

# 小麦光温敏雄性不育系 BNS 育性转换与内源激素的关系研究

张自刚<sup>1</sup>, 马小飞<sup>2</sup>, 张红霞<sup>1</sup>, 王震<sup>3</sup>, 张思妮<sup>1</sup>, 郭冬<sup>1</sup>, 张永鹏<sup>1</sup>, 马翎健<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>西北农林科技大学农学院, 杨凌 712100; <sup>2</sup>山西省农业科学院小麦研究所, 临汾 041000; <sup>3</sup>河南省南阳市农业科学院, 南阳 473000)

**摘要:** BNS 是一种光温敏型小麦不育新类型, 具有不育彻底、育性转换稳定等特性, 对小麦杂种优势研究有重要价值。为研究内源激素在 BNS 育性调控中的作用, 以秋播与春播 BNS 花粉发育的四分体期至三核期 4 个关键时期幼穗为实验材料, 采用间接酶联免疫(ELISA)法分别测定了 BNS 不育和可育幼穗中生长素(IAA)、脱落酸(ABA)、赤霉素(GA<sub>3</sub>)和玉米素核苷(ZR)4 种内源激素的含量变化。结果显示: (1) BNS 在陕西关中地区正常秋播雄性不育、早春播雄性育性正常。(2) 单核期和三核期是 BNS 温度敏感期, 单核期均温高于 15.35 °C、三核期均温高于 18.64 °C 时, BNS 育性发生转换, 雄性不育度随温度升高逐渐降低。(3) BNS 在敏感期响应外界温度, 4 种内源激素的含量发生显著变化, 调控育性表达; 单核期不育幼穗中 IAA、GA<sub>3</sub> 和 ZR 含量比可育幼穗低 21.9%、33.6% 和 30.2%, ABA 含量反而增加 23.4%; 三核期不育幼穗 ABA 和 ZR 含量分别比可育幼穗高 59.7% 和 31.4%, GA<sub>3</sub> 则低 44.0%。(4) 与雄性可育幼穗相比, BNS 雄性不育幼穗在单核期的 IAA/GA<sub>3</sub>、ABA/GA<sub>3</sub> 值偏高; 二核期 IAA/ABA 值较低; 三核期的 IAA/GA<sub>3</sub>、ABA/GA<sub>3</sub> 值较高, IAA/ABA 值偏低。3 个时期的 IAA、ABA 和 GA<sub>3</sub> 比例失调, 阻碍了小孢子正常发育, 导致 BNS 雄性败育。研究认为: BNS 在花粉发育的单核期和三核期对外界温度变化敏感, 通过内源激素代谢调控自身育性转换。

**关键词:** 小麦; BNS; 光温敏雄性不育; 幼穗; 内源激素

## Relationship Between Fertility Transition of Thermo-photo-sensitive Wheat Male Sterile Line BNS and Endogenous Hormone Contents in Its Developing Ear

ZHANG Zi-gang<sup>1</sup>, MA Xiao-fei<sup>2</sup>, ZHANG Hong-xia<sup>1</sup>, WANG Zhen<sup>3</sup>, ZHANG Si-ni<sup>1</sup>,  
GUO Dong<sup>1</sup>, ZHANG Yong-peng<sup>1</sup>, MA Ling-jian<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Agronomy College, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100;

<sup>2</sup>Wheat Research Institute, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Linfen 041000;

<sup>3</sup>Nanyang Agricultural Science Research Institute, Henan 473000)

**Abstract:** A new thermo-photo-sensitive wheat male sterile line BNS has features of thorough infertility and stable fertility transition and has important value in wheat heterosis researches. To study the temperature and endogenous hormone contents related to fertility transition at different development stages, BNS was designed to sow at five sowing dates in autumn and spring. The contents of heteroauxin(IAA), abscisic acid(ABA), gibberellin(GA<sub>3</sub>) and zeatin riboside(ZR) were detected by enzyme-linked immunosorbent assay(ELISA) to analyze the dynamic changes of endogenous phytohormones in ears of BNS male sterility and fertility at different development stages. The results showed that BNS was sterile at normal sowing date in autumn but fertile in early sowing in spring in Guanzhong area of Shaanxi province. The sensitive fertility stages of BNS were uninucleate and trinucleate stages and the critical temperature of

收稿日期: 2015-10-14 修回日期: 2015-11-06 网络出版日期: 2016-04-13

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20160413.0840.004.html>

基金项目: 国家科技支撑计划(2013BAD04B02, 2011BAD35B03)

第一作者研究方向为小麦雄性不育和杂种优势的利用。E-mail: zhangzigang308@163.com

通信作者: 马翎健, 主要从事小麦雄性不育和杂种优势的利用研究。E-mail: malingjian@nwsuaf.edu.cn

马小飞, 主要从事小麦杂种优势利用研究。E-mail: nongxue06123@163.com

fertility alteration was 15.35 °C and 18.64 °C respectively. At uninucleate stage, the content of IAA, GA<sub>3</sub> and ZR in sterility BNS were lower 21.9%, 33.6%, and 30.2% respectively than those in fertility BNS, but those of ABA higher 23.4%. Moreover, at trinucleate stage, the contents of ABA and ZR in sterility were higher 59.7% and 31.4% than those in fertility one, but those of GA<sub>3</sub> lower 44.0%. Furthermore, the imbalanced ratios of IAA/GA<sub>3</sub>, ABA/GA<sub>3</sub> and IAA/ABA in BNS sterility had harmful effect on anther development of anthers and induced their sterility.

