

7 个鹅观草居群的形态学和细胞遗传学研究

孙宗华¹, 张 玥¹, 邓梦秋¹, 姜子小¹, 焦振飞¹, 周永红^{1,2}, 张海琴^{1,2}

(¹四川农业大学小麦研究所, 成都 611130; ²西南作物基因资源与遗传改良教育部

重点实验室/四川农业大学, 成都 611130)

摘要: 鹅观草广泛分布于我国各地及日本和朝鲜等地, 具有丰富的遗传变异, 种内变异类型丰富, 一些居群间存在明显的生殖隔离。本研究利用人工杂交、形态学、繁育学及染色体组分析方法对来自四川雅安、四川宜宾新文、四川宜宾翠屏山、青海、新疆、浙江及山东的 7 个鹅观草居群进行了遗传分化研究。结果显示: (1) 不同居群在株高、穗长、外稃长等表型性状存在差异, 各居群间杂种 F_1 表型性状普遍优于两亲本居群, 但是颖宽个别性状劣于亲本。(2) 各居群间杂种 F_1 染色体配对水平总体较高, 但也存在差异; 二价体数目变异范围为 19.77~20.91, 单价体数目变异范围为 0.18~2.46, 还有低频率的三价体、四价体出现。(3) 杂种 F_1 的育性为 78.9%~89.67%, 自然结实率 43.05%~77.98%, 其中浙江与四川宜宾翠屏山居群的杂种 F_1 的自然结实率最低(43.05%)。以上结果表明, 7 个鹅观草居群间存在一定程度的分化, 且与各居群的地理分布呈正相关; 四川宜宾与浙江居群之间存在一定的生殖隔离, 遗传变异较大。

关键词: 鹅观草; 居群; 染色体配对; 形态学; 遗传分化

Cytogenetic and Morphological Studies on Seven Populations of *Roegneria kamoji* Ohwi (Triticeae: Poaceae)

SUN Zong-hua¹, ZHANG Yue¹, DENG Meng-qiu¹, JIANG Zi-xiao¹,
JIAO Zhen-fei¹, ZHOU Yong-hong^{1,2}, ZHANG Hai-qin^{1,2}

(¹ Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130;

² Key Laboratory of Crop Genetic Resources and Improvement, Ministry of Education/
Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130)

Abstract: *Roegneria kamoji* Ohwi existed widely in China, Japan and Korea. Genetic variations and variations within species of *R. kamoji* Ohwi were reported in previous studies. Reproductive isolation was also observed in *R. kamoji* Ohwi. In this study, we using artificial hybridization, morphology comparison, thremmatology and genome analysis studies for exploring the genetic variations of seven populations of *R. kamoji* Ohwi from Sichuan Ya'an, Sichuan Yibin Xinwen, Sichuan Yibin Cuipingshan, Qinghai, Xinjiang, Zhejiang and Shandong. The results showed that: (1) the plant height, length of spike, length of lemma was different of populations of *R. kamoji* Ohwi. The phenotypic traits of the seven F_1 hybrids were better than their parents, while width of glume was inferior to their parents. (2) Different chromosome pairing was observed in seven F_1 hybrids. Meiotic pairing in hybrids averaged 19.77 to 20.91 bivalents per cell, 0.18 to 2.46 univalents per cell, and a low frequency of trivalents and tetravalents, respectively. (3) The fertility and natural seed set of the F_1 hybrids ranged from 78.9% to 89.67%, 43.05% to 77.98%, respectively. The lowest seed set (43.05%) was found in the F_1 hybrid between Zhejiang and Sichuan Yibin Cuipingshan. The above results suggested that differentiations were existed in seven populations of *R. kamoji* Ohwi, and it positively correlated with the geographical distribution of the populations. Reproductive isolation was

收稿日期: 2017-03-07 修回日期: 2017-04-13 网络出版日期: 2017-10-17

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20171017.1112.014.html>.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31670331); 四川省科技厅基础条件平台(2017TJPT0004); 四川省农转资金(2017NZZJ007)

第一作者主要从事植物种质资源研究。E-mail: 443544298@qq.com

通信作者: 张海琴, 主要从事小麦族资源评价与利用研究。E-mail: haiqinzhang@163.com

existed between populations of *R. kamoji* Ohwi from Zhejiang and Sichuan Yibin.

