

无花粉型水稻温敏核不育系籼 S 的 育性表现与细胞学观察

彭海峰¹, 邱振国^{2,3}, 陈雄辉², 万邦惠², 张桂权², 陆燕鹏^{2,*}

(1. 华南农业大学生命科学学院, 广州 510642; 2. 华南农业大学农学院, 广州 510642;

3. 仲恺农业技术学院计算机科学与工程学院, 广州 510225)

摘要: 温敏核不育水稻籼 S 是从优质常规稻籼黄占自然突变而来的一个无花粉型光温敏核不育种质资源。在广州 (23°08'N) 自然条件下, 一年中具有明显的“可育-不育-可育”的育性转换, 5 月初至 10 月底为稳定不育期。在人控光温条件下, 低温诱导其由不育转为可育需要较长的持续时间, 日均温 21℃ 需 7d 以上, 23.5℃ 需 15d 以上。细胞学观察表明其无花粉败育主要是由减数分裂时期的异常引起的, 表现为小孢子母细胞粘连与液泡化、减数分裂受阻于前期 I 的细线期、进行无丝分裂与异常的胞质分裂, 始终没有正常四分体的形成, 而是产生大小不同、核数不等的异常细胞, 并最终解体消失。其花粉败育特点不同于以往研究过的光温敏核不育水稻, 具有花粉败育时期早而败育彻底的特点。

关键词: 温敏核不育性; 籼 S; 花粉育性; 无花粉型; 水稻

文章编号: 1000-0933(2006)07-2322-06 中图分类号: S511; S314 文献标识码: A

Pollen fertility and cytological observation of a thermosensitive genic male sterile line of non-pollen type XianS in rice (*Oryza sativa* L.)

PENG Hai-Feng¹, QIU Zhen-Guo^{2,3}, CHEN Xiong-Hui², WAN Bang-Hui², Zhang Gui-Quan², LU Yan-Peng^{2,*} (1. College of Life Science, South China Agricultural University, Guangzhou 510642 China; 2. College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642 China; 3. School of Computer Science and Engineering, Zhongkai University of Agriculture and Technology, Guangzhou 510225, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2322 ~ 2327.

Abstract: XianS, a new thermosensitive genic male sterile (TGMS) line of non-pollen type in rice, was obtained from a spontaneous mutant of Xianhuangzhan, a good quality indica variety. The pollen fertility in XianS was mainly determined by temperature. In Guangzhou (23°08'N), XianS had pollen sterility in early May to late October. Under controlled conditions, XianS only had < 5% stainable pollens under 21℃ (day mean temperature) for 7d or 23.5℃ (day mean temperature) for 15d, and showed complete pollen sterility when daily mean temperature was high than 24℃. Therefore, the male sterility of XianS was stable, and was safe to produce two line hybrid rice. Cytological observations of XianS at various developmental stages indicated that the pollen abortion mainly occurred at meiosis stage. The microsporocyte became vacuolate and agglutinate, arrested meiotic division at the leptotene stage of meiosis, underwent amitosis and abnormal cytokinesis, and failed to give rise to normal tetrad, but formed different size cells with variable numbers of nuclei. These abnormal cells disappeared eventually due to vacuolization or protoplasm degeneration, resulting in no pollen in the mature anthers. The pattern of pollen abortion in XianS was different from all of the PTGMS rice reported.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30100112); 广东省自然科学基金资助项目 (010280)

收稿日期: 2005-11-30; **修订日期:** 2006-04-12

作者简介: 彭海峰 (1972 ~), 女, 山西省右玉县人, 讲师, 主要从事植物发育生物学研究. E-mail: phf72@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: luyp72@126.com

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30100112); Natural Science Foundation of Guangdong Province (No. 010280)

Received date: 2005-11-30; **Accepted date:** 2006-04-12

Biography: PENG Hai-Feng, Lecturer, mainly engaged in plant developmental biology. E-mail: phf72@126.com

Key words: TGMS (thermosensitive genic male sterility); XianS; pollen fertility; non-pollen type; rice

