

文章编号 :1003-8701(2003)03-0005-04

无融合生殖研究与水稻育种策略

初秀成 ,赵基洪 ,姜立雁 ,赵剑峰 ,赵卫东 ,由志强 ,于会芹

(通化市农业科学研究院 ,135007)

摘 要 :总结了禾本科植物有性生殖和无融合生殖过程以及无融合生殖体的类型。概括了无融合生殖的遗传学机制。并对水稻无融合生殖育种从供体和受体选择及无融合生殖基因导入水稻的方法上加以论述。

关键词 :无融合生殖 ;遗传机制 ;水稻育种 ;供体 ;受体

中图分类号 :S511.035.3

文献标识码 :A

禾本科植物包括了全世界最重要的粮食作物(水稻、玉米、小麦等) ,其中约有 1/3 以上的人口以稻米为主食。杂种优势应用于水稻生产 ,使水稻的产量有了大幅度的提高 ,但杂交种需要年年制种。通过无融合生殖特性将水稻 F_1 代的杂种优势固定下来 ,这在水稻育种上具有极大的诱惑力 ,但难度很大。植物无融合生殖是 1841 年 John Smith 在 *Alchornea ilifolia* 中发现的 ,随后科学家们从分类、遗传进化、胚胎发育、形态发生、生理生化和育种等方面对它进行了大量的研究 ,为揭示其机理奠定了一定的基础。近年来 ,随着遗传学和分子生物学的发展 ,无融合生殖已成为生物学中较为活跃的研究领域之一。据新华社报道 ,水稻无融合生殖育种技术于 1988 年被列为国家 863 计划。近年来美国、印度、新加坡等国科学家也都在从事此项研究。目前 ,江苏省连云港农科所特聘教授陈建三的“水稻无融合生殖固定杂种优势育种技术”已于 2001 年获国家专利。无可否认 ,无融合生殖的成功利用必将实现育种和农业生产上的又一次飞跃。

1 禾本科植物的有性生殖与无融合生殖

有性生殖和无性生殖是生物界最基本的生殖方式 ,介于两者之间还存在着另一种特殊的生殖方式——无融合生殖。

1.1 禾本科植物的有性生殖过程

禾本科植物的有性生殖是指由孢子体产生配子体 ,再由配子体产生孢子体的过程中经过配子融合 (发生双受精作用)而产生具有生长发育潜力的新个体 ,由此完成一个生活周期 ,并开始新一轮孢子体世代。

1.2 禾本科植物的无融合生殖

无融合生殖是植物在由配子体产生孢子体的过程中不经过配子融合而产生胚和种子的生殖方式 ,它涉及到正常减数胚囊内或未减数胚囊内或胚囊以外胚珠以内不经过受精作用而产生孢子体的过程 ,它包括单倍体无融合生殖和二倍体无融合生殖 2 种基本类型。单倍

收稿日期 :2002-08-06

作者简介 :初秀成(1972-) ,男 ,通化市农科院水稻所助研 ,在读硕士 ,主要从事水稻育种研究。

体无融合生殖发生在减数胚囊内,可进一步划分为单倍体孤雌生殖、单倍体孤雄生殖、无配子生殖和半融合生殖 4 种方式。二倍体无融合生殖发生在未减数胚囊内或胚囊以外胚珠以内,可进一步划分为二倍体孢子生殖、无孢子生殖和不定胚生殖 3 种基本形式。二倍体无融合生殖由于能产生与母体植株基因型完全相同的后代,能固定任何优良的基因型,所以,特别受到育种家的重视,我们通常所指的无融合生殖育种也主要是专指这一类型。

本文要明确一种现象——假受精。在禾本科许多无融合生殖种的胚囊内,本身是二倍体的卵不经过受精而直接发育形成胚,而极核则同精核融合,这称为假受精作用。大部分禾本科植物的无融合生殖植物都属于假受精。但蒲草属以及扁芒草属植物不存在假受精,它们为自发的无融合生殖。

