

中国水稻无融合生殖育种的研究进展

Advance in the Research of Breeding Apomixis Rice in China

黄群策

(湘潭师范学院生物系, 副教授 湘潭 411201)

植物的无融合生殖是一种特殊的种子克隆。这种生殖方式受特定基因控制, 不需要经过受精过程就能形成胚, 进而以种子繁殖其后代。无融合生殖包括营养性无融合生殖、无融合结子和单性结实三大类型。在无融合结子中又可以分为单倍性配子体无融合生殖(包括孤雌生殖和孤雄生殖)、二倍性孢子体无融合生殖和不定胚这三种形式。根据无融合生殖特性在后代中的表现可以进一步划分为专性无融合生殖和兼性无融合生殖。

温克勒(Winkler)1906年在对显花植物的生殖特性进行观察研究后首先提出无融合生殖(Apomixis)这一术语。随后, 国外学者对作物育种上利用无融合生殖材料的可能性进行了长达60多年的探索, 在36个科370种植物中发现了无融合生殖材料, 培育出具有无融合生殖特性的早熟禾品种和巴费尔草品种; 通过转入狼尾草专性无融合生殖基因, 培育出专性无融合生殖的珍珠粟。此外, 前人在玉米、高粱和小麦等作物的育种中也开展了无融合生殖基因的寻找、筛选和转育研究。

我国水稻无融合生殖育种的研究始于1976年。当时, 由于籼型三系杂交稻在生产中大面积试种获得成功, 杂交水稻的产量优势非常明显, 所以, 许多水稻育种家试图通过培育无融合生殖水稻系将水稻的杂种优势固定下来, 由此免除杂交水稻的制种程序。利用远缘花粉蒙导、理化因素处理、延迟授粉、利用四倍体水稻材料和二倍体水稻材料进行两段授粉等方法, 水稻育种家们诱导出一大批水稻孤雌生殖材料。中国水稻无融合生殖育种的特点之一是从丰富的稻种资源和育种材料中寻找和发掘无融合生殖材料。黎垣庆(1980)筛选到梗稻多胚苗材料 AP I (陆 52) 和 AP II (阿里斯思尼); 郭名奇(1980)获得籼稻多胚苗材料 AP III (双 13) 和 AP IV (双 3); 周开达(1988)在海南南繁育种材料中发现一株花粉高度不育而能单性结实的多源性无融合生殖水稻 SAR-1; 陈建三(1988)报道, 水稻常规品种 84-15 具有无融合生殖特性; 郭学兴(1988)发

现细胞质雄性不育系 $C_{1001}A$ 及其保持系 $C_{1001}B$ 也具有单性结实的特性; 蔡得田(1991)在籼粳杂种后代中筛选到高频率无融合生殖材料。

经过以袁隆平为首的杂交水稻育种家们的充分论证, 国家科委于1987年将水稻无融合生殖的研究确立为“国家863计划生物技术领域”的重大研究课题。1992年元月13~15日在湖南长沙召开了首届国际水稻无融合生殖研究的战略研讨会, 外国学者们对中国水稻育种家在短期内所取得的研究成果表示钦佩和震惊。有关专家一致认为, 通过筛选和培育具有实用价值的无融合生殖水稻来固定水稻的杂种优势将是今后水稻育种的一个重要方面, 在这一研究领域内的重大突破将会给全球水稻生产带来一个崭新的局面。

一、主要研究成果

1. 水稻无融合生殖育种的基本策略

在无融合生殖材料中, 只有二倍性孢子体无融合生殖材料和不定胚材料能使其后代完全保持母体的遗传特性, 因而这两种材料对于固定水稻杂种优势才具有实际意义。在育种上, 水稻育种家们的育种目标就是要筛选这两种无融合生殖材料。

理想的无融合生殖基因必须具备四个基本特性: 显性遗传、简单遗传、无融合生殖特性稳定并能得到充分表现、受环境条件的影响比较小并能表现出专性无融合生殖特性。

在育种上利用水稻无融合生殖基因来固定水稻杂种优势则要求同时存在有性生殖植株和无性生殖植株, 并且通过两者杂交就能将无融合生殖基因转移到杂种后代中。当有性植株与无性植株杂交时, 无融合生殖程度很高的植株或专性无融合生殖植株只能用作父本, 而有性植株只能用作母本。依此看来, 无性植株必须是正常可育并携带有无融合生殖基因的花粉粒。

2. 水稻多胚苗的研究

在一粒水稻种子内具有两个或两个以上胚的现象称之为多胚现象,而由一粒多胚种子同时萌发出两株或两株以上幼苗的水稻个体称之为多胚苗。由于多胚苗的产生与无融合生殖有密切关系,育种家们试图通过寻找多胚苗来发掘现有水稻材料中的无融合生殖基因。

研究表明,黎垣庆所筛选的 AP I 和 AP II 的双苗率分别为 16.1% 和 5.6%;郭名奇所选育的 AP III 和 AP IV 的双苗率分别为 32.4% 和 5.0%;郭学兴培育的 C₁₀₀₁ 的双苗率的变幅为 14.1~60%;刘向东(1991)报道,PM₁ 的双苗率为 30%,PJ₅ 则为 3%。由此可见,我国育种家目前所掌握的水稻双苗材料的双苗率还比较低,直接利用这些材料的可能性不大,还需要做大量选育和转育工作。

