

植物多倍性在作物育种中的展望

Prospects for the Plant Polyploidy in Crop Breeding

黄群策

(中国科学院植物研究所, 博士生 北京 100093)

孙敬三

(中国科学院植物研究所, 研究员 北京 100093)

植物多倍性是高等植物细胞内染色体进化的一种显著特征,在多倍性植物的细胞内存在着3个或3个以上染色体组。根据这类植物细胞内染色体组的起源,一般将其划分为同源多倍体和异源多倍体。在同源多倍体细胞内所包含的染色体组是某一物种染色体组倍增的结果,而在异源多倍体细胞内所包含的染色体组是两个或两个以上物种的染色体组通过重组在一起之后再形成遗传上稳定结构的结果。在我国当前面临着人口不断增加而可耕地面积不断减少的严峻形势下,通过新的育种方法和育种途径培育出更多具有增产潜力的新作物或新品种是我国作物育种工作者义不容辞的责任。近年来,作物常规育种在挖掘作物增产潜力方面已经面临着停滞不前的局面,因而重视和充分利用植物的多倍性改造现有作物的遗传资源,对于创造出更多增产潜力更大的新作物或作物新品种将具有重大的现实意义。

一、植物多倍性研究的概况

在人类有意识地开始研究植物多倍体之前,在自然界中植物的多倍性演化已经进行了千百万年。据有关专家统计,在现有植物物种中大约有70%~80%的物种在其进化的系统发育过程中可能经历过多倍性阶段,而加倍整套染色体,即细胞内染色体的多倍性是影响植物进化的最普遍而特殊的细胞遗传学现象。植物物种的形成有两条不同的途径:一条是渐变途径,这正如达尔文在“进化论”中所提出的物种是一系列变化经过累积起来之后形成的;另一条是多倍性途径,通过这一途径在经历杂交和杂种这两个世代之后就能产生出新物种。

人类最早在16世纪曾无意识地选育出三倍体大花郁金香品种“卓梅尔逊”。随后,荷兰育种家成功地培育出三倍体水仙。俄国植物学家格拉西莫夫在对水绵藻进行低温和麻醉剂处理的试验中发现,

双核细胞具有更强的生活力。1876年威尔逊通过黑麦与普通小麦间的杂交,从其后代中获得两株不孕的杂种植株。里米波(1891)在不孕的小黑麦杂种植株上得到一些种子,经过细胞学鉴定之后证实,这些杂种细胞内的染色体数为 $2n=56$,即为普通小麦($2n=42$)和黑麦($2n=14$)染色体数之和。这是世界上第一个人工培育的异源八倍体小黑麦。温克莱(1916)首次提出植物多倍体的概念并证实通过人工方法诱导产生植物多倍性现象的可能性。自从1937年勃益克斯里通过试验证实秋水仙素在植物多倍性诱导中的功能之后,人工有计划地诱导二倍体植物转变为四倍体或六倍体植物的研究不断地涉及到越来越多的植物。1938年人类在被子植物的41个物种中创造了新的多倍体,1940年涉及到92个物种,1947年有212个物种的植物被诱导成多倍体,1954年获得了471个物种的多倍体。

50年代,由于三倍体无籽西瓜和三倍体甜菜在生产上表现出明显的增产潜力,激励着一大批育种家从事多倍性育种工作。70年代末,我国在八倍体小黑麦育种上取得重大突破,在云贵高原的生态条件下八倍体小黑麦表现出很大的实用价值。1979年5月在美国密苏里州的华盛顿大学召开了植物多倍体的国际学术讨论会,学者们总结了人类在植物多倍体研究中的主要成果和经验教训。近年来,由于作物育种家们在进行常规育种时感到基因资源不足,育种成效不很明显,因而植物多倍性所具有的生物学效应又再次引起一批育种家的兴趣。可以预言,植物多倍性育种的又一个高潮即将到来。

