

细胞质雄性不育

上海科学技术情报研究所

细胞膜雄性不育



中国科学院植物研究所

细胞质雄性不育

•

上海科学技术情报研究所编译出版

新华书店上海发行所发行

上海商务印刷厂印刷

•

开本: 787×1092 1/16 印张: 1.25 字数: 31,000

印数: 1—11,000

1973年8月出版

代号: 151634·130 定价: 0.20元

(只限国内发行)

目 录

一、属间杂交	(1)
二、种间杂交	(2)
三、种内杂交	(9)
四、明显的自然发生的细胞质雄性不育性	(13)
五、未确定的事例	(17)
六、细胞质对杂种优势的影响	(18)

细胞质雄性不育

细胞质遗传不仅具有理论上的重要意义,而且在许多例子中,证明它与雄性不育有关,可使杂交更容易些,所以在实用上更为重要。例如,使难于杂交植物的杂种优势有可能被利用。

细胞质影响着或控制着动植物的许多表现型的遗传。本文仅拟论述雄性不育一种表现型。这种表现型是时常受到细胞质的遗传机制影响的,广义地说,纯粹是母体遗传的某些性状。象这种雄性不育可以称为细胞质遗传,就如许多报道过的质体遗传一样。

本文所称细胞质雄性不育却只限于以下几种:花粉或孢子的败育,雄蕊群的畸形、抑制、消失或转化,正、反交时在某方向上不能产生能活的后代以及部分或完全的父本染色体组的被排除。以下所述细胞质雄性不育的事例,由作者归纳为六类:1)起因于属间杂交者 2)起因于种间杂交者 3)起因于种内杂交者 4)明显的自然发生者 5)未确定者 6)发生于动物界者(文中从略)。各类依次叙述于下。

一、属间杂交

***Physcomitrella* × 立碗藓属 (*Physcomitrium*)** 魏茨坦(Wettstein, 1924)曾经发现: *Physcomitrella Patens* × *Physcomitrium eurystomum* 所产生的孢子几乎是完全不育的,即便发了芽的孢子不久也会死掉。魏茨坦(1925, 1926)从反交所产生的杂种孢子体分离出孢子四分体。每个四分孢子含有四个可育孢子,但在发芽后不久两个孢子死掉,另外两个则发育成为纯母体植物。魏茨坦把不能成活的配子体解释为含有一个与母体细胞质不亲和的父体染色体组,并且认为类似母体的植物是纯粹的母体染色体组和母体细胞质结合而产生的。减数分裂时全体染色体组的均等分离只不过偶然发生,而此外的母体和父体染色体的组合则都产生了不育的四分体。

立碗藓属 × 葫芦藓属 (*Funaria*) 魏茨坦(1928)曾经报道: *Physcomitrium piriforme* 雌性 × *Funaria hygrometrica* 的属间杂交和反交所产生的 F_1 是偏母性的(matroclinous)。据魏茨坦说:此中不存在类似父体的配子体而存在着许多不育性孢子,说明了 *F. hygrometrica* 的许多基因在 *Ph. piriforme* 的细胞质中是不能成活的。

通过 *Ph. piriforme* 雌性 × *F. hygrometrica* 的 F_1 杂种孢子体的再生,魏茨坦(1930)获得了二倍体配子体,并使它和 *F. hygrometrica* 进行了回交。把再生的和回交的互相结合,就形成了一些群体,含有与一个、两个和三个 *F. hygrometrica* 的完全染色体组相结合的 *Py. piriforme* 细胞质。他没有发现孢子可育性或偏父性增加。在以 F_1 杂种为原始母本并以 *F. hygrometrica* 为轮回父本的一系列回交中,在没有再生的情况下,他没有看出孢子可育性有何变化,也没有看出偏离母性的变化。

山羊草属 (*Aegilops*) × 小麦属 (*Triticum*) 木原均(1951)报道了(雌性 *Aegilops caudata* × *Triticum vulgare*) × *T. vulgare* 雄性的回交群体的雄性不育。回交第一代在自由传粉和自花传粉时是完全不育的。但让它与 *T. vulgare* 雄性回交后,就获得了几个植株。让这些植株自花传粉或与 *T. vulgare* 自由传粉,从自由传粉所产生的 14 个植株中选出了一个

82
含有 21 对染色体(假定其为 *vulgare* 的染色体组)的黑穗植株,使它自交 12 代并与 *T. vulgare* 进行回交(*T. vulgare* 的黑穗基因 V^bV^b 是纯型的),则所有后代,包括自交和杂交的,都是黑穗的。

带有 *Ae. caudata* 细胞质的黑穗的 V^bV^b 植株与黄穗的 VV *T. vulgare* 杂交,就产生了带有 *Ae. caudata* 细胞质的 V^bV 植株。这些杂合体在自交时只产生黑穗植株,但与 *T. vulgare* 的 VV 雄性植株杂交时,就有约 40% 的后代是黄穗的,尽管这些后代是几乎完全不育的。木原均这样设想:含有 V 的 *vulgare* 染色体组是“很敏感的”。就是说,在 *Ae. caudata* 花粉细胞质中它是不能成活的,而含有 V^b 的染色体组在 *Ae. caudata* 花粉细胞质中是能成活到一定程度的。发生这种不能成活的反应,只限于在细胞质中。这是从这样的事实得知的。即:含有 *Ae. caudata* 细胞质的 VV 植株在与 *T. vulgare* VV 杂交时显示出正常的雄性可育性。

山羊草小麦(*Aegilotriticum*) $\times$ 小麦属 蔡尔马克和布莱尔(Tschermak and Bleier, 1926)用人工育成的山羊草小麦 2 号($2n=56$),是雌性 *Aegilops ovata* ($2n=28$) $\times$ *Triticum durum* var. *Hildebrandti* ($2n=28$)所产生的双二倍体,含有 *Ae. ovata* 和 *T. durum* 的二套染色体组。深泽(1953)曾经指明:雌性山羊草小麦 2 号 $\times$ *T. durum* 的回交杂种群体中出现了细胞质雄性不育。

当 *Ae. ovata* 被用作轮回父本时,最初造成了花粉可育性的降低,但在以后的回交世代中,花粉可育性增加了。在回交过程中,*T. durum* 染色体不断减少,到了回交第三代,就被选出含有 14 对染色体的植株,并在以后的自交世代中被培育为纯一的 *Ae. ovata* 表现型。

当 *T. durum* 被用作轮回父本时,回交第一代和第二代的花粉可育性减低了。到第三代,被选出含有 14 对染色体的植株,并在以后回交世代中被培育为纯一的 *T. durum* 表现型。可是,这些回交植株都是雄性不育的;花粉在正常的减数分裂后即行退化。在含有 *T. durum* 染色体组之外还含有一至三个 *Ae. ovata* 染色体的、28-染色体的植株的同胞株,却都呈现高度花粉可育性(88~92%)。深泽认为:28-染色体植株的雄性不育应归因于花粉中 *Ae. ovata* 细胞质与 *T. durum* 染色体组之间的不协调。深泽(1953)发现:*T. dicoccum* ($2n=28$)与 *T. durum* 一样,含有 A 和 B 染色体组。当它被用作授粉亲本与山羊草小麦杂交时,也产生了雄性不育。

