

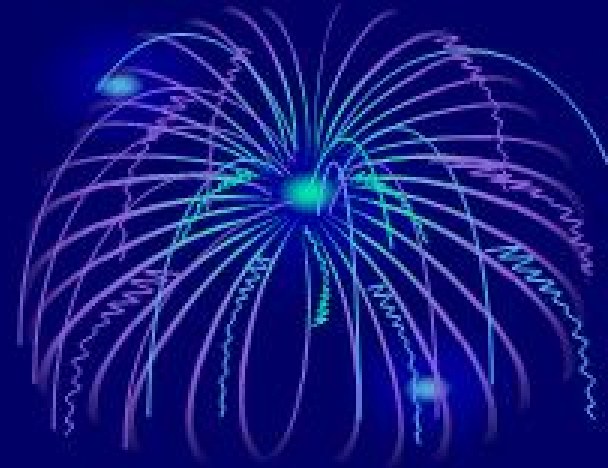
第九章 远缘杂交及其在园艺植物育  
种中的应用



- 远缘杂交通常指植物分类学上不同种、属以上类型间的杂交。
- 种(species)是隔离的种群。自然界最常见的是地理隔离、季节隔离，还有一种最重要的生殖隔离。
- 本章将着重介绍存在不同程度生殖隔离的远缘杂交特点及如何克服各种障碍，使其在园艺植物育种中发挥应有的作用。

## 内容

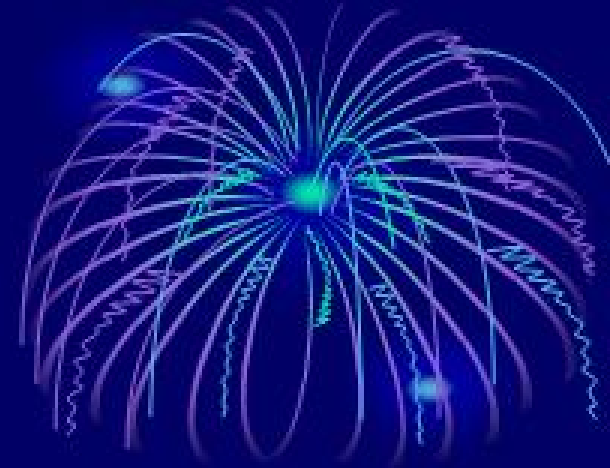
- 第一节 远缘杂交的意义与特点
- 第二节 远缘杂交的障碍与克服途径
- 第三节 远缘杂种的分离和选择
- 第四节 远缘杂交在园艺植物育种中的应用



## 第一节远缘杂交的意义与特点

- 一、远缘杂交的意义
- 二、远缘杂交的特点





## 一、远缘杂交的意义

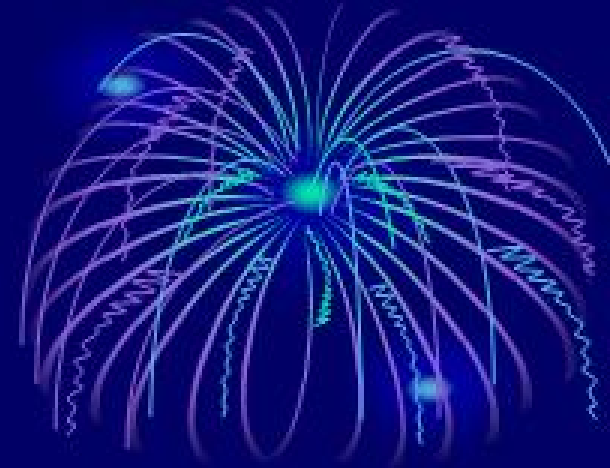
### (一)创造新的作物类型

- 物种起源方面的研究证明，现有很多物种都是来自天然远缘杂交，如芥菜( $2n = aabb = 36$ )来自油菜( $2n = aa = 20$ )和黑芥( $2n = bb = 16$ )的杂交；
- 实践证明，人类完全可以有意识地通过远缘杂交创造新的作物类型。欧美的仙人掌类育种家利用远缘杂交已创造了**19**个观赏价值很高的新属。

## (二) 利用异属、种的特殊有利性状

- 通过远缘杂交利用野生类型的高度抗病性和对环境胁迫条件的抵抗能力，改良栽培品种是很有效的途径。
- 如**19**世纪中叶欧洲育种者利用含抗晚疫病基因的野生马铃薯*S. demissum*与栽培种*S. tuberosum*杂交，获得了抗晚疫病的品种，解决了爱尔兰因马铃薯晚疫病大流行而遭受的饥荒。
- 远缘杂交可导入异源染色体或其片段，可创造出异附加系、替换系和易位系。利用这些材料可以把人们所需要的野生种的个别染色体或其片段所控制的优良性状转育到栽培品种中去，并避免异种(属)其它染色体不良性状的影响，在育种上有重要的实用意义。





