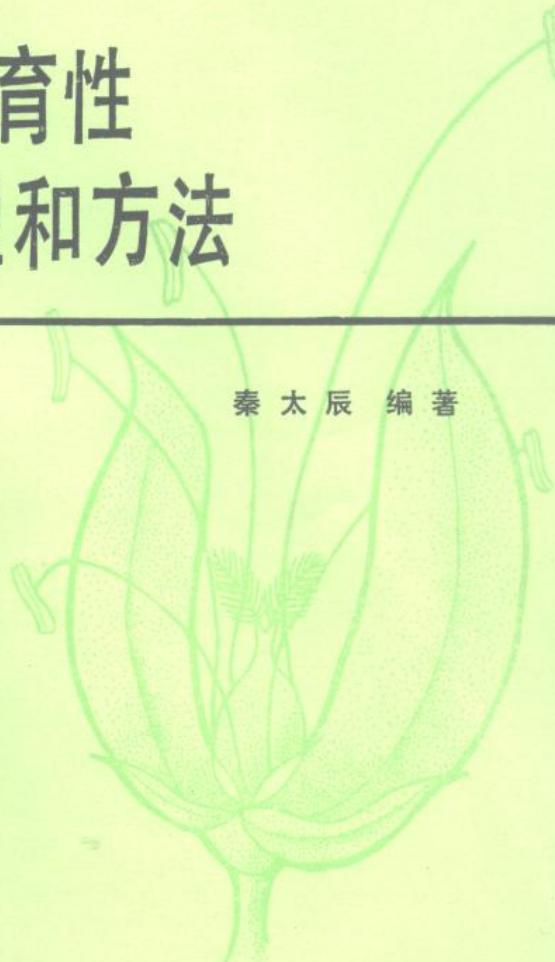


作物雄性不育性 育种原理和方法

秦太辰 编著



ZUOWU XIONGXING
BUYUXING YUZHONG
YUANLI HE FANGFA

上海科学技术出版社

作物雄性不育性育种 原理和方法

秦太辰 编著

上海科学技术出版社

作物雄性不育性育种

原理和方法

秦太辰 编著

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

新华书店上海发行所发行 上海日历印刷厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 5 字数 108,000

1978年10月第1版 1978年10月第1次印刷

印数 1—25,000

书号：16119·629 定价：0.42元

前　　言

在毛主席的革命路线指引下，在华主席的殷切关怀和扶植下，近几年来，我国农业科技人员在三大革命运动的第一线，与贫下中农一起，在杂种优势的研究和利用方面取得了丰硕的成果。我国利用雄性不育系配制的高粱杂交种，突破了亩产二千斤大关；在水稻生产上利用雄性不育系配制的杂交水稻，也取得了更为突出的成绩，走在世界各国生产的前列。杂交水稻大面积亩产达到千斤以上，小面积单产已达到一千六百余斤。这为杂种优势的利用，开辟了极为令人鼓舞的前景！

应用优势强的杂交一代种，对提高作物单位面积产量起了良好的效用。不过，获得优良的杂交种，除选配有成效的亲本组合外，免除人工去雄，得到纯净、质优的杂交一代种，也是很重的科研任务。因此，利用雄性不育系配制杂交种，正日益被育种工作者重视。

作物雄性不育现象的发现已有数十年的历史，而在育种工作中的利用还是近十多年的事。我国在高粱、玉米和水稻等作物上利用雄性不育系配制杂交种，已应用于生产，小麦也已进入试种阶段，预计，还有更多作物的杂交一代种将在生产上加以利用。

