

种间杂种染色体配对所揭示的披碱草属植物 $S_t Y$ 基因组分化及其进化意义

卢宝荣^{1*} Björn Salomon²

1 (教育部生物多样性与生态工程重点实验室, 复旦大学生物多样性研究所, 上海 200433)

2 (Department of Crop Science, The Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp, Sweden)

摘要: 在同倍体 (homoploid) 植物杂交-分化的物种形成 (speciation) 过程中, 杂交后代与亲本之间的有效生殖隔离是新物种形成的关键。杂种与亲本在时间、空间、生态环境和基因水平上的隔离, 保证了杂种后代的分化和稳定, 并逐渐形成新物种。为了研究披碱草属 (*Elymus*) 含 $S_t Y$ 基因组四倍体物种的系统演化关系, 本文对来自亚洲不同地理分布区的 26 种披碱草属植物进行了大规模的种间杂交和杂种 F_1 减数分裂染色体配对行为的分析。结果表明各物种之间有不同程度的杂交亲合力, 杂交结实率在各杂交组合之间有较大的变异 (在 4.8% - 100% 之间); 但各物种之间的杂种 F_1 完全不育。证明各物种之间形成了明显的生殖隔离。种间杂种 F_1 减数分裂中期-I 染色体配对分析的结果进一步表明, $S_t Y$ 基因组随各披碱草属物种地理分布的不同而有不同程度的分化。来自同一分布区 (如东亚或西亚分布区之内) 物种的 $S_t Y$ 基因组分化程度较低, 但来自不同分布区 (如东亚和西亚) 物种之间相同的 $S_t Y$ 基因组具有显著的分化。表明地理隔离对含 $S_t Y$ 基因组物种的分化起到了十分重要的作用。通过对种间和种内杂种 F_1 的减数分裂异常现象和染色体配对频率变化规律的分析, 作者认为细胞学水平的变化, 如基因组同源性的分化和染色体结构的变异等都在杂种后代与亲本之间产生生殖隔离并逐渐形成新物种的进化过程中起到了积极的作用。

关键词: *Elymus*, 种间杂种, 减数分裂, 同源性, 基因组, 同倍体, 物种分化

中图分类号: Q349⁺.1 文献标识码: A 文章编号: 1005-0094(2004)02-0213-14

Differentiation of the $S_t Y$ genomes in *Elymus* species as referred by meiotic pairing in interspecific hybrids and its evolutionary significance

LU Bao-Rong^{1*}, Björn Salomon²

1 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433

2 Department of Crop Science, The Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp, Sweden

Abstract: Hybridization-differentiation is a major pathway of speciation and the active force of plant evolution, including homoploid speciation without change of chromosome numbers. Effective isolation between parental species and their hybrid derivatives plays an essential role in homoploid speciation for stabilizing a newly formed species. Studies of isolation mechanisms will facilitate our understanding of the speciation process. The genus *Elymus* of Triticeae (Poaceae) includes ca. 150 polyploid species with different genomes, viz. the $S_t H$, $S_t Y$, $S_t HY$, $S_t PY$, and $S_t WY$ from different origins, providing an ideal group for studying mechanisms of polyploid and homoploid speciation. There are about 30 tetraploid species containing the $S_t Y$ genomes distributed in temperate Asia and the eastern margin of Europe. In order to study genomic relationships of the $S_t Y$ *Elymus* species, samples representing 26 species collected from Western through Eastern Asia were extensively hybridized with each other. Meiotic pairing at metaphase-I of the intra- and interspecific hybrids was analyzed, which revealed a significant differentiation pattern in homology of the $S_t Y$ genomes among *Elymus* species studied.

基金项目: 国家自然科学基金(批准号:30270092)和科技部国际合作重点项目计划(批准号:2001CB711103)

收稿日期: 2003-06-12; 接受日期: 2003-09-10

作者简介: 卢宝荣, 男, 1957 年出生, 复旦大学教授, 研究方向为系统与进化植物学。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: brlu@fudan.edu.cn

Species from the same regions, e. g. within eastern or western Asia, shared the S_1Y genomes with a relatively low level of differentiation, but species from different regions, e. g. between eastern and western Asia, shared substantially differentiated S_1Y genomes. Species from Central Asia contained intermediately differentiated S_1Y genomes compared with those from western and eastern Asia. The discovery of geographical differentiation of the S_1Y genomes in tetraploid *Elymus* species has significance for study of evolutionary processes and mechanisms of homoploid speciation in *Elymus*. In addition to other well-recognized factors responsible for the isolation between parental species and their hybrid derivatives during the hybridization-differentiation process (such as temporal, spatial, genic, and ecological isolation), the authors believe that meiotic irregularity caused by genomic differentiation between species also provides an important mechanism for homoploid speciation.

Key words: *Elymus*, interspecific hybrid, meiosis, homology, genome, homoploid, speciation

杂交-分化(hybridization-differentiation)是植物演化的一个重要过程也是物种形成(speciation)的主要动力之一(Stebbins, 1969; Grant, 1981; Rieseberg, 1997; Buerkle *et al.*, 2000)。植物天然杂交的结果一方面导致异源多倍体(allopolyploid)物种的产生,即由二倍体物种之间的天然杂交及其杂种染色体数目的加倍而形成四倍体物种,这一过程的继续将导致倍性更高的多倍体物种形成。这种多倍体物种形成(polyloid speciation)的方式已被大量研究所证实,如小麦-山羊草属(*Triticum-Aegilops*)、芸苔属(*Brassica*)和稻属(*Oryza*)等植物类群的多倍体物种进化(Ogawa & Katayama, 1971; Kihara, 1975; Kimber, 1983; Quiros *et al.*, 1988)。这种进化过程形成了高等植物中众多的多倍体物种,也是被大多数生物学家所熟知的进化现象。杂交-分化的另一途径是在同一倍性的水平上发生,其进化的结果是产生同一倍性的不同物种,即形成同倍体物种(homoploid speciation)。这一进化过程的机制和结果显然与多倍体进化不一样,它不伴随不同倍性多倍体物种的产生,而且我们对这一进化过程的机制了解也相对较少(Templeton, 1981; Rieseberg, 1997; Wang *et al.*, 2001)。通常认为,同倍体物种的分化必须以有效的隔离机制为前提,如时间、地理空间、生态条件和基因水平上的隔离,有效隔离可以保证杂交的后代与其亲本种之间有充分的、沿着不同方向产生分化和形成稳定类型的时空条件(Templeton, 1981; Rieseberg, 1997; Buerkle *et al.*, 2000)。但是对同倍体物种的进化途径和机制仍有许多未解决的问题亟待我们去探索。

按照 Löve (1984) 的分类定义,披碱草属(*Elymus*)是禾本科小麦族(Triticeae)中最大的一属。全世界共有 150 多个种,广布于全球温带和暖温带地

区。由于该属含有重要的经济牧草,同时也作为麦类作物育种的重要基因资源(Dewey, 1984; Lu & Bothmer, 1991),因而吸引了全球科学家的广泛关注以及对其分类学、细胞遗传学、远缘杂交和基因资源利用等方面的深入研究(Dewey, 1984; Jensen & Hatch, 1988; Lu & Bothmer, 1989, 1990a, b, 1991; Lu *et al.*, 1990, 1991; Salomon & Lu, 1992, 1994; Lu & Salomon, 1992, 1993; Lu, 1993, 1995; 卢宝荣, 1995, 1997)。披碱草属植物均为多倍体,是由 5 个含不同基因组的二倍体物种经天然杂交和染色体加倍和进一步分化而形成。该属的 S_1H 四倍体物种是由拟鹅观草属(*Pseudoroegneria*, S_1 基因组)和大麦属(*Hordeum*, H 基因组)杂交产生;而 S_1Y 四倍体物种来自拟鹅观草属和含 Y 基因组(来源尚不清楚)的二倍体祖先的天然杂交;含 S_1HY 、 S_1PY 和 S_1WY 基因组的六倍体物种是经多次杂交、染色体加倍和分化形成,其中 P 基因组来自二倍体冰草属植物(*Agropyron*),而 W 基因组来自澳洲的特有二倍体属 *Australopyrum* (Lu, 1994)。披碱草属的进化符合典型的杂交-分化物种形成的模型,而且多倍体物种进化和同倍体物种进化的途径均可在披碱草属物种中发现,因而披碱草属是研究杂交-分化途径和进化机制的理想材料。

