

# 普通小麦与黑麦的杂交 亲和性及其杂种 $F_1$ 的雄配子发生特点

亓增军 王洪刚 李晴祺

(山东农业大学农学系 泰安 271018)

## CROSSABILITY OF WHEAT WITH RYE AND CHARACTERISTICS OF MALE GAMETES DEVELOPING OF A WHEAT/RYE HYBRID

Qi Zengjun Wang Honggang Li Qingqi

(Department of Agronomy, Shandong Agricultural University Taian 271018)

**关键词** 小麦,黑麦,亲和性,杂种,雄配子,发生特点

**Key words** Wheat, Rye, Crossability, Hybrid, Male gametes, Developing characteristics

普通小麦与黑麦的杂交亲和性主要由位于小麦染色体 5BL、5AL、5D、1A 上的  $Kr_1$ 、 $Kr_2$ 、 $Kr_3$ 、 $Kr_4$  控制<sup>[1~3]</sup>,  $Kr$  基因同时也控制着普通小麦与其它外源种属的杂交亲和性<sup>[4~5]</sup>。源于中国的小麦地方品种普遍具有较好的亲和性<sup>[3,6]</sup>,但由于其农艺性状差,配合力不理想,在远缘杂交育种中收效甚微。山东是全国产麦大省,小麦品种历经 5 次更新、更换,目前推广的品种综合性状优良,但对其杂交亲和性尚未见报道。因此研究山东主要推广小麦品种的亲和性,筛选综合性状优良的高亲和小麦材料,对于小麦品种改良和有效地开展远缘杂交具有重要价值。

小麦与黑麦属间杂种由于染色体不能正常配对,从而导致减数分裂紊乱,雌雄配子败育<sup>[7,8]</sup>。但是许多研究表明,不同组合的雌雄配子败育程度和形式存在明显差异<sup>[7,9,10]</sup>。我们以 8641012/黑麦为材料,系统观察了雄配子的发生过程,旨在进一步了解远缘杂种  $F_1$  的雄配子败育过程的复杂性及其败育的细胞学特点。

### 1 材料与方法

供试 36 个小麦品种(系)(见表 1)均为山东目前推广的高产品种,由山东农业大学常规课题组提供。奥地利黑麦、中国春由山东农业大学植物遗传工程实验室提供。以小麦为母本与黑麦进行杂交,抽穗后

选生长发育健壮一致的穗子整穗,去掉顶部及基部小穗和每小穗中部小花,一般每穗保留 20 朵小花,待柱头开张呈接受态时,采取新鲜黑麦花粉授于柱头上,花粉量要大,边用边采。收获后,室内考种,剔除个别大而饱满假杂种,按 A. Lein 标准<sup>[9]</sup>,用平均结实率代表品种的杂交亲和性,其划分标准如表 2。

表 1 供试改良小麦品种(系)与黑麦的杂交亲和性(1993. 泰安)

Table 1 Crossability of some wheat cultivars(lines)with rye									
品种(系)名称 Cultivars (lines)	杂交穗数 Ears emas- culated	授粉小花数 Florets pollinated	结实数 Seed-set	结实率(%) Seed-set percentage	品种(系)名称 Cultivars (lines)	杂交穗数 Ears emas- culated	授粉小花数 Florets pollinated	结实数 Seed-set	结实率(%) Seed-set percentage
中国春 Chinese Spring	54	1 079	888	82. 29	烟农 15 Yannong No. 15	84	1 673	169	10. 1
鲁麦 1 号 Lumai No. 1	22	440	13	2. 95	济南 13 Jinan No. 13	19	380	16	4. 21
鲁麦 2 号 Lumai No. 2	16	320	8	2. 50	辐 63 Fu 63	18	360	0	0
鲁麦 4 号 Lumai No. 4	20	400	0	0	莱州 953 Laizhou 953	15	299	87	29. 09
鲁麦 5 号 Lumai No. 5	15	300	16	5. 33	215953	20	400	0	0
鲁麦 7 号 Lumai No. 7	18	360	3	0. 83	济核 02 Jihe 02	15	300	12	4. 00
鲁麦 8 号 Lumai No. 8	10	200	0	0	潍 4311 Wei 4311	20	400	0	0
鲁麦 10 号 Lumai No. 10	15	300	9	3. 00	淄农 033 Zinong 033	20	400	8	2. 00
鲁麦 11 号 Lumai No. 11	10	200	2	1. 00	山农 587 Shannong 587	5	100	13	13. 0
鲁麦 12 号 Lumai No. 12	20	399	9	2. 25	864990	17	340	5	1. 47
鲁麦 13 号 Lumai No. 13	15	300	10	3. 00	PH85-4	9	180	11	6. 11
鲁麦 14 号 Lumai No. 14	11	220	4	1. 81	PH85-88-3	10	200	9	4. 50
鲁麦 15 号 Lumai No. 15	19	380	9	2. 36	PH90-3	17	340	20	5. 88
鲁麦 16 号 Lumai No. 16	15	300	19	6. 33	烟 1936 Yan 1936	13	260	9	3. 46
鲁麦 17 号 Lumai No. 17	20	400	0	0	临 85-14 Lin 85-14	14	280	7	2. 50
8641012	20	360	80	22. 2	莒 8408 Ju 8408	20	400	13	3. 25
鲁麦 19 号 Lumai No. 19	18	360	11	3. 05	80-36	20	400	0	0
鲁麦 20 号 Lumai No. 20	20	400	0	0	太 856903 Tai 856903	20	400	0	0
					龙口 7915 Longkou 7915	21	420	28	6. 66

