

不同生态条件下雄性不育亚麻育性表现及细胞学特征研究

摘 要

2003 年至 2004 年, 以抗生素诱导获得的温敏型亚麻雄性不育系 S1、S5 及诱变母体陇亚 9 号为材料, 在不同生态条件、人工气候箱条件下对不育系的生长发育、育性表现及与温度光照的关系进行了研究, 同时比较研究了不育系和可育系的形态学特征差异, 并通过显微观察研究了不育系小孢子败育的细胞学过程, 取得了以下结果:

1、在选择的试验条件下, 不育系都均能正常的生长发育, 开花结果, 正常成熟, 但是, 在不同生态点及不同播期条件下, 不育系 S1 和 S5 及陇亚 9 号生长发育阶段及生育期不同, 生育期的长短和温度具有相关性。

2、总体上看, 不育系在不同试验条件下育性表现不同, 分析证实, 光照强度和光周期对不育系的育性无显著影响; 而花期温度对育性有显著影响, 相对低温条件下育性较低, 自交不结实, 相对高温条件下育性较高, 自交结实率高。

各试点结果较为一致表明, 不育系的育性在初花期较低, 以后出现育性波动, 观察表明育性波动的趋势和温度变化去相一致。通过对可染率与自交结果率与开花当天及开花前几天单天温度以及累积温度进行相关分析表明, 育性与开花当天温度没有相关性, 但是与开花前 6~10 天积温呈显著或极显著正相关。

在人工气候箱条件下, 不同恒温处理的育性结果同样证实, 育性的高低和温度紧密相关, 在低温处理中, 育性较低, 在高温条件下, 育性较高。

3、对育性和温度进行回归分析, 利用回归模型预测彻底不育的温度临界点, 各试验的花期日平均温度预测值在 13~15℃之间, 各试验结果较为一致, 其理论意义为, 要保持花粉育性彻底, 温度应保持在相应温度以下。

4、研究在不同温度条件下花器官形态变化, 结果表明, 在相对低温条件下, 不育系 S1 和 S5 的花药呈黄色, 透明, 有大量的败育花粉粒, 花粉粒多为不规则, 不能被染色, 套袋自交不结实; 在相对高温条件下, 不育系与可育系的花器形态特征相似, 但是不育系的花粉量小, 染色镜鉴结果显示, 有较多着色好, 形状规则的花粉粒, 并且套袋自交结实率高。

5、显微观察这两个雄性不育系发生败育的细胞学特征及败育过程表明, 不育系的败育时期是单核细胞末期至二核初期。

6、本试验的研究结果，可作为繁种制种的技术参考。

综上所述，本试验研究明确了温度对其育性的作用，及小孢子发生败育特征及败育时期，研究结果为不育系的应用及细胞学研究奠定了基础，对于温敏型亚麻雄性不育系的研究具有重要的理论和实践意义。

关键词：亚麻；雄性不育；温度；生长发育；小孢子

Studies on Fertile Expression of Male Sterility Flax in differ Ecological Conditions and characteristic of Cytology

Summary

Thermo-sensitivity male-sterile flax S1 and S5 which were obtained by induction of antibiotic were studied by means of different ecological site test, different sowing date test and temperature control test in 2003-2004. The relativity between fertility and temperature (photoperiod) were analyzed. Meanwhile, by the observations and photograph, the differences between two male sterile lines and fertile line were compared. In another test, techniques of microphotograph were used to observe cytology characters of abortion of male sterility lines. The main results are as follows:

1. In selective test conditions, male sterility lines could grow, blossom and maturity. But, in different ecological site and in different sowing date, male-sterile lines S1, S5 and fertile line were dissimilar at growth stage and growth period duration, the relativity between long or short of growth period duration and temperature.

2. Study on fertile expression of male sterility flax in different test condition, by analysis, intensive of illumination and photoperiod didn't had an significant effect on fertile expression of male-fertile lines; the temperature of flowering phase had an significant effect on fertile expression of male sterility. In relative low temperature, Seed-setting rate bagged of male-sterile lines were low; in relative low temperature, Seed-setting rate bagged of male-sterile lines were high.

The result of every experimental site showed, at the beginning of florescence fertility were lower; after florescence, fertility of sterile lines fluctuated. By the observation, The sterile lines changed with the temperature of flowering phase regularly

In temperature control condition, the fertility results of different constant temperature test were approved the significant relation between temperature and fertility of male-sterile lines. It is sterile at lower conditions and fertile at higher conditions.

3. By regression analysis between fertility and temperature and regression model, the critical temperature of sterile lines were forecast and the mean value of temperature

was from 13°C to 15°C.

4. In different temperature conditions study blossoms of male sterility lines and male fertile line, the results showed: in relative low temperature condition, anthers of sterility lines S1 and S5 were yellow; anthers of fertile line are blue. In relative high temperature condition, anthers of male sterility lines and fertile line are showed the similar flower shapes.

5. Techniques of microphotograph are used to observe cytology characters of abortion of male sterility lines, and compare the differences between two male sterile lines and fertile line. Conclusion: the abortion stage of male sterility lines was from single nucleolus microspore telophase to two nucleolus microspore phase.

6. This experimental result can be utilized as technical reference of seed propagation and seed production.

In sum, this test was studied what fertility had relation to temperature in different ecological sites, the decisive factor making an important role is temperature, light length have a little effect. The critical temperature for fertility transformation is 13°C - 15°C. Thermo-sensitivity male-sterile lines are defined what temperature affect fertile expression of male sterility flax, and the abortion stage of male sterility lines. These research results are foundation which thermo-sensitivity male-sterile flax can be applied to production and study cytology.

Key words: flax; male-sterility; temperature; growth; microphotograph

目 录

└─┬─文摘

└─┬─英文文摘

└─┬─第一章文献综述

└─┬─┬─1 植物雄性不育的研究历史

└─┬─┬─2 植物雄性不育的分类

└─┬─┬─┬─2.1 细胞质雄性不育在主要作物种的研究进展

└─┬─┬─┬─2.2 细胞核雄性不育

└─┬─┬─3 生境敏感型雄性不育系的研究进展

└─┬─┬─┬─3.1 光温敏雄性不育系的分类

└─┬─┬─┬─3.2 水稻光温敏雄性不育系光温作用模式

└─┬─┬─┬─3.3 小麦光温敏雄性不育系光温作用模式

└─┬─┬─4 植物雄性不育的细胞学研究

└─┬─┬─┬─4.1 雄性不育系花粉败育的主要时期及途径

└─┬─┬─┬─4.2 不育系花粉败育与细胞核及细胞质的关系

└─┬─┬─5 亚麻雄性不育的研究

└─┬─┬─┬─5.1 亚麻概述

└─┬─┬─┬─5.2 亚麻开发研究价值

└─┬─┬─┬─5.3 亚麻杂种优势及雄性不育的研究

└─┬─┬─6 本项目研究的目的和意义

└─┬─第二章不同条件下雄性不育亚麻育性表现及花期积温对育性的影响

└─┬─┬─1 材料和方法

└─┬─┬─┬─1.1 供试材料

└─┬─┬─┬─1.2 试验方法

└─┬─┬─2 结果与分析

└─┬─┬─┬─2.1 兰州地区试验结果分析

└─┬─┬─┬─2.2 天祝地区试验结果分析

└─┬─┬─┬─2.3 云南元谋地区试验结果分

└─┬─┬─┬─2.4 人工控制条件下的育性表现

└─┬─┬─┬─2.5 不同生态环境条件下不育系育性表现

└─┬─┬─┬─2.6 不同生态点不育系花粉可染率和自交结实率的相关

└─┬─┬─3 结论与讨论

└─┬─┬─┬─3.1 不育系在各生态点的生长习性

└─┬─┬─┬─3.2 各生态点温度变化趋势

└─┬─┬─┬─3.3 不同生态点不育系的育性表现

└─┬─┬─┬─3.4 不育系温度临界值和可染率与结实率之间回归分析结果的探讨

└─┬─┬─┬─3.5 存在和需进一步要解决的问题

└─┬─第三章温敏型雄性不育亚麻细胞学特征研究

└─┬─┬─1 材料和方法

└─┬─┬─┬─1.1 材料

1.2	方法	1
2	结果与分析	1
2.1	S5 不育系花器形态特征	1
2.2	小孢子发育的细胞形态学特征	1
3	结论与讨论	1
3.1	亚麻雄性不育系与可育系间形态差异	1
3.2	温敏型亚麻雄性不育系败育时期及败育表现	1
3.3	雄性不育败育的原因	1
	图版说明	1
	Plate Explanation	1

	图版 I	1
	图版 II	1
	图版 III	1
	致谢	1
	参考文献	1
	作者简介	1
	导师简介	1
	独创性声明和关于论文使用授权的说明	1

第一章 文献综述

植物雄性不育 (male sterility) 是有花植物普遍存在的一种自然现象。据 kaul (1988) 报道, 已有 43 科 162 属 617 种发现雄性不育^[1]。因其是植物杂种优势利用的重要工具, 又具有巨大的生产利用价值, 受到广大植物学和农业科学工作者的高度重视, 并从遗传学、细胞学、生理生化、分子生物学等各个角度进行了广泛研究。

植物在雄蕊原基分化形成之后到有功能的成熟花粉粒形成之前, 要经历一系列生理生化和形态等方面的变化, 在这一过程中任何一个环节出现异常, 都有可能导致雄性不育。因此, 雄性不育的机理涉及多个方面, 国内外也开展了大量的研究, 积累了丰富的资料。

1 植物雄性不育的研究历史

雄性不育既是农作物利用杂种优势进行轮回选择和群体改良的重要工具, 又是研究花粉发育, 细胞质遗传和核质的重要材料。因此, 雄性不育及其机理的研究是随着生命科学的发展而发展的。这些发展历史我们将其分为四个阶段。

第一个阶段: 雄性不育现象的观察研究 (1763-1908)

Camerarius (1694) 发现高等植物具有雌雄性别后, Kolreuter (1763) 观察到花药败育, 他把这种花药败育叫做雄蕊萎缩。这种萎缩的花药后来发现在石竹科、杜鹃花科和百合科的一些植物中经常出现的, 但这个时期仅限于不同植物中雄性不育的观察, 缺乏深入研究。

第二个阶段: 雄性不育的遗传研究和发现 (1908-1956)

1900 年孟德尔遗传定律重新发现, 1908 年 Bateson 和 Shull 分别提出“遗传学 (Genetic)”和“杂种优势 (Heterosis)”两个概念。同年, Bateson 等人对香豌豆雄性不育的研究表明, 雄性不育不只是偶然的个别现象, 而是一个遗传的性状, 在香豌豆中雄性不育是由核中一个隐性基因控制的。Bateson 等人的研究开创了雄性不育遗传研究的新时代。后来又相继发现细胞质雄性不育核质互作雄性不育类型。至 1947 年, Sears 将植物雄性不育分为核不育、质不育、核质互作不育三种类型, 俗称“三型学说”。Edwardson (1956) 提出纯粹的质不育在客观上是不存在的。植物雄性不育只有核不育和核质互作不育二种类型, 俗称“二型学说”。在这一时期, Stephens (1937)、Jones 和 Emswelder (1937) 提出利用雄性不育配制杂种促进了雄性不育的研究。Kiharica (1951) 通过异种核质置换开创了

一条培养植物雄性不育的新途径。

第三个阶段：雄性不育机理的比较研究（1954-1976）

这个时期各种生理生化方法和显微技术广泛应用于雄性败育过程和原因的研究，采用的策略是比较雄性不育株（系）之间的差别。Fulcasawa（1954）对雄性不育小麦和玉米花药中游离氨基酸含量分析，Hosokawa（1954）对甜菜雄性不育的细胞学研究是这方面的开创性研究。限制性内切酶发现之后，Levings 和 Pring（1976）应用限制性内切酶片上存在的差异，开创了细胞期遗传组成比较研究。

第四个阶段：雄性不育机理的实验研究（1977—）

这个阶段是比较研究的基础上运用实验方法阐明不同基因生理生化过程、细胞和组织对雄性与性表达的调控的作用。Belliard 等（1977，1978，1979）Carle 等（1985）对胞质杂种的细胞期遗传组成分析证明线粒体 DNA 是细胞质雄性不育因子的载体的研究，Mariani 等（1990，1991）创建了工程雄性不育——恢复系统，Arts 等（1993）雄性不育基因的分离，克隆和转化是这个阶段的开创性工作^[1]。

2 植物雄性不育的分类

植物雄性不育是指植物体不能产生有生活力的正常花粉的现象，表现为雄蕊萎缩、畸形、消失或雄性器官雌性化、不能形成正常的小孢子或花粉、小孢子发生异常、花粉不能成熟或无萌发能力以及花药不开裂等多种形式^[2]。

植物的雄性不育按雄性器官的败育时期和方式可以分为孢子体败育型和配子体败育型。孢子体败育型在花药发育过程中，没有孢原细胞的分化，不形成药室，也没有花粉母细胞和小孢子产生；配子体败育型在花药发育过程中有数个不等的药室分化，也存在花粉母细胞和小孢子的发生，但在花粉发育过程的每个时期都存退化现象，最终不能形成成熟的花粉粒^[3]。

在遗传上可以分为由细胞核基因控制的核雄性不育(GMS)和由细胞质与细胞核基因互作控制的细胞质雄性不育(CMS)两种类型，核质互作型雄性不育一般简称细胞质雄性不育。此外，还有特定基因型需在特定条件下才能表达雄性不育的生境敏感雄性不育类型，也叫做生态雄性不育类型，如光温敏雄性不育，这种不育类型只要条件适合就能恢复育性，但其不育性是由特定基因型决定的，是可以遗传的^[4]。

2.1 细胞质雄性不育在主要作物种的研究进展

细胞质雄性不育是一种不能产生有活力花粉的遗传性状，这种现象在高等植物中普遍存在。据 Kaul (1988) 统计，已经在 16 个种和 271 个种间杂种中发现了细胞质雄性不育。在主要农作物如玉米、水稻、小麦、高粱、油菜、棉花中都有报道^[5]。

细胞质雄性不育的研究在高等植物的遗传育种研究中占有很重要的地位。一方面，在杂交制种中利用它可免去人工去雄，提高杂交种子的纯度，是杂种优势利用的主要途径之一。这方面成效非常显著，如“三系配套”杂交水稻、杂交油菜、杂交玉米等已经推广应用。另一方面，细胞质雄性不育受核质两套遗传系统的控制，决定其不育的细胞质基因主要位于线粒体基因组中，恢复其花粉育性的基因位于细胞核中，因而在研究核质相互作用时成为十分有用的系统^[6-10]。

在作物中，玉米是最早发现核质互作型雄性不育性及利用雄性不育杂交种的作物^[11]，自 1931 年 Rhoades 首次发现玉米细胞质雄性不育后^[12]，1932 年苏联发现了 M 型细胞雄性不育系，1937 年美国人发现了 USNA 雄性不育材料（DPS 型细胞质）。1944 年美国在 Texas 从来自“墨西哥六月”的后代“金色六月”中发现了 T 型细胞质雄性不育材料。60 年代以来，我国相继从地方品种中发现了唐徐、双、辽、Y 型细胞质雄性不育材料^[13]。据统计，至今已有一百多种不同胞质来源的细胞质雄性不育材料^[14]，Beckett (1971 年) 据雄花育性恢复的专效反应，将名目繁多的玉米雄性不育细胞质分为三个组群，分为三个组群，既 CMS-T (Texas)，CMS-S (USDA) 和 CMS-C (Charrua) 群^[13]。而且从发现玉米细胞质雄性不育 70 年来国内外学者对玉米 CMS 的育性机理从形态学、细胞学、遗传学、生物化学与分子生物学等方面进行了大量的研究。在细胞学方面，对小孢子发生和花药形态的研究主要集中在 S 型、T 型和 C 型上。S 型花粉败育发生在二核花粉期，败育前花粉胞质中出现大量的膜状结构，它们呈轮状或聚集在一起，并以异常紊乱的形式伸入到二核花粉液胞中，药室中只剩下胞质团块和花粉壁残余，这种膜状团聚体与花粉败育有关^[15]；T 型花药瘦小萎缩，呈白或褐色，不外露，不含花粉或含少量小而不成型的败育花粉粒。研究表明，小孢子在单核中期至晚期开始瓦解^[16-17]；C 型花药瘦小萎缩，呈白或褐色，一般不外露，不含花粉，但在个别核背景下有少许花药外露且内含少量可育花粉。研究表明，小孢子败育发生在四分体时期至单核中期，败育时期的早晚因核背景或生理条件而异。从四分体时期开始，花药绒毡层就液胞化且异常膨大，花药绒毡层结构和功能的失常是败育的主要原因^[18-19]。特别是近 30 年来，玉米 CMS 育性的遗传学和分子生物学的取得了显著的进展，尤其自 Levings

和 Pring 首次利用限制性内切酶消化玉米正常胞质 (N) 和 T 型胞质的线粒体 DNA (mtDNA), 进行琼脂糖凝胶电泳, 分离不同长度的 DNA 片断, 发现存在明显的差异。此后, 他们还在 7 个不同核背景的 T 型细胞质不育系中发现其 mtDNA 的电泳图谱是相同的。而对玉米叶绿体 DNA (cpDNA) 的研究表明, 除用 HindIII 酶切 S 胞质的 cpDNA 有一条代较其他细胞质发生了微小的移位外, 各种胞质的 cpDNA 酶切图谱之间无明显的差异。这些结果第一次从分子水平证明玉米雄性不育基因存在于 mtDNA 上, 而与 cpDNA 无直接关系^[20-23]。从此, 将玉米 CMS 的研究推进到分子水平。

在小麦作物研究中, 1951 年 Kihara 通过连续回交的方法把普通小麦的核导入尾状山羊草 (*Ae. caudata*) 的细胞质中得到了雄性不育类型。这样 Kihara 一方面发现了创造雄性不育的方法, 另一方面也开创了小麦雄性不育研究的新领域^[24]。1962 年, 美国学者 Wilson 和 Ross 选育出具有使用价值的提莫菲维小麦细胞质雄性不育系 (T 型细胞质) 和相应的恢复系, 实现了三系配套, 并相继选育出一系列这样雄性不育系和恢复系^[25]。目前, 通过小麦及其缘种属间的杂交和置换回交得到的各种类型的细胞质雄性不育系至少有 70 种以上^[26]。根据细胞质来源材料名称的不同分为: T 型、A 型、K 型和 V 型, 就世界范围来看, 对 CMS 小麦有研究一直是以 T 型、K 型和 V 型为主^[27]。我国学者张改生等人自 1983 年起利用从美国引进的异质小麦具粘果山羊草细胞质异质小麦 (*Ae. Kotschy*) -chris 作为粘果山羊草细胞质供体, 用我国选用的一些 IB/IR 易位系小麦品种 (系), 如 7859、77 (2) 等作为轮回亲本进行杂交和置换回交, 成功培育出一批不育系稳定、农艺性状优良、交易恢复、种子饱满的具粘果山羊草细胞质的 IB/IR 易位小麦不育系^[28]。1988 年^[24]又根据形态学和用限制性内切酶对异质小麦叶绿体 DNA 的酶切分析, 将小麦属和山羊草属的 36 种细胞质分为 16 种类型, 即 B, S, S^b, D, D², M^a, S^v, M^l, S^l, C^u, M^o, C, G., M¹², A 和 M 型。Tsunewaki 指出 G., S, D, 类细胞质雄性不育最有应用价值。按 Tsunewaki 的分类, G 型细胞质包括: *T. timopheevi*, *T. araraticum*, *T. zhukovski*。这类细胞质中 *T. timopheevi* 细胞质是人们长期以来就进行研究的^[29]。同时, 许多科研工作者对小麦细胞质雄性不育从细胞学、遗传学、分子生物学方面进行了大量的研究, 并取得了一定的成果。如在细胞学方面, 研究表明小麦花药发育的任何时期均能发生雄性败育现象。(1) 雌雄蕊发育时期出现雄蕊雌性化、雄蕊不能正常发育或雄蕊发育过程中出现药室合并现象 (2) 造孢细胞分裂形成花粉母细胞时期 (3) 小孢子发生的减数分裂时期 (4) 单核花粉期 (5) 单核到二核花粉期 (6) 二核

花粉期以后。大量的研究表明，不同细胞质类型的雄性不育系其败育时期也不相同：同一细胞质雄性不育系随杂交时代的不同其花粉败育时期也不相同^[30-32]。自 1983 年，李继耕、刘一农对 T 苏早 55 不育系及保持系的 ctDNA 进行了详细的研究。他们通过热变性及改进酶切电泳方法后发现在不育系和保持系之间存在差异，因而他们推测小麦雄性不育也与 ctDNA 有关。Quetier(1981)等通过对 T 型不育系与保持系的 mtDNA 进行限制性酶切分析，发现 T 型小麦系与保持系之间的 mtDNA 存在差异，因而认为小麦的细胞质雄性不育与 mtDNA 有关。司智海、刘植义(1991)对普通小麦的 T 型不育系线粒体多肽进行研究发现，在孕穗期线粒体多肽的单向 SDS-PAGE 图谱上，不育系缺少 28KD 多肽。双向 IEF-SDS 电泳证实 23KD 带纹是分子量相同，而等电点不同。分别为 5.58 和 5.65 的两个多肽。因而他们认为线粒体多肽与细胞质雄性不育之间有定的联系^[35]。综上所述，分析 ctDNA 和 mtDNA 及核质关系从分子方面解释雄性不育机理已取得了一些进展。

在水稻雄性不育自发现以来近 80 年，世界各国科学家在水稻雄性不育系，恢复系以及遗传机制等方面进行了广泛的研究^[36]。对水稻细胞质雄性不育的研究更是进行了深入地研究。1964 年，我国科学家袁隆平开始杂交水稻的研究工作。1970 年，其助手李必湖在海南岛崖县普通野生稻自然群落中，发现了花粉败育性不育材料。通过几年的试验，转育成了一批雄性不育系。1973 年，我国成功地实现了籼型杂交水稻的三系配套，1975 年又实现杂交粳稻三系配套^[37]。目前我国生产上三系配套广泛利用的雄性不育系均属于核质互作不育类型。在细胞学方面对水稻雄性不育进行研究，发现水稻雄性不育的时期大多都在如下几个时期：(1)造孢细胞只花粉母细胞增殖时期，不能产生花粉。(2)减数分裂期，成熟花粉中检测不到花粉，也属无花粉型。(3)单核花粉期，通常花粉的败育时期以这时期最为普遍（多为单核晚期）。由于这时期细胞内还未开始积累淀粉，细胞内物质消失只剩空壳的畸形败育花粉。(4)二核或三核花粉期，二核花粉壁已开始形成，但仍未积累淀粉，或即使积累少量淀粉，但将要开花时淀粉消失，败育的花粉成圆形。在同一个不育系，花粉败育可能出现一个或二个时期，甚至 3-4 个时期，但任何一个不育系，总以一个败育时期为主^[38]。在一些常见的雄性不育系，如野败型细胞质雄性不育系（CMS-WA）是属于孢子体雄性不育类型；红脸型细胞质雄性不育系（CMS-HL）属于孢子体败育类型，不育系的花粉败育特征是花药呈黄色，不开裂，花粉多在二核败育，以圆败为主；BT 型细胞质雄性不育系是属于配子体不育类型，花粉一般不开裂散粉，高温时部分散粉，但是自交率低^[39]。在分子研究

方面,有些学者认为高等植物的细胞质雄性不育与叶绿体 DNA、蛋白质以及叶绿体的显微结构之间有关系。1983 年,1992 年李继耕在菠菜、玉米、小麦、高粱、水稻等多种作物中,利用 DNA 双向电泳技术对叶绿体与雄性不育系进行研究的结果表明,不育系的细胞质基因组与其相应的恢复系之间存在明显差异。在细胞质雄性不育系基因组的研究中,对恢复基因研究的较多,并主要集中在恢复基因的定位和克隆上^[40]。

油菜是世界四大油料作物之一,也是我国最主要的油料作物,60%以上的食用植物油来自于油菜^[41]。因此,利用杂种优势提高油菜产量已成为主要的途径。在油菜杂优利用中,又以甘蓝型油菜细胞质雄性不育杂种优势利用具重有要地位^[42]。1972 年,傅廷栋教授在甘蓝型油菜品种波里马中发现 19 株天然细胞质雄性不育株,后将稳定下来的不育系称 *polima* CMS (简称 *pol* CMS),由于 *pol* CMS 不育系的相对稳定性和易实现三系配套,被认为是“第一个有实用价值的细胞质雄性不育类型”。到 1994 年底,国内外审定的细胞质雄性不育三系杂种中,许多是用 *pol* CMS 不育系配制而成的^[43-47]。于 1976 年,陕 2A CMS 是李殿荣在甘蓝型油菜品种间复交组合[S74--3×(丰收 4 号+7207 混合授粉)]后代中发现的半不育株(李殿荣,1980),后来经连续回交转育形成稳定的不育系陕 2A,该不育胞质的恢复基因只存在于从欧洲引进的甘蓝品种中,其恢复基因为一对显性基因,陕 2A 与 *pol* CMS 具有共同的保持系和恢复系,认为可能属于同一不育胞质类型(杨光圣,1988;杨光圣和傅廷栋,1990)。由其配制的三系杂种“秦油 2 号”是国际上第一个通过品种审定、并大面积用于生产的双高甘蓝型三系杂交种^[48-50]。1968 年,ogu CMS 是 ogura 在日本鹿儿岛的一个日本萝卜 *Raphanus Sativus* L. 群体中发现的天然雄性不育,Bonnet(1975,1977)把 ogu CMS 引种到法国,Bannerot 等(1974,1977)采用连续回交的方法将这种胞质分别转育到甘蓝型油菜和甘蓝中,得到甘蓝和甘蓝型油菜萝卜质雄性不育系^[51-52]。在细胞学方面对细胞质雄性不育系也进行深入地研究,认为 *polima* CMS,其雄性不育败育时期很早,大约在孢原细胞阶段,属无花粉囊的败育类型^[53]。在分子方面对油菜细胞质雄性不育的研究表明,细胞器中线粒体、叶绿体和质粒的 DNA。它们的结构发生突变,就会破坏核质之间固有的平衡关系,导致雄性不育^[54]。许多学者用线粒体 DNA 酶切图谱鉴定雄性不育系的胞质杂种,认为雄性不育是线粒体基因组发生序列重组,从而引起表达模式发生改变的结果。但也有人否认这种观点。Palmer J. D. 等^[55]认为质粒的存在和消失与不育性表现出强烈的相关性,但很多学者均认为质粒 DNA 与雄性不育性无关。综上所述,可以推测细胞器中 DNA 可能与油菜雄

性不育性有关^[56]。

2.2 细胞核雄性不育

由细胞内染色体上基因所决定的雄性不育类型，简称为核不育类型。细胞核不育遗传简单，受 1 对或 2 对显、隐性基因所控制。在隐性核不育系中，纯合体 (msms) 表现雄性不育，这种雄性不育能被相对显性基因 Ms 所恢复。杂合体 (Msms) 后代成简单的孟德尔式的分离。因此，用普通遗传学的方法不能使整个群体均保持这种不育性。这是核不育性的一个重要特征^[57]。这类雄性不育类型只受核基因控制，与细胞质无关，可育 (Ms) 对不育 (ms) 为显性，不育性多数由一对隐性核基因 (msms) 控制。

玉米基因雄性不育系 (Gene male sterility, GMS) 又称细胞核雄性不育，其不育特征仅由核基因控制，不受胞质影响。Eyster 最早发现玉米雄性不育株，并确定其具有隐性遗传特征^[58-59]。20 世纪 40 年代之前发现了 ms₁、ms₂、ms₃、ms₄、ms₅、ms₆、ms₁₆、ms₁₇、ms₁₈、ms₁₉ 和 ms₂₀ 共 11 个玉米核不育基因。40 年代之后的近 30 年时间内，随着 CMS 在生产上的应用，有关 GMS 的研究明显减少，其间只鉴定并定名了 Ms₂₁。70 至 80 年代，T 型胞质雄性不育化杂交种遭病原 T 小种毁灭性侵染后，核不育的研究进入了一个新的时期，又陆续发现并命名了一系列的雄性核不育材料，其中部分完成了染色体定位，确定了其在遗传连锁图上的位置^[60]。前期研究中不育基因定位的方法主要有两个，即显性基因用 w-x 异位系统来定位，隐性基因用 B-A 异位系统来定位。现在以近等基因系和回交群体为材料，采用 RFLP 技术选择玉米探针进行 GMS 基因定位的新方法也已见报道^[61]。GMS 材料的细胞学研究在关于 GMS 材料近 80 年的研究历史中，有关细胞学表达特征和不育机理的研究较多。利用光学显微镜和电子显微镜对不育材料的花药和小孢子发育的全过程进行的系统研究表明，大多数 CMS 材料在花药分育的早期并无异常，只是到了中期或后期才出现差异，发育异常现象出现时间的早晚和类型因不育基因的类型而异。GMS 材料的花药在减数分裂期至四分体时期发育少始出现异常，具体表现为花药细胞内细胞器内质网、线粒体数目减少，结构模糊不清乃至被破坏，胞质变得稀薄，并出现大量小液泡；在单核期，绒毡层细胞内含物稀少，无正常乌氏体，降解后只留下绒毡层细胞壁^[62]。近年来，我国在水稻、小麦上相继发现了温敏—光敏核雄性不育材料。1992 年，由海南省农业科学院赫忠友在玉米自交系繁重田中发现的，镜检，其花药黄色，发育瘦小，花粉量较少，且大部分败育，属典败型。为玉米雄性不育“两系法”杂优育种和基因雄性不育的利用开辟了一条新的途径^[63]。1994 年冬季，

周洪生和田志国在海南省三亚南宾发现了光敏雄性不育玉米。对于这两种雄性不育材料的育性转换和不育性的细胞学机理及遗传规律、不育基因定位等基础研究工作刚刚起步，还有待进一步的深入研究^[64]。

1972 年，高丽忠等在山西发现了太古核不育小麦自然突变株，邓景扬等根据试验结果和高丽忠所积累的大量数据鉴定其不育性受显性核不育单基因控制^[65]，刘秉华等利用染色体组定位、端体分析和端体测验等定位程序和方法，明确了太古核不育基因位于 4D 染色体短臂上^[66]。陈朱希昭发现不育株花粉自四分体释放出小孢子前后急速败育。李祥义、邓景扬等研究表明，太古核不育系花粉母细胞分化和早期已见异常^[67-68]。中层组织解体晚是不育系花药的又一个特点，可育株花药中层组织一般在四分体时期已经退化，而不育株花药中层组织在绒毡层崩溃以后，小孢子退化时仍保持着完整的组织结构。纪凤高等通过太古核不育小麦与小黑麦杂交，并进行染色体加倍处理，育成了显性核不育八倍体小黑麦。以后有育成了显性核不育硬粒小麦和二粒小麦。1992 年，我国学者首先成功选育出育性随温度条件变化而发生转变的温光型雄性不育小麦，开创了“两系法”利用小麦杂种优势的新途径^[69]。尤其是温敏型雄性不育小麦 C49S 的发现，使“两系法”利用小麦杂种优势成为可能^[70]。随着对雄性不育机理的进一步研究和生物技术的发展，小麦细胞核不育的研究也越来越深入^[71-72]。

核雄性不育是自然界最常见的雄性不育现象。多数核不育为隐性核不育，由自发突变、理化诱变、组织培养和人工杂交选育产生。水稻隐性核不育多为单隐性核不育基因控制，少数表现双隐性核基因或隐形多基因控制。但是，由于育性的遗传较大程度地受到遗传背景的影响，在不同的遗传背景下常会表现不同的遗传模式。同一不育系在不同的遗传背景下，可能表现出单基因、双基因控制育性的特点。至于显性核不育，在水稻中仅发现“萍乡核不育水稻”，初步研究表明其不育性受单个显性核基因控制^[73]。1973 年，石明松在湖北农垦 58 大田中发现了水稻雄性不育的光、温敏感现象^[74]，这一材料的获得，使“两系法”制种成为可能。并于 20 世纪 80 年代末，又成功的选育出两系杂交稻，另外用于两系杂交水稻育种的光温敏不育系的选育，取得了显著的进展^[75]。湖南杂交水稻研究中心于成了低温敏不育系培矮 64S，并成功的育成了一批两系法杂交稻组合^[76]。对光、温敏核不育水稻的分子生物学研究，从分子水平上利用各种分子标记技术对光、温敏核不育性进行了深入地了解，进一步阐明光、温敏核不育分子机理。如 Zhang 等率先利用 RFLP 技术，以“32001S

