

绿色革命丛书

THE THEORY OF
ECOLOGICAL - GENETICAL
STERILITY AND
TWO - LINE HYBRID CROPS

THE THEORY OF
ECOLOGICAL - GENETICAL STERILITY
AND TWO - LINE HYBRID CROPS

THE THEORY OF
ECOLOGICAL - GENETICAL STERILITY
AND TWO - LINE HYBRID CROPS

生态遗传 雄性不育理论与 两系杂交作物

● 何觉民等编著
湖南科学技术出版社



6

生态遗传 雄性不育理论与 两系杂交作物

编著：何觉民 戴君惕 刘雄伦
邹应斌 周美兰 欧仕益 张海清

绿色革命丛书

生态遗传雄性不育理论与两系杂交作物

编 著：何觉民

责任编辑：熊穆葛

出版发行：湖南科学技术出版社

社 址：长沙市展览馆路 11 号

印 刷：湖南省新华印刷二厂

厂 址：邵阳市双坡岭

邮 编：422001

(印装质量问题请直接与本厂联系)

经 销：湖南省新华书店

出版日期：1997 年 5 月第 1 版第 1 次

开 本：850mm×1168mm 1/32

印 张：9.75

字 数：255,000

印 数：1—500

征订期号：地科 185—28

书 号：ISBN 7—5357—1828—0/Q·33

定 价：20.00 元

(版权所有·翻印必究)



前 言

1993年6月,湖南科学技术出版社出版了《两系杂交小麦理论与实践》一书,该书介绍了两系杂交小麦的研究情况,并讨论了生态遗传型雄性不育现象及作者对这一现象的认识。时过三年,我们对植物的生态遗传雄性不育现象又有了进一步认识,并提出了生态遗传雄性不育理论。按照这一理论思路,作者在小麦、玉米、水稻、油菜中都发现和选育出了生态遗传雄性不育材料或不育系。北京、河南、湖北、福建、山东等省市的一些作物育种家也根据这一理论做出了同样的发现。

为及时总结国内对生态遗传雄性不育现象的研究及在两系杂交作物上应用的心得和经验,我们编写了本书。全书分两大部分,第一部分讨论温度、光长、化学物质等生态因素对雄性育性的影响,并介绍雄性育性的遗传控制,在此基础上提出生态遗传雄性不育理论。第二部分则介绍两系杂交作物,从不育系选育方法到两系杂交水稻、两系杂交小麦及其它两系杂交作物。由于国内已出版不少关于两系杂交水稻研究的专著,故本书对水稻光温敏雄性不育系及两系杂交水稻仅作了扼要的介绍,而对小麦和其它作物的两系法研究则介

绍较详细。水稻之外作物的两系法研究开展较迟，研究基础和成就不如水稻，故这一部分内容不够成熟，只能供读者参考，并请专家指正。

本书在写作出版过程中得到了有关专家和出版社同志大力支持和帮助，谨致谢忱！

著 者

1996年3月

于湖南农业大学

目 录

1 植物雄性不育现象	(1)
§ 1.1 植物雄性不育的类型	(1)
1.1.1 孢子体不育和配子体不育	(2)
1.1.2 浅不育和深不育	(2)
1.1.3 遗传型不育、生态型不育和生态遗传型不育	(2)
§ 1.2 植物雄性不育的多样性	(5)
1.2.1 败育表现	(5)
1.2.2 开花习性	(6)
1.2.3 败育发生时期	(7)
1.2.4 细胞学变化	(8)
1.2.5 生化反应	(10)
2 生态条件对植物雄性育性的影响	(12)
§ 2.1 温度对雄性育性的影响	(12)
2.1.1 植物雄性发育对温度的要求	(12)
2.1.2 低温对植物雄性育性的影响	(17)
2.1.3 高温对植物雄性育性的影响	(43)
2.1.4 温度与其他生态条件互作对植物雄性育性的影响	(68)
§ 2.2 光周期对植物雄性育性的影响	(71)
2.2.1 植物生长发育的光周期现象	(71)
2.2.2 光周期对植物雄性育性的影响	(78)
2.2.3 其它生态条件对光敏不育作物育性表达的影响	(87)
§ 2.3 其它生态条件对植物雄性育性的影响	(94)
2.3.1 水分对植物雄性育性的影响	(95)
2.3.2 矿质元素对植物雄性育性的影响	(98)
2.3.3 土壤有害物质对植物雄性育性的影响	(107)