用度夫试剂染色观察杂种 F<sub>1</sub> PMC 减数分裂过程,用醋酸洋红染色观察小孢子发生过程,用 I<sub>2</sub>-KI 染色观察成熟花粉粒的育性,并统计败育类型和频率,用平均交叉结数代表染色体配对水平,计算公式为:平均交叉结=观察的交叉总数/观察细胞总数,其中按 1 个棒状二价体为 1 个交叉结,1 个环状二价体及 1 个链状二价体为 2 个交叉结,链状四价体为 3 个交叉结的标准统计交叉结数。

表 2 普通小麦与黑麦杂交亲和性的划分标准  
(A. Lein,1943)

Table 2 Crossability genotype as A. Lein(1943)

结实率(%) Seed-set percentage	亲和基因型 Crossability genotype
>50	kr <sub>1</sub> kr <sub>1</sub> kr <sub>2</sub> kr <sub>2</sub>
30~50	kr <sub>1</sub> kr <sub>1</sub> Kr <sub>2</sub> Kr <sub>2</sub>
10~30	Kr <sub>1</sub> Kr <sub>1</sub> kr <sub>2</sub> kr <sub>2</sub>
<5	Kr <sub>1</sub> Kr <sub>1</sub> Kr <sub>2</sub> Kr <sub>2</sub>

2 结果与分析

2.1 普通小麦与黑麦的杂交亲和性

表 1 结果说明,供试 36 个小麦材料亲和性显著低于对照中国春,其中 27 个品种表现与黑麦杂交不亲和,基因型据 A. Lein 标准可能为  $Kr_1Kr_1Kr_2Kr_2$ ,占供试材料的 75%;4 个品种的亲和性介于 10%~30%,基因型可能为  $Kr_1Kr_1kr_2kr_2$ ,占 11.11%;其余 5 个材料的亲和性介于 5%~10%,其基因型尚难推测,占 13.98%。可见,供试 36 个推广品种(系)亲和性均较差,但相对而言,莱州 953、8641012、山农 587 和烟农 15 具有较好的杂交亲和性,可用于远缘杂交实践,对亲和性介于 5%~10%的品种也具有一定的利用价值,而其余材料的利用将受亲和性的限制。

2.2 8641012/黑麦杂种 F<sub>1</sub> PMC M I 染色体配对分析

8641012 和黑麦两亲本 PMC M I 染色体配对正常,其染色体构型分别为 21 II 和 7 II (图版 I:1,2),

表 3 8641012/黑麦杂种 F<sub>1</sub> PMC M I 染色体构型

Table 3 Chromosome configuration of 8641012/rye F<sub>1</sub> PMC M I

观察细胞数 Cells observed	单价体及变幅 Univalent and range	二价体及变幅 Bivalent and range	平均交叉结数 Mean chiasmata
40	25.4 20~28	1.3 0~14	1.3

其属间杂种 F<sub>1</sub> 具有 28 I (图版 I:3),对大量 PMC M I 细胞的统计表明,杂种 F<sub>1</sub>PMC M I 染色体平均构型为 25.4 I + 1.3 II (表 3),其中有些细胞具有 4 II (图版 I:5),其它细胞的二

