

4D 缺体小麦与八倍体小偃麦 杂交的细胞遗传学研究*

袁文业 孙善澄

(山西省农业科学院作物遗传研究所, 太原 030031)

摘 要 利用自花结实的 4D 缺体小麦作母本, 与中₂、中₅ 及中₁₀₀₁ 等八倍体小偃麦杂交, 获得的杂种 F₁ 植株除 4D 缺体 × 中₅ 育性极低外, 其余组合略低于普通小麦 × 八倍体小偃麦的自交结实率。杂种 F₁ 体细胞 2n=48。4D 缺体 × 中₂ 的 F₁ 花粉母细胞减数分裂 MI 染色体配对的平均构型为 18.81 (15-22) II+0.57 (0-3) III+0.11 (0-2) IV+8.23(6-10) I。观察结果同时表明: (1) 单价体的分布在每个 PMC 中以 8 为众数; (2) 单价体之中的两个在多数 PMC₃ 中能形成次级联合配对, 说明 4D 与 4E 染色体具有部分同源关系; (3) 杂种 F₁ 多数花粉母细胞中多价体的出现表明八倍体小偃麦中 E 染色体组具有促进部分同源染色体配对的基因。

关键词 小麦 天蓝偃麦草 缺体 减数分裂

普通小麦异代换系的选育是外源基因导入普通小麦的一条非常有效的途径^[7]。Unran 等^[8]提出用单体进行小麦异代换系的选育, 但在实际操作过程中, 由于细胞学工作量大, 所需时间长, 受材料局限性大等原因, 不易被广大育种工作者掌握^[3]。李振声等^[6]利用显性标记性状选育出自花结实的缺体小麦, 在此基础上提出了快速选育普通小麦异代换系的新方法——缺体回交法。张学勇等^[2]利用此法, 通过 4D 缺体与八倍体小偃麦杂交并用缺体回交, 选育出 3 个小麦—偃麦草异代换系。徐霞等^[4]应用缺体回交法也选出普通小麦—山羊草的异代换系。本文即通过对 4D 缺体小麦及 4D 缺体 × 八倍体小偃麦杂种后代进行深入的细胞遗传学分析, 以期揭示在杂种 F₁ 中 4D 与 4E 染色体的减数分裂行为以及 4E 染色体组在缺体小麦背景下的减数分裂行为, 为缺体回交法选育普通小麦异代换系提供理论依据。

材料和方法

1.1 供试材料

本项研究采用自花结实的小麦 4D 缺体缺 72180 (以下简称为 4D 缺体或 4DN)、由

1993-01-20 收稿。

*本研究系山西省自然科学基金资助课题的部分内容。

西北植物研究所提供。八倍体小偃麦中₂、中₅和中₁₀₀₁由本室提供,染色体组型为AABBDEE(或FF)。

1.2 方法

1.2.1 杂交与自交 本项研究始于1991年。4D缺体小麦自交,调查其自交结实率与农艺性状,并进行细胞学观察。以4D缺体做母本与八倍体小偃麦杂交,调查其杂交结实率。杂种F₁于1991年9月网室盆栽育苗,入冬后移入温室进行培育。F₂于1992年春在网室中种植,同时对4D缺体群体进行连续自交选择。

1.2.2 细胞学工作 材料的固定根尖用冰水预处理24h后在卡诺氏液中固定24h,幼穗取样后直接固定在卡诺氏液中24h,然后置于70%酒精中保存备用。染色及制片时,体细胞采用孚尔根法压片,花粉母细胞采用醋酸洋红法压片,OLYMPUS BH-2型显微镜显微摄影。

2 结果与分析

2.1 4D缺体及其群体中4D单体的补偿特性

小麦4D缺体72180属半冬性,株高59cm。在太原地区春播或温室种植生育期延长,抽穗较晚。植株与4D单体类似,具有旗叶卷曲的特征特性。但由于4D单体后代产生补偿苗,容易导致群体的混杂。因此根据形态学特征辅以细胞学观察,就能选出确切的4D缺体(图1-A, B)。此外4D缺体一般自交结实率较低,易受自然环境条件的影响。