Key words: *Roegneria kamoji* Ohwi; population; chromosome pairing; morphology; genetic differentiation

小麦族 (Triticeae) 是禾本科植物中具有重要经济价值的一大植物类群, 拥有大量优质及抗逆基因, 在麦类作物育种、牧草选育、草坪草开发等方面具有重要的价值^[1]。鹅观草 (*Roegneria kamoji* Ohwi) 是禾本科小麦族鹅观草属 (*Roegneria* k. Koch) 中的多年生禾草, 六倍体 ($2n = 6x = 42$), 其染色体组成为 StStYYHH, 广泛分布于中国、日本和朝鲜^[2-3], 具有多花多粒、耐湿、高抗赤霉病等特性, 是具有较高经济价值的禾本科优质牧草资源^[4-6]。

根据《中国植物志》^[2] 记载, 鹅观草被归入鹅观草属 (*Roegneria* k. Koch) 犬草组 (Sect. *Cynopoa*) 犬草系 (Ser. *Cynopoa*), 种下有 2 个变种: 鹅观草 (*Roegneria kamoji* Ohwi var. *kamoji*) 和细瘦鹅观草 (*Roegneria kamoji* Ohwi var. *macerrima* Keng)。而颜济等^[7] 根据染色体组分类原则, 将鹅观草归为含 H、St、Y 染色体组的曲穗草属 (*Campeiostrachys* Drobv) 中, 其种下有 3 个变种, 分别为髭发曲穗草 (*Campeiostrachys kamoji* Ohwi var. *kamoji*)、毛叶髭发曲穗草 (*Campeiostrachys kamoji* Ohwi var. *pilosiphylla* J. L. Yang, B. R. Baum & C. Yen) 及细瘦髭发曲穗草 (*Campeiostrachys kamoji* Ohwi var. *macerrima* (Keng) B. R. Baun, J. L. Yang & C. Yen)。因此, 鹅观草存在丰富的种内变异。

肖海峻^[8] 对 8 省区 90 份鹅观草进行表型、醇溶蛋白和 ISSR 分子标记 3 个不同层次的遗传多样性分析, 结果表明: 各居群间存在丰富的遗传多样性, 且不同地理类群间遗传多样性存在较大差异, 云南和四川地区的遗传多样性高于其他地区, 且地理来源相同的材料亲缘关系更近。杨烈等^[9] 利用酸性聚丙烯酰胺凝胶电泳 (A-PAGE) 技术对四川青衣江、岷江流域鹅观草不同居群进行了遗传多样性分析, 结果表明: 青衣江与岷江流域的鹅观草存在丰富的遗传变异, 多样性指数高; 同一流域不同居群也存在遗传分化, 与其所在的地理位置具有一定的相关性, 且垂直分布遗传多样性高于水平分布。颜济等^[7] 指出: 分布于日本和中国四川雅安的鹅观草之间杂种自然结实率不到 50%, 实测只有 3.9% ~ 20%, 具有明显的生殖隔离, 它们是不是属于同一个物种, 值得进一步研究。

鹅观草在我国地理分布广, 种内变异丰富。为探讨鹅观草不同居群的遗传变异, 本研究通过对来

自四川雅安、四川宜宾新文、四川宜宾翠屏山、青海、新疆、浙江及山东的 7 个鹅观草居群进行人工杂交, 获得杂种 F_1 , 并对亲本及杂种进行形态学比较、染色体组分析及繁育学统计, 以期对鹅观草野生资源的收集、评价和利用提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验所用材料采自四川、新疆、浙江、青海和山东地区, 各材料的编号、染色体组及来源地见表 1。所有材料均栽种于四川农业大学小麦研究所多年生苗圃, 凭证标本保存于四川农业大学小麦研究所标本室。

表 1 鹅观草不同居群材料

Table 1 The materials for different populations of *Roegneria kamoji*

材料编号 Accession No.	2n	染色体组 Genome	来源 Origin
88-89 281	42	StYH	青海青海湖
88-89 282	42	StYH	新疆哈巴河
88-89 283	42	StYH	四川马尔康
88-89 284	42	StYH	四川雅安
88-89 288	42	StYH	浙江
ZY 14026	42	StYH	山东青岛
Pr 87-88 347	42	StYH	四川宜宾新文
Pr 87-88 348	42	StYH	四川宜宾新文
Pr 87-88 350	42	StYH	四川宜宾翠屏山

1.2 试验方法

1.2.1 形态学统计 每个鹅观草居群于成熟期随机选取 10 个单株, 测量株高、穗长、旗叶长、旗叶宽、小穗数、小花数、外稃长、外稃宽、颖长及颖宽共 10 个表型性状, 计算平均值和标准差^[10]。