### (三) 丰富作物的变异类型

- 通过种、属间杂交可显著丰富园艺植物变异的多样性。
- 以花卉的色泽为例由单一物种起源的花卉如香豌豆、翠菊、旱金莲、牵牛花等花色往往比较单调，而由若干个野生种杂交起源的花卉如唐菖蒲、香石竹、大丽花、蔷薇类则花色丰富多彩。因此远缘杂交是丰富作物多样性的重要手段。

## （四）创造新的雄性不育源

- 利用雄性不育系是简化育种手续的重要手段。
- 现代育种学利用远缘杂交的手段导入胞质不育基因或破坏原来的质核协调关系育成番茄、南瓜、白菜等多种作物质核不育的雄性不育系和保持系。

## （五）探索研究生物进化

- 大量实践证明，远缘杂交后代中可再现物种进化过程中所出现的一系列中间类型和新种类型。
- 例如以黑刺李与櫻桃李杂交，**F1**加倍后，得到双二倍体，其特征与欧洲李相似，而且和欧洲李杂交亲和性良好，从而提出了关于欧洲李起源于上述种间杂交的观点。



## 二、远缘杂交的特点

### (一)亲本选择、选配难度大

- 远缘杂交的亲本选择和选配除了遵循一般的原則外，还必须着重研究不同类群植物种间、属间杂交亲和性的差异。
- 某些类群如杏属、核桃属、真葡萄亚属、真桃亚属内几乎所有的种间都不存在杂交不亲和。
- 少数类群如柑橘类、仙人掌类不同属间都常有较好的亲和性。
- 多数类群如番茄属、芸薹属、悬钩子属、茶子属、鸢尾属、櫻属、李属等种间都存在不同程度的不亲和，表现形式又有很大差异。



## (二)远缘杂交存在障碍

远缘杂交育种存在诸多障碍，表现突出的有：

①远缘杂交的难交配性（杂交不孕）。

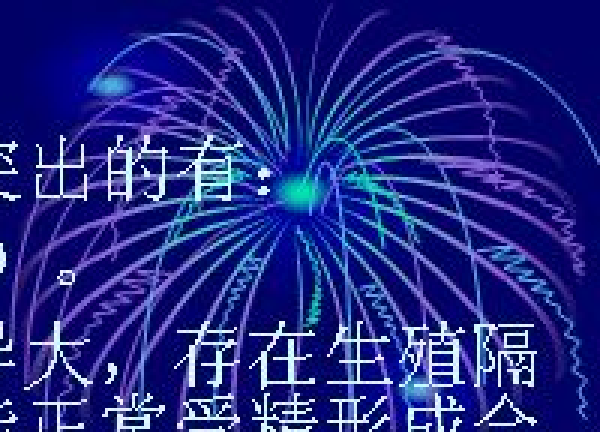
- 由于双亲的亲缘关系较远，遗传差异大，存在生殖隔离机制而导致杂交中雌、雄配子不能正常受精形成合子。

②远缘杂种的难育性（杂种夭亡）。

- 雌、雄配子虽然能够交配或通过克服杂交难交配性的措施产生了受精卵，但这种受精卵与胚乳或与母体的生理机能不协调，不能发育成健全的种子，有时种子在形态上虽已形成，但不能发芽或发芽后不能发育成正常的植株。

③远缘杂种的难稔性（杂种不育）。

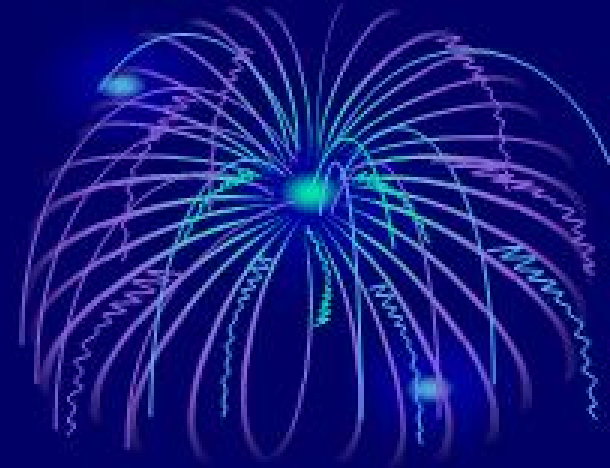
- 远缘杂种虽能形成植株但由于生理上的不协调不能形成正常的生殖器官，或虽能开花，但由于形成配子时减数分裂过程中染色体不能正常联会、不能产生正常的配子，导致不能繁衍后代。