**Key words:** wheat; BNS; thermo-photo-sensitive male sterility; ear; endogenous hormone

激素在植物生长发育调控中具有重要作用。激素信号合成后,结合蛋白、受体对其进行识别和传递并作用于下游基因,通过转录调控、蛋白调控、siRNA、基因互作等实现特定的生理功能。大量研究表明,雄性不育的发生与花器官尤其是雄蕊中植物内源激素的变化有密切的关系<sup>[1-2]</sup>。V. K. Sawhney 等<sup>[3]</sup>认为导致植物雄性不育的原因很可能是改变了植物体内源激素的平衡。内源激素含量异常会干扰 Ca<sup>2+</sup> - CaM/MAPK 级联等信号转导途径的调节功能,导致性母细胞能量和物质代谢紊乱,产生败育小孢子。小麦<sup>[2]</sup>、水稻<sup>[4]</sup>、玉米<sup>[5]</sup>、大白菜<sup>[6]</sup>等作物的研究证实植物内源激素与雄性不育的联系紧密,且不同不育材料内源激素含量的变化趋势存在差异。同时,外施激素也会对作物育性产生影响,在光温敏核雄性不育小麦育性敏感期喷施外源 IAA、GA<sub>3</sub> 和 ABA,可使不育植株的不育度降低,可育植株的可育度提高<sup>[7]</sup>。

利用雄性不育是开展小麦杂种优势研究的基础。在小麦众多雄性不育类型中,光温敏核雄性不育小麦系统,以其繁制种体系简单、杂交种易恢复和选配强优势效率高等特点,受到杂交小麦育种者的广泛关注,也成为我国杂交小麦研究利用的特色。我国利用小麦光温敏不育系已培育出多个杂交小麦品系。百农不育系(BNS, bainong sterility)是一种光温敏型小麦不育新类型,具有不育彻底、育性转换稳定等特性,有可能成为我国黄淮麦区有良好应用前景的光温敏核雄性不育系。本试验分析了不同播期 BNS 不育幼穗与可育幼穗花粉发育关键时期的内源激素 IAA、ABA、GA<sub>3</sub>、ZR 含量变化,探究激素与 BNS 雄性败育的内在联系,为激素调控光温敏型雄性不育研究提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

BNS 是由河南科技学院发现并育成的小麦光温敏型雄性不育系(茹振钢教授惠赠)。

### 1.2 试验设计

试验于 2011-2012 年在陕西杨凌西北农林科技

大学试验站进行。将 BNS 不育系设置秋播(2011/10/8、2011/10/28、2011/11/11)、春播(2012/2/13、2012/3/12)共 5 个播期播种,每个播期种 10 行,行长 1.2 m,行距 0.25 m,株距 0.13 m,10 株/行,采用常规大田栽培管理。

### 1.3 测定项目及方法

每个播期的 BNS 在抽穗后开花前随机取 10 株,每株选取 3 穗套玻璃纸袋,测定自交结实率和不育度。计算公式如下:

$$\text{自交结实率} = \frac{\text{穗粒数}}{\text{小穗数} \times 2} \times 100\% \text{ (国际法)}$$

$$\text{不育度} = 1 - \frac{\text{每小穗基部 2 朵小花结实数}}{\text{小穗数} \times 2} \times 100\%$$

2011~2012 气象资料由西北农林科技大学灌溉试验站提供。

从小麦穗分化开始,选取各播期生长整体一致(>50%)的植株进行每 2 d 1 次的定时观察,依据宋喜悦等<sup>[8]</sup>的方法,参照小麦植株外部形态结合醋酸洋红压片镜检,选取不同花粉发育时期的幼穗。本试验中,依据不育度将取自 2011/10/8 播期的 BNS 幼穗视为不育幼穗,2012/2/13 播种的 BNS 幼穗视为可育幼穗。分别采集处于四分体期、单核期、二核期、三核期的不育和可育幼穗,3 次重复取样,液氮速冻 0.5 h 后, -20 °C 保存,待测激素含量。激素含量的测定采用间接酶联免疫法(ELISA),试剂盒由中国农业大学作物化控研究室提供。使用酶联免疫检测仪测定生长素(IAA)、脱落酸(ABA)、赤霉素(GA<sub>3</sub>)和玉米素核苷(ZR)含量,3 次重复,取平均值。

### 1.4 数据分析

采用 Microsoft Excel 2003 进行数据绘图、制表, SAS 8.0 (Statistical Analysis System 8.0) 进行相关数据分析, Duncan's 法作显著性比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 BNS 的育性表现

