

文章编号: 1003-8701(2000)04-0018-04

植物远缘杂交的研究

邢少辰¹, 周开达², 蔡玉红¹

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

摘要: 远缘杂交是创造新物种的有效手段, 但由于亲缘关系的原因其利用受到一定的限制。从远缘杂交的不亲和性表现、产生的机制、解决的办法及其远缘杂交在不同方面的应用等总结了最新的进展。

关键词: 远缘杂交; 进展; 不亲和性

中图分类号: S 334.3

文献标识码: A

远缘杂交的目的是为了获得那些在普通栽培种中不存在但在其远缘物种中仍具有的优良性状。长期以来, 人们进行了大量的远缘杂交工作, 积累了丰富的资料。小麦 (*Triticum carthlicum*) 和冰草 (*Agropyron cristatum*) 的属间杂交, 在前苏联不但得到了杂种后代, 而且应用于生产。中国利用远缘杂交合成了小黑麦新物种并具有黑麦某些优良的性状, 这些都说明远缘杂交在理论研究和生产实践上的重大意义。

1 远缘杂交的不亲和性

1.1 不亲和性的表现

由于物种在长期的进化中形成了生殖隔离, 表现为: ①受精前的不亲和。如花粉落到柱头上之后由于形态或生理或遗传的原因不能萌发, 或者即使萌发也不能到达子房, 中途生长受阻, 致使受精不能完成。②受精过程中的不亲和性。可以表现在任务部位和任何时间, 这可能与某些化学物质有关。③受精后的不亲和性。一些杂交虽然勉强进行, 但杂种后代会出现许多缺陷, 如杂种不活、杂种不育和杂种衰败。

张艳丽等^[1]对小麦和珍珠粟 (*Pennisetum americanum*) 远缘杂交受精和胚胎学进行了研究, 结果是珍珠粟的花粉能在小麦的柱头上萌发, 而且有多个花粉管进入花柱和胚囊, 有部分子房受精, 但后代的胚和胚乳极不稳定, 最终导致杂种胚停止发育或夭亡。

1.2 不亲和产生的机制

关于不亲和性的机制有几个假说: ①由一系列的复等位基因(S)控制, 至少是S基因不同的等位基因控制; ②S基因和其他基因互动, 共同控制; ③由S基因之外的独立基因所控制。在普通小麦和黑麦的杂交中, 其亲和性由K_r基因控制, 同时它还是影响小麦和其它近缘种属不能杂交的主要障碍, 即显性的K_r基因阻止配对, 而隐性的kr(包括kr¹, kr², kr³)基

收稿日期: 2000-01-11

基金项目: 本研究得到国家“九五”科技攻关和四川省教委的资助

作者简介: 邢少辰(1964-), 男, 邯郸农业高等专科学校农学系副教授, 博士, 主要从事作物分子生物学研究。

因则促进配对。最近在地方品种 J-11 中又发现了一个新的可杂交性基因,并将其定位在 1A 染色体上,命名为 $Kr4^{[2]}$ 。傅体华^[3]研究一年生簇毛麦 (*Dasyprum villosum*) 和普通小麦的可杂交性时发现,它们也受 Kr 系统的控制,不同的是,不管是显性 Kr 还是隐性 kr 基因,均表现为抑制杂交,但作用的方式不同,即显性 kr 基因增强抑制作用,而隐性 kr 基因减弱抑制,并表现为剂量效应, $kr1$ 的效应最强, $kr3$ 最弱。④由杂种发育的环境控制。胚乳的退化是远缘杂交中经常碰到的问题,受精过程完成,形成了胚,而且在早期可以保留下来,但能否进一步发育就取决于胚乳发育的状况。有一种观点认为,胚乳的正常发育可能决定于它的倍数性,例如在 $2N \times 2N$ 、 $2N \times 4N$ 、 $4N \times 2N$ 和 $4N \times 4N$ 的杂交中,相应的胚乳倍性是 $3N$ 、 $4N$ 、 $5N$ 和 $6N$,当胚乳的倍性是 $3N$ 和 $6N$ 时,通常情况下种子的发育会正常进行,而为 $4N$ 和 $5N$ 时,则种子发育不正常,一般灌浆不充分,常无发芽能力,这是禾谷类作物的特点。在其它物种里,胚乳的倍数不同,种子的饱满度和发芽能力可能会有变化^[4]。

1.3 不亲和性的解决办法

对于受精前的杂交不亲和解决的办法有:①进行适时重复授粉,增加机会。②蒙导授粉,即将不易杂交的目的花粉和易杂交的花粉混合,一起授粉。③去除柱头或花柱,直接给子房授粉,绕过障碍。④利用正交和反交。⑤采用桥梁亲本。⑥利用生长调节物质,促进生长。⑦改变杂交亲本的倍性,一般是用物理或化学的方法进行加倍。⑧试管授精技术,即结合组织培养将柱头在无菌条件下授粉。⑨利用原生质体培养。⑩采用转基因方法,如基因枪等越过生殖障碍。

