

粗厚山羊草细胞质普通小麦雄性育性 光温反应的初步研究

孟荣华¹, 奚亚军², 马翎健², 胡银岗²,

徐 洁², 刘曙东², 杨存义², 宋喜悦², 何蓓如²

(1 北京市农林科学院作物研究所, 北京 100089; 2 西北农业大学 农学系, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 对粗厚山羊草(*Ae. crassa*)细胞质普通小麦异质系进行2 a人工控光试验及分期播种试验。结果表明,粗厚山羊草细胞质普通小麦异质系具有光敏雄性不育特性,温度对育性亦有一定效应;不同异质系的光周期敏感性与核供体品种的光周期敏感性相关;六倍体的粗厚山羊草细胞质异质系与四倍体异质系育性的光周期反应有差异,前者对光周期较为敏感;由于异质系育性的光周期反应是核质互作的结果,同时又受到温度的影响,因此,有可能选育成适应不同生态条件的光温敏不育材料。

关键词: 粗厚山羊草细胞质; 光敏雄性不育; 核质互作; 雄蕊心皮化

中图分类号: S512.103.51 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2000)01-0001-06

小麦异质雄性不育系的研究,始于1951年Kihara创造的尾状山羊草(*Aegilops caudata* L.)异质系。此后,相继获得130多种小麦核质杂种。Tsunewaki^[1]认为,在小麦属和山羊草属的36种细胞质中,具有应用价值的有D², G, M^u和S^v类细胞质。Sasakuma等^[2,3]将普通小麦品种农林26导入D²类细胞质中,获得在光长≥15 h条件下几乎表现为完全雄性不育的异质系,称之为光周期敏感雄性不育(PCMS)。徐乃瑜等^[4]研究了用D²类细胞质与普通小麦品种回交置换得到的异质系,也发现其长日雄性不育特性。为了研究属于D²类的粗厚山羊草(*Aegilops crassa*)细胞质诱导的光周期敏感雄性不育性,本试验采用人工控光及分期播种的方法,对粗厚山羊草细胞质普通小麦异质系幼穗分化阶段的光周期作人为控制,试图寻找其育性转换特性,为进一步利用粗厚山羊草异质系光敏雄性不育提供一定的理论依据。

1 材料和方法

供试材料以粗厚山羊草(*Ae. crassa*)四倍体(简写为C₄)和粗厚山羊草六倍体(简写为C₆)为细胞质供体,分别与普通小麦品种(系)F₉₄₋₁₁₁, 772, 小偃4号, 7859, D₂小偃4号回交得到的高代异质系(回交代数用上标表示)。简记为: C₄-(F₉₄₋₁₁₁)⁸, C₄-(772)⁷, C₆-(F₉₄₋₁₁₁)⁸, C₆-(772)⁸, C₆-(小偃4号)⁷, C₆-(7859)⁸, C₆-(D₂小偃4号)⁴。

试验在陕西杨凌进行。控光试验采用暗箱遮光和人工补充光照(10 000 lx)的控制方式,

收稿日期: 1999-03-28

基金项目: 陕西省自然科学基金资助项目(93S07)。

作者简介: 孟荣华,女,1973年生,助理研究员,农学硕士,主要从事冬小麦育种研究工作。

1995~1996 年有 14, 16 h 及自然光周期(ck)3 个处理。1996~1997 年有 12, 13.5, 14, 14.5, 15.5, 17 h 及自然光周期(ck)7 个处理。10 月 3 日播种, 盆(直径 20 cm, 高 35 cm)栽, 拔节开始处理, 至抽穗结束。温度为自然温度。

