

文章编号: 1005-0906(2005)03-0010-04

玉米配子体基因研究进展

何余堂¹, 梁文科², 张丽华¹, 赵大军¹

(1. 渤海大学生物与食品科学学院, 辽宁省食品质量安全与功能食品重点实验室, 辽宁 锦州 121000;

2. 中国农业科学院棉花研究所, 河南 安阳 455112)

摘要: 玉米的杂交不亲和性是受单基因控制的, 为配子体控制型, 该基因位于玉米的第四染色体上。配子体基因可导致与其连锁的基因发生偏分离现象。大多数爆裂玉米为 *GalGal* 基因型, 而北美马齿玉米和硬粒玉米为 *galgal* 基因型。在玉米属中存在两个杂交不亲和基因系统: *Gal* 和 *Gat* 系统。*Gal* 和 *Gat* 是独立起作用的, 它们之间是相互不亲和的, 但并非绝对的不亲和, 而是表现出较弱的不亲和性。*Gal* 表现为部分显性, 而 *Gat* 具有中等强度的杂交不亲和性。在玉米属中, 既存在完全的杂交不亲和性, 也存在程度不同的部分不亲和性。自然群体中, *Ga* 基因具有生殖隔离作用。带有 *Ga* 基因的玉米, 可使其它材料授粉结实, 而其它玉米的花粉却不能使它正常结实, 除非带有相同的显性基因; 这种杂交不亲和性具有遗传隔离和防杂保纯的作用, 可避免外来花粉的污染, 保证种子纯度和发挥杂种优势。

关键词: 玉米; 配子体基因; 杂交不亲和性; *Gal* 系统; *Gat* 系统**中图分类号:** S513.035.2**文献标识码:** A

Developments on Gametophyte Gene in *Zea mays*

HE Yu-tang¹, LIANG Wen-Ke², ZHANG Li-Hua¹, ZHAO Da-Jun¹

(1. Liaoning Provincial Key Laboratory of Food Quality and Safety and Functional Food, Bohai University, Jinzhou 121000, China; 2. Cotton Research Institute of CAAS, Anyang 455112, China)

Abstract: Cross incompatibility in *Zea mays* is controlled gametophytically by a single gene. The gametophyte gene is located on chromosome 4 in maize. The phenomenon of distorting segregation was observed on genes linked to *Ga* gene. Most popcorns proved to be *Gal Gal* genotypes. The North American dents and flints were *gal gal* genotypes. There exist two cross-incompatible systems in *Zea mays* genus: *Gal* and *Gat*. The *Gal* and *Gat* systems functions are individual. They are reciprocally incompatible, but not absolutely. Cross incompatibility between *Gal* and *Gat* systems is weak in a certain range. The *Gal* allele is partially dominant to *gal*, whereas the *Gat* allele has a moderately strong cross-incompatibility. There exist complete cross-incompatibility and also partial incompatibility in *Zea mays*. The *Ga* allele serves as an isolating mechanism in a wild population. A carrier of *Ga* gene can pollinate any other corn, but can be only pollinated by a carrier of the same dominant allele. The cross-incompatibility has the function of genetic isolation and keeping purity, exploiting hybrid heterosis and can be well used in protecting the variety specialty from the other pollen.

Key words: Maize; Gametophyte gene; Cross incompatibility; *Gal* system; *Gat* system

植物利用雌雄蕊异花和花期不遇的方式, 以避免自交衰退。在一些植物中, 如烟草、白菜等, 生理上的自交不亲和性(self-incompatibility)是很重要的。近年来, 在植物自交不亲和性的分子调控方面已取得

了显著进展, 人们已经明白了自交不亲和反应的机理(何余堂等, 2003); 另一方面, 异花授粉植物通过调节杂交过程, 以平衡自交衰退效应和广泛杂交的不良影响。不加区分的随意杂交, 也由于空间上、时间上及生理上各因素的限制而得以禁止。与自交不亲和性相比, 杂交不亲和性(cross incompatibility)的生理基础我们还知之甚少, 种间杂种的遗传分析存在相当的复杂性。玉米属的亚种间和亚种内均存在着杂交不亲和性(Guo, et al. 2004)。

收稿日期: 2004-10-27**基金项目:** 本研究由辽宁省教育厅重点科研项目(2021401151)和渤大科研基金(BJ2004001)资助**作者简介:** 何余堂(1967-), 男, 陕西户县人, 博士, 副教授, 从事分子生物学研究。Tel: 0416-3400155 1380640850

