

2n配子在马铃薯育种中的应用

屈东钰 程天庆

(中国农科院蔬菜所)

前 言

所谓2n配子就是具有植物体细胞染色体数目的花粉或卵。现已清楚, 不减数雄配子(2n花粉) 的发生在植物界是广泛存在的(Skiebe 1969, Harlan & wet 1975)。例如在曼陀萝(Satina & Blakeslee, 1935), 玉米(Rhoades & Dempsey, 1966) 及马铃薯上(Mok & Peloquin, 1975a) 先后发现有2n花粉或2n卵的产生, 最近有报道说在菜豆上也发现有2n配子的产生(J. R. Myers et al., 1984)。不论从研究的深度或广度, 均以马铃薯2n配子的研究最突出。从70年代初到现在, 许多科学家对马铃薯2n配子的遗传及育种学上的意义进行了深入的研究。从地理分布上看, 主要有三个研究单位, 第一是威斯康星大学园艺遗传系的Peloquin先生及同事, 在马铃薯2n配子方面作了许多开掘性工作。第二是荷兰瓦赫宁根农业大学的Hermesen及Ramanna两位教授, 他们对于2n配子的遗传效应: 2n配子在实生种子利用上的作用有较深的研究。第三是国际马铃薯中心的Iwanaga在2n配子的细胞遗传学及在育种上的应用进行了全面细致的研究。现在越来越多的马铃薯育种学家希望借助2n配子的研究, 为马铃薯育种及实生种子利用开创新局面。本文从世界马铃薯育种的现状出发, 阐述马铃薯2n配子的细胞遗传学基础、遗传效应及在育种上的应用, 探讨解决当前马铃薯育种工作中存在的问题的途径。

一、马铃薯种质在育种中利用的现状

原产秘鲁和玻璃维亚的马铃薯为短日照作物; 马铃薯传入欧洲后, 由于欧洲是长日照地区, 引入的*S. andigena*在欧洲不结薯块, 因为*S. andigena*在日照12小时以下才能结薯, 而欧洲9月21日后才能有12小时的日照, 可是10月初就出现霜冻, 这样结薯时间短, 引入的*S. andigena*在欧洲作了大量的选择工作才变为结薯块的马铃薯, 这些品种叫做*S. tuberosum* (普通栽培种)。这些亚种能适应14小时的长日照, 并在后来由欧洲传入北美洲及亚洲等地(Iwanaga, 1985, 程天庆整理)。

当年西班牙海员把马铃薯带回西班牙的塞维利亚(Seville)(Salaman, 1937), 品种数量十分有限, 后又经过长期的选择保存下来的品种遗传背景比较狭窄。美国的主薯品种Russet Burbank, 1876年育成, 现仍在生产上使用; 荷兰的Bintje(宾杰)于1910年育成; 英国的五月后(May Queen)于1900年育成, 日本大量种植的Irish Cobbler(男爵)为美国1878年选出的品种, chippewa为美国1933年育成的品种; Katahdin(美国, 1932年); Early rose(早玫瑰, 美国1861年); Triumph(胜利, 美国1878年); Houma(火玛, 1933年美国)。Anemone(白头翁, 东德)。Mira(米拉, 德友1号)、Epoka(疫不加, 波友1号, 1955年波兰), 这三个品种都是50年代传入我

国的。以上品种是我国目前生产上利用的一些主栽品种(东农303、克新系统、乌盟684, 丰收白, 虎头、跃进等)的杂交亲本。据程天庆先生1985年统计, 在我国解放后育成的93个马铃薯品种中, 23个用292—20(来源于 Houma)作亲本, 占育成品种的24.7%; 14个用卡它丁(Katahdin)作亲本, 占育成品种15%; 14个用Epoka作亲本; 8个用Mira作亲本; 8个用紫山药作亲本; 6个以白头翁作亲本(主要用在早熟育种上); 7个以小叶子(小黄山药, B₇₈₋₁₆)作亲本。