×明恢 63”杂交组合得 F₂ 分离群体为材料, 采用 BSA (bulked segregant analysis, 集群聚类分析) 发展而来的极端集群-隐性群分法 (bulked extremes and recessive class) 将 NK58S 的光敏核不育基因定位于第 7 和第 3 染色体上, 并将它们分别命名为 *pms1* 和 *pms2*, 其中位于第 7 染色体的 *pms1* 基因效应较大^[77]。另外, 对不育系基因组 DNA 构建基因库, 以及光敏核不育基因在长、短光照条件下蛋白质和 mRNA 的差异表达及 mRNA 的 AFLP 分析等是目前主要研究光、温敏核不育基因表达的三个主要方面^[78]。

细胞核雄性不育是甘蓝型油菜杂种优势利用的重要途径之一。目前, 在我国报道并用于甘蓝型油菜杂种优势育种的细胞核雄性不育有显性细胞核雄性不育和隐性细胞核雄性不育两大类。1974 年四川省宜宾地区农科所选育的宜 3A、杜华平和李树林选育的 6A 及李树林报道的 9A 均属于显性细胞核雄性不育, 其雄性不育性受两对显性互作基因控制^[79]。潘涛等发现的天然细胞核雄性不育株及由其选育的不育系 S45A^[80]、侯国佐等选育的细胞核雄性不育系 117A^[81]和陈凤祥等选育的不育系 9012A^[82]均属隐性细胞核雄性不育。余凤群和傅廷栋曾根据雄性不育发生的时期及解剖学特点, 将油菜雄性不育分成无花粉囊败育型、花粉母细胞败育型和小孢子败育型^[83]。经研究表明, 在 117A 和 S45A 的不育株中, 绒毡层细胞在减数分裂后的单核小孢子时期便开始径向扩大和小液泡化, 以后逐渐解体; 在 9012A 的不育中, 绒毡层细胞在减数分裂后的四分体时期便开始大液泡化, 以后逐渐解体并同中层细胞分离脱落。这些结果说明两种绒毡层细胞的异常, 可能影响其向其内方的四分体和小孢子提供发育所需要的营养成分和信号, 而导致四分体和小孢子的败育, 最终导致雄性不育。近年, 随着细胞核基因克隆的增多, 对细胞核雄性不育分子基础的研究也逐渐深入^[79]。

3. 生境敏感型雄性不育系的研究进展

雄性不育和雄性可育是相对的, 在一定条件下两者可以发生转换。引起育性转换的因子包括自然环境如温光、湿度等和人工环境如化学药剂。可通过这些因子对育性的影响改变植株生长发育的环境调控雄性育性的表达, 使得同一育性系在一种环境下生长雄性, 而在另一环境下生长雄性不育, 一系两用。通常把这种雄性不育系叫做生境敏感雄性不育系。这种生境敏感雄性不育系, 都对生境条件敏感, 表现出部分可育或完全可育。如果育性恢复后能达到较高的自交结实率, 这种不育系就能一系两用。

生境敏感型雄性不育系在选育和应用之前必须对其敏感因子极其敏感时期进行准确的鉴定, 才能有效利用, 确保制种安全。目前用于鉴定这类不育系的方法主要有两大类: (1)

在自然条件下得多点分期播种试验，此方法在克在自然条件下分析不同生态因子对雄性不育系的综合效应。但同时由于自然气候因子尤其是温度变化的随意性，有时较难达到预期的目的。(2) 在人工气候箱条件下进行，这是研究雄性不育系育性光温反映的最有效的途径。我们可以人为的控制和组合光温等生态因子，达到预期的试验目的。但怎样合理设计光温指标、什么时候进行处理、处理多长时间适合值得研究。

3.1 光温敏雄性不育系的分类

光温敏雄性不育系的育性表现受温度、光照等条件的影响，可产生不育向可育的转换，并且这种育性转换的特性是可以遗传的。

根据光温敏雄性不育材料育性转换对光、温条件的要求，可将现有的光温敏雄性不育系分为三大类^[84]：

第一类光敏雄性不育系，光照长度是决定育性转换的主要因子。因自然界中光周期比较稳定，这类雄性不育系在生产应用中比较安全。如水稻农垦 58s、粳稻光敏核不育系 93-926s、籼型核不育系 HN5S、D² 型细胞质普通小麦代换系等为光敏核不育材料。

第二类温敏雄性不育系，其育性转换主要受温度的影响。自然界中温度变化较大，具有较高的育性转换临界温度可以降低制种的风险。如玉米琼 6Qms、核不育小麦 C49S 和 A3314、水稻衡农 S-2 和滇农 S-1、玻里马胞质大白菜雄性不育系 CMS341127。

第三类光温互作雄性不育系，其育性的表达受温度和光周期互作影响，在一定的光温互作条件下表现育性转换。这类雄性不育系对环境反映复杂。如小麦 ES-3 和硬粒温光敏核不育小麦 DT94-1、籼型核不育系泸光 2 号。

根据光温敏雄性不育系的遗传机制可将其分为两大类^[85, 86]：

第一类光温敏细胞质不育系，KM 型小麦光温敏雄性不育系、甘蓝型油菜细胞质雄性不育系 419A 属于这一类雄性不育系。

第二类光温敏细胞核不育系，如小麦四川的 49S 和湖南的 ES-4、水稻核不育系 409S 就属于这一类。其育性转换受核内 1-2 对基因控制，并有一些修饰基因起作用。

3.2 水稻光温敏雄性不育系光温作用模式

在水稻光温敏雄性不育研究方面，不育系鉴定通常主要采用以下几种研究方法：(1) 自然光温条件下观测育性和光温的关系，一般采取分期播种，播期，定株。定期镜检确定幼穗和花粉发育时期，开花期每日镜检花粉育性，在可育期逐日挂牌注明各穗抽穗日期并

套袋，考查自交结实率。记录每天的温度，然后统计每天的昼温、夜温和日均温。根据育性表现和气候资料，统计孕穗期和抽穗期前5日（包括当日）的平均温度和平均最低温度。

（2）人工气候室鉴定，分批处理，每处理时期为花粉母细胞形成期至减数分裂期，设置处理的光长、光强、最低温度、最高温度、日均温以及处理时间最长天数和最短天数等。处理后抽穗开花期进行花粉育性镜检和套袋自交。抽穗开花期进行花粉育性镜检和套袋自交结果率。以上两种试验方法一般都采用结实率与孕穗、抽穗期的平均最低温度和平均温度进行相关分析，用逐步回归分析法建立结实率最终按逐步回归模型建立了结实率与上述如平均温度等因子的最佳回归方程，并初步分析了不育系育性转换的临界温度^[86]。1992年，张自国等^[87]应用人工气候相对4个光、温敏核不育系农垦58S、6334S、W6154S和W7415S在7种温度进行处理，根据套袋结实率的变化，建立起了光敏核不育水稻育性转换的光温作用模式。根据此模式，当温度处在育行转换起点温度和育性转换终止温度范围时，光敏核不育水稻的育性表现光周期反应，既长光照诱导不育、短光照诱导可育。在这个温度范围内，光照长度与温度存在互补效应，即温度升高时，临界光长缩短；温度下降时，临界光长延长。温敏型水稻核不育系的温度作用模式在于育性的转换在自然条件下仅表现为对温度敏感，当环境温度低于育性转换临界温度而高于生殖生长下限温度时，表现可育；当温度高于育性转换临界温度时，表现不育。此类模式将光敏和温敏统一在同一模式之中，理顺了光温因子对育性转换的关系。

3.3 小麦光温敏雄性不育系光温作用模式

1998年，重庆市作物研究所余国东借鉴水稻的研究进展，在总结近几年对光温敏两系小麦育性转换规律研究的基础上，提出了小麦两用核不育系育性转换的光温作用模式^[88]，其内容如下：

1. 温光敏核不育系育性表现受光温共同作用 作物光温敏核不育现象是自然界普遍存在的一种生物学现象。由于环境中光、温对作物育性影响不是孤立的、理论上育性变化更多是光温共同作用的结果。

2. 临界温度的高低是育性稳定的关键 一个温光敏核不育系能否用于生产的主要因素使其育性稳定性，具有较强育性稳定的雄性不育系才具有食用价值。在自然界中年份间的光照长度相对恒定，而温度变化在不同年份间存在差异，因而无论光敏型还是温敏型，温度波动都是影响他们育性稳定的主要因素，育性转换的临界温度也就成为衡量其育性稳定

性的关键指标。

3. 临界温度与临界光长是一对变量 在小麦的生长发育过程中，温度与光长变化是同步的、一致的，伴随着温度的增加，光照长度增加。在此生态环境中选育的核不育两用系，其临界温度和临界光长是相互影响的，它们是一对变量，表现为临界温度升高，临界光长提高。此外，由于不同生态区的地理条件与气候条件不尽相同，各年份间气候因子也有较大差异，加之作物生物反应过程中对光周期及温度存在差异，因而温度与光长的临界值具有一定的变化范围，而不是一个定值，不同的不育系的临界温度及光长不相同，同一不育系在不同的生态区导致育性转换的临界温度及光长存在差异。

4. 适度的临界温度与临界光长 当临界温度或临界光长增加时，温光敏核不育系的安全制种和可靠繁殖取决于不育系适度的育性转换临界值

从以上的研究结果可知，对于新选育的光温敏不育系，其光温反应属性必须经过严格的技术鉴定，对其实用性进行评价，已明确其适用范围，达到安全使用的目的。光温敏不育系的鉴定方法主要有两种，即不同生态点的分期播种鉴定和人工气候箱的鉴定。通过不同生态点的分期播种试验，可以探明光温敏不育系的生态适应性及其在同一生态点的育性变化规律。借助人工气候箱可以人为设定温光条件，通过不同温光因子的组合，可以明确光温敏不育系的育性转换特性及温光效应。但人工气候箱鉴定花费较大，可设置的温光处理数有限，因此将其与分期播种的结果结合，才能得到更大的参考价值^[89]。

4 植物雄性不育的细胞学研究

植物雄性不育在细胞学上主要表现为花粉败育过程中的细胞学特征和雄蕊组织结构的变化，进行细胞学研究的目的在于阐明雄性育性发生败育的时期、方式以及雄性败育与药壁组织的关系。

4.1 雄性不育系花粉败育的主要时期及途径

一般认为双子叶植物雄性不育系的雄性败育高峰多发生在造孢细胞至四分体时期，单子叶植物则多发生在花粉的单核期至二核期；但是由于不同的不育系控制花粉败育的基因不同，雄性不育系小孢子的败育时期会因为基因的表达时期以及基因作用机制不同而不同，因此，不同植物种类的雄性不育系甚至同一种类的不同雄性不育系的雄性败育的方式和时期也不相同。玉米 26 个核雄性不育天然突变体的败育时期就分布在造孢细胞至二核花粉阶段的各个时期。番茄核雄性不育突变体在减数分裂前、减数分裂、四分体和小孢子各个时

期败育的比例大致相等。就辣椒而言，雄性不育系材料不同，败育时期也不一致。吴鹤鸣、耿三省等研究发现，辣椒雄性不育系小孢子败育发生在四分体小孢子形成以前。Horner、Hirose、石太渊等^[90, 91]则发现辣椒雄性不育系的小孢子减数分裂基本正常，四分小孢子可以形成，败育发生在小孢子发育后期。

由于雄性败育的时期不同，败育发生时也就表现出不同的特点，刘忠松等已经就此进行了总结，如孢原细胞不分化、造孢细胞相互粘连、花粉母细胞减数分裂异常、减数分裂后孢质不分裂、四分体不分离、小孢子壁的形成不正常、花粉没有功能等^[92]。

4.2 不育系花粉败育与细胞核及细胞质的关系

1994年，吴世斌提出在稻类雄性不育花粉败育过程中，存在和退化和核增生两种途径。核退化是在单核小孢子形成时，核的分裂受到抑制后退化；核增生发生在花粉母细胞分裂末期Ⅰ，由于不能形成细胞板，使得分裂后的细胞核杂碍于一个细胞内，形成了二核及四核细胞。以上是细胞核的两种败育方式。研究中还发现，水稻雄性不育系中，细胞质败育常先于细胞核败育。如花粉壁严重皱缩，液泡不育消失，不能形成正常的纺锤丝等^[93]。根据这一事实，徐树华认为细胞核败育是事物发展的必然结果。

5 亚麻雄性不育的研究

5.1 亚麻概述

亚麻 (*L. usitatissimum* L., n=15) 属于亚麻科的双子叶植物，现在的亚麻可能是多年生窄叶亚麻，它和关于瑞士湖上居民生活物品的最早文化记载有联系 (Simmonds 1976)，但栽培亚麻的起源尚无定论。最有可能的祖先种是多年生窄叶亚麻，但也有其它种，如二年生亚麻 (*L. bienne* Mill) 就有可能为亚麻起源提供了某些种质。大多数人认为亚麻起源于靠近印度的地中海东部地区，因为在这个地区曾发现过大量的亚麻变异种 (Harlan, 1975; Simmonds 1976; Zeven 和 Zhukovsky, 1975)。亚麻显然是从那里开始向北部和西部传播的。亚麻按用途不同可分为油用亚麻、纤维用亚麻和兼用亚麻 3 种，油用亚麻即胡麻，最初种植于西南亚，而纤维用亚麻则最早是从地中海地区发展起来的^[94]。

中国亚麻栽培开始于西汉的汉武帝时期，传说是张骞出使西域时由中亚带入的，并以后在中国的西北华北等地区大面积种植，这些地区栽培的亚麻以油用为主，亚麻油主要作为当地的食用油来源，其茎秆纤维也可以被用于纺织或制作绳子等。我国纤维亚麻的栽培

始于 1906 年，由清政府奉天农业试验场从日本北海道引种，东北三省试种得到成功，并大面积推广种植。

亚麻具有抗旱、耐寒、耐贫瘠，适应性广等特点，适应气候寒冷，土地贫瘠的自然气候条件和农业生产条件。目前，亚麻主要生产国有阿根廷、加拿大、印度、美国等，而单产最高却是中国。亚麻适应我国西北、华北地区气候寒冷，土地贫瘠的自然气候条件和农业生产条件，是西北、华北地区的特色作物。我国亚麻年种植面积近 67 万 hm^2 ，产量约 40 万吨，产量居世界第 6 位。甘肃省，近 10 年来，种植面积近 14.7~20.3 万 hm^2 ，年产胡麻籽 14~20 万吨在全国亚麻生产中，种植面积占全国的 35%~40%，居第一位；籽粒产量占全国生产的 40%以上，也居于第一位。是我省的第一大油料作物，在我省农作物中排第四，是我省较为重要的经济作物^[95]。

5.2 亚麻开发研究价值

近几年，有关亚麻的研究日益增多，特别是亚麻籽能促进人体健康已被人认识。亚麻籽的开发应用领域涉及亚麻油、亚麻籽胶和蛋白粉等。大量的研究表明，亚麻油是一种优质食用油，与其它食用油相比较，富含 α -亚麻酸， α -亚麻酸属 ω -3 系列多不饱和脂肪酸 (EFA)，具有促进人体智能、防止心脑血管的硬化、抑制疾病基因的重要作用；亚麻籽中富含木酚素 (Ligans)，是其它作物的 75-800 倍，木酚素 (Ligans) 是一种植物激素，能被消化肠道的细菌分解，转化为潜在的激素物质，有抗癌的作用。研究表明，食用高含木酚素的亚麻籽，能够降低乳腺癌、结肠癌等的发病率；亚麻籽含有丰富的可溶性纤维素和不溶性纤维素，尤其是可溶性纤维素具有降低胆固醇的疗效，经常食用亚麻自由降低便秘，肥胖、心脏病等的发病率。亚麻油也是重要的工业原料，广泛用于制造油漆、石墨、染料等工业上。亚麻籽胶表皮含有 10% 的胶质，其成分主要是 80% 的多糖类物质及 9% 的蛋白，具有良好的保水、乳化、稳定和增稠功能，可有效吸收紫外线，对农药、重金属盐类具解毒作用，是目前世界上少数几种天然植物胶之一，另外对人的皮肤、头发等具有明显的保护作用，对皮肤病的治疗也有一定功效，有待于进一步在精细化工、医药领域的研究开发应用。亚麻油饼蛋白质含量较高，是饲料比较理想的来源。亚麻茎秆皮是纺织工业的重要原料，其加工的织品具有透气、吸汗等特点有很好的市场前景^[96]。

5.3 亚麻杂种优势及雄性不育的研究

利用杂种优势是大幅度提高作物产量和品质的一条有效途径，雄性不育是利用杂种优势主要方式之一，尤其对于自花授粉作物，雄性不育是利用杂种优势的关键。据 Kuner 报

道亚麻杂交种有 25%-40%的杂种优势率，杂种优势非常明显。陈炳东等报道，不同杂交组合的 F_1 超亲优势为 26.5%-109.4%，平均优势 36.1%-129.4%，表明亚麻产量具有很强的杂种优势，并且产量杂种优势近似等于各产量因素杂种优势之和，表现为单株果数显著增多，分枝较多，千粒重提高，亚麻又是自花授粉作物。因此，利用雄性不育系配制杂交种，将是大幅度提高亚麻产量水平，改善农艺性状，改进品质，促进亚麻生产发展的重要途径^[95]。对于亚麻杂种优势的利用和雄性不育研究已持续多年，自 1921 年 Bateson 和 Gardyner 首次鉴定出亚麻细胞质雄性不育系，但是这个不育系的花瓣不能充分展开，异花受粉受到障碍，难以用于杂交种，因而未能用于杂交种的生产^[96]。此后，还有花瓣充分展开的亚麻细胞质雄性不育系的报道（Kumar 和 Singn, 1970; Thomsom, 1977），但在杂交种利用上，也未能取得成功。1975 年，陈鸿山等发现了具有明显的标记性状（种皮颜色和花色）的显性核不育亚麻，并开展了进一步研究，但未见有效利用杂种优势的报道^[97,98,99]。

6 本项目研究的目的和意义

亚麻雄性不育的研究和杂种优势利用上相对较薄弱，缺乏优良的雄性不育系，目前推广应用的亚麻种为常规品种，还没有杂交种应用于生产。1998-1999 年党占海、张建平 etc 开展了抗生素诱变亚麻雄性不育系的研究，并且得到了新型雄性不育亚麻突变株。研究证明，此亚麻雄性不育系农艺性状优良，雌性可育，开花正常。但是育性表现为温敏特性，即在一定高温条件下，育性提高，结果率和结实率增加，低温条件下，育性降低，结果率和结实率下降。遗传研究表明，不育受隐性核基因控制。利用该不育系配制的杂交种，产量表现了显著的优势，优势率在 0-72%之间。因此，利用该不育系能够建立两系法杂优利用体系。

虽然对该不育系进行了一定的研究，但对于此不育系在不同生态点育性表现，不同光照及温度等生态因子对不育系表达的影响、不育性保持和恢复的温度范围、及小孢子败育细胞学特征为进行深入研究。而这些研究对于不育系的研究及利用具有重要的意义。

因此，本研究拟以甘肃省农科院经作所利用抗生素诱变亚麻品种陇亚 9 号而产生的两个不育系 S1 和 S5 及其相应的诱变母本陇亚 9 号为研究材料，选择的不同生态条件对这两个雄性不育系生长发育、育性表现及有关生态因子对育性的影响进行了研究，同时比较研究不育系的形态特征、小孢子败育发生时期及败育细胞学特征。以期为该不育系在杂种优势上的研究利用提供更加可靠的理论和实践依据。本研究在理论研究和实际应用方面都具有重要的意义。

第二章 不同条件下雄性不育亚麻育性表现

及花期积温对育性的影响

自 1998-1999 年党占海等利用抗生素诱导获得温敏型亚麻雄性不育系,经初步研究,该不育系育性稳定,可以遗传,并且雄性不育的育性稳定性受光温变化的影响^[97]。本研究在自然条件下,对此不育系进行多点分期播种,分析不育系在不同生态条件下,不育系的育性表现及育性变化趋势,以期对雄性不育材料的温光敏特性进行准确鉴定,做到有效利用、确保制种安全。

1. 材料和方法

1.1 供试材料

供试材料由甘肃省农科院经作所提供的雄性不育系 S1 和 S5,是从抗生素诱变的亚麻雄性不育突变株中定向选育而成的。可育材料为陇亚 9 号,是诱变雄性不育系的亲本。本试验中选择不育系 S1、S5 这两个不育系,其中 S1 直观上观察育性比较低,稳定;S5 的育性较 S1 敏感。

1.2 试验方法

1.2.1 田间试验设计

试验在 2004-2005 年进行,选择三个不同生态地点,分别为兰州、天祝、云南元谋,其中元谋为三期播种。对供试材料 S1、S5 和陇亚 9 号进行异地种植进行育性研究试验。各试验点及播种期分别为:甘肃兰州(海拔 1500m,纬度 N36°),2004 年 3 月 15 日播种;甘肃天祝(海拔 2460m,纬度 N37°),2004 年 4 月 17 日播种;云南元谋(海拔 1118.4m,纬度 N25° 14')第一期,2004 年 10 月 1 日播种;第二期,2004 年 10 月 27 日播种;第三期,2004 年 11 月 20 日播种。各点试验每个材料均为 5 行区,行长 1.5m,每行 200 粒,行距 10cm 的小区。

1.2.2 花粉育性统计及温度对育性的影响分析

各试验点在初花期除杂后,选择不育的植株,定 10 株并挂牌编号。亚麻的花为单花,初花期只开 1~2 朵,盛花期每天也只开 3~4 朵。因此,每株每天取两朵花用 KI-I₂ 染色,在普通光学显微镜镜检,统计染败花粉及正常花粉百分率,镜检时均选花粉粒多于 50 粒以上的 3 个视野。同时逐日在每一小区内随机套袋 20 朵花,以统计自交结实率,计算公式:

$$\text{花粉可染率} = (\text{染色花粉粒个数} / \text{总花粉粒个数}) \times 100\%$$

自交结实率=（套袋结实果数/有效套袋数）×100%；

并每日2次（早8：00，下午2：30），记载田间温度，以分析温度变化对育性的影响；并分别对可染率，自交结果率与温度进行相关和回归分析，数据分析软件为DPS。

1.2.3 人工控温试验

本试验设13℃、15℃、18℃、20℃、25℃5个温度处理，光照为3000lx，日长12h。在2004年在甘肃省农科院经作所于元月2日播种，不育系S5和可育系陇亚9号各3盆，每盆10株，每个处理均1盆，在自然条件下生长，常规管理。现蕾前移入人工气候箱中，定株，挂牌。待开花时，每天每株取2朵花，每朵花取2~3个花药，用KI-I₂染色进行花粉可染率镜检和通过花粉粒形态观察区别花粉育性，同时套袋自交，考察结实情况。

2 结果与分析

所选择的兰州、天祝、云南元谋三个试验点的地理生态条件差异很大(表1)。纬度从25~47°，海拔从1118.4m~2460m；花期平均气温及光强也有明显差异，日平均气温最高22.06℃(兰州)，最低13.86℃(元谋第一期播种)；花期平均光强的也有差异，最高为50027lx（元谋），最低为27461lx（天祝）。在云南，三期试验中温度的差异也很大，日平均气温最高20.03℃（第三期），最低13.86℃（第一期）；光强最高第三期，最低第一期（表1）。本试验的目的是分析不同生态条件下育性的变化及影响因子，从气象资料及地理资料结构来看，各试验点次之间差异较大，符合试验要求。

表1 5试验点次基本地理生态条件

Table 1 the main geography conditions of five experimental sites

	兰州	天祝	云南		
			元谋Ⅰ期	元谋Ⅱ期	元谋Ⅲ期
花期温度	22.06℃	16.87℃	13.86℃	18.11℃	20.03℃
花期光强	43750lx	27461lx	36509lx	45863lx	50027lx

2.1 兰州地区试验结果分析

2.1.1 不育系的生长习性

兰州点，不育系和可育系的生育期见表2。不育系从出苗到成熟需要约131天左右，不育系的花期约为30天；可育系陇亚9号从出苗到成熟需要约124天左右，其花期约为22天。这是由于不育系结实率低，现蕾后取大小不等的花芽用于固定，及开花后每天取花，使花期、成熟期相应延迟推迟了7-8天。不育材料之间的出苗期、现蕾期、初花期、成熟期等差别不是很明显。

表 2 不同材料的生育期

Table 2 The different material procreation date

名称	播种期	出苗期	现蕾期	初花期	盛花期	终花期	成熟期	生育期 (天)
S1	04-3-16	04-3-22	04-5-21	04-5-27	04-6-12	04-6-26	04-7-25	131
S5	04-3-16	04-3-22	04-5-21	04-5-27	04-6-13	04-6-26	04-7-26	132
陇亚 9 号	04-3-16	04-3-22	04-5-20	04-5-26	04-6-10	04-6-18	04-7-18	124

2.1.2 花期温度的变化

在兰州大田气候条件下,花期在 27/5-26/6 日,日平均温度为 22.06℃。在花期温度的变化中,如图 1,出现了三个峰值,第一个峰值在 1/6-2/6 日,第二峰值在 7/6-10/6 日,第三峰值在 15/6-26/6 日,其中 26/6 日的田间日平均温度最高达到 28.25℃。从 11/6-14/6 日期间温度降低,且阴有小雨,6 月 13 日温度最低为 11.5℃,14/6 日以后温度有所回升,其他天数均为晴天多云,温度较高。

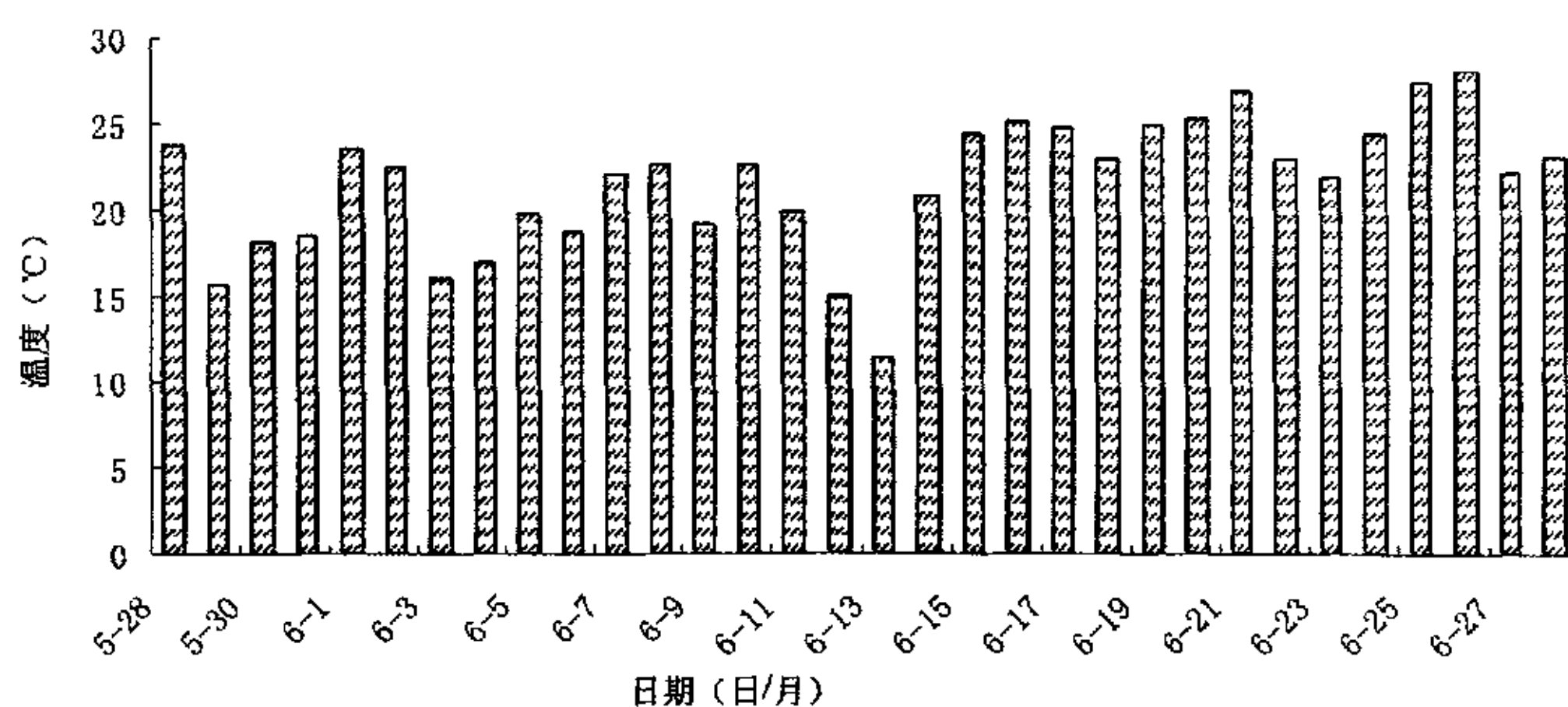


图 2-1.兰州点花期温度的变化

Fig.2-1 The variation of temperature in Lanzhou

2.1.3 花粉可染率及自交结果率的变化

2.1.3.1 花粉可染率的变化

在开花期统计可染率的情况,分别绘于图 2-2、2-3、2-4、2-5。从图 2-2、2-4 可以看出,不育系 S1 的可染率在初花期较低,然后逐渐上升,到 7/6-10/6 日出现一个育性峰值,再有一个下降过程,到 25/6 日达到最大值 20.89%,其可染率变化幅度在 4.62%-20.89%;不育系 S5 的可染率同样在初花期较低,然后逐渐上升,到 7/6-10/6 也出现了一个峰值,此后又逐渐下降,从 19/6 日起开始升高,到 25/6 日达到可染率的最大值 17.03%,可染率在 3.33%-17.03%之间幅动。陇亚 9 号始终保持着较高的可染率,

其可染率在 82.01%-94.15%之间幅动, 变化幅度相对较小。据田间初步观察和统计, 不育系的可染率与温度有关, 随温度的变化而变化, 与温度波动趋势很相似。这表明田间温度对该雄性不育材料的育性有重要影响。从花粉可染率的变化来看, 不同材料之间的可染率存在差异, 不育系 S1 的变化幅度较不育系 S5 的变化幅度大, 花期不育系 S1 的花粉平均可染率为 10.94%, 不育系 S5 的花粉平均可染率为 9.40%。陇亚 9 号的花粉平均可染率为 89.04%, 不育系的育性明显低于正常可育系。