分期播种试验, 1995~1996 年播期分别为 1995 年 10 月 3 日, 10 月 24 日, 1996 年 3 月 9 日。1996~1997 年播期分别为 1996 年 10 月 3 日, 10 月 23 日, 1997 年 2 月 25 日。大田播种, 常规管理。选主穗取成熟花粉, 30% I₂-IK 溶液染色, 置于 Olympus 显微镜下观察和显微摄影。败育度用每视野败育花粉粒数占总花粉粒数的百分比表示。抽穗期选主穗套袋, 成熟期调查其自交结实率, 用国内法和国际法 2 种方法表示。每株取 1 穗调查雄蕊心皮化程度, 求平均值。心皮化显微摄影使用 Olympus 实体显微镜, 雄蕊心皮化程度计算方法:

$$\frac{\text{小穗基部小花雄蕊心皮化数}}{\text{小穗基部小花总数} \times 3} \times 100\%$$

2 结果与分析

2.1 粗厚山羊草细胞质异质系的人工控制光长试验

育性调查结果显示, 随光长加长, 异质系自交结实率呈逐渐下降趋势。如 1996 年的 C₆—(F₉₄₋₁₁₁)⁸ 及 C₄—(F₉₄₋₁₁₁)⁸ 在 16 h 处理下完全不育, 对照自交结实率分别为 23.36%和

表 1 1996 年不同光周期处理结果

材料名称	自交结实率(%)			花粉败育率(%)			心皮化程度(%)		
	ck	14 h	16 h	ck	14 h	16 h	ck	14 h	16 h
C ₆ —(F ₉₄₋₁₁₁) ⁸	23.36	4.65	0.00	71.14	50.33	88.98	0.00	0.54	0.00
C ₄ —(F ₉₄₋₁₁₁) ⁸	38.41	31.85	0.00	63.97	45.47	93.96	0.00	0.00	2.98
F ₉₄₋₁₁₁	84.46	97.22	36.93	7.42	8.11	17.83	0.00	0.00	0.00
C ₆ —(772) ⁸	34.11	25.39	2.17	53.76	36.16	97.51	0.00	0.10	0.12
772	79.15	106.18	26.01	26.48	12.61	9.50	0.00	0.00	0.00