利用这些多胚苗材料,我国学者分别从形态解剖学特点,多胚水稻的胚位、苗位与胚的组成,双胚苗发生及其遗传特性,影响双胚苗频率的因素,以及提高双胚苗频率等方面展开了研究。研究表明,水稻多胚苗中最常见的为双胚苗,占 60~90%,而 3~7 胚苗的出现机率比较小;水稻多胚种子包括一个有活力的胚(活胚)和无活力的胚(死胚),或者包括多个活胚,多胚苗的胚位和苗位均有正常和异常之分;多胚苗的特性在遗传上受特定的基因控制,能按特定方式遗传;谷壳有无、萌发前预处理温度高低、外源激素、Zn²⁺ 和 H₂O₂ 浓度等对多胚苗的发生频率都有一定的影响。这些研究结果为多胚苗水稻材料的选育提供了一定的参考。

3. 水稻单性结实材料的研究

郭学兴等(1991)的研究结果表明,C₁₀₀₁ 是一份具有多种无融合生殖类型的种质材料,它除了表现多胚苗特性外,还具有单性结实特性。C₁₀₀₁ 的单性结实特性可以遗传,受特定基因控制;在无融合生殖体中,不定胚占 3.84%,由卵器发生的无融合胚点约为 0.63%,由反足细胞形成的多细胞结构占 4.43%。由此可见,C₁₀₀₁ 很可能是一份二倍性兼性无融合生殖材料。

周开达(1991)在试验中发现,SAR-1 的花粉粒高度不育,没有正常的受精能力;在严格的隔离条件下,SAR-1 的某些株系的自交结实率高达 55.33%;经过剪颖去雄和温水杀雄处理后其颖花也能结实,其结实率为 17.5%;SAR-1 具有雄性不育而由雌花单性产生种子的特性。

蔡得田等(1991)的研究结果表明,HDAR₀₀₁ 的无融合生殖的发生频率为 48% 左右,HDAR₀₀₂ 的为 50% 左右;这两份单性结实材料不经过受精过程能自发地形成胚,随后产生无胚乳苗、中间苗、反向苗、侧生苗、小种子苗和瘦长种子苗等多种异常苗;无融合生殖植株的体细胞染色体数为 $2n=24$ 。

4. 水稻无融合生殖材料的诱导研究

通过特定的诱导方式筛选水稻无融合生殖材料是一条值得探索的途径。从目前的研究来看,我国学者在诱导水稻单倍体无融合生殖材料方面已经获得了一些成功的经验,但在诱导水稻二倍体无融合生殖材料方面还有待继续努力。周嫦和杨弘远(1980)首先从水稻未受精的离体培养子房材料中诱导出单倍体植株。郭仲琛(1982)和蔡得田(1988、1991)等通过培养未受精的水稻离体子房也诱导出单倍体植株。

在利用不同材料进行无融合生殖材料的诱导过程中学者们发现,诱导频率因材料不同而表现出明显的差异。一般而言,对梗稻的诱导频率要高于对籼稻的诱导频率;在同一亚种内,对杂种的诱导频率要高于对稳定品种的诱导频率。

利用多胚水稻未受精子房进行培养的研究结果表明,对水稻二倍体无融合生殖材料和单倍体无融合生殖材料的诱导机制存在着本质差异,由此吸引着许多学者在这些方面进一步探索。学者们预言,随着对水稻未受精子房的离体培养技术不断完善,有可能将来自其它作物的无融合生殖基因转入水稻中。

二、急待解决的问题

1. 寻找新的无融合生殖材料

我国水稻育种家目前所选育的各种水稻无融合生殖材料虽然各自具有一些特点,但仍然难以直接利用,其利用价值还不能肯定。因此,寻找新的无融合生殖材料是这一研究领域的当务之急。

根据我国目前的研究现状,育种家们在寻找新的无融合生殖材料时主要采用如下四条技术路线:一是在现有的栽培稻品种资源和近缘的野生稻资源中寻找。二是通过发现和筛选多胚苗材料寻找。三是通过对常规杂交组合进行筛选、结合组织培养或采用原生质融合技术、基因工程技术将外源无融合生殖基因导入水稻中,然后通过常规育种方法培育出水稻无融合生殖系。四是借鉴早熟禾等作物的成功经验,寻找和利用兼性无融合生殖材料。

2. 现有材料的无融合生殖株的发生频率有待于进一步提高

目前我国水稻育种家所掌握的材料,其无融合生殖株的发生频率还比较低,直接利用的可能性并不太,因而进一步提高这些材料的无融合生殖株的发生频率将是育种工作的一个重要方面。现有的研究表明,采用株系选择法、苗位筛选法、药剂诱导法、杂交选育法、辐射处理法和利用先进的生物技术有可能将现有材料的无融合生殖株的发生频率提高。

