

## 评述

## 动物和植物远缘杂交比较研究

陈婕<sup>†</sup>, 罗觅<sup>†</sup>, 陶敏, 段巍, 张纯, 覃钦博, 肖军, 刘少军<sup>\*</sup>

湖南师范大学生命科学学院, 教育部蛋白质化学与鱼类发育生物学重点实验室, 长沙 410081

<sup>†</sup> 同等贡献<sup>\*</sup> 联系人, E-mail: lsj@hunnu.edu.cn

收稿日期: 2015-12-20; 接受日期: 2016-04-29; 网络版发表日期: 2016-09-30

国家自然科学基金(批准号: 31430088, 31210103918, 91331105)、国家高技术研究发展计划(批准号: 2011AA100403)、高等学校博士学科点专项科研基金(批准号: 20114306130001)、湖南省“生物发育工程及新产品研发协同创新中心”项目(批准号: 20134486)、湖南省教育厅资助科研项目(批准号: 14B115)和发育生物学国家重点学科、发育生物学湖南省重点学科建设项目资助

**摘要** 远缘杂交是指不同物种之间的杂交, 它可以是种间、属间甚至亲缘关系更远的物种之间杂交. 远缘杂交可以把属于不同种、属等远缘遗传关系的不同个体的生物特性结合起来, 突破种间界限, 扩大遗传变异, 是创制具有遗传变异、可育、优良性状的新品系乃至新种群的重要方法. 本文在分析和归纳大量国内外有关动物和植物远缘杂交文献的基础上, 结合本实验室长期从事鱼类远缘杂交的研究结果, 在对动物和植物远缘杂交实验的具体例子进行描述和分析的基础上, 比较和总结了动、植物中远缘杂交形成不同倍性生物后代的主要生物学特性; 概述了动物和植物远缘杂交的相似性和差异性; 分析和归纳了导致动物和植物远缘杂交形成存活和不存活后代的可能原因; 还对动物和植物远缘杂交后代的形态学、细胞学和分子细胞遗传学等生物学特性研究的方法进行了介绍. 旨在为系统地比较动物和植物远缘杂交的遗传、繁殖、生长性状等生物学特性提供较系统的研究资料, 以阐明它们在遗传育种和生物进化方面的共性作用及重要意义.

**关键词** 动物和植物, 远缘杂交, 生殖隔离, 不同倍性, 品系

远缘杂交(distant hybridization)是指分类上亲缘关系较远的物种之间的杂交, 区别于种内的品种或亚种间的近缘杂交(close hybridization). 远缘杂交可以把属于不同种、属等远缘遗传关系的不同个体的生物学特性结合起来, 突破种属界限, 扩大遗传变异, 使得生物基因型和表现型都发生改变, 从而创造新的变异类型或新物种<sup>[1]</sup>. 有的学者甚至把远缘杂交的概念扩大, 把地理位置上分布不同的生物类型之间的杂交, 称为地理上的远缘杂交.

近缘杂交, 即种内杂交, 也可以导致杂交后代的遗传物质在一定程度上发生变异, 但是这种变异幅度有限, 在遗传选育方面受到一定程度的限制. 而远缘杂交后代可以包含不同物种的基因组, 为不同物种间基因的重组和交流奠定基础, 可育的远缘杂成品系的形成能够创造出新的变异种类, 甚至有可能形成新的物种. 在表现型方面, 远缘杂交能整合双亲的优点, 使后代在外形、生长速度、存活率以及抗病能力等方面均表现出杂种优势. 在基因型方面, 远缘

引用格式: 陈婕, 罗觅, 陶敏, 等. 动物和植物远缘杂交比较研究. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 1139-1161

Chen J, Luo M, Tao M, et al. A comparative study of distant hybridization in plants and animals. *Sci Sin Vitae*, 2016, 46: 1139-1161, doi: 10.1360/N052015-00344

杂交导致后代在染色体组水平上发生改变, 产生杂交二倍体、三倍体、四倍体后代; 在 DNA 水平, 远缘杂交还可以导致其后代 DNA 变异及出现重组。另外, 远缘杂交形成的二倍体天然雌核发育鱼中微小染色体的出现还可导致亚染色体组水平上的改变<sup>[1-3]</sup>。