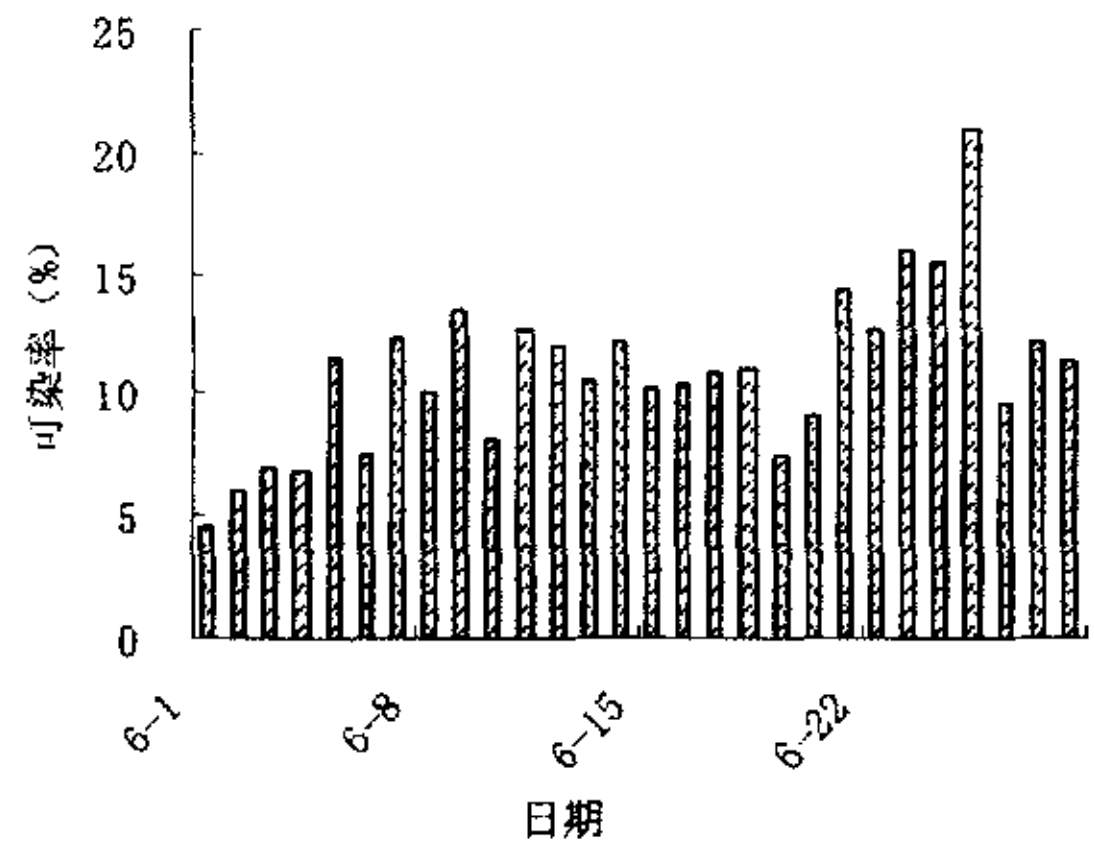


图2 兰州点不育系 S1 的可染率

Fig.2 The fertile rate variation of S1 in Lanzhou

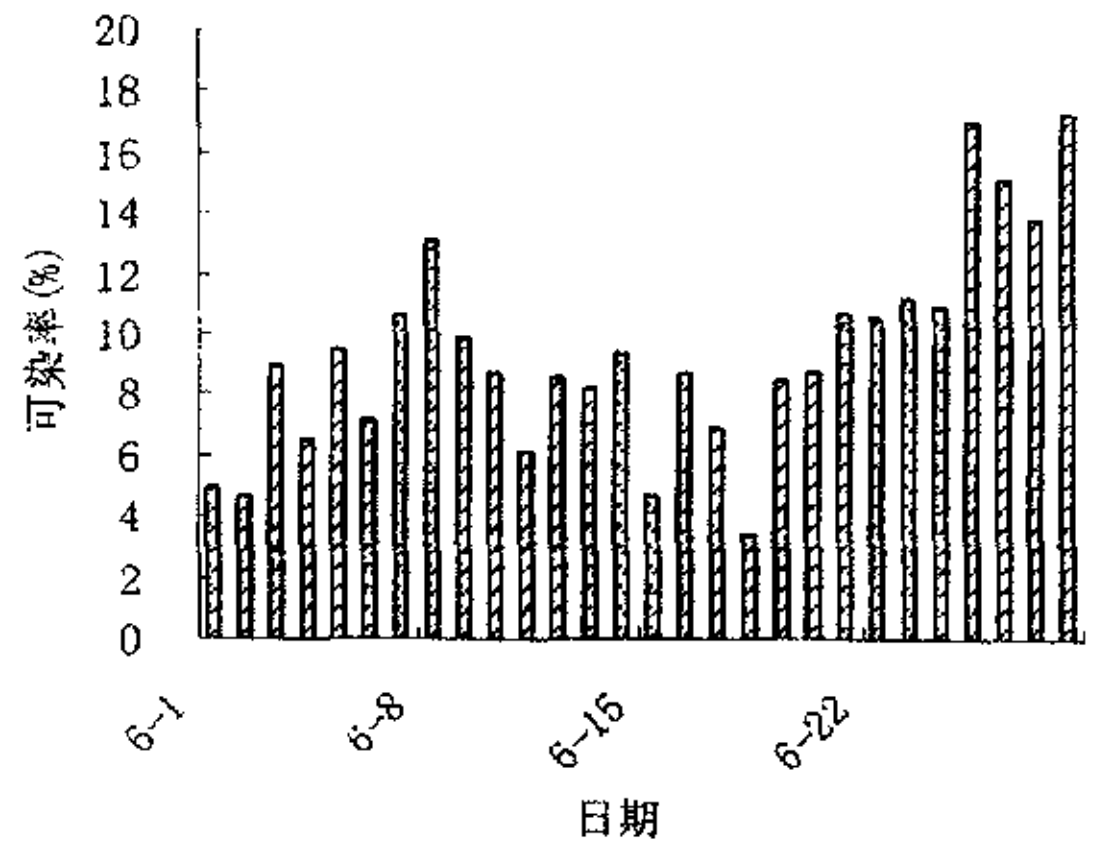


图3 兰州点不育系 S5 的可染率

Fig.3 The fertile rate variation of S5 in Lanzhou

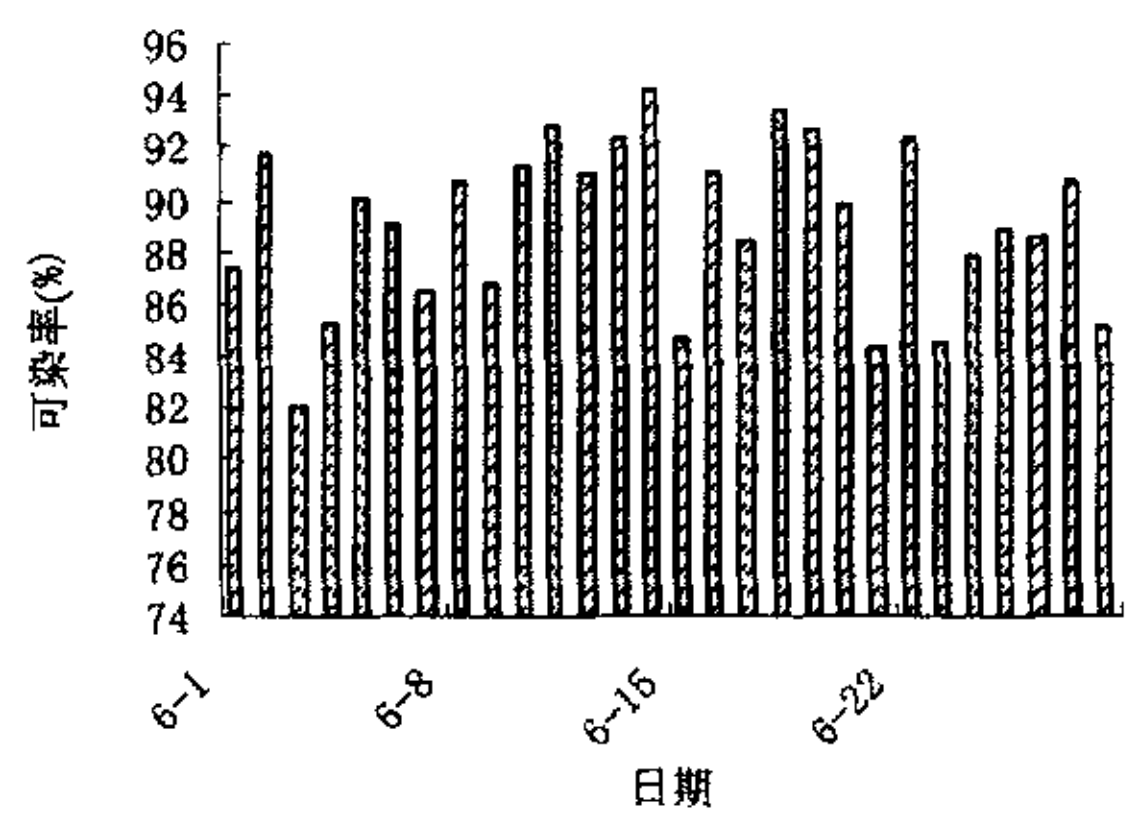


图4 陇亚 9 号可染率变化趋势

Fig. 4 The fertile rate variation of longya No.9 in Lanzhou

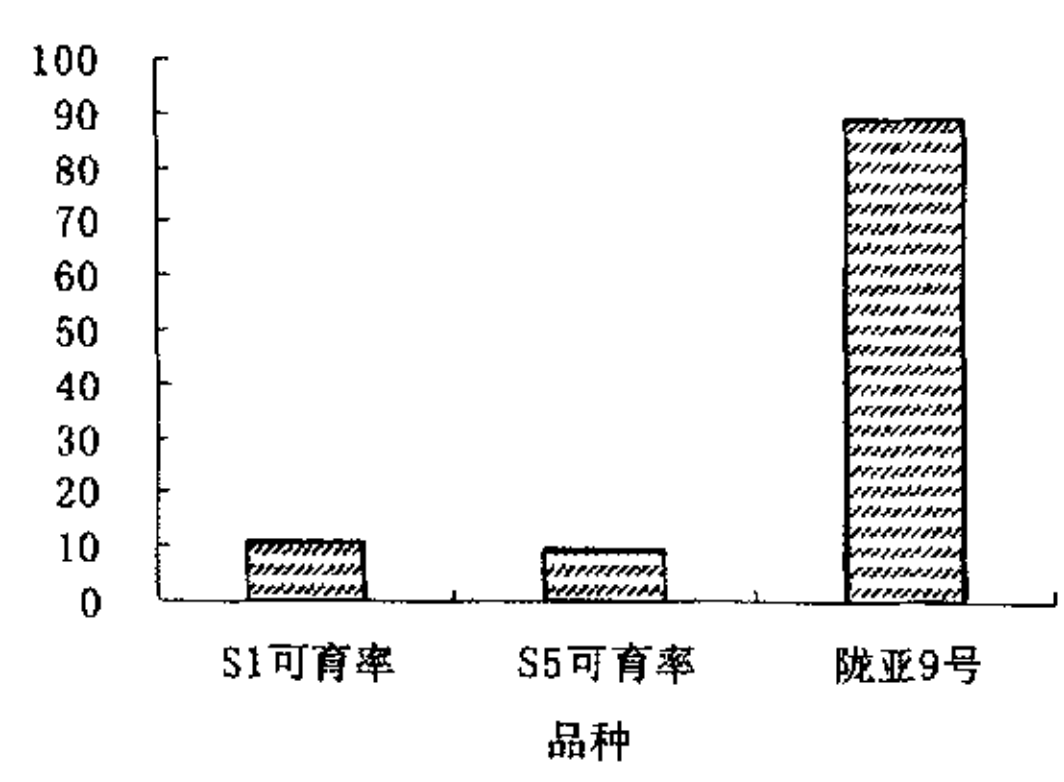


图5 不同品种的可染率比较

Fig. 5 Comparison of three varieties' fertile rate

2.1.3.2 自交结实率的变化

图 2-6 为自交结实率的变化情况, 不育系 S1 和 S5 在开花初期, 套袋自交结实率较低, 此后结实率出现波动, 表明育性也发生了波动, 自交套袋结实。不同的材料之间自交结实率也同样存在差异, 不育系 S1 的自交结实率在 31.25%-94.74%之间幅动, 平均自交结实率 57.27%; 不育系 S5 的自交结实率在 20.00%-100%之间变化, S5 的自交结实率 58.41%。据观察与温度波动趋势也较为一致, 随着温度的升高, 自交结果数升高;

温度降低，自交结果数降低，与可染率随温度的变化趋势相似。

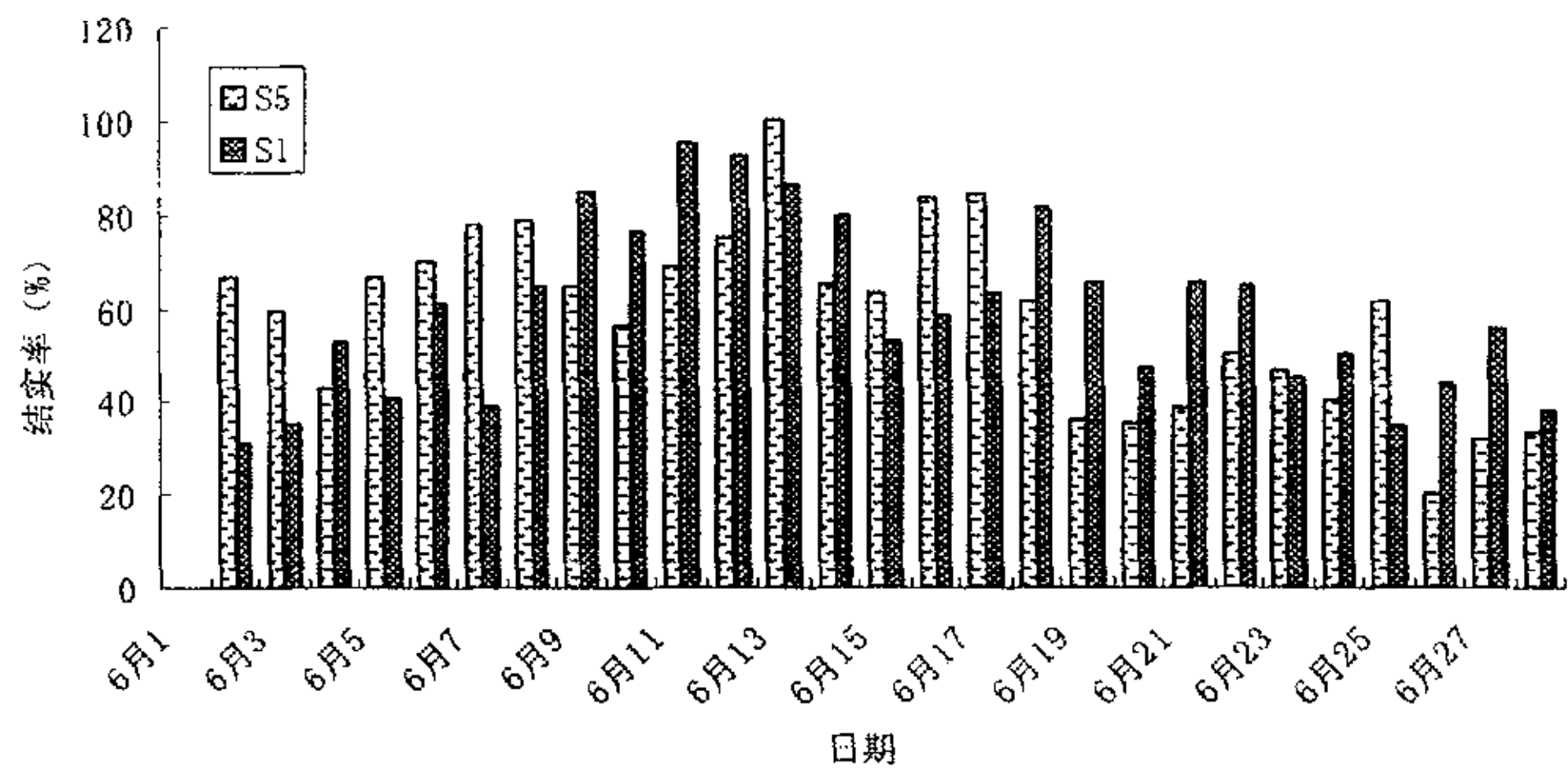


图 2-6 兰州点不育系套袋结实率的变化

Fig. 2-6 The variation of seed-setting rate bagged of sterile lines S1 and S5 in lanzhou site

2.1.4 可染率与积温的相关及回归分析

2.1.4.1 可染率与积温的相关分析

为了进一步分析可染率与温度的关系，对可染率与开花当天及开花前几天单天温度以及累积温度进行相关分析，得到可染率与开花当天、开花前几天单天温度及累积温度的相关系数。结果表明，花粉可染率与开花当天温度没有相关性，但是与积温呈正相关。从表 3 可染率与开花积温的相关系数可以看出，不育系 S1 与开花当天至前 6 天的积温显著相关，相关系数为 0.578（P 值为 0.019）；与 10 天左右的积温对育性的影响最大，相关系数为 0.751（P 值为 0.001）。不育系 S5 的可染率与开花当天至前 5 天的积温显著相关，相关系数为 0.529（P 值为 0.029）；与前 9 天的积温达到极显著水平相关系数为 0.693（P 值为 0.003）。不同材料间的可染率与日积温的相关性也存在差异，S1 的可染率与积温相关性较不育系 S5 大。

表 3 可染率与开花积温的相关系数

Table 3 coefficients of correlation between fertility rate of pollen and accumulated temperature

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
S1	相关系数	0.165	0.168	0.223	0.358	0.433	0.578	0.689	0.710	0.731	0.751
	P 值	0.542	0.168	0.407	0.173	0.094	0.019	0.003	0.002	0.001	0.001
S5	相关系数	0.084	0.201	0.247	0.383	0.529	0.615	0.642	0.666	0.693	0.673
	P 值	0.749	0.440	0.339	0.130	0.029	0.009	0.005	0.003	0.002	0.003

2.1.4.2 可染率与积温的回归分析

对每个材料花粉可染率与积温的相关系数最大，并且达到显著水平或极显著水平

时，进行线性回归分析，建立线性回归模型，回归方程及分析图，如图 2-7，2-8。结果表明，可染率与花期积温呈显著线性回归。由回归分析得到不育系 S1 的回归方程： $Y=0.1549X-20.616$ ，（其中 Y 表示可染率，X 表示积温， $R^2=0.5647$ ， $F=18.162$ ），即根据回归方程可得可染率 $Y=0$ 时，积温 X 为 133.09°C 。不育系 S5 的回归分析方程： $Y=0.13X-16.083$ ，（其中 Y 表示可染率，X 表示积温， $R^2=0.4802$ ， $F=12.44$ ），根据回归方程可的 $Y=0$ 时，X 为 122.77°C ，其现实意义可能为育性转变需要的临界积温，转换为日平均温度，不育系 S1 的为 13.31°C ，不育系 S5 的为 13.64°C ，这几个数值的意义为不育系要保持育性彻底，花期的最高平均温度。由结果可推测花期日平均温度在 14°C 以下时，不育系的育性能够较好的保持。

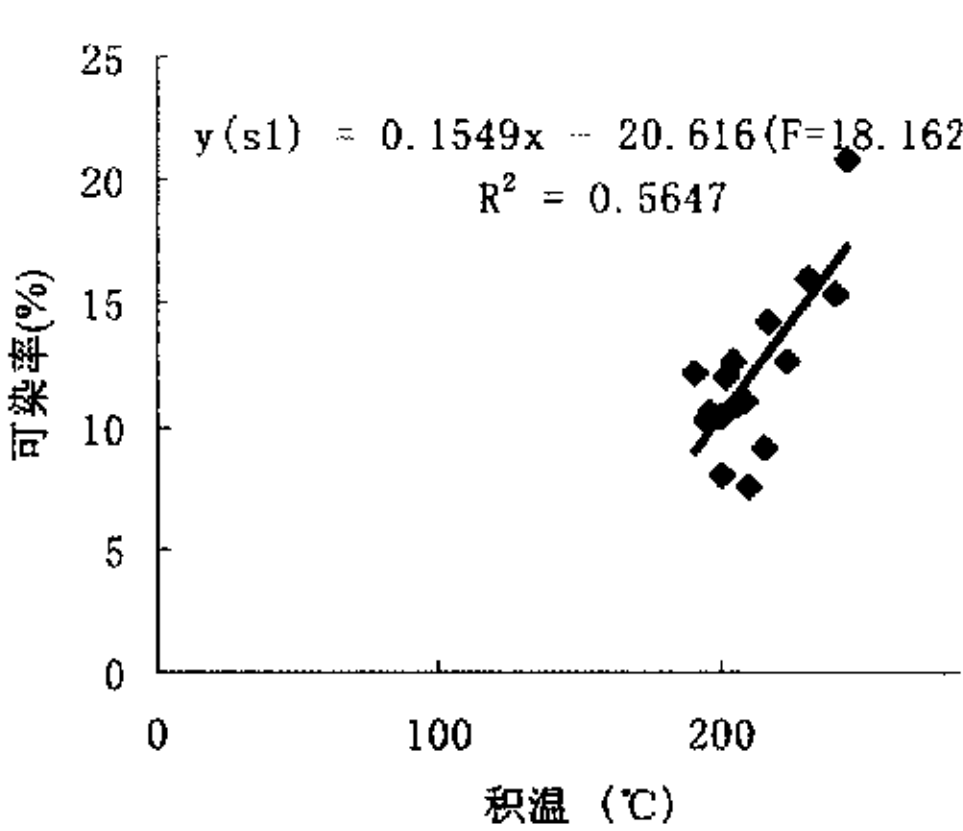


图 2-7 兰州点不育系 S1 的可染率与积温的关系

Fig.2-7 Scatter figure about regression analysis of pollen fertility and accumulated temperature of sterile line S1 in lanzhou

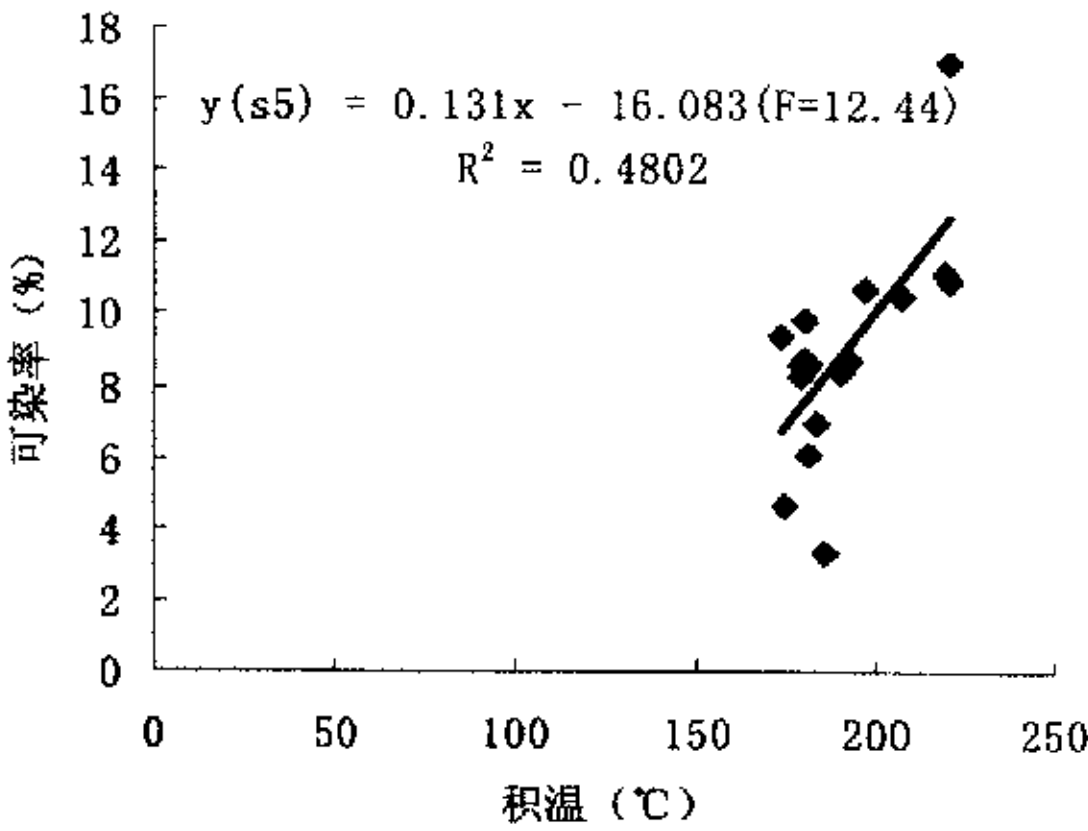


图 2-8 兰州点不育系 S5 的可染率与积温的关系

Fig.2-7 Scatter figure about regression analysis of pollen fertility and accumulated temperature of sterile line S1 in lanzhou

2.2 天祝地区试验结果分析

2.2.1 不育系的生长习性

表 4 不同材料的生育期表

Table 4 The different material procreation date

名称	播种期	出苗期	现蕾期	初花期	盛花期	终花期	成熟期	生育期 (天)
S1	04-4-17	04-4-24	04-6-30	04-7-9	04-7-24	04-8-10	04-10-18	184
S5	04-4-17	04-4-24	04-6-30	04-7-9	04-7-24	04-8-10	04-10-18	184
陇亚 9 号	04-4-17	04-4-23	04-6-30	04-7-9	04-7-20	04-8-02	04-10-8	175

在天祝试点，不育系和可育系的生育期见表 4。根据田间观察和记录，不育系的生育期约需 184 天，花期在 9/7-10/8 日，约有 32 天；可育系的生育期约需 175 天，不育系花期在 9/7-2/8 日，约有 24 天。与兰州点一样，同样存在花期延长，原因可能还是由

于不育系结实率较低，现蕾后取大小不等的花芽用于固定，及开花后每天取花，植株没有结果，使花期、成熟期相应延迟推迟了 8 天左右。另外，可能由于天祝气温较低，从 8 月 9 日以后日平均气温较低，在 12.5-17℃ 之间变化，使不育系生育期比兰州点延长了约 53 天左右，可育系延长了约 51 天左右。而不育材料之间的出苗期、现蕾期、初花期、成熟期等差别不是很明显。

2.2.2 花期温度的变化

在天祝大田气候条件下，如图 2-9。不育系花期在 9/7-10/8 日，日平均温度 16.87℃，比兰州试验点低 5℃，其中 7 月 22 日温度最高达到 26.5℃。在花期温度的变化中，出现了三个峰值。11/7-13/7 日是一个峰值，然后温度有所降低，从 17/7 日开始温度又有所上升，到 22/7 日达到另一个峰值 21.85℃，此后温度又下降，从 30/7 日开始再次上升，8/8 日再次达到最高值 22.25℃。从 7 月 11 日至 8 月 10 日花期间平均温度在 11.5℃-22.25℃ 之间幅动。在花期，天祝的天气状况以晴间多云为主，很少有阴雨天。

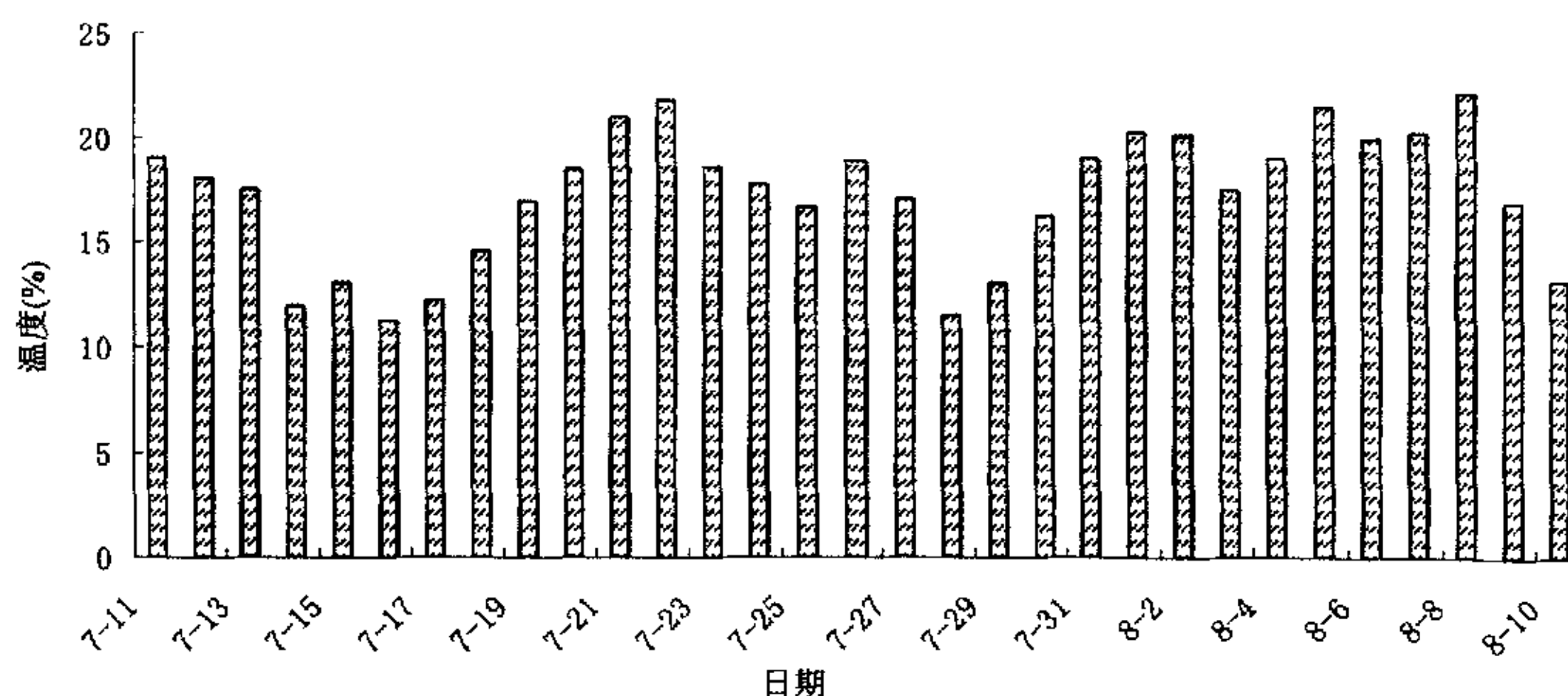


图 2-9 天祝点不育系套袋结实率的变化

Fig. 2-9 The variation of seed-setting rate bagged in Tianzhu

2.2.3 不育系花粉可染率的变化

在开花期统计可染率的情况，并分别绘于图 2-10、2-11、2-12、2-13。从以上图中可以看出，不育系 S1 的可染率在初花期较低，然后逐渐上升，到 16/7-18/7 日出现一个育性峰值，再有一个下降过程，到 28/7 日达到最大值 18.44%，此后可染率又有一个下降和上升的波动；不育系 S5 的可染率同样在初花期较低，然后逐渐上升，到 27/7 出现了一个峰值，此后又逐渐下降，到 5/8 日达到最大值 21.53%，花期不育系 S1 的可染率

在 3.17%-18.44%之间幅动,在整个花期不育系 S1 的平均可染率 9.49%。不育系 S5 的可染率在 0.73%-21.53%之间变化,平均可染率为 8.41%。从图 2-12, 2-13 可以看出,天祝点,陇亚 9 号始终保持着较高的可染率,其可染率在 76.63%-95.10%之间幅动,平均可染率为 88.39%。据田间初步观察和统计,不育系的可染率与温度有关,随温度的变化而变化。这表明田间温度对该雄性不育材料的育性有重要影响。从花粉可染率的变化幅度来看,不同材料之间的可染率存在差异,S1 的变化幅度较小,S5 的变化幅度较大,与兰州点不相同。陇亚 9 号则始终保持较高的可染率,与兰州点的花粉可染率 89.04%差别不大。