2.2 4DN×八倍体小偃麦杂种F₁的特征特性

本项研究以4DN为母本进行杂交。杂交当代结实率平均为44.5%,变幅为10%至86.4%。杂种F₁(图1-A)卷叶特性表达稍弱,穗部一般为无芒或微芒。植株形态上倾向于中间型,有较强的杂种优势,表现为秆高穗长,再生能力强,分蘖成穗率高,熟期较4D缺体为早(表1)。F₁自交结实率组合间差异极大。在4DN×中₅的8株杂种F₁中,虽分蘖成穗每株在8~15个,但仅结实1粒种子,为高度不育类型。而其它杂交组合杂种F₁的育性表现则略低于普通小麦×八倍体小偃麦杂种F₁的自交结实率^[1]。

表1 4DN×八倍体小偃麦杂种F₁的特征特性*

材 料	株高 (cm)	芒性	成熟期 (月-日)	自交结实率		
				株数	结实粒数	结实率(%)
4DN	59	微芒	03-30	10	127	38.7
中 ₂	128	有芒	03-28	10	309	83.2
中 ₅	125	无芒	04-05	10	281	89.7
中 ₁₀₀₁	103	无芒	03-23	10	240	90.5
4DN/中 ₂	115	微芒	03-17	10	165	28.0
4DN/中 ₅	120	无芒	03-20	8	1	高度不育
4DN/中 ₁₀₀₁	95	无芒	03-13	10	149	40.1

