葉深甘藍系統之研究

Studies on Lines of "Yehsen" Cabbage

沈再發

by

Tzay-fa Sheen

摘 要

本試驗為觀察葉深甘藍自交不親和性系統之花粉在柱頭上發芽之情形,及調查葉深甘藍系統後代之自交稔性情形。自交不親和性葉深甘藍仍屬胞子體型自交不親和性,雖然花粉在柱頭上發芽,但是花粉管不能侵入柱頭內。葉深甘藍系統 1-2-2-2 之後代,達自交不親和性後,系統之稔性就固定不變,但系統 D-1-0-2,起初雖然為自交不親和性,但其第二及第三後代之自交稔實率,除 0%以外,尚含有各種稔實率之後代。此種由自交不親和性個體自交後有自交親和性個體之出現,係由花粉與柱頭之相距因子之顯隱性不一致的結果,如以 S_1S_2 為遺傳因子型時,在雌蕊的 S_1 為顯性、在花粉則以 S_2 為顯性,其自交 S_1 的柱頭,由於花粉 S_2 之授粉而可為自交親和性。

前言

本省在來種「葉深」甘藍栽培歷史悠久,具有早生、耐熱,球葉柔軟且甜之優良特性,其種子輸出東南亞頗多,近年來由於甘藍雜交一代種子出現後,此種固定品種之種子輸出就大為減少⁽²⁴⁾,但是其耐熱之特性,實為育種上極好材料,但有關其作育種之利用情形,及其遺傳及育種上之報告極為罕見,基於此本試驗以分離之葉深甘藍系統為材料,在育種過程中,一面將分離出之葉深甘藍自交不親和性(self-incompatibility)系統,觀察其花粉在柱頭上的發育情形,一面調查

^{*}本研究係國科會補助研究報告之一部份,稿成後承莊場長紓斧正,謹此一併致謝。

^{*}本文發表於中國園藝 1972. 18(4): 197-201.

分離三代後,第四、五、六年間之分離情形,作為今後研究其遺傳及育種等之參考。

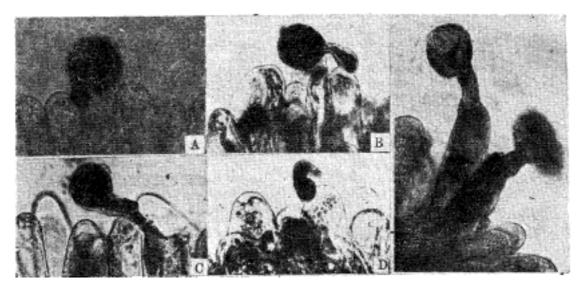
材料及方法

用分離三代之葉深甘藍系統 1-2-2-2 及 D-1-0-6 兩系統作研究材料,在分離過程中,一方面以確認為自交不親和性之葉深甘藍系統,選取發育中庸之抽苔花枝,花未開前先行除雄套袋,於花開後取同株另套袋之花粉行鄰花授粉,自授粉封間算起,在授粉 16,24,48,72 小時後,分別採取授粉的柱頭,以手切法做成切片,在顯微鏡下觀察此不親和性系統行自交時,花粉在柱頭上的發芽情形,並以具自交親和性之葉深甘藍,照上述方法,在授粉 16 小時做成切片,行對照觀察。另一方面將分離三年之 1-2-2-2 系統和 D-1-0-6 系統及其分離之後代,每年抽苔開花時,同樣選取發育中庸之花苔,在未開花前行套袋,於花開約 10 朵左右時,將開花部分與蕾期部分,以紅毛線繫結起來分為兩部分,同一時間內一次完成開花授粉(open pollination)及蕾期授粉(bud pollination),種子成熟採收後,分別計算每莢種子稔實數目。將此兩系統及其後代連續調查三年,然後計算此二系統後代之稔實率的變化情形。計算自交稔實率之方法,以行開花授粉時最高稔性之連續5莢種子數除行蕾期授粉最高稔性的連續5莢種子數,並以百分比表示之