由表 1 可知,在分期播种试验中,随着播期的推迟,BNS 花粉发育时期发生了明显变化,花粉粒发

育加快,发育天数从 35 d 缩短到 19 d,不同播期的不育度均存在极显著差异。在设置的前 4 个播期中,BNS 自交结实率也随着播期的推迟不断上升且播期间差异极显著,对应的不育度则逐渐下降,BNS 育性持续、稳定转换。2011/10/8 播期的自交结实率最低,仅有 5.16%,不育度为 97.53%,育性表现接近全不育水平,说明 BNS 在陕西关中地区正常秋播不育。2012/2/13 春播的自交结实率高达 137.09%,不育度仅为 6.52%,育性表现接近全可育水平,表明 BNS 在陕西关中地区早春播育性正常。而 2012/3/12 晚春播种的 BNS 较 2012/2/13 播期,自交结实率下降至 81.22%,不育度则上升到 42.33%,不育特性部分恢复。

表 1 BNS 不同播期的花粉发育天数及育性表现

Table 1 Pollen development days and sterility of BNS at different sowing dates

播期 (年/月/日) Sowing-date	花粉发育 Pollen development		自交结 实率(%) Self-seed rate	不育 度(%) Sterile degree
	时期	天数		
	(年/月/日)	(d)		
	Date	Days		
2011/10/8	2012/3/27 ~ 5/2	35	5.16 ± 4.17 D	97.53 ± 2.52 A
2011/10/28	2012/4/7 ~ 5/4	27	29.00 ± 17.36 C	81.51 ± 8.58 B
2011/11/11	2012/4/17 ~ 5/10	23	74.64 ± 11.04 B	57.09 ± 11.27 C
2012/2/13	2012/5/1 ~ 5/21	20	137.09 ± 11.15 A	6.52 ± 6.18 E
2012/3/12	2012/5/3 ~ 5/22	19	81.22 ± 8.16 B	42.33 ± 6.48 D

$\bar{x} \pm s$  同列不同大写字母表示差异显著性达 0.01 水平  
Different letters in the same column indicate significant difference at the 0.01 level

2.2 BNS 花粉发育时期的温度

由表 2 可见,四分体 - 三核期的花粉发育温度变化情况如下:2011 年的 3 个秋播期整体均呈现逐渐上升趋势,2012/2/13 播期呈上升 - 下降 - 上升规律变化,2012/3/12 播期在单核期下降后逐渐上升,参照对应的不育度表现(表 1),四分体 - 三核期逐渐上升的温度变化特征可能是保持 BNS 不育特性的条件之一。随着播期的推迟,5 个不同的播期花粉发育平均温度从 15.97 ~ 20.43 ℃ 不断升高,发育阶段平均温度差从 5.59 ~ 2.00 ℃ 一直减小,前 4 个播期的自交结实率不断上升,不育度持续下降(表 1)。说明在 BNS 花粉发育过程中,较低的发育均温(15.97 ℃)和较大的温差条件(5.59 ℃)下可以较好地保持其不育特性。2012/3/12 播种的自交结实率较前一播期明显下降,不育度上升的异常变化可能与该播期的四分体期均温过高(20.92 ℃)有关,田间干旱影响了结实率。

同时,四分体 - 三核期的温度变异系数逐渐减小,三核期却又增大;四分体期最大,为 19%,其次是单核期的 13%,说明四分体期、单核期和三核期内的温度变化与 BNS 育性转换存在联系。

表 2 BNS 不同播期各花粉发育阶段平均温度及其与自交结实率、不育度的相关系数

Table 2 Temperature at different development stages of BNS pollen and its correlations to self-seed rate and sterile degree

项目 Item		四分 体期	单核 期	二核 期	三核 期	花粉 粒发 育温 度(℃)	
		Tetrad stage	Uninuc- leate stage	Binuc- leate stage	Trinuc- leate stage	Tave	Tmax- Tmin
播期	2011/10/8	13.05	15.35	17.50	18.64	15.97	5.59
Sowing	2011/10/28	14.92	16.57	17.60	19.00	17.16	4.08
date	2011/11/11	17.92	18.25	18.10	21.80	19.27	3.88
	2012/2/13	19.64	21.10	18.33	22.13	20.29	3.79
	2012/03/12	20.92	19.40	20.33	21.40	20.43	2.00
	CV(%)	19	13	6	8	11	—
相关 系数	自交结实率	0.859	0.989 **	0.453	0.922 *	$r_{0.05} = 0.878$	
	Self-seed rate					$r_{0.01} = 0.959$	
Related coeffi- cient	不育度	-0.869	-0.994 **	-0.499	-0.891 *	$r_{0.01} = 0.959$	
	Sterile degree						