小麦属 $\times$ 黑麦属(*Secale*) 雷因(Lein, 1948)让黑麦(rye)同小麦 $\times$ 黑麦双二倍体 *Triticale* Meister 多次回交而产生了在小麦细胞质里含有黑麦染色体组的一些植株。这些植株在分蘖能力、秆长和花部反常方面都与正常黑麦不同。雷因把这些性状的变异归因于黑麦染色体组与小麦细胞质之间的相互作用。花药的结构从正常结构起到退化为心皮状结构止,种种不同。能成活的花粉量也变化很大。雷因未能决定黑麦染色体组在多大程度上造成花药结构和花粉成活力的变异。

二、种间杂交

山羊草属(*Aegilops*) 木原均(1951)发现:在山羊草属种间杂交中,花粉可育性会为母体细胞质所影响。*Aegilops longissima* (雌性) $\times$ *A. Aucheri* 的 F_1 的可育花粉平均为 0.3%。

F_1 与 *A. Aucheri* 和 *A. longissima* 进行正、反回交而产生的杂交后代中, 一直以 *A. longissima* 为父本连续回交的群体中的花粉的可育性较高。用 *A. speltoides* 为父本与 (*A. longissima* $\times$ *A. Aucheri*) $\times$ (*Aucheri* $\times$ *Aucheri*) 杂交时, 比用 *A. Aucheri* 为父本时, 花粉可育性增加 50% 以上。木原均把 *A. Aucheri* 和 *A. speltoides* 在杂交中的这种不同表现归因于这两个种在与 *A. longissima* 细胞质之间有着不同程度的不亲和性。

木原均和近藤(1943)在作钩刺山羊草 (*A. triuncialis*) 的染色体组分析时, 报道了细胞质对花粉可育性的影响。他们在进行杂交试验以决定钩刺山羊草的两个亚种 *typica* 和 *persica* 的染色体组的同源性的时候, 用了部分雄性不育双二倍体 (*A. caudata* 雌性 $\times$ *A. umbellulata*) 为杂交组合中的母本。

在用 *typica* 为母本与双二倍体杂交时, 花粉可育性是 38.6%; 在用 *persica* 为母本时, 花粉可育性是 52.8%。在反交后代中, 双二倍体 $\times$ *typica* (雄性) 和双二倍体 $\times$ *persica* (雄性) 的花粉可育性分别为 14% 和 16%。

木原均和近藤作出结论: 在双二倍体中和在双二倍体与钩刺山羊草(雄性)杂交而产生的后代中, 双二倍体中的 *A. caudata* 细胞质都控制着花粉可育性的减低。

木原均(1950)报告了细胞质对山羊草种间杂交中父体染色体组的致死作用。*Aegilops comosa* $\times$ *A. uniaristata* 所产生的 F_1 植株有 0.92~0.96% 的正常花粉和 0.82~1.11% 的结实率。在把 F_1 植株用作母本与 *A. comosa* 回交时, 所有回交一次的后代都是可育的, 而且其形态性状都与 *A. comosa* 相同。 F_1 (雌性) $\times$ *A. uniaristata*(雄性)的回交后代都是不育的, 而且其形态性状都与 F_1 植株相同。

木原均作出结论: 在含 *A. comosa* 细胞质的 F_1 植株中, 只有含有完全的 *A. comosa* 染色体组的配子能够发挥机能, 而含有完全的 *A. uniaristata* 染色体组或兼含两种染色体组的配子则都败育了。

楼斗菜属 (*Aquilegia*) 斯卡林斯卡 (Skalinska, 1928a, b) 报道: 普通楼斗菜 (*Aquilegia vulgaris*) $\times$ 黄花楼斗菜 (*Aquilegia chrysantha*) 的杂种第一代和反交第一代在短枝 (spur) 长度上显示出偏母性, 而且这些杂交后代中有 50% 是雄性不育, 20% 是雌性不育。黄花楼斗菜 $\times$ 普通楼斗菜的杂种第二代在短枝长度上是偏母的, 而在反交第二代中很少观察到父本短枝类型。斯卡林斯卡 (1928b) 发现在四分体期或在生殖核形成期内花粉的退化, 并且发现大孢子或成熟胚囊也退化了。她假定不能成活的配子是具有母体细胞质和完整的或占优势的父体染色体组的那些配子, 并用这一假定来解释部分不育性。杂种第二代群体中之所以不存在父体短枝类型, 也就这样被加以说明了。由于在 (普通楼斗菜 $\times$ 黄花楼斗菜) $\times$ 黄花楼斗菜 (雄性) 的回交后代中产生了一些纯型的父体性状, 斯卡林斯卡证明, 不是所有父本基因都在减数分裂时被排除了的。

斯卡林斯卡 (1929) 阐明: 不同的楼斗菜种中存在着不同的细胞质类型。*A. californica* $\times$ 洋牡丹 (*A. flabellata*) 的杂交后代和反交后代显示出正常的可育性, 而且在 F_1 和 F_2 都发生了父体和母体两者的表现型。然而, 洋牡丹雌性 $\times$ 黄花楼斗菜的 F_1 后代却呈显出高度的雄性和雌性不育, 并在短枝的大小和形状上呈显出偏母性; F_2 中不出现父体短枝类型。反交的杂种在 F_1 和 F_2 两代都没有显出偏母性, 而且是高度可育的。

斯卡林斯卡 (1931) 报道: 洋牡丹 $\times$ 截状楼斗菜 (*A. truncata*) 的正反交第一代杂种在雄性不育性和雌性不育性上是不相似的。截状楼斗菜 $\times$ 洋牡丹的杂种第一代的可育性花粉和

胚珠所占百分比极高。反交第一代则有 13~23% 的可育性胚珠和所含败落花粉占到很大比率的不开裂花药。和过去选择性排除的假设相反, 斯卡林斯卡假定: 不管花粉粒的遗传结构怎样, 洋牡丹的细胞质总会诱发花粉败育。

孟兹(Munz)认为: *A. californica* 是截状楼斗菜的同义语。因此, 斯卡林斯卡(1929, 1931)的研究结果指明: 截状楼斗菜的不同品系在雄性不育方面对洋牡丹细胞质起着不同的反应。

秋海棠属(*Begonia*) 维勒尔(Villerts, 1942)报道了秋海棠属种间正反交杂种的雄性不育。*B. subvillosa* × *B. schmidtiana* 的杂交第一代是正常的。但在反交第一代中, 所有雄性花芽都在较早的发育阶段中脱落了。*B. hirtella* × *B. schmidtiana* 的杂交第一代也是正常的, 但是反交第一代所有雄花芽的脱落, 都比与 *subvillosa* 的杂交组合稍微晚些。在 *B. acuminata* × *B. schmidtiana* 的杂交第一代, 所有植株都是正常的, 而在反交第一代, 所有雄花芽都在半开期脱落了, 花药是绿色的, 不含花粉。在 (*B. schmidtiana* × *B. hirtella*) × *B. schmidtiana* 的回交第一代, 出现了所有雄花芽都脱落的植株和起初脱落而后来保持住的植株, 其分离比是 1:1。维勒尔认为: 造成这些结果, 是由于 *B. schmidtiana* 细胞质和父本的一个基因或一群基因发生了相互作用。

