н.ПАЛИЛОВА
Издательство «Наука и Техника»
Минск 1975

目 录

绪论.....	(1)
第一章 细胞质雄性不育的遗传及育性的恢复.....	(5)
细胞质雄性不育的分布和表现	(5)
玉米细胞质雄性不育的遗传与育性的恢复	(9)
育性的部分恢复	(19)
摩尔达维亚型细胞质育性的恢复	(22)
小麦细胞质雄性不育的遗传和育性的恢复	(30)
细胞质雄性不育型小麦育性恢复的遗传学	(37)
外界环境因素对育性恢复的影响	(43)
第二章 不育株生殖组织中的生化变异	(48)
细胞质雄性不育株中的氨基酸代谢变异	(50)
在可育株与不育株胚珠内的氨基酸代谢	(55)
酶系统的活性	(59)
同花粉育性恢复有关的生化作用的变化	(65)
第三章 细胞器的遗传功能	(69)
作为遗传信息携带者的线粒体	(71)
质体——遗传信息的携带者	(78)
第四章 细胞质雄性不育株的生殖器官细胞	
的细胞质超微结构特点	(86)
玉米不育株与可育株小孢子母细胞的细胞质的超微结构 ...	(87)
玉米可育株与不育株小孢子的细胞质结构	(97)
玉米可育株与不育株胚珠珠心层细胞的细胞质超微结构 ...	(107)

小麦可育株与不育株小孢子母细胞细胞质的超微结构	(114)
小麦可育株与不育株小孢子细胞质的超微结构	(120)
第五章 可育株与不育株生殖组织的细胞器	
的功能特点	(129)
在玉米不育株线粒体中的氧化磷酸化作用	(130)
玉米可育株与不育株的线粒体酶系统的活性	(135)
T-型不育性玉米的线粒体对真菌病毒素的特殊敏感性	(142)
第六章 细胞质雄性不育形成的分子遗传学机理	
的探讨	(154)
细胞质雄性不育的诱导	(168)
参考文献	(181)

绪 论

植物花粉不育性的非染色体遗传，在各种农作物的强优势杂种的选育中，已作为杂交母本去雄的遗传学方法而加以广泛应用。在杂种优势育种中应用雄性不育的特性，可以大大节省花费在机械去雄上的经费和劳力。

在大多数植物的杂交种子生产中，只有在其母本去雄方面利用不需要费力劳动的不育系才有可能在经济上有所获益。这种类型的雄性不育在玉米、洋葱、高粱、甜菜的育种与良种繁育中应用得尤其广泛。利用上述植物的杂交种子可以大幅度提高作物产量；近年来，由于在以粮食作物为主的小麦上应用细胞质雄性不育的杂种优势育种中进行了广泛的研究；在细胞质雄性不育的基础上利用杂种优势已成为许多植物育种的主要方向之一。

同时，细胞质雄性不育对于研究细胞核和细胞质在遗传上的作用以及它们在有机体的特性和性状发育过程中的相互作用都是极好的模式。

有关细胞质雄性不育遗传方面的大量文献资料表明，这种类型的花粉不育表现为非染色体遗传的特征。它的产生是由于特殊类型的细胞质与决定相应育性的核因子在生殖细胞中的结合所引起的。当某些染色体组与外源细胞质结合时，也发现有这种按母系遗传的不育类型。例如，提莫非维小麦 (*Triticum timopheevi*) 与普通小麦 (*Tr.vulgare*) 品种

和硬粒小麦 (*Tr. durum*) 杂交以及导入卵形山羊草 (*Aeg. ovata*) 和尾形山羊草 (*Aeg. caudata*) 的细胞质时, 都可产生小麦的细胞质雄性不育; 而迈罗 (mylo) 变种的细胞质就是高粱的细胞质雄性不育源。

近二十年来, 对细胞质雄性不育的遗传学方面的研究更进了一步, 证明决定育性的隐性核因子与变异的细胞质结合将导致不育性, 而当这些基因的显性等位基因与不育源杂交时, 育性就得到恢复。

虽然对细胞质雄性不育的遗传学研究及其在育种实践上的应用取得了很大的进展; 但是, 这个问题的许多方面仍然很少研究。特别是涉及到细胞核和细胞质在形成细胞质雄性不育的相互作用和育性恢复的机理方面。花粉育性的恢复是十分复杂的过程, 这是生产上普遍推广杂种小麦的主要障碍之一。