### (三)远缘杂种异常分离

- 远缘杂交由于亲本间的基因组成存在着较大差异，杂种的染色体组型也往往有所不同，因而造成杂种后代不规则的分离。
- 远缘杂种从**F1**起就可能出现分离，**F2**起分离的范围更为广泛。
- 分离的后代中有：杂种类型，与亲本相似的类型，还有亲本祖先类型，以及亲本所没有的新类型，同时由于孤雌和孤雄生殖的存在还可能出现假杂种。
- 这种分离的多样性往往可以延续许多世代，为选择提供宝贵机遇，同时也带来不少困难。



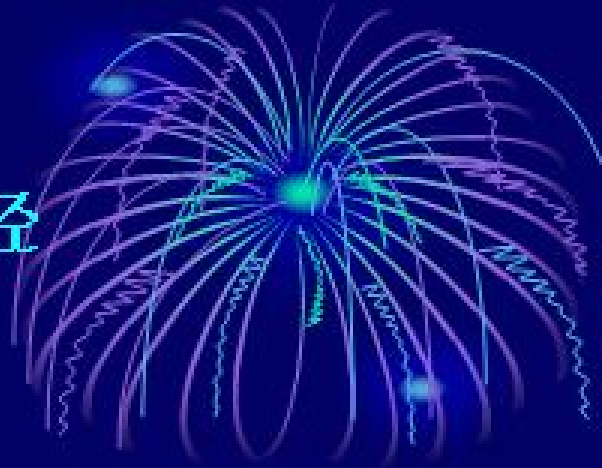
#### (四) 远缘杂种的优势

- 虽然远缘杂种常常由于遗传上或生理上的不协调而表现生活力的衰退，且上下代之间的性状关系难于预测和估计，但有些远缘杂种能表现出非常明显的优势。特别是在生活力，抗性、品质等特性上尤为明显。

## 第二节 远缘杂交的障碍与克服途径



- 一、远缘杂交难交配性及其克服途径
- 二、远缘杂种难育性及其克服途径
- 三、远缘杂种难稔性及其克服途径



## 一、远缘杂交难交配性及其克服途径

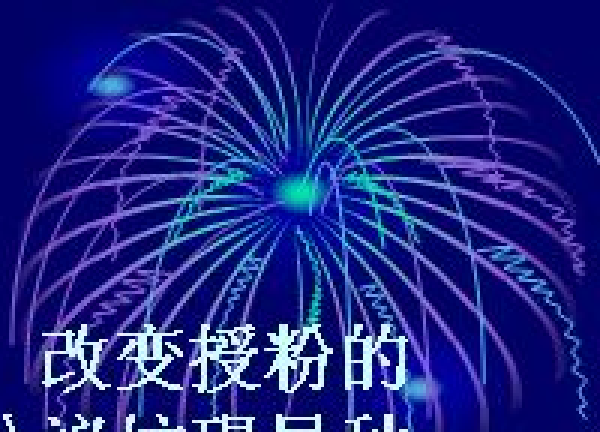
### (一)注意亲本的选择选配

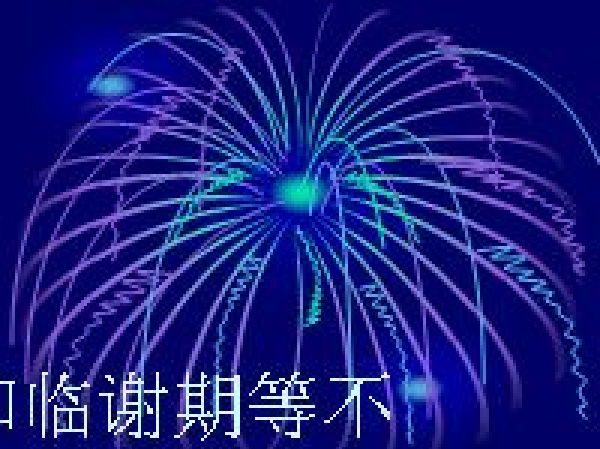
- 当两个物种间进行杂交时，利用两个物种的不同变种或品种测交，并进行正反交，确定适当母本是克服远缘杂交难交配性的一项有效措施。
- 沈阳农业大学**(1996)**对草莓种间杂交的研究表明，低倍性种作母本结实很低或完全不能结实，而当父母本倍性均高，以倍性相对较高的种作母本则结实率高。
- 北京林业大学在山茶花远缘杂交育种时，以云南山茶( $2n=6x=90$ )为母本，山茶( $2n=2x=30$ )为父本时结实率为**8.7%**，其反交的结实率只有**2.7%**。