表 2 1997 年不同异质系人工控光试验自交结实率 %

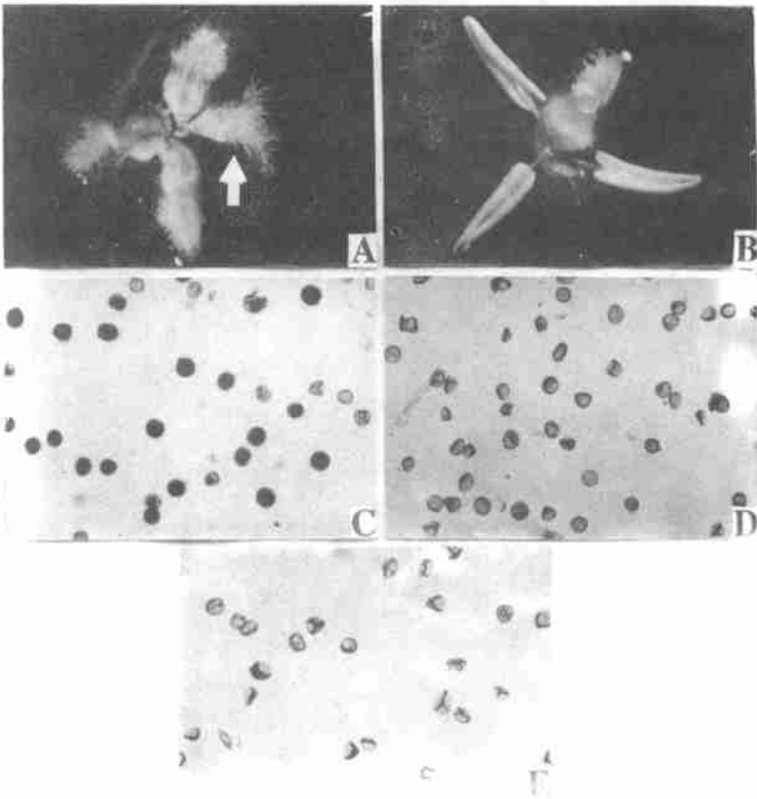
材料名称	12 h		13.5 h		14 h		14.5 h		15.5 h		17 h		ck	
	国内法	国际法	国内法	国际法	国内法	国际法	国内法	国际法	国内法	国际法	国内法	国际法	国内法	国际法
C ₆ —(小偃 4 号) ⁷	16.77	21.51	13.46	15.38	49.49	65.35	30.86	41.59	16.84	25.43	8.02	8.02	27.21	35.96
小偃 4 号	83.67	112.33	79.45	101.32	94.60	122.46	93.93	136.43	87.66	108.43	66.50	78.98	87.34	118.06
C ₆ —(7859) ⁸	80.21	90.97	68.01	74.02	45.16	51.52	57.65	70.71	19.09	22.91	17.32	17.32	61.20	80.09
7859	82.55	103.72	83.05	92.04	71.01	71.01	64.27	72.19	79.22	79.22	73.05	74.26	66.19	71.76
C ₆ —(F ₉₄₋₁₁₁) ⁸	44.87	56.05	17.71	21.07	66.16	66.16	27.63	38.25	42.60	42.96	0.00	0.00	90.44	103.53
C ₄ —(F ₉₄₋₁₁₁) ⁸	37.66	49.35	7.59	9.06	52.65	54.75	26.50	32.83	42.11	47.12	0.00	0.00	56.18	72.87
F ₉₄₋₁₁₁	81.82	103.58	82.77	100.20	78.76	83.87	67.19	77.95	77.89	83.29	55.32	55.32	85.36	100.41
C ₆ —(772) ⁸	62.36	101.85	51.46	72.35	54.87	69.37	39.55	60.52	39.08	61.05	43.85	57.83	55.71	79.51
C ₄ —(772) ⁷	56.03	79.35	44.01	59.56	64.56	73.72	51.55	58.34	51.89	59.60	31.74	39.12	43.41	72.62
772	84.54	115.02	90.56	133.98	75.60	85.71	73.14	95.32	83.28	106.70	82.43	105.96	82.87	133.71
C ₆ —(D ₂ 小偃 4 号) ⁴	58.11	85.79	18.70	22.38	54.84	61.16	6.81	10.14	19.32	19.32	30.14	34.58	52.56	79.48
D ₂ 小偃 4 号	95.82	132.12	68.83	82.05	71.53	85.90	73.19	99.47	83.97	92.30	49.31	64.51	85.74	116.58

38.41%(表 1)。1997 年试验中, C₆—(F₉₄₋₁₁₁)⁸ 及 C₄—(F₉₄₋₁₁₁)⁸ 在 17 h 处理下完全不育, 而对照自交结实率分别为 103.53%和 72.87%。C₆—(小偃 4 号)⁷, C₆—(7859)⁸, C₄—(772)⁷

及 C₆—(772)⁸, C₆—(D₂ 小偃 4 号)⁴ 表现出相似的现象(表 2)。表明异质系经长光照处理后育性将会下降。

对表 1 和表 2 比较后可以看出, 1997 年异质系育性转换临界光长延长, 推想造成育性光周期反应变化的原因是由于温度, 1997 年春季气温偏高, 异质系拔节至孕穗期气温较 1996 年高出 2.0~3.8℃。

当粗厚山羊草异质系处于引起雄性不育的光长下时, 雄蕊退化表现形式具有多样性。有的花药完全退化; 有的花药开花期不开裂, 但剥取花药有正常花粉; 有的出现心皮化现象, 即雄蕊发育过程中逐渐形成与雌蕊外部形态相似的结构(图 1—A, B)。雄蕊心皮化程度与光长相关性不大, 在不同异质系之间有较大差异, 说明心皮化现象的产生与核背景有一定相关性。异质系未心皮化雄蕊的花粉败育度也较高, 有典败、圆败、染败等多种形式, 且随光长加长, 典败花粉数增多(图 1—C, D, E)。