本书概略阐明雄性不育性在作物育种工作中利用的原理和方法；对作物雄性不育类型的特性和遗传作了理论上的概述；关于雄性不育遗传理论的解释，按照不同论点进行了介

绍。同时,选择常异花授粉作物(高粱)、异花授粉作物(玉米)与自花授粉作物(水稻、小麦)为代表,分别介绍利用雄性不育系配制杂交种的方法,着重论述选育雄性不育系、雄性不育保持系和雄性不育恢复系的方法;并就若干方法问题进行了理论性的评述。此外,对利用核质不育性配制杂交种的方法和途径以及利用两系法配制杂交种也作了简要的介绍。由于作者受理论水平和综合分析问题能力的限制,加之搜集的资料不够多,在某些论点上将带有片面性和局限性;同时,随着对作物雄性不育性的深入研究,有些理论经过反复实践的检验,也会不断修正与补充。为此,书内的错误和缺点,恳切地希望读者批评指正。

目 录

一 概述	1
(一) 国内方面	2
(二) 国外方面	4
二 作物雄性不育类型的特性	7
(一) 雄性不育类型小孢子发育的特征	7
1. 雄性不育系花粉母细胞的减数分裂.....	7
2. 雄性不育系小孢子的发育.....	9
(二) 雄性不育类型生长、发育的特性	15
1. 转育不育系在回交不同世代中叶面积、光合势的变化	16
2. 雄性不育和可育单交种产量指标的生理基础.....	20
3. 雄性不育类型雌、雄穗器官建成的时期	20
(三) 雄性不育类型与可育类型生理、生化特性的 差异	24
1. 不育类型与可育类型磷素运转的特点.....	25
2. 不育类型与可育类型生化特性的差异.....	25
三、作物雄性不育性的遗传	28
(一) 细胞质遗传现象	28
1. 斑叶突变体的遗传.....	28
2. 对斑叶突变体的解释.....	29
(二) 雄性不育类型的遗传方式与解释	30
1. 谢尔斯的解说(三型学说).....	30
2. 爱德华生的解说(二型学说).....	34
3. 核质协调解说(一型学说).....	37

4. 雄性不育性数量性状的特征	39
5. 雄性不育性受病毒的控制	41
6. 生物体的演变	41
(三) 雄性不育性的遗传机理	42
四、雄性不育性在高粱育种工作中的应用	45
(一) 高粱不育系、保持系与恢复系的选育	45
1. 选育高粱不育系和保持系的方法	45
2. 选育恢复系的方法	54
(二) 利用不育系、保持系和恢复系配制高粱杂交种	60
1. 不育系、保持系和恢复系的关系及其在生产上的利用	60
2. 配制杂交高粱工作中的几个问题	62
五、雄性不育性在玉米育种工作中的应用	66
(一) 玉米不育系、保持系和恢复系的选育	66
1. 选育玉米不育系和保持系的方法	66
2. 选育恢复系的方法	69
(二) 利用不育系、保持系和恢复系配制玉米杂交种	79
1. 配制双交种的方案	79
2. 配制单交种的方案	82
3. 利用不育系、保持系、恢复系配制单、双交种应注意的问题	83
六、雄性不育性在水稻育种工作中的应用	84
(一) 水稻不育系、保持系和恢复系的选育	84
1. 选育水稻不育系和保持系的方法	85
2. 选育恢复系的方法	95
3. 关于选育梗稻恢复系的问题	99
(二) 配制杂交水稻	101
1. 繁育不育系和保持系以及配制杂交种	101
2. “三系”的原种生产	108
七、雄性不育性在小麦育种工作中的应用	110

(一) 小麦不育系、保持系和恢复系的选育	110
1. 选育小麦不育系和保持系的方法	111
2. 选育小麦恢复系的方法	117
(二) 配制杂交小麦	121
1. 小麦穗部性状与制种的关系	122
2. 田间制种方法	123
八、利用核质不育性配制杂交种的方法与途径	126
(一) 利用核质不育性与缺失染色体断片相连锁的特性配制玉米杂交种	126
1. 双杂合体的由来	126
2. 不育系的繁殖和配制不育单交种	127
3. 双杂合体本身繁殖	127
4. 配制单交、三交和双交种	128
(二) 利用X、Y、Z体系配制小麦杂交种	129
1. X、Y、Z体系的特征	129
2. Z系和X系的来源	130
3. 创造X系的方法	131
4. 配制杂种小麦的方法	133
九、利用两系配制杂交种的方法	135
(一) 利用两系配制杂交油菜	135
1. 油菜不育系、保持系和恢复系的选育	135
2. 配制杂交油菜	138
(二) 利用两系配制杂交水稻	140
1. 水稻不育系和恢复系的选育	141
2. 配制杂交水稻	142
附录一	
全国水稻不育系研究调查记载项目试行标准(初稿)	144