泻根属(*Bryonia*) 海儿布隆和巴萨曼(Heilbronn and Basarman, 1942)发现: 异株泻根(*Bryonia dioica*) 雌性 × 白泻根(*Bryonia alba*) 只产生可育性雌株, 而反交后代是不育性雄株或雌株。这种不育性被解释为雄性和雌性决定因子为白泻根细胞质所抑制而造成的。白泻根在与(雌性异株泻根 × 白泻根)正反回交时都产生了雄株和雌株, 但未产生雌雄同株, 尽管(雌性异株泻根 × 白泻根) × 白泻根的后代理应有 50% 的后代是雌雄同株。不产生雌雄同株, 被解释为由于白泻根染色体组中的两性决定因子(bisexual determiners)受到了异株泻根细胞质的抑制。

海儿布隆(Heilbronn, 1953)对异株泻根和多花泻根(*B. multiflora*)(这两个种都是雌雄异株)的杂交后代的性决定作出以下的结论。异株泻根 × 多花泻根(雄性)的杂交第一代是雌雄同株。反交第一代却是雌雄异株。海儿布隆在解释这些现象时认为: 在杂交时, 异株泻根细胞质含有两性势能(bisexual potency), 把使多花泻根表现为雌雄异株的相对较弱的基因压倒; 在反交中, 多花泻根细胞质的同株势能较弱而异株泻根基因的异株势能较强, 两者相互作用, 因而产生了雌雄异体的雌株和雄株。

关于异株泻根的细胞质的行为, 上述两位研究工作者在 1942 年的报告中假定: 异株泻根细胞质抑制了白泻根染色体组的两性决定因子; 在 1953 年报告中又假定: 异株泻根细胞质的两性势能抑制了多花泻根的控制雌雄异株特性的基因。这两项假定的互相矛盾可以解说如下。在(异株泻根 × 白泻根雄性) × 白泻根(雄性)的回交后代群体中, 不能成活的种子占居很大比率, 这件事引得他们二人在 1942 年假定在杂种中异体泻根细胞质与白泻根染色体组或含有较多的白泻根染色体的染色体组相结合是致死的。在有控制雌雄异体特性的异株泻根基因存在时, 异体泻根细胞质的两性势能得不到表现, 在有较弱的控制雌雄异体特性的多花泻根基因存在时, 两性现象(bisexuality)就表现出来了。

蓟属(*Cirsium*) 在蓟属中, 尽管雌雄同体植株和雌株总都是由雌雄同体植株传粉, 但是雌雄同体植株只产生雌雄同体植株, 雌株也只产生雌株[考伦斯(Correns), 1916, 1928, 1937]。在雌性 *C. oleraceum* 与 *C. canum* (只含雌雄同体植株的一个种)杂交时, 六个世代

的后代全都是雌株。*C. oleraceum* × *C. canum* 所产生的雌株与雌雄同体的 *C. oleraceum* 进行两代回交,只产生雌株。雌性两性异体的种(gynodioecious species) *C. palustre* 作为亲本与 (*C. oleraceum* 雌性 × *C. canum*) × *C. canum* 杂交,只产生雌株后代。这些雌株与 *C. palustre* 杂交,也只产生雌株后代。于是考伦斯作出结论:雌性 *C. oleraceum* 植株在它们的细胞质中含有一些性质,能够阻止雄花发育,也就是能够阻止 *C. oleraceum*、*C. canum* 和 *C. palustre* 的控制雄蕊群产生的基因发生作用。

柳叶菜属 (*Epilobium*) 盖德 (Geith, 1924) 和莱曼 (Lehmann, 1925) 报道: *E. roseum* × *E. montanum* 正反交的后代都是相似的。盖德 (1924) 报道:在 *E. montanum* 和 *E. luteum* 之间的杂交后代中没有互相不同之处。米采里斯和韦尔兹 (Michaelis and wertz, 1935) 只有在用 *E. montanum* Jena 为母本与 *E. hirsutum* 杂交时才获得了杂种。他俩作出这样的结论:反交后代的不能成活是由于杂种的核和 *hirsutum* 细胞质相互作用之故。当 *luteum* 细胞质中含有 *hirsutum* 染色体组的雌株与 *E. montanum* Jena 杂交时,就有能活的后代产生。

另外一些来自慕尼黑 (Munich) 的 *E. montanum* 品系在与 *hirsutum* 和与 *luteum* 细胞质中含有 *hirsutum* 染色体组的植株进行反交时产生了能活的后代。在用 *montanum* 为母本时,产生了含有可育花粉 40~60% 的部分可育植株,用 *montanum* 作为父本时则仅产生雄性不育植株。

E. hirsutum 雌性与 *E. roseum* 杂交时只有雄性不育的后代产生,而反交后代则含有约 20% 的能活花粉。在 *E. roseum* 雌性与 *E. luteum* 杂交时,产生了含有能活花粉 37% 的后代,而反交后代则含 25% 的能活花粉。米采里斯和韦尔兹得出结论:这些正反交后代的花粉可育性的差异是由细胞质与基因的相互作用所造成的。

莱曼和史文谟 (Lehmann and Schwemmle, 1927) 在 *E. parviflorum* 和 *E. roseum* 之间的正反交后代中发现了雄性和雌性不育。*E. parviflorum* 与 *E. roseum* 品系 I 的正反交杂种是完全不育的。当 *E. roseum* 品系 II 被用作母本以与 *E. parviflorum* 杂交时,产生了可育性降低的后代。反交后代是完全不育的。当 *E. parviflorum* 雄性与两个 *E. roseum* 品系的 F₁ 杂种杂交时,产生了不育植株和可育性降低的植株,其比例为 1:1。两位作者在解释这些结果时假定:两个 *E. roseum* 品系所携带的抑制可育性的基因与 *parviflorum* 基因和 *parviflorum* 细胞质相互作用抑制了雄性和雌性可育性。他们认为: *E. roseum* 品系 I 所携带的抑制基因对 *parviflorum* 基因和 *roseum* 细胞质同样地发生作用,而 *E. roseum* 品系 II 的抑制基因则对 *parviflorum* 基因和 *roseum* 细胞质发生作用,降低了雄性和雌性可育性。

米采里斯 (1943) 从 *E. parviflorum* × *E. hirsutum* Jena 的杂交只观察到正常后代。在几个 *parviflorum* 品系与 *E. hirsutum* Jena 雌性杂交时,其后代不是在开花期之前死掉就是永不产生花。只有一个品系 Crailsheim 在与 *hirsutum* Jena 杂交时产生了开花的后代,而所有的花都是花粉不育的。米采里斯把这种死亡、不开花和雄性不育都解释为 *hirsutum* Jena 细胞质与杂种细胞核的相互作用所引起的。

