

被子植物杂交障碍的机制 (I)

不协调性模型

徐 涵

(中国科学技术协会 北京)

〔摘要〕 本文通过对不协调性模型的讨论和对杂交障碍的分析, 建议以不协调性模型解释杂交障碍的机制。同时本文扩大了原不协调性模型中匹配基因系统的含义, 并引入随机过程、障碍基因区和障碍基因顺序的概念, 对原不协调性理论作了必要的修改和扩展。

关键词: 胚胎学; 杂交; 不协调性; 不亲和性。

在植物远缘杂交中, 杂交障碍有其不同于自交不亲和性的独特机制。但迄今对杂交障碍的研究多限于形态和生理方面, 对其遗传机理的研究甚少。为克服杂交育种中迁到的生殖障碍, 探讨障碍的机制是必要的。本文以杂交胚胎学为基础, 讨论杂交障碍的机制, 以期揭示障碍的机制和克服障碍的依据。

一、不协调性模型

不协调性(incongruity)是指杂交双方远缘基因组所携带的遗传信息不匹配, 造成杂交双方间有性过程不协调, 从而导致杂交障碍。这一概念最先由Hogenboom于1973年提出, 并随后建立了系统的不协调性理论(Hogenboom, 1975)。该理论从植物的协同演化出发, 认为远缘植物种群间的生殖隔离是植物两性个体(包括生殖器官)在其演化中共同在对相互间及与外界环境间的适应中逐渐特化的结果。一定种群中雌雄的一方对另一方来说是环境的一部分, 因而一方的改

变就造成了对另一方的选择压力, 使产生对该方的适应, 即共济官能。这种变化的最终原因是与生殖有关的基因的改变。这一过程发展并积累下去, 就会从原种群中分化出另一新种群, 这个新种群与原种群的关系已不再协调一致, 其各自携带的遗传信息是有所不同的, 其间的差异程度与分歧演化的程度有关。外环境变化越大, 对性双方造成的选择压力就越大, 而性双方中一方对已发生变化的另一方越是相适应和协调(协同演化), 则它们与原种群的关系就越疏远, 最终形成了生殖隔离的不同群体。

这一理论强调了匹配基因系统。雌雄双方在有性生殖中都有与此有关的基因在发生作用, 他们分别控制着与性过程有关的形态建成和生理活动。在相互协调的雌雄双方, 一方的一系列这类基因恰与另一方的这类基因相对应, 例如, 产生柱头表面角质层的基因与花粉中产生角质酶的基因对应。这种功能相对应的基因群称做匹配基因系统。如果花粉中缺

*国内有人将该词译为“不协和性”, 与原意有别。

少产生分解柱头角质的角质酶基因, 则花粉匹配基因系统在这一位点上就不能与雌蕊匹配基因系统匹配, 因此不能产生花粉—雌蕊间的有效反应, 从而出现了不协调性障碍。

由上述考虑, Hogenboom把雌蕊设想为一个有性过程的障碍系统, 它包括与花粉管生长及与受精有关的所有雌蕊的性状(其中每一个性状都可看做是一种障碍, 要求花粉对它有相应的适应或克服能力), 称为障碍能力**b**(barrier capacity, **b**)。对应的每一个基因称障碍基因, 花粉对雌蕊发生效力的所有能力称为穿越能力**p**(penetration capacity, **p**), 对应的基因称穿越基因。这样, 障碍基因与穿越基因实际上就是一对匹配基因系统。雌蕊中的障碍基因产生的每一性状, 花粉就要有对应的穿越基因发生作用以穿越障碍。如果在演化中雌蕊增加了一个障碍或花粉失去了某穿越能力就会导致不协调性。Hogenboom由此建立了一种数字化的不协调性模型(表1)。

二、不协调性模型的讨论

不协调性模型实际上是多基因控制模

型, 它与自然选择的理论相符, 能够对植物界普遍存在的种群间生殖隔离作出令人满意的解释。

在珍珠梅(*Sorbaria Sorbifolia*) × 木槿(*Hibiscus syriacus*) 杂交中, 木槿花粉不能在珍珠梅柱头上萌发。珍珠梅柱头表面平均直径0.6mm, 乳突细胞不显著; 花粉平均轴长0.008mm, 外壁无刺。而木槿柱头表面直径平均2mm, 花粉平均直径0.1mm, 外壁具长的刺状纹饰; 传粉时花粉落在极长而密生的柱头表皮毛中水合萌发。当这种庞大的木槿花粉由长刺支承在珍珠梅小而较平滑的柱头表面上时, 花粉根本无法水合, 更谈不上萌发。这种无效现象并不需要有一定的抑制基因发生象自交不亲和性那样的主动拒绝作用, 仅仅是由于花粉与柱头不相适应。

