

[文章编号] 1000-2782(1999)05-0028-06

裸粒水稻小穗异常形态结构及败育分析

步怀宇¹, 贾敬芬¹, 何玉科²

(1 西北大学生物系, 西安 710069) (2 中国科学院上海植物生理研究所, 上海 200032)

[摘 要] 对经过 15 年分蘖繁殖的裸粒水稻小穗及颖花的雌雄蕊发育观察发现, 从小穗原基起即显示出多花形态性状, 颖花中内外稃伸长不吻合。在小孢子发生过程中, 许多细胞在减数分裂初期存在穿壁现象。这可能导致染色体数目变化, 结构异常, 减数分裂不正常, 从而产生大小不等的小孢子。这些小孢子在二核或三核花粉时停止发育并解体成为无生活力花粉, 导致裸粒水稻败育。此外, 雌蕊结构也有多种异常。

[关键词] 裸粒水稻; 小穗异常; 花粉败育

[中图分类号] Q944.5; S511.032 **[文献标识码]** A

裸粒水稻最初是水稻铁骨矮 1 号温汤去雄后, 与父本春性小麦抗锈 1 号杂交得到的^[1,2]。关于它的形态、染色体数目及部分生化特性在 80 年代初曾有报道^[1,2]。裸粒水稻花结构的变异性及其裸粒等特性使其在生产及基础研究上有一定理论应用价值。在经过 15 年左右分蘖繁殖后, 笔者对裸粒水稻小穗发育进行了系统观察, 对其减数分裂和雄配子发育过程以及花粉败育、雌蕊发育的一些异常现象进行研究和分析, 以加深对裸粒水稻特征的了解, 从而改造其遗传特性, 为生产和研究应用提供参考。

1 材料和方法

裸粒水稻材料由中国科学院上海植物生理研究所唐锡华教授提供, 每年秋季割留留根, 春季分盆重新分蘖, 种植于中国科学院上海植物生理研究所人工气候室中。取材从小穗分化开始, 每天用卡诺氏液(无水酒精: 冰醋酸 = 3: 1)、FAA 液(福尔马林: 700 mL L⁻¹ 酒精: 冰醋酸 = 1: 18: 1)固定。材料用爱氏苏木精溶液整染 1~3 d(依材料大小而定), 石蜡包埋, 切片厚度为 8~12 μ m。石蜡切片在 Olympus BH2 显微镜下观察, 照相。

从小穗开始分化至小穗内外稃合拢的发育过程在解剖镜下观察。

2 结果与分析

2.1 小穗多花结构

裸粒水稻在苗期及抽穗前营养生长期, 植株株型挺直, 叶片宽厚, 叶色浓绿, 旗叶宽大上举, 与水稻相似。但其小穗性状显著区别于水稻亲本, 水稻只含一个完整可育小花, 内

[收稿日期] 1998-09-16

[基金项目] 国家自然科学基金资助项目(39770365)

[作者简介] 步怀宇(1972-), 女, 博士研究生

外稃钩合紧闭。而裸粒水稻小穗多花,其多花性在花原基分化时就可看出(图版I -1),多花小穗排列与小麦小穗排列一样,所见最外层两长稃片分别是第 1 花和第 2 花外稃。小穗外稃没有硅质化,质薄而软,较母本明显增长;内稃退化成薄片,透明,因此内外稃不能钩合。每一多花小穗一般具有 3 花(图版I -2, 3),小穗只有 2 花者,退化的花以不孕外稃形式存在(图版I -4),多于 3 花以上的小穗中的花往往停留在分化早期阶段不能继续发育。

裸粒水稻中还存在一种复小穗现象,在颖片和内外稃之间小穗轴伸长,可见一复小穗(图版I -5),这种情况在三粒小麦中也曾观察到^[4]。

2.2 雄蕊发育异常

小孢子母细胞减数分裂前期 I 的凝线期,出现明显的核物质穿壁及细胞融合现象,即染色质凝集成团(图版I -6),位于核仁一侧,而后整个核移向细胞的边缘。穿壁时,一般染色质穿越在先,在整个花药中许多细胞间进行穿越(图版I -7),这种穿壁以一穿一为主,也有二穿一、多穿一现象,从而可见穿越后产生的二核细胞(图版I -8)和多核、无核细胞(图版I -9)等。