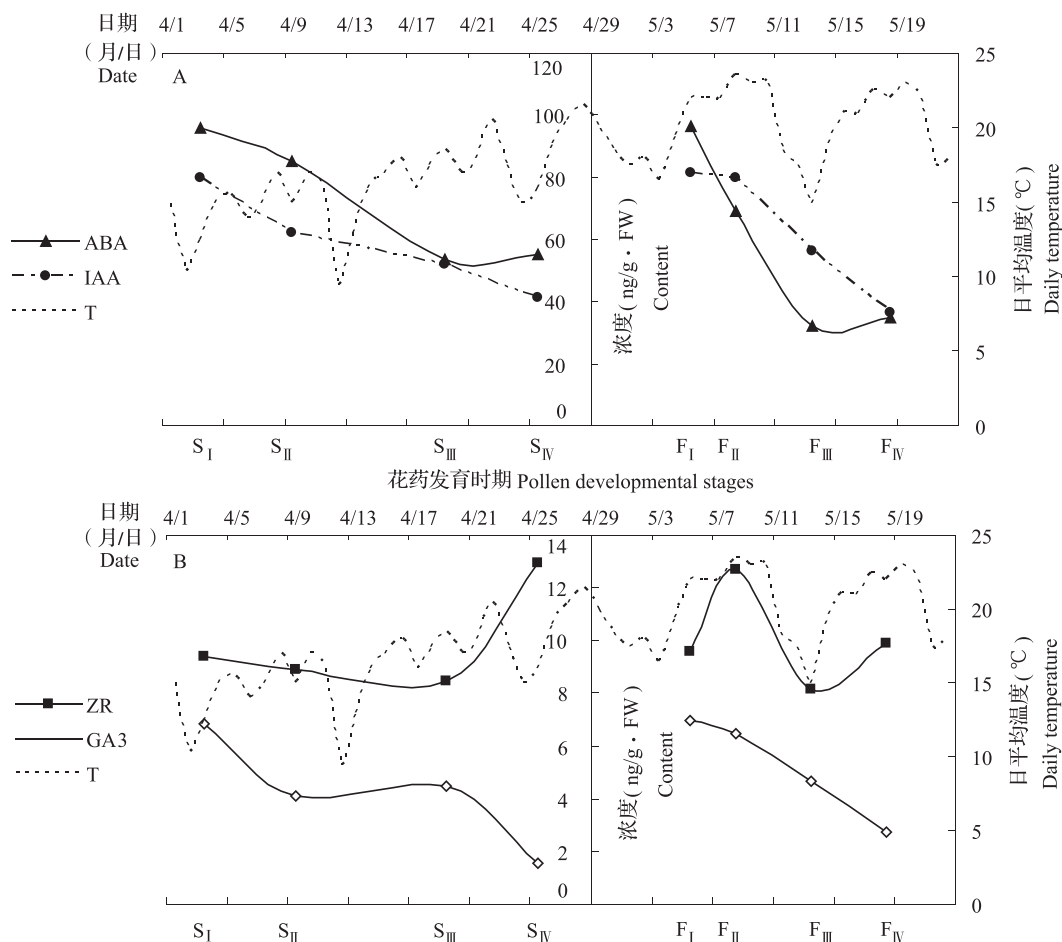
\* 表示相关显著性达 0.05 水平, \*\* 表示相关显著性达 0.01 水平  
\* refer to significant correlation at the 0.05 level, \*\* refer to significant correlation at the 0.01 level

相关分析(表 2)显示,四分体期均温与自交结实率、不育度的相关系数较大,接近但并未达到显著水平,加之四分体期温度变异系数最大,说明此阶段的温度对 BNS 育性存在一定影响,但育性对温度反应并不十分敏感;单核期的相关系数分别为  $r = 0.989$ 、 $-0.994$  ( $r_{0.05} = 0.878 < |r| < r_{0.01} = 0.959$ ),为极显著相关;三核期也达到显著相关的水平( $r = 0.922$ 、 $-0.891$ );二核期的相关系数最小,均温与不育特性的相关性较弱。说明单核期 BNS 的育性转换最为敏感,其次是三核期,这两个花粉发育阶段均温变化对 BNS 育性有显著影响。结合表 1、表 2,BNS 育性转换的上限温度即单核期花粉发育均温  $> 15.35$  ℃、三核期均温  $> 18.64$  ℃ 时,随敏感期均温的升高自交结实率增加、不育度降低,BNS 育性由全不育转换为半不育直至全可育。

## 2.3 BNS 幼穗内源激素含量的动态变化

**2.3.1 脱落酸 (ABA)、吲哚乙酸 (IAA) 含量** 由图 1-A 可看出,在幼穗发育过程中,不育幼穗和可育幼穗的 ABA 含量呈现相同的变化规律,四分体期 - 二核期明显下降,二核期 - 三核期略微上升。同一花粉发育阶段的不育幼穗中 ABA 含量始终高于可育幼穗,不育幼穗和可育幼穗从单核期 - 二核期的 ABA 含量分别下降了 37.3% 和 53.8%。不育幼穗单核和三核期敏感期 ABA 含量分别比可育幼穗高 23.4% 和 59.7%。二核期 ABA 含量差异最大,不育幼穗比可育幼穗高 67.5%。不育幼穗和可育幼穗 IAA 含量变化均呈下降趋势,但不育幼穗中 IAA 含量持续缓慢下降;而可育幼穗中 IAA 含量从四分体期 - 单核期变化平缓,随后大幅下降。在育性敏感的单核期,不育幼穗的 IAA 含量比可育幼穗低 21.9%,其他时期差异较小。