E-mail: heyutang@163.com

1 玉米杂交不亲和性的发现

Mangelsdorf 和 Jones(1926)在玉米研究中发现,有些杂交组合的母本对花粉具有优先选择作用,并对该性状进行了鉴定,将其定位于第四条染色体上。Demerec(1929)在用马齿玉米作父本与爆裂玉米杂交时,发现了杂交不结实现象,但反交时能完全结实。由于杂交不亲和是单边的,仍然可以得到杂交种和高世代材料。杂交不亲和性是一种遗传性状,杂交亲和性与杂交不亲和性的差异是由单基因控制的,为配子体基因控制型(gametophyte gene, *Ga*),Schwartz(1950)将其定位于 *Ga1* 位点。

2 配子体基因 *Ga* 的鉴定与定位

Jones(1920)报道了一种检测配子体基因的方法。将测验系的花粉混合,每个纯合测验系均具有一个隐性性状,将混合花粉涂在供体亲本上,用不同的隐性性状可以鉴定自交后代和杂交后代的分离比例。通过比较杂交组合中自交和杂交后代性状的相对比例,就可推断出自交花粉还是异交花粉占有优势。结果表明,在绝大多数情况下,自交花粉占有优势。Jones 的试验设计可以在整个染色体组的范围内检测配子体基因,因而得到广泛认可。然而,与配子体基因连锁的基因的偏分离效应与染色体区域有关(Lu, et al. 2002)。

Mangelsdorf 和 Jones(1926)发现,当(rice popcorn $\times$ sugary-1) F_1 代自交时,或者(rice popcorn $\times F_1$)时,来自爆裂玉米第四染色体上的一段DNA——*Ga1*基因转到了 sugary 的相对位置(*ga1*)。由于 *su1* 和 *ga1* 的连锁关系,在 F_2 代 sugary 的子粒表现型恢复了 16%,而不是 25%。当(sugary $\times F_1$)时,BC₁ 中发生了 50:50 的分离。由于偏分离发生在带有 *Ga1* 基因的花丝上,所以这种现象的本质是花粉和花丝之间的相互识别和相互作用。相似的花粉-花丝识别因子存在于玉米的第 1,2,3,5,6,7 和第 9 染色体上(Nelson, 1993)。

Ga 基因引起的偏分离现象在其它作物中也有报道。吕川根等(1997)发现水稻籼粳杂种后代的性状分离常偏离孟德尔遗传规律,认为这种偏分离现象是由于配子体基因 *ga* 的作用。在水稻中已发现位于不同染色体上的配子体基因位点共 12 个,分别定名为 *ga-1* 至 *ga-12*(Kinoshita, 1994)。在拟南芥中,配子体基因突变可导致雌、雄配子发育的停止,影响花粉的萌发与伸长(Procissi, et al. 2001; Grini, et al. 2002)。

Kermicle(1993)对 Jones 的花粉混合技术进行改进,研究 *Ga* 基因之间的互作。Kermicle 将带有未知 *Ga* 基因、具有色糊粉层的玉米花粉,与已知 *Ga* 基因、具无色糊粉层的玉米花粉混合,然后授到具无色糊粉层、带有不同 *Ga* 等位基因的母本花丝上。结果表明,自花授粉具有明显优势,异花授粉的结实率较低(图 1)。y 轴表示降低的结实率, x 轴表示花粉取向。