米采里斯 (1929, 1932, 1933) 发现: *Epilobium hirsutum* 雌性 × *E. luteum* 的 F₁, 尽管减数分裂正常,但花粉完全不育。反交一代,能活的花粉在 15% 至 20% 之间,而且没有完全雄性不育的植株出现。他用 *E. hirsutum* 雄性与 *E. luteum* × *E. hirsutum* 回交,为避

免父本的杂合性采用了 *hirsutum* 的无性繁殖, 并对父本表现型进行选择。结果, 产生了在 *luteum* 细胞质中含有 *hirsutum* 染色体组的一些品系。在最初的几个回交世代中出现了程度不同的花粉不育的植株。只有通过自交才能使植株保持高度花粉可育性。高度花粉可育的植株进行回交时总是分离, 而在较晚的回交世代中含有将近 100% 的雄性不育的植株。米采里斯 (1933) 认为, *E. hirsutum* 染色体组与 *E. luteum* 细胞质的结合是产生了花粉不育性的原因。

亚麻属 (*Linum*) 盖尤斯基 (Gajewski, 1937) 报道了细胞核和细胞质因子相互作用, 而在亚麻属的种间杂交中产生了不育性的一个事例。*Linum floccosum* × 亚麻 (*L. usitatissimum*) 的杂交和反交都在 F_1 产生了正常株。正交的 F_2 分离出了正常株和雄性不育株, 而反交的 F_2 却只产生了正常株。*L. floccosum* × 窄叶亚麻 (*L. angustifolium*) 的正反交在 F_1 和 F_2 都只产生了正常株。他让 *L. floccosum* × 亚麻的 F_2 中的雄性不育株与窄叶亚麻进行杂交, F_1 只产生正常株, 而 F_2 则分离为正常株和雄性不育株。盖尤斯基在解释这些结果时假定: 在 *L. floccosum* 细胞质中的一对来自亚麻的纯型的隐性等位基因, 产生了雄性不育性。*L. floccosum* 和窄叶亚麻所含这些等位基因都是纯合的、显性的, 而所有含显性等位基因的植株无论是纯合的或杂合的, 在经过试验的任何细胞质中都是正常的。这样来解释一对隐性基因与一特定的细胞质相互作用而产生雄性不育, 在尤盖斯基之前, 早已由威天登 (chittenden, 1927) 和盖尔特纳 (Gairdner, 1929) 发表过了。

烟草属 (*Nicotiana*) 伊斯特 (East, 1932) 从 *Nicotiana Langsdorffii* × 山德氏烟草 (*N. Sanderae*) 的杂交第一代和反交第一代获得了正常株。在 *N. Langsdorffii* × 山德氏烟草的杂交第二代和回交世代中, 出现了正常株和雄性不育株的分离, 而在反交第二代和回交世代中则仅产生正常株。在以上两种情况下, 回交的轮回亲本都是最初杂交的父本。伊斯特指出: 只要在 *N. Langsdorffii* 细胞质中存在着两个 *S* 因子 (*S_f* 以外的因子), 就有雄性不育株产生, 而 *S* 因子和山德氏烟草细胞质结合时就只会产生正常株。

克莱顿 (Clayton, 1950) 报告了烟草的另一类型的雄性不育。*Nicotiana debneyi* × 烟草 (*Nicotiana tabacum*) 所产生的正常四倍体 ($n=48$) 植株在与烟草回交时, 其后代有 90% 是雄性不育的。回交第二代有 97% 是雄性不育的。用回交第二代中不完全的雄性不育株为父本与烟草杂交而产生出反交中的回交第三代。在这一代中并不产生雄性不育株; 而且在以后的与烟草回交世代中, 不论杂交方向如何, 都只产生正常株。按照以上程序让 *N. megastrophon* 与烟草杂交, 获得了相似的结果: 在用烟草为父本时, 在 F_1 和回交世代中产生了 100% 雄性不育株。

克莱顿估量: 前者一系列杂交中雄性不育性的逐渐发展是由于 *N. debneyi* 细胞质成分与烟草细胞核成分之间的不亲和性逐渐扩大。克莱顿提出: 在制造杂种种子和省去某些种烟草顶部的修剪方面, 雄性不育性可能是有实际用途的。

月见草属 (*Oenothera*) 史文谟 (Schwemmle et al., 1938) 等发现: *Oenothera odorata* 质体和某些染色体组之间的相互作用造成了致死和可育性减低。*O. Berteriana* 含有染色体组 *B* 和 *1*, *O. odorata* 含有染色体组 *v* 和 *I*。*O. Berteriana* (雌性) × *O. odorata* 的 F_1 植株所含种间染色体组的组合 *BI*、*1v* 和 *1I* 是能成活的; 这些 F_1 植株自花传粉后产生了能成活的 *II* 和 *vv* 染色体组。 F_1 之间的杂交产生了在 *Berteriana* 细胞质中含有 *odorata* 染色体组 *vI* 能成活的植株。相反, 在 *odorata* 细胞质中含有 *Berteriana* 染色体组 *B1* 是致死的。

在 *O. odorata* 雌性 × *O. Berteriana* 杂交后代中, II 产生了败育种子; BI 和 1v 则造成了虚弱的黄色植株, 这些植株由于减数分裂不规则而是高度不育的。F₁ 的 BI 和 1v 植株在自交时造成的 II 和 vv 的组合是致死的。黄植株的颜色、虚弱和减数分裂不规则都是由于有 BI 或 1v 染色体组存在时 *odorata* 质体的数目和所含叶绿素减少而造成的。在连续五代的自花传粉过程中, *O. odorata* 质体恢复了正常叶绿素含量、增加到正常的数目, 可育性也就恢复正常了。完全可育和正常颜色的恢复据说是染色体组 BI 和 1v 的逐渐变化所引起的。假设已经产生了质体的变化, 则 *O. odorata* 细胞质中的“恢复了的”BI × 1II 雄性(II 不在花粉中传递)的杂交可能产生出两个染色体组杂合体 BI 和 1I。

染色体组 B1 和 1I 在与 *O. odorata* 质体结合时曾被确认为是致死的, 而且以上的杂交不曾产生过后代。因此, 史文谟等(1938)设想: 在 BI 和 1v 的自交过程中曾经出现过染色体组的变化而不曾出现质体的变化。这说明了: 细胞质不曾参加染色体组的相互作用而引起致死和可育性降低。因为月见草属中发生了花粉管传递质体, 又因为 *O. odorata* 的质体与某些染色体组结合起来而产生了叶色变化, 所以史文谟等(1938)已能产生一些品系, 在具有 *Berteriana* 质体的 (*O. odorata*) 细胞质中含有各种杂合体组。在有 BI 染色体组存在时, 具有 *Berteriana* 质体的 *O. odorata* 细胞质没有产生黄色、虚弱、高度不育的植株。另外, 含有 *O. odorata* 质体的 *O. odorata* 细胞质中的致死的染色体组 II, 在含有 *Berteriana* 质体的 *O. odorata* 细胞质中是能活的。