国内已对水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、大豆(*Glycine max* (Linn.) Merr.)、油菜(*Brassica campestris* L.)、小麦(*Triticum aestivum*)、棉花(*Gossypium hirsutum*)等主要农作物的远缘杂交开展了广泛研究, 得到了许多优良作物品种, 并已大面积推广种植, 例如, 利用偃麦草(*Elytrigia repens*)与普通小麦、普通小麦和黑麦(*Secale cereale*)远缘杂交人工创造了自然界不存在的新物种小偃麦和八倍体小黑麦。通过远缘杂交, 引进有利外源基因, 已经成为了扩大植物遗传变异的重要方法之一<sup>[4]</sup>。在动物远缘杂交方面, 据农业古典记载, 在公元前 202 年我国已开始运用远缘杂交对家畜进行改良。在脊椎动物中, 15 世纪 50 年代, Genner 就用鲤(*Cyprinus carpio*)与金鱼(*Carassius auratus*)杂交得到世界上第一个有记录的杂种, 统计资料显示, 1558~1980 年, 就有 56 科 1080 种鱼类被用于杂交育种实验研究, 贡献论文有 3759 篇<sup>[5,6]</sup>。据统计, 在自然界中, 大约有 10% 的动物和 25% 的植物至少和一个其他的物种发生过杂交; 在被子植物中有超过 40% 具有杂交渐渗现象。远缘杂交已经被证实有利于物种的形成和辐射演化, 杂交导致异源多倍化可能是新物种发生的潜在动力, 可见远缘杂交是基因组进化和物种形成的主要动力之一<sup>[7-9]</sup>。另外, 作者认为远缘杂交不但可以形成可育的多倍体新品系或者新物种, 还可以形成可育的二倍体新品系或者新物种。随着育种工作不断发展, 许多种内遗传资源逐渐减少以致枯竭, 利用远缘杂交拓展遗传资源的范围日益受到重视。本文将通过分析和归纳大量国内外有关动物和植物远缘杂交的文献, 并结合作者实验室长期从事鱼类远缘杂交的研究结果, 对动物和植物远缘杂交的研究进展以及相关问题进行系统而全面的比较分析。

## 1 动物和植物远缘杂交概况

### 1.1 植物远缘杂交概况

传统植物分类学上, 植物被分为以菌藻类植物

为主的低等植物和包括苔藓类植物、蕨类植物、种子植物的高等植物<sup>[10]</sup>。远缘杂交广泛存在于植物中, 植物的远缘杂交多为同属植物的种间杂交或不同属植物的属间杂交。运用植物外源遗传物质动态导入法也可产生类似远缘杂交的效果, 例如, 将大蒜(*Allium sativum*)、胡葱(*A. fistulosum*)和玉米(*Zea mays*)的遗传物质分别导入青菜(*Brassica chinensis*)的体细胞中去, 可获得大蒜-青菜、胡葱-青菜和玉米-青菜的纲间杂交完整植株<sup>[11]</sup>。用同样的方法也可获得超门杂交植物蘑菇(*Agaricus campestris*)-卷心菜(*Brassica oleracea* var. *capitata*)<sup>[12]</sup>。

(1) 低等植物的远缘杂交。据报道, 伞菌目口蘑科香菇属的香菇(*Lentinus edodes*, ♂)和伞菌目侧耳科侧耳属平菇(*Pleurotus ostreatus*, ♀)进行有性远缘杂交, 可得到生物学效率高, 质地硬实脆嫩、味道鲜美的新品种香平菇<sup>[13-15]</sup>。阿魏蘑(*P. ferulae*)与选育的香平菇杂交能得到兼有阿魏蘑的甜美风味和香平菇的较强抗逆性的新品种香魏菇<sup>[16]</sup>。2007 年, 古田一位菇农将香菇与杏鲍菇的菌种混合播种, 长出来既像杏鲍菇又像香菇的子实体“香香菇”, 后被人证实确为杂交品种<sup>[17-18]</sup>。