价体范围在 0~3(图版 I:3,4)。这说明 8641012 与黑麦杂种 F<sub>1</sub> 具有较好的染色体配对水平,平均交叉结数为 1.3,有可能利用这一特点在小麦的远缘杂交中转移外源物种的染色体或片段。

2.3 雄配子发生过程的特点

尽管 8641012/黑麦杂种 F<sub>1</sub> 具有相对较高的配对水平,但是仍然具有平均 25.4 I,后期 I 必将出现多种分离方式。因此,大部分被观察细胞的后期 I 出现不平衡分离和落后染色体现象、末期 I 出现落后微核(图版 I:6),而后期 II 的分离也表现相同的趋势(图版 I:7)。四分体期明显表现异常,主要表现为四分体个体之间体积的差异和多分体现象(图版 I:8~11)。这种现象的产生充分表现了远缘杂种的遗传信息紊乱程度。

异常四分体的形成也许本身就是雄配子败育的开始,但其真正败育却是从单核小孢子开始的。正象许多不育系和远缘杂种的败育特点一样,单核小孢子败育主要是核质不协调,引起核质先后解体而实现。但对 8641012/黑麦杂种 F<sub>1</sub> 而言,大部分小孢子细胞质的解体要早于核的解体,而这些败育小孢子中核的形态迥异(图版 II:1,3~5,7);然而也有少部分细胞核的解体早于细胞质(图版 II:6)和质核的同步解体;另外仍有一些细胞能被正常染色(图版 II:2),这些细胞可能要在更晚的时期败育,或者发育成后来的正常花粉粒。

对成熟花粉粒的观察表明(表 4,图版 II:8~12),杂种 F<sub>1</sub>99.85%的花粉不能正常染色,其中

表 4 8641012/黑麦花粉败育类型及频率

Table 4 Types and frequencies of sterile pollen from 8641012/rye F<sub>1</sub>

花粉总数 Total pollen	圆形空壳 Ball liked sterile pollen	比例 Percen- tage (%)	畸形花粉 Abnormal- shaped sterile pollen	比例 Percen- tage (%)	浅染花粉 Light- colored pollen	比例 Percen- tage (%)	深染花粉 Deep colored pollen	比例 Percen- tage (%)	总败育率 Total sterile pollen percentage (%)	正常染色 Normal- colored pollen percentage (%)
1 311	1 251	95.42	47	3.59	11	0.84	2	0.15	99.85	0.15

95.42%的花粉粒为圆形空壳(图版Ⅰ:7),这些败育花粉可能直接来源于质核解体的小孢子,而它们在形态上也有一定差异,这种差异可能就是异常四分体形成大小不同的小孢子的结果(图版Ⅰ:8~11,图版Ⅰ:11)。3.95%的花粉表现为畸型败育花粉粒(图版Ⅰ:4,10,12),这些畸型花粉粒在体积、形状方面差异明显,很可能与异常四分体的形成相关。0.84%的花粉粒可被浅染,但这些浅染的细胞体积表现异常。当然仍有0.15%的杂种F<sub>1</sub>花粉可被正常染色(图版Ⅰ:9),但是自交和回交实验并未证明它们的育性(表5)。

3 讨论

(1) 杂交不亲和是远缘杂交的首要困难,近年来虽然随着生物技术的采用对克服杂交不亲和取得了一定成效,但直接选用高亲和材料却是最有效的途径。本实验对36个推广小麦品种(系)的亲性和性分析表明,目前推广品种(系)亲和性差,这可能因育种选择时未重视亲和性这一性状的定向选择而致。当然由于源于中国的地方小麦品种普遍具有较好的亲和性,因此在随机选择的以地方品种为渊源亲本的杂种后代的群体中,也可能随机出现亲和性较好的材料。例如本实验中的莱州953,8641012、烟农15、山农587等,这些综合性状优良的亲和材料,可用作远缘杂交的优异亲本。

(2) 对8641012/黑麦杂种F<sub>1</sub> PMC减数分裂过程的观察表明,减数分裂紊乱,雌雄配子败育是杂种不育的主要原因。但是由于8641012/黑麦杂种平均染色体构型为25.4 I+1.3 II,有些细胞甚至多达4 II,因此,这种配对水平的提高无疑会减轻染色体分离的紊乱程度。从理论上讲应当提高可育配子的出现机率,对杂种F<sub>1</sub>的花粉育性统计也证明了这点。杂种F<sub>1</sub>能产生0.15%的可被I<sub>2</sub>-KI正常染色的花粉粒,尽管回交与自交都没有结实,但这很可能因为实验群体太小,或者可育雌雄配子相结合的机率本身就更小的原因。无论是杂种F<sub>1</sub> PMC减数分裂过程,还是花粉粒的形成过程及败育形式均表现了远缘杂种F<sub>1</sub>不育的复杂性,而对于其机理还需进一步深入研究。

