

• 学术讨论 •

果树遗传变异的特点初探^①

景士西 吴录平 李宝江

(沈阳农业大学园艺系 110161)

摘要 比较不同类群生物的遗传变异特点是比较遗传学的范畴。不同类群生物由于在个体寿命、生长型、交配方式、传粉媒介、繁殖方式、种子传播途径等方面的多样性,在长期进化过程中形成了不同的遗传变异特点。本文仅就果树植物和遗传体系有关的习性,比较分析了果树遗传变异的若干特点,希望能在指导果树遗传研究和育种实践方面有所裨益。

关键词 果树,遗传变异特点,遗传体系,比较遗传学

Preliminary Study on Genetic Characteristics of Fruit Plants

Jing Shixi Wu Luping Li Baojiang

(Department of Horticulture, Shenyang Agricultural University 110161)

研究不同类群生物的遗传变异特点是一门新兴学科,比较遗传学的研究范畴。近一个世纪以来遗传学研究揭示了大量生物遗传变异的共性方面,如不同类群动植物都有基因的分离、重组、连锁和交换、减数分裂几乎全部复杂的细胞学过程、共同的遗传密码、遗传物质的前进性变化、突变和染色体畸变等,但是在一定程度上忽视了不同类群动植物由于生活方式极不相同,在进化过程中形成的不同遗传变异特点。如和遗传体系(Genetic system)紧密联系的生长型(一、二年生、多年生草本、灌木、乔木等)、发育方式(开放式和封闭式)、寿命(从几小时、几十天到几千年)、受精方式(雌雄异体、同体、自交、异交)、传粉媒介(风媒、水媒、虫媒)、繁殖方式(无性繁殖、有性繁殖)、种子传播途径及媒介(物理传播、生物传播)、行动能力(固地、可移动)等,从而具备和其它类群生物不同的遗传变异特点,虽然 C. D. Darlington, 和 G. L. Stebbins 等⁽⁵⁾在比较遗传学方面做过不少有益的尝试,指出植物遗传体系的多样性远远大于动物界,但是正象 J.S.Huxley (1942) 说的那样:“比较遗传学和比较进化学基本上都还属于未来的科学,目前所做的大多数陈述基本上都还是假设而已。”G.L.Stebbins (1957)⁽⁵⁾主张:“最好马上收集这方面资料和各家意见,以便为将来作总结与设计关键性实验打好基础。”

本文仅就果树植物和遗传体系有关的一些习性,分析比较果树遗传变异的若干特点,希望它能在指导果树遗传研究及育种实践方面有所裨益。

1 较高的突变率,更为丰富的多样性变异

熟悉植物资源多样性变异的人都会从比较中发现果树植物,特别是栽培历史较长的苹果、柑桔、桃、葡萄等变异的多样性明显地胜于一、二年生植物,果实性状变异多样性胜于其它器官。主要原因在于:

1.1 重要生殖机能依赖于动物

^①国家自然科学基金资助的项目。

G. L. Stebbins (1957)^[5] 根据生殖生态习性, 把植物分为三个不同级别的生殖品阶, 其中最高的级别是传粉依赖蜜蜂等昆虫以及果实代替种子作为传播实体, 吸引鸟兽食果传种, 在果实和种子结构、功能的关系上高度变异的一些被子植物。“因为在任何地方, 动物的种类总要比气候、土壤的种类多得多, 所以凡是重要生殖机能依赖于动物的那些植物就能有更多种的适应性基因组合。”绝大多数果树都是典型的全部生殖机能紧密依赖于动物的类型。它们的多样性变异是千百万年和这些传粉、传种动物协调进化的结果。

1.2 选择有利于提高灵活度, 提高突变率

生物在进化和遗传中带有普遍性的规律是“所有生物的进化路线必须在适合度和灵活度这两个矛盾的需要之间取得折衷, ……大形而生长慢的生物中(如乔木树种)则其它有利于灵活度的因素就相应地会有较高的选择价值”(Stebbins, 1957)^[5]。这里较大的灵活度包括较高的基因重组率, 较高的染色体基数, 特别是较高的基因突变率。通常形体大、世代长的果树比一、二年生植物突变率高。