2.3.4	植物激素类物质和其它植物内含物对植物雄性育性的影响	(110)
2.3.5	化学杂交剂 (CHA) 对植物雄性育性的影响	(116)
3	遗传因素对植物雄性育性的影响	(122)
§ 3.1	作物雄性不育遗传假说的解释	(122)
3.1.1	雄性不育性遗传的三型学说和二型学说	(122)
3.1.2	核质协调学说	(123)
3.1.3	亲缘学说	(126)
§ 3.2	细胞核引起的雄性不育	(127)
3.2.1	基因不育	(127)
3.2.2	染色体不育	(132)
3.2.3	远缘杂交不育	(134)
§ 3.3	细胞质不育基因和恢复基因	(134)
3.3.1	细胞质不育	(134)
3.3.2	育性恢复基因	(138)
4	植物生态遗传雄性不育理论	(144)
§ 4.1	生态条件与基因型互作对雄性育性的影响	(144)
4.1.1	不育胞质、核恢复基因与生态环境的互作	(144)
4.1.2	核不育基因与生态环境的互作	(149)
4.1.3	雄性不育基因型-环境互作效应的估计	(151)
§ 4.2	生态遗传雄性不育理论	(154)
4.2.1	生态遗传雄性不育理论的基本原理	(154)
4.2.2	植物雄性不育系的分类	(156)
4.2.3	植物雄性不育的时空观	(157)
4.2.4	生态遗传雄性不育理论的应用价值	(158)
5	两系杂交作物	(159)
§ 5.1	两系杂交作物的一般方法	(159)
5.1.1	生态遗传雄性不育系的选育	(159)
5.1.2	生态遗传雄性不育系的鉴定	(166)
5.1.3	两系杂交作物父本的选择	(170)
§ 5.2	两系杂交小麦	(172)
5.2.1	光温敏不育小麦的发现与类型	(172)

5.2.2	光温敏不育小麦的育性转换机制	(174)
5.2.3	光温敏不育小麦不育性的遗传和不育系的选育	(196)
5.2.4	两系杂交小麦强优组合的选育	(201)
5.2.5	两系杂交小麦繁殖制种技术	(212)
5.2.6	两系杂交小麦高产栽培技术	(220)
§ 5.3	两系杂交水稻	(223)
5.3.1	光温敏不育水稻的发现与类型	(223)
5.3.2	光温敏不育水稻育性转换机制	(227)
5.3.3	光(温)敏不育水稻的遗传	(236)
5.3.4	两系杂交水稻优势组合的选育	(243)
5.3.5	两系杂交水稻的繁殖与制种	(249)
5.3.6	两系杂交水稻的应用前景	(253)
§ 5.4	其它两系杂交作物	(256)
5.4.1	两系杂交大麦	(256)
5.4.2	两系杂交高粱	(267)
5.4.3	两系杂交大豆	(272)
5.4.4	两系杂交油菜	(280)
参考文献		(286)

