

不同硼水平下小麦育性与结实率的基因型差异研究^X

张国平¹ 杨玉爱² 马国瑞²

(¹浙江大学农学系; ²浙江大学土化系 浙江杭州, 310029)

提 要 以低硼反应不同的小麦基因型为材料, 研究了硼水平对小麦雌雄蕊育性和结实性的影响。结果表明, 在低硼条件下(B₀), 花粉育性和结实率基因型之间差异显著。低硼敏感基因型SW 41表现自交完全不育, 自然异交可育, 但结实率较低; 人工杂交时以其为父本的各种组合均不结实, 为母本的各种组合虽然可育, 但它们的育性显著低于低硼不敏感基因型为母本的杂交组合, 表明缺硼不仅影响雄性器官发育, 对雌性器官也有明显的不良作用。本文就低硼诱发的小麦不育性在杂交种子生产和育种实践上的意义进行了讨论。

关键词 小麦; 硼营养; 育性; 基因型

Studies on Wheat Genotypic Difference in Fertility and Grain Set under Different Boron Levels

ZHANG GuoPing¹ YAN YuAi² MA GuoRui²

(¹ Agronomy Department, Zhejiang University; ² Soil Science and Agronomy Department, Zhejiang University, Hangzhou, 310029)

Abstract Fertility and grain set percentage of three wheat genotypes with different sensitivity to B deficiency were studied. Under the condition of lower B level (B₀), wheat genotypes showed significant difference in pollen fertility and grain set percentage. Boron inefficient genotype SW 41 had no grain set in self-pollination and had lower grain set percentage in outcrossing. Moreover, in the crossing combinations with SW 41 as male parent, there was no grain set, but with SW 41 as female parent, higher grain set had been found, though being lower than those of crossing combinations with B efficient genotypes as both males and females. It is suggested that B deficiency cause impairment on both male and female development. It is worthwhile to note that local cultivar Zhen ai 1 had high tolerance to low B level in term of grain set percentage, showing its potential application in B efficient breeding. Significant implication of Boron deficiency induced male sterility in wheat seed production and breeding are discussed in this paper.

Key words Wheat; B nutrition; Fertility; Genotype

硼的植物生理效应之一是对结实性的影响, 所谓硼敏感或耐性基因型的划分, 一般是根据特定硼水平下植物的结实性得出的。生殖器官要求较高的硼素营养, 张秀省等的研究表明, 无论是缺硼还是正常, 油菜的花器含硼量明显高于叶片, 尤其是雌蕊, 可达同期生长叶片的2倍以上, 但在硼过量时, 则叶片的硼含量高于花器。缺硼导致雌蕊长度及干重下降, 花

X 浙江省自然科学基金资助项目“生物微肥整合作用及应用机理研究”的部分内容。
收稿日期: 1998210212, 接收日期: 1999203201

药绒毡层异常、花粉囊发育畸形^[1-3]。对于禾谷类作物, Rerkasem 等(1997)认为, 在营养生长未受明显影响的低硼浓度下, 生殖发育往往已受阻, 主要表现在内部花器发育与授精不良; 小麦穗子的硼浓度虽明显低于剑叶, 但毡绒层与花药的硼浓度可达穗子的5倍, 结实率与其硼含量高低呈显著相关, 而与全株硼浓度无关^[4]。

缺硼土壤上, 小麦减产的主要原因据认为是降低结实率^[7]。小麦结实性对缺硼的反应, 基因型之间差异明显。Rerkasem 等(1997)研究了23个品种的表现, 在无硼处理溶液中, 敏感品种的结实指数(GSI)近乎为零, 而耐低硼品种 Fang60达73%^[4]。在相同硼水平下, 气候生态条件影响特定小麦品种(基因型)对低硼的反应, 弱光高温会加剧缺硼导致的小麦不育^[6]。本研究利用低硼反应不同的小麦基因型为材料, 试图明确低硼引起不育的原因及结实性对低硼反应的基因型差异, 探索低硼诱发的小麦不育特性用于小麦育种和杂交小麦制种的可能。

