

中国特有小麦中杂种黄化基因 Ch1 和提型胞质育性恢复基因的分布研究

陈庆富 周永红 彭正松 蒋华仁

(四川农业大学小麦所, 四川省都江堰市, 611830)

摘 要 本研究以 T 型不育系 QA1104 (具有杂种黄化基因 Ch2) 和 Khapli (具有杂种黄化基因 Ch1) 为测验种, 对中国特有小麦等六倍体小麦类型和一些四倍体小麦类型中的 T 型胞质育性恢复基因和杂种黄化 Ch1 基因的分布进行了研究。结果表明: 中国白麦类型、西藏半野生小麦、云南铁壳麦、圆锥小麦 (矮兰麦) 一节节麦人工合成双二倍体以及中国圆锥小麦等类型中未发现 T 型育性恢复基因和杂种黄化基因 Ch1; 在斯卑尔脱小麦杜哈米林类型和野生二粒小麦中发现有 T 型育性恢复基因的存在, 但是不存在杂种黄化基因 Ch1。在新疆稻麦和中国波兰小麦中未发现 T 型胞质育性恢复基因的存在。但在新疆稻麦中普遍含有杂种黄化基因 Ch1, 在波兰小麦中一些居群有 Ch1 基因、一些居群无。这暗示: 新疆稻麦可能来源于含有 Ch1 基因的波兰小麦类型, 而且可能是起源于波兰小麦与节节麦的天然杂交并经过双二倍体化途径而形成的。

关键词 西藏半野生小麦; 云南铁壳麦; 新疆稻麦; 普通小麦; 起源与进化; T 型胞质; 育性恢复基因; 杂种黄化

Studies on the distribution of hybrid chlorosis Ch1 gene and the T—type cytoplasm fertility restoring genes in Chinese endemic wheats

Chen Qingfu Zhou Yonghong Peng Zhengsong Jiang Huaren

(Triticaceae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Dujiangyan City 611830)

Abstract The distribution of hybrid chlorosis Ch1 gene and the T—type cytoplasm fertility restoring genes in Chinese endemic wheats were studied using the testers QA1104 (T—type cytoplasm sterile line, with hybrid chlorosis Ch2 gene) and Khapli emmer (with hybrid chlorosis Ch1 gene). The results suggested that: T—type cytoplasm fertility restoring genes and the hybrid chlorosis gene Ch1 were not discovered in the Chinese white wheat complex, Tibet semi—wild wheats, Yunnan hulled wheats, *T. turgidum*—*Aegilops tauschii* amphidiploid and poulard wheats. Although T—type cytoplasm fertility restoring genes were not discovered in Xinjiang nice wheats (*T. petropavlovskyi*) and polish wheats, they all possessed

the hybrid chlorosis gene Ch1. This indicated that Xinjiang rice wheat (high frequency for Ch1 gene) may have been originated from polish wheat with hybrid chlorosis gene Ch1 and may through forming the amphidiploid between polish wheat and *Ae. tauschii*.

Key words Tibet semi-wild wheat; Yunnan hulled wheat; Xinjiang rice wheat; origin and evolution; *T. timopheevii*; cytoplasm sterile; fertility restoring; hybrid chlorosis

中国特有小麦中有白麦子类型普通小麦 (*Triticum. aestivum* L.)、西藏半野生小麦 (*T. aestivum* ssp. *tibetanum* Shao)、云南铁壳麦 (*T. aestivum* ssp. *yunnanense* King)、新疆稻麦 (*T. petropavlovskiy* U dacz. et Migusch)^[7, 10, 12, 25]。

已有研究表明^[5, 9, 15, 19, 21, 23, 24, 26], 中国特有小麦有许多不同于一般栽培小麦的特点。如: 西藏半野生小麦、云南铁壳麦、中国春 (中国白麦子类型普通小麦) 都是原始类型; 与野生二粒小麦染色体组相比较, 具有相对未改变的染色体组; 西藏半野生小麦和中国春都与黑麦 (*Sacale* L.) 有良好的可杂交性; 新疆稻麦有类似于波兰小麦的颖壳特征等。