A C₆—(D₂ 小偃 4 号)⁴ 在长日照处理下的小花(箭头所指为雌蕊, 其余是心皮化雄蕊, 放大 1.2×2.5×);
B D₂ 小偃 4 号在长日照处理下的正常小花(放大 1.8×2.5×); C 1996 年自然光周期下 C₆—(D₂ 小偃 4 号)⁴ 花粉(放大 3.2×10×); D 1996 年 14 h 光周期处理下 C₆—(D₂ 小偃 4 号)⁴ 花粉(放大 3.2×10×);
E 1996 年 16 h 光周期处理下 C₆—(D₂ 小偃 4 号)⁴ 花粉(放大 3.2×10×)。

图 1 C₆—(D₂ 小偃 4 号)⁴ 和 D₂ 小偃 4 号在不同光照处理下的小花及花粉形状

1997 年控光试验中, 在不同光长处理下的核供体品种(系), 虽然育性正常, 但随光长变化也有一定波动, 与异质系育性随光长变化有相似的趋势。表明这 7 种异质系的育性表现与其

核背景密切相关。核背景不同,其育性表现出较大差异。

2.2 粗厚山羊草细胞质异质系的分期播种试验

1995~1996年分期播种试验结果表明,异质系育性随播期推迟而下降。随播期的推迟,异质系拔节到抽穗期光照长度延长。因此幼穗分化期较长的光照条件是育性下降的主要原因。而各个异质系的核供体品种(系)育性在各播期中无太大差异(表3)。

表3 两年间异质系分期播种自交结实率 %

材料名称	1995~1996						1996~1997					
	1期		2期		3期		1期		2期		3期	
	国内法	国外法	国内法	国外法	国内法	国外法	国内法	国外法	国内法	国外法	国内法	国外法
C ₆ —(小偃4号) ⁷	20.48	38.15	10.61	12.62	0.00	0.00	51.35	81.74	64.32	114.09	3.49	5.16
小偃4号	89.95	136.61	66.53	86.49	82.63	108.59	90.09	135.55	94.92	162.44	89.45	153.04
C ₆ —(7859) ⁸	31.09	53.18	14.39	22.16	0.00	0.00	48.92	78.63	76.26	109.49	45.78	69.76
7859	83.76	127.84	87.04	132.39	92.41	127.25	91.09	142.57	87.62	123.81	94.29	129.88
C ₆ —(F ₉₄₋₁₁₁) ⁸	31.20	53.34	33.06	52.35	0.00	0.00	29.55	42.42	54.79	88.98	32.39	49.45
C ₄ —(F ₉₄₋₁₁₁) ⁸	41.69	68.21	39.08	57.45	0.00	0.00	25.57	36.36	58.63	93.94	47.18	65.99
F ₉₄₋₁₁₁	82.25	125.70	77.38	109.03	86.54	120.93	86.92	128.00	81.86	119.89	90.33	123.26
C ₆ —(772) ⁸	57.24	90.25	41.66	34.43	0.00	0.00	28.49	53.45	33.30	53.89	36.01	51.18
C ₄ —(772) ⁷	72.70	112.16					44.81	82.60	45.70	72.40	42.41	64.96
772	87.27	132.81	70.67	94.84	68.33	91.97	62.19	107.06	73.80	109.30	90.16	147.39
C ₆ —(D ₂ 小偃4号) ⁴	28.60	49.66	9.53	12.16	0.00	0.00	48.83	82.22	64.56	103.79	2.54	3.02
D ₂ 小偃4号	86.29	131.43	79.85	102.46	66.59	87.43	88.84	126.25	78.37	135.59	86.15	146.32

1996~1997年的分期播种试验中,1期与2期的异质系自交结实率较高。某些异质系2期播种的自交结实率甚至超过了1期。造成这种现象的原因推测是由于2期播种材料幼穗分化阶段与1期相比,光长差异微弱,但处于较高的温度下,从而造成其育性的反弹。3期播种的C₆—(小偃4号)⁷,C₆—(7859)⁸,C₆—(772)⁸拔节至孕穗期时,气温比2期高出6℃。高温也使3期的C₄—(F₉₄₋₁₁₁)⁸及C₆—(F₉₄₋₁₁₁)⁸提早拔节,幼穗分化期仅比2期晚10d左右,此时光长稍长于2期,但气温却高出3~5℃。因此多数异质系的育性受到气温变化的较大影响,3期C₆—(772)⁸的自交结实率甚至较2期稍高(表3)。