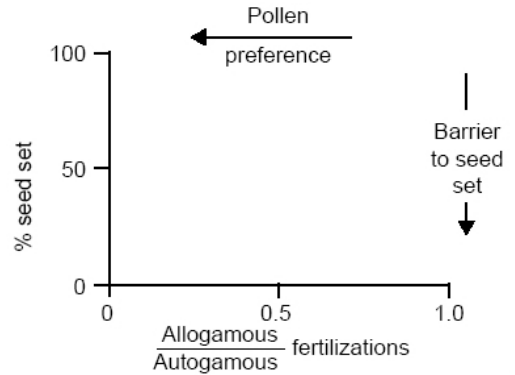


图 1 混合花粉试验双变量曲线图

在墨西哥蜀黍中,Chalco 的杂交不亲和性受单基因控制,与 *GalGal* 群体的遗传行为相同,因此认为 Chalco 的不亲和基因为 *Gal*。Central Plateau 的杂交不亲和性的表现与 Chalco 的有些差异。Central Plateau 植株的花丝拒绝 *Gal* 和 *gal* 测验系的花粉;然而,在杂交中只授一种 *gal* 测验系的花粉时,Central Plateau 并不是完全拒绝,而是表现出比较弱的不亲和性(Maletskii, 1970)。这与白色 rice popcorn 自交系的不亲和性有些相似(Jiménez and Nelson, 1965; Ashman, 1981)。Central Plateau 的不亲和基因位于第四条染色体上,距 *su1* 有 4 个遗传图距,称为 *gat*。杂交测验发现,*gal* 花粉在 *Gatgat* 植株上表现出的杂交不亲和性较弱,而在 *GatGat* 植株上不亲和性仅表现中等;但 Central Plateau 的 *gat* 花粉,在 *GatGat* 测验系和 *Gatgat* 测验系上,均表现出很强的杂交不亲和性。

大多数爆裂玉米为 *GalGal* 基因型(Nelson, 1993),北美马齿玉米和硬粒玉米均为 *galgal* 基因型,而许多墨西哥玉米和中美洲玉米中也有 *Gal* 基因。Mutschler 和 Liedl(1994)发现,*Gal:gal* 系统与许多属中控制种间障碍的基因是很相似的。曾三省(1998)认为,马齿玉米 'Inco.1' 由 *Ga* 基因控制,这与国外认为马齿玉米是 *ga* 基因控制的观点有所不同,也许是由于所用的研究材料不同所致。大多数马齿玉米带有 *ga* 基因,而爆裂玉米中具有 *Ga⁸*、*Ga* 和 *ga* 基因,因而对马齿玉米花粉具有不同程度的不亲和反应。

Vancetovic 等(2003)曾在 Yugoslav 的玉米资源中发现,“1862”携带有显性 *Ga* 基因。该基因可能保护自己不受周围黄色玉米花粉的污染,从而使自己保护其品种特异性,也使自己保持隐性的玉米颜色(personal communications)。该品种既具有白色子粒,又携带 *Ga* 基因,是一个非常有用的玉米种质资源。

3 墨西哥蜀黍 *Zea mays* ssp. *mexicana* 和 ssp. *Parviglumis* 中的 *Ga* 基因

二倍体墨西哥蜀黍的花粉一般可以使美国马齿玉米正常结实,而反交则不易控制,且不容易成功。Ting(1963)曾以 6 个二倍体墨西哥蜀黍作为母本,与硬粒玉米品种 Wilbur(*galgal*)杂交。其中,4 个墨西哥蜀黍很少结实或不结实。Kermicle 和 Allen(1990)以 6 个 ssp. *mexicana* 和 ssp. *parviglumis* 材料为母本,分别用美国玉米自交系 W22 和 W23 (均为 *galgal*)与它们进行杂交,并通过回交方法将墨西哥蜀黍细胞质导入玉米。结果发现,在 ssp. *parviglumis* 上的大多数杂交组合的结实率都很高,而 6 个 *mexicana* 中的 5 个材料上的杂交结实性很差,甚至没有种子;通过反复选择杂交不亲和性,将 *Ga* 基因导入自交系 W22。

4 *Ga* 基因之间的显隐性关系

爆裂玉米的不亲和基因 *Ga1* 并不是完全显性,而是部分显性的,因为 *Ga1Ga1* 花丝一般不接受 *gal* 马齿花粉,而 *Ga1gal* 花丝却可以部分接受 *gal* 马齿花粉的(Nelson, 1952)。*Ga1Ga1* 不接受 *gal* 花粉的特性是很有用的,可以用来检测 *Ga1* 等位基因的存在。

在杂交不亲和基因中,*Ga1* 系统和 *Gat* 系统是独立起作用的,它们之间是相互不亲和的,但并非绝对的杂交不亲和,而是表现出较弱的不亲和性(表 1)。在 *Gat* 系统中,*Gat* 花丝具有中等强度的杂交不亲和性。利用混合授粉法,发现 *gal* 和 *gat* 基因表现出一定的相似性。在 *Ga1gal* 花丝上,*Gat* 花粉比 *gat* 花粉有优势;相似地,*Ga1* 花粉在 *Gat* 花丝上,比 *gal* 具有优势。