到目前为止, 在与决定育性的隐性核因子结合的情况下, 对于最终导致细胞质雄性不育形成的细胞质损坏类型以及在显性等位基因作用下这种损坏的修复途径, 几乎都还不清楚; 这些问题的解决是与采用现代化的生化和细胞学方法分不开的, 其中包括采用示踪原子、分光光度计、电泳、电子显微镜等。

我们认为电子显微镜研究与生化方法的结合将是主要的; 但是类似这方面的工作却非常之少, 只有少数几篇资料是关于玉米不育系与其可育相似体在花药发育的不同阶段其小孢子发生特点的电子显微镜比较研究, 以及在有提莫菲维细胞质小麦不育株的花药中细胞质的精细结构及其细胞器的研究 (Полилова, Турбин, Атрашенок, 1967; Брик, 1968; Турбин, Палилова, Атрашенок, Люлькина,

1970; De-Vries, 1970)。

在类似这方面的研究中，应该特别注意那些能够携带遗传信息的细胞器的发育和状态，因为许多细胞质雄性不育类型，似乎是通过位于细胞器中的细胞质 DNA 的突变所产生的。

在不育株生殖组织的发育阶段，研究发生在细胞器水平上的分子遗传学过程；在育性形成过程中测定一系列与细胞核和细胞质遗传系统有关的酶系统的活性，以及花粉育性恢复条件的分子遗传学研究等，对上述这些问题的解决都将具有重大的意义。

因此，在小孢子和大孢子发生时期阐明决定花粉育性的核因子状态对于细胞器结构与功能的影响是重要的。

在细胞质雄性不育的情况下，从生理生化的其它角度去研究核质相互作用也是很必要的，特别是在发育过程中对可育株与不育株生殖组织中的氮代谢以及同功酶的蛋白质组成等方面的研究将具有重要的意义。

白俄罗斯科学院遗传学和细胞学研究所的非染色体遗传实验室用电子显微技术、解剖学、生物化学和遗传学方法对细胞质雄性不育进行了综合性研究，已经得到了有关细胞质雄性不育株花药的细胞质及其细胞器的超微结构变化的资料（Палилова及其同事，1967；Турбин及其同事，1970）。对于细胞质雄性不育形成过程中的核基因与胞质基因相互作用的理论模式作了深入的研究；在这个模型中，线粒体起着决定蛋白质合成的结构胞质基因的作用，而对花粉的正常育性是需要这种蛋白质的（Турбин，Палилова，1970）。对有提莫非维小麦细胞质和普通小麦（*Tr.aestivum*）细胞核的小麦花粉育性的恢复问题，正在进行遗传学研究，并研究

在特殊诱变剂作用下获得细胞质雄性不育突变的可能性。鉴于细胞质雄性不育的遗传机理及其在育种与良种繁育实践上的应用，所以最后两个问题的研究具有重要的理论和实践意义。

虽然近年来发表了大量有关小麦和玉米育性恢复的遗传学方面的文选，并指出在各种作物中诱导细胞质雄性不育的可能性（Крупнов, 1973; Данков, 1975; Чалык, 1974），但是，在这些方面仍有许多问题没有阐明，而需要进一步深入地加以研究。我们相信，新的实验资料的积累将使这些没有被阐明的问题能够得到解决，并有可能在特殊的诱变剂的作用下获得细胞质雄性不育的突变。

本书是作者对上述问题的文献资料和实验研究结果的综述；并着重注意细胞质结构在细胞质雄性不育形成中的作用。

作者对白俄罗斯科学院遗传学和细胞学研究所非染色体遗传实验室的同事Н. В. Атрашенко, З. И. Лосева, В. И. Пыко, Е. И. Люлькина协助完成细胞质雄性不育的分子遗传学原理方面的细胞学和生物学研究表示衷心感谢。

第一章 细胞质雄性不育的遗传 及育性的恢复

细胞质雄性不育的分布和表现

几乎在所有的栽培植物和野生植物中，在其小孢子发生的不同阶段都可产生遗传性的花粉败育，在许多情况下，遗传性的花粉败育是由核基因突变或者与染色体因子作用有关的其它遗传学原因所引起的。

Эмерсон, Бидл和Фразер(引自Duvick, 1965)的研究证明，只在玉米中就有20个不同的基因能够导致花粉败育。已知在番茄、马铃薯、大麦、糖用甜菜和其他植物中也有核不育类型。在Рыбин(1935)的综合报告中，对于由各种遗传学原因引起的花粉不育作了详细的分类，其中包括具有不同染色体数目类型之间杂交、性平衡的破坏(雌雄间体不育)、多倍性、体细胞多倍性突变，非同源染色体间交换片段，自交不孕等等。染色体不育型的遗传是按典型的孟德尔公式进行的。不育基因表现为隐性(Duvick, 1966; Edwardson, 1970; Крупнов, 1973曾作过花粉不育分类系统的工作并对其作过评价)。