由藻类植物具孔浮叶藻(*Pelagophycus porra*, ♀)×巨藻(*Macrocystis angustifolia*, ♂)属间杂交所得到孢子体数量少, 但形态正常, 兼有两个属所特有的一些形态特征<sup>[19]</sup>。海带(*Laminaria japonica*)的雌配子体克隆与糖海带(*L. saccharina*)雄配子体克隆杂交, 经连续 5 年选育, 育成了高产早熟的远缘杂交种——远杂 10 号<sup>[20]</sup>。

(2) 高等植物的远缘杂交。苔藓类植物远缘杂交的例子有: 一年生球藓(*Phascum cuspidatum*)和短齿丛藓(*Pottia intermedia*)均是雌雄同体的植物, 二者属间杂交产生的杂交体 50% 畸形, 50% 正常, 其中 2% 能存活下来, 存活后代形态居亲本两者之间<sup>[21]</sup>。雌雄同体藓类小孢小烛藓(*Bruchia microspora*, ♀)和长蒴藓(*Trematodon longicollis*, ♂)属间杂交, 7% 孢子体正常, 后代的形态大多都像母本<sup>[22]</sup>。木灵藓属的 *Orthotrichum diaphanum*(♀)和 *O. sprucei*(♂)种间杂交后代大小易变, 大部分都像父本<sup>[23]</sup>。而无齿木灵藓(*O. gymnostomum*, ♀)和钝叶木灵藓(*O. obtusifolium*, ♂)种间杂交产生的配子体形态在亲本二者之间<sup>[24]</sup>。

蕨类植物的远缘杂交的例子有: 展叶鸟巢蕨

(*Asplenium antiquum*, ♀)和长叶铁角蕨(*A. prologatum*, ♂)属间远缘杂交形成 *A. ×kenzoi*<sup>[25]</sup>; 岩蕨属 *Woodsia × abbeae* 被认为是 *W. oregana*(♀)和 *W. ilvensis*(♂)的远缘杂交种<sup>[26]</sup>. 铁角蕨(*A. trichomanes*)是一个广泛分布于世界各地的种, 在北半球温带各国均有分布, 在南半球也可见零星分布<sup>[27]</sup>. 已知该种包括为数众多的形态上颇为相似, 但在生态和细微结构上又存在区别的分类群<sup>[28,29]</sup>. 该种内包含有二倍体、四倍体、六倍体3种细胞型, 二倍体与四倍体以及四倍体各亚种之间都可以产生杂交后代, 而且与三翅铁角蕨(*A. anceps*), 欧亚铁角蕨(*A. viride*), *A. azoricum*, *A. petrarchae* 等种杂交都可以产生后代<sup>[30-37]</sup>. 例如, 铁角蕨属的四倍体 *A. azoricum*(♀)和 *A. scolopendrium*(♂)种间杂交能产生三倍体 *A. × santamariae*<sup>[38]</sup>. *A. onopteris*(♀)和 *A. azoricum*(♂)种间杂交也能产生三倍体 *A. × diasii*, 且发现其中一个基因组来自 *A. onopteris*, 另外两个基因组来自 *A. azoricum*<sup>[38]</sup>.

裸子植物的远缘杂交例子有: 池柏(杉科落羽杉属, *Taxodium ascendens*, ♀)×杉木(杉科杉木属, *Cunninghamia lanceolata*, ♂)、池柏(♀)×柳杉(杉科柳杉属, *Cryptomeria fortunei*, ♂)、池柏(♀)×雪松(松科雪松属, *Cedrus deodara*, ♂)、落羽松(杉科落羽杉属, *T. distichum*, ♀)×池柏(♂)、落羽松(♀)×杉木(♂)、落羽松(♀)×雪松(♂), 这6个组合均获得了果实<sup>[39]</sup>. 以落羽松为母本产生的  $F_1$ , 果形大都倾向母本, 只是大小上有所差异; 以池柏为母本的杂交子一代, 不论果形大小, 都较明显地表现了中间类型的特征<sup>[39]</sup>. 裸子植物种间杂交的例子还有: 黑松(*Pinus thunbergii*, ♀)×马尾松(*P. massoniana*, ♂)<sup>[40]</sup>、黑松(♀)×云南松(*P. yunnanensis*, ♂)<sup>[40]</sup>、黑松(♀)×湿地松(*P. elliotii*, ♂)<sup>[40]</sup>、黑松(♀)×火炬松(*P. taeda*, ♂)<sup>[40]</sup>、黑松(♀)×长叶松(*P. palustris*, ♂)<sup>[40]</sup>、马尾松(♀)×黑松(♂)<sup>[40]</sup>、火炬松(♀)×云南松(♂)<sup>[40]</sup>、油松(*P. tabulaeformis*, ♀)×南亚松(*P. latteri*, ♂)<sup>[40]</sup>、火炬松(♀)×湿地松(♂)<sup>[40]</sup>、火炬松(♀)×刚松(*P. rigida*, ♂)<sup>[40]</sup>、刚松(♀)×火炬松(♂)<sup>[40]</sup>、海岸松(♀)×湿地松(♂)<sup>[40]</sup>, 且  $F_1$  的性状大多介于父母本之间<sup>[40]</sup>.