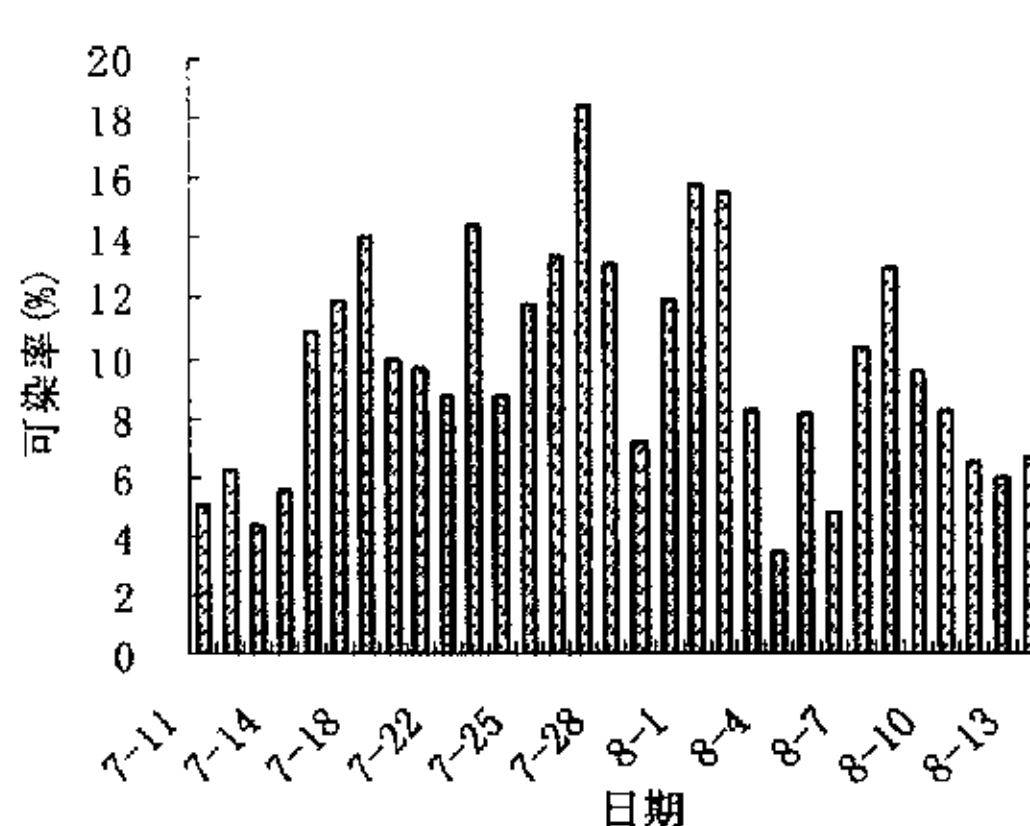


图 2-10 天祝点不育系 S1 的可染率

Fig.2-10 The fertile rate variation of S1 in Tianzhu

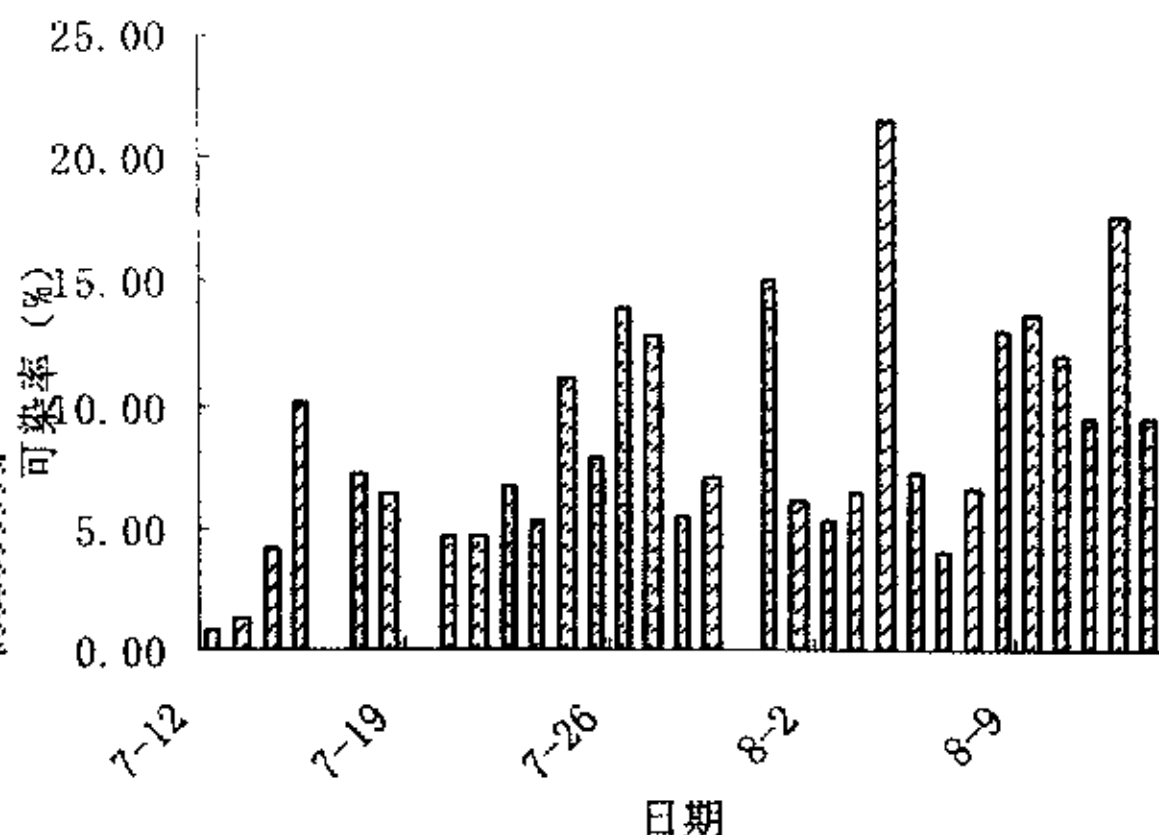


图 11 天祝点不育系 S5 的可染率

Fig.11 The fertile rate variation of S5 in Tianzhu

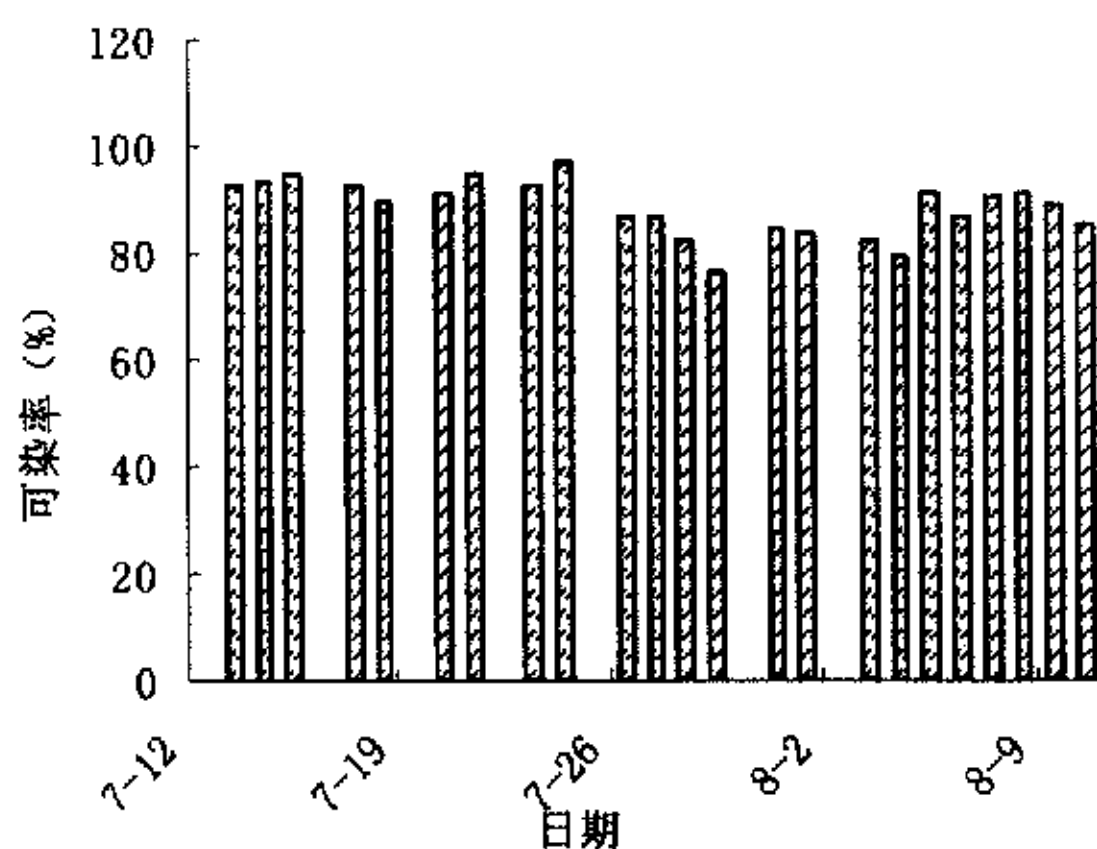


图 2-12 天祝点可育系陇亚 9 号的可染率

Fig.2-12 The fertile rate variation of longya No.9 in Tianzhu

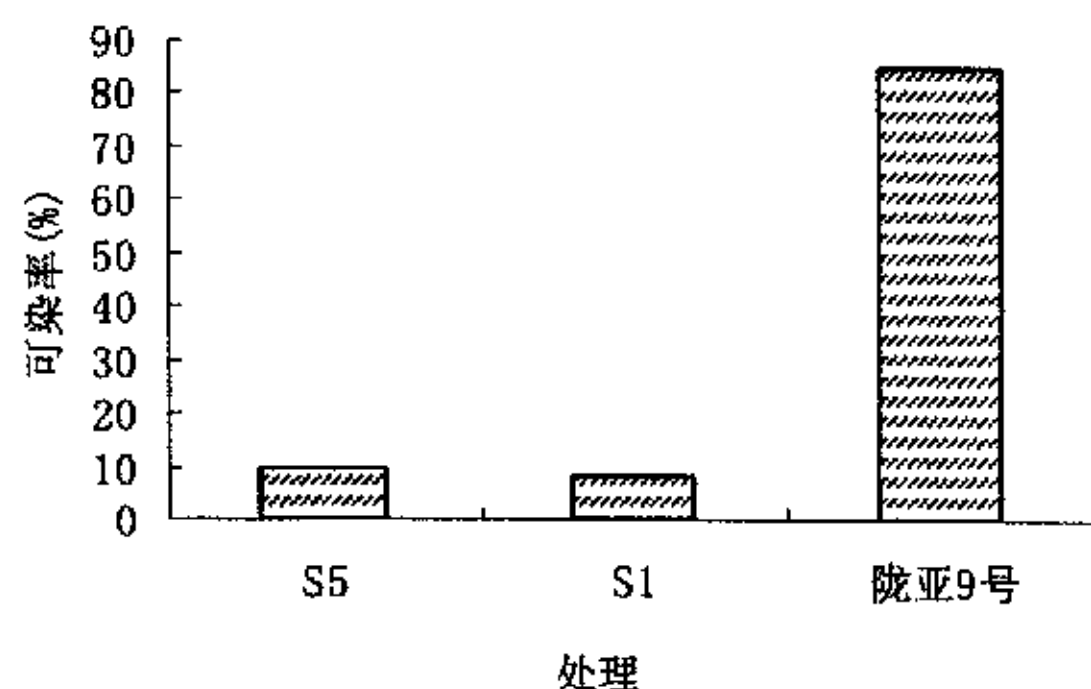


图 2-13 天祝不同品种的可染率比较

Fig. 2-13 Comparison of three varieties' fertile rate in Tianzhu

2.2.4 不育系花粉可染率与积温的相关和回归分析

2.2.4.1 不育系花粉可染率与积温的分析

与兰州点相同,为了进一步分析可染率与温度的关系,对可染率与开花当天及开花前几天单天温度以及累积温度进行相关分析,得到可染率与开花当天、开花前几天单天

温度及累积温度的相关系数。结果表明，花粉可染率与开花当天温度没有相关性，但是与积温呈正相关。从表 5 可染率与开花积温的相关系数可以看出，不育系 S1 与开花当天至前 7 天的积温显著相关，相关系数为 0.6171(P 值为 0.064)；与 8 天左右的积温对可染性的影响最大，相关系数为 0.6691 (P 值为 0.0024)。不育系 S5 的可染率与开花当天至前 5 天的积温显著相关，相关系数为 0.5078 (P 值为 0.0113)；与前 9 天的积温达到极显著水平，相关系数为 0.748 (P 值为 0.0006)。但是，不同材料间的可染率与日积温的相关性差异明显，S5 的可染率与积温相关性较大，这与兰州点不同。

表 5 天祝花粉可染率与开花积温的相关系数

Table 5 coefficients of correlation between fertility rate of pollen and accumulated temperature in Tianzhu

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
S1 相关系数	0.1150	0.1182	0.1132	0.1971	0.3389	0.4856	0.6171	0.6691	0.6628	0.6504
p 值	0.6496	0.6404	0.6548	0.4330	0.1689	0.0410	0.0064	0.0024	0.0027	0.0035
S5 相关系数	0.1490	0.1772	0.3215	0.4197	0.5078	0.5419	0.5977	0.6946	0.7480	0.6955
p 值	0.3406	0.1772	0.2082	0.0935	0.0374	0.0247	0.0113	0.0020	0.0006	0.0019

2.2.4.2 不育系花粉可染率与积温的回归分析

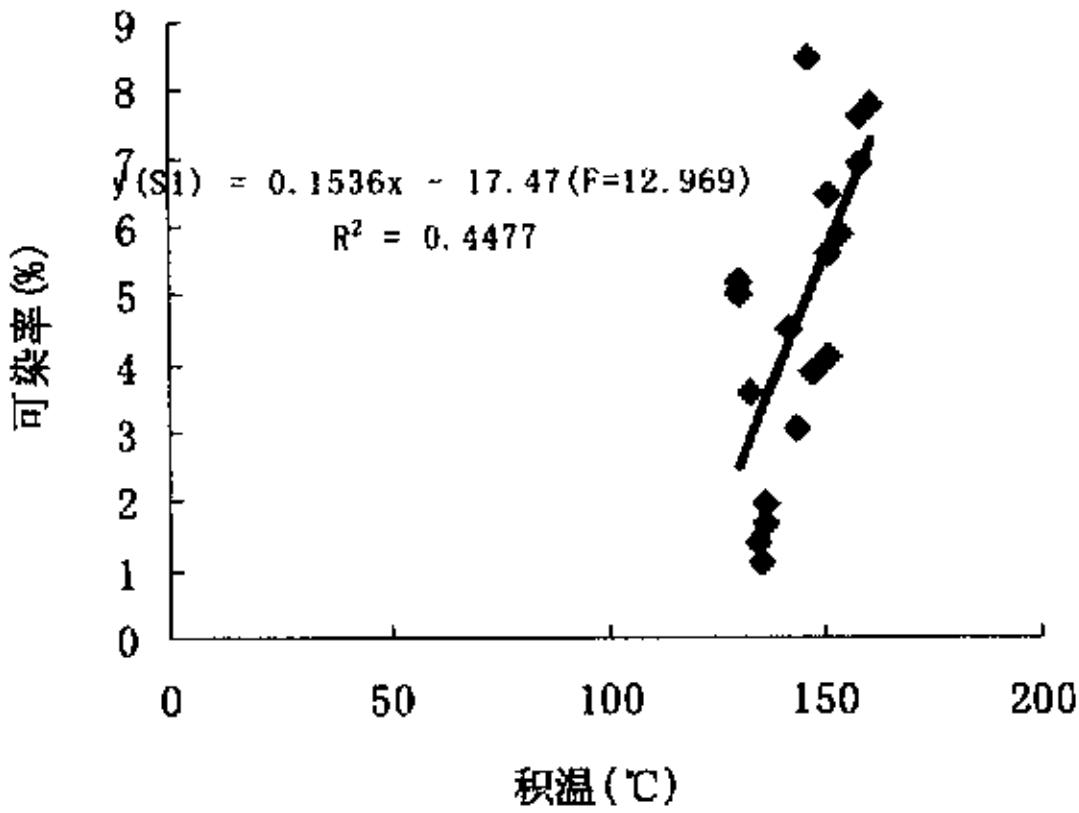


图 2-14 天祝点不育系 S1 的可染率与积温的关系

Fig.2-14 Scatter figure about regression analysis of pollen fertility of sterile line S1 and accumulated temperature o in lanzhou

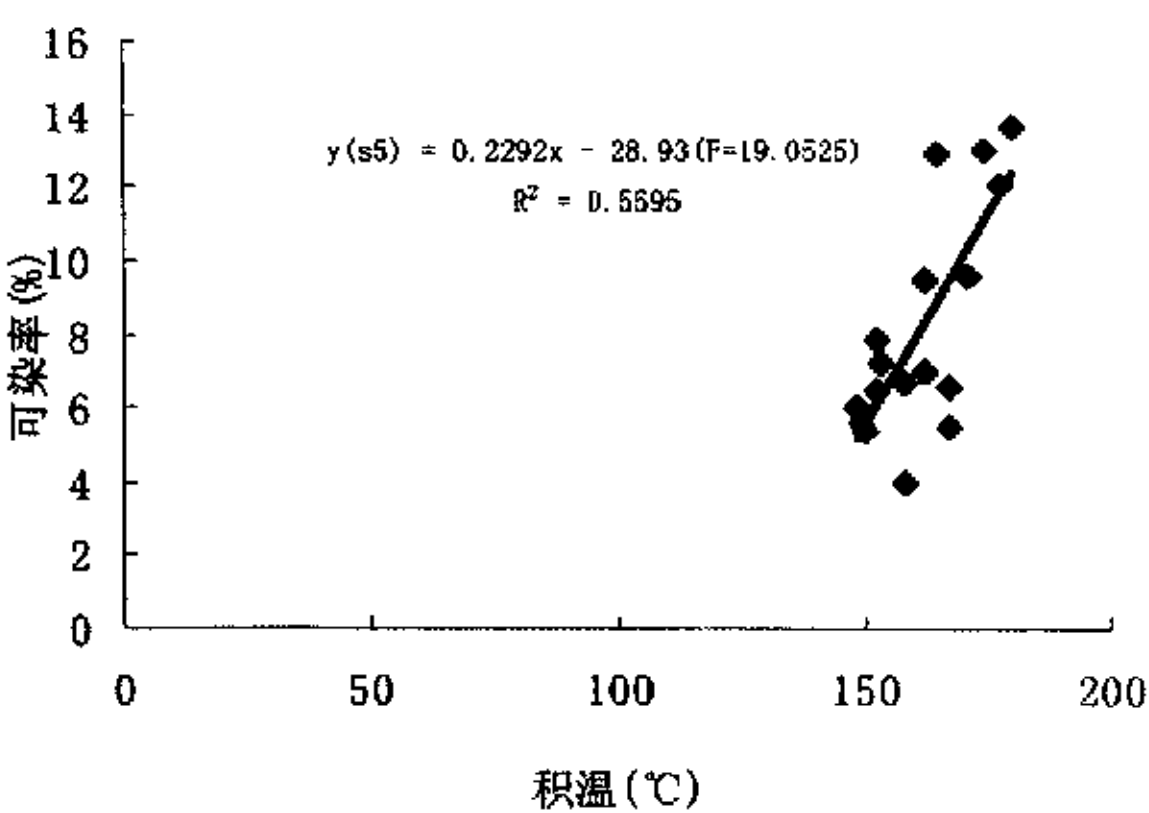


图 2-15 天祝点不育系 S1 的可染率与积温的关系

Fig.2-15 Scatter figure about regression analysis of pollen fertility of sterile line S5 and accumulated temperature in lanzhou

在天祝试点，与兰州点相同，每个材料花粉可染率与积温的相关系数最大，并且达到显著水平时，进行线性回归分析，建立线性回归模型，回归方程及分析图如图 2-14、2-15。回归分析结果表明，育性与开花前积温呈显著线性回归。根据如图 2-14、2-15。结果表明，可染率与花期积温呈显著线性回归。由回归分析得到不育系 S1 的回归方程： $Y=0.1536X-17.47$ （其中 Y 表示可染率，X 表示积温， $R^2=0.4477$ ， $F=12.969$ ），根据回归方程可得可染率 $Y=0$ 时，积温 X 为 113.74°C 。不育系 S5 的回归分析方程： $Y=0.2292X-28.92$ （其中 Y 表示可染率，X 表示积温， $R^2=0.4802$ ， $F=12.44$ ），又根据回

归方程可的 $Y=0$ 时, X 为 126.22°C , 其现实意义可能为育性转变需要的临界积温, 转换为日平均温度, 不育系 S1 的为 14.20°C , 不育系 S5 的为 14.02°C , 这几个数值的意义为不育系要保持育性彻底, 花期的最高平均温度。由结果可推测花期日平均温度在 14°C 以下时, 不育系的育性能够较好的保持。

2.3 云南元谋地区试验结果分

2.3.1 第一期不育系结果分析

2.3.1.1 不育系生长习性

在云南元谋, 不育系和可育系的生育期第一期见表 6。根据田间观察和记录, 不育系的生育期约需 129 天, 花期在 24/11- 30/12 日, 约有 36 天; 可育系的生育期约需 120 天, 不育系花期在 24/11-22/12 日, 约有 30 天, 不育系和可育系的生育期与兰州点相差不大。同时也存在花期延长的问题, 其原因与兰州和天祝点点相同。仍是由于不育系结实率较低, 现蕾后取大小不等的花芽用于固定, 及开花后每天取花, 植株没有结果, 使花期、成熟期相应延迟了 8-9 天。另外, 不育材料之间的出苗期、现蕾期、初花期、成熟期等与兰州、天祝点基本相似, 无明显差别。

表 6 第一期不育系和对照的生育期表
Table 6 The different material procreation date at first stage

品种	播种期	出苗期	现蕾期	初花期	盛花期	终花期	成熟期	生育期 (天)
S1	04-10-1	04-10-4	04-11-18	04-11-24	04-12-11	04-12-30	05-2-10	132
S5	04-10-1	04-10-5	04-11-18	04-11-26	04-12-11	04-12-30	05-2-9	131
陇亚 9 号	04-10-1	04-10-5	04-11-18	04-11-24	04-12-07	04-12-22	05-2-02	124

2.3.1.2 第一期花期温度变化

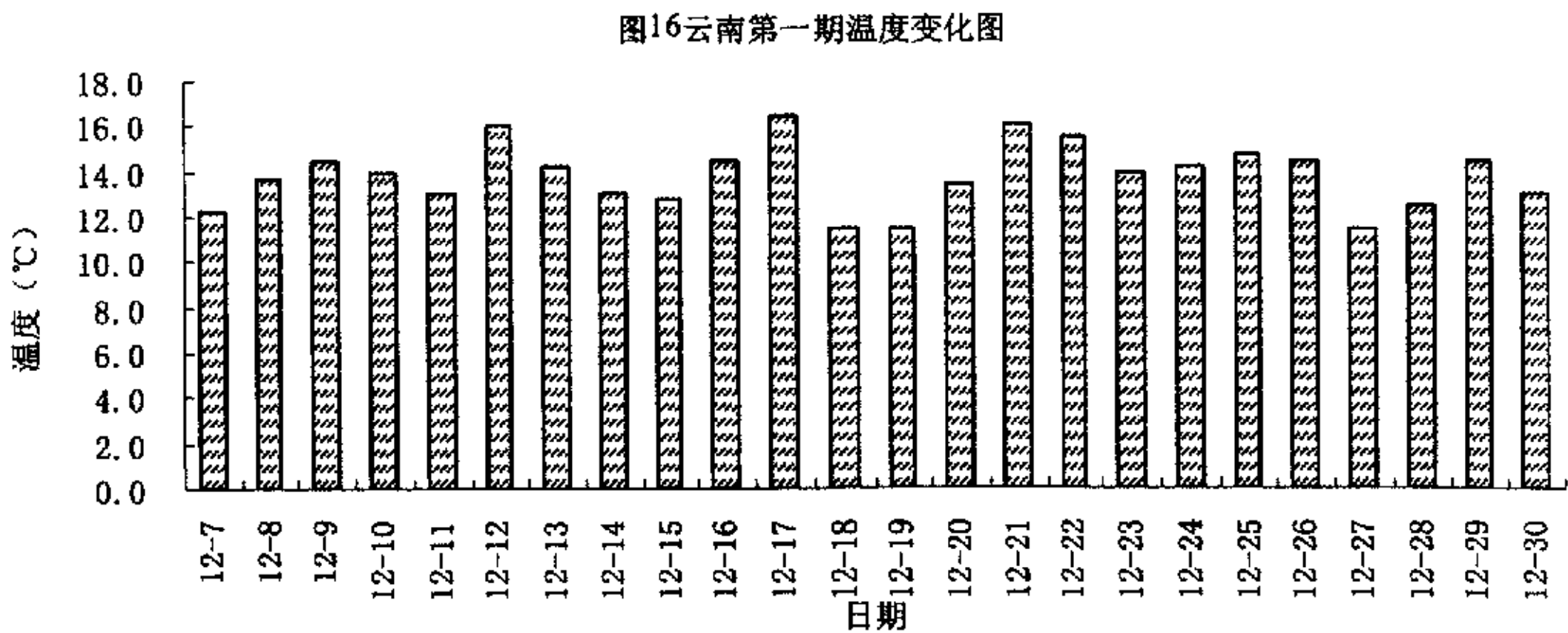


图 2-16 云南第一期花期温度的变化
Fig.2-16 The variation of temperature in yunnan

在云南，根据大田气候条件下，如图 2-16。第一期花期在 2004 年 7/12 日-30/12 日，日平均温度 13.86℃，比兰州低 8.2℃，比天祝低 3℃左右。在花期温度的变化中，第一期的日平均温度的变化幅度较平缓，在 11.5℃到 16℃之间，峰值不明显，除 12 月 17 日达到日平均最高温度 16.5℃以外，在花期温度变化中有 11 天均低于 14.00℃（包括 14℃），有 9 天低于 13℃（包括 13℃）。云南第一期花期试验，天气以阴为主，晴天较少。

2.3.1.3 第一期不育系花粉可染率及自交结果率的变化

2.3.1.3.1 第一期不育系花粉可染率的变化

在开花期统计可染率的情况，分别绘于图 2-17、2-18。从图 2-17、2-18 可以看出，与兰州、天祝点一样不育系 S1 的可染率在初花期较低，然后逐渐上升，在 25/12 日出现一个育性峰值 9.02%，然后有一个下降过程，可染率在 0.08%-9.02%之间幅动，平均可染率为 3.27%；不育系 S5 的可染率同样在初花期较低，然后逐渐上升，到 23/12 也出现了一个峰值 5.64%，然后又逐渐下降，可染率在 0.00%-5.64%之间幅动，平均可染率为 1.29%。其中 5.64%是不育系 S5 在整个花期可染率的最大值。陇亚 9 号始终保持着较高的可染率，其可染率在 72.6%-90.48%之间幅动，相对变化幅度较小。据田间初步观察和统计，不育系的可染率与温度有关，随温度的变化而变化，这表明田间温度对该雄性不育材料的可染率有重要影响。从花粉可染率的变化幅度来看，不同材料之间的可染率也存在差异，S1 的变化幅度较大，而 S5 的变化幅度较小，这与兰州点相同，与天祝点则相反。陇亚 9 号则始终保持较高的可染率，与兰州点和天祝点的花粉可染率差别不大。

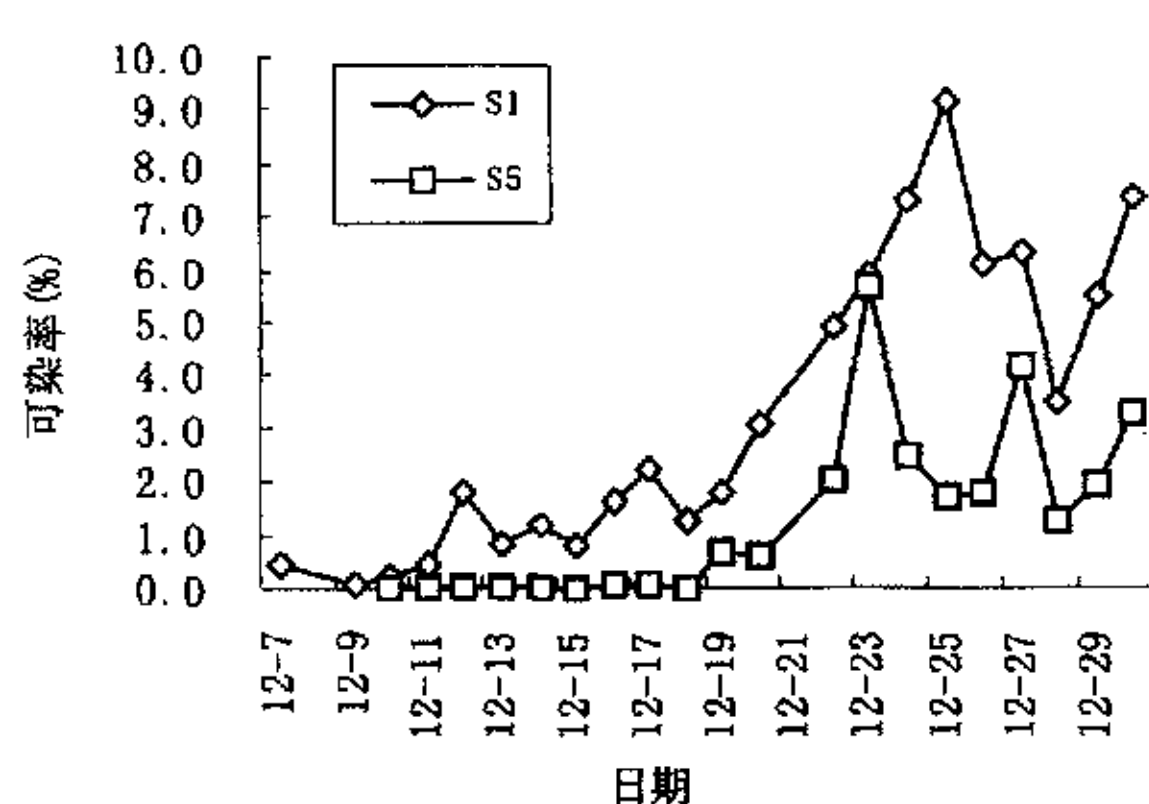


图 2-17 云南第一期点不育系 S1 和 S5 的可染率

Fig.2-17 The variation of S1 and S5's rate of pollen fertility in the first stage

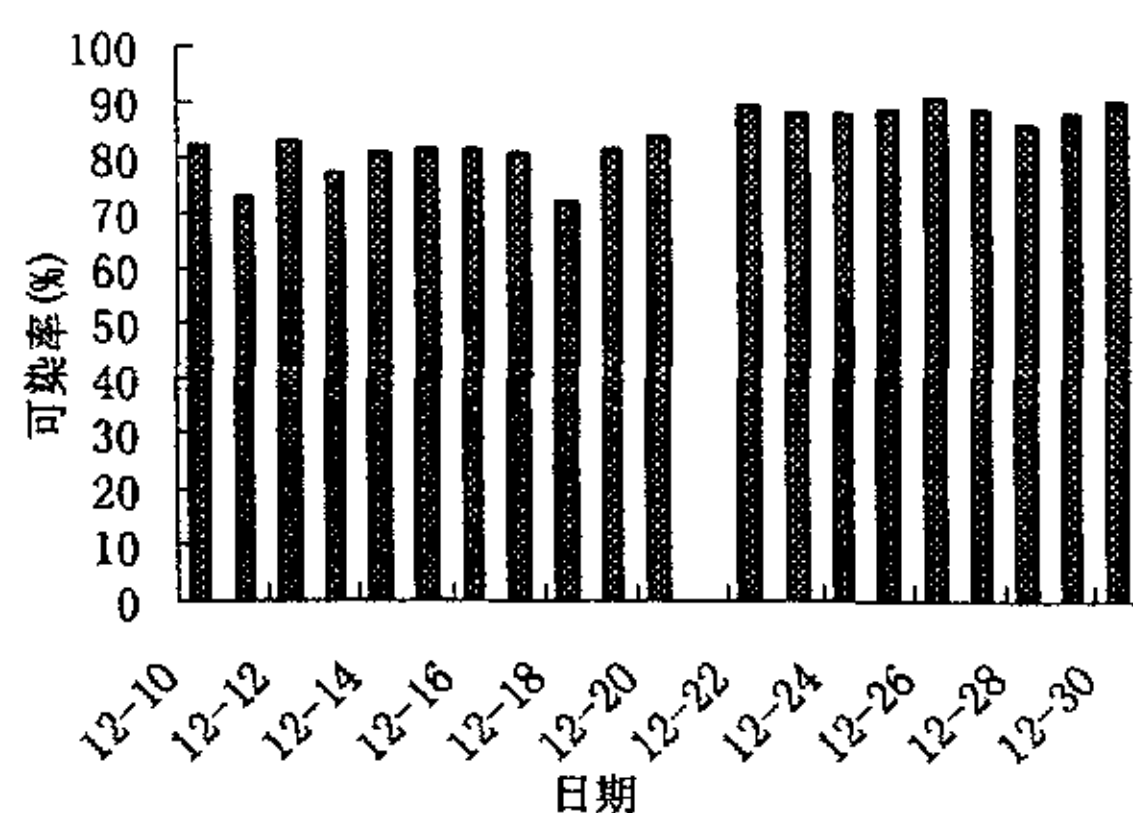


图 2-18 云南第一期点可育系陇亚 9 号的可染率

Fig.2-18 The variation of longya No.9's rate of pollen fertility in the first stage

2.3.1.3.2 不育系自交结实率的变化

在成熟期后统计自交结实率的情况，并绘图 2-19。从图 19 可以看出，不育系 S1 在初花期结实率较低，然后逐渐上升，到 22/12 日出现一个育性峰值，再有一个下降过程，到 25/12 日达到结实率的最大值 60.87%，此后可染率又有一个下降和上升的波动；不育系 S5 的可染率在初花期有大约 8 天结实率为 0%，然后逐渐上升，到 24/12 出现了一个峰值，此后又逐渐下降，到 30/12 日达到最大值 61.90%。