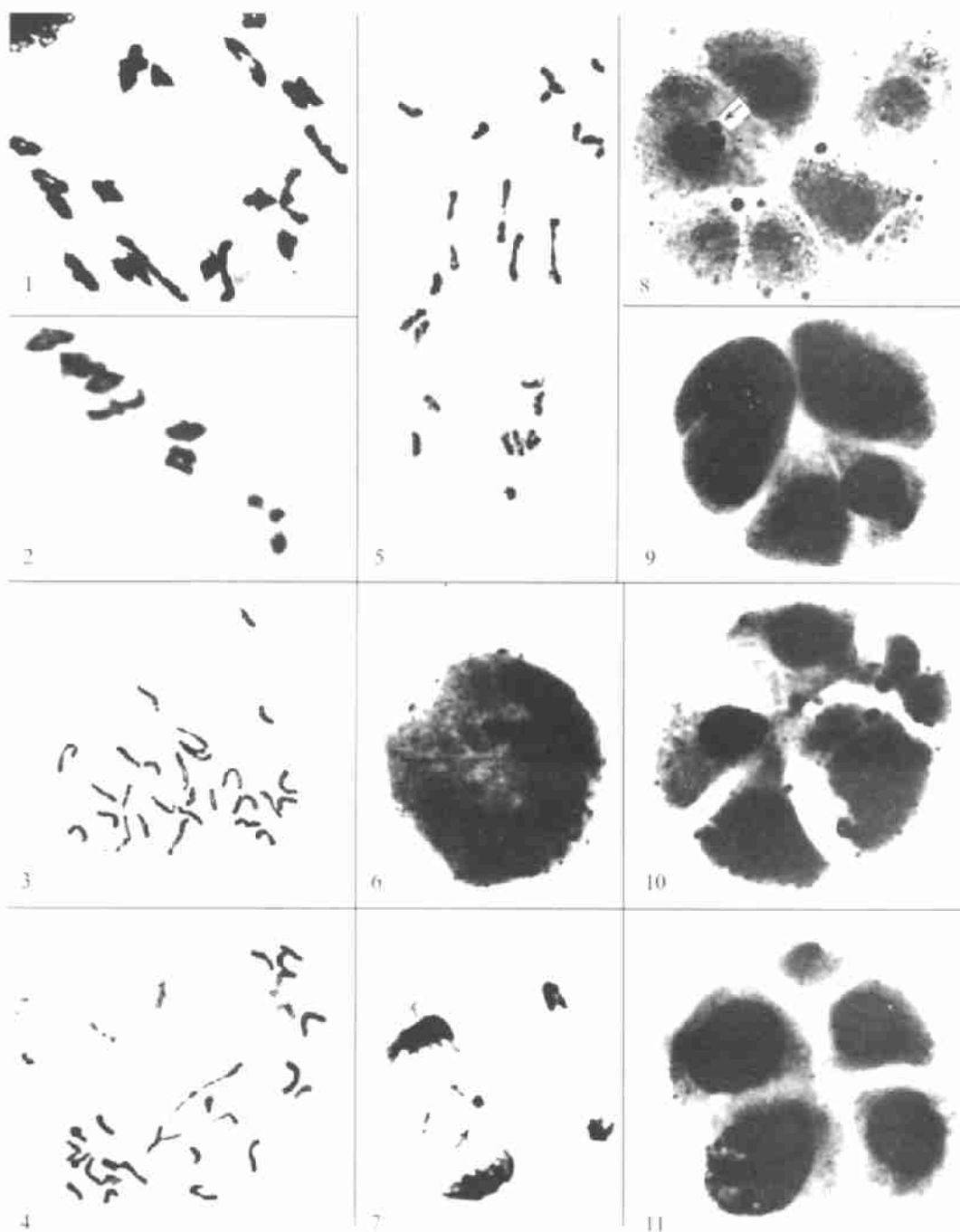
表 5 8641012/黑麦杂种 F<sub>1</sub> 回交、自交结果

Table 5 Seed-set percentage of selfed and backcrossed 8641012/rye F<sub>1</sub>

