

作物雄性不育系存在的问题及改良利用¹

王阳,高士杰*,李继洪,陈冰孀

(吉林省农业科学院作物资源研究所,吉林 公主岭 136100)

摘要: 植物雄性不育是作物杂种优势利用的主要途径,具有重要的生产利用价值。雄性不育包括细胞核雄性不育和核质互作雄性不育,生产中以核质互作雄性不育为主。雄性不育系选育应重视提高发芽出土能力、柱头的外露率和生命力以及自身的产量能力;降低自交结实率,减少败育率。文中对作物雄性不育类型、优良不育系应具备的条件、不育系选育应重视的问题以及选育利用等方面进行评述,供杂优育种者参考。

关键词: 作物; 雄性不育系; 问题; 改良利用

Problems and Improvement Utilization In the Male Sterile Lines

Yang Wang,Shijie Gao*, Jihong Li,Bingru Chen

Crop Germplasm Research Institute,Jilin Academy of Agricultural Sciences,Gongzhuling 136100,China

Abstract Male sterility was the main way of crop heterosis utilization and had the important production value. Male sterility included nuclear male sterility and nuclear interactions male sterility.nuclear interactions male sterility was applied to crop production.Breeding male sterility lines must focus on the abilities of germination, high stigma external rate and vitality and crop yield; low self-fertility percentage; reducing abortive rate. In this essay,we reviewed that the types of crop male sterility,the characters of excellent male sterility lines,the regarded questions of breeding and provided the reference for breeders.

Key words crop;male sterile line;problem;improvement utilization

所谓植物雄性不育是指植物雄性生殖器官不能产生或释放出正常功能的雄配子——花粉的现象,如植物花药中无花粉或有花粉不裂

¹基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-06-01-03)

作者简介: 王阳(1979-),女,农学博士,副研究员,主要从事作物种质资源研究。

药等均属雄性不育,是高等植物的一种普遍现象。Kolreuter早在1763年就观察到该现象。达尔文1890年也作过报道^[1]。植物雄性不育综合理论认为,一个物种的细胞质内或细胞核内既有可育基因,也有不育基因,只有细胞质和细胞核同时具备同样性质的雄性不育因素时,不育特性才有可能表现^[2]。而在自然状态下,凡是细胞质某一类基因是不育的,那么细胞核里相对应的这个基因一定是可育的,否则就成了不育株,很难存在下去。反之,细胞核内某一类基因是不育的,细胞质内相对的基因一定是可育的。在自然条件下都可以观察到雄性不育的这种表现。从生殖角度讲,不育是一种病态,在生物界都存在各种类型不育,在自然情况下会被淘汰。

植物雄性不育是作物杂种优势利用的重要途径,也是作物杂种优势利用的工具,具有重要的生产利用价值。当前杂种优势利用已成为许多作物育种的主要方向和目标,并在生产上取得了巨大成功。作物杂种优势利用显著提高了农作物产量,为保障世界粮食安全做出了重要贡献。

1 雄性不育类型

一般把植物雄性不育分为细胞核雄性不育和核质互作雄性不育两种类型。

1.1 细胞核雄性不育(GMS)

1.1.1 显性和隐性核不育

该类型的雄性不育性是由细胞核不育基因控制,不受细胞质影响,没有正、反交遗传效应。核不育十分普遍,根据不育基因与对应的可育基因之间的显隐性关系,又可分为隐性核不育和显性核不育。大多数雄性核不育属于隐性核不育,已经在294个种和2个种间杂种中发现了核不育现象,其中隐性核不育占88%,而显性核不育仅占10%^[3]。显性和隐性核不育在组配杂交种时产生两种种子,即自交种和杂交种,必须借助显性性状或标记性状把自交苗和杂交种区分开来,或者在制种时直接把分离出来的散粉株拔除。显性和隐性核不育在作物生产中直接应用的较少,多用于杂交育种中的轮回选择。