二、作物多倍性育种的主要成就

1. 植物多倍性诱变剂的筛选

在本世纪初人们一直认为在植物体中染色体数目的自然加倍是通过体细胞来实现的,并且利用植株上愈伤组织或组织培养中所诱导的愈伤组织

都有可能促使其细胞内的染色体数目加倍,进而获得人工多倍体。与此同时,人们发现温度的剧变也能引起一些细胞的染色体加倍,因而,在1937年以前,瑞典的植物学家曾利用附有低温控制装置的“热刺激仪”使玉米受精后的合子发生染色体数目加倍,以此获得了多倍性植株。另一方面,在温克莱提出通过人工诱变方法获得植物多倍性新物种的新思路之后,许多研究者试图从大量的有机化合物中筛选出具有多倍性诱变功能的化合物。

1937年勃益克斯里和塞斯分别发现秋水仙素和磷酸乙基汞具有诱导植物产生多倍体的功能。1938年什姆克和塞斯分别认为蒾和醋酸苯汞的功能与秋水仙素的功能很相似。1939年考斯托夫利用“谷仁乐生”诱导二倍体植物转变为四倍体植物。1960年严育瑞在有机汞杀菌剂中筛选到“富民隆”(甲苯磺硫胺基苯汞)这种诱发植物多倍性的新药剂。经过在各种各样植物中的大量试验,以上这些药剂都能在一定程度上诱导植物细胞内的染色体数目加倍,但其中诱导效果最好的药剂是秋水仙素。它是从原产于地中海一带的秋水仙(*Colchicum autumnale*)植物中提取出来的一种有机化合物。纯的秋水仙素是一种针状结晶体,易溶于水和酒精,具有很大的毒性。秋水仙素具有诱导细胞内染色体数目加倍的机理是,当它与正在进行有丝分裂的细胞接触时,纺锤丝立刻被破坏,染色体长度缩短,由此使细胞停顿在分裂中期,抑制了已经复制的染色体向细胞两极移动,从而阻碍了分裂中期之后的细胞分裂进程。随后,一旦秋水仙素被冲洗掉,细胞就会恢复正常的分裂功能。在这个受影响的细胞内,染色体数目就增加了1倍。

2. 同源多倍性作物的育种

在同源多倍体细胞内的染色体组来源于一个二倍体物种,它们在细胞遗传学上的重要标志就是在减数分裂过程中经常会出现3个或3个以上相同染色体联结在一起的多倍体,这将导致大部分同源多倍体植物很难产生出具有正常生活力的种子。根据这一特点,育种家从1939年开始就利用四倍体西瓜与二倍体西瓜杂交来获得同源三倍体西瓜。它具有完全无籽、品质优良、高产稳产的特点。50年代育种家又将果小籽多的二倍体葡萄诱导为果大籽少的同源四倍体葡萄。目前大面积栽培的“巨峰葡萄”和“先锋葡萄”就是优良的四倍体新物种。自从60年代初期以来,欧洲一些国家先后培育出一批抗瘤能力强、适口性好、粗纤维少和鲜草产量高的一年生或多年生的四倍体黑麦草。同源三倍体甜菜由于增产潜力大和含糖量高,在生产上的推广应用面积不断扩大。除此之外,培育出的一大批同源四倍体观赏花卉植物表现出花朵大而繁茂,在比较长的时间内不凋落,其观赏倍体大大提高。

我国作物多倍性育种起步比较晚,但目前已经获得了水稻、玉米、荞麦、高粱、西瓜、甜菜、黄瓜、油菜、白菜、韭菜、萝卜、蕃茄、石刁柏、黄麻、棉花、苧麻、柑桔、枇杷、茶树、熏衣草和紫云英等植物的同源多倍体原种。同源三倍体无籽西瓜(例如“北京红花”和“旭马”)不仅表现皮薄和甜度高,而且高产稳产。同源三倍体“国光”萝卜在生产上表现出高产、优质和耐贮藏的特点。同源四倍体水稻具有籽粒大、蛋白质含量高和品质优良的特性。

3. 异源多倍性作物的培育

在异源多倍体的遗传组成中包含着两个或两个以上物种的不同染色体组。异源多倍体一般是通过异源物种间杂交之后再行染色体加倍而成,其细胞遗传学特点是在其减数分裂时一般不出现多倍体。在本世纪20年代之前,人类对植物异源多倍体的研究主要集中在发现和鉴定自然界中所存在的多倍性植物种类,这与植物物种分类工作的进展密切相关。随后,植物远缘杂交育种工作的不断深入和诱变药剂的不断发现,促进了异源多倍性育种工作的发展。1926~1950年期间,仅在大麦族植物内人工创造的异源多倍性新物种就达到79个,其中包括26个四倍体、28个六倍体、17个八倍体、5个十倍体和3个十二倍体。