同一异质系在不同年份的分期播种试验中,育性表现出较大的差异。以C₆—(7859)⁸为例,1995~1996年1期自交结实率为31.09%(国内法表示,下同),2期为14.39%,3期为0。随播期推迟,异质系育性呈下降的趋势。1996~1997年的试验中,C₆—(7859)⁸1期播种自交结实率为48.92%,2期为76.26%,3期为45.78%。育性随播期推迟,不仅不下降,反而有反弹现象(表3)。

引起两年重复试验中异质系育性差异的原因在于年度间环境条件的变化。两年分期播种试验的前两期播期一致,但1997年的3期播期较1996年提前了12d。1997年春季气温偏高,导致了1、2播期各异质系拔节期比1996年提前了3~4d,而3期则提前了20~25d。同为3期播种,1997年各材料幼穗分化阶段的光长与1996年只有轻微差异,而气温则较高。较短的光长和较高的气温导致了一些异质系在1997年自交结实率提高,如C₆—(7859)⁸,C₆—(F₉₄₋₁₁₁)⁸,C₄—(F₉₄₋₁₁₁)⁸及C₆—(772)⁸的自交结实率均在30%以上,而1996年它们的自交结实率却为0。

C₆—(小偃4号)⁷及C₆—(D₂小偃4号)⁴自交结实率在两年中表现比较一致,表明这2

个异质系育性转换比较稳定, 受环境变化的影响较小, 幼穗分化阶段满足光长大于 13.7 h, 温度范围为 16.6 °C~18.9 °C, 即表现完全雄性不育。同时其雄蕊心皮化程度在年度间也很相似, 均在 90% 以上。因此, 它们的心皮化现象也是稳定表达的, 与其自交结实率呈反相关关系。而其他异质系的心皮化程度在年度间变化较大, 1997 年心皮化程度显著降低。说明心皮化程度与核背景有密切关系, 其表达同时也受到环境变化的影响。

1996~1997 年分期播种试验中, 四倍体和六倍体粗厚山羊草异质系的育性均随播期推迟降低, 但 C₄-(F₉₄₋₁₁₁)⁸ 及 C₄-(772)⁷ 的自交结实率分别高于同一核背景下的六倍体异质系。除自交结实率外, 不同倍性粗厚山羊草异质系的心皮化程度及花粉败育度均有差异。说明四倍体与六倍体细胞质异质系有不同的育性光敏反应, 后者对光长变化较为敏感。

3 结论与讨论

本研究中, 具有粗厚山羊草细胞质的普通小麦异质系育性受到光照长度的主要控制。随光周期增长, 育性下降甚至完全不育。同样光长条件下, 幼穗分化阶段若处于在较高的温度范围内, 异质系育性的转换将会受到阻碍。光照条件是主控因子, 在不满足光长要求的情况下, 温度对育性不起决定性作用。本试验中, 异质系所表现的育性的光温反应与日本学者结论不尽一致, 原因可能在于引入的核背景不同。但 Murai 等³ 所得到的粗厚山羊草农林 26 异质系在昼夜大温差条件下, 自交结实率也有所提高。这可能说明该异质系育性对温度亦有一定反应。因此, PCMS 的提出似乎只适合于特定生态地区一定核背景下的粗厚山羊草细胞质异质系。

雄蕊心皮化现象是 D² 类细胞质诱导产生的特殊雄蕊退化现象。粗厚山羊草异质系的雄蕊心皮化程度与光照长度有一定相关性, 但产生的原因似乎很复杂, 与异质系生长的环境条件也有关系。不同异质系之间雄蕊心皮化程度有较大差异, 与核背景密切相关, 有的异质系的心皮化程度就很稳定。在一定光温条件下, 异质系的雄性不育表现为雄蕊心皮化、雄蕊退化、花粉败育及雄蕊不开裂等多种形式。各异质系之间的雄蕊败育形式因核背景不同而异。