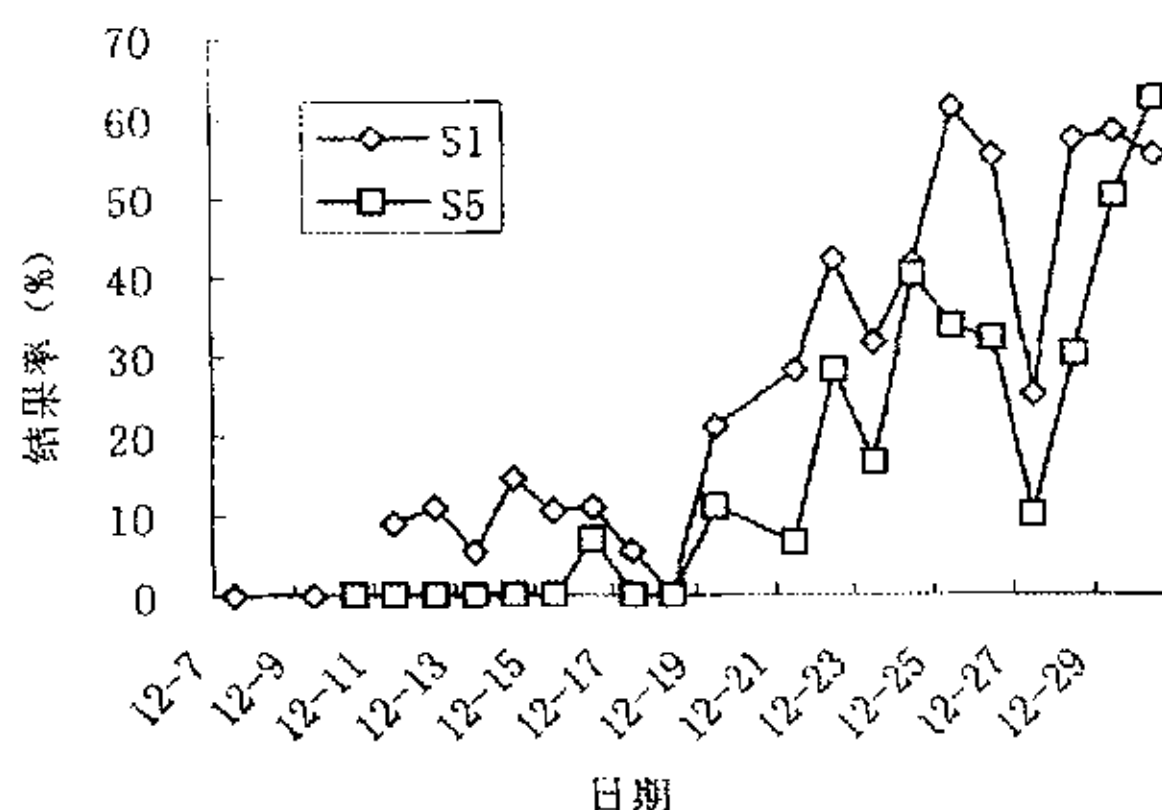


图 2-19 云南第一期不育系套袋结实率的变化

Fig. 2-19 The variation of seed-setting rate bagged at first

不育系 S1 的结实率在 0%-60.89%之间幅动，平均结实率 25.83%；不育系 S5 的结实率在 0%-61.90%之间变化，平均结实率为 17.18%。据田间初步观察和统计，不育系的结实率与温度有关，随温度的变化而变化。这表明田间温度对该雄性不育材料的结实率有重要影响。从自交结实率的变化幅度来看，不同材料之间的结实率存在差异，S1 的变化幅度较小，而 S5 的变化幅度较大，与不育系在第一期的可染率变化情况相反。

2.3.1.4 可染率与积温的相关及回归分析

2.3.1.4.1 可染率与积温的相关分析

为了进一步分析可染率与温度的关系，对可染率与开花当天及开花前几天单天温度以及累积温度同样进行相关分析，得到可染率与开花当天、开花前几天单天温度及累积温度的相关系数。结果表明，花粉可染率与开花当天温度没有相关性，但是与积温呈正相关。从表 7 可染率与花期积温的相关系数可以看出，不育系 S1 与开花当天至前 8-10 天的积温显著相关，与前 9 天左右的积温对可染性的影响最大，相关系数为 0.6295(P 值为 0.003)。不育系 S5 的可染率与开花当天至前 7-10 天的积温显著相关，与前 9-10 天的积温达到极显著水平，相关系数为 0.7278(P 值为 0.0006)。但是，在云南第一期不同材料间的可染率与日积温的相关性差异不是很明显，S5 的可染率与积温相关性较大。对陇亚 9 号的可染率与与开花当天、开花前几天单天温度及累积温度的相关分析，陇亚 9 号的可染率与这些变量的相关性不显著。

表 7 云南第一期花粉可染率与积温的相关系数

Table 7 coefficients of correlation between fertility rate of pollen and accumulated temperature in Tianzhu

品种		2	3	4	5	6	7	8	9	10
S1	相关系数	0.103	0.047	0.123	0.303	0.343	0.285	0.322	0.525	0.629
	P 值	0.666	0.846	0.607	0.194	0.139	0.223	0.167	0.017	0.003
S5	相关系数	0.311	0.366	0.285	0.147	0.128	0.404	0.528	0.536	0.558
	P 值	0.209	0.136	0.253	0.560	0.613	0.097	0.024	0.022	0.016
陇亚 9 号	相关系数	0.310	0.384	0.408	0.367	0.362	0.320	0.283	0.272	0.205
	P 值	0.097	0.036	0.025	0.046	0.050	0.085	0.130	0.146	0.278

2.3.1.4.2 可染率与积温的回归分析

与兰州和天祝点相同，在每个材料花粉可染率与积温的相关系数最大，并且达到显著水平时，进行线性回归分析，建立线性回归模型，回归方程及分析图如图 2-21、2-22。回归分析结果表明，育性与开花前积温呈显著线性回归。根据图 21、22 的结果表明，可染率与花期积温呈显著线性回归。由回归分析得到不育系 S1 的回归方程： $Y=0.6624X-78.833$ （其中 Y 表示可染率，X 表示积温， $R^2=0.3961$ ， $F=11.8076$ ），根据回归方程可得可染率 Y=0 时，积温 X 为 119.01°C 。不育系 S5 的回归分析方程： $Y=0.4723X-63.648$ （其中 Y 表示可染率，X 表示积温， $R^2=0.5279$ ， $F=18.022$ ），根据回归方程可的 Y=0 时，X 为 134.75°C ，其现实意义可能为育性转变需要的临界积温，转换为日平均温度，不育系 S1 的为 13.20°C ，不育系 S5 的为 13.48°C ，这几个数值的意义为不育系要保持育性彻底，花期的最高平均温度。由结果可推测花期日平均温度在 13°C 以下时，不育系的育性能够较好的保持。

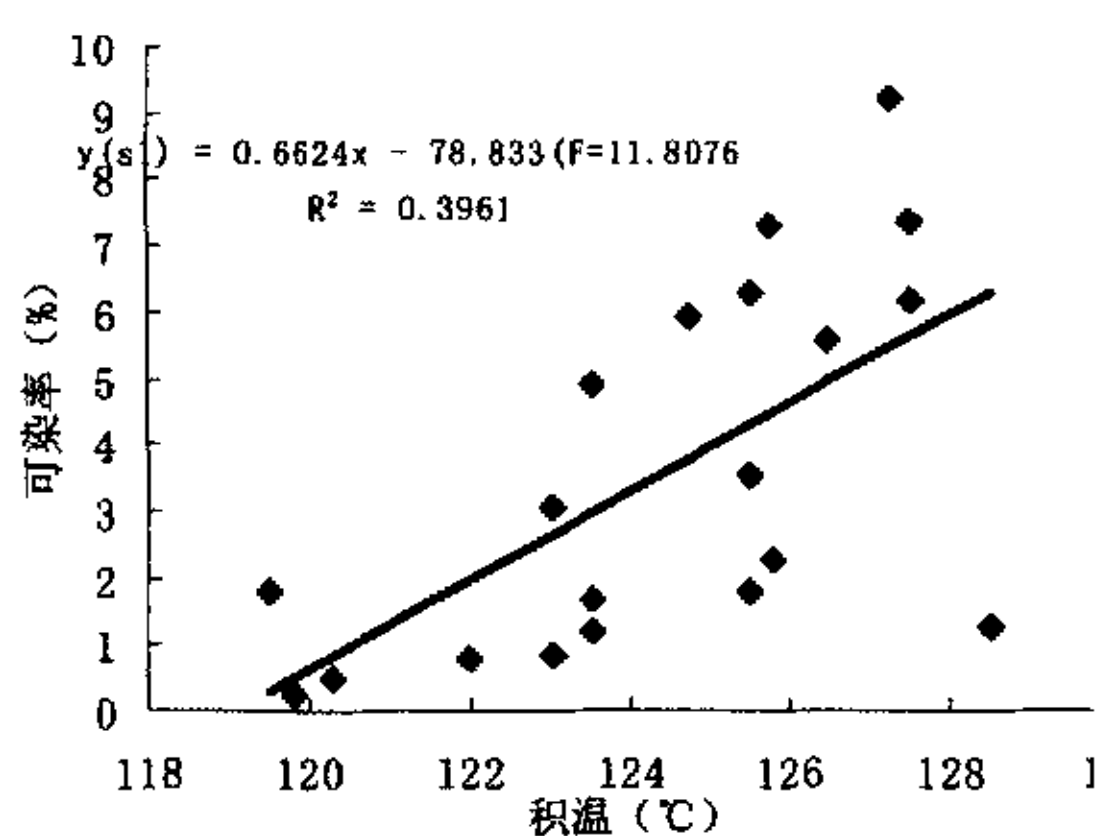


图 2-20 云南第一期点不育系 S1 的可染率与积温的关系
Fig.2-20 Scatter figure about regression analysis of pollen fertility and accumulated temperature of sterile line S1 at first stage

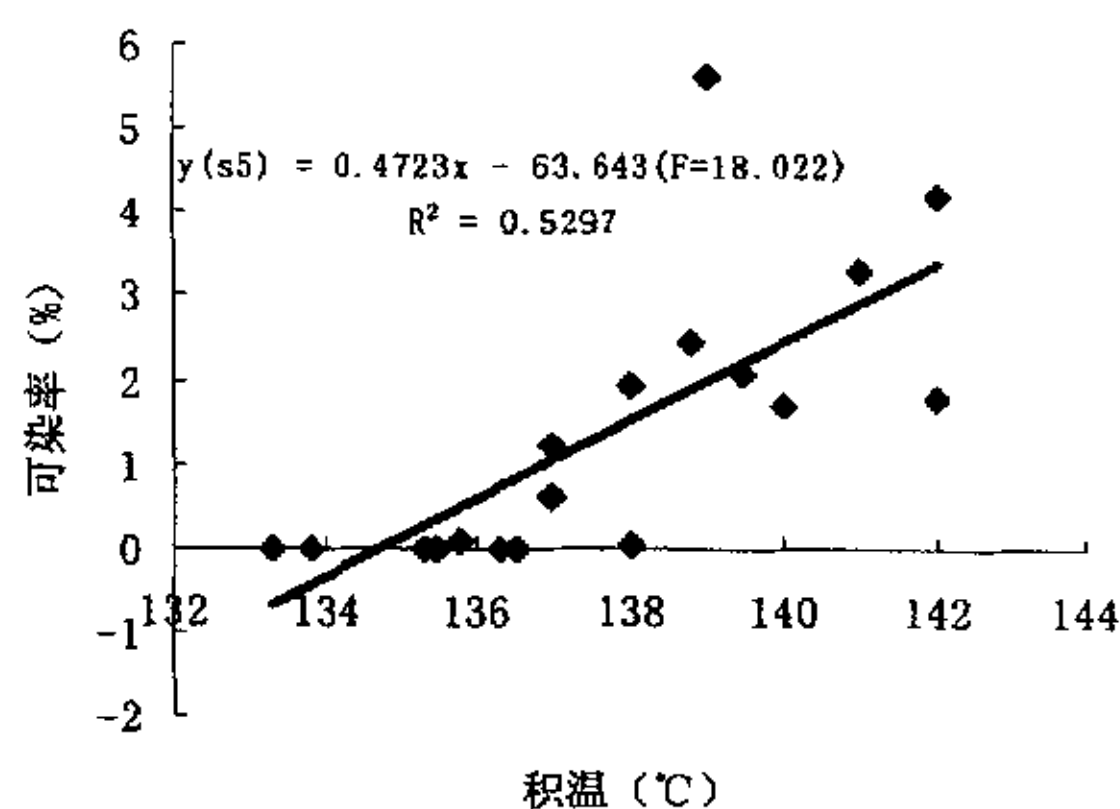


图 2-21 云南第一期点不育系 S1 的可染率与积温的关系
Fig.2-21 Scatter figure about regression analysis of pollen fertility and accumulated temperature of sterile line S5 at first stage

2.3.1.5 结果率与积温的相关及回归析

2.3.1.5.1 结果率与积温的相关分析

同样为了进一步分析结实率与温度的关系，对结实率与开花当天及开花前几天单天温度以及累积温度同样进行相关分析，得到结实率与开花当天、开花前几天单天温度及累积温度的相关系数。结果表明，自交结实率与开花当天温度没有相关性，但是与积温呈正相关。从表 8 结实率与积温的相关系数看出，不育系 S1 与开花当天至前 8-10 天的积温显著相关，相关系数分别为 0.623, 0.728, 0.489 (P 值分别为 0.004, 0.000, 0.034)。其中前 9 天左右的积温对结实率的影响最大，相关系数为 0.728 (P 值为 0.000)。不育系 S5 的结实率与开花当天至前 9 天左右的积温显著相关，相关系数为 0.570 (P 值为 0.011)。第一期不同材料间的结实率与日积温的相关性差异大。同时，不同材料对温度的敏感程度也不同。S1 的结果率与开花前 8-10 天的积温显著相关，S5 的结果率仅与开花前 9 天的积温显著相关。

表 8 云南第一期结实率与积温的相关系数

Table 8 coefficients of correlation between seed-setting rate bagged and accumulated temperature at first stage

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
S1	相关系数	0.037	0.020	0.105	0.246	0.349	0.374	0.311	0.623	0.728	0.489
	p 值	0.882	0.934	0.670	0.310	0.143	0.114	0.182	0.004	0.000	0.034
S5	相关系数	-0.155	-0.272	-0.187	-0.054	-0.016	-0.052	0.115	0.400	0.570	0.440
	p 值	0.527	0.260	0.444	0.826	0.949	0.833	0.639	0.089	0.011	0.059

2.3.1.5.2 结果率与积温的回归分析

在每个材料自交结实率与积温的相关系数最大，并且达到显著水平时，进行线性回归分析，建立线性回归模型，回归方程及分析图如图 2-22、2-23。回归分析结果表明，结实率与开花前积温呈显著线性回归。根据图 22、23 的结果表明，结实率与花期积温呈显著线性回归。有回归分析得到不育系 S1 的回归方程： $Y=0.6982X-805.57$ (其中 Y 表示结实率，X 表示积温， $R^2=0.5299$, $F=19.1646$)，根据回归方程可得结实率 Y=0 时，积温 X 为 120.26℃。不育系 S5 的回归分析方程： $Y=4.5839X-554.44$ (其中 Y 表示结实率，X 表示积温， $R^2=0.3247$, $F=8.176$)，根据回归方程可的 Y=0 时，X 为 120.95℃，其现实意义可能为育性转变需要的临界积温，转换为日平均温度，不育系 S1 的为 13.36℃，不育系 S5 为 13.44℃。这几个数值的意义为不育系要保持育性彻底，花期的最高平均温度。由结果可推测花期日平均温度在 13℃ 以下时，不育系的育性能够较好的保持。

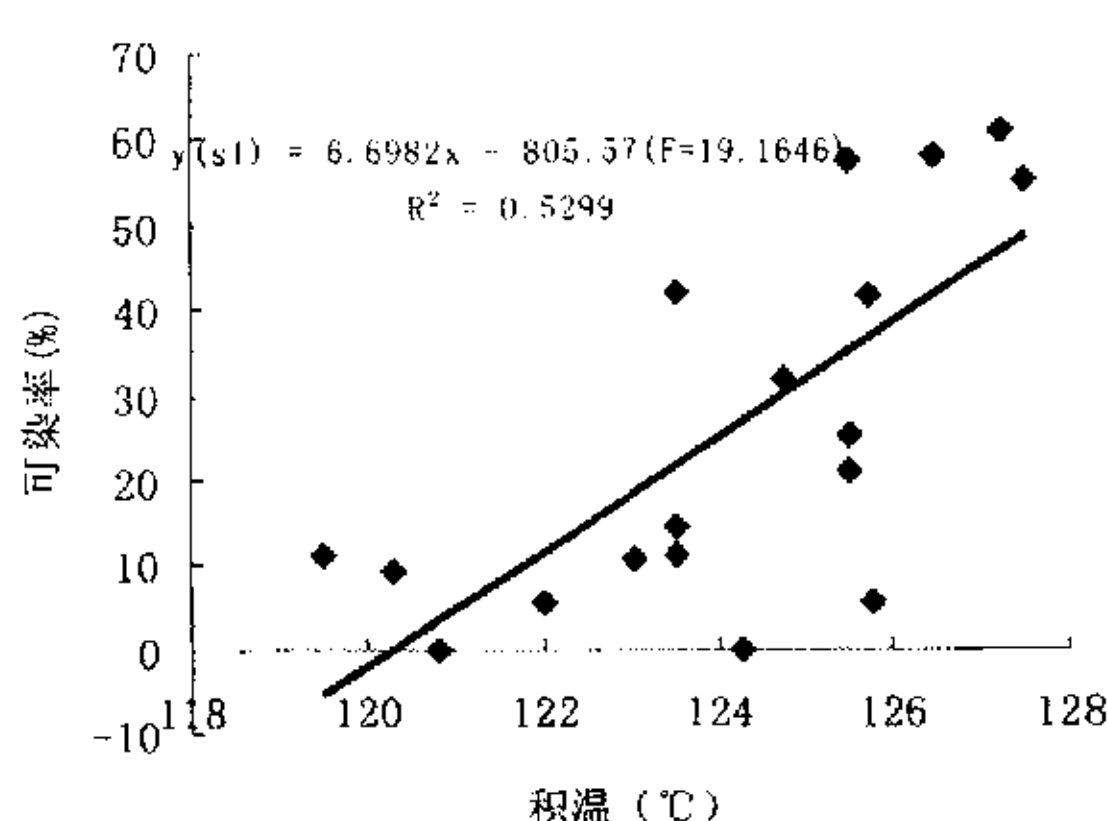


图 2-22 云南第一期点不育系 S1 的结实率与积温的关系

Fig.2-20 Scatter figure about regression analysis of seed-setting rate bagged and accumulated temperature of sterile line S1 at first stage

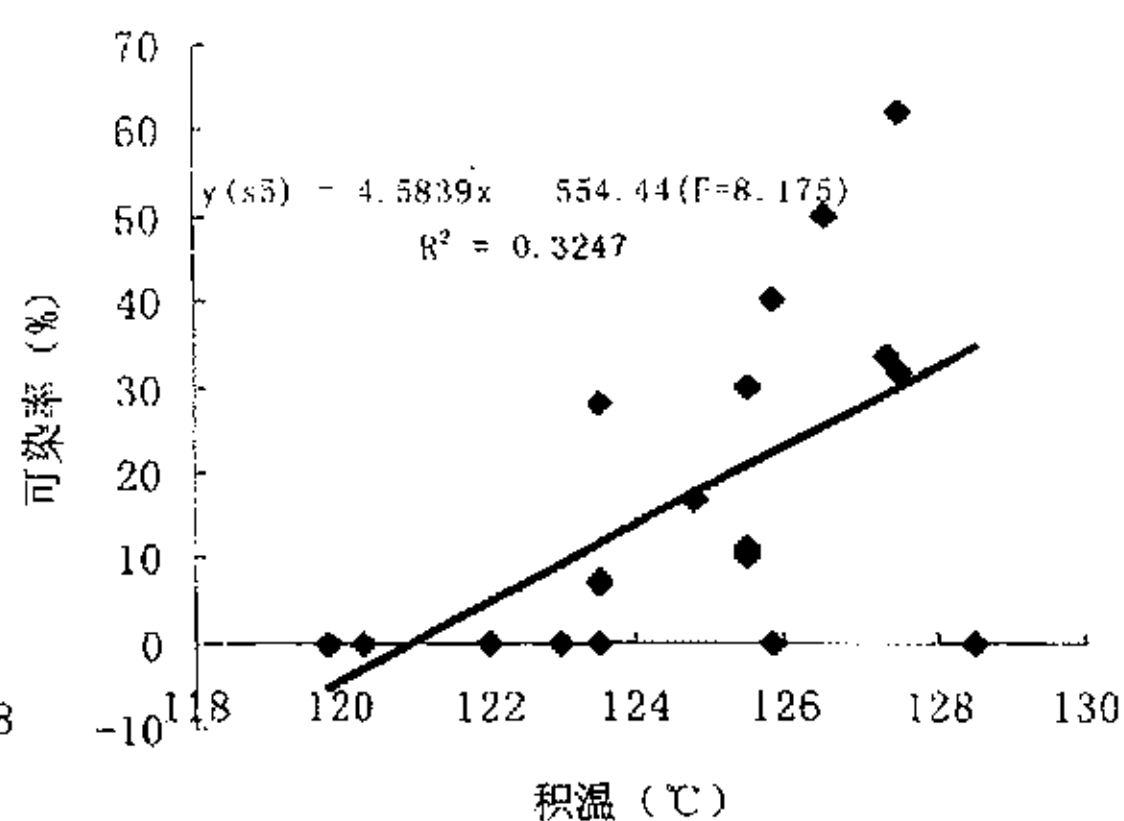


图 2-23 云南第一期点不育系 S5 的结实率与积温的关系

Fig.2-20 Scatter figure about regression analysis of seed-setting rate bagged and accumulated temperature of sterile line S1 at first stage

2.3.2 第二期不育系结果分析

2.3.2.1 不育系生长习性

在云南元谋，不育系和可育系的生育期第二期见表 9。根据田间观察和记录，不育系的生育期约需 115 天，花期在 2005 年 7/1-1/2 日，约有 21-23 天；可育系的生育期约需 106 天，花期在 2005 年 8/1-23/1 日，约有 15 天，不育系的生育期比兰州点和天祝点的生育期短，可育系。同时也存在花期延长的问题，其原因与兰州和天祝点点相同。仍是由于不育系结实率较低，现蕾后取大小不等的花芽用于固定，及开花后每天取花，植株没有结果，使花期、成熟期相应延迟了 8-10 天左右。另外，在第一期不育材料之间的出苗期、现蕾期、初花期、成熟期等基本相同，无明显差别。

表 9 第二期不同材料的生育期表

Table 9 The different material procreation date at second stage

品种	播种期	出苗期	现蕾期	初花期	盛花期	终花期	成熟期	生育期 (天)
S1	04-10-27	04-10-31	04-12-31	05-1-7	05-1-18	05-2-1	05-2-20	115
S5	04-10-27	04-10-31	04-12-31	05-1-9	05-1-18	05-2-1	05-2-19	114
陇亚 9 号	04-10-27	04-10-30	04-12-29	05-1-8	05-1-10	05-1-23	05-2-11	106

2.3.2.2 不育系花期温度变化

在云南，根据大田气候条件下，如图 2-24。第二期花期在 2005 年 7/1 日-23/1 日，日平均温度 18.11℃，比兰州低 4℃左右，比天祝和第一期分别高 2℃左右和 4℃左右。在花期日平均温度的变化中，第二期的温度变化幅度较大，在 11.5℃至 24.5℃之间变化，峰值明显。温度在初花期较低，然后逐渐上升，到 2005 年 1 月 20 日达到一个峰值，

此后又逐渐下降，到 2 月 1 日达到花期温度的最大值 24.5℃。在第二期，云南的天气状况以晴间多云为主，光照很强，达到日平均光强 45863lx。

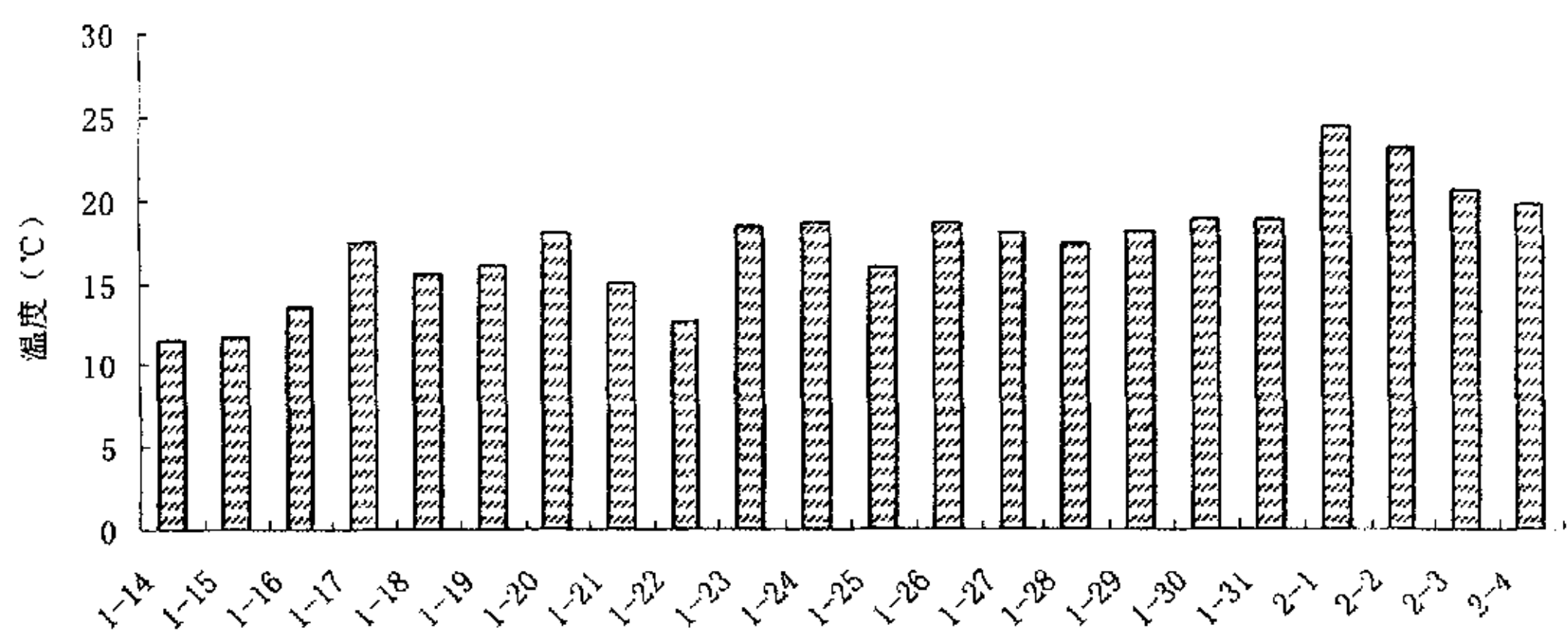


图 2-24 云南第二期的温度变化
Fig.2-24 The variation of temperature at second stage

2.3.2.3 不育系花粉可染率及自交结果率的变化

2.3.2.3.1 不育系花粉可染率的变化

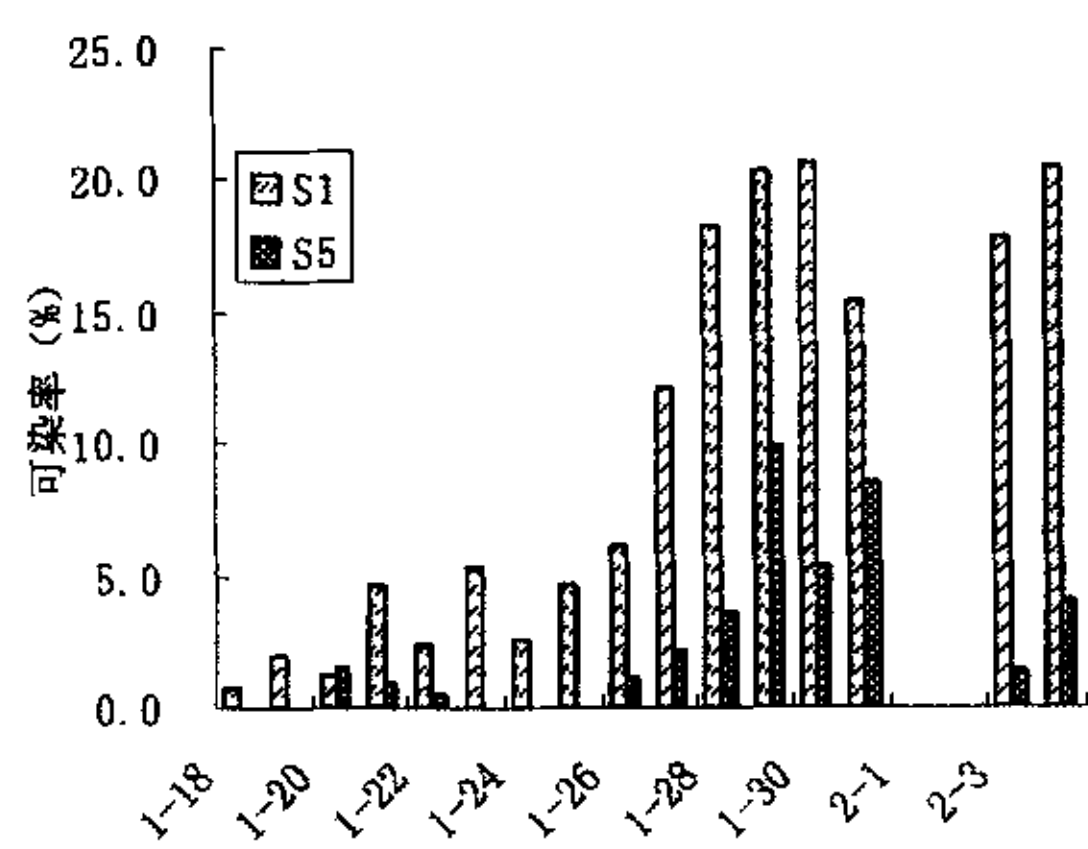


图 2-25 云南第二期点不育系 S1 的可染率
Fig.2-25 The variation of S1 and S5's rate of pollen fertility at second stage

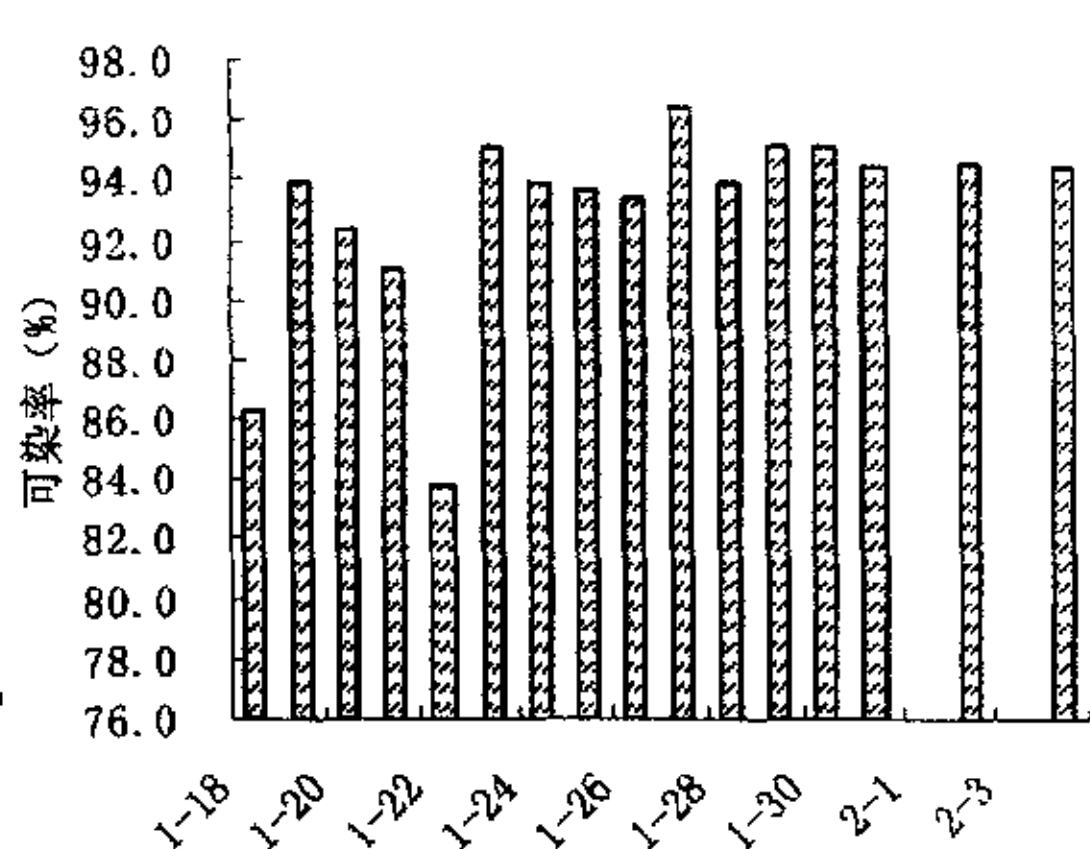


图 2-26 云南第二期点不育系 S1 的可染率
Fig.2-26 The variation of S1 and longya No.9's rate of pollen fertility at second stage