人类在培育异源多倍性作物中的最大成就是小麦亚族内所创造的异源多倍体,特别是六倍体小黑麦和八倍体小黑麦。最早从事普通小麦与黑麦杂交工作的研究者是英国的威尔逊(1876),他当时仅仅获得了两株不孕的杂种。德国的里米波(1891)获得了世界上第一个人工培育的异源八倍体小黑麦。我国在60年代初曾培育出4700多个异源八倍体小黑麦原始品系。随后,通过杂交选育法进一步培育出具有一定高产和稳产特征的、适合在云贵高原生态条件下栽培的小黑麦2号和小黑麦3号,并于1973年在贵州乌蒙山区的威宁县试种成功。到70年代末,这两个小黑麦品种在贵州、云南、四川、甘肃和宁夏等15个省(区)累计种植面积达到3万公顷。在国外,由于50年代初八倍体小黑麦的育种工作经过十几年的努力仍未克服其缺点,许多研究者极力主张将小黑麦的育种工作重点由八倍体类型转到六倍体。1968年加拿大的育种家培育出第一个六倍体小黑麦品种“Rosner”。到70年代,异源六倍体小黑麦的育种中心由加拿大转移到墨西哥,并陆续培育出一系列品种在世界各地试种推广,由此产生了明显的经济效益。

4. 作物多倍性育种的经验

植物经过细胞内染色体加倍之后会表现出两种明显的效应,即细胞体积增大和育性明显降低。一般而言,那种能从细胞体积增大中获得最多利益,而从育性降低中受到最小损失的作物比较适合

于进行多倍性育种,其成功的可能性比较大。大量的育种实践已经证实,最适宜用染色体加倍方法进行改造的作物应该是那些细胞内的染色体数目比较少,以收获营养体为主,进行异花授粉,具有多年生习性和营养繁殖特性的作物。育种家一致认为:蔬菜、瓜果、饲料作物、块根作物、块茎作物和茎秆作物等在进行多倍性育种时其成功的可能性比较大,见效比较快;而以获取种子为目的的禾谷类作物在进行多倍性育种时则其难度比较大,见效比较慢,失败的可能性比较大。此外,在多倍性物种的诱导材料的选择上,以遗传上杂合性的分离材料比纯合性的原始材料将会取得更加明显的诱导效果,因为遗传多样性为育种家的选择提供了丰富的基因型,而具有不同基因的个体会有不同的表现型。

三、诱导植物多倍性在作物育种上的意义

通过人工方法诱导植物多倍性在作物育种上的意义主要包括以下6个方面:

第一,多倍性植物常产生出巨大型效应。大量的研究表明,多倍性植物在其生长发育过程中一般呈现出巨大型。即在其植物体中细胞、组织和器官通常比其二倍体亲本更大。多倍性植物产生的巨大性效应对以收获营养体为主的作物如块根作物(甜菜)、块茎作物(马铃薯)、茎秆作物(甘蔗)、蔬菜(大白菜)和牧草(黑麦草)等特别有利。

第二,通过植物多倍性可以改变某些物种的自交不亲和性。植物的自交不亲和性作为一种遗传工具对于作物杂种优势的利用具有重大意义。通过自交不亲和性可以省去人工去雄的工作环节,提高种子生产效率和降低种子生产成本。许多研究者认为,在多倍体水平上植物的自交不亲和性明显加强,主要是由于不同的自交不亲和性等位基因之间相互竞争的结果,其遗传机理有待进一步探索。

第三,在多倍体细胞内重复基因的存在对杂种后代群体内遗传分离比例有明显的影响。由于细胞内重复基因的增加,多倍性植物的遗传动态比二倍性植物的遗传动态更加复杂。一般而言,在植物多倍体杂交育种过程中,就某一杂合基因位点而言,其后代群体内的杂合个体比数较二倍体杂交后代群体会明显增加,而纯合个体的比数会相应减少,因而隐性基因的效应和特殊基因组合在群体内显现的机率会明显变小。根据多倍体杂种后代群体所表现出来的这种遗传效应,为了在杂种分离群体中筛选到具有特殊价值的隐性个体,则需要扩大种植群体以便增大隐性个体出现的可能性。此外,多倍体重复基因的效应为作物杂种优势的多代利用提供了遗传学基础,这个新问题值得进一步探索。