注:数据资料根据1991年9月~1992年3月温室盆栽试验统计而来。

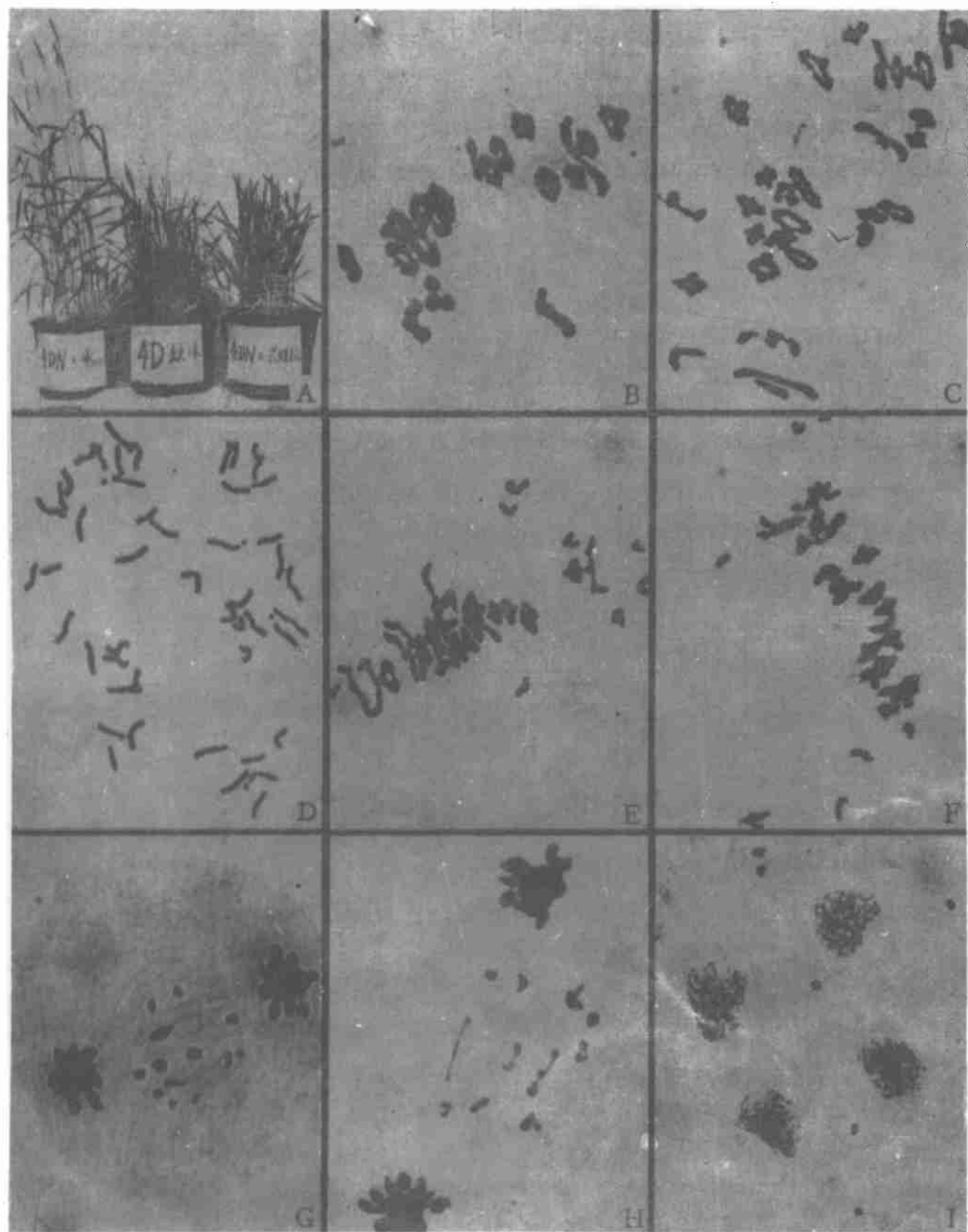


图 1 4D 缺体小麦及其与八倍体小偃麦杂交的细胞学观察

A. 4D 缺体(中)及其与中₁₀₀₁(左), 兴矮抗(右)杂种 F₁ 植株; B. 4D 缺体 PMC₅ 减数分裂 MI, $2n=20\text{II}$; C. 八倍体小偃麦中₁₀₀₁ PMC₅ 减数分裂 MI, $2n=28\text{II}$; D. 4DN \times 中₂ 杂种 F₁ 体细胞, $2n=48$; E. 4DN \times 中₂ PMC₅ 减数分裂 MI, $2n=18\text{II}+1\text{IV}+8\text{I}$; F. 4DN \times 中₂ PMC₅ 减数分裂 MI, $2n=18\text{II}+1\text{IV}+8\text{I}$, 示次级联合配对; G, H. 末期 I, 示 6 个落后单价体提前分离, 2 个单价体由于次级联合向两极正常分离; I. 四分体, 示部分落后染色体形成的大量微核。

2.3 4DN×八倍体小偃麦杂种 F_1 的体细胞

4D 缺体 $2n=40$ ，八倍体小偃麦 $2n=56$ ，二者的杂种理论上根尖染色体数应为 $2n=48$ ，实际观察结果与理论值相符（图 1-D）。

2.4 杂种 F_1 花粉母细胞的减数分裂行为

2.4.1 中期 I 4D 缺体的花粉母细胞减数分裂中期 I 表现为 20 个二价体，其中有 1~2 个棒状二价体，个别细胞出现 2 个单价体。八倍体小偃麦中₂、中₅及中₁₀₀₁染色体组的基本构型为 28 个二价体（图 1-C），但中₂内三价体、四价体出现的频率稍高，分别为 46.3% 和 7.4%，并出现 0~5 个数量不等的单价体。4DN×中₂杂种 F_1 的 PMC₅ 减数分裂 MI，在 140 个花粉母细胞中，平均每细胞染色体构型为 $18.81 (15-22) II \pm 0.57 (0-3) III \pm 0.11 (0-2) IV + 8.23 (5-10) I$ 。多数细胞由 18~19 个较为稳定的二价体，1~2 个三价体或四价体等多价体以及 8~9 个单价体构成（表 2）。

表 2 杂种 F_1 及其亲本 PMC₅ 减数分裂 MI 的染色体行为

材 料	观 察 细胞数	期望构型率			三价体		四价体		单价体次级 联合配对	
		构型	数	%	数	%	数	%	数	%
4DN	37	20II	36	97.3	—	—	—	—	—	—
中 ₂	54	28II	25	46.3	23	46.3	4	7.4	—	—
中 ₅	79	28II	56	70.9	6	7.6	3	3.8	—	—
中 ₁₀₀₁	41	28II	32	78.1	4	9.8	1	2.4	—	—
4DN / 中 ₂	140	20II+8 I	59	42.1	66	47.1	15	10.7	89	63.5
4DN / 中 ₅	93	20II+8 I	57	61.2	29	30.9	7	7.9	40	43.3
4DN / 中 ₁₀₀₁	108	20II+8 I	73	67.6	31	28.8	4	3.6	72	66.8