在单子叶植物中, 作为种类最多的兰科, 杂交历史相当悠久. 兜兰属(*Paphiopedilum*)的远缘杂交育种已有160多年的历史, 第一个远缘杂交种 *P.*

*harrisianum* 是以原产于中国的紫毛兜兰(*P. villosum*)为父本, 与原产于马来西亚的髯毛兜兰(*P. barbatum*)杂交育成<sup>[41]</sup>. 目前已有20262个杂交种在英国皇家园艺协会(Royal Horticultural Society, RHS)记录在案<sup>[41]</sup>. 而兜兰属已记录的属间杂交种有48个, 其中以兜兰属为母本, 南美兜兰属(*Phragmipedium*)为父本的杂交种4个: *P. dayanum*(♀)×*P. sedenii*(♂)<sup>[41]</sup>, *P. bellatulum*(♀)×*P. schlimii*(♂)<sup>[41]</sup>, *P. stonei*(♀)×*P. Albopurpureum*(♂)<sup>[41]</sup>, *P. Harrisianum*(♀)×*P. schlimii*(♂)<sup>[41]</sup>. 以兜兰属为父本, 南美兜兰属为母本的杂交种4个: *P. Longifolium*(♀)×*P. henryanum*(♂)<sup>[41]</sup>, *P. Grande*(♀)×*P. Memoria J.H. Walker*(♂)<sup>[41]</sup>, *P. Schlimii*(♀)×*P. micranthum*(♂)<sup>[41]</sup>、*P. Bel Royal*(♀)×*P. micranthum*(♂)<sup>[41]</sup>.

在双子叶植物中, 1917年, Kajanus就报道了芸薹属中甘蓝型油菜(*B. napus*)与芜菁(*B. rapa*)的种间杂交, 随后人们相继展开了芸薹属(*Brassica*)与萝卜属(*Raphanus*)、白芥属(*Sinapis*)、二行芥属(*Diplotaxis*)及芸薹属内种间远缘杂交工作<sup>[42-45]</sup>. 获得了萝卜(*R. sativus*, ♀)×甘蓝(*B. oleracea*, ♂)<sup>[46]</sup>、芝麻菜(*Eruca sativa*, ♀)×甘蓝(♂)<sup>[47]</sup>、甘蓝型油菜(♀)×蔊菜(*Rorippa indica*)(♂)<sup>[48]</sup>、紫菜薹(*B. campestris*, ♀)×萝卜(♂)<sup>[49]</sup>等一系列属间杂交种. 双子叶植物属间杂交的例子还有: 红果花楸(*Sorbus aucuparia*, ♀)×西伯利亚山楂(*Crataegus sanguinea*, ♂)<sup>[50]</sup>、元帅苹果(*Malus pumila*, ♀)×苹果梨(*Pyrus pyrifolia*, ♂)<sup>[51]</sup>、龙眼(*Dimocarpus longana*, ♀)×荔枝(*Litchi chinensis*, ♂)<sup>[52]</sup>. 早在1761年, Koelreuter便进行过黄花烟草(*Nicotiana rustica*, ♀)×野生烟草(*N. paniculata*, ♂)杂交<sup>[53]</sup>. Nikolaev和Bang<sup>[54]</sup>从库页薄荷(*Mentha sachalinensis*, ♀)×灰毛薄荷(*M. incana*, ♂)等的种间杂交子代中获得12个高产品种, 其中精油和薄荷醇的含量都有增加. 种间杂交的例子有: 杏(*Prunus armeniaca*, ♀)×中国李(*P. salicina*, ♂)<sup>[55]</sup>、中华猕猴桃(*Actinidia chinensis*, ♀)×毛花猕猴桃(*A. eriantha*, ♂)<sup>[56]</sup>、山葡萄(*Vitis amurensis*, ♀)×葡萄(*V. vinifera*, ♂)<sup>[57]</sup>、李(♀)×杏(♂)<sup>[58]</sup>、欧洲甜樱桃(*P. avium*, ♀)×中国樱桃(*P. pseudocerasus*, ♂)<sup>[59]</sup>、栽培树莓(*Rubus idaeus*, ♀)×野生树莓(*R. crataegifolius*, ♂)<sup>[60]</sup>、杨梅(*Myrica rubra*, ♀)×矮杨梅(*M. nana*, ♂)<sup>[61]</sup>、栎叶枇杷(*Eriobotrya prinoidea*, ♀)×解放钟枇杷(*E. japonica*, ♂)<sup>[62]</sup>.