1.2.2 人工杂交 对母本小花人工去雄, 并套上玻璃纸, 当柱头张开后, 授以父本花粉, 套袋隔离。成熟时收获杂种, 并统计杂交结实率^[11]。

1.2.3 染色体配对分析 采集杂种 F_1 及亲本的幼穗固定于卡诺氏 II (乙醇: 氯仿: 冰醋酸 = 6: 3: 1) 中, 固定 24 h 后转入 70% 的酒精中, 4 ℃ 保存备用。用改良型石炭酸复红染色制片, 荧光显微镜 BX51 (10 × 100) 拍照保存, 观察并统计杂种 F_1 及亲本花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体配对行为。平均染

色体臂配对频率 C-值 (C-value) 按 G. Kimber 等^[12]的方法计算。

1.2.4 育性检测 取杂种 F_1 及亲本的成熟花粉经 I_2 -KI 饱和溶液染色, 统计花粉育性, 同时统计杂种 F_1 及亲本的小花结实率。

2 结果与分析

2.1 居群间杂种的获得

利用人工远缘杂交技术, 成功获得居群间杂种 F_1 , 其杂交结果和发芽率见表 2。其中新疆和四川宜宾新

文 (Pr 87-88 348)、青海和四川雅安、青海和四川马尔康 3 个杂交组合未获得 F_1 种子, 而新疆和四川宜宾新文杂交组合未获得 F_1 植株。结果显示: 居群间的杂交结实率有较大的变异, 变异范围为 7.1% ~ 40.0%, 其中四川雅安与山东居群正反交的杂交结实率较低, 分别为 10.0% 和 13.2%; 四川宜宾新文居群 (Pr 87-88 347) 与浙江居群正反交的杂交结实率最高, 分别为 40.0% 和 30.3%。杂交结实率易受杂交当天的气候、温度和光照等外界条件和杂交技术的影响, 因此单凭可杂交性不足以判断各亲本物种间的亲缘关系。

表 2 鹅观草居群间杂交结果

Table 2 The results of hybridization of populations for *R. kamoji*

杂交组合 Combinations	授粉小花数 No. of emasculated florets	结实数 No. of seed set	结实率 (%) Seed set rate	发芽数 No. of seed germinated	发芽率 (%) Seed germinated rate
Pr 87-88 347 × 88-89 288	20	8	40.0	8	100
88-89 288 × Pr 87-88 347	33	10	30.3	10	100
Pr 87-88 347 × 88-89 282	69	20	29.0	4	20
88-89 282 × Pr 87-88 347	14	1	7.1	0	0
88-89 282 × Pr 87-88 348	19	0	0	0	0
88-89 284 × ZY 14026	50	5	10	2	40
ZY 14026 × 88-89 284	106	14	13.2	6	43
88-89 281 × 88-89 284	41	0	0	0	0
88-89 281 × 88-89 283	38	0	0	0	0
88-89 284 × 88-89 282	19	2	11.0	2	100
88-89 288 × Pr 87-88 350	19	2	11.0	2	100

其中 88-89 283 和 Pr 87-88 348 与其他居群杂交未成功, 没有结实获得杂种 F_1

88-89 283 and Pr 87-88 348 were not successfully hybridized with other populations, and no hybrid F_1 was obtained

2.2 形态特征

于成熟期测定各亲本及杂种 F_1 的株高、旗叶长、小穗数等 10 个表型性状 (表 3)。从表 3 可知, 浙江、新疆、山东居群的株高、穗长、旗叶长、外稃长及颖长等普遍比四川、青海居群小, 表明不同居群之间的表型性状存在差异。

各居群间杂种 F_1 的表型性状普遍优于亲本居群, 特别是浙江和四川宜宾新文 (Pr 87-88 347) 杂种 F_1 的株高、穗长、旗叶长等远高过两亲本。但是也有杂种 F_1 的颖宽表型性状劣于亲本, 如四川雅安和山东居群正反交组合的杂种 F_1 (表 3)。