1 植物雄性不育现象

植物的雄性不育，是指植物雌性器官功能正常而雄性器官丧失其授精能力的一种特殊的生物学现象。这一现象普遍存在于自然界。早在 1763 年德国学者 Kölreuter 就观察到植物的雄性不育。进化论的创始人达尔文 (Darwin, 1890) 也报道了植物的雄性不育现象。以后，Correns (1904)、Bateson (1908)、Rhoades (1931, 1933)、Owen (1940)、Stephens (1954)、木原均 (1951)、袁隆平 (1964) 等分别在欧洲夏季薄荷、甜菜、烟草、玉米、高粱、小麦、水稻等作物中发现了雄性不育。Edwardson (1970) 曾统计有 22 科 51 属 153 种植物内发现了质核互作雄性不育。1988 年，M. L. Kaul 在《高等植物雄性不育》一书中综述了 2989 篇论文，这些论文对 43 个科 162 个属的 617 种植物的雄性不育现象进行了报道和研究。由于自花授粉作物和某些常异花授粉作物的雄性不育性可以作为这些作物杂种优势利用的基础，近年来人们对小麦、高粱、棉花、玉米、油菜、圆葱、胡萝卜、白菜及其它许多作物的雄性不育现象进行了形态学、细胞学、遗传学和生理生化方面的大量研究。本书关于生态遗传雄性不育现象的理论探讨，就是建立在前人研究的基础之上的。

§ 1.1 植物雄性不育的类型

植物雄性不育表现为其雄性器官不能正常执行功能。由于雄性器官在其发育的各个阶段都可能受遗传、生理和环境的影响而导致不育，故雄性不育现象可以从不同的角度划分为若干类型。

1.1.1 孢子体不育和配子体不育

万邦惠等(1988)论述水稻雄性不育的分类时,指出雄性不育可分为两大类,即孢子体不育和配子体不育。如果雄性不育性是由植株基因型所控制,即属于孢子体不育类型;如果是由配子体(花粉)基因型所控制,则属于配子体不育类型。孢子体不育类型败育发生较早,故败育程度较高,大多数水稻、小麦的细胞质雄性不育系属于孢子体不育。配子体不育类型因败育发生较迟,一般而言其败育程度较低,如水稻中的包台型雄性不育系、红莲不育系等。

1.1.2 浅不育和深不育

何觉民等(1994)根据作物雄性败育的深浅与败育所需环境范围的宽窄将雄性不育现象分为“深不育”和“浅不育”两大类。雄性器官败育程度深,引起不育的生态范围宽,从而在制种过程中不育株率 and 不育度均高且年际间表现稳定者为“深不育”系,否则是为“浅不育”系。大田应用的水稻和其他作物的不育系均为“深不育”系,但对光周期敏感的“浅不育”系,由于光长在年际间变化小,也可能用于大田制种。

1.1.3 遗传型不育、生态型不育和生态遗传型不育

植物的雄性不育性如能稳定地遗传,则属于遗传型不育。目前生产上应用的雄性不育系绝大多数是遗传型不育的,本书第三章将论述各种遗传原因造成的不育。如果作物系在某种胁迫条件下如光、温、水分、营养竞争、肥料匮乏等生态条件下表现部分不育或完全不育,而一旦恢复正常生态条件即恢复可育,也就是说,其雄性不育性不能通过某种方式稳定地遗传,那么这种纯粹由生态原因引起的雄性不育称为生态型不育。本书第二章将论述各种环境条件,如温度、光照、水分、矿质元素和其它化学物质对雄性育性的影响。如果引起作物雄性不育的原因既有生态条件的变化,又受遗传基础的制约,在特定的非胁迫的自然生态条件下,其雄性不育性可以遗传,则这种雄性不育可称为生态遗传型不育。生态遗传型雄性不育系在一定的生态条件下表现为雄性不育,在另外的生态条件下又表现为雄性可育。近年在水稻、小麦、

高粱等作物上发现和选育的光敏或温敏的核不育系即属此类。

严格说来，自然界不存在绝对不受生态条件影响的遗传型不育系，也不存在与作物的遗传基础完全无关的生态型不育系，任何作物的雄性育性都有一个由基因型决定的生态表达时空。在一定的生态时空内，作物表现为雄性可育；在另外一定的生态时空内，作物表现为雄性不育；在两种时空交叉的范围内，作物则可能表现为部分雄性不育。在这个意义上，遗传型不育和生态型不育都可归结为生态遗传型不育。本书第四章提出的生态遗传雄性不育理论将对此作进一步的论述。