1.3 杂结合和缺乏稳定性选择促进了突变频率的提高

育种和遗传研究中的大量事实表明, 突变率本身受基因所控制, 受到选择的严格制约。A. H. Sturtevant (1937) 等提出:“既然在已经很适应的种内绝大多数突变都有害, 长期选择必然有利于突变抑制基因的散播从而降低该种的基因突变率”。A. Gustafsson (1947)^[7] 用大麦不同品种材料所作的试验表明新品系中自发和诱发突变率明显高于古老品种。他说:“古老品种的历史中包括多代提高稳定性的人工选择使降低突变率的基因组合得以建立, 其自发和诱发突变率最低。品种间杂交打乱了这种基因组合, 这是新品种之所以有较高突变率的原因”。在果树常规育种和实生选种中通常都包括打乱原有基因组合的杂交和重组, 但是缺乏提高稳定性的多代人工选择。这可能是果树突变率高于一、二年生大田作物的重要原因。再者, 和大田作物相反, 突变率较高的基因型如苹果中的元帅品种由于频繁地发生不同类型的芽变如树型矮化、半矮化, 果型圆润的、高桩的、色泽艳丽浓红的, 熟期早的、晚的、耐贮的等变异类型, 使元帅比其它突变较少的品种有更大的竞争优势。

2 丰富多彩的芽变和突变嵌合体

所有果树, 从南方的柑桔、荔枝到北方的苹果、桃、葡萄都有很多由芽变产生的品种。实际上果树有更多的体细胞突变以嵌合体的形式长期蕴藏在现有品种之中, 在大田作物中也是罕见的。主要原因首先在于杂结合类型的果树通常有较高的体细胞突变率。C. Broertjes (1967) 认为:“杂结合的栽培类型容易发生突变, 而开白花的植物极少产生花色的突变”。P. Dommergues 等 (1966) 报告“处理同质结合的观赏植物种子, 所得植株体细胞突变很少, 而处理正在分离中的种子材料, 所得体细胞变异就多”。其次, 作为无性繁殖而且是多年生木本植物的果树易于使体细胞突变年复一年地以嵌合体的形式保存下来, 而一、二年生有性繁殖植物有限的体细胞突变除了极少数可能分化成性细胞外, 绝大多数都会随枝叶枯萎而消失。果树中广泛存在的突变嵌合体常使某些表型上可见的基因型变异不能遗传, 另一方面有些表型上很难觉察的变异却能影响实生后代。

3 营养系品种间杂种一代复杂的多样性分离

大田作物品种间 F_1 通常高度一致, F_2 发生多样性分离。各种果树的营养系品种间 F_1 都发生复杂的多样性分离, 而且变异幅度胜于大田作物的 F_2 。以苹果品种间杂交老笃 × 元帅和玉米的某自交系间杂种 F_2 为例, 苹果果重杂种 F_1 变异系数 29.6%, 大果株系当小果株系果重的 625.0%。玉米粒重杂种 F_2 变异系数 21.04%, 大粒株系当小粒株系的 281.8%。主要原因在于营养系品种间杂种的遗传背景要比大田作物 F_2 要复杂得多。复杂的遗传背景可使相似的主效基因型产生更为复杂的表现型变异。果树以外的其它营养系品种间杂种也有类似的特点, 如陈云志 (1991) 报告两个红色的菊花品种杂交, F_1 出现了紫红、红、粉红、橙、黄和雪青等各种色调的杂种, 这在有性繁殖的品种间杂种中是很难见到的。

4 果树品种性状遗传值中非加性效应占有较大的比重

在植物品种改良中通常记载最早利用杂种优势的作物是玉米和烟草。实际上果树在生产中广泛利用杂种优势至少比玉米要早一千多年到二千年以上。在苹果、梨、柑桔等果树中由显性、超显性、上位性效应在产量、抗性、果实的大小、品质等方面表现的杂种优势可以通过扦插、嫁接等营养繁殖方式，长期地保持下来。每一次育种中都选择杂种优势最强的基因型繁殖成新的营养系品种。因此，果树的营养系品种都是非加性效应比重很大的基因型。