基斯特纳(Kistner, 1955)发现: 在有胡克氏月见草(*O. Hookeri*)母本和 *O. Berteriana*、*O. odorata*、阿根廷月见草(*O. argentina*)雄性参加的杂交中, 胚都败育了。只要胡克氏月见草是母本, 就极少产生或不产生能成活的种子。而反交则产生了大量发芽率高的种子。基斯特纳作出结论: 不能成活的胚是由于胡克氏月见草的质体不能与杂种的核相互作用而造成的。

史文谟(1951, 1952)及史文谟和焦普臣(Schwemmle and Keopchen, 1953)使用 *O. odorata* 和 *Berteriana* 细胞质中含有 v 和 I 染色体组的作为母本, 与含有 B, v, 1 和 I 染色体组的父本进行了一系列杂交, 来证明了细胞质对花粉管与胚珠之间的亲和性的影响。阿根廷月见草、*O. scabra* 和 *O. longiflora* 分别含有染色体组 ha, hsc 和 hl, 也被用作父本。史文谟和焦普臣(1953)发现, 含有 B, 1, v, ha 或 hsc 染色体组的花粉生殖核使含 *O. odorata* 细胞质的 v 卵细胞受精的次数, 多于使含 *Berteriana* 细胞质的 v 卵细胞受精的次数。含 *Berteriana* 细胞质和 I 染色体组的卵细胞被 B, 1, ha, hsc 或 hl 染色体组受精的次数, 多于含 *O. odorata* 细胞质和 I 染色体组的卵细胞。

这两位研究工作者还发现了: 花粉管的细胞质会影响受精。在 *Berteriana* 花粉管细胞质中含有 v 染色体组时, 受精的 v, I 和 1 卵细胞多于在 *O. odorata* 花粉管细胞质中含有 v 染色体组时。花粉管对胚珠的不同的化学吸附力(chemotropic attraction)造成了选择性受精。胚珠的细胞质影响到吸引力的强弱。另外, 某些情况下花粉的细胞质还会控制花粉管的生长率。

甘蔗属(*Saccharum*) 赖哈文(Raghavan, 1951)把甘蔗属种间正反交所产生的雄性不育初步解释为是由核基因与 *S. spontaneum* 所赋予的一些细胞质特性的互相作用所控制。无论何时, 只要 *S. spontaneum* 被用作母本与甘蔗(*S. officinarum*)、*S. barberi* 和 *S. sclerostachya* 杂交, 就会产生雄性不育的 F₁, 而反交却只产生正常的 F₁。*S. spontaneum* ×

S. sclerostachya 与 *S. sclerostachya* 回交, 就产生雄性不育株和正常株, 其比率为 1:1。这样的分离使得赖哈文认为: 杂合的基因与 *S. spontaneum* 的细胞质相互作用就产生了雄性不育性。

茄属 (*Solanum*) 据兰姆 (Lamm, 1941, 1945) 解释: 茄属种间杂交所产生的雄性不育是由细胞质遗传或母体效应所造成的。*S. curtilobum* × 马铃薯 (*S. tuberosum*) 的花粉母细胞的减数分裂是正常的。反交杂种的花粉母细胞减数分裂的特征在于前期配对能力弱和仅在中期 I 产生单价染色体。这些单价染色体常常排列在赤道板上。彼此分开并被引向两极。这种产生了二分体, 它的核往往退化。正反交的胚囊母细胞的减数分裂是正常的。

兰姆 (1953) 报道了八倍体 *S. acaule* × 四倍体马铃薯的杂交后代所产生的类型相似的雄性不育。让六倍体 F_1 的后代与马铃薯进行正反交, 则在花粉可育性上显示出不同情况。六倍体 F_1 与马铃薯雄性杂交时产生高度可育的五倍体。而反交的五倍体后代却是完全雄性不育的花粉母细胞表现异常的减数分裂行为。兰姆把雄性不育的产生归因于马铃薯细胞质与一个或几个 *S. acaule* 基因之间的相互作用。

科普曼 (Koopman, 1951) 发现: *Solanum rybinii* 雌性 × *S. chacoense* 的 F_1 是正常的, 而 F_2 则分离出反常的花。反常的程度自花药缩小至花粉变为带有柱头状附属物的子房, 种种不同。减数分裂是正常的。

反常的 F_2 植株 × *S. chacoense* 雄性的回交第一代既增加了反常株数, 也增加了反常程度 (科普曼, 1952, 1954)。让正常的 F_2 与 *S. chacoense* 父本回交, 也比 F_2 增加了反常株数和反常程度。让正常的和反常的回交第一代与 *S. rybinii* 父本回交, 仅产生正常后代。

科普曼 (1955) 用了 *S. chacoense* 的两个品系与 *S. rybinii* 雄性杂交。一个品系只产生正常的 F_1 后代。另一品系结成两个浆果, 其中之一产生了正常的 F_1 群体, 另一个产生了雄性不育的 F_1 群体。正常 × 正常或雄性不育 × 正常的 F_1 植株所产生的 F_2 群体分离出正常株和雄性不育株。让正常的和雄性不育的 F_1 植株与 *S. rybinii* 花粉进行回交, 也产生了分离出正常株和雄性不育株的群体。

科普曼作出结论: 在 F_2 和正反交的回交世代中, 花药和花粉的不正常可能是母本细胞质和父本基因不相协调所导致。

好望角莴苣属 (*Streptocarpus*) 窝尔克 (Oehlkes, 1938, 1940) 用好望角莴苣属进行试验, 所得结果与考伦斯用莴苣属 (*Cirsium*) 所得者相似。文氏好望角莴苣 (*S. Wendlandii*) × *S. Rexii* 产生了雄性不育的 F_1 ; 雄蕊为丝状, 胚珠是可育的。与 *S. Rexii* 进行回交按 1:1 的比例产生了象 F_1 那样的雄性不育株和具有类雌的 (female-like) 雄蕊群的植株的后代。五代回交增加了雄蕊群的类雌倾向。在反交中, F_1 是雄性可育的, 但有比率很高的不育性胚珠。 F_2 和回交世代依然是雄性可育的, 但是不育性胚珠的比率增加了。

窝尔克 (1938, 1941) 用 *S. Soleanthus* × 文氏好望角莴苣的种间杂交和反交、*S. soleanthus* × *S. Comptonii* 的种间杂交和反交、*S. Comptonii* × *S. Rexii* 的种间杂交和反交以及文氏好望角莴苣 × *S. grandis* 的种间杂交和反交进行了与上述相似的试验, 而且获得了可比较的结果。窝尔克作出结论: *S. Rexii*、*S. soleanthus* 和 *S. grandis* 的细胞质在与来自文氏好望角莴苣或 *S. Comptonii* 的染色体组结合时, 都同样地阻止雌蕊发育; 而文氏好望角莴苣和 *S. Comptonii* 的细胞质与来自 *S. Rexii*、*S. grandis* 或 *S. soleanthus* 的染色体组结合时, 又都同样地阻止雄蕊发育。

