

文章编号: 1003-8701(2001)03-0012-04

植物多倍体研究的新进展

邢少辰¹, 蔡玉红¹, 周开达²

(1. 邯郸农业高等专科学校农学系, 河北 永年 057150; 2. 四川农大水稻研究所, 四川 温江 611130)

摘要:植物的多倍体在植物的进化上有着十分重要的作用, 随着植物遗传资源发掘的日益深入, 对多倍体的研究也越来越重视。从不同的方面介绍了植物多倍体的来源、分布、进化、遗传行为和实际应用等方面的研究进展, 并简要介绍了作者在多倍体方面的研究情况。

关键词:植物多倍体; 来源; 分布; 进化; 遗传

中图分类号: Q 943

文献标识码: A

1 多倍体的来源与分布

多倍体从遗传成分上可以分成三大类: 即同源多倍体(如水稻的同源三倍体、同源四倍体等)、异源多倍体(如普通栽培小麦)和同源异源多倍体(如人工合成的八倍体小粒野生稻)。

多倍体的来源不外乎自然发生、人工合成和诱发突变等主要方式。自然发生的几率很低, 如水稻中发生同源三倍体的频率为三万分之一到五万分之一^[1]; 二倍体人工加倍成四倍体之后, 在四倍体中发现了生殖异常现象^[2]; γ 射线照射珍珠粟, X射线照射水稻也可以产生多倍体^[3]。

从分布上讲, 多倍体在植物界分布广泛, 但不均衡。蕨类植物和被子植物中多见, 而裸子植物则较少。在组成上, 同源多倍体则没有异源多倍体那样普遍, 不同种属之间的差别也较大, 如在杨柳科的柳属(*Salix*)多倍体多见, 而杨属(*Populus*)则少见。在温带被子植物中, 多年生草本的多倍体较多, 一年生草本较少, 木本植物的多倍体种也较少^[4]。在水稻中, 普通栽培稻和非洲栽培稻(*O. glaberrima*)均为二倍体($2n=24$), 多倍体主要在野生稻中存在, 如小粒野生稻(*O. minuta*)为四倍体($2n=48$)^[5]。

在地理分布上, 由于染色体组增加, 通常多倍体的抗性好于二倍体, 其分布的面积也大一些, 并且可以在极端不利的生态条件下生存, 所以在不利于二倍体生存的区域内往往会有多倍体的分布, 如在双盔草属的 *Biscutella laevigate* 和缬草属的 *Valeriana officinales* 的二倍体分布在低地和草原地区, 而其多倍体则在高山地区; 在澳大利亚的 *Themeda australis* 的二倍体生长在比较湿润的地区, 而其多倍体却向干旱地区扩展。但这种特征并不绝对, 如黄花茅属的一个种 *Anthoxantum odoratum alpinum*, 它的二倍体出现在高海拔地区, 而多倍体却生长

收稿日期: 2000-09-21

基金项目: 本研究得到国家自然科学基金和四川省科委生物技术项目的支持

作者简介: 邢少辰(1964-), 男, 邯郸农业高等专科学校副教授, 博士, 主要从事植物分子生物学研究。

在低海拔地区。

2 多倍体的进化

通常认为,多倍体在植物的物种形成和进化上具有极为重要的作用。资料表明,约70%的被子植物在其进化过程中发生了一次或多次多倍化事件^[6,7]。二倍体在冰川时期以前就已经存在,而多倍体后来才出现,这说明多倍体是由二倍体演化而来的。

在漫长的进化过程中,多倍体的遗传构成保证了它对不良环境的抵抗能力比二倍体大许多。用不同的射线照射荞麦(*Fagopyrum esculentum*)的二倍体和四倍体,发现四倍体的抗辐射能力要比二倍体强的多。另一方面,当环境条件变化要产生新的适应性时,多倍体又显得无能为力,如同源多倍体其分离比二倍体祖先小的多,这一特征有利于杂种优势的保持,但由于减数分裂时有大量多价体形成,造成染色体的分配不均衡,所产生的配子常常是不育的,这使它们常需和无融合生殖结合在一起,才能生存和扩展,因而它们的进化受到了一定的限制,所以在进化上又存在着另一个趋势,即去多倍化。有资料表明,禾本科在进化过程中有“染色体的基本数目缩减的总趋势”,并发现一些科如十字花科(*Cruciferae*)、蓼科(*Polygonaceae*)等有这种趋势^[8]。