5 营养系品种有性后代经济性状普遍退化

大田作物品种间杂种在产量、果实的大小、品质等经济性状方面多数介于双亲之间，或在亲中值上下，有一定程度的浮动。以番茄为例，黄真治（1963）报告在 83 个番茄杂交组合中，果实大小介于双亲之间的组合 51 个，占全部组合的 61.5%；等于或大于大果亲本的组合 11 个，占 13.2%；等于或小于小果亲本的组合 21 个，占 25.3%。但各种果树营养系品种间的杂种平均果重几乎毫无例外地都显著低于亲中值。如山西果树所陈玄璐（1983）调查苹果 59 个组合 1210 系杂种平均果重约当亲中值的 58%。作者先后在熊岳、兴城、公主岭等育种单位调查不同种类果树杂种经济性状退化情况，苹果因亲本类型不同，果均重比亲中值下降 18—58%，品质极次下降 25—54%；梨果均重下降 33—51%，品质极次下降 30% 左右；甜樱桃果均重下降 22—31%，品质极次下降 16—40%。无性繁殖的花卉植物情况类似，如菊花营养系品种间 10 个杂交组合 F_1 平均花冠直径全部小于亲中值，平均缩小了 29.9%，根本原因在于营养系品种中非加性效应都占有较大的比重，有性过程中非加性效应解体，造成经济性状的普遍退化。杂种优势率愈高，退化程度愈大。果树在杂交中有性后代的衰退程度大于一般大田作物 F_2 ，由此可以推测果树的杂种优势率不低于玉米和番茄。通过若干个相互环联的杂交组合杂种的平均表现水平，用线性方程组的方法，可以估算果树营养系品种经济性状的育种值和传递力，作为育种中选择亲本的重要依据。

6 分裂选择性状在实生后代中表现为趋中变异

多数经济性状在人工选择中常取单向选择的方式。在分离的实生群体中，人们总是单方向地选择高产的、优质的、大果的、小核的株系，这样的株系在有性繁殖时非加性效应解体，后代变异的趋势是产量下降，品质变次，果实变小，果核变大。但是还有一些性状人工选择采取双向或多向的分裂选择，如成熟期既选择果实发育期短的早熟类型，也需要选择果实发育期长的晚熟类型；果实形状既选择果形指数较大的高桩类型，有时也选择果形指数较小的扁圆类型。这类性状的非加性效应常有正负两个方向。如早熟品种中的非加性效应解体趋向于延长果实发育期，晚熟品种正好相反，它们的实生群体的平均水平常有返回某一中数的倾向，也就是 F. Galton 所阐述的中庸回归率。如我们测定果形指数亲中值较大的苹果杂交组合元帅×玲当杂种平均果形指数 0.913，明显小于亲中值 1.055；相反地果形指数较小的祝×黄奎杂种平均果形指数 0.879，明显大于亲中值 0.805。L. Burbank（1921）在阐述李子杂种性状的趋中变异时写到：“特别高的父母所生的子女有矮于父母的倾向，反之矮的父母所生的子女有高于父母的倾向，这是一般规律”。实际趋中变异主要表现在杂结合群体和营养系品种的实生后代中。同质结合的品种或群体出现返回中数的倾向是环境效应消失造成的假象。

7 质量性状的分离较多偏离孟德尔比率

要在果树中寻找性状呈 3:1 和 9:3:3:1 等分离的例证非常困难。主要原因是果树质量性状的分离常常偏离正常的分离比率。如桃的制罐品种通常要求黄肉、不溶质和粘核，这 3 个性状国内外几乎都公认属隐性，单基

因控制, 照理同质结合的隐性类型无论自交或互交都不应该出现显性后代, 但事实并不完全这样。江苏农科院园艺研究所 (1985) 报告在 13 个黄肉×黄肉的杂交组合中有 4 个组合出现 0.8–3.7% 的白肉株系。郑州果树所 (1988) 报告 62–8–5×明星 41 株杂种中有 2 株白肉株系, 占 5.3%, 明星×橙香 33 株杂种中有 1 株白肉株系, 占 3.1%。解释是“明星”有一个亲本“山下桃”是异质型白肉桃, 但用传统的显性观念仍然很难说明同质结合的黄肉“明星”桃为什么会携有显性的白肉基因? 该所报告不溶质×不溶质组合的杂种中溶质类型占 39.6%。孙淑芳报告 (1987) 粘核×粘核的 5 个杂交组合中除蜜桃×暑季红 24 株杂种 100% 为粘核外, 其余 4 个组合均反常地分离出离核类型。其中蜜桃×京红 158 株杂种中 4 株离核占 2.53%, 蜜桃×予白 63 株杂种中 6 株离核占 9.52%, 蜜桃×白凤 14 株杂种中有 9 株离核占 64.29%。庄恩及 (1980)⁽⁴⁾ 报告粘核×粘核 5 个组合中有 2 个组合出现离核单株 12–19%。在基因背景极其复杂的果树群体中偏离孟德尔比率的情况比较普遍, 也是不难理解的, 因为群体内个体间存在不同的多修饰基因复合体, 不仅可以改变相同基因型的显性度 (expressivity) 和外显率 (penetrance), 甚至可以改变等位基因的显隐关系。T. Dobzhansky (1953)⁽⁶⁾ 在分析大量科学实验结果后提出: “……各个种的工作, 已经确立了一个重要事实, 那就是显性和隐性的存在及其范围系决定于整个基因型的结构。”“正常等位基因对于突变等位基因的显性, 可能是以在其它座位上的一个修饰基因系统作为后盾的”。