关于 T 型胞质育性恢复基因的分布: 自从五十年代 Wilson 首次育成 T 型胞质不育系并完成三系配套以后, 人们对该不育系的恢复源进行了调查。发现其恢复源主要存在于提莫菲维小麦、斯卑尔脱小麦杜哈米林类型 (*duhamelianum*)、黑麦 (*Sacale* L.)、小伞山羊草 (*Ae. unbellulata*) 以及普通小麦 ‘Primepi’ 等中^[8, 11, 18]。总的说来, 在一般的普通小麦中很少发现有 T 型恢复基因的存在。但是, 到目前为止, 尚未有报道对中国特有小麦中的 T 型恢复基因进行较系统地调查。它们中是否存在恢复基因对于研究其起源和杂种优势育种都有重要意义。

关于杂种黄化基因的研究表明, 小麦杂种黄化一般是由分别位于 2A 和 3D 上的两个显性互补基因 (Ch1, Ch2) 所控制^[1, 14, 17, 22], 而且这两个基因的分布有一定规律性。一般而言, Ch1 多分布于四倍体小麦中, 而 Ch2 则多分布于六倍体小麦中^[1, 3, 22]。因此, 研究杂种黄化基因尤其是 Ch1 在中国特有小麦中的分布情况, 将有助于阐明普通小麦的起源和进化。

1 材料与方 法

测验种为 T 型胞质不育系 QA1104 (普通小麦, 具有 Ch2 基因)^[4]和 Khapli (栽培二粒小麦, 具有 Ch1 基因)。被测系共 37 份, 分属 13 个类型, 其学名和来源等见表 1。供试材料由四川农业大学小麦所提供, 所有试验也都在此小麦所进行。所有材料均于 1995 年 11 月 1 日种植于大田中。于 1996 年 4~5 月以测验种为母本被测系为父本配制所有组合。1996 年 11 月 1 日播种各组合杂交种子。出苗后, 每 10 d 调查各组合杂种植株生长情况, 记录黄化时间和发育时期, 待抽穗扬花时, 套袋自交, 每组合套袋 10 穗。大约 30 d 以后统计结实率。结实率 (%) = 每穗小穗基部小花结实数 / 每穗小穗基部小花总数 × 100。恢复度以平均结实率来衡量。

2 结果与分析

结果见表 2、表 3, 从表中可以看出:

2.1 杂种黄化基因的分布

QA1104 × Khapli 的杂种 F1 于三叶期表现黄化, 未能抽穗, 说明其双亲中分别含有 Ch2、Ch1 基因。

六倍体小麦中, 白麦子类型、西藏半野生小麦、云南铁壳麦、密穗小麦、莫迦小麦、斯卑尔脱小麦、印度圆粒小麦、瓦维洛夫小麦、圆锥小麦(矮兰麦)一节节麦双二倍体等类型与 QA1104 的所有杂交组合 F1 代都表现正常, 这表明它们都不具有黄化基因 Ch1。但是, 在 QA1104 与新疆稻麦的 5 个杂种中, 4 个杂种于三叶时期表现杂种黄化, 未能抽穗; 另一个杂种多数植株在三叶期表现黄化, 未能抽穗, 只有少数植株表现正常。这说明这些新疆稻麦中普遍存在黄化基因 Ch1。

四倍体小麦中, 4 个圆锥小麦与 QA1104 的所有杂种 F1 代都表现生长正常, 表明这些圆锥小麦中不存在 Ch1 基因。但是, 4 个波兰小麦与 QA1104 的组合中, 3 个杂种表现生长正常, 另一个杂种在出苗后即表现杂种黄化, 不久以后便夭亡。这表明波兰小麦中有些居群中存在 Ch1 基因, 有些无。

2.2 关于 T 型胞质育性恢复基因的分布

在六倍体小麦中, 中国白麦子类型(中国春, J-11)、西藏半野生小麦、云南铁壳麦、中国圆锥小麦、(矮兰麦)一中国节节麦人工合成双二倍体、密穗小麦、印度圆粒小麦、瓦维洛夫小麦、莫迦小麦与 T 型胞质不育系测验种 QA1104 的杂种 F1 代都表现完全不育, 这说明它们中不存在 T 型恢复基因。在 QA1104 × 新疆稻麦的 5 个杂种 F1 代中, 4 个杂种因为杂种黄化而未能抽穗。一个杂种多数植株黄化、不能抽穗, 但有少数植株生长正常。这些正常植株都表现完全不育, 说明其中可能也不存在 T 型胞质恢复基因。但是, 在 QA1104 × 斯卑尔脱小麦杜哈米林类型的两个组合中, 杂种 F1 代都表现部分恢复和顶不育, 恢复度为 47.3 ~ 48.3%。这表明存在 T 型胞质恢复基因。