1 材料与方 法

1.1 材 料

本研究于1996~1998年在原浙江农业大学实验农场的玻璃房进行。供试土壤取自浙江省桐庐县梅榕的冲积沙壤土。据分析, 其有效硼含量为 $0.32 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土。供试小麦基因型有 Sonora64、SW 41和浙麦1号。SW 41为泰国栽培品种, 对低硼反应敏感^[7]; Sonora64为墨西哥国际玉米小麦改良中心(CMMYT)育成推广的品种, 有较强的抗低硼能力; 浙麦1号为浙江省主栽品种, 土壤适应性广, 分蘖力强, 穗形小。各基因型播于装有 10 kg 土口径为 25 cm 的塑料桶中。出苗后删苗至每桶6株, 播种前每公斤土施尿素 2.4 g , 磷酸二氢钾 1.5 g , 氯化钾 0.7 g , 硫酸镁 0.25 g , 硫酸铜 0.15 g 。每 kg 土各施 0.5 g 尿素作追肥。硼水平设 0 、 10 和 100 mg 硼砂 $\cdot \text{kg}^{-1}$ ± 3 种处理, 于土壤装桶时混入土中。各处理1996年重复4次, 1997年重复5次。为了明确生育后期叶片喷施硼肥对花粉育性和结实率的作用, 对 B_0 和 B_{10} 处理各基因型植株在孕穗期喷施 $10 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的硼砂。

1.2 方 法

1.2.1 结实性

待主茎穗伸出至距剑叶叶枕约 $3\sim 4 \text{ cm}$ 时, 挂牌供育性研究用。这些穗子分以下三部分处理: 1) 套袋自交; 2) 自然受粉(以下均简称为异交); 3) 去雄人工杂交(杂交组合列于表3)。对于前两种处理, 按Rerkasem 等(1993)介绍的调查结实指数(GSI, 穗中部10个小穗各2个基部小花的结实率)考察结实性^[8], 对于去雄杂交处理, 以是否结实来评定雌蕊的育性表现。

1.2.2 花粉活力

各处理取成熟花药(药室呈浅黄色), 置于玻片上, 轻轻捣碎, 令其花粉粒释放, 以KI染色, 于Olympus显微镜下观察花粉形状与碘液染色情况。

2 结果与分析

2.1 不同硼水平对花粉发育的影响

观察不同硼水平处理的小麦花粉表明, 3个基因型存在着显著差异(表1)。浙麦1号在各种硼水平下花粉发育正常, 镜检下花粉粒圆形, 碘液染色深。Sonora64在 B_0 下约有33.1%的

花粉粒未被碘染色, 其中有少数呈畸形(三角形、镰刀形等), 说明低硼对该基因型花粉发育产生了不良影响; 在 B₁₀ 和 B₁₀₀ 下, 花粉粒均被染色, 但内有少数染色不完全, 即花粉粒局部染色。SW 41 的花粉发育对硼水平反应十分敏感, 在 B₀ 水平下, 镜检时未观察到染色的花粉粒, 且形

状全部畸形; 在 B₁₀ 水平下, 花粉发育明显改善, 镜检花粉粒中有 33.93% 被染色, 未染色花粉粒中仅 3 粒(占总数的 2.7%) 畸形; 该基因型在 B₁₀₀ 水平下花粉粒发育最好, 镜检下所有花粉粒均染色, 且完全染色的占 91%, 与 B₁₀ 水平(不喷)相比, 孕穗期喷硼处理, 显著提高花粉粒的染色率。3 个基因型中, 浙麦 1 号花粉粒发育对硼水平的反应最小, 在 3 种硼水平下, 它均未出现不染色花粉, 且完全染色的花粉粒比例均较高。值得注意的是, 在 B₁₀₀ 下尽管 3 个基因型在苗期形态和生长表现上均有毒害症状, 但花粉粒发育均表现正常, 说明生殖器官发育需要较高的硼营养或对高硼有较强的耐性。