杂种 F_1 中期 I 的突出特征是：

a. 单价体出现的频率在期望构型的花粉母细胞中以 8 为众数，而在三价体出现的花粉母细胞中以 9 为众数。其它数目单价体出现的频率则较低（图 1-E，F）。

b. 63.5% 的花粉母细胞中有两个单价体出现次级联合配对（side-by-side 或 end-by-end）现象（图 1-F）。在可能的单价体中，除 E 组的 7 个单价体外还有一个 4D 染色体。一个次级联合配对应该是 4D 与 4E 染色体具有部分同源关系造成的，4E 染色体可以补偿 4D 染色体的功能。

c. 在观察的花粉母细胞中，多数出现 1~3 个多价体构型（图 1-E，F）。这一事实说明，八倍体小偃麦中₂所含有的天蓝偃麦草 E 染色体组与普通小麦的 ABD 染色体组之间存在着一一定的同源关系，并且受 E 染色体组促进部分同源染色体配对基因的作用。

在 4DN×中₅及 4DN×中₁₀₀₁杂种 F_1 中，多价体出现的频率较低，但也出现了单价体的次级联合配对，进一步证明 4D 与 4E 染色体在不同的遗传背景下均表现部分同源关系。

2.4.2 后期 I 4DN×八倍体小偃麦杂种 F_1 后期 I 出现 8 个落后染色体。随着赤道板上小麦染色体向两极的分离，原来散布在整个细胞中的 8 个单价体才开始向赤道板集结。此后 6 个单价体的两个姐妹染色单体在后期 I 出现提前分离，均等地分向两极。而能够进行次级联合配对的 4D 与 4E 染色体移到赤道板后各自向两极正常分离（图 1-G，H）。结果进一步

表明, 4E 染色体可以补偿 4D 染色体的部分功能。

2.4.3 后期 II 杂种 F_1 后期 II 20 个普通小麦的姐妹染色单体均等地分向两极, 4D 与 4E 染色体也向两极正常分离, 但在时间上落后于正常配对的普通小麦染色体。赤道板上 E 染色体组的其余 6 个姐妹染色单体则随机地分向两极。落后染色单体在末期 II 形成 5~11 个数目不等的微核 (图 1-I)。

2.5 4DN × 八倍体小偃麦杂种 F_2

与普通小麦 × 八倍体小偃麦杂种 F_2 一致, 4DN × 中₂ 杂种 F_2 性状疯狂分离, 形态上偏草型、中间型和普通小麦类型均有出现。小麦类型出现的频率约为 2.5%, 体细胞中含有 41~43 个染色体, 结实率接近于普通小麦品种, 可以作为缺体回交法选育普通小麦异代换系的中间材料。而在 48 株 4DN × 中₁₀₀₁ 的 F_2 群体中只出现了育性较为正常的中间类型材料。

3 讨论

3.1 关于 4D 与 4E 染色体的部分同源关系

利用缺体回交法选育普通小麦异代换系具有快速、准确及有效等优点。其基本原理是从外源染色体组中转移一对与该缺体染色体具部分同源关系的染色体, 这样即可获得较为稳定的、生长发育良好的小麦异代换系。本研究表明, 4D 与 4E 染色体在花粉母细胞减数分裂 MI 能形成次级联合配对, 在后期 I 时, 4D 与 4E 染色体各自分向两极, 4E 补偿了 4D 染色体的功能。因此, 利用 4D 缺体选育普通小麦的 4E 异代换系是可行的。同时 4D 与 4E 染色体的正常分离, 也将减少其成为落后染色单体进而转变为微核的机率。据此我们可以参照张学勇等^[2]的工作进行普通小麦异代换系的选育。