除了遗传和生态原因造成雄性不育外，植物体内的生理变化，如果影响到雄性配子的发育和花粉的形成，也可导致完全的或部分的雄性不育。处于胁迫环境下的植株常常表现出不良的生理反应，如体内脯氨酸积累减少，能量（淀粉）供应不足等，这些不良生理反应有可能导致部分花粉的败育。加藤等（1982）指出，植株处于饥饿状态常能引起不育，在这种情况下，雌蕊表现较强的生活力而雄蕊群总是处于争夺营养的状态。这种类型的不育也是不能遗传的，可称为生理不育。但不良的生理反应总是由所处环境条件的变化造成的，因此生理不育实质上是环境生态条件引起的不育，可以归于生态型不育一类。

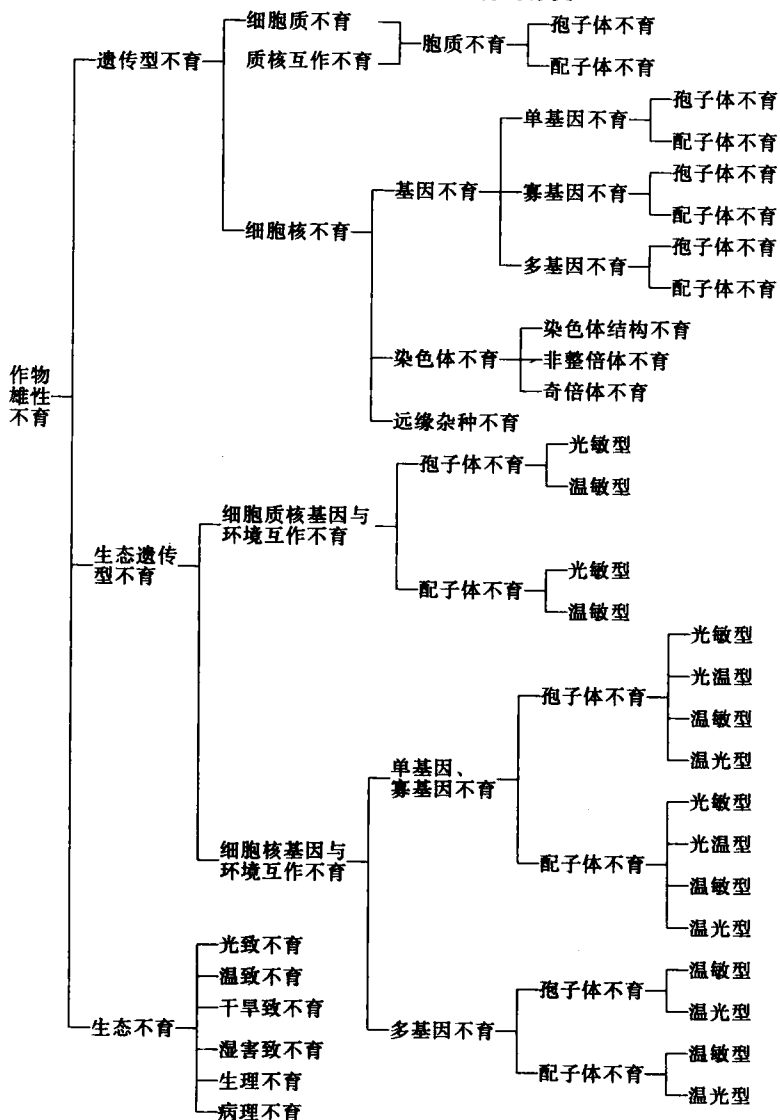
某些病原微生物的侵入也可能引起雄性不育。Ohta（1968）在辣椒中观察到由于病毒的感染，使植株表现出雄性不育。如果把病原微生物也看作生态上的生物因子的话，这种“病理不育”也可归于生态型不育。