Correns(1904)首次对香薄荷(*Satureya hortensis*)雄性不育的非染色体遗传现象作过描述；在香薄荷中他发现雌株花粉的发育完全受到阻遏，这种雄性不育的遗传是按母

系传递的，它是通过天然杂交的途径，在长期的饱和杂交中产生的。1921年，Bateson和Gairdner在亚麻当中发现的雄性不育是由杂交方向所决定的；如果把分枝性的亚麻亚种作为母本与普通的高秆亚种杂交时，那末在 F_1 群体中，不育株和可育株分离为1:1；而在相反的组合中，后代全都表现为正常的育性。

Edwardson (1956) 详细地描述了已知的非染色体雄性不育的情况并根据其起源把它们分为：1)在杂交中由于非同源的染色体组与细胞质的结合而产生的不育；2)在种内杂种中自发突变产生的不育；3)某些细胞质成分的突变所引起的不育。

种间和属间杂交最容易产生非染色体遗传的雄性不育。木原曾描述过把小麦的细胞核置换到野生的有14条染色体的禾本科尾形山羊草的细胞质中所引起的不育性；他用饱和杂交得到了在形态学上和细胞学上都接近于软粒小麦的原始变种，但在育性上是不同的两个系。具有原始小麦变种的恢复核和细胞质的系一般是可育的；在互交组合的饱和杂交中，小麦的染色体组与山羊草的细胞质结合所得到的第二个系的植株是完全不育的。这种不育性在一系列的后代中将按母系遗传方式传递。

木原 (1954、1963) 进一步的工作已证明，当把软粒小麦的染色体组导入其他种的卵形山羊草和有28条染色体的提莫菲维小麦种的细胞质中时就产生不育相似体。

深泽 (Fukasawa, 1953, 1955, 1956, 1958) 曾描述过卵形山羊草细胞质对硬粒小麦的变种 (*Tr. reichenbachii*) 染色体组的类似作用。

大多数细胞质雄性不育的情况都是用烟草属的种间杂种

来描述的。East(1932)在山德氏烟草(*Nicotiana sanderae*, $n=9$)与郎氏烟草(*N. langsdorpii*, $n=9$)杂交时得到了雄性不育株。Христов(1938)描述了黄花烟草(*N. rustica*, $n=24$)和芳香烟草(*N. suaveolens*, $n=16$)的杂种花粉不育; Костов(1941, 1943)从爱氏烟草(*N. eastii*, $n=32$)与长花烟草(*N. longiflora*, $n=10$)的杂交种中发现了类似的花粉不育; Clayton(1950)首先在澳大利亚种的德氏烟草(*N. debneyi*, $n=24$)和大管烟草(*N. megalsiphon*, $n=20$)与普通烟草(*N. tabacum*)杂交时发现了雄性不育; Терновский和 Гребенкин(1967)研究了由德氏烟草(*N. debneyi*, $n=24$)与各种烟草品种杂交时所得到的种间杂种的花粉不育。在所有被描述的情况中, 雄性不育的特性在互交时都是按母系遗传的。

在高粱的种间杂交中也曾发现过细胞质雄性不育(Хаджинов, 1937; Stephens, 1937)。但是, 最初发现的高粱雄性不育, 同时也是雌性不育。稍后, Stephens和Goland(1954)描述了在卡佛(Kafir)染色体组与迈罗细胞质结合的杂种中看到雌花完全可育而花粉不育的情况。

在许多情况下, 变种和品种群体中会自发产生细胞质雄性不育。Rhoades(1931)和Хаджинов(引自Ковалев, 1932)发现了玉米的细胞质雄性不育; Савченко和Ластович(1964)在米罗诺夫斯卡娅246(Мироновская246)品种中发现了非染色体遗传不育型的小麦; Jones和Clarce(1943)在洋葱变种意大利红中也发现这种不育类型; Owen(1945)曾报道过糖用甜菜中自发产生的雄性不育类型; Лутков和Коваленко(1966)描述了毕斯卡娅435(Бийская 435)甜菜品种的自发产生雄性不育的情况; 细胞质雄