异源多倍体在进化上比同源多倍体优越,因为异源多倍体至少包含两个不同种的全套基因组,因此,异源多倍体比同源多倍体通常具有更强的适应能力。在小麦中,已经获得了全套21种不同的缺体植株,说明小麦的重复基因使它可以忍受整条染色体的缺失而可以存活下来。陆地棉(*Gossypium hirsutum*)的重复基因很少,所以任何缺体都是致死的。可见重复基因不但是产生新基因的原料,而且对发生的不利突变起重要的缓冲作用^[4]。

3 多倍体的遗传

3.1 染色体的行为

多倍体由于减数分裂的不规则性,势必造成染色体配对的紊乱,产生大量的非整倍配子,导致本身的高度不育。如水稻同源四倍体理论上应有12个四价体,但实际的观察结果是7~9个四价体。在药用野生稻(*O. officinalis*)的四倍体中,观察了85个减数分裂细胞,有75%的细胞形成24个二价体,只有一个四价体,可见染色体联会是由基因控制的^[1]。

菊科的还阳参(*Crepis capillaris*, $2n=6$)是核型分析的好材料。通过对它的同源三倍体和三体研究发现,在前期I,三价体出现的频率很高,而且染色体大小会稍微影响频率的高低,没有三价体消失的证据;在中期I,三价体的频率要低得多,且明显受染色体大小的影响。与此同时,前期I在显微镜下直接观察到了高频率的配对开关(Pairing partner switches, PPSs)。这些现象支持这样的假说,即在三倍体和三体中,配对的发生基于染色体上有大量均匀分布的自发配对位点,每一个位点都有机会产生一个PPS。这个机会是相同的,但是频率比较低^[9]。

产生不减数 $2n$ 配子也是多倍体的一个特征^[10-12],而不减数配子在进化中占据重要的地位^[13]。

3.2 多倍体的遗传效应

3.2.1 生物学性状的变化

细胞的体积增大,如气孔的保卫细胞和花粉粒通常比原来的 $2n$ 要大,有时会造成某些器官的巨型化,一般表现在花瓣、果实和种子等上面。但巨型化却很少导致整个植株的巨型

化,有些甚至会相反,这是因为植株的体积不仅取决于细胞的体积,而且还取决于生长期间所产生的细胞数目。通常同源多倍体的生长速率比 $2n$ 低,因而大大限制了生长过程中细胞数目的增加。

傅亚萍等^[14]以花培获得的粳稻 02428 单倍体、二倍体和四倍体植株为材料,测定了染色体的倍性与若干性状的关系。结果表明:气孔大小、比叶重随染色体倍性的增加而递增,而单位面积的气孔数则呈递减的趋势,叶绿素含量与染色体倍性无明显的相关性,剑叶净光合速率也随染色体倍性的增加而增加。

同源四倍体水稻,在染色体加倍后常常造成如分蘖力下降、小穗数减少、子粒变大、结实率下降、芒的特性加强和子粒的蛋白质含量增加等变化。

3.2.2 育性的变化

多倍化常常导致育性的降低,但降低的程度却因不同的基因型差异而差别很大,如同源多倍体玉米的育性一般下降 85%~95%,同源四倍体草棉(*Gossypium herbaceum*)则几乎不育。奇倍数的同源多倍体育性更低,如三倍体一般是完全不育的。不育的原因是多方面的,主要是由于减数分裂时形成多价体导致染色体的行为不正常而形成不育的配子。鲍文奎等认为,四倍体结实下降是由于养料转移和供应不正常的生理因素以及同质结合的原因;Masima 等则认为,15%~20%是配子不育造成的,15%由环境造成的,50%由合子不育造成;Bouhamont 估计 15%的细胞后期 I 不规则分离^[15]。看来同源多倍体的这种不育性除了环境外主要是受基因控制的。

自交不亲合植株的自交不亲合程度也常因为多倍化而加强。研究发现,在二倍体水平上自交不亲合的同源多倍体仍然是自交不亲合的。有些植物的二倍体自交不亲合程度很低,但在多倍体中程度可能会增加,甚至完全不亲合。但也有例外,如风信子(*Hyacinthus orientalis*)和郁金香(*Tulipa gesneriana*)的二倍体是不亲合的,但它们的四倍体却都是自交亲合的。

同源四倍体的有性生殖过程对环境条件十分敏感,如水稻川农 422 的同源四倍体在成都春天的室温条件下,花粉粒大,不育花粉少,结实率可达 76.68%,千粒重可达 50 g,子粒没有腹白,品质上等;但如果在自然条件下,则花粉粒变小,不育花粉增加到 1/3 以上,结实率下降到 57.75%,而千粒重只有 34.2 g,米粒的腹白则上升到 3/4,品质降为下等,原因不明,但上述情况暗示着四倍体在某些特殊的地区可能会有所发展^[16]。