穿壁后,出现的多核细胞及许多核物质分散细胞(图版I -10)可能造成染色体数目的变化,从而导致减数分裂的紊乱,出现染色体在分裂后期分配不均一,纺锤体形成不正常,多数染色体游离于赤道板外(图版I -11),或染色体片段等异常现象。更有甚至是穿壁的花粉母细胞相互粘连,胞质与核物质分散,细胞解体。多细胞核或多个核仁存在的细胞中减数分裂不能进行正常配对,整个细胞染色加深,不能进一步发育,整个花药中可见许多这种退化细胞(图版I -12)。

由于前期的影响,减数分裂二分小孢子出现许多皱缩,二分小孢子分裂不均匀或不分裂(图版II -1),因此在减数分裂形成四分体后,形成大小不等的小孢子(图版II -2),或分裂不对称(图版II -3),形成 3 个小孢子,或微小细胞(图版II -4)等异常现象。甚至许多细胞在减数分裂过程后不分裂成 4 个细胞,而发育成具 4 核的大细胞(图版II -5),由于这些异常现象形成了大小不等的小孢子。这些单核小孢子有的在单核早期就进行超前均等分裂,形成同形 2 核花粉(图版II -6),更多的小孢子则发育到单核晚期液泡化后,开始发生质壁分离(图版II -7),而对照母本水稻则很少有质壁分离现象(图版II -8)。至 2 核 3 核花粉阶段,原生质进一步收缩,生殖核及营养核与花粉胞质界线模糊、相混,成为染色深重的团块,可见染色更深的核仁,随着发育花粉中这些团块逐渐被吸收分解,成为没有内容物或仅留一些痕迹的空壳花粉(图版II -9),减数分裂时由于不能形成正常细胞壁发育成的 4 核大细胞,有的停留在 4 核状况,更多的细胞核连续进行分裂形成具有许多小核的细胞,其后继续发育核解体,与其余败育花粉相似。

2.3 雌蕊发育的结构异常

裸粒水稻雌蕊发育存在以下几种异常结构:①珠心退化,整个子房可见其珠被,而珠心细胞染色加深(图版II -10)。②子房合并和半合并现象,一个子房完整,其胚珠倒生,相邻一子房与之相邻的壁不存在,借助完整子房壁形成一个不闭合的子房腔,胚珠直生于不完子房中,子房上部各自分开,花柱各自分离(图版II -11)。③单子房双胚珠,一个子房内不同方向存在 2 个发育时期一致的胚珠(图版II -12, 13)。④子房与雄蕊结构合生,在雌

蕊子房壁上有 1 个突起,突起结构发育成雄蕊药室结构,可清楚看见小孢子母细胞(图版 II -14)