遗传型不育是迄今研究得最多的雄性不育类型。根据不育基因所在位置可将遗传型不育分为细胞核不育、细胞质不育和核质互作不育。在细胞核不育中，又可按控制育性基因的多寡分为单基因不育、寡基因不育和多基因不育。另外，按不育因子的遗传结构又可分为基因不育、染色体不育和远缘杂种不育等。

尹华奇等（1991）曾提出水稻雄性不育类型的分类表，这里参照他们的工作，将作物雄性不育的分类列于表 1.1。

表 1.1

作物雄性不育的分类



§ 1.2 植物雄性不育的多样性

从第一节可知,植物的雄性不育可以分成多种类型,这是植物雄性不育多样性表现的一个方面。另一方面,即使是同一类雄性不育系,在败育表现、形态学、细胞学和生理生化方面也都表现出多样性。

1.2.1 败育表现

不同的雄性不育系有着不同程度的败育表现。在水稻、小麦等作物雄性不育系的选育过程中,曾发现有深不育、浅不育、部分不育、部分可育等各种类型,其不育株率和不育度可从百分之几变化到百分之百。从性器官的角度看,雄性败育表现也可按程度的深浅分为以下几种类型。

1.2.1.1 雄蕊退化或变形

如败育发生在雄性性器官分化的早期,可能使整个雄蕊的发育失败,例如雄蕊退化只剩痕迹,或雄蕊变成花瓣,或花丝短缩花药弯曲畸形等。这种严重退化的雄蕊,其花药严重退化完全没有花粉,或在少数不正常花药内带有极少量花粉。

1.2.1.2 花药异常

雄蕊除花药外形状正常或基本正常,但花药较瘦小干缩,或呈非正常色泽而变白或变褐,或花药不正常开裂或不开裂,花药内一般无花粉,少数有败育花粉或少量正常花粉。

1.2.1.3 孢子囊退化

花药外形接近正常,但由于花药内没有造孢细胞,或孢母细胞减数分裂不正常,或在四分孢子期败育,从而使花药内没有花粉或只有极少量花粉。这种类型可称为无花粉型不育。

1.2.1.4 小孢子退化

一般花药近于正常,花药内有败育花粉。水稻和小麦的雄性不育系中,常根据花粉败育程度的不同,分为典败、圆败和染败。典败是小孢子不能从毡绒层及时得到养分而成为皱缩单核小花

粉。圆败是在单核中后期至双核早期发生败育而形成圆形无淀粉的小花粉。染败是在双核后期已能染色时停止发育。这种类型可称为花粉败育型。

除了不同的雄性不育系可能具有上述不同的败育表现类型外，即使是同一种雄性不育系，其各个植株间或同一植株上各个穗的雄性不育表现往往也有程度上的差别。例如，太谷显性核不育小麦的败育表现以无花粉型为主，但也有少数为花粉败育型。李祥义等（1983）还观察到几种败育类型以不同比例并存于太谷核不育小麦的一朵小花乃至一个花药中。T型小麦雄性不育系以花粉败育型的典败型为主，但也有圆败、染败类型者。何觉民等培育的ES-5光（温）敏不育小麦，以花粉败育型的圆败为主，典败和染败的花粉粒也占一定比例。水稻雄性不育系的情形也大体如此。如野败型不育水稻，其花粉粒以典败为主，但也有少数圆败和染败者。肖翊华（1986）等在光敏核不育水稻农垦58S的研究中，发现诱导完全不育时的花粉均为典败类型；在育性转换期光周期条件得不到满足时，则出现典败、圆败、染败和正常多种类型的花粉。