8 栽培品种类型中较高的致死基因频率

栽培品种类型中致死基因频率较高, 品种资源及其杂种群体中有较多的配子体和孢子体致死基因的携带者。F. H. Alston (1973) 介绍了苹果属植物中从 P_1 到 P_5 五个花粉致死基因位点, 造成幼苗因不能形成叶绿素而致死的白化基因 C_1 、 C_2 和淡绿致死基因 1。C. G. Klein (1961)⁽⁸⁾ 报告在 33 个杂交组合中, 有 18 个组合中出现 17.6–36.1% 的淡绿致死苗, 鉴定出包括常见的金冠、瑞光、君袖、可口香等 19 个品种, 都是淡绿致死基因 1 的携带者, 占全部 26 个亲本品种的 73.1%。桃的栽培品种如上海水蜜、无锡白花、深州水蜜、晚黄金都是由 $psps$ 控制的花粉不育类型, 但是更多的品种是花粉致死基因 ps 的携带者。庄恩及等 (1980)⁽⁴⁾ 曾用无锡白花作母本分别和白凤、初香美、大久保等 11 个品种杂交, 结果 11 个杂交组合都出现了从 30% 到 67% 的花粉不育植株。随机选取的 11 个父本百分之百都是 ps 的携带者。可见, 栽培果树中致死基因携带者的比率之高远非一般有性繁殖的动植物所能比拟。除了因为这些致死基因可能和某些有利基因紧密连锁, 或有某些有利的多向效应, 使杂结合类型具有较大的选择优势外, 更主要的是长期无性繁殖使它们避开了在差别繁殖中的不利地位。

9 果树有较多的种内倍性系列

种内不同倍性的类型往往同时用于生产。有性繁殖的种类除了异源多倍体外, 自然发生的同源多倍体, 特别是像 $3X$ 那样的奇倍性多倍体很难繁衍和保存下来, 而在无性繁殖的果树中则较易保存和繁衍。果树常存在种内倍性系列, 而且同时应用于生产, 都具有较高的经济价值。如苹果、海棠果、洋梨、大果山楂、欧洲葡萄、欧美杂种葡萄、夏橙、甜橙等都有相当数量的 $2X$ 、 $3X$ 、 $4X$ 品种, 由于无性繁殖和单倍结实习性, 所以配子育性方面的问题不影响果树多倍体品种的繁殖和经济效益。

10 次级多倍体起源增加了性状遗传的复杂性

据 Stebbins (1971) 统计温带植物木本属中染色体基数等于或超过 12 的占总属数 346 的 64.45%, 而在草本 1216 个属中, 相应只占 32.65%。他认为“木本科属的染色体基数高于 $X=12$ 、13、14, 几乎可以肯定是多倍体起源的, 如蔷薇科的梨亚科中 $X=17$ ……等等”。“最后合理的解释是, 形成本本植物高基数的多倍体发生在第三纪早期, 而在次生基数背景上的分化则大多发生在第三纪和第四纪”。一些著名学者如 P. H. Raven (1975), F. Ehrendorfer (1981) 都认为“木本被子植物很高的染色体基数是次生的, 称之为古多倍体, 原始的基数也和温带

草本植物一样, $X=7$ ”。以苹果属为例, 尽管在 $X=17$ 的核型起源上存在不同意见, 但在存在次级配对现象, 起源于染色体基数较少的亚科, 属于次级多倍体则是意见一致的。次级多倍体是某些果树遗传分离偏离孟德尔比率的原因之一。

