

# K型小麦细胞质雄性不育系助细胞无配子生殖的细胞学研究\*

孙善英 杨天章 刘晚苟

(西北农业大学, 陕西杨陵·712100) (南京植物研究所·210014)

**摘要** 从细胞学方面研究了K型小麦雄性不育系助细胞的无配子生殖。结果表明,在延迟授粉子房的胚囊中,助细胞之一首先体积增大,细胞质变浓,核及核仁也增大,接着进入有丝分裂,第一次分裂后形成二细胞原胚,发育为各种不同类型的球形胚;球形胚再发育为梨形胚;梨形胚再发育为分化期胚,最后形成成熟胚,卵细胞孤雄生殖频率很低,过程与助细胞无配子生殖相似。

**关键词** 助细胞,单倍体胚,无配子生殖,胚囊,小麦

**中国分类号** Q944.46, Q949.714.202, S335.4

前文<sup>[1]</sup>报道了K型小麦细胞质雄性不育系诱导单倍体胚的胚胎学研究。为了深入探讨单倍体发生的机理,本文对其胚胎发育过程的细胞学特征作了进一步研究。有关小麦受精后胚胎发育的形态学及细胞学特征,国内外报道较多<sup>[2,5,7]</sup>,但对延迟授粉及未授粉条件下,小麦胚囊内各种细胞的变化及单倍体胚发育的细胞学特征报道甚少。因此,对K型小麦诱导单倍体胚的发生过程进行细胞学研究,在理论上及小麦育种实践上都有较为重要的价值。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

K型小麦雄性不育系K83(21)35A;保持系83(21)35B。均栽培在西北农大农一站小麦育种试验地。

### 1.2 试验方法

1990年麦穗快要全部抽出时套袋隔离,以盛花期(5月8日)为起点,分为延迟4d授粉及不授粉两个处理。又于1991年同样套袋隔离,分别延迟7d、14d授粉和未授粉3个处理,均从处理的当天起每天上午11时采样,卡诺氏液固定12h,70%酒精保存,石蜡法制片,切片厚度12 $\mu$ m,铁矾苏木精染色,固缘复染。

## 2 结果与分析

### 2.1 总的情况

延迟4d、7d、14d授粉和未授粉子房的胚囊内,各种细胞的变化基本相同;单倍体胚主要起源于助细胞的无配子生殖,从图版1,1~4可以看出,图1为一未受精的卵细胞,它

收稿日期:1993-07-12.

\*国家自然科学基金资助项目。

的突出特点是核内除一大而显著的核仁外,几乎全为透明区,与图3处于分裂前的助细胞截然不同;图2为一助细胞单倍体胚及一个核内正在进行雌雄染色质融合的卵细胞;图4中进行有丝分裂的细胞从位置及细胞学特征上判断也是助细胞,再次证明单倍体胚起源于助细胞。助细胞分裂的频率最高,约占观察胚囊总数(235个)的70%。根据观察在延迟4d授粉的当天及未授粉的同一时期的胚囊内,所看到的多为二细胞原胚及几个细胞或十几个细胞的球形胚(图版 I, 2, 5~9)。说明助细胞第一次分裂发生在胚囊成熟后2~3d内,延迟7d、14d及未授粉子房同期的胚囊内,均未见胚的发生,所看到的幼胚都已发育到了不同程度的分化期胚,这充分说明延迟授粉不是单倍体胚发生的必要条件。

## 2.2 助细胞单倍体胚发生过程的细胞学特征

K型小麦不育系助细胞无配子生殖发育之前,首先是胚囊内二助细胞之一,细胞体积增大,细胞质变浓,液泡消失,核及核仁也增大(图版 I, 3)。接着进入有丝分裂(图 I, 4)。有丝分裂后形成二细胞原胚时,有近似分裂的(图版 I, 5);有横分裂的(图版 I, 6);有斜分裂的(图版 I, 7)。由这些原胚发育为不同形状的不规则球形胚(图版 I, 7~9)。进而发育为多细胞的梨形胚(图版 I, 10)。再发育形成分化期胚(图版 I, 11);最后发育为成熟胚。在单倍体发育的整个过程中,其形态变化与正常二倍体发育的特点差别很大,在分化期之前各时期细胞排列不规则,形状各异。这种情况与田惠桥等在水稻子房培养时助细胞的无配子生殖相似<sup>[6]</sup>。