試驗結果

自交不親和性系統行自交時,花粉在柱頭之發芽情形如圖一,在授粉後 16 小時花粉管已發芽,並明顯的可看到花粉管之前端,受柱頭乳狀突起細胞之阻礙,不能侵入柱頭內,花粉管僅僅是伸到柱頭之角質層(cuticle)時就受到抑制(圖一a)。授粉 24 小時後也發生同樣的情形,花粉管未能侵入柱頭內,此時花粉細胞明顯的可看到,從周圍開始有萎縮之現象發生(圖一b)。授粉 48 小時後,雖然看到有些花粉管伸到柱頭的乳頭細胞間,但是始終仍未能侵入柱頭組織內(圖一c)。在授粉 72 小時後其花粉細胞之萎縮現象更為顯著,幾乎乾固而縮小(圖一d)。反之觀察具自交親和性者,授粉 16 小時後很清楚的可觀察到花粉管早已通過柱頭之角質層,並進入 pectin cellulose 層內,如圖二所示,明顯的可看到花粉管已侵入於角質層與纖維層(cellulose)之間。

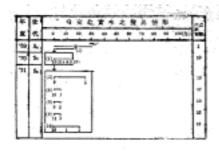
葉深甘藍系統自交之後代稔性情形,如圖三及四,系統 1-2-2-2,在民國 58 年自交稔實率為 16.7%,59 年其後代 10 個體之自交稔實率皆為 0%,60 年由其 蕾期授粉所得之種子,取 5 個系統,每一系統有 10 18 個體,其稔實率無論那



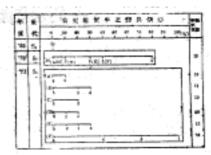
圖一、自交不親和性葉深甘藍花粉在柱頭上之發芽情形 Fig 1. The phenomena of germination of pollen on stigma of incompatible strain, 授粉後 16(A), 24(B), 48(C)及 72(D)小時 16(A), 24(B), 48(C) and 72(D) hrs. after pollination.

圖二、自交親和性葉深甘藍授 粉 16 小時後花粉之發芽情形 Fig. 2. The phenomeno of germination of pollen on stigma of selfcompatible strain.

一系統皆在 0 25%之間,在全部共有 67 個體中僅有 2 個體稔實率超過 10%,1 個體為 10%,4 個體為 5%,其餘皆為 0%,而此低稔性個體之種子,大都位於老花之部位為多。至於 D-1-0-6 系統,在民國 58 年時,其自交稔實率為 0%,在民國 59 年由其蕾期授粉所得之後代 19 個體中,其自交稔實率 10 個體為 0%,3 個體為 10%,4 個體為 30%,1 個體為 40%,2 個體為 80%,60 年時,再由不同稔實率的個體群中,取出(A)、(B)、(C)、(D)、(E)、(F)系統(其稔實率各為 0、0、0、10、30、40),每系統仍為 10 12 個體,同樣行自交授粉檢定之結果,其稔實率仍然各具有變化,都不表現出固定性。本來自交稔實率為 0%之(A)、(B)、(C)三系統,其後代稔實率雖大都仍為 0%,但亦含有稔實率 20 30%之後代,(A)、(B)二系統之後代自交稔實率為 0%者約佔一半,但(C)系統則佔五分之四,其他(D)、(E)、(F)自交稔實率不為 0%者,其後代仍有 0%及各種稔實率之後代出現。



圖三、葉深甘藍系統 1-2-2-2 之自交稔性情形 Fig. 3. The percentage of self-fertility of the progenies of Yehsen strain 1-2-2-2 after segregation.



圖四 葉深甘藍系統 D-1-0-6 之自交稔性情形 Fig. 4. The percentage of self-fertility of the progenies of Yehsen strain D-1-0-6 after segregation.

由本試驗結果,葉深甘藍自交不親和性系統行自交授粉時,花粉管之伸長受 柱頭之抑制;授粉 16 小時,花粉管之前端受柱頭乳頭突起細胞之阻礙,未能侵 入柱頭之角質層,授粉24小時,花粉細胞已開始有萎縮之現象,經過二天或三 天後, 其萎縮現象更為顯著, 此種現象是花粉管在柱頭上的發芽, 受柱頭角質層 之抑制而不能侵入柱頭內,即所謂胞子體型自交不親和性(sporophytic type self-incompatibility), 而非花粉管在花柱內伸長受抑制,所謂配偶子型自交不親 和性(gametophytic type self-incompatibility), 而非花粉管在花柱內伸長受抑制, 所謂配偶子型自交不親和性(gametophytic type self-incompatibility)(5), Linskens(1961)、Kroh(1966)以胞子體型自交不親和性行他花授粉時,發現花粉管 可將柱頭之一部份角質層溶解,而柱頭上之溼度因而提高,花粉之發芽管能正常 伸長,但行自交授粉時,花粉管不能通過柱頭之角質層,則柱頭之溼度條件不良, 結果花粉之發芽管也不能正常伸長(13,15)。在本試驗所檢查之花粉管之伸長情形, 一般自交不親和性者之伸長長度皆很短,其前端一接觸到柱頭,就受抑制而不伸 長,或形成花粉管之彎曲現象,但在授粉 48 小時後,發現花粉管伸長很長,並 纏在乳頭細胞間,但並不侵入柱頭內(圖一 c),此種現象或許就是柱頭之溼度 條件良好,雖可助長花粉管之伸長,但也受角質層之抑制,仍不能侵入其內部。 另一方面,在自交不親和性行自交 16 小時後,花粉管已通過角質層,並進入了 果膠層 (pectin), 此項關於花粉管之侵入於角質層與纖維層之事實, Christ (1959), Kroh(1964)早已得到實證了^(6,12)。