同一雄性不育系内出现的败育表现的多态性显然反映了不育基因对环境的敏感性，它是不育基因与环境互作的结果。但也有一种嵌合型雄性不育系，其同一株的不同花枝花序，同一花枝花序的不同花，甚至同一花里的不同花药有能育和不育，这种嵌合性往往能遗传，即嵌合株的自交后代大多仍表现嵌合型（参见谭其猛，1982）。

1.2.2 开花习性

不同的雄性不育系的开花习性也有较大的不同。如水稻的不同不育系，其每朵颖花由开到闭的开花时间是不同的。广西农科院曾观测二九南1号A、珍汕97A、广陆银A、常付A和朝阳1号A等5个不育系，发现其开颖到闭颖的时间分别为 $4\frac{2}{5}$ ， $4\frac{1}{3}$ ， $5\frac{11}{15}$ ， $2\frac{3}{10}$ 和 $4\frac{1}{2}$ 小时；其颖尖张开距离也有不同，分别为4，3，

3, 6 和 3 毫米; 各不育系的开颖时间也有先有后。陈多璞等(1988)也测定了协青早 A 和珍汕 97A 的开颖至闭颖时间, 两者平均值分别为 172 和 196 分钟, 而变幅各在 60~210 与 100~260 分钟。可见同一不育系内也存在个体间的明显差异。罗崇善(1988)报道, 水稻雄性不育系中凡是孢子体不育型, 开颖率低, 历时长(平均在 150~200 分钟), 花时不集中, 开花习性较差; 而配子体不育型开颖率较高, 张颖历时较短(60~100 分钟), 花时较集中, 开花习性较好。

不同的不育系也表现不同的柱头外露率。柱头外露率越高, 配制杂种时的异交结实率就越高。在水稻胞质不育系中, 已育成 I-32A 这种柱头外露率极高的品系, 而二九南 1 号 A 和珍汕 97A 的柱头外露率较低。

1.2.3 败育发生时期

不同不育系的败育发生时期往往不同。同一不育系的个体间也存在着差异。早期的败育如花药缺如或高度畸形等, 是发生在花芽分化初期形成花药以前。花药形成后由造孢细胞至花粉成熟前, 都可能发生败育。Laser 和 Lerste (1972) 对从 1925 年到 1972 年间绝大多数被子植物雄性不育株的细胞学研究资料进行综合概括后得出结论: 花粉的败育可发生在几乎所有花粉发育阶段, 其中多数发生在四分体和小孢子初期。孢子体不育类型的不育系, 其败育发生时期显然应早于配子体不育类型。在水稻中大多数胞质不育系属孢子体不育类型, 光敏核不育系农垦 58S 的花粉败育发生在单核边位第二收缩期, 也属孢子体不育(朱英国等, 1992)。武汉大学育成的红莲型不育系属配子体不育, 以二核期走向败育为主, 故不育花粉以圆败为主。邓景扬等(1987)报道太谷核不育小麦的细胞学观察结果, 发现株间差异较大, 从造孢细胞到单核花粉期都有败育发生, 其中大多数植株的败育发生在小孢子刚被释放后, 但不论败育早晚, 形态各异, 都能在很短时间内全部解体, 最后药室全空, 仅剩下两层空腔化的药壁。陈朱希昭(1982, 1987)用光学和电子显微镜观察太谷核不育小麦和提型(T型)不

育系的细胞形态学变化，发现太谷核不育小麦的不育株花粉败育发生时期较明显地集中在小孢子发生的后期，即从四分体形成至释放小孢子前后；而T型不育系花粉败育主要发生在小孢子发育的后期（单核花粉期或小孢子大液泡期）。太谷核不育小麦花药毡绒层细胞提前在花粉母细胞减数分裂过程中解体，其染色体行为出现了各种异常现象；而T型不育系在花粉母细胞减数分裂期的染色体行为一般正常，其毡绒层的发育也与保持系相似，一般是正常的。两种不育系的不同个体在败育发生时期上也表现出多态性。冀耀如（1979）曾观察由T型小麦不育系转育的“小红”不育系的花粉发育情况，发现在花粉母细胞发育的不同时期都出现过败育，但败育多数发生于单核花粉后期。四分孢子期以前发生的败育多呈粘连和形成多核原生质团，到单核及双核花粉期败育者大都是细胞质收缩，核仁分裂为2个或多个。从减数分裂前到二分体时期都观察到了花粉母细胞和毡绒层细胞的解体而成为少数到多数核的原生质团。在不同的花药间，在同一花药的不同药室间，甚至在同一药室内，花粉败育发生也有迟有早，败育程度各不相同。