另一助细胞在前者分裂形成单倍体胚的初期就衰退解体了(图版 I, 3、5、6)或在延迟授粉的胚囊中花粉管进入胚囊时退化解体逐渐消失。

## 2.3 卵细胞发育为单倍体胚的细胞学特征

未授粉及延迟授粉的胚囊内,卵细胞发育为单倍体胚的情况很少,只有在n-n型双胚中才能看到其中之一来源于卵细胞。由于出现的频率低,没有观察到发育的全过程,仅看到了少数的初期原胚(图版 I, 12),及幼期胚(图 I, 13)。从图12、13可以看出它们的幼期发育与助细胞无配子生殖的过程相似。此外,在未授粉及延迟授粉的胚囊内,卵细胞在多数情况下都衰退消失,衰退过程是先液泡化,细胞质与染色质分散为颗粒,逐渐解体消失,核仁最后出现小泡着色变浅而消失(图版 I, 14);在延迟4d授粉的胚囊中还有少数卵细胞经过受精发育为二倍体胚。

## 2.4 未授粉或延迟授粉条件下胚囊内极核的变化

极核的变化有3种情况:①受精后形成初生胚乳核,经分裂而形成三倍体胚乳。有趣的是极核能较长时间的保持受精活力,解体很迟,几乎与最后解体的反足细胞同时消失,在其解体开始之前只要精子进入胚囊,多数情况都可以与之融合(图版 I, 8、9)图版(I, 13)。因此,在助细胞无配子生殖后或卵细胞无性生殖后,极核仍可受精形成正常胚乳,才形成了完整的单倍体种子。②极核解体消失(图 I, 16)。解体时极核位移至反足器内侧,液泡化,核质与胞质先消失,核仁内出现多个或几个小泡,小泡合并增大,核仁膨大,最后解体消失。③未授粉胚囊内极核或由二极核合并后,经过核分裂而产生少量的核,这种核较小,仅在珠孔及反足器处存在(图 I, 16)。这种情况需进一步研究。

## 2.5 反足器的变化

在盛花期胚囊内反足细胞已停止分裂,其数约40多个,随时间的后延细胞液泡化加

剧,体积不断增大,核质分散为多个大小不等的团块,核二也增大内部出现小泡;最后,反足器完全解体消失(图版 I,17)。反足器的解体过程张伟成等在小麦方面作过详尽的报道<sup>[9]</sup>,我们的观察在大的方面与其相似。

### 2.6 多核巨型细胞的形成

在未授粉胚囊内,当各种细胞都将解体消失之际,大量的珠被、子房壁细胞原生质体经珠孔进入胚囊,形成1~3个巨型多核体,其核最多者约200多个(图版 I,18)。这种巨型多核体的作用与前途如何尚不清楚。