在四倍体小麦中, 所有圆锥小麦和波兰小麦组合(其中一个波兰小麦组合因杂种黄化而未能抽穗)都表现完全不育, 这表明它们中可能不存在 T 型胞质恢复基因。然而, 在 QA1104 × 野生二粒小麦的三个组合中, 只有一个组合杂种 F1 代。尽管它是五倍体, 有染色体分离异常导致一定不育性(可致大约 50% 的不育)的干扰^[2,3], 仍有 36.3% 的自交结实率。这表明该野生二粒小麦(AS280)对 T 型胞质不育系有良好的恢复力。

表 1 供试被测系材料及编号、种名、来源

Table 1 Tested Materials in this study			
材料 materials	编号 No.	种名 species names	来源 native to
莫迦小麦 01	As 351	<i>T. macha</i>	
02	As 350		
中国春		<i>T. aestivum</i>	
J-11	As 1780		
瓦维洛夫小麦	As 346	<i>T. vavilovii</i>	
斯卑尔脱小麦 200	As 326	<i>T. spelta</i>	
201	As 327		
印度圆粒小麦 01	As 347	<i>T. sphaerococcum</i>	
02	As 348		
密穗小麦	As 353	<i>T. compactum</i>	
Clubhead	As 354		
青 1028		<i>T. aestivum</i>	青海
9053		ssp. <i>tibetanum</i>	西藏
9054			西藏
碎穗小麦 204	As 330		西藏
碎穗小麦 205	As 907		西藏
碎穗小麦 208	As 1026		西藏
云南铁壳麦 01	As 338	<i>T. aestivum</i>	云南
02	As 339	ssp. <i>yunnanense</i>	云南
03	As 340		云南
矮兰麦一节节麦 双二倍体			人工合成
Tulufan rice wheat	As 358	<i>T. petropavlovskyi</i>	新疆
A-Ke-Su rice wheat	As 356		新疆
Loupu rice wheat	As 362		新疆
Moyu rice wheat	As 364		新疆
新疆稻麦	XJ3		新疆
简阳矮兰麦		<i>T. turgidum</i>	四川
分枝圆锥小麦 01	As 2250		陕西
分枝圆锥小麦 02	As 2314		四川
圆锥小麦 03	As 2355		河南
波兰小麦 07	As 302	<i>T. polanicum</i>	新疆
波兰小麦 13			新疆青海
分枝波兰小麦			新疆青海和
矮秆波兰小麦	As 305		新疆
野生二粒小麦 24	As 831	<i>T. dicoccoides</i>	
01	As 280		
27	As 285		

注: As 为四川农业大学小麦所资源编号

Notes: As is the symbol of wheat resources of Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University.

3 讨论

由于新疆稻麦在形态学上类似于波兰小麦、在细胞遗传学上也与波兰小麦的关系较密切^[6, 23], 因此关于其起源的假说都直接涉及波兰小麦。Yang *et al* (1992)^[23]认为新疆稻麦是由波兰小麦与节节麦天然杂交并双二倍体化而形成。新疆同时有波兰小麦和节节麦的分布^[13], 存在

表2 T型胞质育性恢复基因和杂种黄化基因 Ch1 在 QA1104 与各类型六倍体小麦杂种 F1 中的分布

Table 2 Distribution of T-type fertility-restoring gene and hybrid chlorosis gene (Ch1) in hybrids of QA1104 × hexaploid wheats