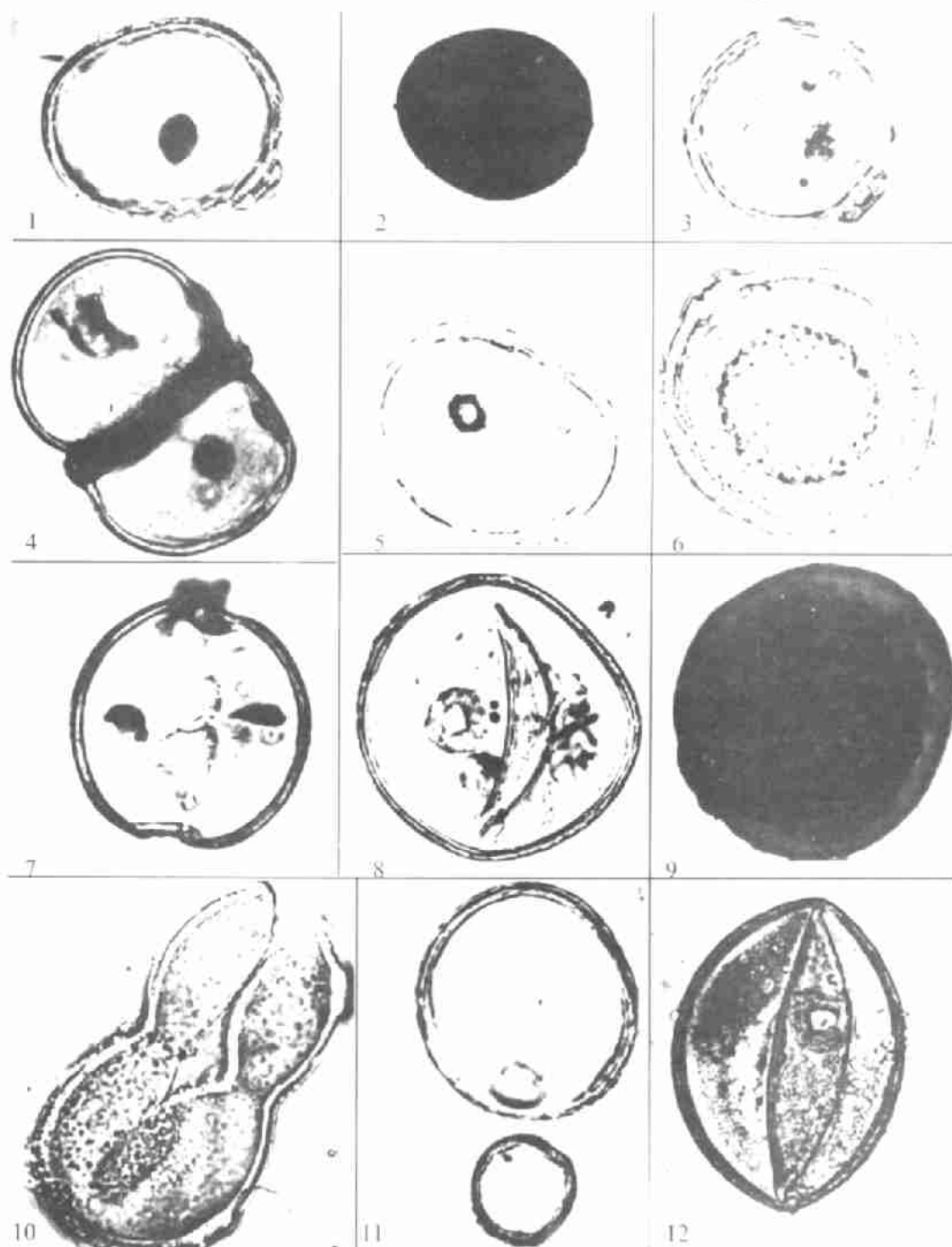
回交小花数 Florets backcrossed	结实率(%) Seed-set percentage	自交穗数 Selfed ears	结实率(%) Seed-set percentage
172	0	13	0