2.2 不同硼水平对结实性的影响

本试验以套袋和自由授粉方法考察了不同硼营养水平对供试小麦结实性的影响。由于小麦小花的多实性及其不同基因型的差异, 在考察时以结实指数[GSI, 穗中部 10 个小穗的基

表2 不同硼水平对不同小麦基因型结实指数的影响

Table 2 Effect of B levels on grain set index of different wheat genotypes

处理 Treatment	结实指数 Grain set index				
	1996~1997		1997~1998		
	自交 Self-crossing	异交 Out-crossing	自交 Self-crossing	异交 Out-crossing	
Sonora64	B ₀	38.8	76.3	49.8	82.0
	B ₁₀	70.0	76.3	73.4	84.1
	B ₁₀₀	62.5	71.3	56.1	62.4
SW 41	B ₀	0	0	0	28.5
	B ₁₀	0	50.0	26.4	78.2
	B ₁₀₀	87.5	87.5	57.6	56.3
	B ₁₀₊ B	-	-	71.2	75.7
浙麦1号 Zhemai 1	B ₀	90.0	100.0	86.0	95.2
	B ₁₀	99.0	100.0	92.1	96.0
	B ₁₀₀	88.8	85.0	74.3	72.8

部两个小花共 20 个小花的(结实粒数/20 × 100%) 评定。结果表明(表 2), 低硼敏感品种 SW 41 在 B₀ 水平下, 两年试验都表现自交不结实, 这显然与其花粉发育不良无生活力有关。在 B₁₀ 水平下, 两年试验结果有一定差异, 1996~1997 年度自交表现完全不结实, 而 1997~1998 年度, 自交的

表1 不同硼水平处理的花粉粒形状与染色情况(1997~1998)

Table 1 Pollen grain shape and stain for different B level treatments

基因型 Genotype	硼处理 B treatment	镜检花粉粒数 Pollen grain number observed	染色粒数 Stained grains		不染色粒数 No2stained grains	
			完全染色 Completely staining	部分染色 Partly staining	圆形 Circle	畸形 No2 circle
			Sonora64	B ₀	124	37
	B ₁₀	84	71	13	0	0
	B ₁₀₀	93	83	10	0	0
SW 41	B ₀	104	0	0	0	104
	B ₁₀	112	8	38	62	4
	B ₁₀₀	89	81	8	0	0
	B ₁₀₊ B ³	72	56	16	0	0
浙麦1号 Zhemai 1	B ₀	82	78	4	0	0
	B ₁₀	93	88	5	0	0
	B ₁₀₀	76	68	8	0	0

3 : B₁₀₊ B, 表示孕穗期喷硼处理。

The treatment of spraying 10 mg/L B solution at booting stage

GSI为26.4%，表现性器官具有一定的育性。从两年的异交结果看，SW 41在B₀和B₁₀下不结实或GSI低，既与雄性器官即花粉粒的育性降低有关，也有雌性器官发育受伤害的因素。如两年试验的B₀处理，异交GSI显著低于B₁₀处理。在B₁₀水平基础上，孕穗期喷施10 mg/dL 硼，可以改善雄性器官的发育，提高结实率。

据Rerkasem 等(1993)研究，Sonona64有较强的耐低硼能力^[8]。但本研究表明，该基因型在B₀水平(0.32 mg/kg B)下，自交结实率仅为异交的1/2，而在B₁₀水平下，自交与异交的GSI基本相等，说明其雄性器官的发育在B₀水平下受到阻碍。另一方面，该基因型在B₁₀₀水平下，无论是自交，还是异交，GSI均比B₁₀水平下低，说明这一高硼水平已对花器发育或授精(结实)产生了毒害作用。