类似的情形在小叶杨(*populus simonii*) × 旱柳(*Salix matsudana*) 的属间杂交中也有发生。旱柳的花粉管在到达小叶杨花柱基部时, 迁到了贮藏大量淀粉并排列致密的花柱组织, 由于旱柳花柱中并无此贮藏组织化的致密区域, 因而小叶杨花粉管能够穿过的这一区域, 旱柳

表1 不协调性的数字模型

杂交障碍	杂交组合	
协调:	[b: AA, P: aa] 和	[b: AA, P: aa]
单边不协调:	[b: AA, P: aa] 和	[b: BB, P: bb]
双边不协调:	[b: AACC, P: aacc] 和	[b: BB, P: bb]

注: 表1适用于二倍体有花植物的花粉与柱头关系。其中**b**、**p**分别表示雌蕊的障碍能力和花粉的穿越能力, **A—Z**(雌蕊)和**a—z**(花粉)分别表示匹配基因系统中障碍基因和穿越基因。**A**和**a**(依次类推)是对应的, 但作用正好对立。[**b: AA**]表示障碍基因由**AA—ZZ**, [**P: aacc**]表示穿越基因**aa—zz**中缺少**bb**。如果**p**中缺少对应于**b**的基因, 则花—柱头关系即告失败(据Hogenboom 1975 归纳)。

花粉管由于不具备与此相对应的特性而在其中受阻。

用不协调性模型也能较好地解释早柳花粉管在小叶杨子房腔中缠绕的现象(徐涵1989),即由于雌雄配子体间的信号识别不协调。花粉管向胚囊生长是由胚囊产生的向化性物质控制的。小叶杨胚囊发出的这种信号对于早柳花粉或者过于微弱,或者只能为早柳花粉管识别一部分,因此早柳花粉管对这种信号的反应能力有限,花粉管在子房腔中失去了导向能力。在扫描电镜下可以看到,当早柳花粉管在较接近小叶杨胚珠时,花粉管能改变原生长方向而径直进入珠孔。这说明,花粉管并不是由于不亲和物质的抑制不能接近胚囊,而是由于胚囊的引力不够而寻找不到目标,一旦进入信号识别的有效半径,接受过程就可以进行。

Johri(1982)在描述杂交中雌蕊——花粉被动拒绝时指出,在杂交中并不一定存在花粉——雌蕊间特定基因的抑制产物,而是花粉所携带的钥匙开不了雌蕊的锁。这在一定意义上形象的说明了不协调性的机制。

虽然不协调性模型较好地揭示了植物杂交障碍的原因,但这一模型尚不完善。为使这一模型更具有普遍性,对其作如下补充修改。

(一)障碍发生的多位点性(polyplicity)。不协调性不仅是花粉与雌蕊间的问题,它也存在于杂交受精、杂种合子及胚的发育中。吴素萱等(1965)在水稻和高粱的杂交中发现受精过迟,子房衰退,使杂种胚败育。同时,在受精过程中出现一些异常现象,如合点受精及单受精;李文钊等(1986、1987)在杨属种间杂交中发现,杂交障碍包括胚与胚乳的败

育;吴素萱等(1963)在水稻×狼尾草杂种 F_1 代的观察中看到,杂种后代出现高度不孕,其染色体数目不定,并在减数分裂中出现大量落后染色体;在小叶杨×早柳的杂交中,除花粉管生长出现障碍外,胚与胚乳发育也出现异常,有的胚败育,有的出现畸形(徐涵等,1989)。这说明,即使在受精能够完成的情况下,新的孢子体与环境之间、杂种细胞内远缘基因组之间亦可随时发生各种不协调情形。事实上,不协调性会出现在所有远缘细胞间的融合及与此融合直接相关的过程中,同时也会出现在杂种细胞内染色体的行为及基因的表达过程中,杂交障碍一般不会仅在一个阶段或位点上出现。所以,匹配基因系统可以指与任何生长发育有关的性状相对应的基因群,不必仅限于有性过程中的匹配基因系统。