含 S_1Y 基因组的四倍体披碱草属物种约有 30 余个,广泛生长于整个亚洲和欧洲东缘的温带和暖温带地区的各种生态环境中,形成连续的分布(图 1),而且亚洲东部的物种明显多于亚洲西部。对含 S_1Y 基因组四倍体物种的系统演化关系已有大量的研究,特别是在物种之间进行杂交和对其杂种 F_1 减数分裂过程中染色体配对行为进行分析进而探讨各物种之间的亲缘关系,对确定这些物种的基因组构成的亲缘关系具有重要的意义(Dewey, 1984;



图1 含 S_1Y 基因组四倍体披碱草物种的地理分布

Fig. 1 Geographical distribution of the tetraploid *Elymus* species containing the S_1Y genomes

Jensen & Hatch, 1988; Lu & Bothmer, 1990a, b; Salomon & Lu, 1992, 1994)。在研究过程中发现,不同的含 S_1Y 基因组的披碱草物种,其种间杂种 F_1 染色体配对水平(即基因组的同源性)有一定程度的差异。因此可推断含 S_1Y 基因组的四倍体物种在其基因组的分化中可能与其地理分布存在一定的关系。因此,作者对来自于亚洲和欧洲不同分布地的含 S_1Y 基因组的四倍体物种进行了大量的种间杂交,并对其杂种 F_1 的减数分裂染色体的配对行为进行了分析,旨在揭示含 S_1Y 基因组的披碱草植物在基因组同源性水平上的分化规律。

1 材料方法

1.1 实验材料

用于本研究的种间杂交和减数分裂配对分析的实验材料,来自于多次野外考察。含 S_1Y 基因组的披碱草属各物种的地理分布和用于本实验样本的采集号见表1。物种的鉴定和分类系统参照 Löve (1984); Lu (1995); Salomon & Lu (1992, 1994)。各

凭证标本保存于瑞典农业科学大学(SLU)作物遗传育种种系(DCGB)。

1.2 种间杂交和杂种 F_1 的种植

研究材料种植于SLU的DCGB温室中。于各物种的抽穗期,对未开花散粉母本的穗状花序进行整理和去雄,套袋后2-4天授以父本的成熟花粉。授粉14天以后(蜡熟期)收获穗状花序,统计结实率。对杂交种子的幼胚进行分离,并培养于含有完全营养成分的培养基上。待杂种 F_1 幼苗生长发育至3叶期以后,移栽到直径30 cm的盆中,并置放于温室中进行栽培管理。

1.3 杂种 F_1 减数分裂观察

于亲本和杂种 F_1 孕穗期,采集幼穗固定于酒精:冰醋酸:氯仿(6:3:1)的固定液中,在0-4℃的温度下固定24 h,然后将幼穗转移至70%的酒精溶液中保存至使用。将固定后的幼穗在空气中晾干并置于Snow洋红(Snow, 1963)在64℃的温度条件下染色24 h。具体染色步骤见Lu & Bothmer (1990a)的描述。染色后的花药在70%的醋酸

表 1 用于杂交实验的含 S₁Y 基因组的披碱草物种及其地理分布Table 1 The S₁Y genome *Elymus* species included in the study with information on their general distribution

种名 Species	代码 Code	采集号 Accession No.	地理分布 General distribution
<i>E. abolinii</i>	aboli	H4104, H8240, H3192, H3288, H3289, H7535, H3306, H8490b, H3210, H8495b, H8486	天山山脉北部及其相邻的哈萨克斯坦, 吉尔吉斯和中国新疆 Northern parts of the Tianshan range and adjoining mountain ranges in Kazakhstan, Kirgizia, and Xinjiang of China
<i>E. altissimus</i>	altis	H9035, H9034	中国四川南部 Southern Sichuan of China
<i>E. anthosachnoides</i>	antho	H9054, H9047, H9060	中国四川和云南 Southern Sichuan and Yunnan of China
<i>E. antiquus</i>	antiq	H8371, H7107, H7196, H7112a, H7324, H7093, H7087, H7314	中国四川、青海、云南和西藏, 尼泊尔 Sichuan, Qinghai, Yunnan, and Tibet of China, and Nepal
<i>E. brevipes</i>	brevi	H7120, H7121, H8147, H8250b, H8327, H8235, H8364, H8237b, H8981, H7181	中国四川、青海和西藏 Sichuan, Qinghai, and Tibet of China
<i>E. burchan-buddae</i>	burch	Y361, Y776 H7825	中国甘肃、新疆、青海、四川、云南和西藏, 尼泊尔, 印度北部 Gansu, Xinjiang, Qinghai, Sichuan, Yunnan, and Tibet of China, Nepal, and northern India
<i>E. barbicallus</i>	barbi	H3267, H3268	中国东北部 Northeast of China
<i>E. cacuminus</i>	cacum	H8388, H8282, H8240, H8283, H8240	中国四川和西藏, 尼泊尔, 锡金 Sichuan and Tibet of China, Nepal, and Sikkim
<i>E. caucasicus</i>	cauca	H3207	欧洲: 达吉斯坦; 亚洲: 高加索山脉, 亚美尼亚, 阿塞拜疆, 伊朗和土库曼斯坦 Europe: Daghestan; Asia: Caucasus Mountains, Armenia, Azerbaijan, Iran, and Turkmenistan
<i>E. dolichatherus</i>	dolic	H8024, H8033	中国四川 Sichuan of China
<i>E. fedtschenkoi</i>	fedts	H4040, H7535	阿尔泰和天山山脉到克什米尔山脉 Altai and Tianshan Mountains south to the mountains of Kashmir
<i>E. gmelinii</i>	gmeli	H7599, H8495a	西伯利亚, 中国北部, 蒙古, 俄罗斯远东和日本北部 Siberia, northern China, Mongolia, Russian Far-East, and northern Japan
<i>E. jacquemontii</i>	jacqu	H8276	喜马拉雅山脉 The Himalayan regions
<i>E. longearistatus</i>	longe	H4116, H4118, H4123, H3275, H3276, H3277	伊朗北部, 土耳其和南土耳其斯坦 Northern Iran, Turkey, and southern Turkestan
<i>E. nakaii</i>	nakai	H7386, H7316, H7322, H7371	中国中部和北部 Central and northern China
<i>E. nevskii</i>	nevsk	H3305	乌兹别克斯坦和塔吉克斯坦的天山西部和南部 Western and southern parts of Tianshan Mountains in Uzbekistan and Tadjikistan
<i>E. panormitanus</i>	panor	H3279, H4152	欧洲: 东地中海, 巴尔干地区和克里米亚; 亚洲: 土耳其, 以色列, 黎巴嫩, 伊拉克北部和伊朗西北部 Europe: Eastern Mediterranean, the Balkan area, and Crimea; Asia: Turkey, Israel, Lebanon, northern Iraq, and northwestern Iran.