全世界现有推广的177个品种中, 大多数其亲本都是100年前的老品种, 每年在马铃薯育种工作上花了不少钱, 但未育成更好的品种(Page, 1986)。主要是育种材料的基因贫乏, 没有突破*S. tuberosum*的种质范围, 遗传背景狭窄, 所以难以创新。

马铃薯属约有200个种, 其中结薯块的有160个种。在结薯块的马铃薯种中有74%为二倍体种($2n=2x=24$); 其次是四倍体种($2n=4x=48$), 占11.5%; 六倍体种($2n=6x=72$)占5%; 三倍体种($2n=3x=36$)占4.5%; 五倍体种($2n=5x=60$)占2.5%; 其他混倍体种($2n=Nx$)占2.5%。在这些倍性材料中, 发现 $4x$ 和 $2x$ 种质资源具有重要的特性。四倍体种质具有抗晚疫病, 抗PVX、PVY、PLRV; 抗囊线虫, 耐热和早熟等。二倍体种质具有抗早疫病、青枯病、黑胫病、块茎蛾、根结线虫、囊线虫, 抗霜冻, 早熟、耐热、干物质高等特性。如何实现野生种(大多数是二倍体)与栽培种优良基因的集中、组合, 进行遗传信息的交流, 桥梁是什么? 这是遗传育种学家们致力解决的问题。传统的回交育种, 费时间而结果是令人失望的; 新兴的遗传工程(特别是细胞杂交与融合)还远没达到育种实际应用的程度。而马铃薯 $2n$ 配子的发现, 给人们

带来了希望。

二、 $2n$ 配子的细胞遗传学基础

不减数的雄配子($2n$ 花粉)的发生, 在植物界是广泛存在的(Skiebe, 1969; Harlan & Wet, 1975)。综合起来, 主要影响减数分裂过程而导致 $2n$ 配子发生的三个控制因素有:

1. 远缘杂交: 当物种间亲缘关系甚远的两个种杂交, 由于长期以来遗传漂移, 地理隔离, 遗传上的不亲和性及遗传平衡的破坏, 使得 F_1 中小孢子发育时减数分裂不能正常进行, 特别是同源染色体不能正常配对(Karpechko, 1927; Woodworth, 1929; Darlington, 1930; Wagendar, 1968a, b)。

2. 改变小孢子发生过程的基因突变: 在整个减数分裂过程中有一系列的突变基因作用点(见图1), 但能引起性母细胞产生不减数配子只有偶线期到粗线期, 胞质分裂期和中期I, 如ds、as、syn、dsy、dy、pc₁、pc₂、pc₃、ps等基因作用下会导致 $2n$ 配子的产生。(Bergner et al. 1934; Satina & Blakeslee, 1935; Dourick, 1953; Mok & Peloquin, 1975a, b; Chao CY et al. 1960; M. L. H. Kaul et al., 1985)。

3. 极端环境条件: Sax早在1937年就作了综述, Okuno 1951年和1952年也报道了极端环境条件可以诱使植物产生 $2n$ 配子。例如病毒侵染(Chavez & De sosa, 1971)或虫瘻(Kostoff & Kendall, 1929); 自然脱水(Lougley和Clark, 1930)或人工脱水(Giles, 1939); 植株年龄增大(Ramanna, 1974)。用氯仿处理(Lufkov, 1937), 所有这些因素都确认是促进不减数配子形成的环境因子。等位基因的差异影响了不减数配子发生(Skiebe,

1972); 极端的温度: 冷 [Belling 1925 (Uvularia), de Mol 1929(Tulip Hyacinthus), lutkov 1937(Rephanobrassica); Okuno 1951, 1952(Solanum)]; 热[Stow 1929 (Solanum); Lebedeff 1940(Zea);