## (二)采用特殊的授粉方法

### 1.混合授粉法

- 利用不同种类花粉间的相互影响，改变授粉的生理环境，可以解除母本柱头上分泌妨碍异种花粉萌发特殊物质的影响。
- 混合花粉可以是若干种远缘花粉的混合物，也可混入经杀死的母本花粉以及混入未经杀死的母本花粉。
- 当混合未经杀死的母本花粉时，应对杂交后代进行鉴定，以确定是否为远缘杂种。





## 2. 重复授粉法

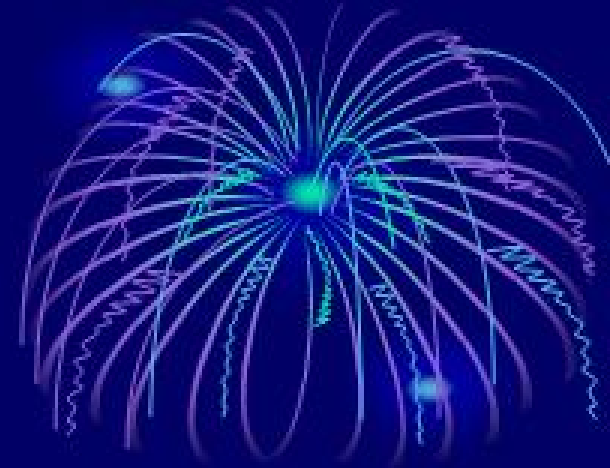
- 在同一母本花的花蕾期、开花期和临谢期等不同时期，进行多次重复授粉，以利用雌蕊不同发育程度、受精选择性的差异，促进受精结籽。

## 3. 射线处理法

## 4. 提前或延迟授粉法

- 母本柱头对花粉的识别或选择能力，一般在未成熟和过熟时最低。

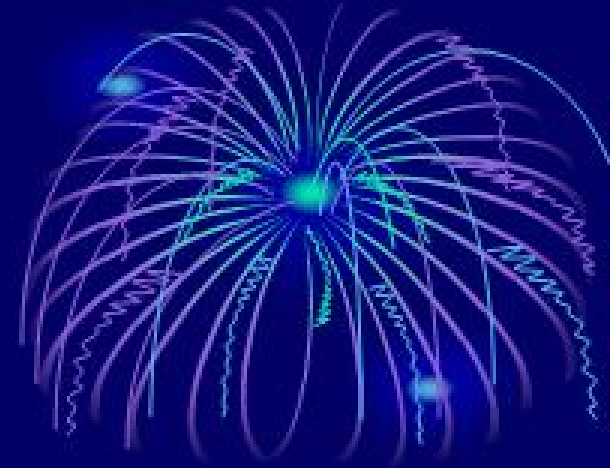




### (三) 染色体加倍法

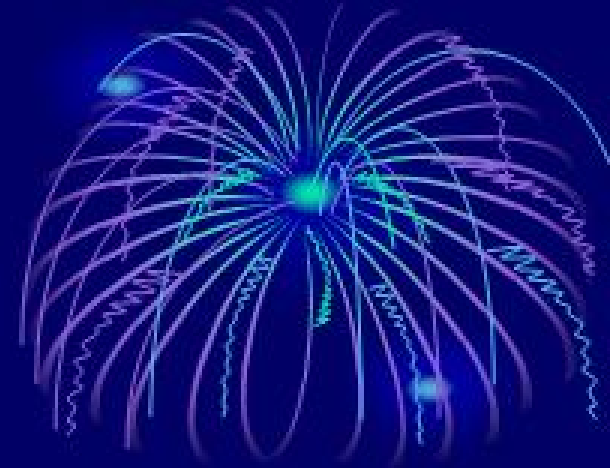
染色体倍数高低与远缘杂交的结实率高低有一定的关系。将双亲或亲本之一的染色体加倍，常常是克服难交配性最有效的办法。

- 例如甘蓝和野油菜作为二倍体相互不能杂交，但是作为四倍体可杂交。
- **G.Darrow**曾以**8**倍体的凤梨草莓和**2**倍体森林草莓杂交未能成功，但将森林草莓加倍成**4**倍体后再与**8**倍体凤梨品种杂交，则获得了**6**倍体的杂种。