对于已经进行了受精的杂种,要使其形成正常 F_1 植株,可选用以下方法:①胚挽救技术,在授精后几天内进行离体培养。②切除多余的受精子房,以保证充足的养分供应,成功的机会可能大一点。③冷处理可以提高胚挽救的频率^[5]。④如胚发育较慢,可利用激素促进生长,届时再实施胚挽救。⑤采用幼穗培养,这是对 F_1 正常,但 F_2 可能因衰败而不能产生后代的情况而言^[6]。⑥嫁接法,曾在甜菜和豆科的草木樨属 (*Melilotus*) 成功过,但使用的范围太窄。

2 远缘杂交的应用

2.1 转移外源基因

利用野生种的优良性状是我们进行远缘杂交的最重要目标,其它的相关研究都是围绕这个目的进行的^[6~9]。

在十字花科芸苔属 (*Brassica*) 中通过 *Brassica napus* \times *Brassica oleracea* 种间杂种将抗除草剂基因转到了 *Brassica oleracea* 中,将白芥 (*Sinapis alba*) 的抗黑斑病转到了甘蓝型油菜中 (*Brassica napus*)^[10]。

2.2 进行细胞学和胚胎学研究

不同种属间的染色体在数量和成分上差别很大,将二者置于一个环境中,肯定会发生许多令人感兴趣的现象。卢宝荣等^[11]对披碱草 (*Elymus tsukushiensis* Honda, $2n = 6x = 42$, SSH-HYY) 和球茎大麦 (*Hordeum bulbosum*, $2n = 4x = 48$, IIII) 的属间杂种体细胞有丝分裂和花粉母细胞 (PMC) 减数分裂进行分析。发现虽然杂种根尖细胞染色体数目稳定 ($2n = 5x = 35$), 但 PMC 的配对数很低; 还发现当染色体消失后, 配对数则明显增加, 所以认为这种现象和丢失的染色体有关, 而且上面携带着“抑制染色体配对”的因子, 但不清楚这个因子是在披碱草上还是在球茎大麦上。

卢长明^[10]利用栽培的芥菜型油菜品种 *Brassica juncea* 和一个具有很强耐旱、耐贫瘠能力的野生草本植物 *Brassica barrelieri* 进行杂交,采取胚挽救技术获得 F₁ 杂种,对 F₁ 的减数分裂进行研究,认为二者的同源性差,第一次减数分裂中期形成明显的“染色体隔沟”,由此对 *Brassica barrelieri* 的分类地位提出了异议。

此外还可以研究受精过程、杂种胚胎的早期发育、胚乳中淀粉的积累及其对杂种发育的影响等一系列问题^[12,13]。

2.3 产生单倍体

目前在大麦上产生单倍体的方法有 4 个:染色体消除法(球茎大麦法)、花药培养法、孤雌生殖法、单倍体起始基因法^[14]。但后 3 种方法均没有球茎大麦法效果好。之后,发现中国春小麦和球茎大麦杂交也可以产生部分小麦的单倍体,可是由于 Kr 基因的抑制作用,其应用受到限制,人们就把目光转向其它的远缘杂交上。现在,小麦和玉米、玉米和高粱、水稻和玉米、小麦和大麦等等一系列的远缘杂交都存在这个现象。

有一定问题值得一提,在染色体消除获得单倍体的同时,在后代还会表现出一些被消除染色体亲本的性状,这说明被消除一方的基因在消除过程中,会或多或少地“渗入”到被保留的基因组当中,从而引起一些变异。利用玉米基因组特有的序列为探针进行 RFLP 分析,证明了在小麦和玉米后代的小麦 DH 系中有玉米的成分^[15]。这也可以用“DNA 片段杂交”理论来解释^[16]。

关于染色体消除的问题,不但在植物中存在很多,在动物上也早有报道,如在老鼠和猴子的细胞杂种中,猴子的染色体消失;在人和老鼠的细胞杂种中,人的染色体被消除,同时认为细胞分裂较慢一方的染色体往往会消失。

关于单倍体产生机制的假说有:①染色体组比例。认为染色体组的比率决定是产生单倍体还是杂种后代^[17,18]。②基因控制。认为控制球茎大麦染色体消失的基因至少 3 个,存在于普遍大麦第三染色体短臂和第二染色体的长臂和短臂上。尤其是第二染色体长臂上的基因,对染色体的消除起着关键作用。但如果球茎大麦染色体上的基因剂量足够的话,可以抵消这些因子的作用,或以某种方式避免染色体消除^[19,20]。③有丝分裂不同步或调节 DNA 代谢活性的基因之间的关系,决定染色体的消除与否^[21,22]。④与纺锤体或中心粒有关。认为球茎大麦的染色体核仁活性被抑制,故在形成纺锤体蛋白质连接物上不如普通大麦有效^[23]。⑤核酸内切酶的作用。认为此酶存在于普通大麦上,可识别外来 DNA,并使之钝比,进而影响蛋白质^[24]。