掌握果树植物遗传变异特点对理解果树的遗传变异现象, 指导果树性状遗传的研究及果树育种工作具有重要意义。比如果树遗传特点是和它们亲本资源在遗传上的高度杂结合紧密相关的。栽培品种在杂交或有性繁殖过程中经济性状的普遍退化是由于非加性效应在它们遗传值中占有较大的比重, 而不是像某些研究者分析的那样“决定小果型的基因似乎对趋于产生大果的基因为显性”(L. G. Klein 1958)⁽⁹⁾, 或者“野生砧木促使它们形成野生类型种子的缘故”(Г. А. ЛОБАНОВ 1954)。在遗传研究中必须重视研究不同基因型品种中加性效应即育种值在遗传值中所占的比率。在质量性状的研究中应该正视复杂的由遗传背景修饰基因体系造成的不规则显性 (irregular dominance); 注意相同基因型特别是杂结合类型在不同遗传背景下, 显性度乃至外显率的差异。这种不规则显性可以使显性系谱中出现隔代遗传的异常现象。长期以来很多研究者对这种异常现象常常是视而不见或避而不谈。杂交育种中如何充分利用非加性效应也是一个值得研究的课题, 除了对不同基因型间的一般配合力和特殊配合力进行比较研究外, 利用现有优良品种的非减数配子进行杂交是一个重要途径, 遗憾的是目前我们还缺乏控制形成非减数配子的有效手段。充分挖掘体细胞突变的潜力是果树育种, 特别是品种修缮的重要途径, 对于长期积累在现有品种中利多害少, 发生率较高的微效突变目前还缺少有效的鉴别筛选手段。

参 考 文 献

- (1) 景士西, 1978. 辽宁果树, (4).
- (2) 景士西, 1986. 沈阳农业大学学报, (1).
- (3) 谭其猛, 1980. 蔬菜育种, 北京: 农业出版社, 136-140.
- (4) 庄恩及等, 1980. 园艺学报, 7(2).
- (5) 史旦宾斯(复旦大学遗传学研究所译), 1957. 植物的变异和进化, 上海科学技术出版社, 122-129.
- (6) 杜布赞斯基(谈家桢等译), 1953. 遗传学与物种起源, 北京: 科学出版社, 98-101.
- (7) Gustafsson A, 1947. Hereditas, 33:1-100.
- (8) Klein L G, *et al*, 1961. Proc. Amer. Hort. Sci., 77: 50-53.
- (9) Klein L G, 1958. Proc. Amer. Hort. Sci., 72: 1-14.

本文于 1992 年 10 月 19 日收到。

第三届全国植物遗传理论与应用研讨会、全国遗传学教学研讨会召开

第三届全国植物遗传理论与应用研讨会于 1994 年 11 月 10-14 日在江苏省无锡市举行。来自全国 20 个省、市的 100 余名代表参加了会议。中国遗传学会副秘书长陈伟程教授主持开幕式, 中国遗传学会植物遗传专业委员会主任刘大钧教授致开幕词, 贾士荣、盖钧镒、赵寅槐等分别向大会作了综述报告。大会共收到论文 170 余篇, 其中 92 篇参加会议交流并以全文收入会议论文集, 其余收录摘要。这些论文无论从广度还是深度上, 均比上两届会议有较大的提高。尤其是 45 岁以下的中青年代表占了一半, 他们在分子遗传和遗传工程等方面做了大量工作, 在学术交流中非常活跃, 显示我国的遗传学事业兴旺发达, 后继有人。

全国遗传学教学研讨暨中青年遗传学进展报告会于 1994 年 11 月 16-19 日在上海农学院召开, 来自 17 个省、市、自治区的 60 余位代表出席了会议。中国遗传学会教育委员会主任季道藩教授主持开幕式, 中国遗传学会教育委员会委员戴灼华教授作了题为“遗传学课程建设中几个问题的探讨”的报告。大会收到教学研究论文近 30 篇; 中青年教师提交综述论文 36 篇, 有 11 位同志在会上作了报告。与会代表对遗传学教学问题进行了热烈的讨论。大家认为, 遗传学授课学时不应低于 90-110 个学时, 3-4 个学分, 遗传学实验至少 8-10 个。鉴于遗传学在医学中的重要地位, 建议在医学院校建立“遗传教研室”, 单开医学遗传学课程。

(安锡培)