2 无融合生殖体类型

无融合生殖体的类型有专性和兼性两种。专性无融合生殖体,其胚的形成全部都是自发进行的,不需要受精作用,因此其子代遗传基础跟母本完全一致。在禾本科中,属于专性无融合生殖的材料并不多,主要有非洲狼尾草、蒲草属、黍属、臂形草属、早熟禾属等属内的个别种,而雀稗属内专性无融合生殖种类相对较多。

兼性无融合生殖体是指胚珠同时具有性生殖和无融合生殖的能力,因此,兼性无融合生殖的后代个体之间在遗传基础上是不一致的。禾本科大多数种类的无融合生殖属于兼性无融合生殖,例如:冰草属、草地早熟禾、大黍等。

专性无融合生殖和兼性无融合生殖,并无绝对的界限,在一定条件下专性无融合体后代有时会出现兼性无融合体。而且兼性无融合生殖体的有性胚囊和无性胚囊的比例也会受光周期、温度、无机盐及营养水平的影响。

3 无融合生殖的遗传学机制

对于植物无融合生殖的遗传学机制,主要有两种模型:一种模型认为植物无融合生殖是由单基因控制的;另一种模型认为植物无融合生殖是由多基因控制的。

Pauers(1945)认为无融合生殖植物是受一个或几个隐性基因控制。Asker, S. (1980)提出了植物的无融合生殖是隐性遗传。于 2001 年 4 月在意大利召开的第二届无融合生殖国际会议上,Yves Savidan 根据一些禾本科植物无融合生殖胚胎学与遗传学研究结果提出了 1 对基因控制模型。E. J. Martinez 等对雀稗属无融合生殖植物(*Paspalum nutatum*)的研究以及 Masumi Ebina 等对大黍(*Panicum maximum*)的研究,都支持 Yves Savidan 的显性单基因模型。E. Albertini 等对草地早熟禾(*Poa pratensis*, L.)无融合生殖的研究证明体细胞无孢子生殖的胚囊发生与未减数卵细胞的孤雌生殖可能是受不同基因控制的 2 个不相干的事件。Hans de Jong 等提出三基因观点,认为蒲公英的无融合生殖至少由 3 对基因控制。

4 水稻无融合生殖育种的策略

4.1 供体材料的筛选

禾本科植物是被子植物中种类最多的科之一,同时又是包含无融合生殖种类最多的科。据 Carman(1995)统计,禾本科中有 36 属 146 个物种具有无融合生殖特性。4 年后黄群策(1999)统计,禾本科中已鉴定出 42 个属 166 个物种具有无孢子生殖或二倍体孢子生殖特性(表 1)。