光温敏核不育水稻自发现以来,经过 30 多年的研究取得了较大进展,迄今已有一批不育系和强优组合在生产上推广应用^[1]。然而,目前生产上可利用的水稻光温敏核不育系的不育基因源相对较为狭窄,主要来自农垦 58S、安农 S-1、衡农 S-1 和 5460S 等,这样不但存在遗传脆弱性带来的潜在危险,而且一定程度上制约了产量水平^[2]。因此,有必要挖掘利用新的光温敏核不育资源。粳 S 是本课题组发现并培育的从优质常规稻粳黄占自然突变而来的无花粉型温敏核不育系。经广东省农科院水稻所人工气候箱鉴定得到,粳 S 以温敏为主,在长光(14.5h 或 13.5h)、23.5℃或以上温度条件下制种安全。连续多年的观察表明其具有成为实用型温敏核不育系的可能。鉴于粳 S 是一个新的水稻温敏核不育种质资源,本试验将对其从发现、育性表现、花粉败育的细胞学过程等方面进行研究,以期加速该温敏核不育水稻种质资源的利用奠定基础。

1 材料与方法

1.1 粳 S 育性的观察

在对粳 S 育性转换初步观察的基础上,分期播种 12 批,于 2003 年对粳 S 进行育性观察。育性调查从 4 月初开始,每 2~3d 取样一次,持续到 11 月下旬。每次取样 3~5 株,每株 1 穗,取已抽出 1/3~2/3 穗子上部的 3~6 朵未开颖花,用 FAA 液固定。镜检时每株颖花混合压片,用 1% I₂-KI 染色,观察 3 个视野,记录各视野花粉可染率,求平均值。将花粉圆形,大小正常,染色深而均匀的计为正常可育,其它各类均计为败育,包括典败、圆败、染败和无花粉。

1.2 低温对粳 S 育性转换的影响

当粳 S 幼穗发育进入花粉母细胞形成期时进行光温处理,于 2003 年早季在光长 13.5h、相对湿度 75%、光照度约 10000lx 的条件下,分别进行日均温 22℃、22.5℃、23.5℃、24℃的人工气候箱低温处理 15d,昼夜温差为 7~8℃;2004 年晚季在日均温 21℃(变温 19~25℃)、光长 13.5h、相对湿度 75%、光照度约 10000lx 的条件下,分别进行 3d、7d、10d 的人工气候箱低温处理。处理结束后在室外自然条件下抽穗。以自然光温条件下生长的粳 S 为对照,各处理材料从始穗起每天取 3 株,每株 3~6 朵颖花经 1% I₂-KI 染色后镜检花粉育性,一般持续取样 30d。

1.3 粳 S 花粉败育的细胞学观察

于 2004 年将粳 S 与粳黄占分期播种于华南农业大学农学院实验农场,选取不同发育时期的小穗剪去稃端,放入卡诺固定液固定后,转入 70%酒精冰箱保存。以粳黄占为对照,采用常规压片法,2%醋酸洋红染色,对粳 S 进行花粉败育过程的细胞学观察,并利用 1% I₂-KI 对成熟花药进行整体压片观察。

2 结果与分析

2.1 粳 S 的发现及培育过程

1999 年晚季陆燕鹏在华南农业大学实验农场种植的常规水稻品种粳黄占中发现一株型与小区内其它单株形态基本相似,但只有少量结实的单株,留禾头越冬。2000 年早季 4 月初,见老禾头上有部分结实,因这时在粳黄占材料周围没有抽穗开花的其它水稻品种,故初步判断这些种子是自交种子。2000 年晚季将早季所收种子播种,镜检花粉育性表现为无花粉不育,直到 11 月初才有少量花粉。2001 年早季和晚季继续对其进行育性观察,发现其在广州(23°08'N)一年之中呈明显的可育—不育—可育的育性转换,在 4 月底至 11 月初表现不育,在一年的两头表现为可育,具有典型的光温敏核不育特性。同时将其与多个父本配组,在 2002 年对 F₁ 代的杂种优势进行综合分析,发现杂交种无论在农艺性状上还是在结实率方面均具有明显的杂种优势,且结实率均表现正常,具有成为实用光温敏核不育系以及转育实用光温敏核不育系的可能,于是将其命名为“粳 S”以进一步研究。