浙麦1号在各种水平下，均有较高的GSI值，且自交与异交相近，说明该品种的花器发育对硼的反应不敏感，可以说对低硼有很强的耐性，不过在B₁₀₀水平下，GSI要比其它两种硼水平处理低，显示出它对高硼毒害有一定的反应。

为了进一步明确缺硼对花器育性的影响，本研究以低硼敏感基因型SW 41和耐性基因型浙麦1号为材料，对B₀和B₁₀两种水平的这两个基因型进行正反交测试，共做杂交组合8个。去雄时，仅取中部10个小穗的各两朵小花，即每个穗子做20朵小花的去雄授粉，去除其它小穗或小花。各杂交的结实情况见表3。

表3 不同杂交组合的结实率(1997~1998)

Table 3 Grain set percentage of different crossing combinations

杂交组合 Crossing combination		授粉小花数 Pollinated floret number	结实粒数 Grain 2set number	结实率(%) Grain 2set percentage
SW 41(B ₀) × 浙麦1号(B ₀)	正交	100	16	16
浙麦1号(B ₀) × SW 41(B ₀)	反交	140	0	0
SW 41(B ₀) × 浙麦1号(B ₁₀)	正交	100	18	18
浙麦1号(B ₁₀) × SW 41(B ₀)	反交	120	0	0
SW 41(B ₁₀) × 浙麦1号(B ₀)	正交	100	29	29
浙麦1号(B ₀) × SW 41(B ₁₀)	反交	140	23	16
SW 41(B ₁₀) × 浙麦1号(B ₁₀)	正交	100	27	27
浙麦1号(B ₁₀) × SW 41(B ₁₀)	反交	120	32	16

杂交试验佐证了套袋自交和自然异交的结果。缺硼严重影响SW 41的花粉发育。如在B₀水平下，以此为父本，对两种硼水平下的浙麦1号授粉，均表现不育；而在B₁₀水平下，给浙麦1号授粉，结实率明显提高。低硼对雌性器官的育性也有不良

影响，以B₀水平下的SW 41为母本，其杂交结实率较低。浙麦1号的雌、雄器官对低硼反应不敏感。

3 讨论

近20年来，小麦缺硼不育现象已有不少报道。一些研究表明，缺硼引起小麦雄蕊发育不良，花粉粒不充实，花粉管伸长受阻，从而导致不结实^[8]。缺硼是否影响小麦雌性器官的育性，迄今未见报道。本试验结果表明，低硼敏感品种SW 41在低硼(B₀)条件下，两年自交均表现完全不育，异交一年表现完全不育，另一年有较低的结实指数。人工杂交试验中，以SW 41为父本配制的杂交组合，均不结实，而以其为母本配制的杂交组合可结实，但育性显著低于低硼不敏感基因型(浙麦1号)为母本的杂交组合。这一结果表明，缺硼不仅伤害雄性器官育性，引起花粉粒失去活力，也引起雌性器官育性的下降。

许多研究表明，在相同的缺硼条件下，小麦结实性对缺硼的反应基因型之间有显著差

异^[7-9]。Rerkasem (1994) 的研究表明, 在无硼处理中, SW 41 所有小穗均不结实, 而 Sonora64 有一定的结实性, SW 41 在 0.1~1.0 mg/L 硼浓度下, 每穗实粒数随硼浓度的提高而增加, 而 Sonora64 在此硼浓度范围内, 每穗实粒数无显著差异^[7]。本试验结果证明, 小麦结实性对低硼的反应, 基因型之间差异十分明显。有意义的是本地栽培品种浙麦1号小穗结实性对低硼具有较强的耐性, 显著强于目前普遍认可的耐低硼基因型 Sonora64, 显示出这一材料在耐低硼育种上具有较好的应用潜力。