附录二

杂交水稻命名试行方案 145

附录三

花粉育性的鉴定 147

一、概 述

二十世纪在育种工作中突出成就之一，首推杂种优势的利用。杂交种的增产效应，已为国内外的生产实践所证实。玉米杂交一代种在生产上应用，产量一般能提高30%左右。玉米杂交种能够在三十年代投入生产，除了依据杂种优势的原理配制自交系间杂交种以外，还在于其本身属于雌雄同株异花授粉作物，且花器大，具有便于人工去雄、杂交的特点。而高粱、水稻、小麦和大豆等雌雄同花的作物，欲利用一代杂种优势，在未解决不需人工去雄的技术措施以前，是难以办到的。为此，生产实践迫切要求开展对作物雄性不育性的研究。迄今，高粱、水稻已利用雄性不育系配制杂交种，在较大面积上种植，增产显著。在有些作物中选育不育系的工作也取得良好的成果。生产在飞速发展，科学在日益进步，可以预期，利用雄性不育的特性，广泛种植优势强的杂交一代种，将使农作物的产量有一个很大的增长。

人们在生产实践中，发现了植物雄性不育现象。经数十年的研究，对植物雄性不育性的表现、特性和遗传规律有所发现，有所认识。但在认识过程中还有局限性，未能揭露其本质。科学的任务：在于通过事物外部表现形式，经过去粗取精、去伪存真的反复实践，加以提炼，上升到理论，再回到实践中去检验，以达到从现象至本质的认识，从而揭露事物的真象。对植物雄性不育性的认识，必然历经这样的认识过程。

早在十九世纪，植物雄性不育现象已被发现。葛特纳尔

(Gärter, 1844)、达尔文(Darwin, C., 1890)首先分别发表了报道。贝特生(Bateson, W., 1908)、柯仑司(Correns, C., 1908)也曾论述。二十世纪后,在很多农作物中均有发现。本世纪一、二十年代,在甜豌豆(1908)、马铃薯(1910)和番茄(1915)中相继发现了雄性不育现象。这样就逐渐引起了育种工作者的注意。继而在亚麻(1921)、洋葱(1924)、棉花(1928、1961)、高粱(1929)、玉米(1929、1931、1933)、烟草(1937、1950)、甜玉米(1944)、胡萝卜(1947)和甜菜(1948)中都发现了雄性不育的类型。较晚发现的是小麦(1951)和水稻(1958)。同时,还在大麦、油菜、大豆、甘薯、蓖麻、南瓜和辣椒等作物中发现了雄性不育的株系。据爱德华生(Edwardson, J.R., 1970)报道,截止1969年,已在22个科,51个属,153个物种中,发现雄性不育现象。

虽在数十种作物中找到了雄性不育系,但直接利用雄性不育系配制杂交种应用到生产上的作物,为数还不多。现将几个主要作物在生产上利用不育系配制杂交种的概况,作一简要的介绍。

(一) 国内方面

高粱:我国科学工作者徐冠仁等同志,1956年开始对高粱雄性不育系进行研究。1962年利用不育系配制杂交种在生产上试种。无产阶级文化大革命期间,我国农业科技人员与广大群众相结合,利用高粱不育系配制了数十个高产的优良杂交种,如晋杂号、原杂号等。一般比当地品种增产30~50%,有的甚至成倍增产。1971年,据19个省、市、自治区的不完全统计,我国杂交高粱的种植面积已达2280多万亩,约占高粱面积的五分之一。迄至1975年,杂交高粱面积已扩大到4000多万亩。同时,对高粱不育系的转育也进行了大量工作,各地