葡萄属 (*Vitis*) 帕台儿和奥尔谟 (Patel and Olmo, 1955) 发现葡萄 (*Vitis vinifera*) 的一些品种能够和圆叶葡萄 *Vitis rotundifolia* 雄性的各个无性系 (Clone) 杂交成功, 但所有反交组合都不能产生能活的种子。他们指明: 花粉管不能生长并不是圆叶葡萄雌性 × 葡萄的杂交失败的原因。他们认为: 圆叶葡萄的胚囊的细胞质或环绕着胚囊的母本组织是不能产生能活种子的原因。

三、种内杂交

葱属 (*Allium*) 皮特森和福斯克特 (Peterson and Foskett, 1953) 以及福斯克特自己 (1954) 都曾报道过葱属中品种 Scott County Globe 与“澳洲棕”×“波斯白”的 F_4 杂交, 其后代是细胞质雄性不育的。福斯克特的研究结果指明: Scott County Globe 的不育性是和“意大利红” (Italian Red) 的不育性以同样方式遗传的; 雄性不育表现型的产生所涉及的核基因在这两个品种中是等位的。“意大利红”的雄性不育将于本文“明显的自然发生的细胞质雄性不育”一章中加以讨论。

柳叶菜属 (*Epilobium*) 米采里斯 (Michaelis, 1939) 没有看出柳叶菜 (*Epilobium hirsutum*) 的五个亚种 (race) 的正反交 F_1 群体有何差别, 但他发现了: 当最初一次杂交的母本是亚种“吉森” (Giessen) 或“维也纳” (Vienna) 时, F_2 中就会出现带有畸形花的雄性不育株, 其分离比为 1:3, 在回交第一代中的分离比是 1:1。以 Kew *rosa*、Kew *albiflorum* 和 Cambridge *rosa* 等亚种为母本的杂交产生了正常的 F_2 和回交第一代。米采里斯 (Michaelis, P. and Michaelis, G., 1948) 发现 (“维也纳” × Kew *albiflorum*) × Kew *albiflorum* 雄性的回交第十代的所有植株都有畸形花, 但畸形程度和花粉可育性因修饰基因的作用而有所不同。米采里斯 (1939) 认为: 一个纯合隐性因子 *deformatum* 与“吉森”和“维也纳”的细胞质相互作用, 是出现畸形花和花粉不育的原因。“吉森”和“维也纳”都含有纯合显性的 *deformatum* 基因, 而亚种 Kew *rosa* 和 Kew *albiflorum* 的这个基因是纯合隐性的, 亚种 Cambridge *rosa* 的这个基因是杂合的。所有其他柳叶菜属杂交, 包括种间的和种内的, 都分离出细胞质花粉不育的植株, 这一切都说明了细胞质和多基因之间的相互作用。

米采里斯 (1942) 报道: 柳叶菜 Jena 雌性 × 亚种 Klausenburg、Kolleda、Fuchstrum 和 Saaleufer 的杂交后代的花粉可育性是正常的, 而这些亚种的细胞质和 Jena 的基因之间的相互作用在反交后代中却表现为花粉不育。米采里斯 (1942) 还曾发现: 柳叶菜亚种 Kew *albiflorum*、Xanthi 和 Attika 所具有的细胞质, 在与许多柳叶菜亚种杂交时都能引起花粉不育。有这三个亚种作为父本参加的反交, 都产生了雄性可育的后代。这三个亚种与相同的父本所产生的杂种在不同的时期发生了花粉败育, 说明这三个亚种的细胞质彼此不同。

米采里斯和巴克 (Michaelis and Bakker, 1948) 报道: Attika × Saaleufer 和 Attika × Klausenburg 及其反交都产生了正常花粉。他们说: 以 Attika 为母本进行杂交时, 有四个品系产生了部分不育而反交产生了完全可育; 另一方面, 以 Attika 为母本与 15 个亚种杂交时, 都产生了完全的花粉不育而反交则产生了完全可育。Attika 和 Kew *albiflorum* (母本) 杂交, 产生了花粉可育性高的后代, 而反交后代却是完全花粉不育。

Kew *albiflorum* 母本 × Xanthi 的杂交后代产生了 2.8% 的能活花粉, 而反交后代的花

粉完全败育 (Michaelis, P. and Michaelis, G., 1948)。

在有关柳叶菜属的广博的文献中, 仅有一篇报告提到减数分裂紊乱现象, 这就是有关品系 Munchen 与品系“维也纳”、Xanthi 和 Stuttgart 杂交的一篇报告 (Michaelis, P. and Michaelis, G., 1948)。在这里, 反交后代出现了雄性不育, 但不能把它归因于细胞质作用。

Xanthi × Erlangen 的杂交和反交也只产生了雄性不育后代。据米采里斯 (1954) 说: 测量结果显示数量上的小差异, 说明这两个品系的细胞质是不相同的, 但是 Xanthi 的细胞质敏感基因对 Erlangen 细胞质的反应是与 Erlangen 的细胞质敏感基因对 Xanthi 细胞质的反应方式相同。

Xanthi × Laibach 的杂交后代是雄性不育的。尽管报道者米采里斯不曾进行必要的反交和回交以提供论证, 但他假定 Laibach 不具有对 Xanthi 细胞质敏感的基因。Saaleufer × Xanthi 的杂交后代也是雄性不育的。反交的后代则包含完全不育的、部分不育的和完全可育的植株, 说明亚种 Saaleufer 的对 Xanthi 细胞质敏感的基因是杂合的。Xanthi × Windsheim 的杂交后代分离出部分雄性不育的和完全不育的植株, 尽管报道者不曾进行反交试验, 但他还是假设, Windsheim 的对 Xanthi 细胞质敏感的基因也是杂合的。其他三十七个柳叶菜的品系在以 Xanthi 为母本进行杂交时产生了花粉不育后代; 反交后代是雄性可育的。这些品系的对 Xanthi 细胞质敏感的基因被认为是纯合的。

米采里斯和巴克尔 (1948) 调查了柳叶菜种内的正反交, 其中的亚种 Caen 具有对亚种 Insel candidum 细胞质敏感的隐性基因。Caen × Insel candidum 的杂交和反交的所有后代都是花粉可育的。Caen × Insel candidum 自交和与 Caen 或 Insel candidum 回交, 仅产生雄性不育后代。(Insel candidum × Caen) × Insel candidum 的回交后代是雄性可育的; 另外, 以 Caen 为父本的回交后代产生了完全和部分不育株, Insel candidum × Caen 的杂交后代进行自交, 其后代含有雄性可育、部分不育和完全不育的植株。

据米采里斯和戴林豪森 (Michaelis and Dellinghausen 1942) 记述: 柳叶菜的亚种间杂交所产生的雄性不育和巢菜属 (*Vicia*) 的情况相似 (Sirks, 1931a, 1932)。当 Jena 作为母本与南非亚种 Parys 和 Kirstenbosch 杂交时, F_1 胚在发育早期就死亡了。用较低温度处理子房, 能使子房的体积增大, 但它最后依然败育。反交后代是正常的。Parys × Jena 的 F_1 和 F_2 和 Jena (母本) 进行了杂交。某些 F_2 分离株由于花粉管在 Jena 花柱中的生长受到抑制, 因而未能使 Jena 的胚珠受精。