**2.3.2 玉米素核苷 (ZR)、赤霉素 ( $GA_3$ ) 含量** 由图 1-B 可知,在幼穗发育过程中,不育幼穗中 ZR 含量整体呈上升趋势,从四分体 - 二核期小幅下降,二核期 - 三核期快速上升 52.9%。可育幼穗中 ZR 含量从四分体 - 单核期上升 57%,达到最高的 12.7 ng/g,随后二核期下降,三核期又上升。在 BNS 育性敏感期 ZR 含量表现出较大差异,单核期不育幼穗中 ZR 含量比同阶段可育幼穗低 30.2%,而在三核期则高出 31.4%。另一方面,不育幼穗中  $GA_3$  含量呈下降 - 上升 - 下降的趋势,四分体 - 单核期、二核期 - 三核期分别下降 40.0%、65.4%;可育幼穗中  $GA_3$  含量呈现持续下降趋势,从四分体期 - 单核期略有下降,单核期 - 三核期大幅下降 57.3%。同一花粉发育阶段,不育幼穗  $GA_3$  含量始终低于可育幼穗。在 BNS 单核敏感期不育幼穗的  $GA_3$  含量比同阶段可育幼穗的  $GA_3$  含量低 33.6%,三核期则低 44.0%。



S: BNS 不育幼穗; F: BNS 可育幼穗; I: 四分体期; II: 单核期; III: 二核期; IV: 三核期, 下同

S: Male-sterile, F: Male-fertile, I: Tetrad stage, II: Uninucleate stage, III: Binucleate stage, IV: Trinucleate stage, the same as below

图 1 BNS 不育幼穗与可育幼穗中激素含量的动态变化

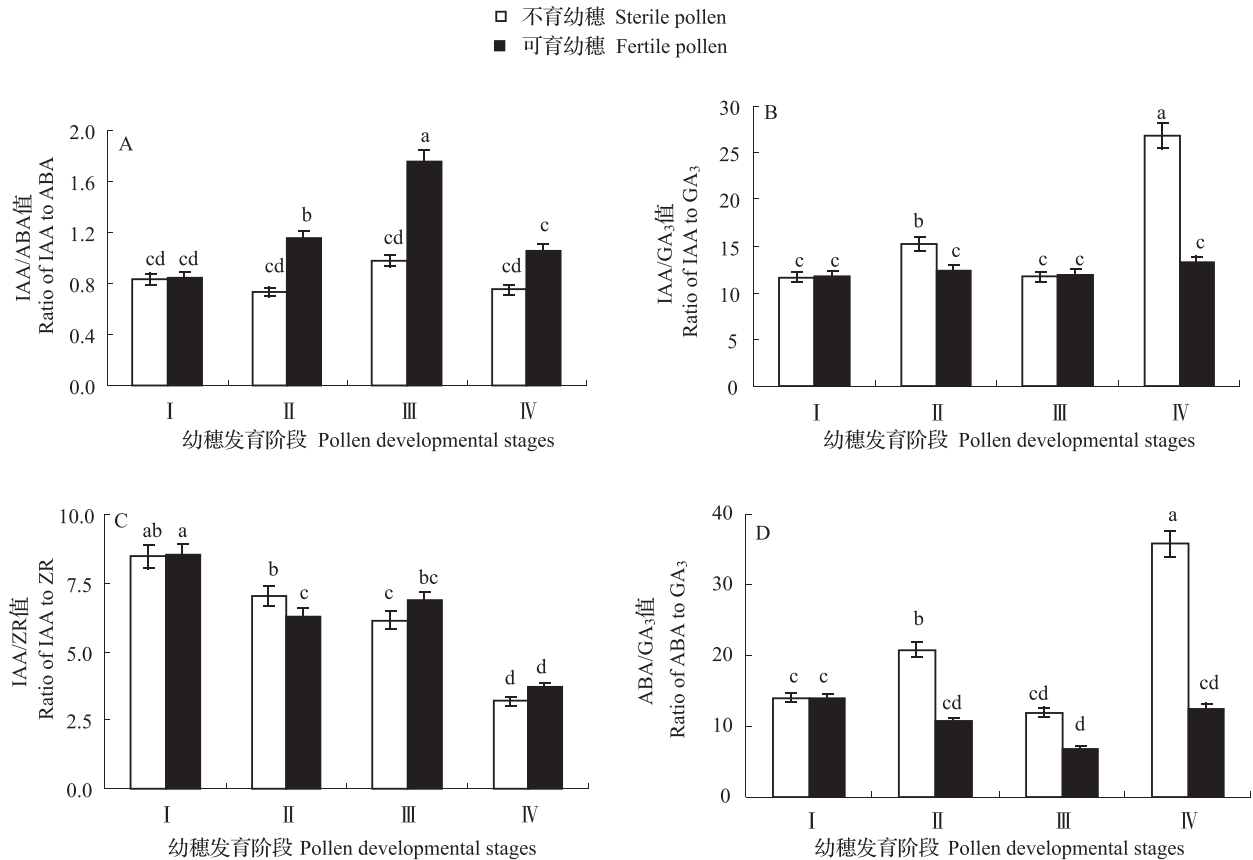
Fig. 1 Changes of hormone content in ear of male-sterile plants and male-fertile plants of BNS