已转育了一批新的不育系和保持系，适应不同地区生产上的要求。如山西省转育了白粒不育系 187A 和软 3A，配制了优质的白粒杂交种。

玉米：在五十年代，一些研究者从细胞学、形态发育特征、生理生化特性和雄性不育性的遗传行为对玉米雄性不育进行了研究。转育了一批新的不育系，如 T 型不育系威夫₉、威₈₂，M 型不育系 344、小金黄，O 型不育系 Va₈₅、Mo₁₇ 等。并通过测交，筛选出一些具有恢复性能的恢复系，如威₁₅₃、海₇、瓦₈ 和 9-145 等。利用不育系配制杂交种，各地也做了一些工作。据报道，新疆、东北、山东和安徽先后在生产上利用不育系配制双交种和三交种。新疆配制成功免于去雄的双交种石垦一号，组合是(石₁-T × 石₂) × (石₃-T × 石₄-TR)。

水稻：湖南省黔阳农校于 1964 年在大田中发现水稻不育株，1967 年开始研究。几年来，用大量栽培品种和不育株杂交，难以找到保持系。该校与有关单位于 1970 年在海南岛发现花粉败育的野生稻（“野败”），为我国利用水稻杂种优势打开了突破口。1972 年以“野败”为材料，用回交法转育了第一批野败型二九南一号、二九矮四号、珍籼 97 等不育系和保持系。1973 年在广泛测交的基础上，选得 IR₂₄、IR₆₆ 和泰引一号等恢复系。至此，我国杂交水稻“三系”配套获得成功。这是我国生产上继矮秆化后的又一重大突破。1977 年全国种植杂交水稻面积达 3276 万亩，一般亩产千斤以上，高的可达一千五、六百斤，比常规品种增产 20% 左右。预计杂交水稻面积将迅速扩大，为提高单产起着显著的作用。我国水稻不育系的选育，在群众性的科学实验基础上，从 1970 年起，短短数年中，各地选育了野败型、野裁型、籼梗型等各种不同的不育系，为大面积推广籼型、梗型杂交水稻奠定了基础。

小麦：不育系的研究工作自 1963 年开始，首由山东昌潍地区农科所在农家品种“平度紫穗白”中找到不育株。继后，于 1965 年由国外引入 T 型不育系。1972 年，依据国务院领导同志的指示，把小麦杂种优势的利用列为重点研究课题。这些年来，在群众性的科研活动工作中，“潍型”和 T 型不育系的研究工作都有很大的进展。继 T 型冬性早熟一号和春性科春 5 号不育系转育成功以后，又有不少地区转育了一批新的不育系。如黑龙江的克丰一号、山东的泰山一号和浙江的 908 等。对 T 型恢复系的选育也开展了工作。中国科学院遗传研究所已筛选出恢复系春恢一号，内蒙乌盟农业科学研究所也得到了“乌盟一号”恢复系。最近，山西运城地区农科所育成了高产恢复系 5231 (T808 × 欧柔)，黑龙江从斯卑尔脱小麦中选出恢复系边字 S₅₀₁₋₁，恢复力达 90% 以上。恢复系边字 S₅₀₁₋₁ 能否应用于生产，有待进一步研究。同时，杂交小麦在小面积上已经试种，如河北省涿鹿县温泉屯大队试种的“冬杂 100” 2 亩，比品种农大 182 增产 25.8%。