2.3 花粉育性检测及结实率统计

对亲本及杂种 F_1 进行花粉粒育性检测, 发现其育性都很高。居群亲本的育性变异范围为 89.93% ~

95.71%, 居群间杂种 F_1 的育性变异范围为 78.9% ~ 89.67%, 普遍低于亲本 (表 4)。

从自然结实率来看, 亲本的自然结实率变异范围为 79.21% ~ 84.98%, 普遍较高; 杂种 F_1 的自然结实率变异范围为 43.05% ~ 77.98%, 普遍低于亲本。其中浙江与四川宜宾翠屏山居群的杂种 F_1 的自然结实率为 43.05%; 四川雅安与山东居群正反交的杂种 F_1 的自然结实率也较低, 为 53.50% 和 59.28% (表 4)。

以上结果表明: 鹅观草四川居群与新疆、青海、山东及浙江等居群已产生不同程度的分化, 其中四川宜宾与浙江居群、四川雅安与山东居群之间的分化程度较大。

表 3 杂种 F₁ 及亲本的形态特征比较
Table 3 Comparison of morphological characters among the F₁ hybrids and their parents

亲本和杂种 Parents and hybrids	株高 (cm) plant height	穗长 (cm) Length of spike	旗叶长 (cm) Length of flag leaf	旗叶宽 (cm) Width of flag leaf	小穗数 Spikelet No.	小花数 Floret No.	外稃长 (mm) Length of lemma	外稃宽 (mm) Width of lemma	颖长 (mm) Length of glume	颖宽 (mm) Width of glume
Pr 87-88 347 × 88-89 288	106.92 ± 7.88	24.70 ± 0.86	14.19 ± 0.94	1.49 ± 0.11	20.50 ± 0.67	6.40 ± 0.92	9.91 ± 0.37	1.70 ± 0.17	7.19 ± 1.23	1.21 ± 0.08
88-89 288 × Pr 87-88 347	124.15 ± 2.66	25.21 ± 1.27	14.66 ± 0.59	1.56 ± 0.06	25.70 ± 0.64	6.10 ± 0.54	9.74 ± 0.19	1.68 ± 0.06	9.03 ± 0.39	1.41 ± 0.04
Pr 87-88 347 × 88-89 282	113.82 ± 2.62	22.44 ± 0.60	14.72 ± 0.40	1.44 ± 0.03	21.60 ± 0.49	5.80 ± 0.40	9.47 ± 0.08	1.49 ± 0.04	8.69 ± 0.26	1.11 ± 0.03
88-89 284 × ZY 14026	105.10 ± 3.36	19.56 ± 0.64	13.50 ± 0.75	1.39 ± 0.04	25.40 ± 1.50	5.20 ± 0.40	8.62 ± 0.09	1.38 ± 0.04	7.50 ± 0.05	1.02 ± 0.03
ZY 14026 × 88-89 284	106.22 ± 2.61	19.76 ± 0.29	13.04 ± 0.39	1.30 ± 0.02	22.00 ± 0.63	6.40 ± 0.50	8.69 ± 0.05	1.35 ± 0.02	7.41 ± 0.02	0.97 ± 0.02
88-89 284 × 88-89 282	110.38 ± 2.04	19.48 ± 0.42	12.72 ± 0.39	1.26 ± 0.03	22.60 ± 0.49	6.20 ± 0.40	8.69 ± 0.05	1.34 ± 0.02	7.23 ± 0.05	1.03 ± 0.04
88-89 288 × Pr 87-88 350	97.94 ± 4.34	16.76 ± 0.36	11.10 ± 0.25	1.16 ± 0.02	19.60 ± 0.49	5.20 ± 0.40	7.52 ± 0.17	1.24 ± 0.03	6.62 ± 0.08	0.92 ± 0.01
Pr 87-88 347	102.68 ± 1.97	16.68 ± 0.40	11.78 ± 0.39	1.18 ± 0.04	17.60 ± 0.49	5.20 ± 0.40	7.58 ± 0.07	1.19 ± 0.03	6.46 ± 0.08	1.00 ± 0.02
Pr 87-88 350	101.76 ± 1.56	16.30 ± 0.72	12.12 ± 0.65	1.20 ± 0.10	18.00 ± 0.63	5.40 ± 0.49	7.35 ± 0.28	1.21 ± 0.06	6.60 ± 0.31	0.98 ± 0.04
88-89 281	101.24 ± 2.01	17.02 ± 0.50	11.94 ± 0.62	1.16 ± 0.04	21.20 ± 0.75	5.60 ± 0.49	7.63 ± 0.08	1.26 ± 0.03	6.42 ± 0.06	1.02 ± 0.03
88-89 282	87.32 ± 1.25	15.88 ± 0.50	10.18 ± 0.39	1.01 ± 0.02	17.00 ± 0.63	5.00 ± 0.63	6.71 ± 0.05	1.16 ± 0.03	5.29 ± 0.04	0.99 ± 0.01
88-89 284	101.38 ± 3.81	19.78 ± 0.47	12.42 ± 0.50	1.29 ± 0.03	20.60 ± 0.49	6.20 ± 0.40	8.03 ± 0.10	1.25 ± 0.03	7.00 ± 0.06	1.05 ± 0.02
88-89 288	85.60 ± 2.28	15.62 ± 0.63	9.80 ± 0.46	0.98 ± 0.03	16.20 ± 0.40	5.00	6.73 ± 0.10	1.13 ± 0.02	5.30 ± 0.06	0.99 ± 0.03
ZY 14026	90.70 ± 2.19	16.96 ± 0.55	10.48 ± 0.37	1.04 ± 0.05	16.20 ± 0.40	5.00	6.67 ± 0.04	1.17 ± 0.02	5.24 ± 0.04	1.00 ± 0.02