3. 淘汰水稻合子胚的探索

我国目前所掌握的水稻多胚材料可能都属于兼性无融合生殖材料。利用这些兼性无融合生殖材料来固定水稻杂种优势必须设法淘汰其合子胚。从目前的技术水平看,淘汰水稻的合子胚可以遵循两条技术路线:一是导入长休眠基因。利用不定胚在本质上属于体细胞组织,没有休眠特性这一特点,将长休眠基因导入兼性无融合生殖水稻中。在合子胚还处在休眠期内开始播种这种水稻,由此所获得的幼苗全部由不定胚产生。二是利用特定的化学药剂杀死合子胚。根据合子胚和不定胚在生理生化特性和发育特性上的差异,寻找和筛选出能杀死合子胚或卵细胞,但对不定胚没有本质影响的化学药剂。如果能寻找到这种化学药剂,则可以通过对兼性无融合生殖植株施用化学药剂来达到杀死合子胚而保留不定胚的目的,随后在得到的种子中保留不定胚,由此长出的幼苗全部由不定胚产生。

三、评 述

我国水稻无融合生殖的研究起步比较晚,但目

前已经取得了令国外专家震惊的科研成果。我国学者在水稻无融合生殖的育种途径、从多胚苗中寻找不定胚材料、无融合生殖材料的细胞胚胎学观察和通过特定方式诱导无融合生殖材料等方面进行广泛的研究,由此获得了许多宝贵的经验。

通过培育水稻无融合生殖系,从而固定水稻杂种 F_1 的强大优势是水稻育种学上的一条有效途径。目前这方面的科研进展离有关专家的期望还有一定距离。今后在育种上的工作重点主要包括如下三个方面:一是利用水稻常规育种方法在现有稻种资源中寻找和筛选新的无融合生殖材料,特别是二倍体专性无融合生殖材料。二是对现已掌握的无融合生殖材料进行转育和筛选,特别要注意提高其单性结实频率,由此培育出具有实用价值的无融合生殖材料。三是借助先进的生物技术如花粉管通道法等,将远缘植物中简单遗传的专性无融合生殖基因转移到水稻细胞中。可以预言,我国的水稻无融合生殖育种在不远的将来一定会开创一个崭新的局面,由此给水稻生产带来巨大的经济效益。

(责任编辑 刘先曙)

读者来信

编辑部:

贵刊1994年第4期杨书章《学龄儿童失学状况分析》一文,关注教育,用心可敬,也下了不少功夫处理数据,但我以为由于立论依据的基本概念有误,所描绘的图像就难免与实际大相径庭。

问题在于,作者忽略了统计时点的差别和学校运行的特点。1990年人口普查的时点为7月1日。学校是按学年招生运行的,当时达到法定入小学年龄的儿童要到新学年开始,即9月份开学时才能入学,这部分人当时还未入学完全正常。按当年7月1日全国1%抽样推算,6岁、7岁儿童分别为1907万和2021万。由于忽略时点而将在本学年的10个月内达到入学年龄而在下学年才能入学的儿童约1670万计入“失学”显然失实。这个数字相当杨文中声称失学儿童总数的70.4%。

其次,杨文将学龄儿童定义为6~14岁,与我国现行统计指标定义不符。所以,计算也不能反映实际情形。看来,原意为以小学、初中学制共9年为依据。现实是,我国中小学学制是6、3+3(小学6年,初、高中各3年)和5、3+3并存,就是说,小学、初中加起来共9年(约占6成)和8年并存。普及9年义务教育是较长期的目标,到世纪之交实际上是争取按已有学制基本做到普及初中,即8年或9年教育。即使按照这个还未实现的义务教育目标来看,将儿童学龄一律定义为9年,显然不切实际。如以40%地区按8年计,学龄儿童总数又将相差约800万。

第三,作为长远目标,尽管中央政府提倡6岁入学,

但小学招生的入学年龄由各地政府因地制宜规定,大都在六七岁之间。相当一部分城市逐步向6周岁入学发展,但规定7周岁入学的地区仍然不少。因此,7月1日满6岁的儿童,即使在6周岁入学的地区也大都不能计入学龄儿童,而在那些规定7周岁入学的地区将7月1日达7周岁的儿童也一律列入失学,又会造成几百万的误差。

综上所述,杨文由于基础数据出了问题,加以对各地区学制、入学年龄的参差可能不了解,进而对各省市区数字计算及比较结果也就难免徒劳,实在遗憾。

学龄儿童失学问题是世界性的,特别是发展中国家教育中的重要问题,理应受到关注。现在我国,学年初的学龄儿童入学率多年来已高于97%,不低于发达国家,学年中还有几个百分点的中途辍学。但症结更在于办学条件及教育质量堪忧,此处不再赘述。国家统计局的同志根据人口普查或专题抽样的同样结果,不止一次以简报等形式宣传过“6~14岁儿童失学严重”,杨文实际上是将统计局的论据及论点加上分地区处理后公开发表。用意固然未可厚非,但本着实事求是的科学态度,建议将上述意见予以披露,以正视听。

周贝隆

1994年4月25日