在开花期统计可染率的情况，分别绘于图 2-25、2-26。从图 2-25、2-26 可以看出，与兰州、天祝、云南第一期试点一样不育系 S1 的可染率在初花期较低，然后逐渐上升，到 28/1 日达到一个育性峰值，此后又逐渐上升，在 30/1 日达到最大值 20.67%，平均染率为 9.65%；不育系 S5 的可染率同样在初花期较低，然后逐渐上升，到 30/1 达到最大

值 9.88%，然后又逐渐下降，S5 的平均可染率 2.41%。陇亚 9 号始终保持着较高的可染率，其可染率在 83.78%-95.12%之间幅动，平均可染率为 92.96%，相对变化幅度较小。据田间初步观察和统计，不育系的可染率与温度有关，随温度的变化而变化，这表明田间温度对该雄性不育材料的可染率有重要影响。从花粉可染率的变化幅度来看，同一温度强度下，不同材料之间的可染率存在差异，S1 的变化幅度较大在 0.76%%-20.67%之间幅动，而 S5 的变化幅度较小在 0.00%-9.88%之间幅动，这与兰州试点、第一期试点的情况相同。陇亚 9 号则始终保持较高的可染率，与兰州点和天祝点，还有第一期的花粉可染率差别不大。

2.3.2.3.2 自交结果率的变化

图 2-27 为自交结果率的变化情况，不育系 S1 和 S5 在开花初期，套袋自交结实率较低，此后结实率逐渐上升，不育系 S1 到 28/1 日达到最大值 52.94%，不育系 S5 也在 28/1 日达到最大值 50.00%，表明育性也发生了波动，自交套袋结实。据观察与温度波动趋势也较为一致，随着温度的升高，自交结果数升高；温度降低，自交结果数降低，与可染率随温度的变化趋势相似。不同的材料之间自交结实率也同样存在差异，不育系 S1 的自交结实率在 0%-52.94%之间幅动，平均自交结实率 18.41%；不育系 S5 的自交结实率在 0.00%-50.00%之间变化，S5 的自交结实率 12.79%。不育系 S1 在整个花期的平均自交结实率变化幅度比不育系 S5 的平均自交结实率变化幅度大。

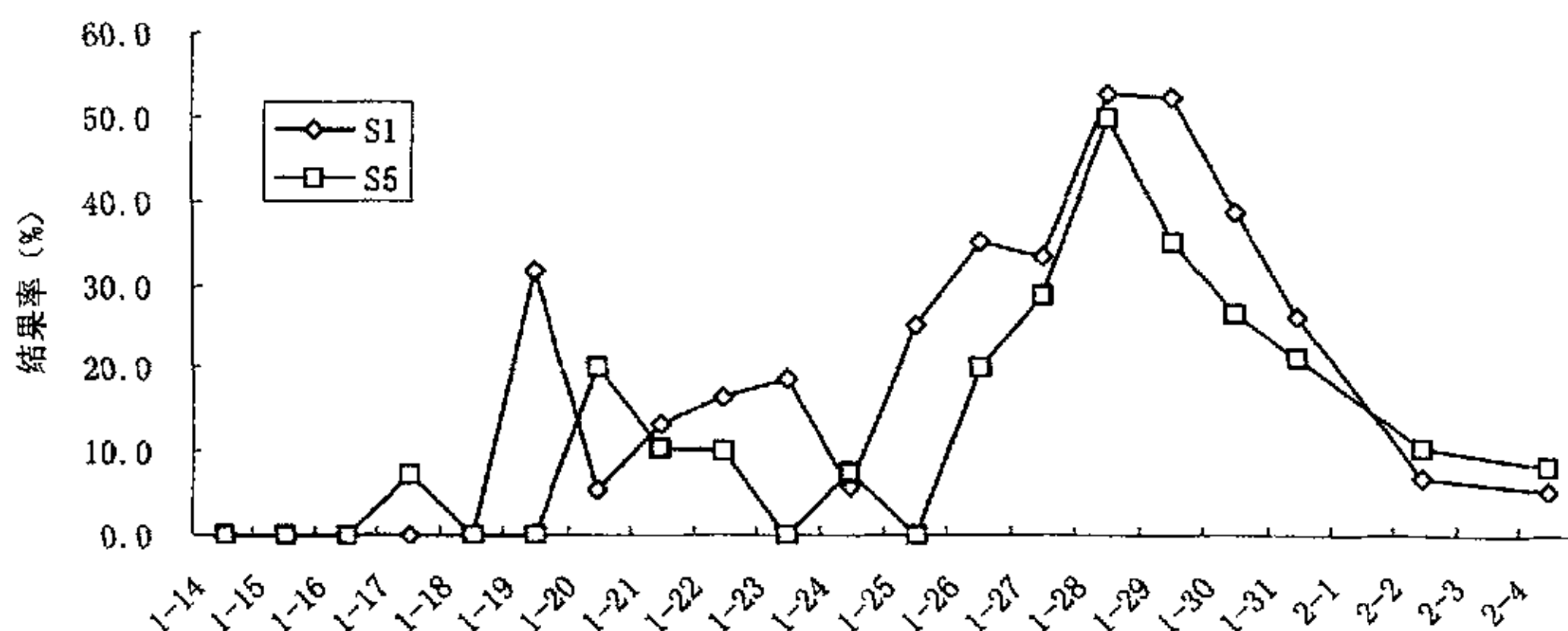


图 2-27 云南第二期结果率变化

Fig.2-27 The variation of seed-setting rate bagged at second stage

2.3.2.4 不育系可染率与积温的相关及回归分析

2.3.2.4.1 不育系可染率与积温的相关分析

第二期同样为了进一步分析结实率与温度的关系，对可染率与开花当天及开花前几

天单天温度以及累积温度同样进行相关分析，得到可染率与开花当天、开花前几天单天温度及累积温度的相关系数。结果表明，可染率与开花当天温度没有相关性，但是与积温呈正相关。从表 10 可染率与开花积温的相关系数可以看出，不育系 S1 与开花当天至前 2 天左右的积温显著相关，其中前 9 天左右的积温对可染率的影响最大，相关系数为 0.884（P 值为 0.000）；不育系 S5 的可染率与开花当天至前 4 天左右的积温显著相关，前 9-10 天左右的积温对可染率的影响最大，相关系数为 0.562（P 值为 0.027）。但是，在第二期不同材料间的可染率与日积温的相关性差异大，同时，不同材料对温度的敏感程度不同。S1 的可染率与开花前 8-10 天的积温显著相关，S5 的可染率仅与开花前 4-10 天的积温显著相关。陇亚 9 号的可染率与开花前的积温相关不显著，说明温度对陇亚 9 号的可染率影响较小。

表 10 云南第二期可染率与积温相关分析表

Table 10 coefficients of correlation between seed-setting rate bagged and accumulated temperature at third stage

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
S1	相关系数	0.393	0.606	0.796	0.828	0.814	0.826	0.808	0.800	0.839	0.884
	P 值	0.164	0.022	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000
S5	相关系数	0.225	0.357	0.483	0.506	0.555	0.563	0.527	0.544	0.548	0.562
	P 值	0.402	0.175	0.058	0.045	0.026	0.023	0.036	0.029	0.028	0.027
陇亚 9 号	相关系数	0.253	0.271	0.236	0.263	0.200	0.271	0.354	0.389	0.411	0.496
	p 值	0.345	0.310	0.397	0.343	0.476	0.328	0.196	0.152	0.128	0.051

2.3.2.4.2 可染率与积温的回归分析

与前几次试验一样，在每个材料花粉可染率与积温的相关系数最大，并且达到显著水平时，进行线性回归分析，建立线性回归模型，回归方程及分析图如图 2-28、2-29。回归分析结果表明，育性与开花前积温呈显著线性回归。结果表明，可染率与花期积温呈显著线性回归。有回归分析得到不育系 S1 的回归方程： $Y=0.1039 X-13.921$ （其中 Y 表示可染率，X 表示积温， $R^2=0.7811$ ， $F=42.811$ ），根据回归方程可得可染率 Y=0 时，积温 X 为 136.16℃，不育系 S5 的回归分析方程： $Y=0.4723X-63.648$ （其中 Y 表示可染率，X 表示积温， $R^2=0.3158$ ， $F=6.163$ ），根据回归方程可的 Y=0 时，X 为 133.98℃，其现实意义可能为育性转变需要的临界积温，转换为日平均温度，不育系 S1 的为 13.61℃，不育系 S5 的为 13.40℃，这几个数值的意义为不育系要保持育性彻底，花期的最高平均温度。由结果可推测花期日平均温度在 13℃以下时，不育系的育性能够较好的保持。

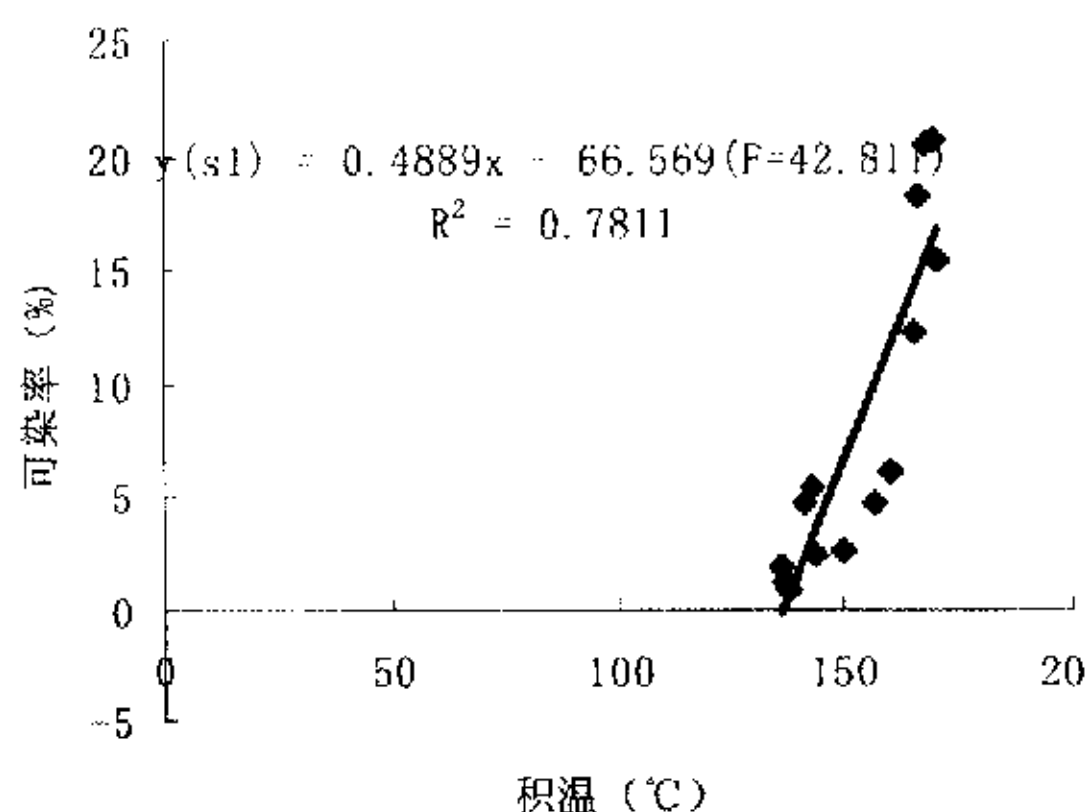


图 2-28 云南第二期点不育系 S1 的可染率与积温的关系

Fig.2-28 Scatter figure about regression analysis of pollen fertility and accumulated temperature of sterile line S1 at second stage

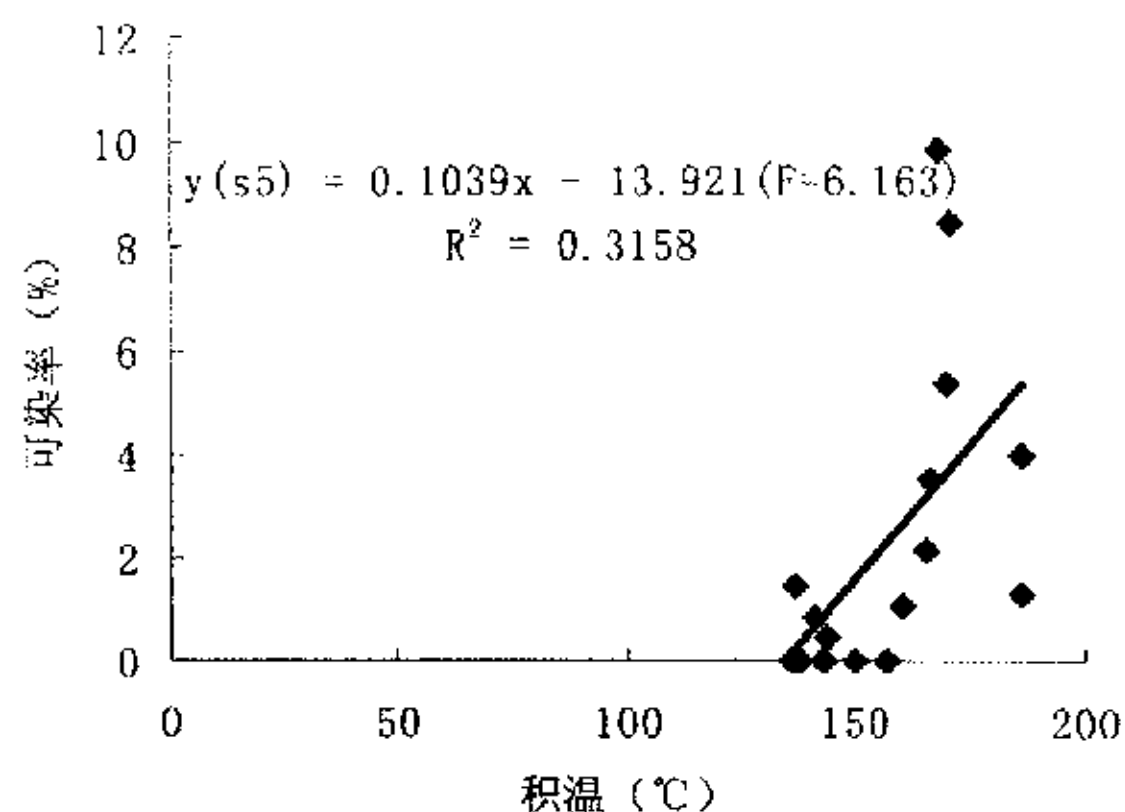


图 2-29 云南第二期点不育系 S5 的可染率与积温的关系

Fig.2-29 Scatter figure about regression analysis of pollen fertility and accumulated temperature of sterile line S5 at second stage

2.3.2.5 不育系结果率与积温的相关及回归分析

2.3.2.5.1 不育系结果率与积温的相关分析

同样为了进一步分析结实率与温度的关系，对结实率与开花当天及开花前几天单天温度以及累积温度同样进行相关分析，得到结实率与开花当天、开花前几天单天温度及累积温度的相关系数。结果表明，自交结实率与开花当天温度没有相关性，但与积温呈正相关。从表 11 结实率与开花积温的相关系数可以看出，不育系 S1 与开花当天至前 2-10 天的积温呈极显著相关，相关系数分别为 0.721, 0.768, 0.735, 0.751, 0.752, 0.733, 0.735, 0.775, 0.787 (P 值分别为 0.001, 0.001, 0.001, 0.001, 0.001, 0.001, 0.000, 0.000, 0.000)。前 9-10 天左右的积温对结实率的影响最大，相关系数为 0.787 (P 值为 0.000)。不育系 S5 的结实率与开花当天至前 2-10 天左右的积温显著相关，相关系数为 0.560, 0.666, 0.692, 0.685, 0.637, 0.615, 0.644, 0.702, 0.737 (P 值分别为 0.024, 0.005, 0.003, 0.003, 0.008, 0.011, 0.007, 0.002, 0.001)，也是前 9-10 天左右的积温对结实率的影响最大，相关系数为 0.737(P 值为 0.001)。但是，在第一期不同材料间的结实率与日积温的相关性差异大，与同一天积温的相关分析所得的相关系数不相同。

表 11 云南第二期结果率与积温相关分析表

Table 11 coefficients of correlation between seed-setting rate bagged and accumulated temperature at second stage

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
S1	相关系数	0.419	0.721	0.768	0.735	0.751	0.752	0.733	0.735	0.775	0.787
	p 值	0.106	0.002	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.000	0.000
S5	相关系数	0.462	0.560	0.666	0.692	0.685	0.637	0.615	0.644	0.702	0.737
	p 值	0.072	0.024	0.005	0.003	0.003	0.008	0.011	0.007	0.002	0.001

2.3.2.5.2 结实率与积温的回归分析

在每个材料自交结实率与积温的相关系数最大，并且达到显著水平时，进行线性回归分析，建立线性回归模型，回归方程及分析图如图 2-30、2-31。回归分析结果表明，结实率与开花前积温呈显著线性回归。根据图 30、31 的结果表明，结实率与花期积温呈显著线性回归。有回归分析得到不育系 S1 的回归方程： $Y=1.0196X-131.84$ （其中 Y 表示结实率，X 表示积温， $R^2=0.6189$ ， $F=22.710$ ），根据回归方程可得结实率 Y=0 时，积温 X 为 129.31°C 。不育系 S5 的回归分析方程： $Y=0.8026X-106.47$ （其中 Y 表示结实率，X 表示积温， $R^2=0.5425$ ， $F=16.599$ ），根据回归方程可的 Y=0 时，X 为 132.66°C ，其现实意义可能为育性转变需要的临界积温，转换为日平均温度，不育系 S1 的为 12.93°C ，不育系 S5 为 13.27°C 。这几个数值的意义为不育系要保持育性彻底，花期的最高平均温度。由结果可推测花期日平均温度在 13°C 以下时，不育系的育性能够较好的保

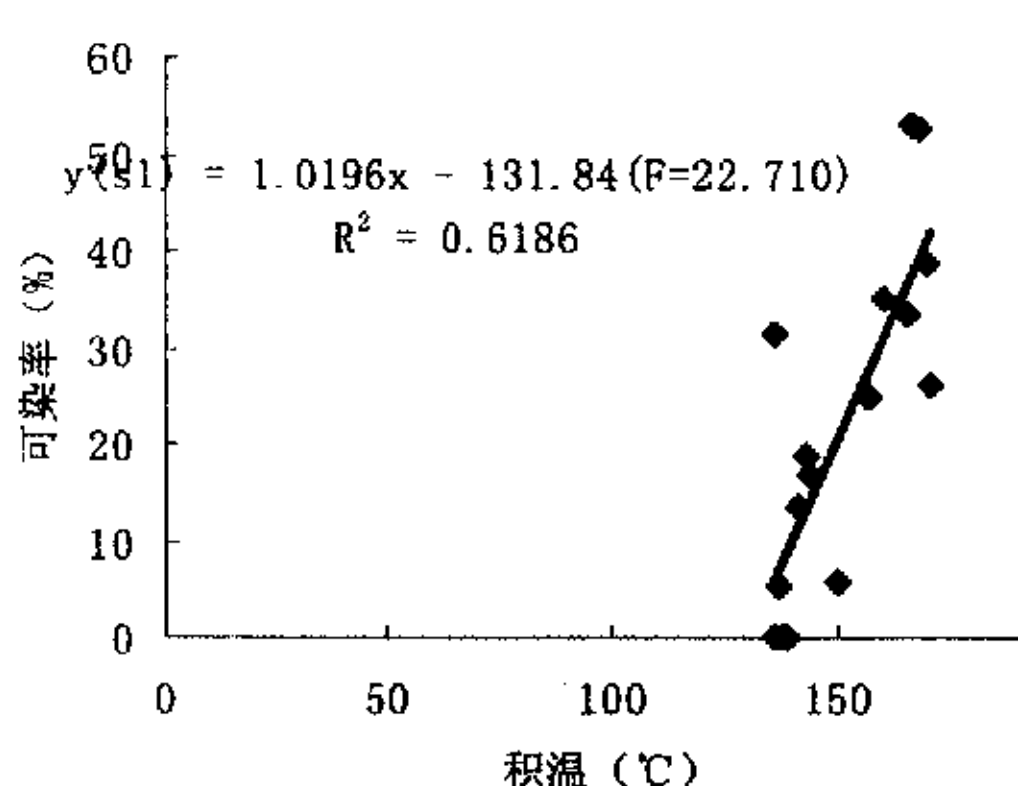


图 2-30 云南第二期点不育系 S1 的结实率与积温的关系

Fig.2-30 Scatter figure about regression analysis of seed-setting rate bagged and accumulated temperature of sterile line S1 at second stage

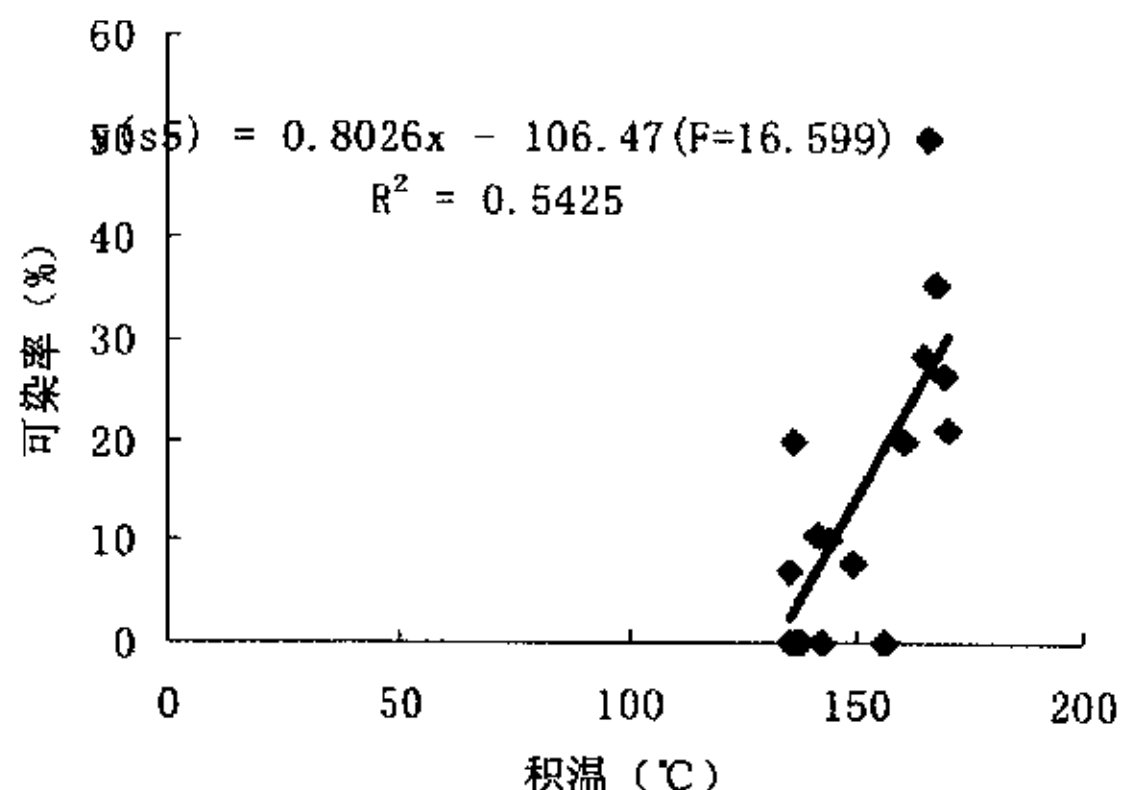


图 2-31 云南第二期点不育系 S5 的结实率与积温的关系

Fig.2-31 Scatter figure about regression analysis of seed-setting rate bagged and accumulated temperature of sterile line S1 at second stage

2.3.3 第三期不育系结果分析

2.3.3.1 不育系生长习性

在云南元谋，不育系和可育系的生育期第三期见表 12。根据田间观察和记录，不育系的生育期约需 123-124 天，可育系的生育期约需 115 天左右，花期在 2005 年 31/1-25/2 日，约有 26 天左右。可育系的生育期约需 115 天左右，花期在 2005 年 1/2-17/2 日，约有 16 天左右。不育系的生育期比兰州点、天祝点、第一期的生育期分别短 7-8 天、60-61 天和 8-9 天左右。可育系的生育期也比上几个点分别短 6 天、60 天和 9 天左右。同时也存在花期延长的问题，其原因与兰州和天祝点相同。仍是由于不育系结实率较低，现蕾

后取大小不等的花芽用于固定，及开花后每天取花，植株没有结果，使花期、成熟期相应延迟了 8-10 天左右。另外，在第三期不育材料之间的出苗期、现蕾期、初花期、成熟期等基本相同，无明显差别。

表 12 第三期不同材料的生育期表

Table 12 The different material procreation date at second stage

品种	播种期	出苗期	现蕾期	初花期	盛花期	终花期	成熟期	生育期 (天)
S1	04-11-20	04-11-25	05-1-25	05-1-31	05-2-5	05-2-25	05-3-5	123
S5	04-11-20	04-11-26	05-1-26	05-2-1	05-2-6	05-2-25	05-3-6	124
陇亚 9 号	04-11-20	04-11-25	05-1-24	05-2-1	05-1-28	05-2-17	05-2-25	115

2.3.3.2 不育系花期温度变化

根据第三期的大田气候资料，图 2-32 所示。花期在 2005 年 1 月 24 日~1 月 25 日之间，日平均温度 20.03℃，比兰州约低 2℃左右，比第二期花期温度高 2℃左右。在花期初期温度较高，然后温度有所下降，到 7/2 日左右温度再次上升，达到一个峰值，此后又有所降低，然后又上升，在 20/2 达到花期温度的最高值 23.5℃。第三期试验的花期处于云南春天时期，日平均温度较高，只有三天在 18℃（包括 18℃）以下，变化幅度在 17.5℃到 23.5℃之间。在第三期，云南的天气状况以晴间多云为主，光照很强，达到日平均光强 500271x

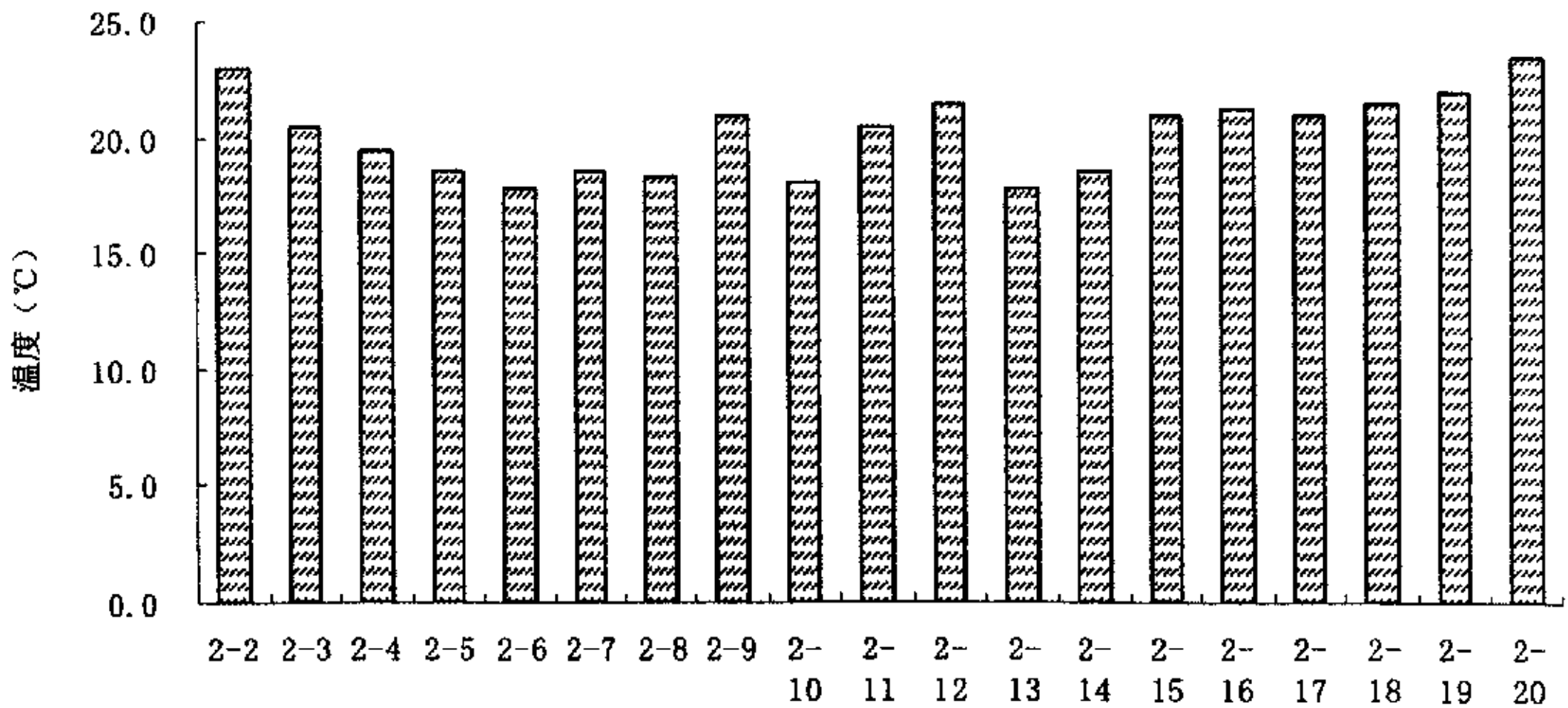


图 2-32 云南第三期的温度变化

Fig.2-32 The variation of temperature at third stage

2.3.3.3 不育系花粉可染率及自交结果率的变化

2.3.3.3.1 不育系花粉可染率的变化

根据第三期所记载的花粉可染率的资料分别绘于图 2-33。从图 2-33 可以看出，在 2 月 3 日至 2 月 10 日初花期阶段，不育系 S1 和 S5 的可染率都较低，此后，S1 的可染率

逐渐升高，S5 的可染率仍保持在 4.00% 以下，到 2 月 14 日 S1 的可染率达到了 13.72%，S5 的可染率 9.20%。2 月 15 日不育系 S1 和 S5 的可染率都达到最高峰，S1 为 33.19%，S5 为 12.09%。在整个花期期间，不育系 S1 的可染率平均为 9.91%，在 0%-33.72% 之间变化；不育系 S5 的可染率平均 3.57%，在 0%-13.72% 之间变化。据田间初步观察和统计，不育系的可染率与温度有关，随温度的变化而