3 讨 论

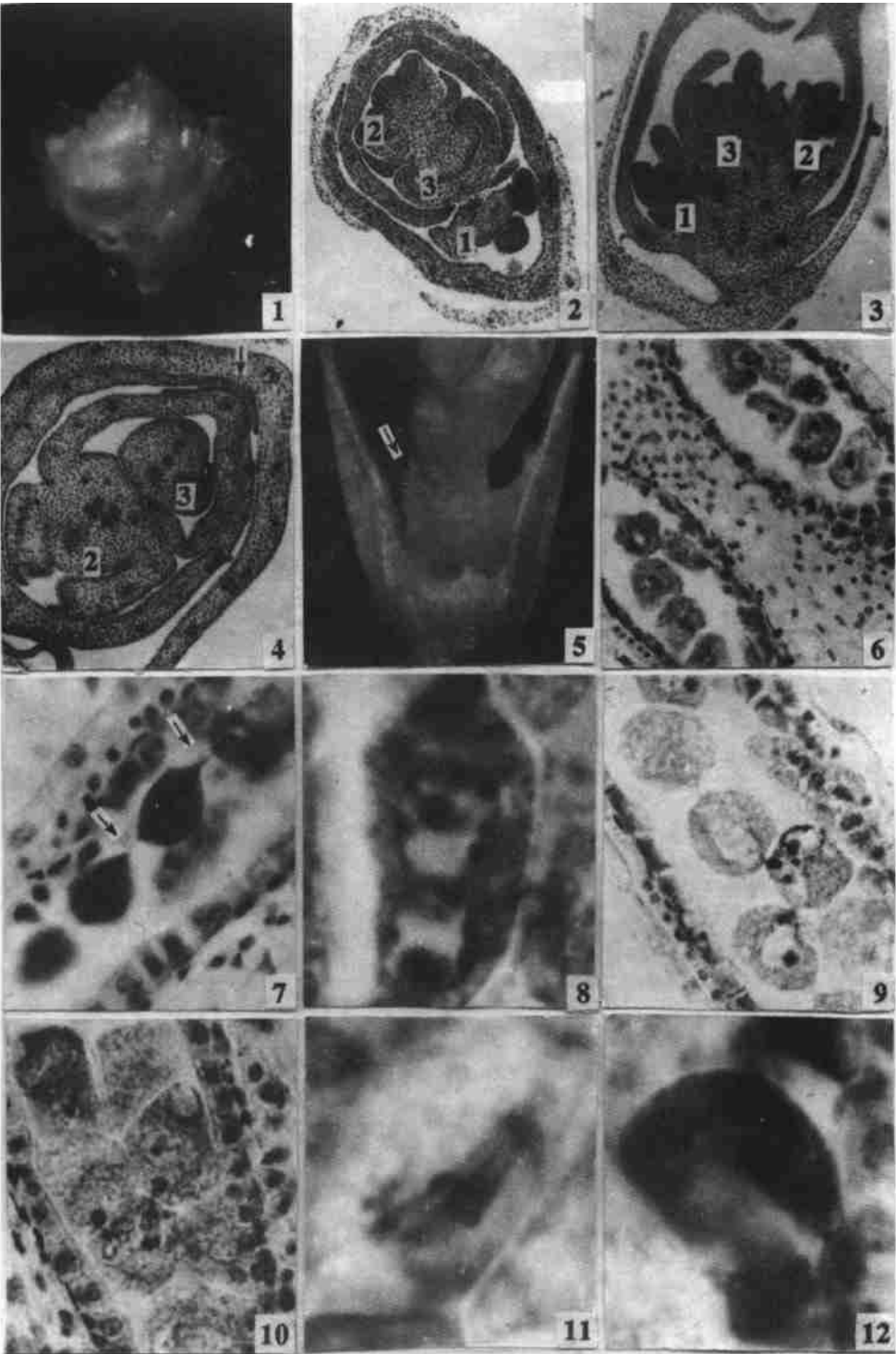
一般认为,水稻小穗有 3 朵花,只有 1 朵小花发育,另外 2 朵退化,各保留一个不孕外稃。通过解剖及切片观察裸粒水稻小穗结构发现,100% 小穗都发生结构变异,最突出的是小穗中发育花的数目变化,均表现出多花发育现象,而且从小穗原基分化开始即明显表现出变化来,小穗形态结构及其排列非常类似于小麦,以伸长的第 1 花外稃和第 2 花外稃环包住内部结构及其内小花。复粒稻形态结构研究中也发现小穗分化时出现多花现象,但小花内外稃形态数目变化不规律^[3]。而在裸粒水稻中,虽然单花内雄蕊和子房发育有较多异常变化,但具有 2~3 花的多花结构已基本稳定,而且当单花退化时,外稃依然保留。

裸粒水稻中,还经常见到复小穗现象。这种复小穗发育一般只停留在花序分化初期。这种现象在三粒小麦及钩芒大麦中有提及^[4],这些复小穗的出现可能是裸粒水稻的遗传性还不稳定,在小穗恢复多花性同时,更下一级分枝的小穗发育的结果。