表 1 (续) Table 1 (continued)

种名 Species	代码 Code	采集号 Accession No.	地理分布 General distribution
<i>E. pendulinus</i>	pendu	H3357, H8986, H3192, H7272, H7277, H7342, H7890	南西伯利亚, 中国北部, 蒙古, 俄罗斯远东和日本北部(北海道和本州) Southern Siberia, northern China, Mongolia, Russian Far-East, and northern Japan (Hokkaido and Honshu)
<i>E. praeruptus</i>	praer	H3282	天山山脉 Tianshan Mountains
<i>E. retroflexus</i>	retrof	H8391, H8384, H8329	中国西藏 Tibet of China
<i>E. sclerus</i>	scler	H8136	中国中部和陕西 Shaanxi and central China
<i>E. semicostatus</i>	semic	H4002, H4058, H4104, H4109, H3287, H4130, H3286, H3288	喜马拉雅山南坡, 阿富汗北部和东北部, 巴基斯坦北部, 印度北部和尼泊尔东部和中部 Southern slopes of the Himalayas, northern and northeastern Afghanistan, northern Pakistan, northern India, and East and Central Nepal.
<i>E. shandongensis</i>	shand	H3202, H3205	中国东部 Eastern China
<i>E. tibeticus</i>	tibet	H7101, H7105 H8361, H8366	中国北部和中部 Northern and central China
<i>E. validus</i>	valid	H4078, H4100	喜马拉雅西部, 巴基斯坦北部, 克什米尔和印度北部 Western parts of the Himalayas, northern Pakistan, Kashmir, and northern India.
<i>E. yangii</i>	yangi	H8236, H8341, H8342, H8356	中国西藏 Tibet, China

水溶液中进行压片, 并对其减数分裂中期-I 的染色体配对行为进行观察和分析。每一杂交组合取 1 - 2 个 F₁ 植株进行分析, 每一植株观察 50 - 100 个减数分裂中期-I 细胞, 进行染色体配对分析和统计。以杂种 F₁ 减数分裂中期-I 每个细胞中的平均单价体、二价体和多价体出现的频率以及染色体交叉数作为判断各物种中 S₁Y 基因组同源性的标准 (Lu & Bothmer, 1990a, b)。

将各杂种 F₁ 中单价体和二价体数以及每细胞交叉数以欧氏距离 (Euclidean distances) 进行各杂种 F₁ 之间的距离系数运算, 并用 UPGMA 对距离系数矩阵进行聚类分析以便推断出各杂种之间染色体配对能力的分化。

1.4 杂种育性分析

于杂种 F₁ 开花散粉期, 收集成熟花粉粒在棉兰 (cotton blue) 中染色 1 h 以上, 统计可染色花粉粒。于成熟期, 收获各杂种 F₁ 的穗状花序, 统计杂种结实率。以花粉粒的可染色性和穗状花序结实率来作

为杂种育性的判断标准。

2 结果与分析

2.1 种间杂交结果和杂种育性

含 S₁Y 基因组四倍体披碱草各物种的种间和种内不同居群植株之间的杂交结果见表 2。杂交的结果是基于 6200 多枚授粉小花的杂交实验, 有较高的可信度。杂交实验表明, 含 S₁Y 基因组的四倍体披碱草属物种之间有相对较高的杂交结实率, 但变异很大; 杂交结实率最高可以达到 100%, 而最低仅为 4.8%。种内不同居群间植株的杂交结实率并不一定显著高于种间杂交的结实率。杂交实验的分析结果表明, 种间杂交结实率在相同的杂交组合中也有较大的变异, 而且杂交结实率在很大程度上受杂交当天的外界条件如气候、温度、光照以及杂交技术变化等因素的影响, 因而单凭种间的可杂交性来判断各亲本物种之间的亲缘关系是不可靠的。

所有四倍体披碱草种间杂种的花药均不能正常

表 2 含 S₁Y 基因组披碱草属物种的种间杂交结果(包括正反交)Table 2 Results of interspecific hybridization among the S₁Y genome *Elymus* species(including reciprocal crosses)

杂交组合 Hybrid combination	授粉小花总数 No. of florets pollinated	平均杂交结实率及 变化范围 Average and range of crossability (%)
<i>E. abolinii</i> × <i>E. anthosachnoides</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. cacuminus</i> , <i>E. fedtschenkoi</i> , <i>E. pendulinus</i> , <i>E. praeruptus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. yangii</i>	340	38.7 (8.3–85.0)
<i>E. altissimus</i> × <i>E. altissimus</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. burchan-buddae</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. jacquemontii</i> , <i>E. longearistatus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. tibeticus</i> , <i>E. yang</i>	204	53.5 (5.9–91.7)
<i>E. anthosachnoides</i> × <i>E. abolinii</i> , <i>E. altissimus</i> , <i>E. anthosachnoides</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. barbicallus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. gmelinii</i> , <i>E. longearistatus</i> , <i>E. pendulinus</i> , <i>E. retroflexus</i> , <i>E. sclerus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. tibeticus</i> , <i>E. yangii</i>	705	38.5 (8.3–71.4)
<i>E. antiquus</i> × <i>E. abolinii</i> , <i>E. altissimus</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. burchan-buddae</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. gmelinii</i> , <i>E. panormitanus</i> , <i>E. pendulinus</i> , <i>E. sclerus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. tibeticus</i>	687	48.1 (16.6–100)
<i>E. burchan-buddae</i> × <i>E. abolinii</i> , <i>E. altissimus</i> , <i>E. anthosachnoides</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. barbicallus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. burchan-buddae</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. gmelinii</i> , <i>E. longearistatus</i> , <i>E. pendulinus</i> , <i>E. retroflexus</i> , <i>E. sclerus</i> , <i>E. tibeticus</i> , <i>E. yangii</i>	780	46.6 (16.6–100)
<i>E. brevipes</i> × <i>E. abolinii</i> , <i>E. altissimus</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. burchan-buddae</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. gmelinii</i> , <i>E. jacquemontii</i> , <i>E. longearistatus</i> , <i>E. panormitanus</i> , <i>E. retroflexus</i> , <i>E. shandongensis</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. tibeticus</i> , <i>E. yangii</i>	491	43.3 (8.3–100)
<i>E. cacuminus</i> × <i>E. abolinii</i> , <i>E. altissimus</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. gmelinii</i> , <i>E. pendulinus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. shandongensis</i> , <i>E. tibeticus</i> , <i>E. yangii</i>	338	56.2 (4.8–90.8)
<i>E. caucasicus</i> × <i>E. abolinii</i> , <i>E. anthosachnoides</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. barbicallus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. burchan-buddae</i> , <i>E. cacuminus</i> , <i>E. gmelinii</i> , <i>E. jacquemontii</i> , <i>E. longearistatus</i> , <i>E. sclerus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. tibeticus</i> , <i>E. yangii</i>	251	52.9 (16.7–93.8)
<i>E. dolichatherus</i> × <i>E. anthosachnoides</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. barbicallus</i> , <i>E. panormitanus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. tibeticus</i>	52	50.1 (7.1–87.5)
<i>E. fedtschenkoi</i> × <i>E. gmelinii</i> , <i>E. nevkii</i> , <i>E. praeruptus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. validus</i>	71	84.6 (5.6–66.7)
<i>E. gmelinii</i> × <i>E. abolinii</i> , <i>E. anthosachnoides</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. burchan-buddae</i> , <i>E. cacuminus</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. nakaii</i> , <i>E. shandongensis</i> , <i>E. tibeticus</i> , <i>E. validus</i>	197	37.6 (11.3–83.3)
<i>E. jacquemontii</i> × <i>E. altissimus</i> , <i>E. anthosachnoides</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. barbicallus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. semicostatus</i>	84	83.3 (44.4–100)
<i>E. longearistatus</i> × <i>E. altissimus</i> , <i>E. anthosachnoides</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. cacuminus</i> , <i>E. longearistatus</i> , <i>E. retroflexus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. tibeticus</i> , <i>E. yangii</i>	144	57.6 (6.3–92.8)
<i>E. nakaii</i> × <i>E. gmelinii</i> , <i>E. pendulinus</i> , <i>E. tibeticus</i> , <i>E. validus</i>	129	19.4 (12.5–35.7)
<i>E. nevkii</i> × <i>E. fedtschenkoi</i> , <i>E. semicostatus</i>	31	35.5 (6.3–66.7)
<i>E. panormitanus</i> × <i>E. anthosachnoides</i> , <i>E. barbicallus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. dolichatherus</i> , <i>E. semicostatus</i>	96	64.6 (10–66.7)
<i>E. pendulinus</i> × <i>E. anthosachnoides</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. barbicallus</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. longearistatus</i> , <i>E. nakaii</i> , <i>E. pendulinus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. tibeticus</i> , <i>E. yangii</i>	467	36.2 (8.3–92.9)
<i>E. retroflexus</i> × <i>E. abolinii</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. longearistatus</i> , <i>E. tibeticus</i> , <i>E. yangii</i>	205	49.8 (15.1–92.8)
<i>E. shandongensis</i> × <i>E. abolinii</i> , <i>E. anthosachnoides</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. gmelinii</i> , <i>E. pendulinus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. tibeticus</i>	209	29.2 (5.7–83.3)
<i>E. tibeticus</i> × <i>E. abolinii</i> , <i>E. altissimus</i> , <i>E. anthosachnoides</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. cacuminus</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. gmelinii</i> , <i>E. longearistatus</i> , <i>E. pendulinus</i> , <i>E. retroflexus</i> , <i>E. semicostatus</i>	207	39.1 (8.3–92.8)
<i>E. validus</i> × <i>E. abolinii</i> , <i>E. fedtschenkoi</i> , <i>E. gmelinii</i> , <i>E. nakaii</i> , <i>E. pendulinus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. validus</i>	199	17.6 (5.6–45.5)
<i>E. yangii</i> × <i>E. abolinii</i> , <i>E. altissimus</i> , <i>E. antiquus</i> , <i>E. barbicallus</i> , <i>E. brevipes</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. longearistatus</i> , <i>E. pendulinus</i> , <i>E. retroflexus</i> , <i>E. semicostatus</i> , <i>E. yangii</i>	349	49.9 (8.3–83.3)