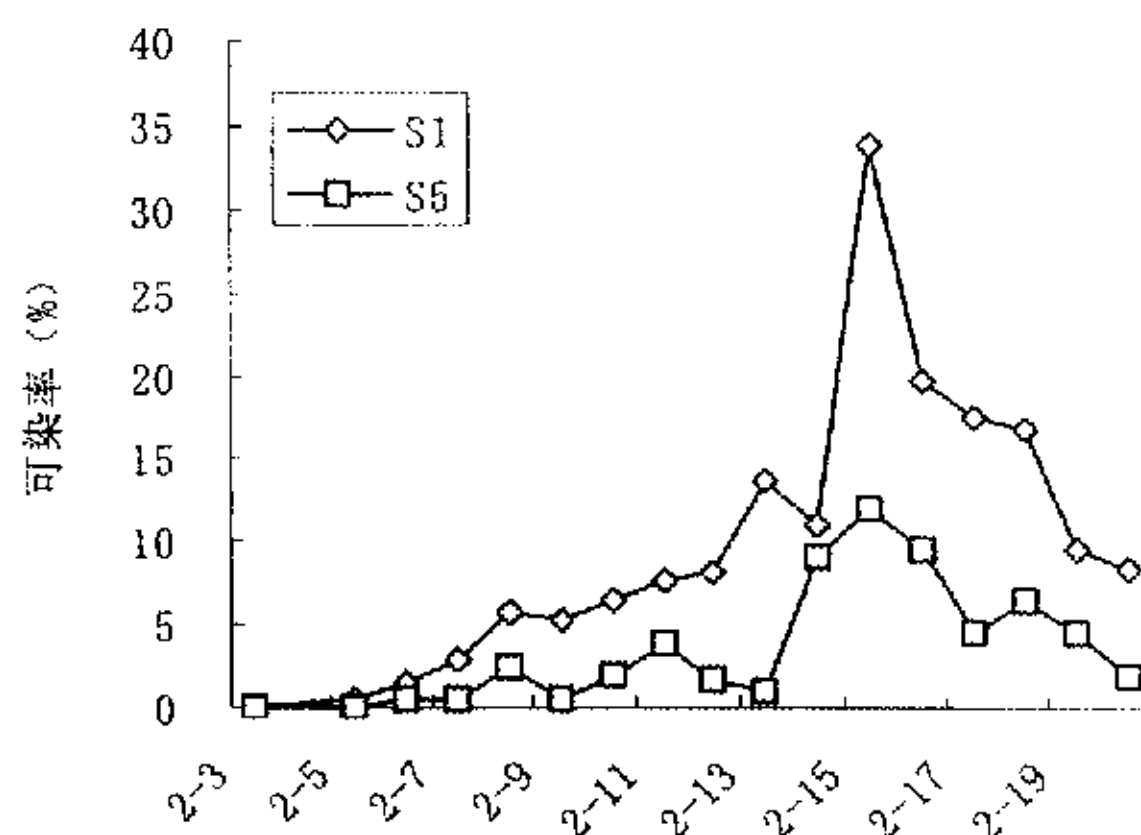


图 2-33 云南第三期点不育系 S1 和 S5 的可染率
Fig 2-33 The variation of S1 and S1and S5's rate of pollen fertility at third stage

变化，这表明田间温度对该雄性不育材料的可染率有重要影响。从花粉可染率的变化幅度来看，同一温度强度下，不同材料之间的可染率存在差异，S1 的变化幅度较大，而 S5 的变化幅度较小，这与兰州点、云南第一期和第二期的可染率变化结果相同。

2.3.3.3.2 自交结实率的变化

在成熟期后统计自交结实率的情况，并绘图 2-34。从图 2-34 可以看出，不育系 S1 在初花期结实率较低，然后逐渐上升，到 16/2 日出现一个育性峰值 75.00%，是第三期花期的最高值，然后逐渐下降过程。不育系 S5 的结实率在初花期较低，然后逐渐上升，同样在 16/2 出现了一个峰值 80.00%，此后又逐渐下降。不育系 S1 的结实率在 0%-75.00% 之间幅动，平均结实率 30.19%；不育系 S5 的结实率在 0%-80.00% 之间变化，平均结实率为 19.57%。据田间初步观察和统计，不育系

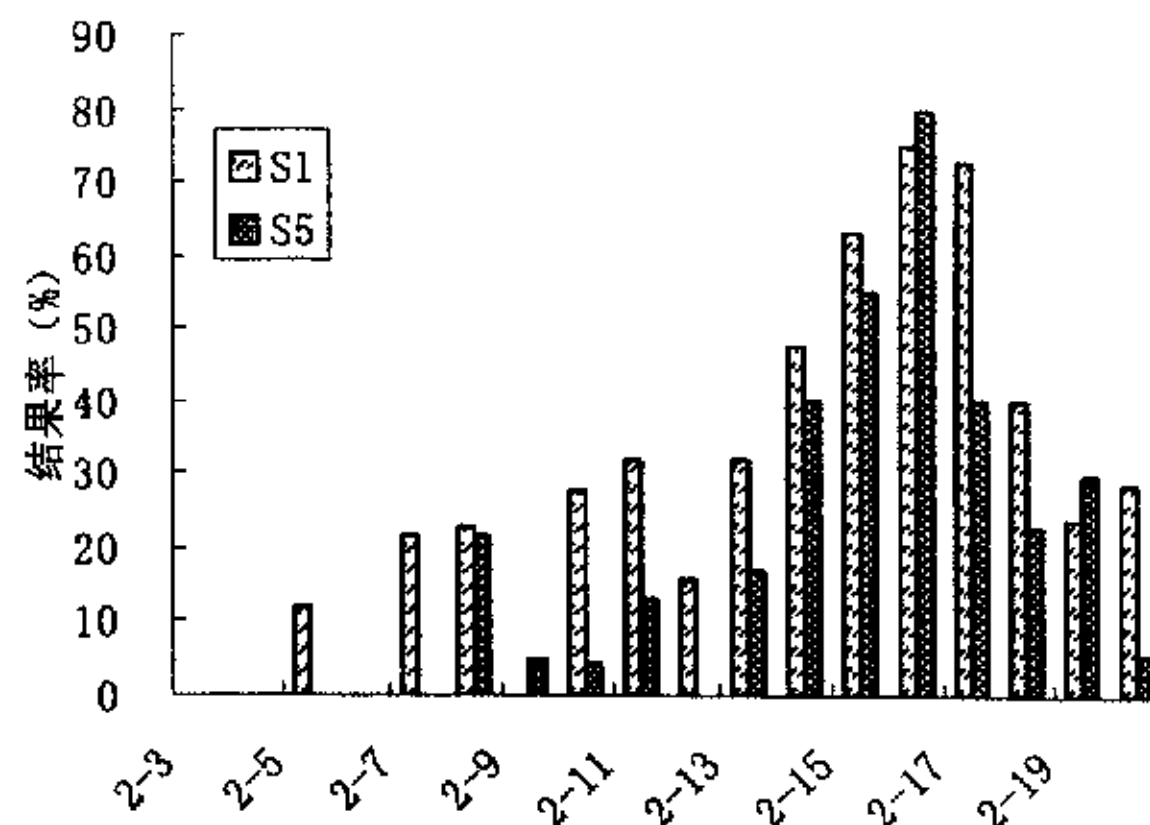


图 2-34 云南第三期 S1 和 S5 的结果率变化
Fig.2-34 The variation of seed-setting rate bagged at third stage

的结实率与温度有关，随温度的变化而变化。这表明田间温度对该雄性不育材料的结实率有重要影响。从自交结实率的变化幅度来看，同一温度强度下，不同材料之间的结实率存在差异，S1 的变化幅度较小，而 S5 的变化幅度较大。

2.3.3.4 可染率与积温的相关分析

同样为了进一步分析可染率与温度的关系,对可染率与开花当天及开花前几天单天温度以及累积温度同样进行相关分析,得到可染率与开花当天、开花前几天单天温度及累积温度的相关系数。结果表明,第三期不育系的自交可染率与开花当天温度没有相关性,从表 13 可染率与开花积温的相关系数可以看出,与积温也没有相关性。相关系数分别为 0.028, 0.017, 0.141, 0.093, 0.093, -0.106, -0.159, -0.360, -0.471, -0.561 (P 值分别为 0.917, 0.951, 0.616, 0.741, 0.707, 0.571, 0.188, 0.076, 0.030)。不育系 S5 的可染率与积温相关系数为 0.031, 0.281, 0.153, -0.030, -0.021, -0.175, -0.141, -0.282, -0.308, -0.346 (P 值分别为 0.641, 0.310, 0.586, 0.915, 0.942, 0.533, 0.616, 0.309, 0.264, 0.207)。

表13 云南第三期不育系可染率与积温的相关系数

Table 13 coefficients of correlation between pollen fertility and accumulated temperature at third stage

品种		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
S1	相关系数	0.028	0.017	0.141	0.093	0.093	-0.106	-0.159	-0.360	-0.471	-0.561
	p 值	0.917	0.951	0.616	0.741	0.741	0.707	0.571	0.188	0.076	0.030
S5	相关系数	0.131	0.281	0.153	-0.030	-0.021	-0.175	-0.141	-0.282	-0.308	-0.346
	p 值	0.641	0.310	0.586	0.915	0.942	0.533	0.616	0.309	0.264	0.207

2.3.3.5 结实率与积温的相关分析

同样为了进一步分析结实率与温度的关系,对结实率与开花当天及开花前几天单天温度以及累积温度同样进行相关分析,得到结实率与开花当天、开花前几天单天温度及累积温度的相关系数。结果表明,第三期不育系的自交结实率与开花当天温度没有相关性,从表 14 结实率与开花积温的相关系数可以看出,与积温也没有相关性。相关系数分别为 0.070, -0.032, 0.094, -0.149, -0.115, -0.183, -0.260, -0.202, -0.260, -0.561 (P 值分别为 0.789, 0.904, 0.730, 0.575, 0.568, 0.660, 0.483, 0.313, 0.473, 0.313)。不育系 S5 的结实率与积温相关系数为-0.138, -0.152, 0.153, -0.076, -0.135, -0.194, -0.204, -0.211, -0.342, -0.345, -0.379 (P 值分别为 0.597, 0.560, 0.772, 0.606, 0.456, 0.431, 0.417, 0.179, 0.175, 0.133)。

表 14 云南第三期不育系结实率与积温的相关系数

Table 14 coefficients of correlation between seed-setting rate bagged and accumulated temperature at third stage

品种		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
S1	相关系数	0.070	-0.032	0.094	-0.147	-0.149	-0.115	-0.183	-0.260	-0.202	-0.260
	p 值	0.789	0.904	0.730	0.575	0.568	0.660	0.483	0.313	0.437	0.313
S5	相关系数	-0.138	-0.152	-0.076	-0.135	-0.194	-0.204	-0.211	-0.342	-0.345	-0.379
	p 值	0.597	0.560	0.772	0.606	0.456	0.431	0.417	0.179	0.175	0.133

2.4 人工控制条件下的育性表现

当处理温度为 13℃，共镜检 101 朵不育系 S5 的花，这些花的花粉可染率变化幅度在 0.00%~24.75%，101 朵花的花药颜色呈黄色的占 81.19%，花粉平均可染率为 8.47%，套袋不结实。当处理温度为 15℃，共镜检 95 朵不育系 S5 的花，这些花的花粉可染率变化幅度在 0.96%~25.48%，所镜检的 95 朵花的花药颜色呈黄色的占 82.17%，花粉平均可染率为 11.42%，套袋不结实。当处理温度为 18℃，共镜检 67 朵不育系 S5 的花，这些花的花粉可染率变化幅度在 0.47%~36.71%，67 朵花中的花药颜色呈黄色的占 64.18%，花粉平均可染率为 15.63%。当处理温度为 20℃，共镜检 150 朵不育系 S5 的花，150 朵花中的花药颜色呈黄色的占 52.00%，这些花的花粉可染率变化幅度在 2.76%~38.48%，花期的平均花粉可染率为 18.29%，套袋结果率为 32.7%。当温度处理为 25℃时，共镜检 70 朵不育系 S5 的花，这些花的花粉可染率变化幅度在 2.86%~54.48%，花期的花粉平均可染率为 21.39%，75 朵花的花药颜色呈黄色的占 72.21%，套袋结果率为 80%。5 个温度处理的花粉可染率结果如图 2-35，可以看出，不育系随着处理温度的升高，可育花粉率升高，提高趋势和温度处理趋势较为一致，随着温度的升高，也逐步提高，说明了育性受温度影响。图 2-36 为正常可育品种在温度处理情况下的育性情况，当处理温度为 15℃，花期的花粉平均可染率为 90.70%；处理温度为 20℃，花期的花粉平均可染率为 84.43%；处理温度为 25℃，花期的花粉平均可染率为 89.75%。可以看出，育性受温度的影响不明显。

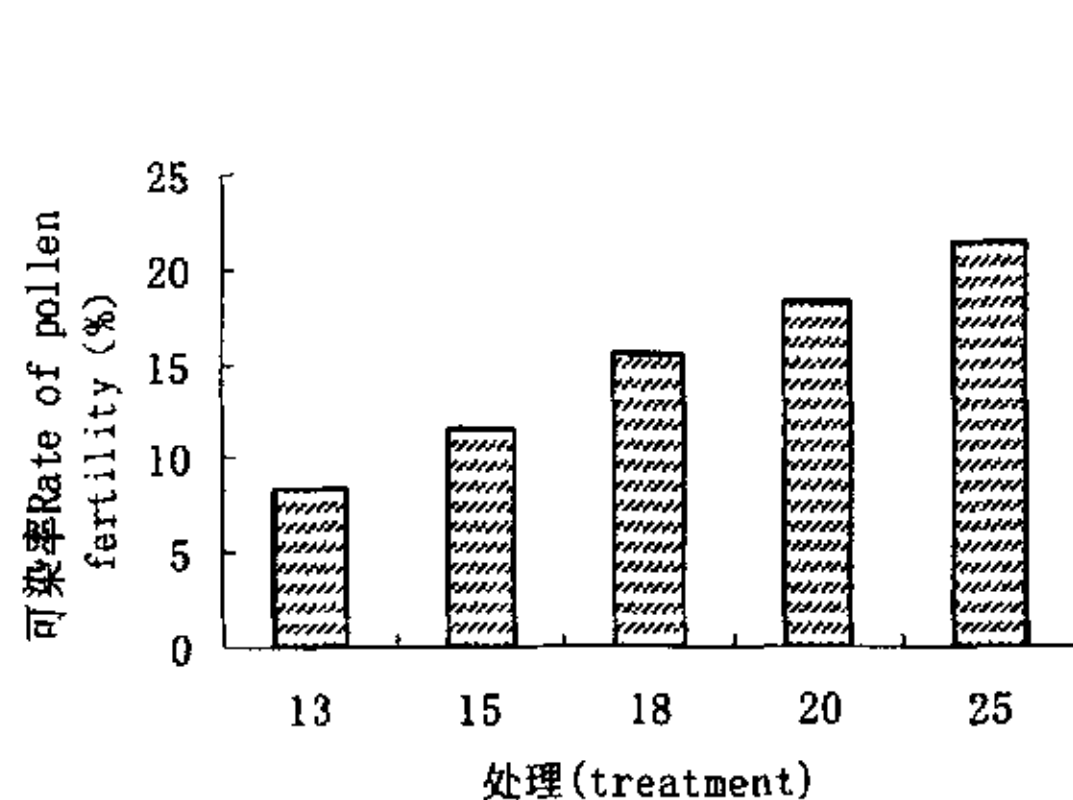


图 35 不同温度处理不育系

Fig.35 Treatment about different temperature of S5

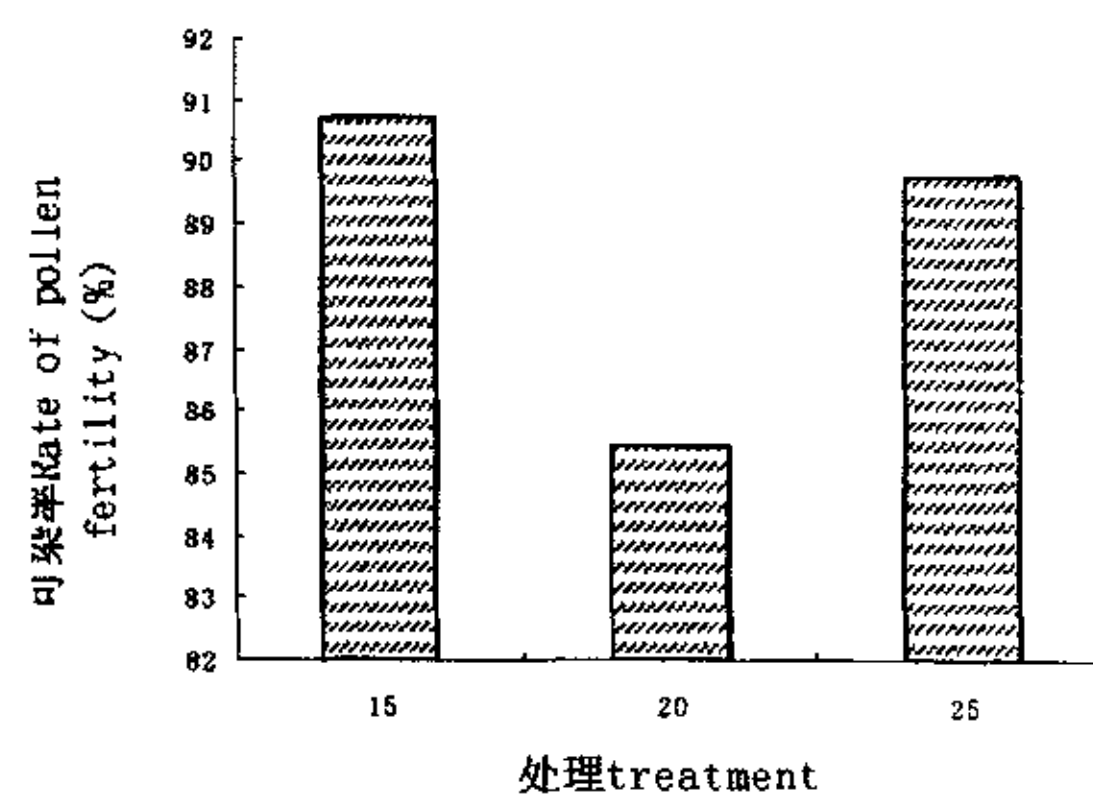


图 36 不同温度处理不育系

Fig.36 Treatment about different temperature of longya No.9

2.5 不同生态环境条件下不育系育性表现

本试验选取的5个试验点次温度和光照变化差异大，从选点来看，所选的3个试验点的温度、光照等气候环境条件存在差异，不育系在各点的育性表现不同；从播期来看，

同一地点不同播期间温度和光照也存在差异，同样不育系在各播期的育性也存在差异，如表15。

表 15 花期可染率、结果率和温度比较表

Table15 Temperature in comparision with seed-setting rate bagged and pollen fertility					
地点	S1		S5		温度
	可染率(%)	结果率(%)	可染率(%)	结果率(%)	℃
兰州	10.94	57.27	9.40	58.41	22.06
天祝	9.49		8.41		16.87
第一期	3.27	26.93	1.29	17.18	13.86
第二期	9.65	18.41	2.41	12.79	18.11
第三期	9.91	30.19	3.57	19.57	20.03

兰州试点处于N36°，海拔1500m，3月15日播种，5月21日现蕾，5月27日初花期至6月27日终花期日平均温度为22.06℃，是5点次中最高的，日平均温度波动幅度在11.5～28.8℃之间，其波动幅度在5点次中也最大。不育系S1的可染率为10.94%，自交结实率为57.27%；不育系S5的花粉可染率为9.40%，自交结实率为58.14%，在5个点次试验中均居于第一位。天祝点处于N37°，海拔2460m，4月17日播种，30/6日现蕾，9/7日初花期至6/8日终花期的日平均温度为16.87℃，居于5个试点的第四位，波动幅度11.9–22.5℃之间，不育系的花粉可染率也居于第四位。云南元谋试点处于N25°14'，海拔1118.4m，第一期，10月4日出苗，11月18日现蕾，11月24日初花期到1月25日终花期的日平均温度为13.86℃，是5个试点中最低的，日平均温度波动幅度在11.5～16.5℃之间的，不育系S1的花粉可染率为3.27%，不育系S5的花粉可染率为1.29%，在5点次试验中最低。不育系S1的自交结实率为26.93%，不育系S5的自交结实率为17.18%，自交结实率相对较高可能是由于在不育系试验小区内，花期初期除杂不彻底，造成试验数据有误差；第二期，10月31日出苗，12月3日现蕾，2005年1月7日初花期至2月4日终花期，花期平均温度为18.11℃，居于第三位，日平均温度波动幅度在11.5～24.3℃之间，第二期不育系S1的花粉可染率为9.65%，自交结实率为18.41%，不育系S5的花粉可染率为2.41%，自交结实率为12.79%，在各试点次中可染率和结实率均居于第三位。第三期，2004年25/11日出苗，2005年1月25日现蕾，2005年1月31日初花期至2月25日终花期，整个花期平均温度20.03℃，日平均温在17.8～23.5℃之间波动，不育系S1的花粉可染率为9.91%，自交结实率为30.19%，不育系S5的花粉可染率为3.57%，自交结实率为19.57%，均居于第四位。在5个试点中，兰州点花期平均温度最高，日平均温度波动幅度也最大，花粉可染率和自交结实率在5点次中居于首位。云南第一期试验，是5期试验中花期平均温度最低的，日平均温度波动

幅度也是较小的一期，花粉可染率和自交结实率在5点次中最低。由此可知，导致不育系育性发生变化的主要因素是温度，光照的影响不是很明显。5点次播种试验结果表明，在高温条件下，可提高花粉育性和自交结实率；在低温条件下，不育系的可染率和结实率都较低。在自然高温条件下，不育系在相同的光照条件下，可染率和结实率分别都有不同程度的升高。表明温度是诱导不育系育性转换的主要因素，低温诱导不育，高温诱导可育。

2.6 不同生态点不育系花粉可染率相关分析

本试验在自然条件下,对不育系S1和S5进行不同生态点,和同一生态点的育性转换,对数据完整的兰州、云南第一期、云南第二期、云南第三期等4个点次的可染率与结果率进行相关分析，得到可染率与结实率的相关系数。结果表明，不育系的可染率与结实率呈正相关。结果表明，各点次的可染率和结实率均有相关性。不育系S1的相关系数分别为0.747，0.710，0.908，0.827(P值分别为0.000，0.000，0.000，0.000)。不育系S5的可染率与结实率相关系数为0.530，0.551，0.630，0.884(P值分别为0.042，0.014，0.009，0.000)。但是，不同材料间的可染率与结实率相关性差异大，各不育系的可染率与结实率在同一点次的相关分析所得的相关系数不相同，在4个点次的相关分析中，不育系S1的可染率与结实率的相关性在99%置信区间内均达到极显著水平。不育系S5在云南第二期和第三期的可染率与结实率在99%置信区间内均达到极显著水平。

表 16 不同生态点不育系可染率结实率相关系数

Table 16 coefficients of correlation between seed-setting rate bagged and Pollen fertility

品种		兰州	云南第 1 期	云南第 2 期	云南第 3 期
S1	相关系数	0.747	0.710	0.908	0.827
	P 值	0.000	0.000	0.000	0.000
S5	相关系数	0.530	0.551	0.630	0.884
	P 值	0.042	0.014	0.009	0.000

3. 结论与讨论

3.1 不育系在各生态点的生长习性

根据田间观察和记录，由于各生态点的之间的环境条件有差异，不育系 S1 和 S5 的生育期在各点次也存在明显的差异，在同一点次不育系的生育期差异不明显。天祝点，不育系的生育期为 184 天左右，花期大约为 32 天左右；可育系的生育期约需 175 天，花期约有 24 天，其不育系和可育系的生育期是 5 个点次中最长的。不育系和可育系从终花期至成熟期的时间也最长分别为 68 天和 66 天左右。云南第一期试点，不育系 S1

的生育期约有 132 天，花期约为 36 天，不育系 S5 的生育期约为 131 天左右，花期温度为 34 天左右；可育系的生育期约为 124 天，花期为 30 天左右。不育系和可育系的花期较兰州点的花期长 6-8 天，生育期的天数基本相同，都约为 131 天左右。播种期至出苗期的时间最短，不育系和可育系都为 3 天左右。兰州点的不育系的生育期均为 131 天左右，花期大约为 30 天左右；可育系的生育期大约需 124 天，花期约为 22 天左右。云南第二期试点，不育系的生育期天数为 114-115 天左右，花期为 21-23 天左右，是 5 点次试验中最短的，从现蕾期至初花期约为 4 天左右，也是所有点次中天数最少的。云南第三期试点，不育系 S1 的生育期为 123 天，花期约为 26 天；不育系 S5 的生育期为 123 天，花期约为 26 天；可育系的生育期约为 115 天，花期约为 16 天，但是从终花期至成熟期不育系和可育系在云南第三期试验中所需的天数最少，分别仅为 9 天和 8 天左右。天祝点在 8 月下旬以后，由于温度降低，降雨量增加造成不育系和可育系晚熟，生育期延长。在云南第三期试点中，温度变化幅度较小，日平均温度较高，热量充足等原因使不育系和可育系的成熟期缩短。

3.2 各生态点温度变化趋势

本试验所选的 5 点次试验中，兰州点花期平均温度最高为 22.06℃，日平均温度波动幅度在 11.5~28.8℃之间，其波动幅度在 5 点次中也最大，在整个花期温度变化中，有三个峰值出现，初花期温度较低，成熟期温度较高。天祝点花期日平均温度为 16.87℃，居于 5 个试点的第四位，波动幅度在 11.9-22.5℃之间，在整个花期温度变化中，相对于天祝试点的花期温度来说温度在初花期较高，也出现了三个峰值，从图 10 可以看出，温度的变化幅度较为明显。云南第一期，11 月 24 日初花期到 1 月 25 日终花期的日平均温度为 13.86℃，是 5 个试点中最低的，日平均温度波动幅度在 11.5~16.5℃之间的，温度变化幅度较平缓。云南第二期，2005 年 1 月 7 日初花期至 2 月 4 日终花期，花期平均温度为 18.11℃，居于第三位，日平均温度波动幅度在 11.5~24.3℃之间，在初花期温度较低，有两个峰值出现，温度波动幅度也较为明显。云南第三期，2005 年 1 月 25 日现蕾，2005 年 1 月 31 日初花期至 2 月 25 日终花期，整个花期平均温度为 20.03℃，日平均温在 17.8~23.5℃之间波动，在整个花期温度变化中，从初花期至终花期温度始终较高，仅有一个峰值出现。

3.3 不同生态点不育系的育性表现

本试验在不同的光照和温度条件下，不育系的育性表现也不相同。不育系 S1 在 5 点次

试验中对生态差异所表现出的花粉平均可染率在0.00%-33.72%之间, 自交结实率的变异范围为0%-75%, 其在5个点的花粉平均可染率为6.85%, 自交结实率为33.2%; 不育系S5的花粉可染率变异范围为0%-21.53%, 自交结实率变异范围为0.0%-80.00%, 其在5个点的试验中花粉平均可染率为5.02%, 自交结实率为26.99%。在同一试验点, 不同材料间育性表现也不尽相同。不育系S5的花粉可染率和自交结实率在同一地点均高于不育系S1的花粉可染率和自交结实率, 表明不育系S5较不育系S1育性稳定, 能保持稳定的雄性不育。在同一海拔和试验点, 不育系的育性在播期间均有育性变化, 而随着播期的推迟, 各不育系平均不育率表现不同, 不育系S5的育性在云南三期试验中均较S1稳定。从试验结果来看, 随着温度的升高, 不育系的育性有所升高; 温度降低, 育性也有所降低。

3.4 不育系温度临界值和可染率与结实率之间回归分析结果的探讨

利用播期试验所得的不同自然温度条件下的花粉可染率和自交结实率育性观察结果和试验积累的大量数据, 通过对可染率与积温、结实率与积温的相关分析和线性回归分析, 建立线性回归模型、回归方程及散点分布图, 可较全面准确地认识一个温敏不育系对温度的敏感性: (1) 相关性分析可以得出该不育系的花粉可染率和积温之间的关系, 这对人为控制不育系的温光条件十分重要; (2) 通过散点图, 可以很直观地反映出该不育系的临界温度值, 同时可以认识雄性不育的稳定性。因此, 通过对温敏型亚麻雄性不育系 S1 和 S5 可染率和结实率与积温相关和回归分析, 及线性回归模型、回归方程及散点分布图确定不育系 S1 的育性转换的临界温度在 12.93℃-14.20℃之间; 不育系 S5 的育性转换临界温度在 13.27℃-14.02℃之间, 即不育系 S1 和 S5 的育性波动期在 13℃-15℃之间。在此期间, 高温持续时间的长短等因素对其育性影响很大。

3.5 存在和需进一步要解决的问题

根据田间观察和试验的分析结果, 在云南第三期试验中, 花期在2005年1月24日~1月25日之间, 日平均温度20.03℃, 日平均温度较高, 只有三天在18℃(包括18℃)以下, 变化幅度在17.5℃到23.5℃之间。不育系的可染率与和结实率在开花初期均较低, 到2月14日S1的可染率达到了13.72%, S5的可染率9.20%。2月15日不育系S1和 S5的可染率都达到最高峰, S1为33.19%, S5位12.09%。据不育系可染率与积温、结实率与积温的相关系数来看, 可染率与积温、结实率与积温没有相关性, 原因可能是由于第三期处于云南春天阶段, 温度较高, 持续时间长, 变化幅度较小而造成与育性的变化不相关。其具体原因还有待于进一步的研究和分析。

第三章 温敏型雄性不育亚麻细胞学特征研究

关于植物雄性不育系花药发育的形态学研究已经有很多报道,但不同的植物种类的雄性不育系甚至同一种类的不同雄性不育系的花粉败育的方式和时期也不相同。据 Laser 和 Lersten (1972) 对 13 科 8 种植物的 62 厘 CMS 类型花粉败育时期进行了统计, Gottschalk 和 Kaul (1974) 对 12 科 48 种植物的 99 例 NMS 类型花粉败育时期进行了统计,结果表明四分体时期以后败育的比例达到 70%左右。Kaul (1983) 统计的结果是减数分裂前、减数分裂和建树分裂后各时期的比例大体相等^[1]。

亚麻雄性不育系的研究已持续多年,从 1921 年 Bateson 和 Gairdner 首次鉴定出亚麻细胞质雄性不育系^[100],到陈鸿山的发现的具有明显的标记性状(种皮颜色和花色)的显性核不育亚麻,都未能应用于生产,也未见对此类亚麻雄性不育系小孢子发育的细胞学和形态学的相关研究和报道。而本文研究的新型温敏型雄性不育亚麻,具有农艺性状优良,花药黄色透明,花瓣可以完全展开,异交结实率高等特点,因此,本文拟对其花药的发育进行形态学和细胞学的研究和观察,以阐明其雄性不育发生败育的时期、方式以及雄性败育的原因。

1 材料和方法

1.1 材料

供试材料为甘肃省农科院经作所提供的利用抗生素诱导的亚麻雄性不育系 S5 及其诱变母体可育系陇亚 9 号。

1.2 方法

1.2.1 花器官外观形态学观察与比较

采用田间观察,直接描述,数码相机拍照的方法。

1.2.2 小孢子败育过程的细胞学观察与比较

各材料于 2003 年 12 月 10 日盆栽于甘肃省农科院经作所实验室中,每个材料两盆,每盆 20 株。至开花期,根据花蕾大小,取不育株和可育株上大小不同的花蕾(取样时间为上午 8:00~8:30),每隔 3 天取样一次,用卡诺固定液固定,于冰箱中 4℃ 保存备用。

- 卡诺(Carnay)固定液:100%乙醇 140ml+60ml 冰醋酸的混合液;
- 染色液:2%醋酸洋红染色液;

将已固定保存的花蕾,置于醋酸洋红中 2 至 3 天染色。镜检时采用花药涂片法和压

片法制作临时制片，主要用于观察花粉发生、发育期中细胞形态学上的变化。夹取整个花蕾，用解剖针夹出 5 枚雄蕊置载玻片上，并用游标卡尺测量并记载不育系和可育系花蕾和花药大小。挤出每枚雄蕊的花粉，弃渣，再滴一滴 2% 的醋酸洋红染色液，用解剖针搅拌一下，使花粉在染剂中均匀分布，然后用 2.2×2.2cm 规格的盖玻片，在放大 40 倍下记数单视野花粉粒数目、单核花粉粒、二核花粉粒及空壳花粉粒的数目，分别取 4 个视野计算平均值。醋酸洋红的配制方法参见李梅《染色体遗传导论》；若遇到适合的片子用 OLYMPUS 显微镜观察，摄影。

2 结果与分析

2.1 S5 不育系花器形态特征

实验结果表明，在一定温度条件下，不育系的不育性彻底，花药黄色透明，无花粉散出，经 KI-I₂ 染色镜检，花粉粒多为不规则形状，不着色，无蓝色花粉粒，且田间套袋不结实。不育系花瓣与可育系的花瓣没有明显差别，都呈蓝紫色。而且不育系开花流畅，花瓣充分展开，雌蕊发育正常。而可育系陇亚 9 号的花药呈蓝色，有大量花粉粒，经 KI-I₂ 染色镜检，花粉粒饱满，呈圆形，蓝色(图版 I)。