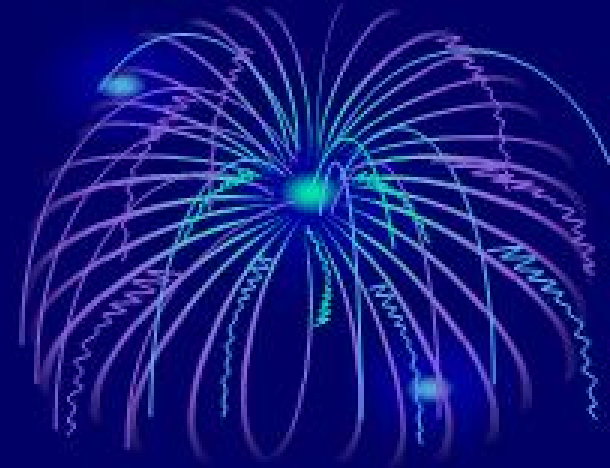
#### (四) 生理接近法

- 常用的方法是在杂交前，将亲本双方先嫁接成一体，通过接穗和砧木间的营养交流，使差异得到缓和，开花后再进行有性杂交。
- 如中国农业大学曾用黄瓜与丝瓜进行属间杂交，没有成功，但将黄瓜接穗先嫁接到丝瓜上，然后再用丝瓜和黄瓜的混合花粉给黄瓜授粉，收到较好的效果。



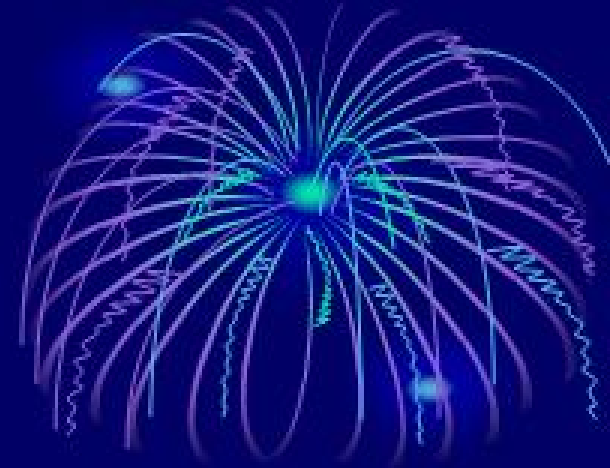
## (五) 媒介法

- 利用亲缘关系与两亲本都较近的第三个种作为桥梁，先与某一亲本杂交产生杂种，然后用这个杂种再与另一亲本杂交。“桥梁种”起到有性媒介的作用，从而改善结实情况。
- **M. L. Besley (1943)**报道用普通番茄×秘鲁番茄得到**32**粒种子，只有**4**粒发芽；先用醋栗番茄作桥梁种，和普通番茄杂交得到的杂种再和秘鲁番茄杂交得到**152**粒种子，有**82**粒发芽，并且**F1**的育性和稔性都比前一组合显著提高。



## (六) 柱头移植和花柱短截法

- 柱头移植，方法通常有二种：
  - 一是将父本花粉先授于同种植物柱头上，在花粉管尚未完全伸长前，切下柱头，移植到异种的母本花柱上。
  - 二是先进行异种柱头嫁接，待一两天愈合后再行授粉。
- 花柱短截法  
是把母本花柱切除或剪短，把父本花粉直接撒在切面上，或将花粉的悬浮液注入子房，使花粉不需要通过柱头和花柱直接使胚珠受精。



## (七) 化学药剂的应用

- 一般多用赤霉酸、萘乙酸、硼酸等化学药剂，涂抹或喷洒处理母本雌蕊，能促进花粉发芽和花粉管生长，有利于杂交的成功。
- 据研究，喷洒外源激素所以能克服种间杂交的难交配性，除对花粉发芽的影响外，主要是由于补充了内源激素代谢的缺陷，促进了胚乳的发育，从而为胚胎发育提供了必要的生理条件。

## (八) 试管受精与雌蕊培养

- 从母本花朵中取出带胎座或没有带胎座的胚珠，置于试管中培养，并在试管中进行人工受精，以克服远缘花粉的不萌发、花粉管不能伸长或伸长过慢等障碍。
- 试管受精技术，已在烟草属、石竹属、芸薹属、矮牵牛属等植物的远缘杂交中获得成功。