4 多倍体的应用

4.1 用于遗传研究

利用同源三倍体自交或与二倍体杂交,在后代中筛选成套的三体系列。用此法 Iwata 在日本晴、Khush 在 IR 36、张延璧在广陆矮 4 号等品种中建成了成套的初级三体,程祝宽等^[17]也在中粳 3037 后代中选出了成套的初级三体。

利用水稻同源四倍体花培创造初级三体也是一个新的途径^[18]。此外还可以用于胚胎学的研究^[19,20]和染色体配对机理的研究^[9,21]。

4.2 用于生产实践

成熟的例子应该算是三倍体西瓜(*Citrulus vulgaris*)和甜菜(*Beta vulgaris*)的应用。另外,有研究者利用同源四倍体高粱(*Sorghum vulgare*)和同源四倍体水稻已经实现了四倍体水平上的三系配套,并经过不断的改良,使得多倍体的表现在许多方面更加接近于生产实

际^[22,23]。

多倍体的生殖异常现象引起了人们的重视,这主要是基于多倍体和无融合生殖之间的紧密联系。在水稻的多倍体研究中,有研究证明多倍体的有性生殖异常如胚囊发育不良等现象给无融合生殖基因的表达创造了条件^[24],认为在多倍体中,尤其是在四倍体中筛选无融合生殖现象比在二倍体中更有利一些,因为二倍体的有性生殖是正常的,不利于无融合生殖现象的发生。

5 研究进展

四川农业大学水稻研究所在多倍体方面的研究已有多多年,当初的设想是在水稻的双胚苗现象中发掘无融合生殖材料,因为双胚苗的表现是在一粒种子上长出二个或者二个以上的幼苗,如果其中一个是由正常的胚发育而来的话,另外一个或二个幼苗的发生就是非正常的。通过多年的努力,寻找无融合生殖材料的愿望终于如愿以偿,得到了具有无融合生殖特性的材料 SAR-1,并通过了鉴定^[25]。在这个过程中,我们在双胚苗的基础群体中发现了一批表现特异的多倍体材料,经细胞学鉴定为同源三倍体和同源四倍体。自 1994 年就发现这些同源三倍体和同源四倍体水稻与普通二倍体杂交后代有早代稳定的二倍体现象,之后又多次得以重复。近年来,加大了研究的力度,不但从田间证明了群体的早代稳定,而且在分子水平上亦得到了有力的证据^[26,27]。进一步的研究发现,从这些多倍体不但可以得到早代稳定的群体,而且具有一定的优势存在,和二倍体的籼稻与粳稻的杂交均可以发生这种现象。虽然这个现象和无融合生殖没有必然的联系,但却和它有相同的功能,即可以保持后代不再发生分离。这个现象的发现,突破了杂交后代一定发生分离的传统观念,必将会对水稻的理论研究和生产实践产生重大影响。

参考文献:

- [1] 胡兆华· 稻米细胞遗传与育种[M]. 杭州:浙江科学技术出版社,1993.
- [2] 陈才良,等· 南京 11 四倍体水稻无融合生殖现象初报[J]. 华中农业大学学报,1997,16(5):323—325.
- [3] 吴先军· 同源三倍体水稻 SAR-3 及其杂交后代的研究[D]. 博士学位论文· 成都:四川农业大学水稻研究所,1998.
- [4] 罗 鹏,袁妙葆,王晓惠· 植物细胞遗传学[M]. 北京:高等教育出版社,1991.
- [5] 熊振民,蔡洪发· 中国水稻[M]. 北京:中国农业科技出版社,1992.
- [6] Masterson J· Stomatal size in fossil plants:evidence of polyploidy in majority of angiosperms[J]. Science, 1994, 264: 421—424.
- [7] Jiang C X, Wright R J, El-Zik K M, et al· Polyploid formation created unique avenues for response to selection in *Gossypium* (Cotton) [J]. Proc. Natl. Acad. Sci., 1998, 95: 4419—4424.
- [8] [苏]CC 霍赫洛夫· 单倍体与育种[M]. 北京:农业出版社,1985.
- [9] Vincent J E and Jones G H· Meiosis in autopolyploid *Crepis capollaris*[J]. Chromosoma, 1993, 102: 195—206.
- [10] Jongedijk E, Ramanna M S, Sawor Z, et al· Formation of first division restitution (FDR)²ⁿ-megaspores through pseudohomotypic division in ds-1(desynapsis)mutants of diploid potato; Routine production of tetraploid progeny from $2x$ FDR \times $2x$ FDR crosses[J]. Theor Appl Genet, 1991, 82: 645—656.
- [11] Ortiz R, Bruederle L P, Laverty T, et al· The origin of polyploids via $2n$ gamete production in *Vaccinium* section *Cyanococcus* [J]. Euphytica, 1992, 61: 241—246.
- [12] Qu L p and Vorsa N· Desynapsis and spindle abnormalities leading to $2n$ pollen formation in *Vaccinium darrowi* [J]. Genome, 1999, 42: 35—42.
- [13] 廖祥儒,朱新产· 未减数配子和多倍体演化[J]. 生物学通报,1996,31(12):13—14.
- [14] 傅亚萍,颜红岚,李玲方,等· 不同染色体倍性水稻植株光合特性的研究[J]. 中国水稻科学,1999,13(3):157—160.