表 4 杂种 F_1 和亲本的花粉育性和结实率Table 4 Pollen fertility and seed set in the F_1 hybrids and their parental species

亲本和杂种 Parents and hybrids	观察花粉粒数目 Number of pollen observed	花粉育性 Fertility of pollen		观察小花数目 Number of flowers observed	小花结实率 Seed set	
		可育花粉 Number	比例(%) Ratio		结实小花数 Number	比例(%) Ratio
Pr 87-88 347 × 88-89 288	1850	1581	85. 46	1271	796	62. 63
88-89 288 × Pr 87-88 347	1500	1220	81. 33	1333	785	58. 89
Pr 87-88 347 × 88-89 282	1500	1345	89. 67	1667	1300	77. 98
88-89 284 × ZY 14026	1560	1360	87. 18	1598	855	53. 50
ZY 14026 × 88-89 284	1500	1224	81. 60	1773	1051	59. 28
88-89 284 × 88-89 282	1550	1371	88. 45	1217	765	62. 86
88-89 288 × Pr 87-88 350	1450	1144	78. 90	1403	604	43. 05
Pr 87-88 347	1400	1296	92. 57	866	686	79. 21
Pr 87-88 350	1450	1327	91. 52	954	786	82. 39
88-89 281	1400	1324	94. 57	977	809	82. 80
88-89 282	1400	1340	95. 71	1179	974	82. 61
88-89 284	1400	1319	94. 21	1332	1094	82. 13
88-89 288	1450	1304	89. 93	1088	873	80. 24
ZY 14026	1400	1314	93. 86	1478	1256	84. 98

2.4 亲本及杂种的减数分裂中期 I 染色体配对行为

亲本及杂种 F_1 花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体配对结果见表 5。亲本四川宜宾、青海、新疆、

四川雅安、浙江和山东居群的减数分裂正常,无单价体出现,大部分为环状二价体(图 1A,B),其中,四川宜宾新文(0.48)和新疆(0.56)居群有少量棒状二价体出现(表 5)。

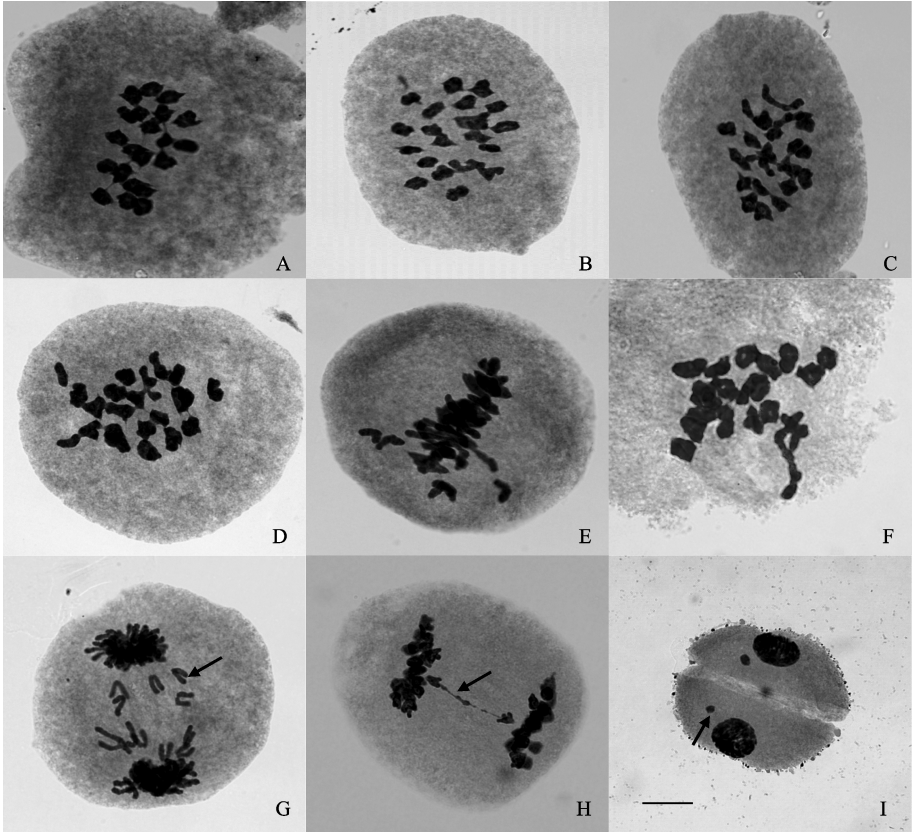
表 5 亲本和杂种 F_1 花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体配对Table 5 Meiotic associations at metaphase I in PMCs of the parental species and the F_1 hybrids