1.1.2 光温敏核不育

光温敏雄性不育也是核不育,该不育受环境影响较大。基因表达

受光周期和温度调节, 表现为长日照不育, 短日可育; 高温可育, 低温不育; 光温之间存在互作, 对不育系的育性表现具有相互补偿作用。

A 水稻光温敏核不育

水稻光温敏雄性核不育系, 最早是石明松等于 1973 年发现^[4], 有的单季晚稻在长日照下表现为不育, 短日照下表现为可育。核不育两用系的育性全部受细胞核控制, 而且核不育两用系从不育到可育是一个量变的渐进过程, 加上群体中个体间和分蘖间的存在发育进度上的差异, 增大了生物学混杂的风险, 又缺乏相应保持系对育性调控, 所以实际上丢失了自主防护和被动防护的全部功能。由此可见, 核不育两用系, 除了育性受环境条件支配而表现不稳定以外, 即使在适宜的环境条件下, 其遗传稳定性也是比较脆弱的。核不育两用系繁殖和制种在地域和季节上受到很大限制, 因此, 两系法不可能取代三系法而成为杂交稻育种的主要方向^[5]。

B 谷子光温敏核不育

谷子利用的高不育材料也是属于光温敏型雄性不育^[6], 是细胞核控制的不育材料。每一不育株不是绝对不育, 仍然有一部分自交结实^[7], 所以叫高不育材料。因此不育系套袋自交可以有少量种子; 而自交结实的种子后代仍然表现为高度雄性不育。由于亲本自交结实, 上世纪九十年代应用标记性状组配杂交种, 然后人工间苗除去自交苗。由于用工费时费力等弊端未实现大面积推广。1998 年引进抗除草剂谷子新种质, 并开始利用抗除草剂基因资源(其中抗除草剂‘拿捕净’特性是受一对细胞核显性单基因控制) 育种^[8、9], 将抗除草剂基因转育到恢复系中, 培育出抗除草剂恢复系, 然后用抗除草剂的恢复系与高不育材料组配杂交种, 凡是杂交的种子就带有抗除草剂基因, 未杂交的自交苗就没有抗除草剂基因, 在喷施除草剂的时候就会死亡, 这样只保留了带有抗除草剂基因的杂交种, 解决了自交苗问题, 同时也起到疏苗的作用, 达到事半功倍效果, 使杂交谷子得以种植推广。利用光温敏高不育材料制种时, 在雄性不育度高的地点制种^[10], 而在自交结实率高的地点繁殖亲本。

1.2 核质互作雄性不育(CMS)

核质互作型雄性不育是由核不育基因和细胞质不育基因相互作用

而产生的，它的遗传受核基因和质基因共同控制。这种类型的不育性比较容易获得三系。一般采用三系两田法繁殖制种，即不育系、保持系、恢复系，亲本繁殖田，杂交制种田。而且制种手续简化，制种产量较高，从而降低了种子生产成本。生产中应用的主要是核质互作雄性不育系。已在高粱、水稻等大田作物上得到了广泛的应用。随着科技发展和杂种优势利用技术进步，使杂优利用作物的单产不断提高。

2 核质互作雄性不育系选育应重视的问题

作物雄性不育虽然在生产中得到广泛应用，但是雄性不育系依然存在很多问题有待解决或者提高。

2.1 发芽出土能力问题

雄性不育系发芽出土能力的强弱对亲本繁殖、制种和生产田影响极大^[11]。特别是北方春季低温干旱的条件下更是如此。发芽出土能力弱的原因，一是耐冷性差，温度低不出苗或者出苗慢；二是中胚轴短，对播种质量要求严格，培土层深，出苗不好，表现为出苗率低，或者出苗晚及苗弱，毁种较多。例如：高粱杂交种的发芽出土能力主要受母本影响，高粱不育系基本来自国外，国外种质多原产于热带，在我国北方早熟高粱区种植，表现不够适应；这是国外种在热带湿润条件下所形成的一个特性。而中国高粱，经过长期自然和人工选择，对春季低温干旱条件的适应性较强，发芽出土能力明显优于国外种。在育种中，必须将中国高粱发芽出土能力强的特性与国外种的良好抗病虫等性状结合起来，培育出倾向中国高粱或中间类型的雄性不育系。

2.2 不育系的散粉导致自交结实问题

不育系自交结实现象在谷子^[7]、大豆^[12]、高粱^[13]、水稻^[14]等作物雄性不育系都有发生。不育系间差异较大。在自然条件下，温度是不育系散粉结实的主要影响因子，如高粱不育系在挑旗至抽穗期遇高温，雄蕊可散出少量花粉，使不育系自交结实；遇低温寡照时，雌蕊会发生不同程度的败育；也就是说低温促进不育，高温促进结实，这在自然条件下可观察到核质互作不育系的表现。在高温年份随温度升高自交结实率上升，2000年7月下旬，由于高粱抽穗前气温较高，在吉林省农科院高粱制种田发现A2型不育系TAM428和871300(A2V4)自交结实率分别达8%和6%，这与陈建南等研究结果（3197A不育系