## 2.4 BNS 激素之间的平衡关系

由图 2-A 可知,可育幼穗的 IAA/ABA 值呈倒 V 型变化,在二核期达到最大值。不育幼穗的 IAA/ABA 值波动较小,各时期无显著差异,在单核期、二核期、三核期显著低于相同发育阶段的可育幼穗,仅

为可育幼穗的 63.2%、55.0% 和 70.8%。在图 2-B 中,不育幼穗的 IAA/GA<sub>3</sub> 值在单核和三核育性敏感期显著高于同阶段可育幼穗,达到可育幼穗的 1.23 倍和 2.02 倍,IAA、GA<sub>3</sub> 代谢异常,IAA/GA<sub>3</sub> 平衡被打破。



不同字母表示不育和可育条件下不同时期间的差异显著性 ( $P < 0.05$ )

Different letters indicate significant difference of expression level ( $P < 0.05$ ) at different stages

图 2 BNS 不育幼穗与可育幼穗中各激素比值的变化

Fig. 2 Changes of hormone ratios in ears of male-sterile plants and male-fertile plants of BNS

IAA/ZR 值(图 2-C)在不育幼穗、可育幼穗整体均持续降低,同一花粉发育阶段的不育和可育幼穗的 IAA/ZR 值差异很小。在图 2-D 中,不育幼穗的 ABA/GA<sub>3</sub> 值在单核期和三核期也显著高于相应的可育幼穗;不育幼穗的 ABA/GA<sub>3</sub> 值在单核敏感期是可育幼穗的 1.95 倍,三核敏感期则为 2.86 倍,ABA 和 GA<sub>3</sub> 表现出严重的比例失调。

## 3 讨论

目前有关 BNS 的研究主要集中于育性转换、细胞学和育性遗传机理等方面。宁江权等<sup>[9]</sup>研究认为 BNS 在陕西关中地区 10 月 17 日之前播种的呈全不育至高不育,11 月 18 日以后播种的育性得到

恢复。李罗江等<sup>[10]</sup>研究发现 BNS 具有低温不育、高温可育的特性,可应用于山东泰安秋播制种和春播繁殖种子。本试验中 BNS 在陕西杨凌正常秋播时接近全不育水平,晚播育性开始恢复,早春播完全可育。与上述研究结果相符,可充分利用此特性,实现 BNS 杂交小麦制种、繁种同步。

在转换临界温度和敏感期方面研究显示,BS20 育性转换的敏感期为药隔期到单核期,转换临界温度为 10 ~ 12 °C<sup>[11]</sup>;A3314 的敏感时期是减数分裂至单核期,此期处于 >18.3 °C 温度条件下可由雄性不育转换为可育<sup>[12]</sup>;BNS 温度敏感期为小花原基分化期至雌雄蕊分化期,温度为 7.4 ~ 11.4 °C<sup>[13]</sup>;也有研究认为雌雄蕊分化期、药隔期为 BNS 的温度敏

感时期,育性转换临界温度为  $8.4 \sim 12.6\text{ }^{\circ}\text{C}$  [14]。本试验发现花粉形成的单核期也是 BNS 敏感期,育性转换临界上限温度约为  $15.35\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。试验田自然条件不同以及年份间的温光波动也可能导致 BNS 育性转换敏感期以及转换温度研究结果的部分差异。BNS 在二核中期抽穗,随后的高温天气能促进染败型花粉发育成可育花粉,促进花药发育和开裂 [15]。目前对花粉发育敏感的二核、三核期的临界温度研究甚少。本试验中还发现三核期也是 BNS 的育性转换的敏感时期,临界上限温度约为  $18.64\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,说明三核期的温度过高会降低 BNS 的不育度,导致制种效率下降。

BNS 小麦幼穗中的 IAA、ABA 处在较高浓度而 ZR 和  $\text{GA}_3$  浓度相对较低;在对温度响应最敏感的单核期 4 类激素含量均有明显变化,仅 ABA 含量高于可育幼穗,IAA、ZR 和  $\text{GA}_3$  都低于可育幼穗;ABA、ZR、 $\text{GA}_3$  在敏感的二核期通过浓度信号调控 BNS 不育特性。ABA 调节植物的生长发育进程,抑制植物由营养生长向生殖生长的转变 [16]。高含量的 ABA 可能导致通往小花的维管系统不能正常形成 [6]。本试验中 BNS 不育幼穗中 ABA 含量始终高于可育幼穗;育性敏感的单核、三核期响应外界温度产生高于可育幼穗的 ABA 浓度信号,较不敏感二核期 ABA 含量也明显高于可育幼穗,主要进行育性下游调控;小花发育所需营养不能有效地通过维管系统运输,造成物质和能量匮乏,生殖生长延缓 [5-6]。Y. J. Zhao 等 [17] 研究水稻农垦 58S 的结果显示 ABA 含量的剧减是水稻雄性败育的原因之一,说明在不同作物不育系类型中,各类内源激素在育性调控表达路径中的作用不尽相同。生长素信号转导具有分级简单,快速响应的特点。*YUCCAs*、*TAA1/TARs* 等基因合成 IAA,通过极性运输载体 *AUXs*、*PINs*,实现细胞质~内质网~细胞核的信号转导,启动生长素响应基因表达。这些过程对花的形态建成起关键作用,花药中 IAA 随着花粉的发育不断积累 [18]。内源 IAA 亏缺导致水和营养物质进入药室的通道受阻,小孢子发育不良,引起花粉败育 [18-19]。玉米 [5]、水稻 [4]、大白菜 [6] 等作物的研究均证实花药发育时期 IAA 亏缺与雄性不育有关。本试验中,BNS 育性敏感的单核期不育幼穗中的 IAA 在酶、光的作用下降解或以中间态形式储存,含量显著低于单核期的可育幼穗,与李英贤等 [2] 研究 CMS 小麦的结果一致。