表 1 不同 *Ga* 基因之间的不亲和关系

花 丝	花 粉			
	<i>Ga1</i>	<i>gal</i>	<i>Gat</i>	<i>gat</i>
<i>Ga1Ga1</i>	亲和	不亲和	不亲和性弱	不亲和性弱
<i>Ga1gal</i>	亲和	部分亲和	不亲和性弱	不亲和性弱
<i>GatGat</i>	不亲和性弱	不亲和性弱	亲和	不亲和
<i>Gatgat</i>	不亲和性弱	不亲和性弱	亲和	不亲和

在玉米中,完全不亲和与部分不亲和均是存在的。Castro-Gil(1970)利用混合花粉法,鉴定墨西哥蜀黍对玉米花粉是否具有竞争优势。将来自墨西哥和中美洲地区的大量 Chalco 和 Guerrero 材料的花粉等量混合,授粉到玉米花丝上。结果发现,在后代中既有玉米杂交种,也有玉米-蜀黍杂交种,大约一半的杂交组合没有得到种子,而另一半组合所结种子很少;在 57 个测交组合中,只有 5 个组合的结实率达到 10%。第 14 个玉米自交系授的不是混合花粉,而是蜀黍的花粉,结实率很好。由于未发现绝对的杂交不亲和现象,所以 Castro-Gil 认为,杂交种结实率降低的原因是由于混合花粉中花粉的竞争作用而引起的。

5 *Ga* 基因的生殖隔离机制

在研究杂交不亲和性的过程中,试验条件都是人为控制的。进行授粉时,不管是单一花粉还是混合花粉,均是一次性涂在花丝上,从而拒绝其他来源花粉的介入。那么,杂交不亲和性是否在玉米和蜀黍的隔离中起作用呢?

玉米和蜀黍随机交配的结果与预想的相差甚远。若一个自然群体中有 90% 的玉米和 10% 的蜀黍植株,在没有选择或遗传漂变的情况下,下一代中杂种植株:蜀黍植株的比例应该为 18:1。然而,鉴定的结果表明,杂交种是少数。玉米和蜀黍间发生生殖隔离的原因有多种,其中包括人为因素等。在马齿玉米旁边种植有 ssp. *mexicana* 和 *parviglumis* 墨西哥蜀黍,ssp. *mexicana* 中存在对马齿玉米表现不亲和的 *Ga* 基因,而 *parviglumis* 中缺乏 *Ga* 基因。试验结果说明,这些 *Ga* 基因具有生殖隔离作用。

如果杂交不亲和性是双边性的话,这种隔离机制就是比较稳定的。爆裂玉米的 *Ga1* 或 Central Plateau 墨西哥蜀黍的 *Gat* 系统都是独立起作用的,对 *galgal*, *gatgat* 都是单边性的不亲和,而其它一些因子,如开花期或人为选择,都是双边隔离。不亲和性因子有可能成对起作用,如爆裂玉米和墨西哥蜀黍群体中的 *Ga* 基因是相互不亲和的。如果双边不亲和性具有普遍性的话,那在不同的位点上就会存在不同的成对基因,在一个群体中存在 *Ga1* 不亲和系统,而在另一个群体中可能存在 *Gat* 不亲和系统。

6 *Ga* 基因在遗传育种上的应用

带有 *Ga* 基因的玉米材料,可使其它材料授粉结实,但其它玉米的花粉授到带有 *Ga* 基因的玉米上,则不能正常受精结实,称之为杂交不亲和性或单

向杂交不育性(unilateral cross sterility)。将这种拒绝外来花粉的特性,转育到玉米杂交种上,特别是带有隐性基因控制的玉米类型上,能起到防杂保纯、遗传隔离的作用,因为隐性基因控制的材料,无论种子生产或大田生产均会因外来来马齿玉米花粉的污染,使其品质降低。如果它们具有杂交不亲和性,就可以避免外来花粉的污染,从而保证种子纯度,发挥玉米的杂种优势。

人们已经认识到,*Ga* 基因具有保护一些玉米类型如爆裂玉米、白色玉米等的特异性,从而免受其它主要玉米类型花粉混杂的重要性。携带有 *Ga* 基因的玉米,其花粉可使其它玉米受精结实,但其它玉米的花粉却不能使它受精结实,除非携带有相同的显性等位基因。由于杂交阻碍是单边的,仍然可以得到杂交种和高世代材料。一旦某一群体中有了 *Ga* 基因,由于其为显性基因,因此传播很快,而且容易达到纯合。在扩大生产中,为保持品种的纯度,带有 *Ga* 基因就成为先决条件。一旦一个 *Ga* 基因进入一个群体,它很快会达到纯合状态(Nelson, 1952)。将 *Ga* 基因转育到糯玉米、甜玉米、高油玉米或高淀粉玉米的自交系、杂交种上,可提高玉米产品的品质和适口性,对大力发展特色玉米、拓展玉米产业都具有重要的理论和实践意义。