Lewis 1943(Prunus); Jaim 1962 (Lolium)]; 先冷后热[Matsuda 1936(Ptunia), Sax 1936, 1937 (Phoeo, tradescantia)] 都会影响减数分裂。

2n配子发生是遗传基础与环境条件共

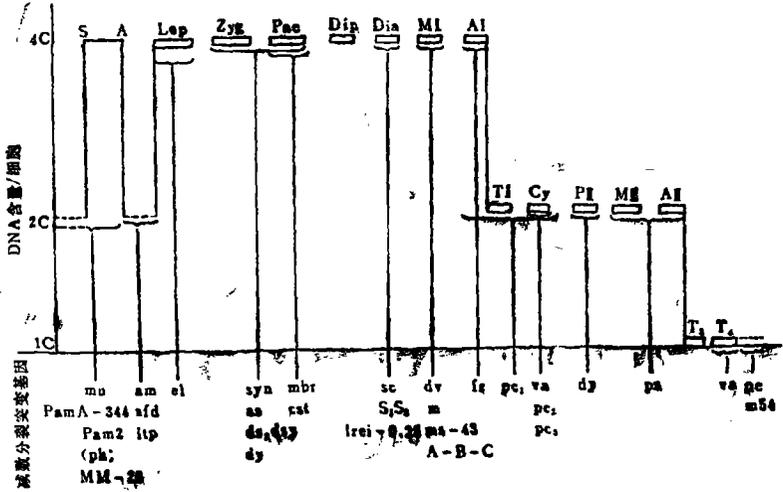


图 1. 高等植物中一些减数分裂突变作用的时期 (仿M. L. H. Kaul 1985 TAG)

同作用的结果, 是突变基因通过影响性母细胞的发生和发育而导致配子可育或不育, 整倍性或非整倍性。所以这里着重阐述一下影响高等植物减数分裂的突变基因。

减数分裂是由多基因调控的结果 (大多数基因以显性状态表现出来), 这一情况通过探测减数分裂之前减数分裂期, 减数分裂之后三个时期过程中, 许多影响减数分裂的隐性突变基因的出现而得到证实。这些基因的位置和作用时期是专化的; 少数是性别专化的, 其中最常见的影响雄性减数分裂 (花粉母细胞的发育) 和导致雌性不育 (突变基因ms), 还有阻碍联会和交叉形成 (联会突变) 作用。从而导致配子败育, 这些突变基因, 大多数影响了整个染色体组, 但有几个仅影响染色体组中的某一特定染色体。所以同一物种的染色体组内不同染色体的行为是不一样的。有些突变基因改变了染色体的形态和功能。有些修饰了染色体的运动和迁移

(如 ps、syn+ps 等), 螺旋化的完整程度等 (M. L. H. Kaul & T. G. K. Murthy, 1985)。

三、2n配子形成的研究

1965年美国威斯康星大学开始对2n配子形成机制进行研究, 到1970年, 基本上对马铃薯二倍体中2n配子的形成有了明确的认识。S. J. Peloquin, (1970)认为2n配子是由性母细胞在减数分裂过程中形成了平行纺锤体所造成的, 同时指出产生纺锤体是受一对隐性基因 psp支配的。1975年D. W. S. Mok & S. J. Peloquin发现了二倍体马铃薯中2n花粉形成的三个途径。在每一个途径中都是由于小孢子发生受到修饰, 染色体的迁移改变, 结果导致2n花粉的形成。第一, 是平行纺锤体 (ps), 在小孢子发生的减数分裂中期II, 两组染色体平行排列在赤道板, 后期II染色体向两极迁移时,