裸粒水稻的小穗及单花雄、雌蕊结构上的变化固然影响了它的结实率,但笔者认为花粉发育过程的异常是导致其结实率(14.3%)低的主要原因^[1]。在试验观察中发现,裸粒水稻存在大量的花粉母细胞穿壁现象,有 90% 小穗有穿壁现象发生,花粉母细胞穿壁比例也比母本高,而且由此导致了各种细胞变异现象。由于染色质的胞间转移,使相邻细胞间遗传物质发生交换,遗传物质分配不均等,结果造成染色体的各种畸变^[5],以及核质关系失调,包括染色体数目的增多、减少,甚至无核双核细胞出现,染色体结构改变,出现断片、微核,影响了整个雄蕊发育的稳定性。Vijay^[6]对蒲公英的花粉发育研究认为,花粉粒体积大小与减数分裂时不规则染色体数目变化密切相关。对裸粒水稻变异第 8 代材料观察结果曾表明花粉母细胞的染色体数目在减数分裂中期是不规则的,一般为 2~17 条(正常数目 $n=12$)^[1]。这些染色体结构异常,数目变化大小不一的小孢子发育最终导致了无生活力花粉,而使裸粒水稻具有低育性。对我国水稻雄性不育类型花粉败育的观察表明,败育都发生在单核小孢子后期^[7]。而裸粒水稻从小孢子母细胞开始减数分裂到四分体、单核小孢子、双核、三核花粉各个阶段均有败育表现,甚至包括核增生类型^[8]。但笔者认为花粉母细胞减数分裂前期时就发生的穿壁融合现象,以及减数分裂不正常是造成裸粒水稻花粉败育的直接原因,这些现象与水稻雄性败育发生的时间和途径是不一样的。

[参考文献]

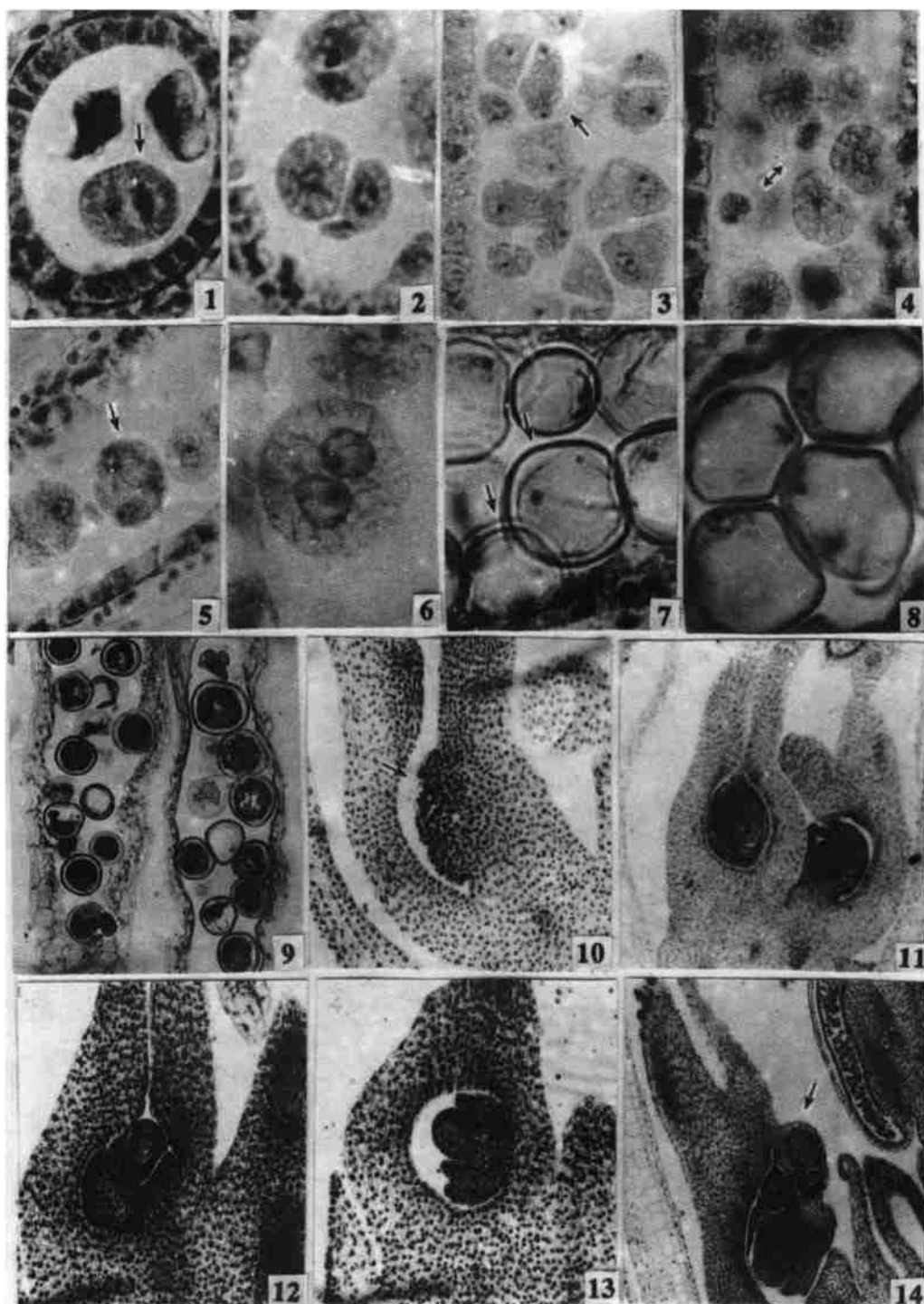
- [1] 邵启全,吴春法,蒋兴邨.裸粒水稻的细胞学观察[J].遗传学报,1980,7(4): 366~369.
- [2] 陈井泉,张耀龙.裸粒水稻的选育[J].遗传学报,1980,7(2): 185~188.
- [3] 丁葆祖,康金娥.复粒稻的形态观察[J].植物学报,1960,9(1): 98~104.
- [4] 丁惠宾,王耀芝,牛吉山.三粒小麦雄蕊的异常发育[J].兰州大学学报(自然科学版),1992,28(2): 157~162.
- [5] 王新宇,郑国喆.蚕豆花粉母细胞染色体畸变同染色体胞间转移的关系[J].植物学报,1985,27(2): 141~146.
- [6] Vijay K, Dalbir S. Cytoembryological studies on *Indian Taraxacum Weber.I*. Microsporangium, microsporangium, microgametogenesis and microgametogenesis[J]. Cytologia, 1982, 47: 125~135.
- [7] 徐树华.我国水稻主要雄性不育类型花粉发育的细胞学观察[J].中国农业科学,1982(2): 9~14.
- [8] 吴世斌,周开元,万建辉.稻类雄性不育系的花粉败育途径研究[J].植物学报,1994,36(10): 751~754.