2.2 粳 S 的育性表现

从 2003 年 4 月~11 月的粳 S 育性表现来看,该不育系在广州(23°08'N)自然条件下具有明显的“可育—

不育—可育”的育性转换特性,在5月初到10月底为稳定不育期,不育期长达178d,在4月和11月出现明显的可育期,而且在可育期间育性变化幅度较大(图1)。结合一年中的光温变化规律而言,由于光长的变化非常稳定且规律明显,而温度变化较大(见图2),因此可初步判断籼S在2003年可育期的育性波动与气温的变化存在一定的相关性。

2.3 低温对籼S育性转换的影响

2.3.1 不同程度低温对籼S育性转换的影响 2003年早季对籼S进行不同程度的低温处理15d,由表1可知,22~23.5℃的低温处理能够使籼S由不育转为可育,而24℃低温处理却始终保持不育。其中23.5℃低温处理虽出现可育,但育性较低;22.0℃和22.5℃低温处理不仅可育,而且育性较高,且22.0℃低温处理比22.5℃低温处理的花粉可育率要高。这说明低温强度越大,对育性的影响越大。

2.3.2 低温持续时间对籼S育性转换的影响 2004年晚季对籼S进行3d、7d、10d的日均温21℃低温处理发现,不同时间的低温处理对不育系的育性影响有较大差异(表2)。籼S经10d低温处理,出现了较高的花粉可育率,最高可达90%;经7d低温处理,虽开始出现可育花粉,但花粉可育率低于5%;而3d的低温处理却不能使籼S的花粉出现可育,但在9月15日到9月19日花粉败育方式已逐步由无花粉型转变为典败型,此时自然光温条件下的对照仍保持无花粉状态。可见低温对育性转换的影响是伴随着处理时间的增长而加强的,即低温持续时间对育性转换的影响具有一定的累加效应。

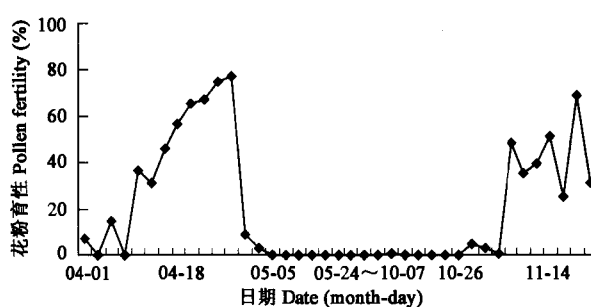


图1 2003年籼S的育性变化
Fig.1 Pollen fertility of XianS in 2003

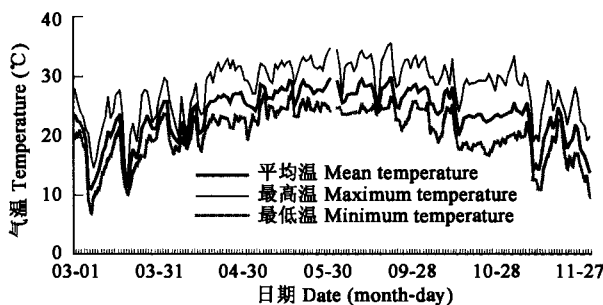


图2 水稻生长期间的气温(最高温、平均温、最低温)变化(2003, 广州)
Fig.2 Temperature (daily maximum temperature, daily mean temperature, daily minimum temperature) in the growth stage of rice (2003, Guangzhou)

表1 不同程度低温处理15d对籼S育性转换的影响

Table 1 Effect of different low temperature for 15d on fertility alteration of XianS

抽穗日期 Date of heading (Month-day)	不同程度低温处理的花粉可染率(%) Stainable pollen rate under low temperature of different intensity				自然光温条件下 的花粉可染率 Stainable pollen rate in natural condition (%)
	22.0℃	22.5℃	23.5℃	24℃	
07-27	—	—	—	0	0
07-28	—	—	4.00 ± 2.03	0	0
07-29	85.00 ± 2.00	50.00 ± 1.52	0	0	0
07-30	60.50 ± 3.06	43.00 ± 4.14	0	0	0
07-31	28.00 ± 1.15	13.50 ± 1.35	0	0	0
08-01	25.00 ± 1.73	6.00 ± 1.18	0	0	0
08-02	—	—	0	0	0
08-03	—	—	0	0	0
08-04	—	3.33 ± 1.67	0	0	0
08-05	2.00 ± 1.00	1.00 ± 1.73	0	0	0
08-06	1.00 ± 0.67	0	0	0	0
08-07 ~ 08-27	0	0	0	0	0