此外，我国在油菜、谷子等作物方面也开展了雄性不育系的选育工作。

(二) 国外方面

高粱：1954 年据司蒂芬斯 (Stephens, J.C.) 报道，美国利用西非高粱和南非高粱杂交得到了高粱不育系；另在“莱特巴英 60 号”等高粱品种中选得恢复系。1956 年利用“三系”配制杂交高粱的推广面积约 300 万亩，占高粱栽培面积的 15%，二年以后杂交高粱推广面积约占 50%；1959 年推广面积发展迅速，占高粱栽培面积的 90%；自 1960 年以后基本上达到普及，约一亿亩。在苏联、法国、罗马尼亚、印度和意大利等国家也开始推广杂交高粱。

玉米：玉米雄性不育现象早在 1929 年就发现了。美国在 1944 年开始研究。1952 年在拉丁美洲的一些品种中找到了一些可供生产利用的细胞质雄性不育的材料，经过测配选用，到 1958 年，美国玉米杂交种有半数是利用雄性不育系配制的。同时，在拉丁美洲一些品种中也筛选到恢复系，并用之于生产。但在六十年代后期，由于 T 型不育系感染大、小斑病，已停止使用。近年来正研究 C 型等不育系的应用价值。在苏联、墨西哥、罗马尼亚、法国和土耳其等国家也开始利用雄性不育系配制杂交玉米。

水稻：日本自 1958 年开始研究。首先将野生稻 (*Oryza sativa L. spontanea*) 的细胞质转入日本栽培稻中，发现了花粉不育现象。此后，又把籼稻印度品种“钦索拉、包罗Ⅱ (Chin-surah Boro II)”的细胞质转移到日本梗稻中，也发现了雄性不育。日本从这两类细胞质中获得了水稻雄性不育系。据 1968 年报道，用选育的恢复系与具有“包罗Ⅱ”细胞质的不育系配制的杂种一代，结实率已近 100%。关于杂交水稻优势的表现，九州大学永松研究室利用不育系配成的 33 个组合，其中农林 22 号与荒木杂种第一代具有较强的优势，与农林 22 号对比，增产 50%；其余一半以上的组合比亲本增产 20% 以上。美国、印度、苏联等国家也开展了雄性不育系的研究。至今都没有在大面积生产上利用不育系配制杂交水稻。

小麦：小麦雄性不育在 1949 年被发现。日本研究较早，始于 1951 年。主要对 O 型 (*Ae. ovata* 型) 与 T 型 (*T. timopheevii* 型) 胞质不育性的研究。截止目前，已得到近 100 个不育系，并筛选出具有恢复性能强的 P₁₆₃、基隆德等恢复系。法国在恢复系选育工作中取得良好的成就，已筛选出恢复力近 100% 的恢复系“普里美比 (Primepi)”。这个恢复系对好几种不育

细胞质都有较强或完全的恢复力，是一个不可多得的材料，目前可作为转育新恢复系的亲本材料。从小面积配制杂交小麦来看，不育系自由授粉结实率可达70%，杂种一代育性恢复能力最高达100%。日本和苏联报道，杂种一代小麦增产达20~40%。其他如英国、美国、罗马尼亚和捷克等国家，都在研究小麦不育系的问题。但是，目前都还没有在生产上大面积种植杂交小麦。

从国内、国外对作物雄性不育系的研究和利用情况来看，玉米、高粱已在大面积上利用不育系配制杂交种。我国利用水稻“三系”制种并应用于生产，已走在世界的前列。但是，怎样选配各种作物强优势的杂交组合，制定一套简便而行之有效的制种方法，是摆在我们面前的课题。我们一定要高举毛主席的伟大旗帜，在英明领袖华主席的领导下，发动群众，勤奋踏实地从事科研工作，敢于迎接面临的困难，善于从错综复杂的事物中寻求出有规律的变因，从而在较短的时间内，把我国利用不育系配制农作物杂交种的工作提高到一个新的水平，为加速我国社会主义农业建设，做出更大的贡献！