纺锤丝是平行的 (而不是通常的成 60° 夹角), 且融合到一起, 到末期 I, 一个性母细胞分裂为二。第二, 胞质较早分离 (pc)。到目前为止已发现了 pc_1 、 pc_2 、 pc_3 三个隐性基因控制着这一过程, 它们不是等位基因 (Mok & Peioquin, 1975), 而是独立遗传的, 在四倍体中以零式 (pc pc pc pc) 的形式表现出来。在 pc 的支配下, 第一次减数分裂后不再进行第二次减数分裂就直接进行胞质分离。 pc_1 和 pc_2 有所不同, pc_1 基因引起不正常的后期 I, 细胞基本末期 I 提前分裂; pc_2 没有这样的情况, 它在前期 II 才起作用, 发生胞质分裂 (Mok & Peioquin 1975b) (见图 1)。但在观察 W5293.3 \times W1268.8 杂交后代时发现了 pc_3 , 但对于其确切的遗传学特性还不清楚。第三, 联会突变 (syn) 与平行纺锤体 (ps) 共同作用。我们知道交换是细线期后期的事件, 是基因重组的先决条件; 有效的同源染色体配对是交换发生的必要先决条件, 而配对是由联会

复合体形成引起的, 这个过程是受基因调节的, 调节基因的突变导致了联会复合体的形成中断, 结果形成单价体, 小麦不联会突变体发生就属这种情况 (Lacour & Wells, 1970), 它的联会复合体的次要成分是正常的, 但是绕在两条同源染色体的主要成分缺失。结果不发生同源配对, 形成配子不育。在马铃薯中先后发现了四个联会突变基因, 分别是 $syn1$ (Iwanaga & Peioquin, 1979), $syn2$ (Tohnston 等, 1981), $syn3$ (Okwuagwu & Peioquin, 1981), $syn4$ (Iwanaga, 1984)。单一的联会突变也同其他植物的联会突变一样, 中期 I 出现单价体和高度雄性不育。Okwuagwu & Peioquin (1981) 曾阐述了联会突变与平行纺锤体突变结合产生可育 $2n$ 花粉的可能性, Iwanaga (1984) 从墨西哥品种 Atzimba 的单倍体中发现了 $syn4$, 并证实了它与 ps 基因共同作用产生了可育的 $2n$ 花粉, 他将全部 (转13页下)

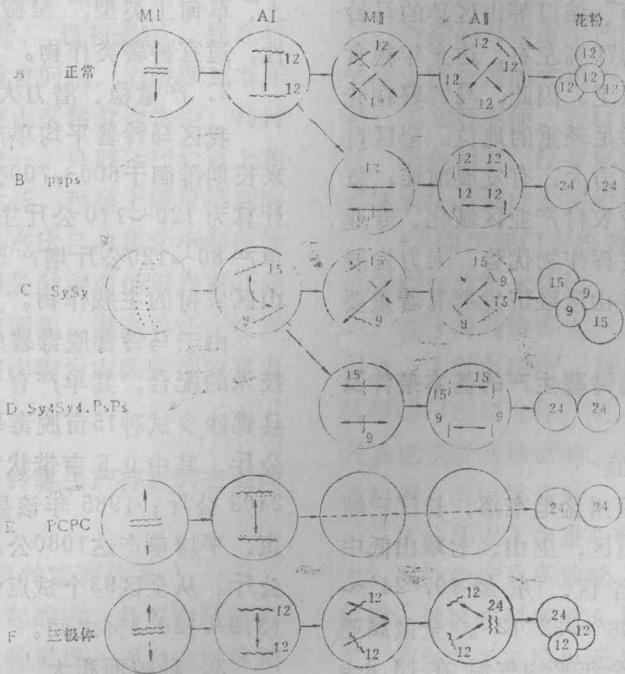


图 2. 正常减数分裂和 $2n$ 配子的形成方式 (引自 Iwanaga 1985 和 E. W. Souter 1980)