括号内数字表示变化范围。Figures in parentheses indicate ranges of crossability

表 3 含 S₁Y 基因组披碱草属物种的种间杂种 F₁ 减数分裂中期-I 的染色体构型, 示染色体配对能力(同源性)的明显分化
 Table 3 Meiotic configuration of selected F₁ hybrids between the S₁Y genome *Elymus* species, showing significant differentiation of chromosome pairing ability (homology)

杂交组合 Combination	染色体构型 Chromosome configuration ¹			
	Xta/cell	I	II	M
<i>E. fedtschenkoi</i> × <i>E. neuskii</i>	0.02	13.04	0.48	27.10
<i>E. tibeticus</i> × <i>E. gmelinii</i>	0.82	13.06	0.05	25.81
<i>E. nakaii</i> × <i>E. tibeticus</i>	0.62	13.63	0.04	25.50
<i>E. pendulinus</i> × <i>E. tibeticus</i>	0.71	13.18	0.05	25.19
<i>E. tibeticus</i> × <i>E. antiquus</i>	0.94	12.62	0.09	25.06
<i>E. praeruptus</i> × <i>E. fedtschenkoi</i>	1.04	11.70	0.45	24.58
<i>E. validus</i> × <i>E. abolinii</i>	4.74	11.36	0.09	24.01
<i>E. burchan-buddae</i> × <i>E. sclerus</i>	1.06	11.06	0.16	23.32
<i>E. abolinii</i> × <i>E. semicostatus</i>	1.66	13.05	0.08	22.57
<i>E. shandongensis</i> × <i>E. antiquus</i>	1.68	12.75	0.13	22.57
<i>E. altissimus</i> × <i>E. semicostatus</i>	2.48	12.42	0.15	22.24
<i>E. burchan-buddae</i> × <i>E. brevipes</i>	2.54	11.88	0.15	22.14
<i>E. abolinii</i> × <i>E. yangii</i>	2.61	12.41	0.17	22.11
<i>E. dolichatherus</i> × <i>E. semicostatus</i>	2.82	12.31	0.16	22.06
<i>E. shandongensis</i> × <i>E. semicostatus</i>	1.76	12.88	0.12	22.04
<i>E. antiquus</i> × <i>E. burchan-buddae</i>	3.04	12.22	0.26	21.84
<i>E. validus</i> × <i>E. semicostatus</i>	2.61	12.31	0.05	21.64
<i>E. shandongensis</i> × <i>E. gmelinii</i>	2.33	11.25	0.58	21.49
<i>E. retroflexus</i> × <i>E. yangii</i>	3.04	12.16	0.21	21.42
<i>E. semicostatus</i> × <i>E. pendulinus</i>	1.58	12.66	0.30	21.38
<i>E. tibeticus</i> × <i>E. altissimus</i>	2.52	12.06	0.28	20.94
<i>E. yangii</i> × <i>E. brevipes</i>	2.85	12.27	0.16	20.87
<i>E. brevipes</i> × <i>E. altissimus</i>	2.78	11.78	0.28	20.81
<i>E. cacuminus</i> × <i>E. shandongensis</i>	2.54	12.40	0.18	20.80
<i>E. dolichatherus</i> × <i>E. antiquus</i>	4.06	11.78	0.12	20.09
<i>E. anthosachnoides</i> × <i>E. altissimus</i>	3.48	11.02	0.22	19.96
<i>E. longearistatus</i> × <i>E. caucasicus</i>	4.14	10.73	0.68	19.16
<i>E. praeruptus</i> × <i>E. abolinii</i>	3.77	11.10	0.53	18.90
<i>E. panormitanus</i> × <i>E. caucasicus</i>	4.02	10.01	0.71	18.86
<i>E. antiquus</i> × <i>E. abolinii</i>	4.54	11.11	0.16	18.72
<i>E. yangii</i> × <i>E. antiquus</i>	4.41	11.05	0.36	18.04
<i>E. pendulinus</i> × <i>E. longearistatus</i>	7.09	9.88	0.32	17.41
<i>E. nakaii</i> × <i>E. validus</i>	5.57	10.50	0.09	17.07
<i>E. semicostatus</i> × <i>E. fedtschenkoi</i>	5.52	11.10	0.10	16.91
<i>E. caucasicus</i> × <i>E. antiquus</i>	6.96	9.37	0.46	16.53
<i>E. shandongensis</i> × <i>E. caucasicus</i>	7.41	9.08	0.74	16.31
<i>E. jacquemontii</i> × <i>E. antiquus</i>	6.02	10.60	0.24	15.36
<i>E. longearistatus</i> × <i>E. semicostatus</i>	6.42	10.44	0.22	15.12
<i>E. burchan-buddae</i> × <i>E. longearistatus</i>	7.64	9.52	0.38	15.12
<i>E. caucasicus</i> × <i>E. semicostatus</i>	7.03	9.43	0.68	15.06
<i>E. caucasicus</i> × <i>E. abolinii</i>	9.49	8.34	0.66	13.51
<i>E. caucasicus</i> × <i>E. tibeticus</i>	9.47	7.66	0.94	13.22
<i>E. cacuminus</i> × <i>E. caucasicus</i>	9.34	7.60	1.01	13.02
<i>E. brevipes</i> × <i>E. caucasicus</i>	10.09	7.96	0.52	12.69

表 3 (续) Table 3 (continued)

杂交组合 Combination	染色体构型 Chromosome configuration ¹			
	Xta/cell	I	II	M
<i>E. anthosachnoides</i> × <i>E. caucasicus</i>	10.12	7.66	0.61	12.52
<i>E. longearistatus</i> × <i>E. altissimus</i>	10.81	8.37	0.39	12.36
<i>E. retroflexus</i> × <i>E. caucasicus</i>	9.81	7.52	0.95	12.25
<i>E. longearistatus</i> × <i>E. tibeticus</i>	10.48	8.01	0.48	12.18
<i>E. panormitanus</i> × <i>E. barbicallus</i>	9.98	6.63	0.91	11.92
<i>E. longearistatus</i> × <i>E. yangü</i>	9.44	8.06	0.29	11.68
<i>E. caucasicus</i> × <i>E. burchan-buddae</i>	11.62	6.84	0.74	10.97
<i>E. burchan-buddae</i> × <i>E. caucasicus</i>	11.53	6.85	0.76	10.93
<i>E. caucasicus</i> × <i>E. gmelinii</i>	11.86	6.59	0.34	10.84
<i>E. altissimus</i> × <i>E. caucasicus</i>	13.05	7.01	0.81	10.68
<i>E. antiquus</i> × <i>E. panormitanus</i>	12.31	7.08	0.28	10.38
<i>E. caucasicus</i> × <i>E. barbicallus</i>	12.58	7.24	0.30	10.32
<i>E. panormitanus</i> × <i>E. semicostatus</i>	13.10	7.10	0.23	10.13
<i>E. jacquemontii</i> × <i>E. caucasicus</i>	12.84	6.19	0.26	10.11
<i>E. pendulinus</i> × <i>E. caucasicus</i>	13.95	5.98	0.56	8.88
<i>E. yangü</i> × <i>E. caucasicus</i>	16.19	5.22	0.43	7.29
<i>E. dolichatherus</i> × <i>E. panormitanus</i>	16.43	5.69	0.06	6.76

I = 单价体, II = 二价体, M = 多价体 (包括三价体、四价体和五价体), Xta = 染色体交叉频率。I = univalents, II = bivalents, M = multivalents (including trivalents, quadrivalents, and pentavalents), Xta = chiasma frequency.