ZR 是细胞分裂素 (CTK, cytokinin) 在植物体中

运输的重要形式,能促进植物生长发育。同时,高含量的 ZR 又会抑制或阻止抗氰呼吸途径或部分抑制细胞色素途径而降低花药的总呼吸强度 [20]。大白菜不育系 ZR 含量显著低于保持系 [6]。本试验中敏感期的 BNS 不育幼穗中 ZR 含量在单核期显著低于可育幼穗,而在三核期则高出 31.4%。单核期不育幼穗 ZR 减少合成、加速分解,造成了严重亏缺,花药呼吸强度下降,能量供应不足,单核期小孢子发育迟缓;三核期 ZR 含量迅速上升,花药细胞分裂和分化加快,由于前期发育不健全产生畸形分化的小孢子,败育进程难以改变。试验中 ZR 的变化趋势与温度波动特性吻合,随温度变化敏感的 ZR 可能会在 BNS 育性的温度响应中发挥作用。赤霉素信号通过活性 *GA*s 感知后,诱导生长抑制因子 DELLA 蛋白降解 [21]。较低的  $\text{GA}_3$  浓度信号使得作物体内不能产生足够的花药正常发育所需要的多种水解酶 [22]。本试验中 BNS 不育幼穗中  $\text{GA}_3$  含量始终低于可育幼穗,在育性敏感的单核、三核期感受到外界温度影响, $\text{GA}_3$  亏缺严重,DELLA 蛋白抑制了多种水解酶的合成,花粉细胞分化受阻,导致 BNS 花粉败育。

激素间存在复杂的生理效应,正常激素间维持的平衡状态被打破,最终可能导致育性改变。V. K. Sawhney 等 [3] 提出对雄性不育的控制很可能是在花和雄蕊的发育过程中通过改变内源激素的平衡来实现的。张艳玉等 [23] 发现在 BNS 叶片和幼穗中 IAA/ABA、IAA/ $\text{GA}_3$ 、ABA/ $\text{GA}_3$  均表现出不育和可育株间的显著差异。本试验中 BNS 不育幼穗与可育幼穗相比,在单核期的 IAA/ $\text{GA}_3$ 、ABA/ $\text{GA}_3$  值偏高、二核期 IAA/ABA 值较低、三核期的 IAA/ $\text{GA}_3$ 、ABA/ $\text{GA}_3$  较高、IAA/ABA 偏低。育性敏感的单核、三核期 IAA、ABA 和  $\text{GA}_3$  出现平衡严重紊乱,影响了花粉发育所需的物质和能量代谢调控,阻碍了花粉的正常发育。

目前,关于植物内源激素平衡与雄性不育关系的研究还相对较少,内源激素间可能通过协同、拮抗或者复合体的形式交互作用于花粉发育。普遍认为激素平衡关系失调是导致雄性不育的重要原因,但育性相关基因与激素响应之间的调控通路有待进一步明确。

#### 参考文献

- [1] Shukla A, Sawhney V K. Absciscic acid: one of the factors affecting male sterility in *Brassica napus* [J]. *Physiol Plant*, 1994, 91 (3): 522-528