根据田间观察和室内考种结果表明，由表 1 看出，不育材料的株高、工艺长度、分枝数、千粒重、现蕾期、开花期、成熟期、抗病性等形状和其来源品种陇亚 9 号基本一致，如表 1。

表 1 雄性不育系和可育系植株形状比较

Table 1 Comparision of configutation between sterile lines and fertile line

品种	花药颜色	株高(cm)	工艺长(cm)	分枝数	果数	千粒重	开花期	成熟期
不育系	黄	55-67	32-36	4-5	24	7	2004-5-28	2004-7-20
陇亚 9 号	蓝紫色	53-62	31-38	4-5	25	7.1	2004-5-28	2004-7-18

2.2 小孢子发育的细胞形态学特征

2.2.1 可育小孢子的发育过程

应用光学显微镜观察雄性可育小孢子发育，下面分不同时期对雄性不育可育小孢子的发育进行描述（图版 II）。

四分体期：此时期是小孢子母细胞经减数分裂形成四个小孢子，小孢子之间迅速沉积胼胝质，四个小孢子被胼胝质隔开，成四面体形排列。

单核小孢子阶段分为三个时期：

小孢子早期：细胞的体积较小，核位于中央，液泡小或不明显。

小孢子中期：细胞体积增大，细胞质中出现液泡，经醋酸洋红染色，图片上已看不清，核开始移向细胞的另一侧。

小孢子晚期：体积进一步增大，核移至侧边，细胞中部被大液泡所占据，在靠近细胞壁的位置进行有丝分裂，有少量淀粉积累。

二核细胞期：分裂之后形成两个大小悬殊的细胞核，大的营养细胞核，其内含物浓厚；贴壁的小核是生殖核，有大量的淀粉粒积累。

三核细胞期：生殖细胞核继续分裂成两个生殖核，营养核解体变形，整个花粉粒充满淀粉，壁上有萌发孔。

2.2.2 不育小孢子的发育过程

应用光学显微镜观察雄性可育小孢子发育，下面分不同时期对雄性不育可育小孢子的发育进行描述（图版III）。

四分体期：此时期是小孢子母细胞经减数分裂形成四个小孢子，小孢子之间迅速沉积胼胝质，四个小孢子被胼胝质隔开，成四面体形排列。

单核小孢子阶段分为三个时期：

小孢子早期：细胞的体积较小，核位于中央，液泡小或不明显。

小孢子中期：细胞体积增大，细胞质中出现液泡，经醋酸洋红染色，图片上已看不清，核开始移向细胞的另一侧。

小孢子晚期：体积进一步增大，核移至侧边，细胞中部被大液泡所占据，在靠近细胞壁的位置进行有丝分裂，有少量淀粉积累。

空壳花粉粒，除了细胞壁，几乎没有任何内含物。

3 小结与讨论

3.1 亚麻雄性不育系与可育系间形态差异

亚麻雄性不育植株与可育系植株相比在叶形、叶色、开花习性、株型和果实大小等方面无显著差异，不育系的抗病性、生育期、成熟期、千粒重等方面也和陇亚9号差异不大。而不育株花药发育在花期前期呈黄色，花瓣充分展开，雌蕊发育正常，虽着温度的升高，育性恢复，花药有微粉，颜色呈蓝色。

3.2 温敏型亚麻雄性不育系败育时期及败育表现

对于同一植物来说，在小孢子发育过程中的任一时期，皆有发生败育的可能。Laser等曾综述了对被子植物13个种26个属的38种小孢子败育，发现70%的植物小孢子败

育发生在四分体之前，多数双子叶植物发生在四分体之前。但是，由抗生素等理化因素处理诱变而获得的雄性不育突变株，花粉发育的不同时期都有败育。根据本文的观察结果，温敏型亚麻雄性系不育小孢子在四分体时期呈四面体型，败育起始时期为单核期。单核期小孢子中细胞核小，细胞质稀疏，内含物较少。在亚麻雄性不育系中，也观察到少许可以发展到双核期的小孢子，但小孢子形状已经变得不规则，细胞质几乎观察不到。从图片上观察，在四分体时期，不育系与对照可育系陇亚9号的小孢子的正常发育，形态基本一致。单核花粉期：不育系小孢子从四分体中释放出以后，与可育系小孢子相比，核仁较小，内含物稀少，染色淡，不积累淀粉或个别花粉含极少量淀粉；可育系小孢子可观察到细胞内已经积累有一些物质，核仁较大，染色较深。二核花粉期，不育花粉粒细胞质稀薄，细胞核解体，花粉粒较小，花粉多数为空壳；少数花粉可以发育至二核，但是不能形成有精子的三核花粉，性状不规则。可育花粉粒细胞质浓厚，形成鲜明的大小核。

3.3 雄性不育败育的原因

亚麻花粉败育的机制可能是：绒毡层降解提前，使一些花粉发育所需的营养物质不能正常运输到造孢组织，淀粉无法沉积，使小孢子内含物没有得到充实。使花粉母细胞及小孢子不能得到足够的营养供应。可能导致花粉母细胞和小孢子的败育，阻止了花药中可育基因的表达。至于小孢子败育时与线粒体、高尔基体等之间的关系及小孢子败育的基因调控与信息传递过程，还有待于进一步研究。

图版说明

图版 I

- | | |
|---------------------------------|---------------------------------|
| 1. 不育系败育花朵 | 2. 可育花朵 |
| 3. 经 KI-I ₂ 染色的不育花药 | 4. 可育花药 |
| 5. 经 KI-I ₂ 染色的不育花粉粒 | 6. 经 KI-I ₂ 染色的可育花粉粒 |

图版 II 可育花药发育不同时期的显微结构 (陇亚 9 号)

- | | |
|-------------|------------|
| 1. 小孢子四分体时期 | 2. 单核小孢子早期 |
| 3. 单核小孢子末期 | 4. 二核小孢子早期 |
| 5. 二核小孢子末期 | 6. 三核小孢子时期 |

图版 III 败育花药发育不同时期的显微结构 (不育系 S5)

- | | |
|-------------|------------|
| 1. 小孢子四分体时期 | 2. 单核小孢子早期 |
| 3. 单核小孢子靠边期 | 4. 空壳花粉粒 |

Plate Explanation

Plate I

- | | |
|--|--|
| 1. Sterile flower of male-sterile lines | 2. KI-I ₂ dyed anther |
| 3. KI-I ₂ dyed sterile microspore | 4. Fertile flower |
| 5. Fertile anther | 6. KI-I ₂ dyed fertile anther |

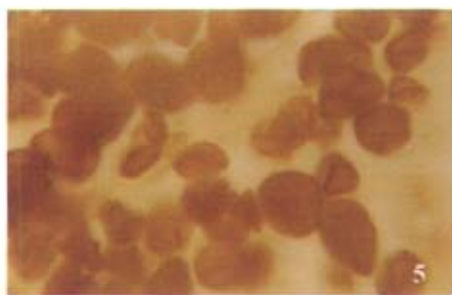
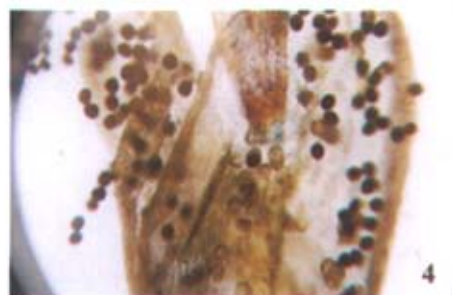
Plate II Microstructure of fertile anther in different stage

- | | |
|--|--|
| 1. Microspore tetrad phase | 2. Single nucleolus microspore prophase |
| 3. Single nucleolus microspore metaphase | 4. Single nucleolus microspore telophase |
| 5. Two nucleolus microspore telophase | 6. Three nucleolus microspore phase |

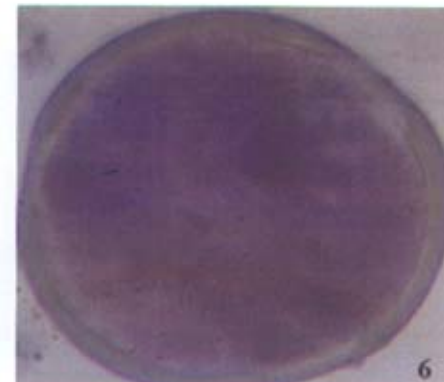
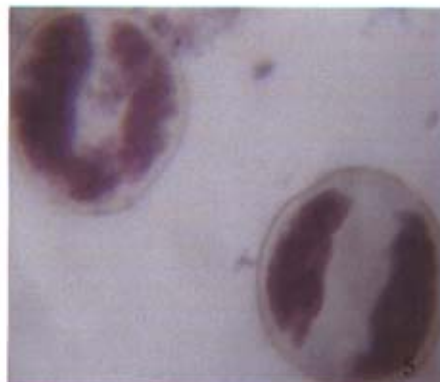
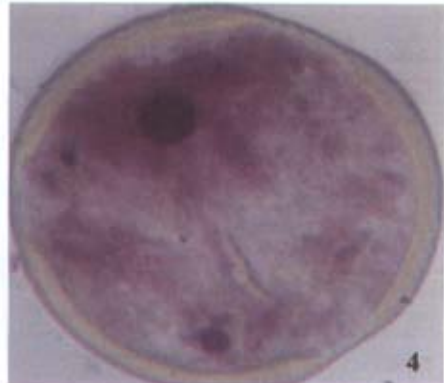
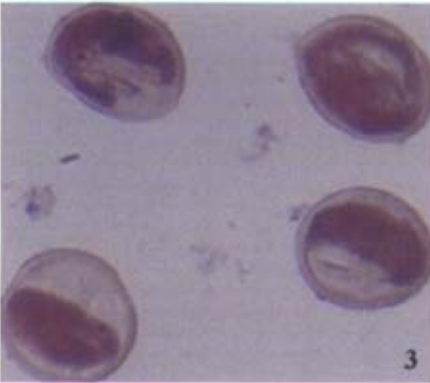
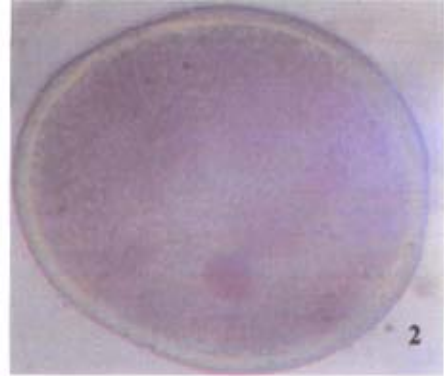
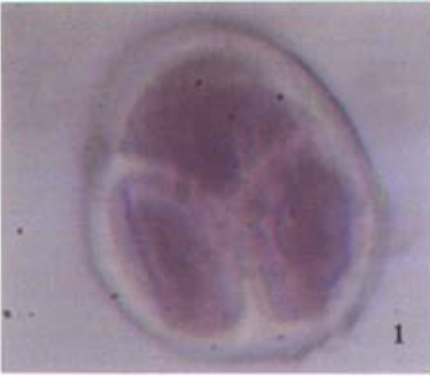
Plate III Growth of sterile pollen in different stage

- | | |
|--|---|
| 1. Microspore tetrad phase | 2. Single nucleolus microspore prophase |
| 3. Single nucleolus microspore telophase | 4. Sterile pollen |

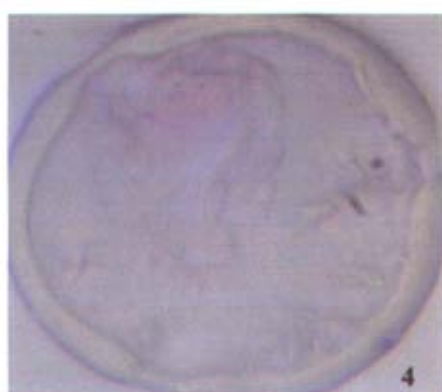
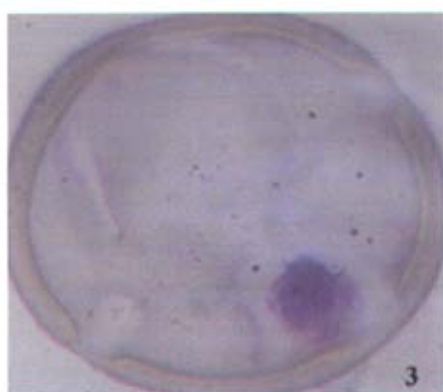
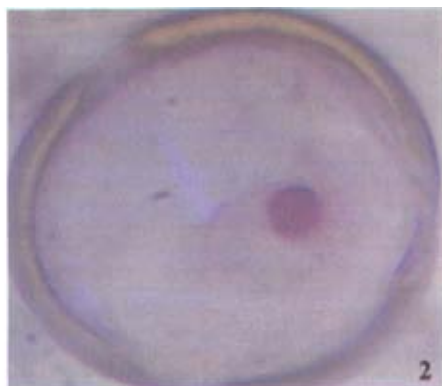
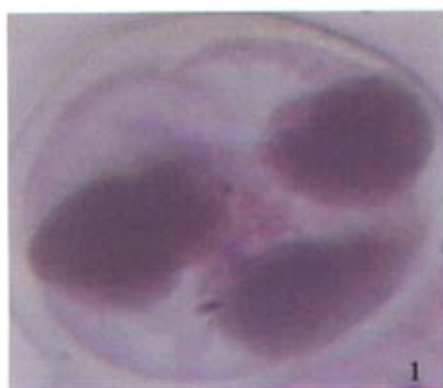
图版 I



图版 II



图版 III



致 谢

自 2002 年 9 月研究生入学至今，我在甘肃农业大学度过了美好而又难忘的三年。在这三年的学习与生活中，我得到了众多老师与同学的帮助。我能愉快地度过这三年，并顺利完成学业，与各位老师和同学的爱护、关心与帮助是密不可分的。

首先，我要感谢我的导师——党占海研究员。本论文从选题开始直至定稿，每一个环节都倾注了导师大量的心血了导师学识渊博，治学严谨，为人谦虚，平易近人，正直诚恳；无论在学习上，还是生活上，导师都给予了我无微不至的关怀。在此，我再一次向导师党占海研究员表示最衷心的感谢！

其次，我要感谢在学习和论文实施过程中，对我有过悉心指导和很多帮助的指导老师：经作所助理研究员、兰州大学的张建平博士；还要感谢学习生活中给予我诸多帮助的曾秀存同学；还要感谢对我有过帮助的师弟、师妹，及各位同学：周万海、张莹花、邱黛玉、陈亚兰、王雅梅等。

最后，我要感谢我的家人，是他(她)们无私的奉献给了我精神上与经济上的极大支持！没有他(她)们，就没有我的今天！他们给了我精神上极大的支持与鼓励，生活上体贴入微的关怀，在论文的实施与写作过程中付出了辛勤的汗水！

感谢导师！感谢家人！感谢农大！感谢一切帮助和关心过我的人！感谢你们给予我的一切！

吴行芬

2005 年 6 月

参考文献

- [1] 刘忠松, 官春云, 陈社员编著. 植物雄性不育机理的研究及应用[M]. 中国农业出版社
- [2] 朱英国, 水稻雄性不育生物学[M]. 武汉: 武汉大学出版社, 2000:3-4,234-243,280-28.
- [3] 周长久主编.现代蔬菜育种学[M].北京:科学技术文献出版社, 1996:24
- [4] 周培疆, 凌杏元, 张端阳等. 植物细胞质雄性不育的能量代谢及其分子机制.植物生理学通讯[J], 1999, 35(6):491 — 500
- [5] Abbott A G, Fauron C M R. 1985. Quantitative variations in components of the maize mitochondria genome between tissues and between plant male sterile cytoplasm. Plant Mole. Bio. ,4: 233~24
- [6] 陈建南, 傅鸿仪, 路子显, 秦环英, 张磊, 郭子彪.HSP7. 反义 RNA 对高粱花粉的正常形成的影响. 科学通报[J], 1997, 42(18):1993 — 1997
- [7] 陈建南, 傅鸿仪, 路子显, 王东江, 汪迎春.高粱细胞质雄性不育与 HSC70mRNA 的关系[J]. 科学通报, 1998a, 43(23):2525 — 2530
- [8] 崔德诉, 邓德兴.甘蓝型杂交油菜的研究利用[J]. 中国油料, 1979, 2: 15 — 20
- [9] 但芳.油菜不同胞质效应及有关杂种生产几个问题的研究[D].武汉, 华中农业大学, 1996
- [10] 傅寿仲, 戚存寇, 唐继宏.甘蓝型油菜细胞质雄性不育系 MI CMS 的选育[J]. 作物学报, 1989, 4:305 — 309
- [11] 孟金陵等编著. 植物生殖遗传学[M]. 科学出版社
- [12] 张祖新, 张方东, 郑用链等. 玉米 CMS 分子生物学研究进展[J]. 遗传. 2003,24 (5):601-606
- [13] 李竞雄, 周洪生主编. 1996. 作物雄性不育及杂种优势研究进展 (I).北京: 中国农业出版社, 155~199
- [14] 周洪生. 1994a. 玉米细胞质雄性不育遗传机理的研究现状[J]. 遗传, 16 (1): 45~48
- [15] 夏涛, 等.玉米同核异质雄性不育系花药发育的超微结构研究[J].华中农业大学学报, 1993, 12(3):221 — 224.
- [16] 夏涛, 刘继麟.玉米细胞质雄性不育的细胞学研究[J].作物学报, 1989, 15(2):97 — 103.
- [17] Colhoun C W,Steer M W.Microsporogenesis and the mechanism of cytoplasmic male sterility in maize[J].Ann.Bot,1981, 448:417-424.
- [18] 陈伟程, 李桂珍. 玉米花药和花粉发育的细胞学观察[J]. 河南农业大学学报, 1982, 1:1 — 5.
- [19] 陈伟程, 李桂珍. 玉米 C 型细胞质雄性不育系花粉败育的细胞学研究.华北农学报, 1987, 21:1-6
- [20] Levings C S III,Pings D R. Restriction endonuclease analysis of mitochondrial DNA from normal

and Texas cytoplasmic male-sterile maize[J].Science,1976,193:158~169

- [21] Levings C S III, Pings D R. The mitochondrial genome of higher plants[J]. Stadlar Genet Symp, 1978,10:77~93
- [22] Pings D R, Conde M F, Levings C S III. DNA heterogeneity within the group of maize male sterile cytoplasm[J]. Crop Sci 1980,20:159~162
- [23] 韦桂旺, 郑用琰. 玉米 CMS 材料 mtDNA 遗传多样性的研究[J]. 遗传学报, 1997, 24:66~77
- [24] Kihara H. Substitution of nucleus and its effects on genome manifestation[J]. Cytologia, 1951,16:177~193
- [25] 吴苏北. 小麦育种学[M]. 北京: 农业出版社, 1990, 1-7
- [26] 黄铁城. 杂种小麦研究[M]. 1990, 农业出版社.
- [27] 刘双月, 茹振钢, 王士杰, 陈贤信. 质核互作雄性不育型杂种小麦研究进展. 河南职技师院学报[J]. 1997 年 3 月第 25 卷第 1 期
- [28] 张改生. 杨天章. 作物学报[J], 1989, (1):1—9.
- [29] 常协恒一郎. 小麦属和山羊草属的细胞质变异[J]. 国外农学-麦类作物, 1990, (3): 1-8
- [30] Tsunewaki, K. 1988 Proc. 7th. Wheat Genet. Symp. 53—62.
- [31] 胡适宜, 王摸善, 徐丽云. 小麦雄性不育系和保持系的小孢子发育电子显微镜研究. 植物学报[J], 1977, 19: 167-171
- [32] 席湘媛. 小麦雄性不育花药和花粉发育的细胞形态学观察. 山东农学院学报[J], 1980, 15-21
- [33] 徐乃瑜, 严家骥. 光周期敏感细胞质雄性不育小麦的研究. 武汉植物学研究[J], 1998,16:97-108
- [34] 李继耕, 刘一农. 1983 遗传学报 10(2):114—122.
- [35] 司智海, 刘植义. 普通小麦 T 型细胞质雄性不育系及其保持系线粒体多肽的电泳比较研究. 遗传学报[J], 1991,18: 44~50
- [36] 付彬瑛, 杨代常等. 两种不同类型水稻细胞质雄性不育系小孢子败育过程中蛋白质双电泳研究[J]. 油料科技.
- [37] 程式华. 杂交水稻育种材料
- [38] 潘坤清. 水稻野败型雄性不育系花粉败育的解剖学和细胞学观察[J]. 遗传学报, 1979, 6 (2): 211-215
- [39] 胡锦涛, 李泽炳. 四种水稻细胞质雄性不育系遗传的初步研究[J]. 华中农学院, 1985, 4 (1): 15
- [40] 曹罡. D 型杂交水稻恢复系主效恢复基因遗传分析及精细定位[D]. 四川农业大学, 2002.5.1

- [41] 孙超才, 赵华, 方光华等. 甘蓝型油菜双低油菜新品种沪油 15[J], 迎接 21 世界的中国油料科技
- [42] 张汝全, 陈晓华, 王继胜等. 甘蓝型细胞质雄性不育三系杂交油菜蓉油系列新品种选育研究[J]. 迎接 21 世界的中国油料科技., 中国作物学会油料作物专业委员会编.
- [43] 傅廷栋, 杨光圣, 杨小牛.some investingation on polima cytoplasmic male sterility in B.napus [J]. Eucarpia Cruciferae Newsletter, 1987, 12:46 — 4
- [44] 傅廷栋, 杨小牛, 杨光圣, 甘蓝型油菜波里马雄性不育的选育与研究[J]. 华中农业大学学报, 1989, 3:201 — 207
- [45] 傅廷栋, 杨光圣.国内外油菜杂种优势的研究与利用概况[J]. 华中农业大学一九九四年油菜研究年报, 1995, 39 — 41
- [46] Robbelen G.Citation at the occasion of Presenting the GCIRC SuPerior Scienlist Award to Fu Tingdong[J]. Proc 8th Int Rapeseed Cong (Sasktoon Canada),1991, 1:2 — 5
- [47] Fan Z, Stefansson B R.Influence of temperature on sterility of two cytoplasmic male sterility in rape(B.napus L.)[J].Can J Plant Sci,1986, 66:221 — 227
- [48] 李殿荣.甘蓝型油菜三系选育初报[J]. 陕西农业科学, 1980, 1:26 — 29
- [49] 傅廷栋, 杨光圣, 杨小牛.studies on"three line"polima cytoplasmic male sterility developed in B.napus[J].Plant Breeding, 1990, 104:115 — 120
- [50] 杨光圣.甘蓝型油菜细胞质雄性不育性的研究[J]. 遗传, 1988, 10(5):8 — 11
- [51] Bonhome S, Budar F, Ferault M.A 2.5kb NcoI fragment of ogura radish mitochondrial DNA is correlated with cytoplasmic male sterility in Brassica cybrids[J].Curr genet, 1991, 19:121 — 127
- [52] Bonhomme S, Budar F, Lancelin D, Small l, Defrance MF and Pelletier G. Sequence and transcript analysis of the Nco2.5 ogura-specific fragment correlated with cytoplasmic male sterility in Brassica cybrids[J]. Mol Gen Genet, 1992, 235:340 — 348
- [53] 余凤群, 傅廷栋.甘蓝型油菜几个雄性不育系花药的细胞形态学研究[J]. 武汉植物学研究, 1990, 8:209 — 215
- [54] 高洁等. 油菜细胞质雄性不育系叶绿体 DNA 特异片段的分子克隆[J].遗传学报, 1987, 14:337-343
- [55] Palmer J Det al. An unusual mitochondrial DNA plasmid in the genus Brassica[J].Nature, 1983, 301:725~728
- [56] 钟蓉,罗鹏,林良斌等, 油菜雄性不育性的分子机理研究进展[J]. 作物研究, 1995,9(4):43-45

- [57] 张天真, 靖深蓉. 棉花雄性不育杂交种选育的理论与实践[M]. 中国农业出版社
- [58] Eyster W H. Heritable characters of maize[J]. Heredity, 1931, 22:99 — 102.
- [59] Eyster W H. Genetics of Zea mays[J]. Bibliographia Genetica, 1934, 11:266 — 274.
- [60] 孙庆泉, 荣廷昭. 玉米雄性不育材料的研究和利用进展[J]. 玉米科学 2003, 11(2):22-27
- [61] 梁业红等. 玉米雄性不育基因 ms₃₀ 的 RFLP 作图[J]. 作物学报, 2000, 26(3):266 — 270.
- [62] 李竟雄等. 玉米雄性不育生物学[M]. 中国农业出版社, 1998.
- [63] 赫忠友等. 1995. 温敏雄性不育玉米的发现及初步研究. 作物杂志, 19 (2)
- [64] 周洪生等. 1996. 玉米雄性不育利用的历史、现状及其新途径—黄绿苗标记法. 玉米科学, 4(1): 7-9
- [65] 邓景扬, 高丽忠. 太古核不育小麦的发现和鉴定[J]. 作物学报, 1980, (2): 84-98
- [66] 刘秉华, 邓景扬. 小麦显性雄性不育单基因的染色体组定位及端体分析[J]. 中国科学 (H) 辑, 1986, (2): 157-165
- [67] 陈朱希昭. 太古核不育小麦花药和花粉发育的细胞学观察[J]. 山西农业科学, 1982, (2): 13-17
- [68] 李祥义. 太古核不育小麦雄性败育过程的细胞形态学观察[J]. 作物学报, 1983, 9 (3): 151-156
- [69] 陈静, 余懋群, 邓光兵, 任正隆等. 重庆温光型雄性不育小麦的染色体分析[J]. 遗传, 2002, 24 (12): 163-165
- [70] 高东迎, 李正纬, 管健. 温敏型不育小麦 C49S 的不育性表达的研究. 西南农业学报, 1998 年 11 卷 3 期
- [71] 刘祚昌等. 遗传学报. 1989, 14-1
- [72] 张天真等. 中国农业科学. 1989, 22 (4): 17-21
- [73] 孙宗修, 程式华. 杂交水稻育种—从两系到一系[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994
- [74] 何蓓如, 董普辉等. 小麦温度敏感不育系 A3314 温敏特性研究. 麦类作物学报, 2003, 23(1): 1-6
- [75] 卢兴桂, 顾铭洪, 李成荃等. 两系杂交水稻理论与技术[M]. 科学出版社, 2001
- [76] 袁隆平. 杂交水稻超高产育种[J]. 杂交水稻, 1997(6):1-3
- [77] Zhang QF, Shen BZ, Dai XK et al. 1994. Using bulked extremes and recessive class to map genes for photoperiod-sensitive genic male sterility in rice. Proc Natl Acad Sci USA, 191:8675-8679
- [78] Wang B, Li C Y, Zheng G H et al. 1999. Primary study of rice
- [79] 杨光圣, 瞿波, 傅廷栋. 三个甘蓝型油菜隐性细胞核雄性不育系小孢子发生的细胞学研究[J]. 华中农业大学学报, 1999 年 12 月, 第 18 卷第 6 期
- [80] 潘涛, 曾凡亚, 吴书慧等. 甘蓝型低芥酸油菜雄性不育两用系的选育与利用研究[J]. 中国油料,

1988, (3):5 — 8

- [81] 侯国佐, 王华, 张瑞茂. 甘蓝型油菜细胞核雄性不育材料 117A 的遗传研究. 中国油料, 1990, (2):7-10
- [82] 陈凤祥, 胡宝成, 李强生等. 甘蓝型油菜细胞核雄性不育材料 9012A 的发现与研究[J]. 北京农业大学学报, 19 卷(增刊):62 — 65
- [83] 余凤群, 傅廷栋. 甘蓝型油菜几个品种花药发育的细胞学研究[J]. 中国油料, 1988, (4):23-25
- [84] 刘雄伦, 何觉民. 小麦杂种优势利用途径及其研究进展[M]. 湖南农业科学, 2000, 1:9-13
- [85] 吴景锋主编, 作物遗传育种工程技术[M]. 河南科技出版社, 2000: 16-21
- [86] 张建奎, 冯丽, 何立人, 余国东. 温光敏雄性不育小麦育性转换的温度敏感期和临界温度研究[J]. 应用生态学报, 2003, 14 (1): 57~60
- [87] 郭瑞星, 邵仁学. 小麦杂种优势利用研究进展[M]. 湖北农业科学, 1996, 6: 25-28
- [88] 张自国, 曾汉来等. 在伦光敏核不育水稻育性转换的光温作用模式[M]. 华中农业大学学报, 1992, 11 (1): 1-6
- [89] 余国东. 小麦核不育两用系育性转换的光温模式研究. 第一届国际杂种小麦研讨会论文集. 黄铁成, 张爱民主编, 中国农业大学出版社. 1998:176-178
- [90] 何觉民等. 两系杂交小麦理论与实践[M]. 湖南科学技术出版社, 1993
- [91] 刁现民, 杜瑞恒. 谷子 Ch 型显性雄性不育花药败育的细胞形态学观察, 华北农学报, 1991, 6(1):13-17
- [92] 秦泰辰, 刘大文. 玉米雄性不育系小孢子发生过程中的细胞学特性. 上海农业学报. 1990. 6(1):9-14
- [93] 吴世斌, 周开元, 万建辉. 稻类雄性不育系的花粉败育途径研究[J]. 植物学宝, 1994, 36(10): 751-754
- [94] 孙万仓, 党占海, 安惠贤等. 世界油料作物, 兰州大学出版
- [95] Dang Z-H(党占海), Zhang J-P(张建平), She X-C (余新成). Induction male sterility in linseed by antibiotics treatment. Chinese Journal of Oil Crop Sciences[J]. 中国油料作物学报, 2000, 22 (1): 46~48
- [96] 李志勇. 浅析亚麻的开发与利用 河北农业科技
- [97] Bateson W, Cairdner A. E. Male Sterility in flax. Gnet. 11: 1921, 267~275
- [98] Gairdner A E. Male sterility in flax II .A case of reciprocal crosses in F_2 . J Genet, 1929, 21:117~124
- [99] 党占海, 张建平, 余新成. 温敏型雄性不育亚麻的研究[J]. 作物学报, 2002, 28 (6): 861~864
- [100] 孟金陵等编著. 植物生殖遗传学, 科学出版社

作者简介

姓名：吴行芬

性别：女

籍贯：甘肃兰州

出生年月：1974年3月

1 主要学习、工作经历

1996.9-1998.7 甘肃农业大学土地利用管理专业学习

2002.9-至今甘肃农业大学农学院作物遗传育种学专业学习，攻读硕士学位

2 在读期间所获奖励

所参与的课题《新型温敏型亚麻雄性不育系的创建与研究》获得省科技进步一等奖，排名第六。

3 在读期间发表、待发表的论文

亚麻丰产性稳定性分析.西北农业学报，2005，(3)，第一作者

4 在读期间参加的科研课题

温敏型雄性不育亚麻的温光敏特性及遗传机制研究.国家自然科学基金项目

导师简介

党占海，男，汉族，生于1955年07月，中共党员，现为甘肃省农业科学院粮作所所长、研究员，硕士生导师、国家百千万人才工程第一二层次入选者。1982年毕业于甘肃农业大学农学系，并被分配到省农科院工作。1987年晋升为助理研究员，1992年破格晋升为副研究员，1997年晋升为研究员。

多年来党占海研究员工作勤勤恳恳，长期从事胡麻等经济作物的新品种选育、繁殖、推广、栽培技术研究及品种资源研究工作，现在主要研究方向为亚麻新型雄性不育系的创建及研究，在科学研究中积累了丰富的经验，取得了丰硕的成果，先后发表论文20余篇，主持或参与完成科研项目10余项，6项达国内同类研究的领先水平，5项获国家、省（部）及地（厅）级以上奖励，其中国家科技进步三等奖1项（1993年），农业部科技进步三等奖1项（1994年），甘肃省农业技术改进奖2项，（1994年、1996年），甘肃省科技进步一等奖1项（2004年）。在亚麻雄性不育方面的研究，经中科院官春云院士和西北农林科技大学的何蓓如教授等专家鉴定认为此研究已达到国际领先水平。

独创性声明

本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

论文作者签名：吴行芬

日期：2025.6.21

关于论文使用授权的说明

本人完全了解甘肃农业大学有关保留使用学位论文的规定，即：学校有权保留送交论文的复印件，允许论文被查阅和借阅；学校可以公布论文的全部或部分内容，可以采用影印、缩印或其他复制手段保存论文。

（保密的论文在解密后应遵守此规定）

论文作者签名：吴行芬

指导教师签名：

日期：2025.6.21