涉及花柱细胞质与花粉细胞核相互作用的这种类型的不育, 与史文谟和科普臣 (Schwemmle and Koepchen, 1953) 所报道的相似。其他杂交组合产生了在发育早期就死亡的胚。能活的组合在营养生长或花粉可育性方面受到了抑制或发生畸变; 只有少数植株是正常的并与 Jena 的表现型不同。在抑制程度与分离株的近似 Parys 的一些性状的数目之间有着密切的相关。植株越与 Parys 表现型近似, 其营养生长的畸变或花粉不育性就越厉害。畸变得最厉害的植株——即矮株, 与任何一个亲本都不相似。米采里斯 (1954) 作出结论: 大多数 Parys 基因都在 Jena 细胞质中成为敏感的。

高代花属 (*Godetia*) 肖史 (Hiorth, 1948a, b) 报道了一些染色体组与细胞质的相互作用, 这些作用在 *Godetia Whitneyi* 的品系间杂交中引起了雄性不育。当品系 *fulgida* 作为母本与品系 *Bremen* 杂交时, 其后代的花药减少了。再与 *Bremen* (父本) 回交, 则所产生的群体按照 1:1 的比率分离出花药减少得和 F_1 同样严重的植株和花药减少得更严重的植

株, 其中有些变成了雌蕊, 和好望角莴苣的情况相同(Oehlkers, 1938, 1940)。以 *Bremen* 为母本的杂交后代中没有花药变形的植株。肖史认为 *Bremen* 品系中的一个与 *fulgida* 细胞质相互作用的基因引起了畸变。来自俄勒冈(Oregon)的一个 *G. Whitneyi* 的野生品系有与 *fulgida* 类型相同的细胞质。

亚麻属(*Linum*) 有人让亚麻的高茎亚种与匍匐亚种杂交, 当匍匐亚种被用作最初一次杂交的母本时, 其 F_2 按 1:3 的比率分离出了雄性不育株(Bateson and Gairdner, 1921)。反交 F_2 不曾出现雄性不育株。其后, 戚天登和裴柳(Chittenden and Pellew, 1927)、戚天登(1927)和盖尔得纳(Gairdner, 1929)等各自采用了回交和自花传粉方法将这个育种方案继续加以执行, 并对所得结果解释如下: 高茎亚种含有“高”细胞质和基因 mm, 匍匐亚种含有“匍匐”细胞质和基因 MM。两个品种都是正常的两性体, 因此, 当基因 mm 与“匍匐”细胞质结合时就产生了雄性不育性。其他五个可能的组合都只产生了正常的两性体。

以上的解释对于可育的 F_2 植株的自交后代中偶尔出现部分可育株这一事实未加说明。后来, 魏茨泰因(Wettstein, 1946)发现: 在让这些部分可育株自交时, 其后代以雄性不育的为主, 但也产生了一些部分可育的植株和少数可以称为“可育”的植株。在让这些植株与高茎亚种回交时, 主要产生了不育的后代而绝无可育的后代。在让它与匍匐亚种回交时, 则仅产生可育的, 或产生可育和部分可育的后代。魏茨泰因把造成这些结果的原因解释为: 在与高茎亚种回交后, 在“匍匐”细胞质中有了剩余的匍匐基因来促使部分可育性分离。这些基因修饰了“匍匐”细胞质中的 mm 的效应, 于是并不产生预期的完全不育而偶然获致了部分可育。

稻(*Oryza*) 许(Hsu, 1945)认为梗稻和籼稻的 F_1 的雄性不育是由三对基因控制着。他在所有杂交中都用籼型为母本。三帕斯和毛汉梯(Sampath and Mohanty, 1954)报道了在正反交中都出现了半雄性不育。梗型为母本时出现的半不育性被归因于染色体不正常(倒位)。反交 F_1 的不育性显示出统计学上显著的增加, 这被解释为籼型细胞质与梗性基因结合时细胞质对花粉发育施加的影响所造成。

Satureia 考伦斯(Correns, 1904, 1908)阐明了母本细胞质对 *Satureia hortensis* 的性决定的影响。这个种中出现了雌雄同株的和雌性的植株; 雌雄同株的植株, 其后代永远是雌雄同株的, 雌株×雌雄同株的后代永远是雌株。魏茨泰因(1924)把这种情况解释为: 雌性细胞质抑制了来自父本的控制雄蕊产生的因子发挥作用。蒲乃特(Punnett, 1927)观察了 *S. hortensis* 群体中的几千个植株而未发现一个例子违反了后代的性别总与母本相同这一规律, 于是他也得出了与上述相同的结论。

高粱属(*Sorghum*) 在 Double Dwarf Yellow Sooner Milo, Day (milo 的一个衍生杂种)和 Texas Blackhull Kafir 之间进行正反交时, F_1 植株是可育的, 可是以 milo 为母本的 F_2 中出现了一些部分雄性不育株(Stephens and Holland, 1954)。以 Kafir 为父本而以 milo×kafir 的 F_1 或 F_2 为母本进行回交时, 回交第一代的雄性不育株增加了, 而且在回交第二代中雄性不育株增加到 99% 以上。当 milo 作为父本以与 milo×kafir 的 F_1 或 F_2 植株进行回交时, 产生了完全雄性可育株。司蒂芬和贺兰德(Stephens and Holland, 1954)主张: 这一类型的雄性不育是由 milo 细胞质和来自 kafir 的核因子之间的相互作用所引起的。

据昆贝和马丁(Quinby and Martin, 1954)说: 美国俄克拉何马州农业试验站和美国农

业部的徐格林格(J. B. Sieglinger)曾经育成一种雄性不育的高粱,其亲代不含 Day milo 细胞质。这一性状的遗传似乎是细胞质遗传。

细胞质雄性不育的利用使得大规模生产杂交高粱成为可能了。司蒂芬和贺兰德把生产杂交高粱种子的方法概括如下:使雄性不育系与正常系连续回交,使之繁殖,然后用雄性不育系为母本以与可育性恢复系进行杂交,就会生产杂交种子。克拉马(Kramer, 1955)说:试验中的杂交高粱种子的产量超过普通品种 20~40%;并且说:1957 年即能大量生产这样的杂交高粱。

巢菜属(Vicia) 叟克斯(Sirks, 1931a, 1932)曾经记述:小蚕豆(*Vicia faba minor*) $AAEEMMOO \times$ 大蚕豆(*Vicia faba major*)时,其 F_2 有五个纯合隐性父体基因 $aaeemmoo$ 自连锁群 I 消除。这种消除是由大约 25% 的胚珠败育所造成的。在反交的 F_2 没有发现父本或母本基因的消除。

叟克斯(1932)假定:消除是由一个“扩散的”致死因子所造成,而这个因子与在小蚕豆细胞质中含有 $aaeemmoo$ 的同源染色体有关。因为在假定的致死基因和显性的小蚕豆等位基因之间,或在假定的非致死小蚕豆等位基因和隐性的大蚕豆 $aaeemmoo$ 基因之间都没有发生重新组合,所以叟克斯放弃了在大蚕豆连锁群 I 中有单一致死基因的假定。