性不育在番茄(M. Lesley Y. Lesley, 1958), 胡萝卜(Венч, Гримбал, 1947), 水稻(Hsu Kuan-Jen等, 1945), 青椒(Peterson, 1958), 马铃薯(Lamm, 1953), 烟草(Burk, 1960; Марти等, 1961), 甘蓝(Jones, 1950; Misushima, Katsuo, 1958), 黄瓜(Barnes, 1961)等植物中都有所发现。

自发产生的细胞质雄性不育的频率是比较低的。在这种情况下, 只出现个别的雄性不育株; 然后通过饱和回交, 把这种特性转育给其他变种。对非染色体的雄性不育的自发类型的研究要比远缘杂交时所产生的不育类型简单一些, 在远缘杂交情况下, 除了花粉退化之外, 还发现有一系列其它的严重情况, 使得花粉败育特性的研究变得复杂化了。在杂种优势育种中进行了深入研究和广泛应用的是从大多数作物中发现的雄性不育性。

自然发生的细胞质雄性不育的本质还没有完全研究清楚。现有的三个最流行的假说都有其不同的理论根据, 其中的第一个假说认为细胞质雄性不育与病毒因素有关(Edwardson和Corbett, 1960); 第二个假说认为产生这种现象是在杂交过程中由于细胞质和不同种的染色体组不协调的结果(Duvick, 1965; Крупнов, 1973)。第三个假说把细胞质雄性不育看作是能够遗传的细胞质特殊突变(Jones, 1951, 1956; Хаджинов, 1969); 而我们则同意第三种观点。

根据Хаджинов(1969)的看法, 下面的事实证明细胞质雄性不育是由自发突变引起的: 1)在许多群体中, 细胞质雄性不育的类型是极少数(细胞质雄性不育的出现频率是 $1/10^4$ 或 $1/10^5$); 2)在一个种的范围内有不同细胞质雄性不育类型; 3)在同一个种内(例如洋葱、高粱、玉米)正常

的可育株在杂交时也能产生细胞质雄性不育。所有这些事实都无法用种间远缘杂交来解释。

因此看来，基本上有两条不同的途径产生细胞质雄性不育：1)染色体组与细胞质结合不协调而产生的细胞质雄性不育；2)在细胞质遗传系统中由于突变的结果。第一种类型小麦细胞质雄性不育研究得最详细；第二种则是在玉米中。因此，我们研究这两种作物的细胞质雄性不育的遗传和育性的恢复，其目的在于把它们作为一种模式系统应用于其他作物上。

玉米细胞质雄性不育的遗传 与育性的恢复

最初研究植物细胞质雄性不育的一些工作者观察到完全是以雌性传递这种特性给后代的事实，并由此作出了关于非染色体遗传的结论（Rhoades, 1931; Edwardson, 1953）；认为育性的改变只取决于细胞质的特性而与核因子没有任何关系。

但是，后来有人指出，纯粹由细胞质性质的遗传是非常少的，在大多数情况下，除胞质型外，基因型也参与细胞质雄性不育的形成。

在国内外所进行的玉米自交系的大量试验中，根据基因型对细胞质雄性不育的反应可以分为三类：第一类当自交系与不育类型杂交时，其后代的花粉完全败育，这类自交系就称为不育性的保持系，花药不能伸出颖壳之外，花序中的全部花粉粒都是败育的。

第二类基因型与细胞质不育源杂交时，其后代中有95—

100%的花粉是可育的，它们形态饱满，充满淀粉和蛋白质颗粒，并具有高度生活力。这种自交系就称为育性恢复系。

第三类基因型与细胞质不育源杂交的后代中产生了不同比例的育性分离，这类部分恢复的品系其恢复力随外界环境条件的不同而有很大的变异。在某种条件下，这种半恢复株只能伸出极少数的可育花药，而在其它条件下，它的育性却很难与正常植株相区别（Jones, Stinson 和 Khoo 1962, 1969; Палилова, Желудева, 1965; Турбин, Палилова, Мамедов, 1974, 1975）。

部分恢复株的典型特征(与正常株比)是花药伸出受阻，花药畸形(缩短、扭曲)。按照对细胞质雄性不育性不同反应的三种基因的事实表明，细胞质、细胞核和外界环境因素在细胞质雄性不育的形成和遗传过程中存在着复杂的相互作用。

根据玉米细胞质雄性不育的表现方式，Jones (1950, 1957)提出了一个假设，认为雄性不育是由某种特殊的在结构上发生了不可逆变异的细胞质与按一般孟德尔公式遗传的隐性核基因相互作用的结果。而育性的恢复也是由这些基因的显性状态引起的。