1.2.4 细胞学变化

关于作物雄性不育性的细胞学研究，国内外都有大量报道。不同的雄性不育系，其雄性器官的细胞学变化亦有不同。

湖南师范学院生物系等（1975）、中山大学生物系遗传组（1976）和潘坤清（1976）等曾报道了水稻野败型雄性不育系花粉败育过程的细胞学观察，他们都无例外地发现了花粉母细胞粘连，减数分裂时染色体行为混乱，多极现象，核分裂而细胞不分裂或分裂不均，异型四分体，小孢子大小不一致，畸型小孢子等，但这些单核花粉期前的异常现象在数量上不占多数，故单核花粉期以前的发育过程基本正常。由单核期进入有丝分裂期后，其中间层细胞的变化及毡绒层细胞的解体出现急剧的异常变化。由于中间层细胞液泡化进而增大，使毡绒层细胞在短时间内迅即破坏消失，花粉发育由于营养来源失调而导致败育。潘坤清还观察到不

育系的花丝组织中，其导管完全退化，在浆片组织中导管亦是完全退化或极度退化。但其它类型的水稻雄性不育系却极少见维管束的退化。利容千（1979）观察了水稻“红莲型”不育系花粉发育后期的亚显微结构，开始时与保持系无明显差别，随着花粉的进一步发育而产生变化：细胞质变为稀薄，内质网稀少，分散的核糖体变成聚核糖体，线粒体的外膜和嵴的轮廓不清，数量也减少，溶酶体明显减少，后来几乎全部消失，而胞质中的膜状结构也愈来愈少而退化，细胞核的核仁变小，核膜消失，染色体凝聚成块状，这些核物质混入细胞质和细胞器中而不能区分，随后这些物质稀薄，剩下碎片或残迹，最后导致形成空壳的败育花粉。在扫描电镜下观察花粉，发现不育系花粉外壁内陷极为严重。

在小麦雄性不育性的细胞学研究方面，Joppa（1986）和Chauhan（1966）等做了大量工作。DeVries（1970）等对雄性不育和可育的小麦的花药和花粉进行了电子显微镜的观察。我国不少学者对T型不育系、太谷核不育小麦和其它小麦不育材料亦进行了大量的细胞学研究。他们发现，不同类型的不育系，在花粉发育过程的细胞学变化上存在着差异。Joppa（1986）报道，T型不育系与可育系相比，其花药维管束分化不良，以致输入物质减少，引起花粉败育。但北京大学生物系（1976）和河北师范大学生物系（1978）却未观察到花药维管束的退化。太谷核不育小麦的不育株，其药隔维管束组织形态极不正常，虽然有导管和筛管形成，但维管组织结构不规则，维管组织内维管束鞘及药隔的许多薄壁细胞原生质凝聚变质，这种生活细胞的生理障碍严重地影响或损害了花药维管束的输导功能，对加速雄性败育和花药早衰具有很大的影响。

一般认为，雄性不育花粉败育与毡绒层发育异常有密切关系。在T型不育系、太谷核不育小麦及其它小麦不育类型中，不育花药内常出现毡绒层的异常发育，如毡绒层肥大或提早退化。但据冀耀如（1979）的观察，在T型不育系的小孢子发育过程中，早期药室里有的毡绒层细胞与花粉母细胞同时败育；有的花粉败育