开裂散粉,花粉粒可染色性和穗状花序的结实率均为零。表明各杂种 F_1 完全不育。所有种内杂种 F_1 的花粉粒可染色性在 60% - 94% 之间,结实率在 60% - 80% 之间。这一结果表明种内杂种虽有较高的育性,但育性也有较大的变异。有些组合的杂种也有一定程度的不育。

2.2 种间杂种的减数分裂染色体配对

对约 200 个种间杂交组合的杂种和随机选择的 10 个种内杂种的 20 000 多个花粉母细胞的减数分裂中期-I 染色体的配对行为进行了显微镜观察和分析。由于种间杂种减数分裂观察的数据量太大而很难全部包括于本文中,我们仅随机地挑选了 61 个种间杂交组合杂种 F_1 的减数分裂中期-I 染色体构型 (只包括每细胞的单价体、二价体、多价体频率和染色体交叉数) 列于表 3。通过对不同杂交组合染色体配对行为的分析,我们不难发现,染色体配对水平在各杂种 F_1 之间有较大的差异。此外,还在杂种减数分裂中期-I 发现了一定频率的多价体和染色体桥及碎片 (图 2)。杂种减数分裂染色体配对水平最高的可以接近于亲本种减数分裂染色体的配对水平 (表 4) 和种内杂种 F_1 减数分裂染色体的配对水平 (表 5)。每细胞交叉数可以达到 25 以上,如组合: *E. fedtschenkoi* × *E. nevskii*, *E. tibeticus* × *E. gmelini-*

nii, *E. nakaii* × *E. tibeticus*, 和 *E. pendulinus* × *E. tibeticus*。而杂种染色体配对水平最低的可以低于 14, 个别的杂交组合甚至低于 10, 如组合: *E. dolichatherus* × *E. panormitanus*, *E. yangü* × *E. caucasicus* 和 *E. pendulinus* × *E. caucasicus*。大多数杂交组合 F_1 的染色体配对水平都介于这两个极端水平之间。对地理分布来源不同的 S_1Y 基因组披碱草物种杂种 F_1 染色体配对能力的分析进一步表明,来自于同一地理分布区物种之间的杂种 F_1 具有较高的染色体配对能力,如分布于东亚地区内的物种 (*E. fedtschenkoi*, *E. burchan-buddae*, *E. yangü*, *E. validus*, *E. tibeticus*, *E. antiquus*, *E. abolinii*, *E. brevipes*, *E. dolichatherus*, *E. shandongensis*, *E. pendulinus* 和 *E. cacuminus*) 之间的杂种 F_1 以及西亚地区内物种 (*E. caucasicus* 和 *E. panormitanus*) 之间的杂种 F_1 均具有较高的染色体配对数。而来自于不同地理分布地区,特别是来自东亚的物种 (如 *E. fedtschenkoi*, *E. dolichatherus*, *E. pendulinus* 和 *E. yangü* 等) 与西亚的物种 (如 *E. caucasicus* 和 *E. panormitanus*) 形成的杂种 F_1 具有非常低的减数分裂染色体配对能力 (表 3)。而来自中亚的物种 (如 *E. longearistatus*) 与来自西亚或来自东亚的物种所形成的杂种 F_1 具有

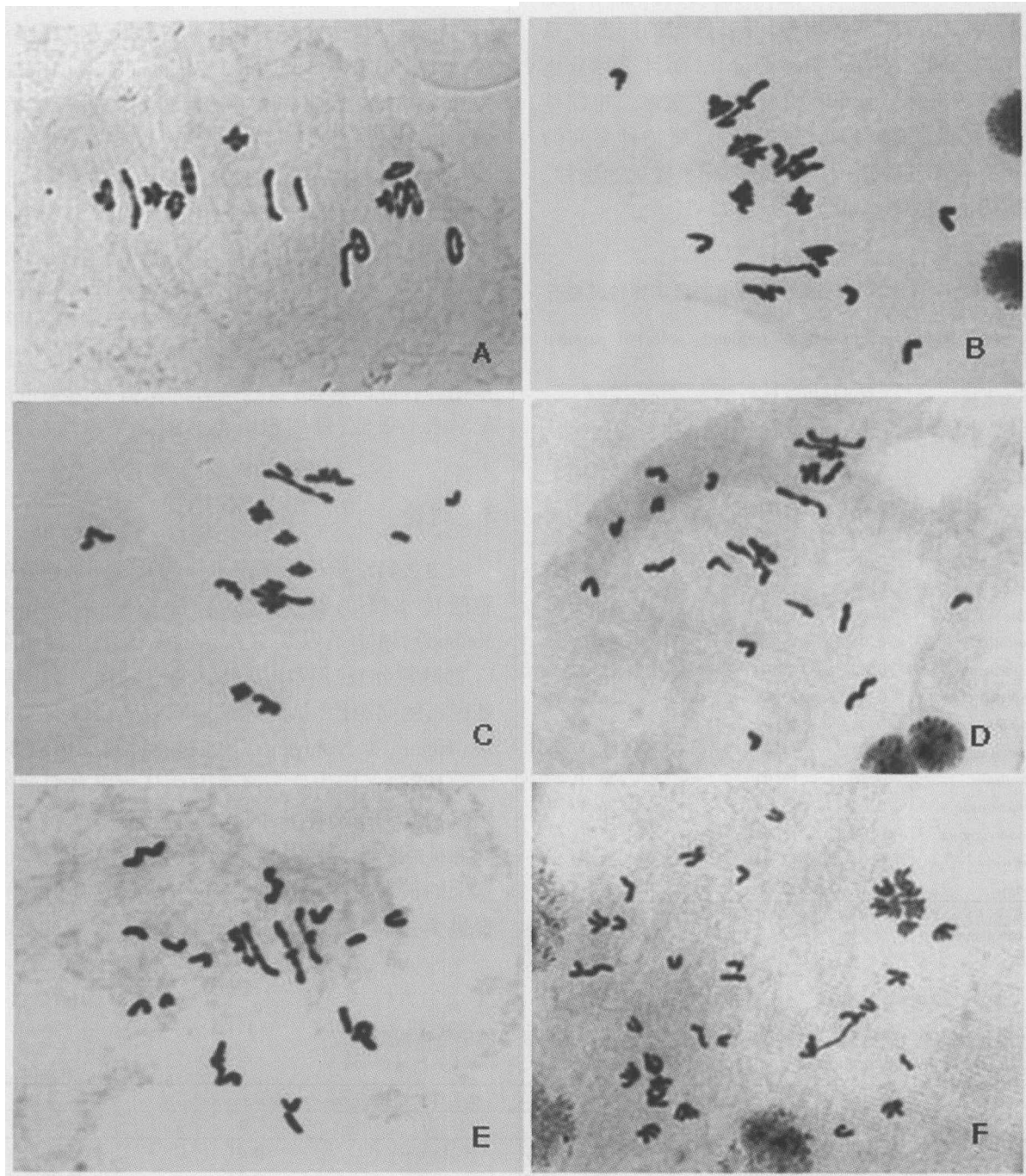


图2 含 S₁Y 基因组四倍体披碱草种间杂种 F₁ 减数分裂染色体配对行为。A. *E. pendulinus* × *E. tibeticus*, 示 1 个单价体, 9 个二价体, 一个汤勺形三价体和 1 个四价体; B. *E. antiquus* × *E. burchan-buddae*, 示 8 个单价体和 10 个二价体; C. *E. yangii* × *E. antiquus*, 示 6 个单价体和 11 个二价体; D. *E. caucasicus* × *E. semicostatus*, 示 13 个单价体, 6 个二价体和 1 个汤勺形三价体; E. *E. caucasicus* × *E. burchan-buddae*, 示 20 个单价体和 4 个二价体; F. *E. burchan-buddae* × *E. antiquus* 减数分裂后期 -I, 示染色体桥和碎片。