在花粉母细胞期高温 40 度可恢复散粉结实)^[15]是一致的。不同的细胞质和细胞核对温度反应有差异，高粱 A2 和 A3 型不育系在抽穗前遇高温自交结实率较 A1 型不育系相对较高；而遇到低温时败育率低；往往容易发生败育的不育系在高温年份自交结实率也低，这也说明细胞核与细胞质互作是影响育性的主要因素。例如：用印度高粱转育的不育系柱头生命力强，雌蕊败育轻或不败育，但遇到较高温度会产生自交结实。利用国外高粱良好的抗性和中国高粱的适应性，对不育系进行改良，培育适宜北方早熟高粱区种植且不散粉的不育系是十分必要的。雄性不育系自交结实与年度、气候条件有关，有的年份散粉结实偏多，有的年份散粉结实少或者没有。在杂交改良中，回交初期世代每个株系必须套袋自交，秋季观察是否结实，如有结实，可将整个株系淘汰。

2.3 不育系败育问题

有些不育系在不同环境条件下，雄性不育的同时也会带来雌性不育。使整个花丧失生育能力，即败育，比如高粱有些不育系抽穗时，穗部颖壳变成白色或紫色，护颖干瘪，不开放，不能授粉结实，影响繁殖制种产量^[16]。各个不育系的败育率不同，系间差异较大。有的对光温反应迟钝，没有败育现象；有的反应敏感，穗尖部或半穗不结实。从迟钝到敏感表现出连续性变异的数量性状，同时年度间光温不同，反应也不同，有的年份重，有的年份轻或不败育，这给育种工作造成一定的困难，特别缺乏可靠的鉴定方法，难以将败育材料淘汰掉。根据过去育种实践，为了选育不败育的株系，尽量选择不败育的保持型材料进行杂交选育，可以获得满意的效果。因此选用两个亲本对光温反应均为迟钝型亲本杂交，从后代中选拔出的株系再回交转育不育系，基本解决败育问题。

2.4 重视不育系柱头性状选择

在对水稻不育系的研究过程中发现多个不育系的柱头性状与异交结实率有显著相关性^[17,18]；在高粱育种过程中也发现，有的杂交种表现好，但是由于亲本繁殖和制种困难，产量低，成本高导致不能应用于生产。因此在转育不育系的时候一定注意生殖性状的选择。作物开花的时间较短，当颖壳关闭后柱头仍保留在外，即柱头外露性好，

也就是说柱头外露率高，而且外露长，还要生命力强；这就要求不育系的柱头粗长壮，柱头保持旺盛的生命力，正常要求不育系柱头外露7天以上仍然能够接受花粉受精结实^[19]。一般来说柱头粗壮，生命力就强，柱头短小弱，生命力就差。

3 核质互作雄性不育系培育

1962年徐冠仁先生首先在高粱生产中提出雄性不育系利用^[20]，但是优异保持系及其不育系选育仍然是杂优育种难题，那么如何培育新保持系及其不育系，涉及种质创新、杂交种创新以及育种水平登上新台阶问题。所以说优良保持系及其不育系选育仍然是优势利用研究内容的重中之重。

3.1. 获得核质互作雄性不育系的方法

一个是在自然突变中发现核质互作雄性不育系，如水稻的不育系最早在野生稻发现自然突变不育株^[21]；二是用杂交方式在分离后代中寻找不育株，然后连续回交转育成不育系和保持系，如高粱的不育系是地理远缘杂交获得的，大豆的不育系是栽培豆与野生豆杂交获得的^[22]；三是利用人工诱变，细胞工程，基因工程等方法创造雄性不育，如应用Co— γ 射线处理中国高粱育成的高粱雄性不育系“601”^[23]。当前应用于生产的作物雄性不育系，依照选育途径可分为两类，一类是来自天然雄性不育株育成的不育系，如野败型杂交水稻的不育系亲本^[24]，另一类来自两个遗传上有一定差异的材料杂交选择经核置换育成不育株。