亲本和杂交组合 Parents and hybrids	$2n$	观察细胞数 Number of cells	I	染色体配对 Chromosome pairing			III	IV	每细胞交叉数 Chiasmata cell	C 值 C value
				总和 Total	环状 Ring	棒状 Rod				
88-89 281	42	35	—	21.00 (21)	21.00 (21)	—	—	—	42.00	1.00
88-89 282	42	50	—	21.00 (21)	20.44 (20~21)	0.56 (0~1)	—	—	41.44	0.99
88-89 284	42	35	—	21.00 (21)	21.00 (21)	—	—	—	42.00	1.00
Pr 87-88 347	42	50	—	21.00 (21)	20.52 (20~21)	0.48 (0~1)	—	—	41.52	0.99
Pr 87-88 350	42	45	—	21.00 (21)	21.00 (21)	—	—	—	42.00	1.00
88-89 288	42	50	—	21.00 (21)	21.00 (21)	—	—	—	42.00	1.00
ZY 14026	42	38	—	21.00 (21)	21.00 (21)	—	—	—	42.00	1.00
88-89 288 × Pr 87-88 347	42	50	2.14 (0~4)	19.93 (19~21)	17.48 (15~21)	2.45 (0~4)	—	—	37.41	0.89
Pr 87-88 347 × 88-89 288	42	42	0.18 (0~2)	20.91 (20~21)	19.67 (18~21)	1.24 (0~2)	—	—	40.58	0.97
Pr 87-88 347 × 88-89 282	42	50	0.24 (0~2)	20.26 (19~21)	18.91 (16~21)	1.35 (0~3)	—	0.31 (0~1)	40.10	0.95
88-89 284 × ZY 14026	42	40	0.36 (0~2)	20.82 (20~21)	19.03 (17~21)	1.79 (0~3)	—	—	39.85	0.95
ZY 14026 × 88-89 284	42	44	0.44 (0~2)	20.78 (20~21)	18.76 (16~21)	2.02 (0~4)	—	—	39.54	0.94

表 5(续)

亲本和杂交组合 Parents and hybrids	2n	观察细胞数 Number of cells	I	染色体配对 Chromosome pairing			III	IV	每细胞交叉数 Chiasmata cell	C 值 C value
				总和 Total	环状 Ring	棒状 Rod				
88-89 284 × 88-89 282	42	35	0.72 (0 ~ 1)	20.31 (19 ~ 21)	18.75 (16 ~ 21)	1.56 (0 ~ 3)	0.22 (0 ~ 1)	—	39.5	0.94
88-89 288 × Pr 87-88 350	42	42	2.46 (0 ~ 6)	19.77 (18 ~ 21)	17.54 (14 ~ 21)	2.23 (0 ~ 4)	—	—	37.31	0.89

括号内数据表示单价体、二价体、三价体及四价体的数量范围
Data in brackets indicates a range of number of univalents, bivalents, trivalents and quadrivalents