表 1 禾本科中具有无融合生殖特性的属及其类型

属 名	物种数目	无融合 * 生殖种类	属 名	物种数目	无融合 * 生殖种类
白羊草属 <i>Bothriochloa</i>	7	AS	甘蔗属 <i>Saccharum</i>	1	DS
臂形草属 <i>Brachiaria</i>	12	AS	裂稃草属 <i>Schizachyrium</i>	1	AS
拂子茅属 <i>Calamagrostis</i>	9	DS	狗尾草属 <i>Setaria</i>	3	AS
细柄草属 <i>Capillipedium</i>	3	AS	高粱属 <i>Sorghum</i>	1	AS ,DS
蒺藜草属 <i>Cenchrus</i>	3	AS	菅草属 <i>Themeda</i>	6	AS
虎尾草属 <i>Chloris</i>	4	AS	毛稃草属 <i>Trichoaena</i>	1	AS
蒲草属 <i>Cortaderia</i>	2	AS	摩擦禾属 <i>Tripsacum</i>	7	DS
双花草属 <i>Dichanthium</i>	4	AS	尾稃草属 <i>Urochloa</i>	4	AS
稗属 <i>Echinochloa</i>	1	AS	糖密草属 <i>Melinis</i>	1	AS
披碱草属 <i>Elymus</i>	1	DS	孔颖草属 <i>Bothriochloa</i>	1	AS
画眉草属 <i>Eragrostis</i>	1	DS	早熟禾属 <i>Poa</i>	19	AS ,DS
旱茅属 <i>Eremopogon</i>	1	AS	马唐属 <i>Digitaria</i>	1	AS
野黍属 <i>Eriochloa</i>	1	AS	垂草属 <i>Bouteloua</i>	1	AS
真穗草属 <i>Eustachys</i>	1	AS	冰草属 <i>Agropyron</i>	1	AS
黄茅属 <i>Heteropogon</i>	1	AS	李氏禾属 <i>Leersia</i>	15	AS
茅香属 <i>Hierochloe</i>	2	AS	<i>Tribolium</i>	2	DS
苞茅属 <i>Hyparrhenia</i>	1	AS	<i>Antheophora</i>	1	AS
干沼草属 <i>Nardus</i>	1	DS	<i>Fingerthuthia</i>	1	AS
黍属 <i>Panicum</i>	4	AS	<i>Harpochloa</i>	1	AS
雀稗属 <i>Paspalum</i>	22	AS ,DS	<i>Lamprothyrus</i>	1	AS
狼尾草属 <i>Pennisetum</i>	15	AS	<i>Rendlia</i>	1	AS

* AS=apospory(无孢子生殖) ,DS=diplospory (二倍体孢子生殖)。

笔者认为 ,作为供体材料 ,应尽可能地选择与水稻亲缘关系较近的近缘属作材料 ,成功的机会较大 ,操作上较容易一些。如 :李氏禾属 (*Leersia*)与稻属 (*Oryza*)的亲缘关系比较近 ,进行杂交成功的可能性较大 ;另外大黍也是比较理想的供体材料 ,还有狼尾草属中的非洲狼尾草和雀稗等。

4.2 受体材料的选择

受体材料的选择应考虑到尽可能地为外源无融合生殖基因的导入与表达创造有利的内部条件。在应用育种上重点考虑以下几种材料：

- ①具有广亲和性的水稻材料。
- ②多倍体水稻材料。黄群策 (1999)研究发现 ,同源四倍体水稻在其有性生殖过程中的异常变化可能为无融合生殖基因的表达创造了有利的内部条件。如果以同源多倍体水稻 (三、四倍体)为受体 ,利用生物技术法转移无融合生殖基因 ,则成功的可能性更大。另外蔡得田等论述了异源多倍体的利用优势。
- ③在水稻种质资源中具有双 (多)胚现象的材料。金桃叶 (1999)等筛选出的双 (多)胚苗频率较高的 5 个品系。
- ④通过远缘杂交获得的后代材料。陈建三等研究的水稻与假稻杂交所得后代材料 ,朴亨茂、赵粉善等创造和研究出的转茄基因后代材料类型特别丰富(还创造出了结实率特别高的多倍体材料)。

4.3 无融合生殖基因导入水稻的方法

- ①杂交转育法。将入选的供体材料与水稻进行远缘杂交 ,在远缘杂交研究与实践中 ,通化市农科院朴亨茂、赵粉善等研究方法特别值得借鉴。通过远缘杂交创造出各种遗传基础复杂的分离群体 ,在这样的群体中进行筛选 ,然后加以利用。
- ②体细胞杂交法。通过体细胞杂交 ,可创造远缘杂种 ,将无融合生殖基因转移到水稻中

来。颜秋生等用高度无融合生殖的大黍与粳型水稻 02423 体细胞杂交,已获得再生植株,这是无融合生殖物种与水稻体细胞杂交成功的首例结果。

③生物技术法。利用基因工程技术将无融合生殖基因克隆出来,并转移到水稻中。目前,日本、美国等的研究者正在从事这方面的研究。我国辛化伟等通过穗茎注射,将大黍总 DNA 导入水稻品系(明恢 63 等),在其后代中获得生殖性状发生明显改变的单株。