3.2 保持系及其不育系选育

有了核质互作雄性不育材料就要培育适合生产需求的不育系。首先应该明确目标，培育保持系和不育系应该具备哪些条件，然后进行杂交选育，这样有利于加快育种进程，少走弯路。

优良保持系应具备的条件：一个是符合育种目标所需的性状，即具备一定的丰产性和较高的配合力，以及较好的抗性和品质等；另一个是花药发达花粉量大，利于提高不育系的结实率和繁殖系数。

优良不育系具备的条件：不育系和保持系是同核异质相似体，只是雄性不育。一是育性稳定，包括不育性稳定和恢复性稳定；二是具备良好的花器性状和开花习性，开颖角度大且持续时间长，柱头发达，

外露率高，生命力强，以利于接受外来花粉，提高结实率，直接影响繁殖系数和制种产量。如本课题组选育的高粱雄性不育系吉 2055A 具有以上优异不育系的特点，并以此不育系组配多个高粱杂交种^[25]并大面积应用于生产，在 2015 年获得吉林省科技进步一等奖。

保持系选育，一般多选用优良保持系间杂交，即保持系×保持系（保×保）的方式，也就是优中选优的办法。将不同品种的优良性状结合在一起，选育出具有更多优点的新保持系及其不育系。这是当前常用而有效选育不育系的方法。在选择保×保的杂交亲本时，不仅要考虑到性状互补，还要与未来拟做恢复系材料，在亲缘上保持较大的遗传差异。因为选育不育系的最终目的是配制杂交种应用于生产，杂种优势的强弱在很大程度上取决于不育系和恢复系间的遗传差异。所以优先考虑保×保的亲本与恢复系的亲缘关系是必要的。

从保×保杂交后代中选择符合育种目标要求的植株，经过连续自交选择出基因型稳定的保持类型新品系，然后再同雄性不育系进行连续回交转育，便可育成新不育系。显然这是包括两个育种过程。其一是杂交选育保持系，其二是回交转育不育系。所需代数两者加起来至少 9 代以上。为了缩短育种年限一是可以到海南加代；另一个加速育种进程的方法是采用边杂交稳定边回交转育法。即把杂交选择稳定保持系和回交转育不育系的过程结合起来同时进行，在分离群体中选择优良单株，并与不育系成对授粉。保持系基本稳定转育的不育系与保持系基本一致完成选育和转育过程，即育成新保持系及其不育系。在低世代选择时，应把柱头外露率等性状作为重要材料选择指标。

3.3 不育系的利用

在杂种优势利用上，利用雄性不育可减少大量的劳力并保证杂交种子的纯度，我国首先利用雄性不育系配制杂种的作物是高粱，其次为水稻。不育系育成后能否利用不仅取决于本身优劣，还要有与不育系相对应恢复系杂交，产生强大的杂种优势。一般不育系回交 4 代或者 3 代较稳定一致即可测配杂交种。首先明确不育系的类型亲缘等，依据亲缘关系选择对应的恢复系测配^[26]，当前有的材料亲缘关系较复杂，已经很难分辨，容易浪费人力物力。测配出的杂交种有的优势表现可以，有的表现较差，优势不明显。所以，选择出的新不育系大部

分不能直接应用于生产，只有少部分应用。这是因为对应的亲本遗传差异近，组配组合没有明显的优势，这样的材料作为资源保留，待新的恢复系育成再测配杂交种，特别是有特殊性状的材料，做进一步杂交改良。现在对新选不育系未注意保留，把好的材料抛弃，这是对种质资源的浪费。

4. 展望

利用雄性不育系组配杂交种，不仅仅提高产量优势，而且抗性优势也明显。所以雄性不育在粮食、蔬菜等作物上得到广泛应用。我国在雄性不育系选育和利用上是世界领先的，比如水稻、大豆等作物。相比较而言，光温敏雄性不育性易受自然环境影响，核质互作雄性不育性更稳定。

未来的雄性不育利用：①重视不同类型不育细胞质选择：不同类型不育细胞质间的杂种优势和抗性没有差异，主要是扩大遗传资源利用范围和减少单一细胞质的脆弱性。②在不育系选择的同时注重相对应的恢复系选择：按照遗传差异进行分歧选择，保证亲本间的遗传差异，以便保持类型间的杂种优势。③注重不育系自身产量能力的选择：提高繁殖和制种系数，降低成本，保持优势，提高产量。④注重柱头的外露率和生命力选择：特别是虫媒作物，因为虫传粉不像风传粉方便。在这些基础上继续保持优势利用，不断提高产量和抗性，使雄性不育在生产中发挥更大的作用，为保障粮食安全做出更大的贡献。