- [2] 李英贤,张爱民,梁振兴. 小麦雄性不育的发生与花药组织内激素平衡的关系[J]. 农业生物技术学报,1998(1):71-75
- [3] Sawhney V K, Shukla A. Male sterility in flowering plants: Are plant growth substances involved? [J]. Am J Bot, 1994, 81(12):1640-1647
- [4] 田长恩,梁承邨,黄毓文,等. 水稻细胞质雄性不育系及其保持系幼穗发育过程中内源激素的变化[J]. 热带亚热带植物学报,1998,6(2):137-143
- [5] 周燕,蔺万煌,萧浪涛,等. 玉米光温敏无雄穗系植株多种植物激素含量的动态变化[J]. 玉米科学,2011,19(6):53-57,69
- [6] 冯忠梅,张凤兰,张德双,等. 大白菜新型胞质雄性不育系及其保持系花药不同发育时期内源激素动态变化的研究[J]. 华北农学报,2005,20(4):40-43
- [7] Zhang J K, Zong X F, Yu G D, et al. Relationship between phytohormones and male sterility in thermo-photo-sensitive genic male sterile (TGMS) wheat [J]. Euphytica, 2006, 150(1):241-248
- [8] 宋喜悦,胡银岗,马翎健,等. YS 型小麦温敏不育系 A3314 育性转换过程中叶片和幼穗酶活性的变化[J]. 麦类作物学报,2009,29(5):818-822
- [9] 宁江权,茹振刚,郑炜君,等. BNS 小麦雄性不育性表现及其恢复性的研究[J]. 麦类作物学报,2011,31(4):642-647
- [10] 李罗江,茹振刚,高庆荣,等. 小麦雄性不育系 BNS 及其杂种 F<sub>1</sub> 的育性分析[J]. 麦类作物学报,2009,29(4):583-587
- [11] Li Y F, Zhao C P, Zhang F T, et al. Fertility alteration in the photo-thermo-sensitive male sterile line BS20 of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Euphytica, 2006, 151(2):207-213
- [12] 何蓓如,董普辉,宋喜悦,等. 小麦温度敏感不育系 A3314 温敏特性研究[J]. 麦类作物学报,2003,23(1):1-6
- [13] 李罗江,茹振刚,高庆荣,等. BNS 小麦的雄性不育性及其温光特性[J]. 中国农业科学,2009,42(9):3019-3027
- [14] 王茂婷,高庆荣,孙正娟,等. BNS 小麦穗分化进程与其雄性不育性的表现[J]. 分子植物育种,2011,9(3):294-301
- [15] 苏晴,秦志英,程威,等. 小麦 BNS 雄性不育系小孢子发育形态结构的细胞学观察[J]. 河南科技学院学报:自然科学版,2011,39(6):5-9
- [16] Hirayama T, Shinozaki K. Perception and transduction of abscisic acid signals: keys to the function of the versatile plant hormone ABA [J]. Trends Plant Sci, 2007, 12(8):343-351
- [17] Zhao Y J, Tong Z, Chen H J, et al. Relationship between male fertility and endogenous phytohormones in photoperiod-sensitive genic male-sterile rice [J]. Acta Botanica Sinica (English), 1996, 38(12):936-941
- [18] 冯晓黎. 生长素对花药及植物维管发育作用的研究[D]. 上海:中国科学院研究生院(上海生命科学研究院),2005
- [19] Jacobson S E, Olszewski N E. Characterization of the arrest in anther development associated with gibberellins deficiency of the gib-1 mutant of tomato [J]. Plant Physiol, 1991, 97(5):401-414
- [20] 唐祈林,荣廷昭,胡长远. 不同核背景的玉米 CMS 系内源激素关系研究[J]. 四川农业大学学报,2002,20(3):209-211
- [21] Ueguchi T M, Ashikari M, Nakajima M, et al. Gibberellin insensitive DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin [J]. Nature, 2005, 437(7059):693-698
- [22] 王华忠,吴则东,韩英,等. 甜菜细胞质雄性不育与内源激素含量的关系[J]. 中国农业科学,2008,41(4):1134-1141
- [23] 张艳玉,张卫东,高庆荣,等. 温光敏雄性不育小麦 BNS 幼穗发育中的内源激素变化[J]. 西北植物学报,2013,33(6):1165-1170

## 欢迎订阅 2017 年《草地学报》

《草地学报》是中国科协主管、中国草学会主办、中国农业大学承办的学术刊物,是了解草地科学前沿科技、创新成果和草业发展的重要窗口。本刊为中文核心期刊、中国科技核心期刊、中国农业核心期刊、RCCSE 中国权威学术期刊,并被美国 CA 及 Thomson Reuters Master Journal List、英国 CABI 及 ZR、波兰 IC 等检索机构收录。同时为《中国科学引文数据库(CSCD)》、《中国学术期刊综合评价数据库(CAJCED)》、《中国学术期刊文摘》及其英文版源期刊,并被《中国核心期刊(遴选)数据库》、《万方数据-数字化期刊群》、《中国期刊全文数据库(CJFD)》、《中国生物学文摘》、《中国生物学文献数据库》、台湾《CEPS 中文电子期刊》收录,并荣获首届《CAJ-CD 规范》执行优秀期刊奖。

本刊主要刊登国内外草地科学研究及相关领域的新成果、新理论、新进展,以研究论文为主,兼发少量专稿、综述、简报和硕博论文精要,主要面向从事草地科学、草地生态、草地畜牧业和草坪业及相关领域的高校师生和科研院、所、站的科研人员。

双月刊,每期定价 25 元,全年 150 元,国内外公开发行(国内邮发代号:80-135;国外代号:Q1949),若错过邮订时间,可直接向本刊编辑部订购(中国草学会会员订阅可优惠 30%)。

地址:北京市海淀区圆明园西路 2 号中国农业大学动科大楼 152 室

邮编:100193

电话:010-62733894

E-mail:cdxb@cau.edu.cn

网址:http://www.cdxb.org