二、作物雄性不育类型的特性

作物雄性不育类型表现的特征、特性，是一个耐人寻味、发人深思的问题。从事雄性不育研究工作者，企图由植物内外部的形态、细胞学基础、生长发育的特征以及生理、生化特性等方面，来阐明形成不育性的原因。至今，累积的资料，仅能从各个侧面说明雄性不育类型的一些表现特征；有关不育性的机制，尚待进一步探讨。因此，对雄性不育性的研究，不仅是揭露不育性本身内在联系的规律，且对指导利用不育性育种工作具有理论上的意义。

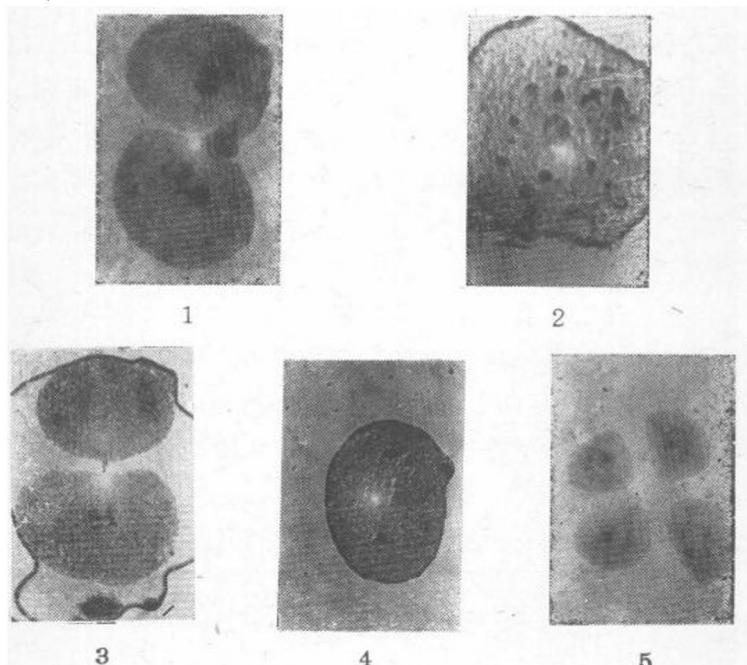
(一) 雄性不育类型小孢子发育的特征

1. 雄性不育系花粉母细胞的减数分裂 人们发现雄性不育现象以后，自然联想到不育类型花粉母细胞发育过程是怎样的，它与可育类型有无差别？有些研究工作者(Rheades, M.M., Ellis, J.R., Maunder, A.B.和杨允奎等)指明，玉米不育

表 1 不育与可育类型减数分裂的动态

组合名称	育性表现	观察涂片数	减数分裂主要时期
不育系小粒红×W ₂₀	不育	29	亲交期、中期Ⅰ、后期Ⅱ
不育系威夫 ₉ ×W ₂₀	不育	32	亲交期、后期Ⅰ、四分体
不育系威夫 ₉ ×老人牙	不育	18	粗线期、亲交期、四分体
不育系小粒红	不育	17	亲交期、中期Ⅰ、四分体
不育系小粒红×威西 ₁₃₇	恢复可育	18	亲交期、四分体
不育系小粒红×BNP44	恢复可育	22	末期Ⅰ、四分体
不育系小粒红×W ₁₅₃	恢复可育	31	粗线期、亲交期、四分体
可育系W ₁₅₃	可育	18	粗线期、亲交期、四分体

类型的花粉母细胞减数分裂正常，花粉败育主要在花粉粒形成的过程。前苏北农学院1962~1964年对T型不育系威夫、小粒红，M型不育系小金黄、扬州白等的减数分裂过程作过观察，在数百余张涂片中，不育系的减数分裂一般是正常的。图版I中的1~5图是不育系威夫，减数分裂主要时期的显微照片。为了证实玉米不育系减数分裂过程是正常的，1971年采



图版I

- 图1 第一次分裂粗丝期(两个花粉母细胞)。
- 图2 第一次分裂亲核期。
- 图3 第一次分裂中期(较大的花粉母细胞)。
- 图4 第一次分裂末期。
- 图5 第二次分裂的四分孢子。