参考文献:

- [1] 何余堂,涂金星,傅廷栋,陈宝元. 芸薹属自交不亲和基因的分子生物学及进化模式[J]. 植物学通报, 2003, 25(5): 65-75.
- [2] Guo F L, Huang B Q, Han Y Z H, Zee S Y. Fertilization in maize indeterminate gametophyte1 mutant [J]. Protoplasma, 2004, 223 (3): 111-120.
- [3] Mangelsdorf P C, Jones D F. The expression of Mendelian factors in the gametophyte of maize[J]. Genetics, 1926, 11: 423-455.
- [4] Deméré M. Cross sterility in maize[J]. Zeits i Abst u Verer, 1929, 50: 281-291.
- [5] Schwartz D. The analysis of case of cross sterility in maize[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1950, 36: 719-724.
- [6] Jones D F. Selective fertilization in pollen mixtures [J]. Biol. Bull, 1920, 38: 251-289.
- [7] Lu H, Romero-Severson J, Bernardo R. Chromosomal regions associated with segregation distortion in maize[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 105(4): 622-628.
- [8] Nelson O E. The gametophyte factors of maize[A]. In: M. Freeling and V. Walbot, (eds.) The Maize Handbook[C]. Springer-Verlag, 1993, 19-25.
- [9] 吕川根, 邹江石, 池桥宏. 水稻亚种间杂种后代 *pgi-1* 同工酶的异常分离[J]. 中国水稻科学, 1997, 11(4): 205-210.
- [10] Kinoshita T. Report of the committee on gene symbolization[J]. Rice Genetics Newsletter, 1994, 10: 18-50.
- [11] Procissi A, Laissardiere S de, Ferault M, et al. Five gametophytic mutations affecting pollen development and pollen tube growth in *arabidopsis thaliana*[J]. Genetics, 2001, 158(4): 1773-783.
- [12] Grini P E, Jurgens G, Hulskamp M. Embryo and endosperm development is disrupted in the female gametophytic capulet mutants of *arabidopsis*[J]. Genetics, 2002, 162(4): 1911-1925.
- [13] Kermicle J. Cross compatibility within the genus *Zea*[A]. In: M. Freeling and V. Walbot, (eds.) The Maize Handbook[C]. Springer-Verlag, 1993, 40-43.
- [14] Maletskii S I. A new allele of the gametophytic gene in the fourth chromosome of corn[J]. Soviet Genet, 1970, 6: 149-153.
- [15] Jiménez J R, Nelson O E. A fourth chromosome gametophyte locus in maize[J]. J. Hered, 1965, 56: 259-263.
- [16] Ashman R B. Failure to verify the *Ga9* locus on chromosome 4[J]. Maize Gen Coop Newsl, 1981, 55: 50-51.
- [17] Mutschler M, Liedl B E. Interspecific crossing barriers in *Lycopersicon* and their relationship to self-incompatibility [A]. In: E. G. Williams et al., (eds.) Genetic control of self-incompatibility and reproductive control in flowering plants[C]. Kluwer Press, 1994, 164-188.
- [18] 曾三省. 玉米杂交不亲和性研究初探[J]. 玉米科学, 1998, 6(1): 1-3, 20.
- [19] 梁文科, 等. 单倍体技术在玉米育种中的应用和新进展[J]. 玉米科学, 2004, 12(3): 13-15.
- [20] Vancetovic J, Vidakovic M, Vidakovic M, Rosulj M. White dent population from the yugoslav variety collection carries the *Ga* gene [J]. 2003 (personal communications).
- [21] Ting Y C. A preliminary report on the 4th chromosome male gametophyte factor in teosintes. Maize Gen. Coop[J]. Newsletter, 1963, 37: 6-7.
- [22] Kermicle J L, Allen J O. Cross-incompatibility between maize and teosinte[J]. Maydica, 1990, 35: 399-408.
- [23] Nelson O E. Non-reciprocal cross-sterility in maize[J]. Genetics, 1952, 37: 101-124.
- [24] Castro-Gil M. Frequencies of maize by teosinte crosses in a simulation of a natural association[J]. Maize Gen Coop Newsl, 1970, 44: 21-24.