(二)原不协调性模型无法解释在杂交障碍发生时,同一过程会出现有效和无效两种情况(如花粉管有的不能进入柱头,有的能进入柱头)。对此应考虑3方面的问题:①随机过程(random process)。当障碍出现时,植物体会出现一些非恒定基因控制的随机生理活动,这些活动有些对克服杂交障碍是有利的;②障碍基因量(number of barrier genes)。匹配基因系统中不协调基因及缺失基因的数量;③障碍基因顺序(order of barrier genes)。匹配基因系统中不协调基因的表达顺序。这3个变量造成了杂交行为的差异。

在小叶杨×早柳的杂交中,花粉管如果没有足够分解柱头细胞壁的酶,就出现爬行或就地盘绕的行为。爬行的花粉管在柱头表面随机生长,有的直至失去活力而不能进入柱头;有的迁到柱头适宜的角度或细胞壁薄弱的地方借助自身的膨压突破

柱头；花粉管就地盘绕可以使自己分解的酶集中于一处而不致浪费；同时几个花粉管集中在一处对进入柱头是有利的，这可能是集多个花粉管的酶分解柱头细胞壁的结果。上述花粉管的延伸、盘绕和聚集都带有很大的随机性。柱头表面细胞壁的厚度和性质也可因微环境的随机改变及胞内酶活动的不平衡、细胞的衰老等造成差异。在杂种后代的发育方面，杂种胚和胚乳的存活也并不意味着所有杂种细胞都是正常的。杂种胚出现基因型间相互排斥或不协调的时间和顺序，可以是不一致的，某些细胞在这个阶段生长正常，当其在下个阶段发生障碍时，另一些细胞却可正常生长并提供整体发育所需要的物质，只要发生障碍的细胞比例不超过一定阈值，胚和胚乳整体上是可存活的。观察小叶杨×旱柳的杂种胚与胚乳发现，杂种胚在一定时期出现异常，但可以在下一阶段恢复正常；一些细胞败育可被另一些正常的细胞进行有丝分裂而取代。同时，不协调的染色体组可用掉部分染色体片断

或形成小核，这一情形也在其他杂种细胞中出现（胡合，1960；吴素莹，1963）。上述穿越障碍的过程是随机的，并不是由固定的等位基因控制，按特定的步骤进行。然而，正是这些普遍存在但又不确定的随机过程，为克服杂交障碍提供了可能。

另一方面，不协调性发生的位点越多，所在的发育阶段越接近（对某些匹配基因系统中不匹配基因的多少和这些基因表达的顺序间隔），则障碍就越难被随机过程克服。很难设想，当花粉在异种雌蕊上迂到的是过高的渗透压、较厚的细胞壁和较长的花柱时，柱头表面恰巧落上一滴雨水，之后几个花粉管又恰凑到一处，而且进入柱头的花粉管正是具足够活力、可穿越其长度远超过本种的异种花柱的配子体——这种机率终究是很小的。

经过扩展的不协调性理论，不仅能更好地解释上述杂交障碍的机制，而且也克服了杂交障碍提供了依据。即在人工授粉（包括试管受精）及杂交败育的离体拯救中，着眼点主要不是阻断基因表达的产物

表 2 小叶杨×旱柳杂种胚和胚珠培养试管籽苗数统计表

(1986)

批 号	培 养 基*	外植体	接种日期 (DAP)	培养时间 (天)	出 苗 率
P0321	1/2MS (IAA + BA + GA)	胚珠	11	60	5/34
P0223	1/2MS (IAA + BA)	胚珠	26	30	3/9
P0223	1/2MS (IAA + BA + GA)	胚珠	27	30	12/17
P0223	1/2MS	胚珠	30	30	4/7
	1/2MS (IAA + BA + GA)	胚珠	30	—	0/2
P0231	1/2MS	胚	34	15	2/2
	1/2MS (IAA + BA + GA)	胚	34	15	2/2
	1/2MS (IAA + BA)	胚珠	34	15	14/14
P0223	1/2MS (IAA + BA + GA)	胚珠	37	10	2/2
平均出苗率:		44/69 = 49.44%			

* IAA: 0.01mg/L, BA: 0.1mg/L, GA: 0.01mg/L

形成抑制物的合成过程,而是提供一些生长发育所必需的物质(这种物质是正常植物体内所含有的,无需另求他方),或施加某些强制手段,以使受精过程能够发生和使杂种后代在发生不协调障碍时,可凭借人工提供的物质(包括营养物质、代谢启