缺硼不育除小麦外, 在水稻、玉米和大麦等作物上也有发现^[10-12]。这样, 在雌性器官育性没有象雄性器官育性那样严重受伤害的情况下, 如周围有其它基因型(品种)存在, 易发生异交, 不能保证纯系的稳定性。本试验表明, 低硼敏感基因型 SW 41 在 B₁₀ 水平下, 大部分花粉粒内容物未充实, 没有生活力, 自交结实率很低, 而异交表现基本正常。这样, 在育种圃和制种田极易发生杂种后代异常分离, 造成种子不纯, 影响育种进程和生产。为此, 在土壤有效硼含量比较低的地区, 必须注意小麦的缺硼不育问题。据我们观察, 小麦缺硼不育穗外观无殊, 但花药较小, 开花时内外颖开张度较大, 且开张时间较长。进一步确实则可镜检其花粉。由于水分胁迫和高温会加剧小麦缺硼不育^[13-15], 故应注意年度间的变化。Rawson (1996) 表明, 缺硼引起的小花不育时期较短, 发生在旗叶叶尖露出至该叶全部伸展, 改善这一时期的硼营养和环境条件(温度、水分), 可促进雌雄性器官的发育, 提高结实率^[6]。本试验表明, 在孕穗期喷施硼砂具有提高花粉充实度及活力的作用。

缺硼不育特性可望用于小麦育种和杂交小麦种子生产。利用低硼土壤或硼水平可以控制的培养介质作为育性选择介质, 以低硼敏感基因型为母本, 低硼有效基因型为父本, 配制各种杂交组合和生产杂交种子。在有效硼含量较高的土壤上, 低硼敏感基因型育性正常, 可自身保持。如能鉴定到这种雄蕊育性对低硼反应十分敏感而雌蕊育性基本正常的小麦基因型, 则可用于育种程序, 以省去大量的去雄授粉杂交工作; 用于杂交小麦种子生产时, 在低硼下用作不育系制种, 在高硼下用作保持系。显然这种杂交小麦种子生产类似于水稻和小麦的光敏或温敏不育杂交体系, 即二系法, 具有制种体系简单和效率高的优点。当然, 成功地开拓这种体系需要更深入地了解硼有效性基因型变异的生理学、遗传学和分子生物学原理, 筛选与鉴定到低硼环境下稳定地表现雄性完全不育和雌性可育的基因型。

参 考 文 献

- 1 张秀省, 沈振国, 沈康. 土壤学报, 1994, 31(2): 146~162
- 2 沈康, 沈振国, 徐汉卿等. 作物学报, 1993, 19(6): 539~545
- 3 沈振国, 张秀省, 王震宇等. 中国农业科学, 1994, 27(1): 51~56
- 4 Rerkasem B, S Jamsud. *Plant and Soil*, 1997, 193(2): 169~180
- 5 Sultana A, M B Hossain. In: Bell RW, Rerkasem B ed. *Boron in Soil and Plants*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1997. 1~5
- 6 Rawson H M. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1996, 23(6): 709~717
- 7 Rerkasem B, J F Longergan. *Agronomy Journal*, 1994, 86(5): 887~890
- 8 Rerkasem B, R Netsangtip et al. *Plant and Soil*, 1993, 155/156: 309~312
- 9 Ganguly B. *Indian Journal of Agricultural Science*, 1979, 49: 384~386
- 10 Garg O K, A N Shama, G R S S Kona. *Plant and Soil*, 1979, 52: 591~594
- 11 Ambak K, T Tadano. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1991, 37(4): 715~724
- 12 Agrawala S C, P N Shama, C Chatterjee et al. *Journal of Plant Nutrition*, 1981, (3): 329~336
- 13 Saini H S, D A Spinnall. *Annals of Botany*, 1981, 43: 623~633
- 14 Saini H S, D A Spinnall. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982, 9: 529~537
- 15 Wardlaw I F. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1994, 21(6): 731~739