2.4 籼S花粉败育的细胞学观察

进入减数分裂时期后,籼黄占小孢子母细胞细线期的染色体呈细线状在核仁一侧凝集成团(图3-1),进入终变期极端缩短成颗粒状(图3-2)。染色体到达两极以后,形成二个子核,胞质一分为二,形成二分体,并进一步分裂产生四分体(图3-3)。随后,小孢子从四分体中释放出来,单核早期的小孢子较小,呈圆型,壁很薄,核

位于中央,细胞质均匀(图 3-4)。进一步发育,小孢子体积增大,细胞质变稀薄,中央大液泡形成,细胞核被挤向周边,细胞壁和萌发孔形成(图 3-5)。进入单核晚期的小孢子核进行一次有丝分裂,形成生殖核和营养核,成为二核花粉(图 3-6),接着生殖核又进行一次有丝分裂,产生二个精子,发育为成熟的三核花粉,成熟花粉呈圆形且染色较深(图 3-7)。成熟的花药室内充满正常可育的成熟花粉(图 3-24)。

表 2 21℃低温持续不同时间对籼 S 育性转换的影响

Table 2 Effect of different duration on fertility alteration of XianS at 21℃

抽穗日期 Date of heading (Month-day)	不同时间低温处理的花粉可染率 Stainable pollen rate under low temperature of different duration (%)			自然光温条件下籼 S 的花粉可染率 Stainable pollen rate in natural condition (%)
	10d	7d	3d	
09-09	—	—	0	0
09-10	—	—	0	0
09-11	59.00 ± 2.61	0	0	0
09-12	84.67 ± 4.82	0	0	0
09-13	90.00 ± 0.84	0	0	0
09-14	63.33 ± 2.61	0	0	0
09-15	71.00 ± 1.02	0	0	0
09-16	10.00 ± 3.24	1.00 ± 0.00	0	0
09-17	1.50 ± 0.67	0	0	0
09-18	0	1.33 ± 0.67	0	0
09-19	0	0.33 ± 0.33	0	0
09-20 ~ 10-13	0	0	0	0

籼 S 与籼黄占相比,小孢子母细胞表现异常,没有进行正常的减数分裂。具体表现为:一部分小孢子母细胞粘连与液泡化(图 3-8),进行包括缢裂(图 3-9)、出芽(图 3-12)以及一个核分裂为几个子核(图 3-11)等方式的无丝分裂,并可见到无丝分裂产生的多核细胞(图 3-10);另一部分小孢子母细胞进入减数分裂,但多数由于染色体的异常凝聚阻滞在细线期(图 3-13),少数虽可发育至二分体,却往往由于胞质分裂异常而不能形成正常的二分体、四分体(图 3-14 ~ 17)。小孢子母细胞进行无丝分裂与异常胞质分裂的结果是产生大小不同、核数不等的异常细胞(图 3-18,20),其中包括核分裂多次而胞质不分裂形成的巨大多核细胞(图 3-19)以及只有胞质没有核的原生质团块(图 3-15)。这些异常的细胞或由于液泡化而降解(图 3-20),或由于核膜崩解,原生质解体而降解(图 3-21,22)。最终所有的细胞解体消失,成熟的花药室内是空的(图 3-23)。

3 讨论

对光温敏核不育水稻,尤其是温敏性较强的不育系而言,如何协调制种和繁殖的矛盾始终是困扰广大育种者的难题。如果将不育临界温度提高,虽可解决繁殖的问题,但自然条件下偶发的低温天气很可能使育性波动而导致制种失败;而如果为了确保制种安全将不育临界温度降低,则很可能在自然条件下有限的水稻生长时期内使繁殖变得非常困难。为解决这一矛盾,袁隆平提出了选育低温敏核不育系的育种策略,即将不育临界温度定为 24℃ 以下,以连续 3d 低温才能诱导育性发生转换做为选育指标^[3]。在这一育种思路的指导下,选育的一批实用型不育系正逐步应用于生产。