第四,通过人工诱导多倍性可以克服作物远缘杂种的不育性,合成新物种和新作物。植物的远缘杂交就是指分类学种以上分类单位的异种植物之间的相互杂交,它包括种间杂交、属间杂交,甚至科间杂交,由此所产生的杂种称之为远缘杂种。大量的育种实践证实,植物远缘杂种第一代的不育性是客观存在的,其根源主要就是异源染色体组在细胞内都是成单存在,不能进行正常的减数分裂,因而不能产生具有正常生活力的雌配子和雄配子。但是,通过人工加倍方法可以使远缘杂种第一代转变为异源多倍体,其育性也可以恢复到正常水平,由此将合成新的物种,再经过选育之后将培育出具有一定实用价值的新作物。四倍体小黑麦(AARR)、六倍体小黑麦(AABBRR)和八倍体小黑麦(AABBDDRR)就是人工创造出来的其育性达到正常水平的新物种和新作物。可见,通过人工诱导多倍性来培育异源多倍体新作物,实质上就是达到了固定物种间远缘杂种优势的目的,其应用前景非常广阔。

第五,利用植物多倍性作为遗传桥梁以便于远缘物种间有利基因的相互转移。通过人工诱导作物多倍性,进而将野生种所携带的有利性状转移到有关的栽培作物中已经成为许多作物远缘杂交育种的普遍实践。由于通过诱导异缘多倍体可以克服远缘杂种的不育性,因而可以通过杂交和染色体加倍的方法将植物野生种所携带的某些有利基因,如抗病基因、抗虫基因和优良品质基因等转移到栽培作物中以增大受体作物的实用价值。在烟草、普通小麦、燕麦、马铃薯和棉花等作物的远缘杂交育种中都曾从非栽培的野生近缘种中获得抗病基因和抗虫基因。

第六,通过人工诱导多倍性可以从现有的二倍性作物中挖掘出潜在的无融合生殖种质资源。近年来对自然多倍体植物和人工诱导的多倍体植物所作的系统研究结果表明,在植物的多倍性与其无融合生殖方式之间存在着明显的正相关关系,即表现无融合生殖方式的植物几乎都是多倍性植物。根据这一研究结果,我们可以将某些重要的二倍体作物诱导为多倍体,进而在其中有可能筛选到具有无融合生殖潜力的种质资源。因为植物无融合生殖基因的表达似乎要以多倍性为基础,而离开多倍性有些无融合生殖基因则可能难以鉴定。

四、结束语

通过人工多倍性的诱导方式能在很短时间内创造出新物种,但这种新物种并非就是新作物的优良品种,因为从新物种到新作物的优良品种还要经历一个十分艰难的育种历程。

(下转第50页)

也按“假农药”事件报道,不知会引发多少误导的不安定因素。

综上所述,我们认为目前新闻媒体报道“假种子”案件应该降一降温了。科学的问题来不得半点马虎,北京市海淀区法院由外行审判断言邱氏鼠药无害的教训还不深刻吗?技术性案件必须有科技部门参加,种子案件则应由权威的种子技术部门做出鉴定,判断是人为原因、技术原因还是自然因素所造成的。需要报道的也应在结案之后,报道应增加科学性、客观性和公正性。

为减少伪劣种子坑害农民、盲目引种及良种良法不配套造成的经济损失,促进种子市场健康繁荣发展,我们建议应开展以下工作:

1. 加快实施种子产业化工程,使种子生产、鉴定、供应、销售规范化、标准化、区域化。杜绝非种子部门和非农业科技开发机构非法经营种子。

2. 研究制定和完善种子质量的鉴定方法和有

关规章制度。对于良种、劣种、假种、变质种等提出明确的定义和鉴别原则。遇有争议先科学鉴定再作处理。

3. 修订和完善种子法。对种子的非法生产与经营假冒良种等违法行为,与盲目引种的失职行为,以及技术性失误等要区别对待,分别确定法律制裁、行政处分与经济赔偿的原则。对自然因素造成的经济损失,应通过发展灾害保险事业来解决。