## 3 讨 论

研究表明:K型小麦雄性不育系雌核发育主要起源于助细胞的无配子生殖。其机理是多方面的,有细胞学、胚胎学、生理生化及遗传学等方面的因素。细胞学方面,由观察结果可以看到,助细胞在一定的条件下可以转化为与卵细胞相似的胚性细胞。田惠桥等指出:在胚囊内助细胞的位置和形态、生理特征比其它细胞更接近卵细胞,即具有胚性细胞的潜能<sup>[6]</sup>。Raghavan 也指出:在被子植物中,助细胞是自发产生胚状构造的最普遍的来源。助细胞变成和卵细胞相似,然后经过或不经过受精发育为胚。由此可见,助细胞产生单倍体胚是比较容易的。再以助细胞与卵细胞受精前的生理生化状态及亚显微结构分析,助细胞含有大量的细胞器,代谢活动特别活跃,并能合成分泌一些同化性物质及有助于卵细胞受精及分裂的物质,也贮有大量的营养物质。它又是经过珠孔区从珠心、珠被吸收和运输营养物质进入胚囊的通道。而成熟的卵细胞各种细胞器表现减少,代谢和合成活动比较低<sup>[7]</sup>。所以,当胚囊已经成熟,未及时授粉或未授粉条件下,缺乏营养物质或某种起动能有丝分裂的因素(激素或酶类)时,卵细胞受到抑制,助细胞就有尽早恢复其潜能,进行有丝分裂而形成原胚的优势。

国内外许多学者对 K 型小麦不育系孤雌生殖的机理,从遗传学方面作了大量的研究与报道总的看法趋于一致,认为单倍体胚的产生与 IB/IR 易位染色体相关连。并指出小麦 IB/IBS 易位系或 (IB)IR 代换系的 IRE 短臂上有一个控制孤雌生殖的显性基因 Ptg,当该基因与粘果山羊草细胞质互作时,即可产生单倍体。这些结果也适用于助细胞的无配子生殖,因为助细胞与卵细胞性质相似,又起源于二核胚囊中的同一个核,亲缘关系很近,所含染色体与卵细胞相同,自然也含有 Ptg 基因。在粘果山羊草胞质背景下,必然容易产生无配子生殖,根据我们对助细胞产生单倍体胚频率计算,约占延迟授粉及未授粉胚囊总数的 70%左右。这个频率与杨天章等<sup>[11]</sup>报道的几乎一致,看来,并不是偶然的巧合,而是 Ptg 基因在 K 型不育系胞质条件下表达的结果。

### 参 考 文 献

- 1 孙善英,杨天章,刘晚荀. K 型小麦雄性不育系诱导单倍体胚的胚胎学观察. 西北农业大学学报,1993,21(4):18~25
- 2 胡适宜. 小麦受精过程的形态学及胚胎学观察. 植物学报,1962,17:60~69
- 3 星川清亲著;张觉人译. 关于小麦胚囊形成的研究;水稻译丛(第七辑). 上海:科学技术编译馆出版,1960
- 4 王耀芝,郑国锡. 春小麦早期胚胎发育进程及细胞融合的观察. 植物学报,1983,25(2):115~119

- 5 徐是雄,朱徽.小麦形态解剖结构图谱.北京:北京大学出版社,1983
- 6 田惠桥,杨弘远.水稻子房培养时助细胞的无配子生殖和卵细胞的异常分裂.植物学报,1983,25(5):397~408
- 7 胡适宜.被子植物胚胎学.北京:人民教育出版社,1982
- 8 Batygina T B. On the Possibility of separation of a new type of embryogenesis in angiosperms. Rev. Cytol. 1969;32:335~341
- 9 张伟成,严文梅,娄成后.小麦颖果中反足细胞衰退过程的结构变化及其对胚乳形态建成的作用.植物学报,1988,30(5):457~462
- 10 Raghavan V. Experimental Embryogenesis in Vascular Plants. Academic Press. London,1976:352
- 11 杨天章,刘庆法,张改生.利用粘果山羊草细胞质 IB/IR 易位系诱导小麦单倍体频率的研究.西北植物学报,1989,9(2):63~69
- 12 刘庆法,杨天章,张晓琴等.外源细胞质诱导小麦单倍体的机理与应用研究.西北农业大学学报,1992,20(1):17~22
- 13 Panoyotov L. New cytoplasmic male sterility Sources in Common Wheat; their genetic and breeding consideration. Theoretic and Applied Genetics, 1980, 56: 153~156
- 14 Tsunewaki K. Genetic diversity of the cytoplasm in Triticum and Aegilops. Tokyo, Japan Society for The promotion of Science, 1981: 251~265
- 15 Rayburn A L, Mornhingweg D W. Inheritance of a IB/IR What—r<sub>1</sub> nslocation chromosome in Wheat. Crop Sci, 1988, 28(4): 709~711