同一核背景下, 四倍体与六倍体粗厚山羊草异质系的光长敏感性有一定差异, 四倍体异质系不如六倍体异质系对光长反应敏感。表明粗厚山羊草在染色体倍性进化中, 细胞质亦有分化。由于光长因素变化比较规律, 因此六倍体异质系利用价值较大。

粗厚山羊草异质系育性的光周期反应因核供体品种不同而表现出较大差异。C₆-(小偃 4 号)⁷、C₆-(D₂ 小偃 4 号)⁴ 育性表现相对稳定, 其余异质系受环境条件影响较大, 年度间育性表现较大的差异。说明核基因型在控制异质系育性表现中起到较大的作用。异质系育性的光周期反应不仅仅是细胞质效应, 而且是核质互作的结果。由于光长只是育性的主控因子, 如果能用粗厚山羊草与普通小麦品种作广泛回交置换, 可望获得光温组合优良且适应不同生态条件的光周期敏感型雄性不育系。

参考文献:

- [1] 黄铁城. 杂种小麦研究——进展, 问题与展望[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1990. 110—113.
- [2] Sasakuma T, Ohtsuka I. Cytoplasmic effects of *Aegilops* species having D genome in wheat. I. cytoplasmic differentiation among five species regarding pistillody induction[J]. *Seiken Zihō*, 1979, (27—28): 59—65.
- [3] Murai K, Tsunewaki K. Photoperiod-sensitive cytoplasmic male sterility in wheat with *Aegilops crassa* cytoplasm[J]. *Euphytica*, 1993 (67): 41—48.
- [4] 徐乃瑜, 刘江东. 光周期敏感细胞质雄性不育小麦的初步研究[J]. 小麦育种通讯, 1994, (1): 11—13.
- [5] Murai K, Tsunewaki K. Genetic analysis on the fertility restoration by *Triticum aestivum* cv. Chinese Spring against photoperiod-sensitive cytoplasmic male sterility[J]. *Jap J Genet*, 1994 (69): 195—202.

A Preliminary Study on Photo-thermo-reaction of Male Fertility of Common Wheat Cultivars with *Aegilops crassa* Cytoplasm

MENG Rong-hua¹, XI Ya-jun², MA Ling-jian², HU Yin-gang², XU Jie²,
LIU Shu-dong², YANG Cun-yi², SONG Xi-yue², HE Bei-ru²

(1 Institute of Crops, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100081;

2 Dept of Agron, Northwest Agriculture University, Yangling Shaanxi 712100)

Abstract: In this paper, photoperiod treatments and sowing experiments have been carried out at Northwest Agricultural University for two years. The result indicated that alloplasmic lines of *Triticum aestivum* cv. 772, 7859, F94-111, Xiaoyan 4 and D2 Xiaoyan 4 with *Aegilops crassa* cytoplasm showed photo-period sensitive male sterility. Photoperiod had main effects on fertility, and temperature had additional effects. Long photoperiod caused sterility, but if temperature was higher, it took longer photoperiod to convert fertility. Photoperiod sensitivity of alloplasmic lines had correlation with their nuclear donars. Male sterility was expressed as pistillody of stamens, pollen bearing, stamen regression and another indehiscence. Alloplasmic lines with hexaploidy *Aegilops crassa* cytoplasm showed difference with the same lines with tetraploidy cytoplasm. The former had a higher sensitivity to photoperiod. Because of nucleo-cytoplasmic interaction, the alloplasmic lines showed different sensitivity to photoperiod variation. It is possible to select new male sterile lines suitable for different ecological conditions.

Key words: *Aegilops crassa* cytoplasm; Photoperiod sensitive male sterility; Nucleo-cytoplasmic interaction; Pistillody of stamen