图版I

1- 3.小穗原基具 3小花 (2.横切图; 3.纵切图); 4.第 1花退化,只余外稃; 5.复小穗; 6.核凝集准备穿壁;

7.多个细胞穿壁; 8.2核细胞; 9.多核细胞; 10.核分散; 11.纺锤体异常; 12.多核细胞退化



图版II

1. 2核细胞,末期I 未形成细胞板; 2.大小不等的四分体细胞; 3.四分体不完全分裂; 4.微小细胞;

5.具 4核大细胞; 6.同形 2核小孢子; 7.小孢子单核晚期质壁分离; 8.母本水稻单核晚期;

9.花粉逐渐退化; 10.珠心退化; 11.半合并子房; 12~ 13.单子房双胚珠; 14.雌蕊结构并生

Study on the abnormal morphology and structures of spikelet and the abortive processes of pollen in naked-seed rice

BU Huai-yu¹, JIA Jing-fen¹, HE Yu-ke²

(1. Department of Biology, Northwest University, Xi'an 710069, China)

(2. Shanghai Institute of Plant Physiology, Academia Sinica, Shanghai 200032, China)

Abstract The developmental process of spikelet and floret of naked-seed rice was observed after having been tillering propagation for 15 years. It was found that the structure of spikelet was different from that of rice and was similar to that of wheat with 3 florets usually. The lemma and palea extended and bidivided. During microsporogenesis, the chromosome migration between pollen mother cells appeared frequently at the early stage of meiosis. This could result in the variation of chromosome numbers and structures and abnormal behavior of meiosis. Subsequently unequal pollens were produced. The plasmolysis of microspores at the late mononuclear stage finally resulted in abortive pollens. There were also some abnormal structures in the pistil, e. g. ovary semifused, two ovules developed in one ovary, nucellus degenerated.

Key words naked-seed rice; spikelet abnormality; pollen abortion