被测系 tested lines	黄化与否 chlorosis or not	黄化时期 stage	能否抽穗 heading or not	恢复度(%) restoring capacity
Khapli	黄化	三叶期	不能抽穗	
莫迦小麦 01	正常		正常	0.00
02	正常		正常	0.00
中国春	正常		正常	0.00
J-11	正常		正常	0.00
瓦维洛夫小麦	正常		正常	0.00
斯卑尔脱小麦 200	正常		正常	48.30
201	正常		正常	47.30
印度圆粒小麦 01	正常		正常	0.00
02	正常		正常	0.00
密穗小麦	正常		正常	0.00
Clubhead	正常		正常	0.00
青 1028	正常		正常	0.00
9053	正常		正常	0.00
9054	正常		正常	0.00
碎穗小麦 204	正常		正常	0.00
碎穗小麦 205	正常		正常	0.00
碎穗小麦 208	正常		正常	0.00
云南铁壳麦 01	正常		正常	0.00
02	正常		正常	0.00
03	正常		正常	0.00
矮兰麦—节节麦双二倍体	正常		正常	0.00
Tulufan rice wheat	黄化	三叶期	不能抽穗	
A-Ke-Su rice wheat	黄化	三叶期	不能抽穗	
Loupu rice wheat	黄化	三叶期	不能抽穗	
Moyu rice wheat	黄化	三叶期	不能抽穗	
新疆稻麦	黄化	三叶期	不能抽穗	0.00 ¹⁾

1) 该组合杂种中大多数植株黄化、未能抽穗, 少数植株正常、但无 T 型育性恢复力。

1) In the F1 population, most of plants showed hybrid chlorosis and died, some plants grewed normally but lacked the capacity of T-type fertility-restoring.

这种起源的可能性。陈勤等 (1985)^[6]也从细胞遗传学角度认为, 新疆稻麦是由波兰小麦与普通小麦杂交再由普通小麦回交后产生的。本研究发现, 新疆稻麦中普遍含有显性黄化基因 Ch1, 这

不同于一般六倍体小麦类型; 在四倍体圆锥小麦中未发现 Ch1 基因, 但在波兰小麦的一些居群中发现存在 Ch1 基因。这暗示新疆稻麦可能来源于含有 Ch1 基因的波兰小麦类型, 而且很可能是起源于波兰小麦与节节麦的天然杂交并双二倍体化途径。因为, 若是波兰小麦 (含 Ch1 基因) 与普通小麦 (不含 Ch1 基因) 杂交并被普通小麦 (不含 Ch1 基因) 回交这个途径的话, 新疆稻麦中将有的居群有 Ch1 基因, 有的居群无, 而且该基因的分布频率将会大大降低。因此, 本研究支持新疆稻麦是由波兰小麦与节节麦天然杂交并双二倍体化而形成的观点。

表 3 T 型胞质育性恢复基因和杂种黄化基因 Ch1 在 QA1104 与各类型四倍体小麦杂种 F1 中的分布

Table 3 Distribution of T-type fertility-restoring gene and hybrid chlorosis gene (Ch1) in hybrids of QA1104 × tetraploid wheats

被测系 tested lines	黄化与否 chlorosis or not	黄化时期 stage	能否抽穗 heading or not	恢复度 (%) restoring capacity
简阳矮兰麦	正常		正常	0.00
分枝圆锥小麦 01	正常		正常	0.00
分枝圆锥小麦 02	正常		正常	0.00
圆锥小麦 03	正常		正常	0.00
波兰小麦 07	正常		正常	0.00
波兰小麦 13	黄化	一叶期	不能抽穗	
分枝波兰小麦	正常		正常	0.00
矮秆波兰小麦	正常		正常	0.00
野生二粒小麦 24	正常		正常	36.30
01	未能出苗			
27	未能出苗			

此外本研究还发现, 除了新疆稻麦以外, 大多数中国特有小麦与一般六倍体小麦一样极少有 (未发现) T 型恢复基因和杂种黄化基因 Ch1 的存在。这些结果支持中国普通小麦来源于中东的观点。

参考文献

- 1 陈庆富. 五倍体小麦杂种黄化研究. 贵州农业科学, 1992, (1): 21~26
- 2 陈庆富, 张庆勤. 五倍体杂种小麦的细胞学比较研究. 西南农业学报, 1991, 4 (4): 30~34
- 3 陈庆富, 张庆勤. 栽培二粒小麦与六倍体小麦的杂交研究. 贵州农学院学报, 1992, (1): 30~34
- 4 陈庆富, 张庆勤. Q 型小麦雄性不育系和恢复系的改良. 种子, 1994, (1): 3~5
- 5 陈建民, 任正隆, Gustafson J P. 西藏小麦及半野生小麦异染色质分化的 C-带研究. 作物学报, 1996, 22 (5): 525~529
- 6 陈勤, 孙雨珍, 董玉琛. 新疆小麦种间杂种的细胞遗传学研究. 作物学报, 1985, 11 (1): 23~29
- 7 邵启全, 李长森, 巴桑次仁. 西藏半野生小麦. 遗传学报, 1980, 7 (2): 149~156
- 8 赵寅槐, 周明烈, 王苏等. T 型恢复系选育和半矮秆杂种小麦. 中国小麦育种研究进展 (1991~1995). 庄巧生, 杜振华主编. 北京: 中国农业出版社, 1996. 421~427
- 9 崔运兴, 马缘生. 中国特有小麦资源主要遗传性状评价与利用. 核农学报, 1988, 2 (3): 129~138
- 10 黄亨履. 西藏山南地区的小麦资源. 作物品种资源, 1983, (4): 9~15