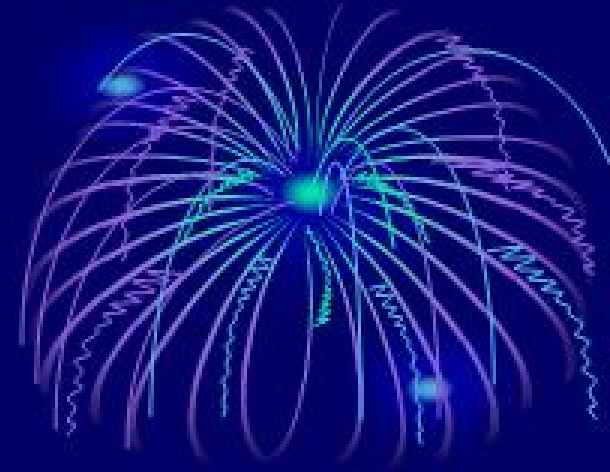
## (九) 其它技术

- 应用温室或保护地改善授粉受精条件，以及预先辐射处理花粉或植株，可能在不同程度上有利于克服远缘杂交的难交配性。
- 体细胞融合技术可绕过性过程使亲本基因重组，也是克服远缘杂交难交配性的有效方法。
- 近些年来发展起来的外源**DNA**导入技术(如花粉管导入法等)，也可以促进远缘基因的交流。

## 二、远缘杂种难育性及其克服途径



- 远缘杂种难育性（夭亡）主要表现在：
  - ①受精后幼胚发育不正常、中途停止；
  - ②杂种幼胚、胚乳和子房组织之间缺乏协调性，特别是胚乳不正常，影响胚的正常发育，致使杂种胚部分或全部坏死；
  - ③虽然得到包含杂种胚的种子，但种子不能发芽；或虽能发芽，但在苗期夭亡。



- 原因
- 远缘杂交中因为将一个物种的核物质导入到另一物种的细胞核中后，打破了原来核质互作的平衡，而出现核质不协调，影响杂种后代生长发育所需物质的合成和供应，导致杂种难育。
- 在远缘杂种生长发育过程中，由于双亲的染色体组，染色体数目、结构、性质以及染色体上所携带基因或基因剂量的不同，从而出现染色体和基因不平衡，引起细胞分裂不正常和物质合成混乱或不能合成适量的物质。



- 克服远缘杂种的难育性可酌情采用下列方法：

### (一) 幼胚的离体培养

- 有些杂种幼胚发育很不正常，甚至在未形成有生活力的种子以前就半途夭折。
- 用胚挽救技术可以克服难育性，获得杂种苗。方法是将授粉十几天(或更长)的幼胚，在无菌条件下，接种在培养基上，加少许植物激素，在室温、弱光下培养，直至长出根和叶，能够自养时再移入土壤。

### (二) 嫁接

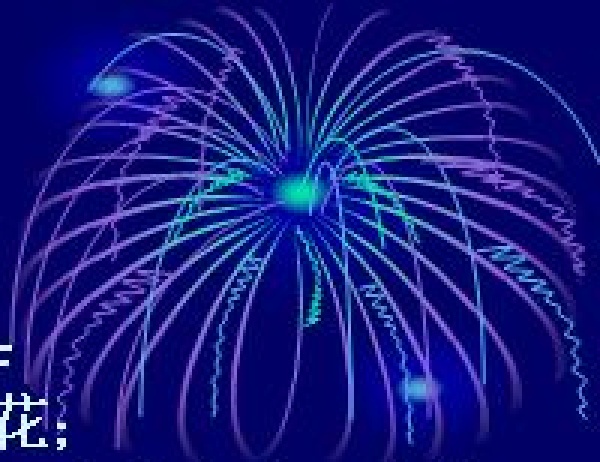
- 幼苗出土后如果发现是由于根系发育不良而引起的夭亡，可将杂种幼苗嫁接在母本幼苗上，使之正常生长发育。

### (三) 改善发芽与生长条件

- 远缘杂种由于生理不协调而引起的不正常生长，在某些情况下提供优良的生长条件时，可能逐步恢复正常。



### 三、远缘杂种难稔性及其克服途径



- 远缘杂种难稔性（杂种不育）主要表现有：
  - ①杂种营养体虽生长繁茂，但不能正常开花；
  - ②能正常开花但其构造、功能不正常，不能产生有生活力的雌、雄配子；
  - ③配子虽有活力，但不能完成正常的受精过程，不能结籽。
- 原因：
- 难稔性主要由基因和染色体的原因引起，或由二者的综合作用造成。
- 杂种F<sub>1</sub>在减数分裂过程中，不能正常联会，染色体分配不平衡，最后形成一分体、二分体、三分体、五分体和六分体，有的并带有微核，单价体则不规则分配；染色体的易位、倒位也时有发生等导致花粉败育杂种不稔。