经过对籼 S 育性转换的初步分析发现,该不育系耐受低温的持续时间较长,由不育转为可育日均温 21℃ 低温需持续 7d 以上,日均温 23.5℃ 低温需持续 15d 以上。与迄今生产上正大面积推广应用的实用水稻温敏核不育系培矮 64S 相比,该不育系在华南双季稻区用于制种将更加安全。本课题组对籼 S 在广州越冬繁殖、清远冷水串灌繁殖的初步试验得到,该不育系冷繁的自交结实率为 62.9%,每 666.7m² 产量约 150kg,如果技术成熟仍有增产潜力,可解决繁殖问题。另外,不同的光温敏核不育系对低温持续时间的敏感性不同,并且低温处理持续时间对育性的影响有累加效应,关于这一点与孙宗修等^[4]的研究结果相一致。如果选育的低温敏不育系,其不育临界温度适当提高,但低温处理影响其育性恢复的持续时间仍较长的话,在自然条件下利用不育期制种时同样可以保证安全,毕竟在高于不育临界温度的自然条件下制种时,虽可能会出现低温天气,但出

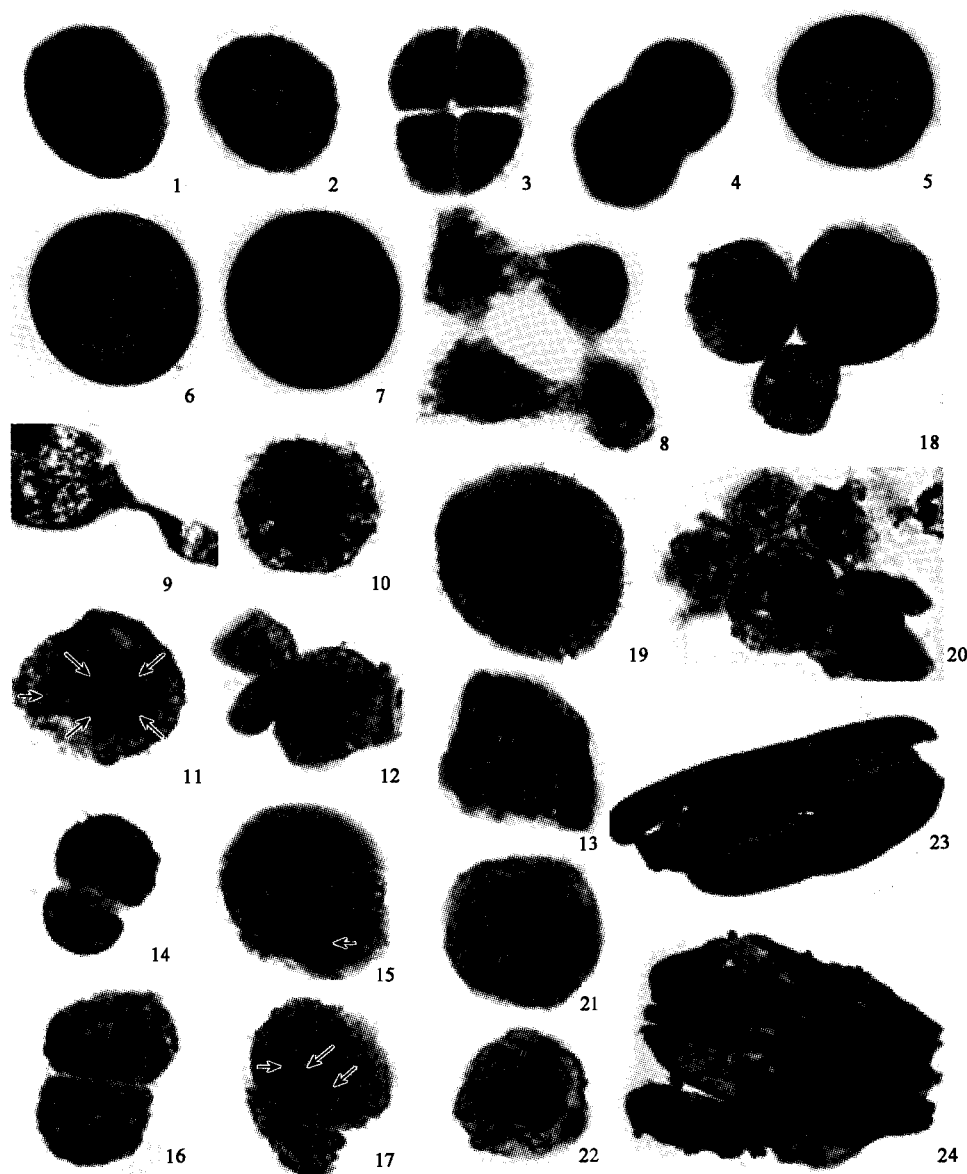


图3 籼黄占与籼S的花粉形成与发育过程

Fig.3 Microsporogenesis and microspore development of Xianhuangzhan and XianS

1~7 籼黄占的花粉形成与发育过程 Microsporogenesis and microspore development of Xianhuangzhan: 1. 细线期, $\times 700$ Leptotene, $\times 700$; 2. 终变期, $\times 650$ Diakinesis, $\times 650$; 3. 四分体, $\times 750$ Tetrad, $\times 750$; 4. 单核早期小孢子, $\times 850$ Early uninucleate microspore, $\times 850$; 5. 单核晚期小孢子, $\times 600$ Late uninucleate microspore, $\times 600$; 6. 二核小孢子, $\times 600$ Binucleate microspore, $\times 600$; 7. 成熟花粉, $\times 500$ Mature pollen, $\times 500$; 8~22. 籼S的花粉败育过程 Pollen abortion of XianS: 8. 小孢子母细胞粘连与液泡化, $\times 600$ Microsporocyte became vacuolate and agglutinate, $\times 600$; 9~12 无丝分裂 Amitosis (9 缢裂, $\times 500$ Constriction division, $\times 500$; 10. 源于无丝分裂的双核细胞, $\times 500$ Binucleate cell derived from amitosis, $\times 500$; 11. 一个核分为5个子核($\uparrow$), $\times 500$ One nucleus divided into five nuclei (arrow) $\times 500$; 12. 