动和调节物质)渡过难关而进入下一发展过程。在这一方面,对棉花种间杂交败育的外源激素载体处理的正效应(孙传渭等,1983),和对败育严重的杂种胚和胚珠进行离体培养的成功(表2),成为支持该理论的证据。

参 考 文 献

- 1、胡含,关于小麦与黑麦远缘杂交时受精过程及胚胎发育的一些特征,遗传学集刊,1960,2:111~122.
- 2、李文钊,朱彤,胡杨与小叶杨近缘杂交不亲和性的障碍,林业科学,1986,22:1~9.
- 3、牛德水,李金国,邵启全,水稻与芦苇杂交受精及胚胎发育过程观察,科学通报,1986(6):464~468.
- 4、孙传渭、邱仲锦、梁正兰,植物激素对促进棉花种间杂种胚胎发育的效果,植物学报,1983,25:105~110.
- 5、吴素萱、蔡起贵,水稻×狼尾草杂种F₁的细胞学观察,植物学报,1963,11:293~307.
- 6、吴素萱,王敬驹,孙敬三,蔡起贵,水稻与高粱杂交的受精过程,植物学报,1966,13:297~308.
- 7、徐涵、李文钊,小叶杨×旱柳属间杂交的实验胚胎学研究,林业科学研究1989,(待发表).
- 8、徐涵,被子植物杂交障碍的机制(I)S基因的不亲和性模型,林业科技通讯1989,(待发表).
- 9、Hogenboom, N.G., 1975, Incompatibility and incongruity: two different mechanisms for the non-functioning intimate partner relationships, proc. R. Soc. Lond. B. 188: 361-375.
- 10、Johri, B. M., 1982, Experimental Embryology of Vascular Plants. Springer, Berlin Heidelberg New York.

THE MECHANISM OF THE CROSS BARRIERS IN FLOWERING PLANTS (II). THE MODEL OF INCONGRUITY

Xu Han

(China Association for Science and Technology, Beijing)

ABSTRACT

The model of incongruity established by Hogenboom is discussed. It is concluded that the incongruity hypothesis is fit for the explanation of the cross barrier mechanism.

To improve the model, the extent of matching genic systems has been expanded and some concepts are introduced into it. They are as follows.

(1) Polyplacity. There may be more than one barriers in agiven cross and a barrier may appear in any developing stage. That is suggested to be described as polyplacity.

(2) Random process. When a barrier takes place, the plant may

take one or more phenomena corresponding to various physiologic processes which take place at random without being controlled by constant genes. While some of the random processes may be of benefit to the hybrid to overcome or simply pass the barrier.

(3) Number of barrier genes and the order of barrier genes. Whether the hybrid can pass a barrier is determined by the two independent variables. The more the number of barrier genes (including lack of genes) is, the more barriers will take place, while the more continuous the barriers appear, the more difficult to the hybrid to pass the barrier stage by means of random processes.

key words: embryology; cross; incongruity; incompatibility

山东省林科所1989年获10项成果奖 8项成果通过技术鉴定

获奖项目包括“黄淮海中低产地区综合防护林配置和结构研究”、“山东省海岸带和海涂资源综合调查”、“日本落叶松无性系种子园营建与管理技术研究”、“山东省杨树速生丰产用材林地方标准”、“杨树光合性能与光能利用的研究”、“蛀干害虫综合防治技术研究”、“杂交杨J172无性系区域化试验”、“欧美杨新品种选育及区域化试验”、“抱头毛白杨生物学特性及农区造林的研究”和“枣尺蠖核型多角体病毒的研究”，头3项分别获国家级科技进步二等奖、省科技进步特等奖和三等奖；后7项获省林业厅科技进步奖，其中头两项为一等、后5项为三等奖。另有8项通过了技术鉴定：“森林对农业生态环境的调控作用”、“鲁榆(选)四号五号选育研究”、《山东省“八五”期间林业科技发展调研与预测》、“香椿密植栽培多次采收丰产技术的研究”、“薪炭林的研究”、“楸蠹野螟综合防治技术的研究”、“楸树根结线虫病的研究”和“几种主要杨树丰产栽培理论和技术的研究”。

(张佩云、李秀娣)