- [8] Bhatt G M·Comparison of Various method of selecting parents for hybridization in common wheat[J]·Austrialian Journal of Agricultural Research, 1973, 24, 257—264.
- [9] Rao A V·Genetic divergence among some brown planthopper resistance rice[J]·Indian Journal of Genetics, 1981, 41(2); 179—185.
- [10] Joshi M G·Singh B· Genetic divergence in india mustard sodic soil conditions[J]·Indian Journal of Genetics, 1979, 30(2); 188.

Study on Relationship between Genetic Divergence and Heterosis in Sweet Corn

WANG Yi-qun, et al.

(College of Biological Engineerring, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China)

Abstract: An experiment was conducted in 1994 to 1995 in order to study the relationship between genetic divergence and heterosis in sweet corn. Results showed that the relationship between genetic divergence and yield heterosis in sweet corn could be described as $H_c = a + bD + cD^2$. The yield heterosis of F_1 hybrids could be predicted from the genetic divergency of their parental lines according to this model, but no definite relationship between parental genetic divergence and the heterosis of sugar content of F_1 hybrids could be found. There was no much sense in clustering parental lines for prediction of heterosis.

Key words: Sweet corn; Genetic divergence; Heterosis; Clustering analysis

(上接第 15 页)

- [15] 宋文昌, 张玉华·水稻四倍化及其对农艺性状和营养成分的影响[J]·作物学报, 1992, 18(2); 137—144.
- [16] 中国农科院·中国稻作学[M]·北京: 农业出版社, 1986.
- [17] 程祝宽, 等·一套新的籼稻初级三体的选育和细胞学鉴定[J]·遗传学报, 1996, 23(5); 363—371.
- [18] 秦瑞珍, 刘宗贤·同源四倍体水稻花培创造水稻初级三体新途径的研究[C]·中国遗传学会第五次代表大会暨学术讨论会论文摘要汇编, 北京: 农业出版社, 1995. 26.
- [19] 常金华, 罗耀武·高粱同源四倍体与二倍体胚胎发育的比较 II·胚及胚乳发育的比较[J]·河北农业大学学报, 1997, 20(4); 6—10.
- [20] 胡金良, 等·二倍体和四倍体小白菜的胚胎学研究[J]·南京农业大学学报, 1996, 19(4); 15—19.
- [21] White J, Jenkis G, Parker J S·Elimination of multivalents during meiotic prophase in *Scilla autumnalis*·I. Diploid and triploid [J]·Genome, 1988, 30; 930—939.
- [22] 蒋观敏, 张继益, 高增杰, 等·同源四倍体高粱三系法杂交种的异常研究[C]·中国遗传学会第五次代表大会暨学术讨论会论文摘要汇编, 北京: 农业出版社, 1995. 40.
- [23] 常金华, 罗耀武, 王宝义, 同源四倍体高粱育性的改良及利用研究[J]·华北农学报, 1999, 14(增刊); 24—27.
- [24] 黄群策, 孙敬三, 白素兰·同源四倍体水稻的生殖特性研究[J]·中国农业科学, 1999, 32(2); 14—17.
- [25] 周开达·水稻无融合生殖研究[M]·成都: 四川科学技术出版社, 1991.
- [26] Xing S C, Zhou K D, Zhu L H, et al·A potential method to fix the heterosis of rice (*Oryza sativa* L.) with polyploid[J]·CRRN, 1999, 17(3); 4.
- [27] 吴先军, 汪旭东, 周开达, 等·从农艺性状和分子标记鉴定一个水稻三倍体×二倍体 F_2 群体的遗传稳定性[J]·植物学报, 1999, 41(10); 1067—1071.