Jones 所指的导致细胞质不育和育性的核恢复之间的相互作用的系统的研究细致程度有所不同。从细胞质雄性不育的发现一直到目前为止的整个时期内，对于细胞核组分的作用进行了充分的研究；而对细胞质及其细胞器组分的作用问题几乎还没有研究过。但是这些组分的干扰性质对于细胞质雄性不育的产生是起决定性的。

在玉米当中，对于得克萨斯型(T型)细胞质雄性不育的遗传和花粉育性的恢复方式曾作过最详细的研究(Rogers,

Edwardson, 1952; Edwardson, 1953; Blickenstaff等, 1958; Хаджинов, 1959, 1962; Галеев, 1959, 1962; Жуковский, 1959; Stringfield, 1958, 1958a; Палилова, Желудева, 1965)。

并且证明这个特性的很多遗传问题是非常复杂的。例如已经发现玉米的两个主要细胞质雄性不育类型——摩尔达维亚型(M)和得克萨斯型(T)之间的遗传差异(Jones等, 1957; Хаджинов, 1959; Duvick, 1959; Buchert, 1961)。同时,也发现了对这两类雄性不育都有恢复能力的基因型(通用育性恢复系);并看到了外界环境因素和母系基因型对杂种细胞质雄性不育表现的影响。

关于T型细胞质不育类型中的育性遗传恢复的第一种模式是由Mangelsdorf (1951)提出的,他认为育性恢复系有一种决定可育花粉形成的显性基因。因此当这个恢复系与不育系杂交时,第一代的全部植株都应该是可育的;而在第二代,则分离为3:1的可育株与不育株。

对许多恢复了育性的杂种第一代和第二代在回交后代中的分离特性作了进一步的研究,证明育性的遗传和单因子模式的结果大体上是一致的。(Jones, 1951; Edwardson, 1953; Briggles, 1955, 1956; Duvick, 1956; Thomas 和 Johnson, 1956; Blickenstaff等, 1958; Хаджинов, 1959)。

细胞核和细胞质相互作用的最简单情况可以用不同品系的基因型公式来表示,在公式里,H代表正常的细胞质,T代表得克萨斯型细胞质,M代表摩尔达维亚型细胞质,rf是决定雄性不育的隐性等位基因,Rf是育性恢复的显性等位基因。那末同细胞质雄性不育有关的各种基因型可以表示如下:不育系—Trfrf或Mrfrf,保持系—Hrfrf,恢复系—

HRfRf。

当不育系与保持系杂交时($A\text{Trfrf} \times B\text{Hrfrf} \rightarrow A\text{Brfrf}$), 所有后代植株都是雄性不育的, 用具有恢复力的显性基因作为父本与不育系杂交($A\text{Trfrf} \times \text{CHrRf}^* \rightarrow F_1 A\text{CTRfrf}$), 则杂种第一代的育性都是正常的。

在恢复了育性的杂种第二代(通过自交获得)中将可以看到3:1的育性分离。按照图解表示如下: $\text{TRfrf} \times \text{TRfrf} = \text{TRfRf}(\text{可育株}) + \text{TRfrf}(\text{可育株}) + \text{TrfRf}(\text{可育株}) + \text{Trfrf}(\text{不育株})$ 。

Edwardson (1955) 在不育系C106T与不同的拉丁美洲恢复系品种杂交的试验中也看到了类似的分离形式; 在23个杂交组合中有20个组合的 F_2 代的可育株与不育株的分离比都接近3:1。Хаджинов (1959) 在恢复了育性的杂种 F_2 代中, 得到了176株可育株和55株不育株, 而且也符合决定育性恢复的单因子的假说, 并由此作出推论, 认为恢复能力的遗传特性并不复杂, 把这种特性导入其他没有恢复基因的基因型中的工作也是相当简单的。

但是, 当深入研究恢复力时, 发现这种特性的遗传比原先设想的要复杂得多。Jones, Stinson 和 Khoo (1957) 指出, 由于恢复系不同, 在杂种 F_2 代中观察到的分离比例与按这个图解得出的理论期望值有很大的偏差。当用T型不育相似体WF9, 33—16, Ky4和Ky5与恢复系Ky21, NC77和TX127杂交时, 他们发现, 凡是在有TX127的所有杂交组合中, 可育株与不育株的比例均为9:7; 在Ky21系或NC77系作父本的杂交组合中, 杂种的分离比例为3:1。

* 原文为CHrfrf——译者注。