出芽, $\times 500$ Bud division, $\times 500$); 13. 阻滞在细线期的小孢子母细胞, $\times 500$ Microsporocyte arrested at the leptotene stage of meiosis, $\times 500$; 14~17 异常的胞质分裂 Abnormal cytokinesis (14 由于不均等胞质分裂形成的异常二分体, $\times 650$ Abnormal dyad formed by unequal cytokinesis, $\times 650$; 15 三分体, 包含大小不同的3个子细胞, 其中一个没有核($\uparrow$), $\times 750$ Triad contain three cells with variable sizes, arrow show one without nucleus, $\times 750$; 16 由于异常胞质分裂形成的三分体, $\times 750$ Triad formed by abnormal cytokinesis, $\times 750$; 17 异常二分体, 包含大小与核数不同的两个子细胞, $\uparrow$ 示具3个核的细胞, $\times 750$ Abnormal dyad contain two cells with different sizes and numbers of nuclei, arrow show one with three nuclei, $\times 750$); 18. 小孢子母细胞产生的大小不同、核数不等的细胞, $\times 500$ Microsporocyte produce different size cells with variable numbers of nuclei, $\times 500$; 19. 巨大的多核细胞, $\times 750$ Huge multinucleate cell, $\times 750$; 20~22. 小孢子母细胞产生的子细胞的异常活动 The abnormal behaviors of some cells derived from microsporocyte (20. 液泡化, $\times 600$ Vacuolation, $\times 600$; 21. 核膜崩解, $\times 700$ Collapse of nuclear envelope, $\times 700$; 22. 原生质解体, $\times 700$ Degeneration of protoplasm, $\times 700$); 23. 籼S的成熟花药室内没有花粉, $\times 40$ The mature anther locules of XianS were empty, $\times 40$; 24. 籼黄占的成熟花药室内充满正常可育的花粉, $\times 40$ The mature anther locules of Xianhuangzhan had many normal mature pollens, $\times 40$