参 考 文 献

1 Krowlow K D. Investigations on crossability between wheat and rye. *Z Pflanzenzuchi*, 1970, **64**: 44~72  
2 Riely R, Chapman V. The inheritance in wheat of crossability with rye. *Genet Res Cambridge*, 1967, **9**: 259~267  
3 郑有良, 罗明诚, 颜济等. 小麦新材料“J-11”与黑麦可杂交性的遗传研究. *遗传学报*, 1993, **20**(2): 147~154  
4 Jalani B S, Moss J P. The site of action of the crossability genes (kr<sub>1</sub>, kr<sub>2</sub>) between *Triticum* and *Secale*, I. Pollen germination, pollen tube growth, and number of pollen tubes. *Euphytica*, 1980, **29**: 571~579  
5 Falk D E, Kasha K J. Comparison of the crossability of rye and *Hordeum bulbosom* onto wheat. *Can J Gent Cytol*, 1981, **23**: 81~82  
6 Zeven A C. Crossability percentages of some 1400 bread wheat varieties and lines with rye. *Euphytica*, 1987, **36**: 299~319  
7 李振声, 容珊, 钟冠昌等. 小麦远缘杂交. 北京: 科学出版社, 1985. 84~120  
8 Sharma H C, Gill B S. Current status of wide hybridization in wheat. *Euphytica*, 1983, **32**(1): 17~31  
9 任正隆, Lelley T, Rbbelen G. 小麦和黑麦染色体在小黑麦×小麦杂种的不同世代群体的传递. *遗传学报*, 1991, **18**(2): 161~167  
10 程炜中. 八倍体小黑麦同源染色体不稳定联会细胞遗传学分析. *陕西农业科学*, 1991, **2**: 3~5



1. 8641012 PMC M I 2 I ; 2. 黑麦 PMC M I 7 I ; 3. 8641012/黑麦杂种 F<sub>1</sub> PMC M I 28 I ; 4. 8641012/黑麦杂种 F<sub>1</sub> PMC M I 24 I + 2 I ; 5. 8641012/黑麦杂种 F<sub>1</sub> PMC M I 20 I + 4 I ; 6. 8641012/黑麦杂种 F<sub>1</sub> PMC T I ; 7. 8641012/黑麦杂种 F<sub>1</sub> PMC T I ; 8~11. 8641012/黑麦杂种 F<sub>1</sub> 异常四分体  
 1. Common wheat 8641012 PMC M I 2 I ; 2. Rye PMC M I 7 I ; 3. 8641012/rye F<sub>1</sub> PMC M I 28 I ; 4. 8641012/rye F<sub>1</sub> PMC M I 24 I + 2 I ; 5. 8641012/rye F<sub>1</sub> PMC M I 20 I + 4 I ; 6. 8641012/rye F<sub>1</sub> PMC T I ; 7. 8641012/rye F<sub>1</sub> PMC T I ; 8~11. 8641012/rye F<sub>1</sub> PMC abnormal tetrad



1. 8641012/黑麦杂种  $F_1$  败育花粉粒, 细胞质已解体; 2. 8641012/黑麦杂种  $F_1$  能被正常染色的单核花粉粒; 3. 8641012/黑麦杂种  $F_1$  败育花粉粒, 细胞质已解体; 4. 8641012/黑麦杂种  $F_1$  粘连败育花粉粒; 5. 8641012/黑麦杂种  $F_1$  败育花粉粒, 细胞质解体, 染色体成环状; 6. 8641012/黑麦杂种  $F_1$  败育花粉粒, 核已解体; 7. 8641012/黑麦杂种  $F_1$  败育花粉粒, 细胞质已解体; 8. 8641012/黑麦杂种  $F_1$  圆形空壳败育花粉粒; 9. 8641012/黑麦杂种  $F_1$  能被  $I_2$ -KI 正常染色的成熟花粉粒; 10, 12. 8641012/黑麦杂种  $F_1$  畸型败育花粉粒; 11. 8641012/黑麦杂种  $F_1$  大小差异显著的圆形空壳败育花粉粒

1. A sterile pollen whose cytoplasm dissolved before nuclear did; 2. A single nuclear pollen which was normal-colored; 3. A sterile pollen whose cytoplasm dissolved before nuclear did; 4. The binding sterile pollen from 8641012/rye  $F_1$ ; 5. A sterile pollen whose cytoplasm dissolved and nuclear became a ring; 6. A sterile pollen whose nuclear dissolved before the cytoplasm did; 7. A sterile pollen whose cytoplasm dissolved before the nuclear did; 8. A ball-like sterile pollen; 9. A mature pollen which was normal-colored by  $I_2$ -KI; 10, 12. Abnormal-shaped sterile pollen; 11. Two ball-like sterile pollen with different size