参考文献

- [1] 孙俊,朱英国.植物雄性不育的分子基础.遗传1993,15(2):38—41
- [2] 鲍文奎.植物雄性不育的综合理论和应用.中国农业科学,1982,(1): 32—37
- [3] Kaul MLH.Male sterility in higher plants. Springer Berlin Heidelberg, 1988, 10
- [4] 石明松. 晚粳自然两用系选育及应用初报.湖北农业科学,1981,(7): 1—3
- [5] 陆作楣. 论杂交稻两系法育种.南京农业大学学报,1996,19(4): 1—4
- [6] 赵治海,崔文生,杜贵,等. 谷子光(温)敏不育系821选育及其不育性与光、温关系的研究.中国农业科学,1995,29(5): 23—31
- [7] 黄伟,冯小磊,苏旭,等.谷子光温敏不育系 A2 育性转换研究初报. 河北农业科学,2015,19(2): 1—4
- [8] 王天宇,杜瑞恒,陈洪斌.应用抗除草剂基因型谷子实行两系法杂种优势利用的新途径,中国农业科学,1996,29(8): 96—96
- [9] 王天宇,辛志勇,石云素,等.抗除草剂谷子新种质的创制鉴定与利用.中国农业科技导报,2000(5):62—66
- [10] 王晓明,宋国亮,王峰,等. 光温敏两系谷子杂交种制种生产技术.河北农业科学,2012,16(3):15—17

11. [11] 高士杰,陈冰孀,李继洪,等.中国高粱春播早熟区雄性不育系存在的问题探讨.吉林农业科学,2012,37(5): 9—11
12. [12] 孙寰,赵丽梅,王曙明,等.大豆杂种优势利用研究进展.中国油料作物学报,2003,25(1):92—96
13. [13] 马晓娣,王建书,卢彦琦,等.不同温度条件下高粱温敏雄性不育系冀130A育性变化规律及花粉败育研究.植物遗传资源学报, 2012 ,13 (2) : 212—218
14. [14]张锐,薛光行,宋家祥,等.光敏核不育水稻短日照植株的雄性器官和育性异常.植物学报,1999, 41(12):1317—1322
15. [15] 陈建南,付鸿仪,阙强,等.热激诱导高粱雄性不育系3197A育性转变的机理.全国高粱学术研讨会论文选编.1996: 68—69
16. [16] 赵丽芳,张福耀.高粱雄性不育系柱头生活力、小花败育与细胞质效应研究.作物杂志,2009,129(2):79—82
17. [17] 林建荣,吴明国,宋昕蔚,等.高柱头外露率中粳不育系春江99A 的选育和利用.中国稻米,2016,22(1):87—89
18. [18] 舒志芬,陈勇,刘钊,等.5个水稻光温敏核不育系柱头特性与异交结实率的关系.作物研究,2015,29(4): 343—347
19. [19] 倪先林,赵甘霖,刘天朋,等.4个糯高粱雄性不育系柱头生活力的研究.湖南农业科学,2014,(4): 23—26
20. [20]徐冠仁,项文美.利用雄性不育系选育杂种高粱.中国农业科学,1962(2):15—20
21. [21] 陆作楣,张莉. 杂交稻三系配套的原理及功能研究.种子科技,2015(8): 32—33
22. [22] 孙寰,赵丽梅,黄梅. 大豆质一核互作不育系研究.科学通报,1993,38(8): 1535—1536
23. [23] 陈学求.高粱人工诱发雄性不育突变体—“601” 雄性不育系的培育与研究初报[J].吉林农业大学学报,1980(2):1—4,17.
24. [24] 高明尉.野败型杂交水稻基因型的初步分析, 遗传学报, 1981,8(1):66—74
25. [25] 李继洪,陈冰孀,高士杰.高粱不育系吉2055A 特征特性与应用潜力分析.安徽农业科学, 2011,39(28):17192—17194
26. [26] 高士杰,刘晓辉,郭中校,等. 中国杂交高粱的种质基础及优势利用模式研究.中国农学通报,2005,21(10): 105—108
- 27.