5 总 结

从无融合生殖的特点(基因型杂合,表现型一致)表明了无融合生殖在固定杂种优势上有巨大的潜力,选育出无融合生殖水稻更是意义重大。20 世纪 30 年代以来,Navashin 等先后提出了利用无融合生殖固定杂种优势的设想,赵世绪(1977)还明确提出了利用无融合生殖固定水稻杂种优势的设想。袁隆平(1987)又提出了杂交水稻育种的战略设想,即三系法—两系法—一系法(利用无融合生殖固定杂种优势)。

无融合生殖水稻可以省去了杂交种需年年制种的麻烦。以无融合生殖水稻材料为基础进行杂交育种,可使育种时间缩短 2/3,在杂交早代就可以获得稳定品系,为快速育种提供了新方法。同时为更多的优良基因聚集奠定了基础。虽然无融合生殖水稻展现了鼓舞人心的利用前景,但无融合生殖特性向水稻的转移,无论是基础理论研究,还是实际应用研究都有很长的路要走。相信通过科学家们的不懈努力,这一目标终究会实现。

参考文献:

- [1] 马三梅,王永飞,等.植物无融合生殖的遗传机理和分子机理的研究进展[J].遗传,2002,24(2):197-199.
- [2] 刘林,叶秀麟,等.第二届无融合生殖国际会议概况[J].热带亚热带植物学报,2001,9(2).
- [3] 黄群策,等.水稻无融合生殖种质筛选的策略[J].福建农业大学学报,1999,28(2):130-134.
- [4] 陈建三.水稻无融合生殖育种论文集[C].北京:中国科学技术出版社,1992.
- [5] 马国华,等.禾本科植物无融合生殖(综述)[J].热带亚热带植物学报,2001,9(1):83-92.
- [6] 马国华,许秋生,等.雀稗无孢子生殖胚囊和胚胎发育的研究[J].生物科学,2001.
- [7] Asker S. Gametophytic apomixes element and genetic regulation. Hereditas, 1980, 93: 277-293.
- [8] 王艳,许秋生,等.大黍在水稻杂种优势利用上的潜力[J].广东农业科学,2002,(2):15-17.
- [9] 黄群策,等.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.
- [10] 黄春梅,黄群策,等.同源四倍体水稻雌雄配子体的多态性[J].福建农业大学学报,1999,28(1):18-21.
- [11] 黄群策,等.一系法杂交水稻研究的技术策略探讨[J].杂交水稻,1999,14(5):1-3.
- [12] 蔡得田,陈冬玲,等.21 世纪水稻育种的新战略——综合利用无融合生殖、异源多倍体和体细胞杂交技术[J].湖北大学学报,1999,21(1).
- [13] 金桃叶,张再兴,等.贵州稻种资源双(多)胚材料的筛选初报[J].贵州农业科学,1999,27(6).
- [14] 朴亨茂,赵粉善,等.农业分子育种研究进展[M].北京:中国科学技术出版社,1993.61-68.
- [15] 陈才良,杨晓明,等.体细胞杂交再生植株无融合生殖现象的研究[J].北京农业科学,2000,18(3).
- [16] 颜秋生,张玉琴,等.体细胞杂交转移无融合生殖基因的初步研究[J].细胞生物学杂志,1995,增刊(1):17-21.
- [17] 辛化伟,孙敬三,等.水稻与大黍不对称体细胞杂交再生植物[J].植物学报,1997,39(8):717-724.
- [18] 赵世绪.如何固定杂种优势[J].遗传与育种,1977,(3):21-22.
- [19] 袁隆平.杂交稻的育种战略设想[J].杂交稻,1987,3(1):1-3.