- 克服远缘杂种难稔性的途径有：

## (一) 染色体加倍法

由杂种减数分裂过程中，染色体不能正常联合而引起的杂种难稔性，可采用染色体加倍法进行克服。加倍的方法一般是用秋水仙碱液处理。

## (二) 回交法

Gochran(1950)报道洋葱×大葱的F<sub>1</sub>生长强健，卵败育，但花粉有6.2%~9.7%能染色，以F<sub>1</sub>作为父本和亲本之一回交后代兼有双亲遗传特性，稔性得到改善。

## (三) 蒙导法

将远缘杂种嫁接在亲本或第三种类型的砧木上，或用已结实的带花芽亲本以及第三种类型的芽条作接穗嫁接在杂种植株上，也可以克服杂种由于生理不协调引起的难稔性。

如米丘林用斑叶稠李和酸樱桃挑杂交获得的属间杂种，只开花而不结实，后来将杂种嫁接在甜樱桃挑上，第二年就结了果。



## (四)逐代选择

远缘杂种的难稔性在个体间存在差异，同时在不同世代或同一世代的不同发育时期也有差异。所以采取逐代选择可提高稔性。

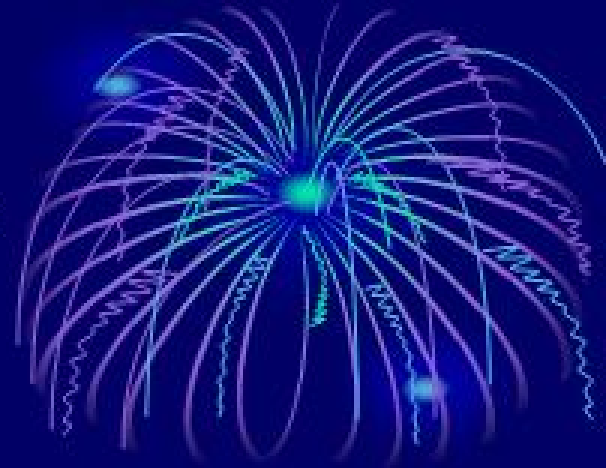
欧洲红树莓与黑树莓的种间杂种，大多数只开花不结实，只有少数能结少量的果实，但经四个世代的连续选择，终于获得优质丰产的新品种“奇异”。

## (五) 改善营养条件

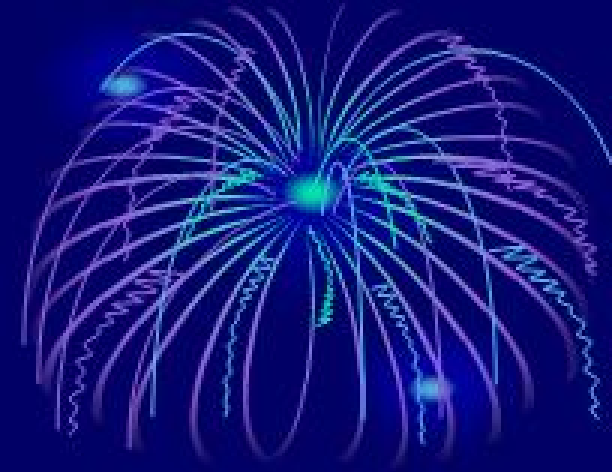
在花期喷施磷、钾、硼等具有高度生理活性的微量元素，以及采取整枝、修剪和摘心等措施对促进杂种的生理机能协调提高稔性有一定效果。

通过混合花粉的人工辅助授粉，也可使杂种的受精选择性得到较大的满足，往往可提高杂种的结实率。

### 第三节 远缘杂种的分离和选择



- 一、远缘杂种分离的表现
- 二、远缘杂种的鉴定和后代分离的控制
- 三、远缘杂种的选择



## 一、远缘杂种分离的表现

- 分离很不规律  
远缘杂种有的从第一代即开始分离，有的到第三代、第四代才开始分离，而且到第五、第六代还不能稳定。
- 疯狂分离  
远缘杂种的分离比品种间杂交具有更大的多样性和复杂性，其分离无论是在形态特征上还是变异幅度上远非种内品种间杂种所能比拟，因此人们对远缘杂种的分离常用“疯狂”、“剧烈”来形容。