- 11 黄铁城主编. 杂种小麦研究——进展、问题与展望. 北京: 北京农业大学出版社, 1990. 118 ~ 122
- 12 董玉琛, 郑殿升, 乔丹杨等. 云南小麦 (*T. aestivum* ssp. *yunnanense* King) 的考察与研究. 作物学报, 1981, 7: 145 ~ 170
- 13 颜 济, 杨俊良, 崔乃然等. 新疆伊犁地区的节节麦 (*Aegilops tauschii* Cosson). 作物学报, 1984, 10 (1): 1 ~ 8
- 14 Hemsén J G T. Hybrid necrosis and hybrid chlorosis in wheat. Proc. 2nd Intl. Wheat Genet. Symp., Lund, Sweden, Hereditas Suppl. 1966, 2: 439 ~ 452
- 15 Kawahara T. Conformation of primitive chromosome structure in the hexaploid wheats. Theor. Appl. Genet., 1988, 75: 717 ~ 719
- 16 Luo M C, Yen C, Yang J L. Crossability percentages of bread wheat landraces from Sichuan province. China with rye. Euphytica, 1992, 61: 1 ~ 7
- 17 McIntosh R S, Cusick J E. Linkage map of hexaploid wheat. Wheat and Wheat Improvement—Agronomy Monograph No. 13. Second Edition. E. G. Heyne (Editor), Wisconsin, USA, ASA—CSSA—SSSA, 1987. 289 ~ 297
- 18 Nettevich E D, Naumov A A. The genetic characteristics of fertility restoration in wheat forms with cytoplasmic male sterility. Nauch. — tr. — NII — s. — kh. — tsentr. — r — nov — nechemozem. — zony. 1970, 25 (1): 77 ~ 85
- 19 Riley R, Chapman V. The inheritance in wheat of crossability with rye. Genet. Res., Camb. 1967, 9: 259 ~ 267
- 20 Riley R, Coucol H, Chapman V. Chromosomal interchanges and the phylogeny of wheat. Heredity 1967, 22: 233 ~ 248
- 21 Sears E R, Miller T E. The history of Chinese Spring wheat. Cereal Res. Commun. 1985, 13: 261 ~ 263
- 22 Tsunewaki K. Necrosis and chlorosis genes in common wheat and its ancestral species. Seiken Zihō 1970, 22: 67 ~ 75
- 23 Yang W Y, Ten C, Yang J L. Cytogenetic study on the origin of some special Chinese landraces of common wheat. Wheat Inf. Service, 1992, 75: 14 ~ 20
- 24 Yen C, Luo M C, Yang J L. The origin of the Tibetan weederace of hexaploid wheat, Chinese Spring—Chengdu—guangtou and other landraces of the White Wheat complex from China. in Miller T. E. and Koebner R. M. D. (Eds.), Proc. 7th Intl. Wheat Genet. Symp., Institute of Plant Science Research, Cambridge, England, 1988. pp. 175 ~ 179
- 25 Yen C, Yang J L, Liu X D *et al.* The distribution of *Aegilops tauschii* Cosson in China and with reference to the origin of the Chinese common wheat. in Sakamoto S. (Ed.), Proc. 6th Intl. Wheat Genet. Symp., Plant Germplasm Institute, Kyoto University, Kyoto, Japan, 1983, pp. 55 ~ 58
- 26 Zheng Y L, Luo M C, Yen C *et al.* Chromosome location of a new crossability gene in common wheat. Wheat Information Service, 1992, 75: 36 ~ 40