Fig. 2 Meiotic chromosome pairing of the *Elymus* interspecific hybrids containing the S₁Y genomes. A. *E. pendulinus* × *E. tibeticus* with 1 univalent, 9 bivalents, 1 frying-pan shaped trivalent, and 1 quadrivalent; B. *E. antiquus* × *E. burchan-buddae* with 8 univalents and 10 bivalents; C. *E. yangii* × *E. antiquus* with 6 univalents and 11 bivalents; D. *E. caucasicus* × *E. semicostatus* with 13 univalents, 6 bivalents, and 1 frying-pan shaped trivalent; E. *E. caucasicus* × *E. burchan-buddae* with 20 univalent and 4 bivalents; F. *E. burchan-buddae* × *E. antiquus*, showing a chromosome bridge and fragments at anaphase-I of meiosis

中等能力的染色体配对。这一结果表明,含 S₁Y 基因组的四倍体披碱草各物种,其基因组的同源关系在各物种之间已经有了明显的分化,而且这种分化与这些物种的地理分布有明显的相关关系。也就是说,相同或相邻地理分布区的披碱草属物种之间的基因组有较高同源性;而地理分布相距较远的物种,其基因组的同源性较低。

表 4 随机选择的含 S₁Y 基因组披碱草属亲本物种减数分裂中期-I 的染色体构型

Table 4 Meiotic configuration of randomly selected parental species with the S₁Y genomes

亲本种 Parental species	染色体构型 Chromosome configuration ¹			
	I	II	III	Xta/cell
<i>E. abolinii</i>	0.04	13.98	-	27.22
<i>E. antiquus</i>	0.02	13.98	-	27.22
<i>E. brevipes</i>	0.28	13.86	-	26.81
<i>E. burchan-buddae</i>	0.04	13.96	-	27.56
<i>E. caucasicus</i>	0.08	13.96	-	27.28
<i>E. cacuminus</i>	0.04	13.96	-	27.16
<i>E. fedtschenkoi</i>	0.04	13.92	0.01	27.61
<i>E. gmelinii</i>	0.04	13.96	-	27.62
<i>E. jacquemontii</i>	0.12	13.94	-	27.02
<i>E. longearistatus</i>	0.06	13.88	0.02	26.29
<i>E. panormitanus</i>	0.04	13.98	-	27.30
<i>E. pendulinus</i>	0.04	13.98	-	26.94
<i>E. retroflexus</i>	0.16	13.92	-	26.02
<i>E. semicostatus</i>	0.04	13.96	-	26.89
<i>E. shandongensis</i>	0.08	13.96	-	26.71
<i>E. tibeticus</i>	0.04	13.94	0.02	27.60
<i>E. yangii</i>	0.12	13.86	0.04	27.18

1. 见表 3 注解, III = 三价体。1, refer to the explanation in Table 3; III = trivalents.

将所有种间杂种的平均单价体、二价体频率以及每细胞染色体的交叉数为变量转化为欧氏距离矩阵并以 SHAN (Sequential Agglomerative Hierarchical Nested Cluster Analysis) 方法对该矩阵进行聚类,得到了以杂种减数分裂染色体配对水平为衡量标准来判别各物种基因组同源关系的聚类图(图 3)。该方法明显将各杂种 F₁ 的染色体的配对水平聚为两大组。第一组(聚类图上方)包括了地理分布距离较近的披碱草物种形成的杂种,这些杂种的减数分裂中期-I 染色体的配对水平较高或趋于中等;而第二组包括了地理位置相距较远,即西亚和东亚的披碱草物种合成的杂种,这些杂种的减数分裂染色体的配对水平很低,每细胞染色体的交叉数均在 14 以下。

3 讨论

由著名细胞遗传学家木原均及其同事建立的细胞遗传水平的基因组分析法 (Genomic Analysis Method), 通常是以来自双亲的基因组在种间杂种 F₁ 的减数分裂过程中染色体的配对水平来衡量其基因组的同源性,并由此来推断双亲亲缘关系的方法 (Kihara & Nishiyama, 1923; Khara, 1975; Kimber, 1983)。因为这一经典方法认为来自双亲的基因组在其种间杂种 F₁ 的减数分裂过程中,将由于其同源关系的远近而产生各对应染色体在所有基因位点上的识别与不同程度的联会配对,这样就为我们提供了一个在染色体的全长上对来自双亲的基因组

表 5 随机选择含 S₁Y 基因组披碱草的种内杂种减数分裂中期-I 的染色体构型

Table 5 Meiotic configuration of randomly selected parental species with the S₁Y genomes

杂交组合 Combination	染色体构型 Chromosome configuration ¹			Xta/cell
	I	II	M	
<i>E. altissimus</i> × <i>E. altissimus</i>	0.61	13.68	0.01	25.30
<i>E. anthosachnoides</i> × <i>E. anthosachnoides</i>	0.58	13.14	0.34	25.48
<i>E. antiquus</i> × <i>E. antiquus</i>	1.00	13.04	0.29	25.87
<i>E. brevipes</i> × <i>E. brevipes</i>	1.32	12.71	0.38	23.94
<i>E. burchan-buddae</i> × <i>E. burchan-buddae</i>	0.61	13.35	0.11	25.96
<i>E. longearistatus</i> × <i>E. longearistatus</i> ²	8.98	7.90	0.92	11.88
<i>E. pendulinus</i> × <i>E. pendulinus</i>	1.62	13.16	0.02	23.51
<i>E. semicostatus</i> × <i>E. semicostatus</i>	0.60	13.45	-	27.18
<i>E. validus</i> × <i>E. validus</i>	0.28	13.86	0.02	27.02
<i>E. yangii</i> × <i>E. yangii</i>	0.18	13.84	0.04	25.72

1. 见表 3 注解; 2. 该物种的两个亚种 *E. longearistatus* subsp. *longearistatus* 和 *E. longearistatus* subsp. *canaliculatus* 之间的杂种。
1, refer to the explanation in Table 3; 2, hybrid between *E. longearistatus* subsp. *longearistatus* and *E. longearistatus* subsp. *canaliculatus*.