3.2 关于 4D 缺体小麦 × 八倍体小偃麦杂种 F_1 中的多价体问题

普通小麦与天蓝偃麦草的花粉母细胞减数分裂 MI 染色体组的基本构型均为 21 个二价体, 极少有单价体及多价体出现。而在 4D 缺体 × 中₂ 杂种 F_1 中却出现了频率较高的多价体。杨天章等^[9]发现长穗偃麦草的 7E 染色体能强烈地促进小麦同一部分同源群内染色体的相互配对, 形成多价体。据此, 我们认为本研究所用的八倍体小偃麦, 其 E 染色体组也可能具有促进部分同源染色体配对的基因。由于该基因的作用, 在 4DN × 中₂ 等的杂种 F_1 出现了多价体构型。

3.3 关于 4D 缺体 × 中₅ 的不育性

Kibirige-Sebunya^[5]报道, 在长穗偃麦草中存在着育性决定基因。杨天章等^[9]在进行小麦的 7E 异代换系研究时也发现 7E 染色体可导致雄性不育。4DN × 中₅ 的高度不育可能受中₅ 中决定育性的基因控制, 而不在于其 F_1 减数分裂中的染色体行为。

参 考 文 献

- 1 李集临, 孙善澄. 普通小麦与天蓝偃麦草杂交中间型遗传的研究. 遗传学报, 1980, 7 (2): 157~164
- 2 张学勇, 李振声, 陈漱阳. “缺体回交法”选育普通小麦异代换系方法的研究. 遗传学报, 1989, 9 (6): 431~439

- 3 张学勇, 陈淑阳, 李振声. 普通小麦异代换系的产生和利用. 遗传, 1990, 12 (4): 40~44.
- 4 徐霞, 李振声, 陈淑阳等. “缺体回交法”选育普通小麦—山羊草 (*Aegilops*) 异代换系的研究. 西北植物学报, 1991, 11 (1): 1~6
- 5 Kibirige-Sebunya IN. Preferential abortion of gamete in wheat induced by Graham J. scoles and an *Agropyron* chromosome. Can J Genet Cytol, 1983, 25:1~6
- 6 Li Zhensheng, Mu Sumei, Zhou Hanping et al. The establishment and application of blue grained monosomics in wheat chromosome engineering. Cereal Research Communication, 1986, 14: 133~136
- 7 Sears ER. Transfer of alien genetic material to wheat. In: Wheat Science—today and tomorrow, 1981, 78~89
- 8 Unran BJ. Chromosome substitution in hexaploid wheat. Can J Bot, 1956, 34:629~640
- 9 Yang TZ. Chromosomal analysis for a male sterile alien substitution line VE161 in common wheat. 1st Int Symp Chromosome Engin Pl, 1986, 44~47

A Cytogenetic Study on Hybrids from Crossing 4D-Nullisomics with 8X-Agrotriticum

Yuan Wenye Sun Shancheng

(Crop Genetics Institute, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Taiyuan 030031)

Abstract Hybrids were produced from crossing one 4D-nullisomics with three 8X-Agrotriticum. F_1 plants derived from 4DN / Zhong 5 were nearly sterile. Other two hybrids were fertile, but grain set percent was lower than that of wheat \times Agrotriticum. The hybrid plants were morphologically intermediate between the parents and had $2n=48$ chromosomes. Meiotic behaviour of (4DN / Zhong 2) F_1 confirmed that one average PMC had $18.81(15-22) \text{ II} + 0.57(0-3) \text{ III} + 0.11(0-2) \text{ IV} + 8.23(6-10) \text{ I}$ chromosomes at meiotic MI. It was found that: (1) the frequency of PMCs with eight univalents in the distribution of univalent numbers was mode; (2) secondary synaptic pairing of 4D and 4E chromosome was observed. We think that they may be homeologous chromosomes, and 4E chromosome can compensate for the function of 4D chromosome; (3) high frequency of multivalents indicates that *Agropyron glaucum* have a gene (genes) to promote pairing of homeologous chromosomes.

Key words: Wheat; *Agropyron glaucum*; Nullisomics; Meiosis