3 结 语

远缘杂交的工作开展这么多年,原来认为不能进行杂交的两个物种之间都已经成功。如在小麦中几乎所有的已经鉴定的属都可以和小麦杂交成功^[25~27],只是存在一些差异而已。这个工作的正反两方面都可以利用。如果染色体完全消除,则创造的单倍体是稳定的,由其形成 DH 系则是纯合的;如染色体在消除过程中,有某些基因或片段渗入到了保留下来的染色体中,则可以用于外源优良基因的转移。现代分子生物学提供的技术手段可以确保远缘杂交的工作更有目的性,效率更高。

参考文献:

- [1] 张艳丽,等. 小麦与珍珠粟远缘杂交的受精作用和胚胎发育[J]. 西北植物学报, 1997, 17(3): 355—261.
- [2] Zheng Y, et al. Chromosome location of a new crossability gene in common wheat [J]. Wheat Inf Serv, 1992, 75, 36—40.
- [3] 傅体华. 簇毛麦与普通小麦杂种的遗传学研究[C]. 博士论文, 1997.
- [4] [苏]C. C. 霍赫洛夫. 单倍体与育种[M]. 北京: 农业出版社, 1985.
- [5] Shama H. C and Ohm H W. Crossability and embryo rescue enhancement in wide crosses between wheat and three *Agropyron* species [J]. Euphytica, 1990, 49, 209—214.
- [6] 舒理慧,等. 稻属种间杂种(*OPYZA SATIVA* × *ORYZA LATIFOLIA*)再生植株形态与染色体变化[C]. 水稻育种技术基础研究论文集, 1991.
- [7] 孙敬三,等. 利用小麦 × 玉米获得小麦单倍体[J]. 植物学报, 1992, 34(11): 817—821.
- [8] 葛台明,等. 小麦 + 多花黑麦草不对称体细胞杂交获得杂种再生植株[J]. 华中农业大学学报, 1997, 16(2): 105—111.
- [9] Peel M D, et al. Meiotic anomalies in hybrids between wheat and apomictic *Elymus rectisetus* (Nees in Lehm.) A [J]. Love & Connor. Crop Sci., 1997, 37: 717—723.
- [10] 卢长明. *Brassica juncea* × *Brassica barrilieri* F₁ 杂种的获得及其亲本染色体的同源性研究[J]. 作物学报, 1998, 24(5): 544—549.
- [11] 卢宝荣. 披碱草 × 球茎大麦属间杂种的减数分裂研究[J]. 遗传学报, 1997, 24(3): 263—270.
- [12] 丘荣照. 小麦 × 大麦胚胎发育的研究 III. 小麦 × 大麦胚胎发育过程中淀粉的积累和动态[J]. 武汉植物学研究, 1985, 3(1): 1—5.
- [13] 邱纪文,等. 普通小麦与鸭茅状摩擦禾的远缘杂交 III. 受精和早期胚胎发育[J]. 遗传学报, 1997, 24(2): 160—164.
- [14] 李浩兵,等. 球茎大麦在大麦育种上的应用 I. 大麦单倍体的诱导与加倍单倍体的产生[J]. 作物学报, 1998, 24(6): 660—664.
- [15] 孙敬三,等. 禾本科植物染色体消除型远缘杂交的研究进展[J]. 植物学通报, 1998, 15(1): 1—7.
- [16] 周光宇,等. 远缘杂交的分子基础—DNA 片段杂交假设的一个论证[J]. 遗传学报, 1979, 6(4): 405—413.
- [17] Schwarazacher J and Finch R A. Genome eliminaton in *Hordeum* hybrids [J]. In Chromosome today, 1984, 8: 339—345.
- [18] Subrahmanyam N C. Species dominance in chromosome elimination in barley hybrids [J]. Current Science, 1982, 51(1): 28—31.
- [19] Ho K M, et al. Tetrasomic studies for locating genetic control of chromosome elimination [J]. Barley Genetics News, 1974, 4: 33—36.
- [20] Ho K M, et al. Genetic control of chromosome elimination during haploid formation in barley [J]. Genetics, 1975, 81(2): 263—275.
- [21] Lange W. Crosses between *H. Vulgare* L. and *H. Bulbosum* I. Production morphology and meiosis of hybrids, haploids and dihaploids [J]. Euphytica, 1971, 20: 14—29.
- [22] Bennett M D, et al. The time rate and mechanism of chromosome elimination in *Hordeum* hybrids [J]. Chromosoma, 1976, 54: 175—200.
- [23] Subrahmanyam N C, et al. Selective chromosome elimination during haploid formation in barley following interspecific hybridization [J]. Chromosoma, 1973, 42: 111—125.
- [24] Davies D R. Chromosome elimination in interspecific hybrid [J]. Heredity, 1974, 32: 267—270.

Study on Wide-cross in Plant

XIN Shao-chen, et al.

(Handan Agriculture College, Agriculture Department, Handan Hebei 057150 China)

Abstract: Wide-cross is a main way to obtain new gemplasm resources. But its application is restricted due to the isolation of relations. Many achievements have been made since the utilization of wide-cross in the pratctice. The paper summarized the latest development in this fields, such as the performance and mechanism of incompatibility, ways to solve the problems and the application of widecross.

Key words: Wide-cross; Development; Incompatibility