斯特恩(Stern, 1932)曾经表示:叟克斯所假定的涉及染色体全体的致死作用是不足以说明消除的。斯特恩主张:有与大蚕豆 $aaeemmoo$ 基因绝对连锁的单独一对致死因子可以说明在 F_2 世代中带有小蚕豆细胞质的胚珠的败落。

玉蜀黍(玉米)属(Zea) 约瑟逊和任金斯(Josephson and Jenkins, 1948)听见了美国肯塔基州、田纳西州和印第安纳州的农民们报告说,杂交玉米不能很好地结实,他们就调查了某些杂交玉米的雄性不育。根据调查所得的数据表明,在经过试验的杂交玉米中,只有以近交系 33-16 或在很少情况下以 Ky 27 为单交中的母本时,或在这些品系用作进行双杂交的单交亲本的母本时,才会产生高度雄性不育。当这些近交系被用作杂交的父本时,只会产生正常植株。在用 33-16 或 Ky 27 为母本以试行单交时,其后代大部分是正常的或只有极低的雄性不育率,而三源杂交和双杂交后代则是高度不育的。他俩在解释这些结果时说,至少有两个父本所供给的遗传因子加上母本的细胞质因子,是表现雄性不育的必要条件。

罗德斯(Rhoades, 1950)报道: $iojap \times$ 正常父本所产生的 F_1 中有正常株、部分不育株和雄性不育株,而反交的 F_1 则全是绿色的正常株。雄性不育的 F_1 植株由不相关的正常个体向之传粉后,所产生的群体中全是雄性不育株。罗德斯假定:这种雄性不育表现型是由纯合的 $iojap$ 基因对一些细胞质因子所起作用造成的。可是,雄性不育和突变了了的质体所引起的条纹并不是由同一细胞质因子所控制的。质体原基的突变与产生雄性不育的因子是互相独立的。因为,倘使这两个性状都是由变异的质体所控制,那就只有白色植株该是雄性不育的,有条纹的植株是部分不育的,而绿色植株是正常的,然而事实上并未发现这些情况(Rhoades, 1950)。马作提(Mazoti, 1949, 1954a)曾经指出:基因 K,或者是纯合显性的或者是杂合的,都会抑制 $iojap$ 基因产生条纹的作用。马作提(1950, 1954b)又曾指出:玉米草(teosinte)细胞质也会抑制 $iojap$ 基因产生条纹的作用。那么,决定一下究竟是基因 R 还是玉米草细胞质会对 $iojap$ 基因引起雄性不育这件事发生影响,倒是有意义的。

许华滋(Schwartz, 1951)报道了 $9936(c) \times Kys$ 的 F_1 杂交玉米的雄性不育。这些雄性不育株与正常株的比例是 1:1。反交 F_1 只有正常株。当 $9936(c) \times Kys$ 时所产生的正常植

株用作父本和其中的雄性不育植株杂交,按 1:1 的比例产生了雄性不育株和正常株。当分离的群体中的正常植株自花传粉或与 Kys 杂交时,其后代是正常的。这些结果表明:一个基因的差异是造成雄性不育的原因,这个基因就是仅在来自 9936(c) 的细胞质中表现其影响的不育基因。

可是,雄性不育株在与各种不相关的品系进行异型杂交时, F_1 和 F_2 都是正常的。 F_1 植株与雄性不育株进行回交,只产生正常后代,正和以后一直回交到第四代时情况相同。这些结果不能由单一基因的假设加以解释。当 Kys 被用作父本与这些 F_1 和回交群体中的正常株杂交时,获得了雄性不育株和正常株。这就说明了 Kys 带有一些容许其后代表现为不育的因子。许华滋曾使 21 个品系杂交,保曼(Bauman, 1951)曾使 250 个近交系与雄性不育株杂交,所有这些杂交都只获得正常株。许华滋试以三种因子的相互作用来解说这些试验结果;三种因子是来自 9936(c) 的细胞质,产生雄性不育的显性基因 Ms_{21} 和显性的不育抑制因子 S^{Ga} 。只有 S^{Ga} 花粉使卵受精时才发生完全的选择受精。雄性不育株被假定为具有合宜的细胞质、纯合或杂合显性基因 Ms_{21} 和纯合隐性基因 S^{Ga} 。三个因子中任何一个有所改动,就会产生正常株。在同一论文中,许华滋报告了另一雄性不育特性,其育种行为与 9936(c) $\times$ Kys 的类型相同。

保曼和居根海末尔(Bauman and Jugenheimer, 1951)强调在生产杂种种子时利用 Kys 雄性不育的好处;因为标准自交系含有正常细胞质和纯合基因 $Ms_{21} Ms_{21} S^{Ga} S^{Ga}$,所以在用它来授粉时,会使商品杂种恢复可育性。冷(Leng)和保曼(1955)曾经研讨把 Kys 的不育性结合进标准自交系以及生产商品杂种的育种方法。用 Kys 的雄性不育来生产商品杂种种子,要靠培育出一种含有正常细胞质和 $Ms_{21} Ms_{21} S^{Ga} S^{Ga}$ 基因(产生雄性不育的基因)的可育自交系,把它用作父本来生产双杂交用的母本。在设法搞出这样转变了的自交系过程中,冷和保曼(1955)发现了三个含有不育性细胞质的标准自交系或相等于它的自交系。这件事排除了使用 Kys 不育性于这些自交系的可能性。这两位研究工作者说:“现在已无理由继续设法把这种来源的不育性结合进自交系来从事商品生产。”他们还说:“这些发现引起了很大的疑问,即:为使不育性基因型 $Ms_{21} ms_{21} S^{Ga} S^{Ga}$ 的植株表现为雄性不育,某一特殊的‘不育性’细胞质是否真正必要?”

琼斯和曼格尔斯道夫(Jones and Mangelsdorf, 1951)用了几个细胞质不育性玉米品系进行试验,使它和种种不同的自交系相互作用。据报,在被试验的不育类型中,江金斯(M. T. Jenkins)所育成的 Teopod 雄性不育系据说是用连锁测交法自杂交的 Teopod 中获得的。一些自交系与 Teopod 不育系杂交产生了正常的 F_1 ; 另一些产生了雄性不育的或分离为雄性不育和正常的 F_1 。如果 F_1 是完全雄性不育的,则与同样的近交系回交后,只产生雄性不育的群体。这些情况在下述有关玉米的雄性不育的报告中也都普遍存在。

四、明显的自然发生的细胞质雄性不育性

玉米 罗杰斯和爱德华逊(Rogers and Edwardson, 1952)报告了几个密切相关的“得克萨斯”玉米品种中出现的细胞质雄性不育。这种类型的不育性最初是由曼格尔斯道夫从“墨西哥六月”品种中发现的,后来他又在“金六月”和“蜜六月”等品种中发现。再后,罗杰斯又从“红六月”品种和来自“金六月”品种的一个自交系观察到雄性不育。这五个不育的实例