A:88-89 284 的 21 个二价体(21 环状);B:88-89 284 × ZY 14026 的 21 个二价体(19 环状+2 棒状);C:Pr 87-88 347 × 8-89 282 的 21 个二价体(17 环状+4 棒状);D:88-89 288 × Pr 87-88 347, 2 I + 20 II (18 环状+2 棒状);E:88-89 288 × Pr 87-88 350, 6 I + 18 II (15 环状+3 棒状);F:88-89 284 × 88-89 282, 2 I + 20 II (18 环状+2 棒状);G:88-89 288 × Pr 87-88 350,后期 I 落后染色体(箭头所示);H:ZY 14026 × 88-89 284,后期 I 染色体桥(箭头所示);I:88-89 284 × ZY 14026,二分体,箭头所示为微核。标尺表示 10 μm
A:88-89 284 with 21 bivalents(21 rings),B:88-89 284 × ZY 14026 with 21 bivalents(19 rings + 2 rods),C:Pr 87-88 347 × 88-89 282 with 21 bivalents(17 rings + 4 rods),D:88-89 288 × Pr 87-88 347, 2 I + 20 II (18 rings + 2 rods),E:88-89 288 × Pr 87-88 350, 6 I + 18 II (15 rings + 3 rods),F:88-89 284 × 88-89 282, 2 I + 20 II (18 rings + 2 rods),G:88-89 288 × Pr 87-88 350,lagging chromosome(arrowed) at AI,H:ZY 14026 × 88-89 284, chromosome bridge(arrowed) at AI,I:88-89 284 × ZY 14026,a dyad with micronuclei(arrowed). Bar equals 10 μm

图 1 亲本及杂种花粉母细胞减数分裂染色体配对行为

Fig. 1 Meiotic chromosome pairing in PMCs of the parental species and the F₁ hybrids

各居群间杂种 F₁ 的染色体数目均为 2n = 6x = 42。各杂种 F₁ 染色体配对水平总体较高,但也存在差异。平均每细胞单价体数目为 0.18 ~ 2.46,二价体数目为 19.77 ~ 20.91,其中环状二价体频率较棒状二价体高,同时发现了一定频率的三价体和四价体(表

5)。其中,浙江与四川宜宾新文、翠屏山居群杂种 F₁ 的单价体频率较高,分别为 2.14、2.46,平均每细胞交叉数分别为 37.41、37.31,C 值都为 0.89(图 1D,E)。四川雅安与新疆居群的杂种出现一定频率的三价体,平均每细胞有 0.22 个三价体,交叉数和 C 值分别为

39.5 和 0.94。四川宜宾新文与新疆居群的杂种有四价体(0.31)出现,每细胞交叉数和 C 值分别为 40.10 和 0.95。其他居群间的杂种 F_1 较之亲本,有低频率的单价体出现,平均每个细胞的棒状二价体数目为 1.24~2.45,也普遍比亲本高(表 5)。

同时,在各杂种 F_1 花粉母细胞减数分裂 I 后期均能观察到落后染色体和染色体桥(图 1G,H),二分体时期有微核(图 1I)。以上结果表明:在染色体水平上,鹅观草各居群间已有不同程度的分化,其中四川宜宾与浙江居群有较大幅度的分化,其他居群间分化程度较低。

3 讨论

鹅观草是小麦族鹅观草属的一种六倍体多年生禾草,广泛分布于中国、日本和朝鲜^[2-3]。前人研究表明:鹅观草不同居群由于长期的地理隔离和不同的自然选择,导致它们在形态上产生变异,有的甚至形成生殖隔离^[13-15]。本研究通过人工杂交,对来自我国四川、新疆、青海、浙江及山东不同地方的鹅观草居群进行种内居群间遗传分化研究,结果显示:杂种 F_1 的育性变异范围为 78.9%~89.67%,自然结实率变异范围为 43.05%~77.98%;各居群间杂种 F_1 染色体配对水平总体较高,但也存在差异。二价体数目变异范围为 19.77~20.91,单价体数目变异范围为 0.18~2.46,还有低频率的三价体、四价体出现。以上结果表明:鹅观草不同居群间存在不同程度的分化,部分居群间有一定的生殖隔离。其中,四川宜宾翠屏山和浙江居群的杂种 F_1 自然结实率仅 43.05%,表明两者之间存在一定生殖隔离,遗传分化明显。另外,卢宝荣等^[16]对分布于日本和中国的鹅观草及其杂种进行了形态学和细胞学研究,发现亲本和杂种 F_1 的染色体配对行为均较正常,但是杂种 F_1 有部分不育现象,指出由于长期的地理隔离与各自的自然选择,该物种的日本居群和中国四川雅安居群在形态上产生了变异,两居群间产生了一定程度的生殖隔离。本研究结果与卢宝荣等^[16]结果一致,表明鹅观草居群间存在丰富的遗传变异,且产生了一定程度的生殖隔离。