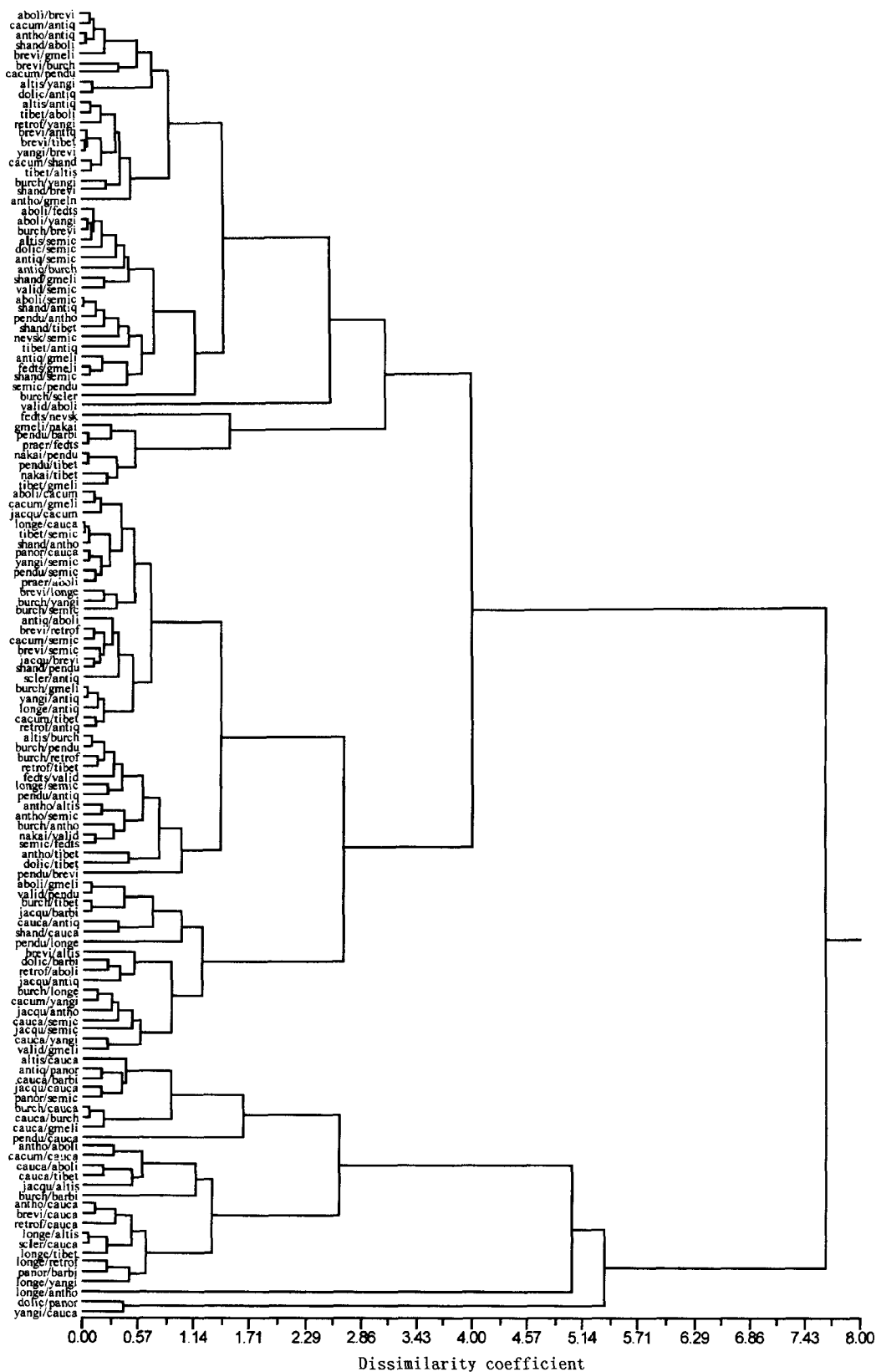


图3 含 S₁Y 基因组四倍体披碱草种间杂种 F₁ 减数分裂染色体配对水平的 UPGMA 聚类图

Fig. 3 UPGMA dendrogram of the interspecific hybrids containing the S₁Y genomes, showing the cluster of meiotic chromosome pairing at metaphase-I

进行同源性比较的机会(Kimber, 1983)。如果双亲的亲缘关系近而且其基因组的同源性高,则种间杂种 F_1 中染色体配对频率高,反之则低。通过细胞遗传水平上的基因组分析法已将小麦族和其他许多植物类群的系统演化关系研究得比较清楚(Ogawa & Katayama, 1971; Kihara, 1975; Kimber, 1983; Dewey, 1984; Lu, 1994)。

3.1 四倍体披碱草 S_1Y 基因组的地理分化

小麦族物种的染色体基数为 7,因此,亲缘关系很近的二倍体物种之间的杂种 F_1 可能形成的最高染色体配对数为 7 个环形二价体(每细胞最高染色体交叉数为 14);而四倍体物种之间的杂种 F_1 可能形成的最高配对数为 14 个环形二价体(每细胞最高染色体交叉数为 28)。本实验中的各四倍体披碱草物种的种间杂种 F_1 减数分裂染色体配对水平有较大的变异,每细胞的交叉数变化在 6.76(低于享有一组同源染色体的配对数)和 27.10(接近于享有二组同源染色体的最高配对水平)之间。这表明各杂种的亲本种之间在基因组的同源性上已经有了不同程度的分化。分析还进一步表明,这种分化的程度随各披碱草物种分布区的地理空间距离的增加而增加。特别是分布于东亚和西亚物种的 S_1Y 基因组已经有了非常显著的分化,以致于其种间杂种 F_1 的减数分裂染色体的配对频率很低,如杂交组合:*E. dolichatherus* × *E. panormitanus*, *E. yangii* × *E. caucasicus*, *E. pendulinus* × *E. caucasicus*, *E. jacquemontii* × *E. caucasicus*, *E. panormitanus* × *E. semicostatus* 和 *E. antiquus* × *E. panormitanus* 等杂种中的染色体配对频率远低于只具有一个相同基因组四倍体披碱草或与二倍体拟鹅观草属植物的种间杂种,如杂交组合:*E. semicostatus* × *Pseudorogneria cognata* (S_1 基因组), *P. cognata* × *E. pendulinus*, *E. antiquus* × *E. caninus* (S_1H 基因组), *E. semicostatus* × *E. caninus* 以及 *E. sibiricus* (S_1H 基因组) × *E. semicostatus* 等的种间杂种染色体配对频率(Jenen & Hatch, 1988; Lu & Bothmer, 1990a, b; Lu et al., 1991; Salomon & Lu, 1992, 1994; Lu & Bothmer, 1993a, b)。

假如没有中亚类型(如 *E. longearistatus*)分别与东亚和西亚物种合成的杂种 F_1 中相对较高的减数分裂染色体配对数作为比较,还会误认为 *E. caucasicus* 和 *E. panormitanus* 与东亚的上述物种只享有

一个相同的基因组。由此也得出结论,西亚的这两个四倍体披碱草属物种,其 S_1Y 基因组已经与东亚的相应物种产生了很大的分化;而中亚的四倍体 *E. longearistatus*, 其 S_1Y 基因组分别与东亚和西亚的四倍体物种产生了一定程度的分化。这种 S_1Y 基因组同源性的分化显然是与其地理的隔离有关。

值得注意的是,含 S_1Y 基因组的四倍体披碱草物种的这种地理上的分化现象,在披碱草属的其他基因组类型,如含 S_1H 基因组的四倍体物种中却没有见到报道,尽管含 S_1H 基因组四倍体披碱草物种的数量远比含 S_1Y 基因组披碱草物种多,其地理分布(发现于欧亚大陆、南北美洲和澳洲)也远比含 S_1Y 基因组披碱草物种的地理分布更广泛(Jensen & Hatch, 1988; Salomon & Lu, 1992, 1994),但 S_1H 基因组的分化却非常有限。含 S_1Y 基因组的披碱草物种这种在同一倍性水平上地理分化机制还有待于用分子水平的方法予以揭示,这对研究披碱草属植物的进化过程以及探讨同倍体物种的杂交-分化途径和机制均具有重要的意义。

3.2 披碱草 S_1Y 基因组分化的进化意义

同倍体物种的杂交-分化以及由此而逐渐形成具有相对独立基因库(gene pool)的物种,这一物种形成的过程需要有很好的隔离机制来保证具有独立“种性”物种的产生。同倍体与多倍体的进化方式不一样,因为通过杂交和染色体加倍而形成的异源多倍体新物种(或新类型),通过倍性的差异,就已经与其亲本物种形成了很好的生殖隔离(Rieseberg, 1997)。因此,同倍体物种通过杂交形成可以与亲本物种产生基因交流的杂种必须在空间、时间或生态位以及遗传的差异上与其亲本种形成隔离,才能保证有效生殖隔离的形成和新物种的产生(Templeton, 1981; Buerkle et al., 2000; Wang et al., 2001)。