4. 各地应成立兼职的种子鉴定技术委员会,吸收有实践经验的多学科专家参与,在发生“假种子”案件时,对其中自然因素和技术性因素进行鉴别,所需费用由败诉方支付;但与案件有关的单位和专家应实行回避。

5. 国家和省市应支持对品种抗逆性鉴定方法和作物胁迫诊断技术的研究工作,以便增强鉴别判断是人为因素还是自然因素或技术因素的能力,并促进抗逆性品种的选育。(责任编辑 蔡德诚)

(上接第44页)

统产业的高新技术化的转移。两类企业群体作为法人实体和市场竞争的主体,都必须以国内外市场需求和产业分工要求,进行资金、技术的投入和产权的重组,兼并、收购重复投资的中小型企业,扩大集团经营规模和品牌效应,以实现低成本扩张和高效益增长。

四、结 论

本文旨在说明,实现经济增长方式转变,与实现科技产业化的经济发展阶段水平有密切的关联。在以“投资推动发展”的经济增长条件下,同样有截然不同的“数量推动发展”方式和“质量推动发展”方式。因此,实现经济增长方式的转变,不仅受制于科技经济体制的同步改革,还涉及到以科技产业为结构性投资重点的政策选择。关键是要解决有重点选择的“质量推动发展”的投资问题,即如何根据市场消费规模,并以投资结构的科学化、合理化,推动科技产业的迅速发展。作为一种有序的产业结构升级,根据中国经济发展阶段水平,科技产业发展将兼容产业技术的密集性与人力资源的有效利用,缓解巨大的就业压力,谋求经济效益与社会效益的统一。同时在国际市场上积极地发展具有低成本、高附加值比较优势的劳动密集型技术产品,重点培育高新技术产业,壮大科技产业集团的竞争实力,并以同类并购、兼并等方式,加快国际性控股集团的建立。无疑,这既有利于科技经济集约化战略的实施,也将有助于实现经济增长方式的实质性转变。

参 考 文 献

- [1]隋映辉,科技产业论,山东人民出版社,1994
- [2]世界银行,东亚奇迹,中国财经出版社,1995
- [3]周振华,我国现阶段经济增长方式转变战略定位,经济研究,1996(10)
- [4]隋映辉,中国科技经济的协调发展及运行机制构建与完善,新华文摘,1992(9)
- [5]国际科技发展报告,国务院发展研究中心国际技术经济研究所,1995 (责任编辑 王宏章)

(上接第55页)

尽管作物多倍性育种具有深远的意义,但是,由于育种的难度比较大,育种周期比较长,育种效果在短期内还难以表现出来。

此外,结实率比较低和种子不饱满历来是禾谷类作物多倍性育种的难题。如果不能采用有效措施,则以种子生产为目的的禾谷类作物要取得多倍性育种的突破性进展是不可能的。目前,在育种上一般采用在人工多倍体水平上进行广泛的杂交育种方法来解决这一难题。除此之外,随着生物技术水平不断提高,新的研究方法不断产生,从分子水平上弄清多倍性作物结实率低和种子不饱满的DNA分子机制,然后利用基因工程方法对多倍性作物进行进一步改造,由此可望提高其结实率,使其种子充实度达到正常水平。

根据目前作物多倍性育种的现状和生物学技术的发展,预计在不远的将来作物多倍性育种的另一次热潮将会到来。人类将可能在如下3个方面有重大突破:第一,随着作物多倍性育种的经验不断丰富,由此可望揭开自然界中“多倍性育种”的某些奥妙。第二,随着分子生物学研究的不断深入和其应用技术的不断完善,通过多倍性水平的基因操作技术,将有可能彻底探明禾谷类作物中多倍体结实率低和种子不饱满的分子机理。第三,通过多倍性育种将为作物杂种优势的固定,寻找到新的无融合生殖基因。根据自然界中具有无融合生殖特性的植物几乎都是多倍体这一客观事实,可以推测,通过多倍性途径可能更容易寻找到具有无融合生殖特性的种质资源。这将开辟作物杂种优势利用研究的新领域,开创作物杂种优势育种的新局面。

(责任编辑 肖庆山)