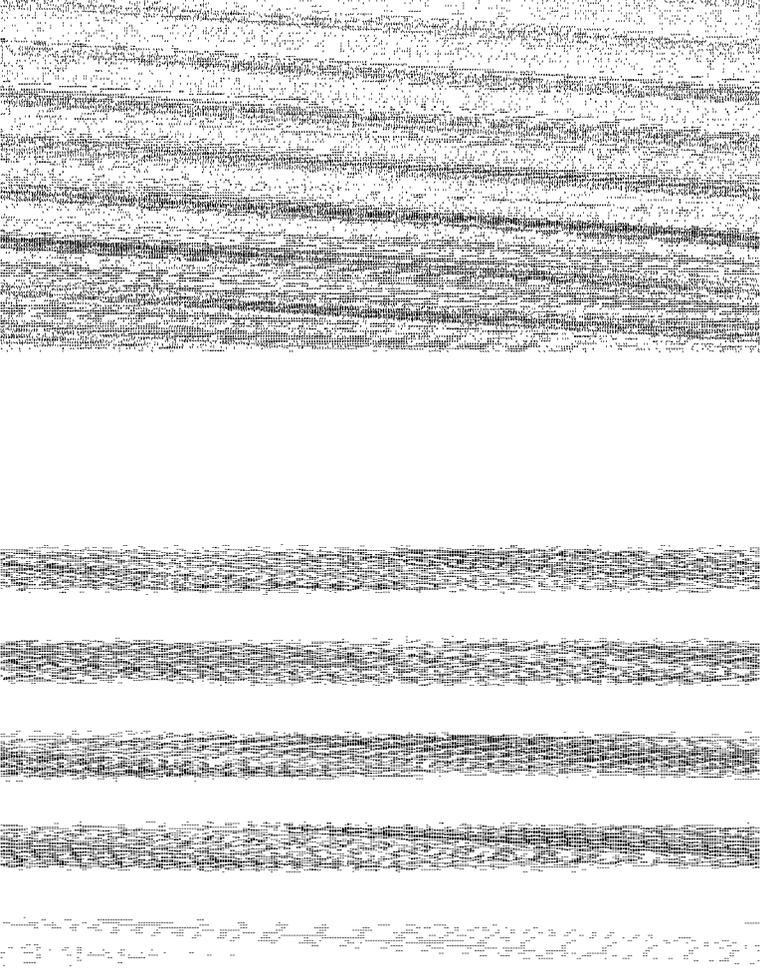
## Studies on The Cytology of The Synergid Apogamy by Ae. Kotschy Cytoplasm Male-Sterile in Common Wheat

Sun Shangying Yang Tianzhang

(The Northwestern Agricultural University, Yangling, Shaan xi, 712100)

**Abstract** This paper studies on the cytology of the synergid apogamy by Ae. kotschy cytoplasm male—sterile in common wheat. The results are as follows: One of the two synergids in the embryo-sac, under the condition of delayed-pollination and non—pollination, its volume increased first, the cytoplasm got thicker, the vacuole disappeared, the nucleus and nucleolus increased too, then it got into the mitosis stage so as to form two cells proembryo and develop in various irregular types such as global embryo, pear-shaped embryo and differentiation stage embryo, and finally, it became mature embryo. The frequency of the egg-cell parthenogenesis is minimum, and its developing process is similar to the synergid apogamy.

**Key words** synergid, apogamy, haploid, embryo-sac, wheat



[Illegible text due to extreme noise and low resolution]

[Illegible text due to extreme noise and low resolution]

[Illegible text due to extreme noise and low resolution]

[Illegible text due to extreme noise and low resolution]

[Illegible text due to extreme noise and low resolution]