我们研究的所有含 S_1Y 基因组的四倍体披碱草物种之间虽然有一定的种间可杂交性,而杂种也具有不同水平的染色体配对能力,但所有的种间杂种均完全不育,因此可以断定各物种之间经过长期的进化已经形成了较严格的生殖隔离。这种隔离可能有其基因水平上的控制机制(研究结果将另文报道),但在细胞学水平已明显观察到,通过造成杂种减数分裂异常使之不能产生正常可育的杂种配子,以致形成亲本间的有效生殖隔离也是同倍体亲本物

种与其种间杂种之间形成隔离的一种有效方式。因为减数分裂染色体配对频率的降低将导致大量未配对染色体(单价体)的形成,这些单价体通常在减数分裂过程中被丢失或在四分体(quartets)和子细胞中形成大量的微核而导致配子的不育。同时在杂种减数分裂过程中观察到一定数目的多价体以及染色体桥和碎片,这些均表明各种物种间的染色体结构发生了明显变化(如易位和倒位),这些都将是导致不育配子的形成和逐渐产生种间生殖隔离的原因。

这种现象已在含 S₁Y 基因组同一物种不同居群的杂种 F₁ 的减数分裂中观察到(表 5)。这表明在细胞学水平上的生殖隔离可能在同一物种不同来源的杂种 F₁ 中产生,随着隔离时间的推移,亲本和杂交后代可能在不同的自然选择作用下向不同的方向演化,最后导致不同物种的形成。因此我们认为,除 Stebbins (1969)、Grant (1981)、Templeton (1981) 和 Buerkle *et al.* (2000) 等学者所提到的时间、空间隔离和生态位隔离外,在同倍体物种的杂交-分化和物种形成过程中,细胞学水平的变化,如基因组同源性的分化(导致单价体的形成)、染色体结构的变异等都在杂种后代与亲本之间产生生殖隔离并逐渐形成新物种的过程中起到了积极的作用。这一过程最终导致杂种后代和亲本完全不能进行基因交流进而演化成独立的物种。

参考文献

- Buerkle, C. A., Morris, R. J., Asmussen, M. A. and Rieseberg, L. H. 2000. The likelihood of homoploid hybrid speciation. *Heredity*, **84**: 441–451.
- Dewey, D. R. 1984. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae. In: Gustafson, J. P. (ed.), *Gene Manipulation in Plant Improvement. Proceedings of the 16th Stadler Genetic Symposium, Columbia*. Penum Publishing Corp., New York, 209–279.
- Grant, V. 1981. *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York.
- Jensen, K. B. and Hatch, S. L. 1988. Cytology of *Elymus panormitanus* and its hybrids with *Pseudoregneria spicata*, *Elymus caninus*, and *Elymus dentatus* ssp. *ugamicus*. *Genome*, **30**: 879–884.
- Kihara, H. 1975. Interspecific relationship in *Triticum* and *Aegilops*. *Seiken Zihô*, **15**: 1–12.
- Kihara, H. and Nishiyama, I. 1930. Genomanalyse bei *Triticum* and *Aegilops*. I. Genomaffinitäten in tri-, tetra- und pentaploiden weizenbastarden. *Cytologia*, **1**: 263–284.
- Kimber, G. 1983. Genome analysis in the genus *Triticum*. In: Sakamoto, S. (ed.), *Proceedings of the 6th International Wheat Genetic Symposium, Japan*. Kyoto University Press, Kyoto, 23–28.
- Löve, A. 1984. Conspectus of the Triticeae. *Feddes Report*, **95**: 425–521.
- Lu, B. R. 1993. Genomic relationships within the *Elymus parviglumis* group (Triticeae: Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **187**: 191–211.
- Lu, B. R. 1994. The genus *Elymus* L. in Asia: taxonomy and biosystematics with special reference to genomic relationships. *Proceedings of the 2nd International Triticeae Symposium*, Logan, Utah, USA. 219–233.
- Lu, B. R. 1995. Taxonomy and morphology of the *Elymus parviglumis* group (Triticeae: Poaceae). *Nordic Journal of Botany*, **15**: 3–37.
- Lu, B. R. (卢宝荣). 1995. Diversity and conservation of the Triticeae genetic resources. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), **3** (2): 63–68.
- Lu, B. R. (卢宝荣). 1997. A study on systematic relationships between *Elymus* and *Hordeum* (Poaceae). *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **35** (3): 193–207.
- Lu, B. R. and Bothmer, R. von. 1989. Cytological studies of a dihaploid and hybrid from intergeneric cross *Elymus shandongensis* × *Triticum aestivum*. *Hereditas*, **111**: 231–238.
- Lu, B. R. and Bothmer, R. von. 1990a. Intergeneric hybridization between *Hordeum* and Asiatic *Elymus*. *Hereditas*, **112**: 109–116.
- Lu, B. R. and Bothmer, R. von. 1990b. Genomic constitution of *Elymus parviglume* and *E. pseudonutans* in the tribe Triticeae (Poaceae). *Hereditas*, **113**: 109–119.
- Lu, B. R. and Bothmer, R. von. 1991. Production and cytogenetic analysis of the intergeneric hybrids between nine *Elymus* species and common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, **58**: 81–95.
- Lu, B. R. and Bothmer, R. von. 1993a. Meiotic analysis of *Elymus caucasicus*, *E. longearistatus*, and their interspecific hybrids with twenty-three *Elymus* species: Triticeae (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **185**: 35–53.
- Lu, B. R. and Bothmer, R. von. 1993b. Genomic constitutions of four Chinese endemic *Elymus* species: *E. brevipes*, *E. yangii*, *E. anthosachnoides*, and *E. altissimus* (Triticeae, Poaceae). *Genome*, **36**: 863–876.
- Lu, B. R. and Salomon, B. 1992. Differentiation of the SY genomes in Asiatic *Elymus*. *Hereditas*, **116**: 121–126.

- Lu, B. R. and Salomon, B. 1993. Genomic relationships among the *Elymus parviglumis*, *E. semicostatus*, and *E. tibeticus* groups (Triticeae: Poaceae). *Genetica*, **90**: 47 – 60.
- Lu, B. R., Salomon, B. and Bothmer, R. von. 1990. Cytogenetic studies of progenies from the intergeneric crosses *Elymus* × *Hordeum* and *Elymus* × *Secale*. *Genome*, **33**: 425 – 432.
- Lu, B. R., Salomon, B. and Bothmer, R. von. 1991. Meiotic studies of the hybrids among *Pseudoroegneria cognata*, *Elymus semicostatus* and *E. pendulinus* (Poaceae). *Hereditas*, **114**: 117 – 124.
- Ogawa, T. and Katayama, T. 1971. Cytogenetic studies on the genus *Oryza*. V. Chromosome pairing in the interspecific hybrid between genomes A and B (*O. punctata*). *Japanese Journal of Breeding*, **21**: 151 – 154.
- Quiros, C. F., Ochoa, O. and Douches, D. S. 1988. Exploring the role of $x=7$ species in *Brassica* evolution: hybridization with *B. nigra* and *B. oleracea*. *Journal of Heredity*, **79**: 351 – 358.
- Rieseberg, L. H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**: 359 – 389.
- Salomon, B. and Lu, B. R. 1992. Genomic groups, morphology, and sectional delimitation in Eurasian *Elymus* (Poaceae: Triticeae). *Plant Systematics and Evolution*, **180**: 1 – 13.
- Salomon, B. and Lu, B. R. 1994. Genomic relationship between species of the *Elymus semicostatus* group and *Elymus sensu lato* (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **191**: 199 – 211.
- Snow, R. 1963. Alcoholic hydrochloric acid-carmines as a stain for chromosome squash preparation. *Stain Technology*, **38**: 9 – 13.
- Stebbins, G. L. 1969. The significance of hybridization for plant taxonomy and evolution. *Taxon*, **18**: 26 – 35.
- Templeton, A. R. 1981. Mechanisms of speciation—a population genetic approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **12**: 23 – 48.
- Wang, X. R., Szmidt, A. E. and Savolainen, O. 2001. Genetic composition and diploid hybrid speciation of a high mountain pine, *Pinus densata*, native to Tibetan Plateau. *Genetics*, **159**: 337 – 346.

(责任编辑: 时意专)