现持续较长时间的低温天气则频率较低。而随着不育临界温度的提高,不育系繁殖就会相对比较容易。因此,选育不育系时除了将不育临界温度作为选育指标外,尚需结合考虑耐受低温持续时间的长短。

目前有关光温敏核不育水稻的细胞学研究,主要集中于典败型的材料^[5~13],对无花粉型材料的研究很少^[14]。对于典败型的光温敏核不育水稻,一般认为其减数分裂基本正常,主要败育时期在单核花粉期,并由于花粉内含物解体而形成败育的空瘪花粉^[15]。本研究结果表明,粳 S 的无花粉败育主要是减数分裂时期的异常引起的,由于小孢子母细胞粘连与液泡化、减数分裂受阻、进行无丝分裂与异常的胞质分裂,从而没有正常四分体的形成,而是产生大小不同、核数不等的异常细胞,最后没有花粉形成。很显然,粳 S 的无花粉型败育与典败型败育相比,具有败育时期早而败育彻底的特点。对于粳 S 的这些异常现象,在光温敏核不育水稻中虽有小孢子母细胞液泡化^[6]与粘连^[12]的相关报道,但本文所描述的减数分裂受阻于前期 I 的细线期、无丝分裂、胞质分裂异常等尚未见报道。另据前人的研究报道,阻滞在减数分裂前期 I 的玉米突变体 *aml-pral*^[16]的小孢子母细胞解体,液泡化与胞质分裂异常的拟南芥突变体 *msY* 与 *msW*^[17]、7593 与 7219^[18]没有花粉形成。因此推测导致粳 S 无花粉败育的这些异常现象可能在无花粉型光温敏核不育水稻中具有一定的普遍性。引起这些异常现象的细胞学原因仍在进一步的研究中。

References:

- [1] Lu X G, Gu M G, Li C Q, *et al.*, eds. Theory and technology of two line hybrid rice. Beijing: Science Press, 2001. 49 ~ 54.
- [2] Lu X G ed. Fertility ecology of photo-thermo-sensitive genic male sterile rice in china. Beijing: Science Press, 2003. 10 ~ 19.
- [3] Yuan L P. Technic strategy for breeding of PGMS and TGMS line. Hybrid Rice, 1992, (1): 1 ~ 4.
- [4] Sun Z X, Cheng S H, Min S K, *et al.* Studies on the response of photoperiod sensitive genic male sterile (PGMS) rice to photoperiod and temperature III. Effect of temperature at meiosis on the fertility of 2 PGMS indica strains. Acta Agronomica Sinica, 1993, 19(1): 83 ~ 87.
- [5] Wang T, Tong Z. Changes in anther microstructure of the photoperiod-sensitive genic male sterile rice. Acta Agronomica Sinica, 1992, 18(2): 132 ~ 136.
- [6] Feng J H, Lu Y G, Liu X D. Cytological mechanism of pollen abortion in photoperiod temperature sensitive genic male sterile line Peiai 64S in rice (*Oryza sativa* L.). Chinese Journal Rice Sci, 2000, 14(1): 7 ~ 14.
- [7] Sun J, Zhu Y G. The Ultrastructure of pollen and anther wall in the development of Hubei photoperiod-sensitive genic male-sterile rice. Acta Agronomica Sinica, 1995, 21(3): 364 ~ 367.
- [8] Li R Q, Wang J B, Wang X M. Ultrastructural changes in microsporogenesis and pollen development of photoperiod sensitive genic male-sterile rice under different day length. Chinese Journal Rice Sci, 1993, 7(2): 65 ~ 70.
- [9] Wu T, Gao X M, Zhang J Z. Anatomical study of fertility and anther development in photo-thermo-sensitive genic male sterile rice. Journal of Southwest Agricultural University, 2002, 24(2): 138 ~ 140.
- [10] He G L, He H H, Liu Y B, *et al.* The cytological study of photoperiod-sensitive genic sterile rice Nongken 58S. Acta Agriculturae Universitatis Jianxiensis, 2001, 23(1): 24 ~ 28.
- [11] Liang C Y, Mei J F, He B S, *et al.* Cytological observation of pollen abortion in PGMS and TGMS. In: Yuan L P ed. Current status of two line hybrid rice reserch. Beijing: Agriculture Press, 1992, 141 ~ 144.
- [12] Huang Y X, Cheng L B, Zhou J L, *et al.* Cytological observation on male sterility of thermo-sensitive genic male sterile rice. Acta Sci Nat Univ Norm Hunan, 2000, 23(1): 65 ~ 67, 88.
- [13] Tian H Q, Kuang A X, Musgrave M E, *et al.* Calcium distribution in fertile and sterile anthers of a photoperiod-sensitive genic male-sterile rice. Planta, 1998, 204: 183 ~ 192.
- [14] Ku S, Yoon H, Suh H S, *et al.* Male-sterility of thermosensitive genic male-sterile rice is associated with premature programmed cell death of the tapetum. Planta, 2003, 217: 559 ~ 565.
- [15] Zhu Y G ed. Biology of male sterility in rice. Wuhan: Wuhan University Press, 2000. 158 ~ 178.
- [16] Abramova L I, Avalkina N A, Golubeva E A, *et al.* Synthesis and deposition of callose in anthers and ovules of meiotic mutants of maize (*Zea mays*). Russian Journal of Plant Physiology, 2003, 50(3): 366 ~ 372.
- [17] Dawson J, Wilson Z A, Aarts M G M, *et al.* Microspore and pollen development in six male sterile mutant of *Arabidopsis thaliana*. Can. J. Bot, 1993, 71: 62 ~ 638.
- [18] Prison B N, Owen H A, Feldmann K A, *et al.* Chracterization of three male-sterile mutants of *Arabidopsis thaliana* exhibiting alterations in meiosis. Sex Plant Report, 1996, 9: 1 ~ 16.