再就葉深甘藍自交稔實率之變化情形看 1-2-2-2 系統於民國 59 年為 16.7%,第二子代的 10 個體全為 0%,也就是說全部成為自交不親和性個體了,第三子代共有五系統計 67 個體,亦都是 0%或近於 0%,而此種低稔實率之種子,位在老花部位,也就是所謂偽稔現象(pseudogamy),可見此 1-2-2-2 系統,已達固定之階段。至於 D-1-0-6 系統,民國 59 年之自交稔實率就為 0%,但其第二子代及第三子代,雖然多數體之稔實率仍為 0%,但亦有部分個體含有高度之稔實率,自 0 100%皆有,變異範圍很廣,也就是說此雖為自交不親和性,其後代仍然有出現自交親和性之個體,表現出其未能固定。有關此問題之遺傳機構頗富追究必要。如遺傳因子為 gametophytic control 時,因花粉與雌蕊之相距因子一定是一致的,所以其自交後代不會有自交親和性個體出現的。而此 D-1-0-6 系統之後代,仍然有自交親和性個體出現,可見以 gametophytic control 來說明是不可能的。仍是 Bateman (1952, 1954, 1955),Brewbaker (1957)所指之 sporophytic control 才可說明之(1.2.3.5)。

如其為 sporophytic control 時,就有相距因子顯隱性之存在,而此顯隱性因

子是單存在於花粉上的^(8,9),或者於花粉與雌蕊兩者存在的^(1,2,3,7,16,17,19,20)。如單存在於花粉的話,因花粉與雌蕊之相距因子,一定是都相同的,所以後代也不會有出現自交親和性個體,因此可推斷此相距因子之優劣性為花粉與雌蕊兩者都存在的。

再進一層研究, 花粉與雌蕊之相距因子雖然都有顯隱性, 可是兩者之方向是否一致性或不一致, 如果是兩者一致性的話, 因花粉與雌蕊之相距因子之作用為同一方向, 所以後代也不會有自交親和性個體出現, 可見兩者之顯隱性關係並不一致, 例如 S_1S_2 為其遺傳因子型時, 在雌蕊的 S_1 為顯性, 而在花粉則 S_2 為顯性, 則其自交的柱頭, 由於花粉 S_2 的授粉, 而可成為自交親和性的。

本試驗葉深甘藍二系統,其中一系統達自交不親和性後,其後代就維持不變,不予論述外,另一系統由自交不親和性仍有分離出自交親和性個體之出現。此種遺傳機構,是否僅由上所述之在一因座(locus)上單純的相距因子就可圓滿說明?其他是否有如相距因子具調整作用之所謂變更因子之存在 $^{(2,14)}$?或有如 Kakizaki (1930),所謂甘藍除 S 系之複對立因子外,尚有 T_1T_2 之複對立親和性因子存在 $^{(10)}$?或者有村上(1965,1966 ab)所謂之在白菜上具有所謂 F-f 平衡因子,可對 S 因子發生拮抗作用之存在 $^{(21,22)}$ 或治田(1967)所謂 polygene 為主遺傳因子之遺傳背景(genetic background)來支配 $^{(23)}$?為明瞭此機構之有無,當為甘藍遺傳研究上極有價值之問題。本試驗所發之現象應可為未來進一步研究之基礎。

參考文獻

- 1.Bateman, A. J. (1952): Self-incompatibility systems in angiosperms I. Hered. 6:285-310.
- 2.Bateman, A. J. (1954): ibid. . ibd. 8:305-332.
- 3.Bateman, A. J. (1955): ibid. . ibid. 9:53-68.
- 4.Brewbaker, J. L. (1953): Oppositional allelism in diploid and autoteraploid *Trifolium hybridum* L Genet. 38:444-455.
- 5.Brewbaker, J. L. (1957): Pollen cytology and self-incompatibility system in plants. Jour. Hered. 48:271-277.
- 6.Christ, B.(1959): Entwicklungsgeschichtliche und physiologische Untersuchungen über die Selbststerilitat von Cardamine pratensis, Z. Bot. 47:88-112.
- 7. Crowe, L. K. (1954): Incompatibility in Cosmos bipinnatus Hered. 8:1-11.
- 8.Gerstel, D. U. and M. E. Riner. (1950): Self-incompatibility studies in Guayule. I. J. Hered. 41:49-55.