- 远缘杂种后代的分离，大致可归纳为如下几个类型：

### ① 综合性状类型

杂种具有二个杂交亲本综合性状，但是不稳定，随着有性繁殖代数的增加，将继续发生分离。

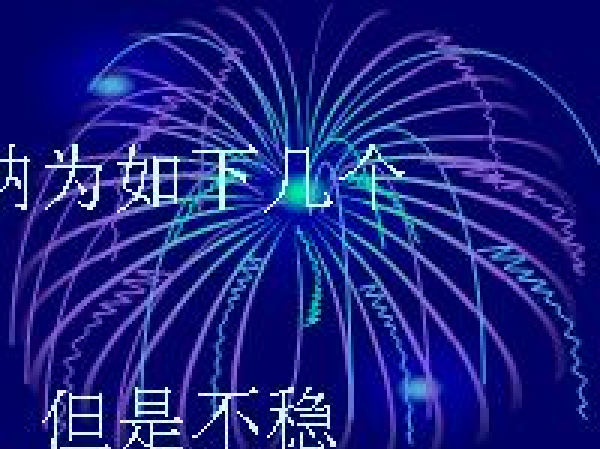
### ② 亲本性状类型

杂种的性状倾向于原始种或亲本。其中包括由于受精过程的刺激形成无融合生殖等原因所产生的非杂种。

### ③ 超出亲本种的类型

由于杂种产生“突变”性质的差异，出现了新性状，有的成为另一个新种植物。

但至今为止，对于远缘杂种的分离规律性研究还很不深入。



## 二、远缘杂种的鉴定和后代分离的控制

- 远缘杂种的鉴定：

采用形态学比较的方法、电镜技术、同工酶分析技术、分子标记技术、核型分析技术等，通过综合多方面的分析结果，才能比较准确地鉴别杂种的真伪。

- 后代分离的控制：

- ① **F<sub>1</sub>**染色体加倍，使之形成双二倍体；
- ② 回交，用栽培品种作轮回亲本连续回交和自交；
- ③ 诱导远缘杂种产生单倍体，将**F<sub>1</sub>**代的花粉进行离体培养可产生单倍体植株，再经人工加倍，便可获得纯合稳定的二倍体；
- ④ 诱导染色体易位，可利用各种辐射源或化学因素处理远缘杂种，诱导双亲染色体发生易位，这样可避免杂种向两极分化，又可获得兼有双亲性状的杂种。





### 三、远缘杂种的选择



- 对于无性繁殖园艺植物，无论在哪一代出现理想优良个体，即可用营养体繁殖应用于生产。
- 对于有性繁殖的园艺植物必须根据育种目标和所用亲本材料，采用不同的选择方法。
- 一般在**F1**先用集团选择法，待出现明显分离再选单株。
- 如要改进某一推广品种的个别性状，而该性状是受显性基因控制、遗传力高时，就可采用回交法。



- 根据远缘杂种的若干特点，选择过程中应注意掌握下列要点。

### **（一）扩大杂种的群体数量**

远缘杂种分离广泛，一般杂种中具有优良的新性状组合所占的比例不会很多，而且常伴随一些不利的野生性状。

### **（二）放宽早代选择标准，增加杂种繁殖世代**

远缘杂种往往分离世代甚长，一般不宜过早淘汰。

### (三) 再杂交选择

对于杂种一代，可以在杂种单株间进行再杂交或回交，并对以后的世代继续进行选择；随着选择世代的增加，优良类型的出现率也将会提高。

特别是在利用野生资源作杂交亲本时，将**F1**与某一栽培亲本回交，以加强某些有利性状，并去除从野生亲本带来的一些不良性状，以达到品种改良的目的。

### (四) 培育与选择相结合

对于远缘杂种，给予杂种充足的营养和优越的生育条件，促进杂种优良性状的充分发育。



## 第四节 远缘杂交在园艺植物育种中的应用

- 远缘杂交可显著地扩大和丰富园艺植物育种的基因库，创造栽培品种中前所未有的变异类型，甚至合成新的物种，因而受到广泛的重视。
- 远缘杂交应用于园艺植物还有不同于粮豆作物的有利因素：
  - ①对于绝大多数以根、茎、叶、花、果为产品的园艺植物来说，稔性一定程度的下降，常不影响杂种在生产中的利用价值，不妨碍它们成为优异品种乃至新的作物类型。
  - ②对于多数花卉，特别是种内品种分化很少的观赏植物来说，种间杂交是它们杂交育种的主要方式如松、柏、杨、柳、丁香及仙人掌类植物等。

谢谢！