参考文献:

- [1] 卢兴桂, 顾铭洪, 李成荃, 等编著. 两系杂交水稻理论与技术. 北京: 科学出版社, 2001. 49 ~ 54.
- [2] 卢兴桂主编. 中国光、温敏雄性不育水稻育性生态. 北京: 科学出版社, 2003. 10 ~ 19.
- [3] 袁隆平. 选育水稻光温敏核不育系的技术策略. 杂交水稻, 1992, (1): 1 ~ 4.
- [4] 孙宗修, 程式华, 闵绍楷, 等. 光敏核不育水稻的光温反应研究 III. 减数分裂期温度对两个籼稻光敏核不育系育性转换的影响. 作物学报, 1993, 19(1): 83 ~ 87.
- [5] 王台, 童哲. 光周期敏感核不育水稻农垦 58S 不育花药的显微结构变化. 作物学报, 1992, 18(2): 132 ~ 136.
- [6] 冯九焕, 卢永根, 刘向东. 水稻光温敏核雄性不育系培矮 64S 花粉败育的细胞学机理. 中国水稻科学, 2000, 14(1): 7 ~ 14.
- [7] 孙俊, 朱英国. 湖北光敏核不育水稻发育过程中花粉及花药超微结构的研究. 作物学报, 1995, 21(3): 364 ~ 367.
- [8] 利容干, 王建波, 汪向明. 光周期对光敏核不育水稻小孢子发生和花粉发育的超微结构的影响. 中国水稻科学, 1993, 7(2): 65 ~ 70.
- [9] 吴钿, 高秀梅, 张建中. 光温敏核不育水稻的育性及花药的发育解剖学研究. 西南农业大学学报, 2002, 24(2): 138 ~ 140.
- [10] 贺国良, 贺浩华, 刘宜柏, 等. 光敏核不育水稻农垦 58S 细胞学研究. 江西农业大学学报, 2001, 23(1): 24 ~ 28.
- [11] 梁承邨, 梅建峰, 何炳森, 等. 光(温)敏核雄性不育水稻小孢子败育发生主要时期的细胞学观察. 见: 袁隆平主编. 两系法杂交水稻论文集. 北京: 农业出版社, 1992. 141 ~ 144.
- [12] 黄玉祥, 陈良璧, 周建林, 等. 不同温度条件下温敏核不育水稻雄性不育的细胞学观察. 湖南师范大学自然科学学报, 2000, 23(1): 65 ~ 67, 88.
- [15] 朱英国主编. 水稻雄性不育生物学. 武昌: 武汉大学出版社, 2000. 158 ~ 178.