- 9. Hughes, M. B. and E. B. Babcock (1950): Self-incompatibility in *Crepis foetida* (L.) Subsp. *rhoeadifolia* (Bieb.) Schinz et Keller. Genet, 35:570-588.
- 10.Kakizaki, Y. (1930): Studies on the geneties and physiology of self-incompatibility and cross-incompatibility in the common cabbage. Jap. J. Bot. 5:133-208.
- 11.Konar, R. N. and H. F. Linskens (1966 a. b.): The morphology and anatony of the stigma of *Petumia hybrida*. Planta 71:356-371.
- 12.Kroh, M. (1964): An electron microscopic study of the behavior of Cruciferae pollen after pollination. Pollen physiol. Ferti. (North Holland publ . Co):221-224.
- 13.Kroh, M. (1966): Reaction of pollen after transfer form one stigma to another. Züchter 36:185-189.
- 14.Lewis, D. (1947): Competition and dominace of incompatibility alleles in diploid pollen, Hered. 1:85-108.
- 15.Linskens, H. F. (1961): Biochemie der Inkompatibilitat bei der Befruchtung der Blütenpflanzen. Ber. dtsch. Bot Ges. 74:329-332.
- 16.Sampson, D. R. (1957 a): The genetics of self-incompatibility in the radish. J. Hered, 48:26-29.
- 17. Sampson, D. R. (1957 b): The genetics of self-incompatibility and cross-incompatibility in *Brassica oleracea*. Genet. 42:253-263.
- 18.Sampson, D. R. (1962): Intergeneric pollen-stigma incompatibility in the Cruciferas. Canad. J. Genet. Cytol. 4:38-49.
- 19. Thompson, K. F. (1957): Self-incompatibility in marrow stem kale. *Brassica oleracea* var. *acephala*. T. J. Genet. 55:45-60.
- 20. Thompson K. F. and H. W. Howard (1959): ibid. . ibid. 56:325-340.
- 21.村上寬一(1965): 選擇受精生關金五育種學的研究 .白菜 3 自家吐尿交 雜不和合性 遺傳育種學雜誌 15(2):97-109。
- 22.村上寬一 (1966): 同上 4.離反因子左異生 參 五和合花粉 中和合能力 中差異 同上 16(1):15-20.。
- 23.治田辰夫 (1968): 蔬菜生未コエコ忽る斉田育種的利用 育種學最近田進步 9:73-86.
- 24.經濟部商品檢驗局編印(1968-1971):種子類出口檢驗暨檢疫檢驗統計要覽。

Summary

- 1. After years of breeding work on developping hot tolerable hybrid F1 varieties from var. Yehsen of cabbage, interests had been aroused to understand the mechanism of how the pollen behaved on the stigma of self-incompatible strains, and to find the genes effecting the self-compatible and self-incompatible phenomena by means of further segregating the two strains 1-2-2-2 and D-1-0-2, under more intensive survey during 1969 to 1971.
- 2.Under microscopic observation, the pollen on the stigma of the same plant of self-incompatible strain always failed to penetrate with its tube into the stigma after germinating, as shown in the figure. This result is coinside with the already known theory that the type of self-incompatibility is controlled by sporophytic reaction.
- 3.After three years of observation by means of counting the percentage of self-fertility, it showed that all the progenies of strain 1-2-2-2 were completely self-incompatible without any variation. It could be considered that the self-incompatibility of this strain is fixed.
- 4.The result of observation on strain D-1-0-2 was quite different from that of 1-2-2-2. Complete self-incompatibility happened in the first progeny only, but not in the second and the third. The percentage of self-fertility of the latter two, other than zero one varied in some different ranges. It leads to imagine that it is due to the fact that there may exist a dominant direction of multiple allels of oppositional factors inter-acting against each other. For instance, when gene S_1 is dominant in stigma of genotype S_1S_2 and S_2 is dominant in pollen, the stigma will accept the pollen when it is selfing. The final result becomes self-compatible. Of course, there may exist other factors effecting the compatibility. Advanced studies have to be done for a final interpretation of what happens.