本研究中的 7 个鹅观草不同居群的形态学、染色体配对水平及繁育学的分析表明各居群间存在不同程度的分化,且分化程度与各居群的空间距离分布呈正相关。

小麦族物种中存在一些同形属、同形种,即它们在形态上无法区分,只有通过细胞学和分子遗传学

方法才能鉴定。鹅观草就是一个同形种物种,即形态相似,但遗传组成存在变异。颜济等^[7]将鹅观草分为 3 个变种:髻发曲穗草(*Campeiostrachys kamoji* Ohwi var. *kamoji*)、毛叶髻发曲穗草(*Campeiostrachys kamoji* Ohwi var. *pilosiphylla* J. L. Yang, B. R. Baum & C. Yen)及细瘦髻发曲穗草(*Campeiostrachys kamoji* Ohwi var. *macerrima* (Keng) B. R. Baum, J. L. Yang & C. Yen)。同时,卢宝荣等^[16]研究日本和中国鹅观草的关系,将日本的 *Agropyron tsukushiensis* Ohwi var. *transiens* (Hack.) Ohwi 命名为鹅观草的一个变种。可见鹅观草的遗传变异丰富。鹅观草在我国分布极为广泛,除青海、西藏等地外,都有分布。因此,对于鹅观草种内不同居群间的遗传分化和变异,特别是对于地理分布距离远、形态差异大的居群间的遗传分化情况,以及中国大连与中国西南地区的鹅观草是否存在生殖隔离^[7],尚待进一步的研究。

参考文献

- [1] 卢宝荣. 小麦族遗传资源的多样性及其保护[J]. 生物多样性, 1995, 3(2): 63-68
- [2] 郭本兆. 中国植物志(第九卷第三分册)[M]. 北京: 科学出版社, 1987: 51-104
- [3] 颜济, 杨俊良. 小麦族生物系统学(第四卷)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2011: 337-586
- [4] 万永芳, 颜济, 杨俊良, 等. 小麦近缘野生植物的赤霉病抗性研究[J]. 植物病理学报, 1997, 27(2): 107-111
- [5] 翁益群, 刘大钧. 鹅观草(*Roegneria* C. Koch)与普通小麦(*Triticum aestivum* L.)属间杂种 F_1 的形态、赤霉病抗性和细胞遗传学研究[J]. 中国农业科学, 1989, 22(5): 1-8
- [6] Wan Y F, Yen C, Yang J L, et al. Evaluation of *Roegneria* for resistance to head scab caused by *Fusarium graminearum* Schwabe[J]. Genet Resour Crop Evol, 1997, 44(3): 211-215
- [7] 颜济, 杨俊良. 小麦族生物系统学(第五卷)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2011: 44-45
- [8] 肖海峻. 鹅观草种质资源遗传多样性研究[D]. 呼和浩特: 中国农业科学院草原研究所, 2007
- [9] 杨烈, 张新全, 杨武云, 等. 四川青衣江、岷江流域鹅观草遗传多样性的溶蛋白分析[J]. 草业学报, 2006, 15(4): 12-20
- [10] 史冀伟, 高爱农, 刘津刚, 等. 小麦族中间鹅观草不同居群的形态多样性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10(4): 547-552
- [11] 张海琴, 凡星, 王益, 等. 纤毛鹅观草与多枝赖草属间杂种的细胞遗传学分析[J]. 草业学报, 2008, 17(3): 162-165
- [12] Kimber G, Alonso L G. The analysis of meiosis in hybrids. III. Tetraploid hybrids[J]. Can J Genet Cytol, 1981, 23: 235-254
- [13] 肖海峻, 徐柱, 李临杭, 等. 鹅观草表型性状变异与生境间的相关性[J]. 中国草地学报, 2007, 29(5): 22-30
- [14] 卢宝荣, Salomon B. 种间杂种染色体配对所揭示的披碱草属植物 StY 基因组分化及其进化意义[J]. 生物多样性, 2004, 12(2): 213-226
- [15] Lu B R, Salomon B. Differentiation of the SY genomes in Asiatic *Elymus* [J]. Hereditas, 1992, 116: 121-126
- [16] 卢宝荣, 颜济, 杨俊良. 分布于日本和中国的鹅观草及其杂种的形态学和细胞学研究[J]. 云南植物分类, 1990, 19(3): 237-246