与块茎干物质含量之间相关不显著 ($r = -0.3156$)。因此, 通过简单选择就可选育出低还原糖含量、高干物质含量的品种。

讨 论

从本试验结果可以看出, 现有的栽培马铃薯中, 块茎还原糖含量这一性状有很大变异。供试材料中还原糖含量最高的是 T8073, 其含量为 $97.00\text{mg}/100\text{g}$ 鲜重; 而最低的是 N2167, 其含量为 $11.62\text{mg}/100\text{g}$ 鲜重。在实生苗当代也表现出广泛的变异 (见图 1)。许多研究结果也都有相似的结论 (Shinkaren, 1983; Miller, 1975)。这表明, 在现有的栽培种中选择还原糖含量低的品种有较大的潜力。虽然配合力分析结果表明该性状主要受基因加性效应控制, 但也不能忽视非加性效应的作用。在 T8024 ($17.99\text{mg}/100\text{g}$ 鲜重) \times N2167 和东农 303 ($14.33\text{mg}/100\text{g}$ 鲜重) \times N2167 两个组合中, 亲本性状值相近, 而子代平均值却分别为 $101.00\text{mg}/100\text{g}$ 鲜重和 $77\text{mg}/100\text{g}$ 鲜重。与此相反, 在 T8073 \times NEA06 ($26.80\text{mg}/100\text{g}$ 鲜重) 和 T8024 \times N2167 中, 亲本性状值相差较大, 而子代平均值却相似, 分别为 $102.00\text{mg}/100\text{g}$ 鲜重和 $101.00\text{mg}/100\text{g}$ 鲜重。这说明, 在育种实践中不但要考虑亲本自身的性状表现, 也应注意组配效应。

(接 105 页)

单倍体的花粉粒分为三类: 第一类, $2n$ 花粉和 n 花粉都有很强的染色体。第二类, 不同大小的花粉都败育 (不染色)。第三类, 所有能染色的花粉粒都是 $2n$ 花粉。细胞学分析表明后二类的花粉母细胞联会不正常, 而第三类有 ps 基因的作用, 第二类则没有。另外也有少数报道由于纺锤体的迁移形成三

供试品种 (系) 在块茎干物质含量这一性状上的展异幅度相对要小些 ($16.7\sim 21.1\%$)。全体实生苗块茎的变幅为 $14.5\sim 30\%$, 其中绝大多数为 $19\sim 21\%$ 。这与其它报道 (Gaur, 1981; Schippers, 1976) 的结论相同。这一结论说明, 在现有的栽培品种中选择高干物质含量的潜力有限, 为了提高性状值, 可应用轮回选择来使控制该性状的基因累积, 才可望选育出干物质含量高的品种。

参 考 文 献

- [1] Akeley, R.V.: The inheritance of dry-matter content in potatoes. Amer. Potato J., 1974, 21.
- [2] Banse, H.J.: Chemical composition of potato (*S.tuberosum*). Agri. Sur., 1984, 12(1).
- [3] Gaur, P.C.: Combining ability for yields, its components and tuber dry matter in potato. Indian J. Agri. Sci., 1983, 53(10).
- [4] Miller, R.A.: Effect of variety and harvest date on tuber sugar and chip colour. Amer. Potato J., 1975, 52(12).
- [5] Okeefe, R.B.: Heritability and repeatability for Quality factors in potatoes. Amer. Potato J., 1974, 51(9).
- [6] Schippers, P.A.: The relationship between specific gravity and percentage dry matter in potato tuber. Amer. Potato J., 1976, 53(4).
- [7] Shinkarev, V.I.: Content of reducing sugars in potato tubers. PBA, 1983, 53(9).
- [8] Weaver, M.L.: Potato composition II; Tissue selection and its effects on total sugar, total reducing sugar, glucose, fructose and sucrose contents. Amer. Potato J., 1978, 55(2).

极体, 也会导致 $2n$ 配子的形成, 但以此种方式形成的概率不大, 因为要发生平行纺锤体在两极非常接近或一端融合在一起, 结果在末期 I 形成一个三极状态, 最后形成两个 n 配子和一个 $2n$ 配子 (E. W. Souter, 1980), 综上所述, 可用图 2 表示。