## 1.2 动物远缘杂交概况

(1) 无脊椎动物的远缘杂交. 据报道, 在无脊椎动物棘皮动物门发现, 紫海胆(*Strougyloceutrotus purpuratus*)的卵能接受紫海星(*Asterias ochracea*)的精子, 得到的杂交幼虫外观均与母本相像<sup>[63]</sup>. 将一种海胆(*Echinocardium cordatum*, ♀)分别与软体动物门的笠贝(*Acmaea nanshaensis*, ♂)和淡菜(*Mytilus edulis*, ♂)及环节动物门的环虫(*Archiannelida protodrilus*, ♂)分别杂交, 3种杂交幼虫在外观上均与海胆的幼虫相像, 这是因为雄性的精子入卵后, 虽然促成精子星光的发生, 但远缘的雄核很难与雌核融合, 即使有相互融合的现象, 最终雄性的染色体也会退化, 不能加入子代的细胞核的形成<sup>[64,65]</sup>. 而 Godlewski<sup>[66]</sup>的发现则有所不同, 他用海胆的卵子与海羊齿的精子结合, 幼虫的外观与母本相像, 证明了细胞核真正的融合, 精子在细胞有丝分裂中发挥了积极的作用<sup>[67]</sup>. 软体动物中栉孔扇贝属的栉孔扇贝(*Chlamys farreri*, ♀)×华贵栉孔扇贝(*C. nobilis*, ♂)杂交得到的F<sub>1</sub>, 杂交后代染色体呈现多态性<sup>[68]</sup>. 虾夷扇贝(*Patinopecten yessoensis*)与栉孔扇贝杂交的受精细胞学研究结果表明, 无论正交反交精子都可以正常入卵, 具有正常的受精过程, 异种精子不仅起到了激活卵子的作用, 还参与遗传物质的组成<sup>[69]</sup>.

将从野外采集到的大乌柏蚕(*Attacus atlas*, ♀)与蓖麻蚕(*A. cynthia*, ♂)进行远缘杂交, 杂交后代出现较大的变异, 性状居于父母本之间<sup>[70]</sup>. 以天蚕(*Antheraea yamamai*, ♀)和美洲野蚕(*A. polyphemus*, ♂)的远缘杂交后代的生殖力观察表明, 无论是同蛾区交配、异蛾区交配还是回交, 其后代都具有生殖能力<sup>[71]</sup>. 在野外自然条件下, 光肩星天牛(*Anoplophora glabripennis*)和黄斑星天牛(*A. nobilis*)间可进行正交和反交, 黄斑星天牛(♀)×光肩星天牛(♂)产生的后代成虫, 鞘翅表现为白斑、黄斑和淡黄斑3种类型, 光肩星天牛(♀)×黄斑星天牛(♂)交配后代毛斑为黄斑和淡黄斑<sup>[72]</sup>.

(2) 脊椎动物的远缘杂交. 哺乳动物类的远缘杂交. 哺乳类中属间杂交的例子有: 猫属的家猫(*Felis catus*, ♀)和薮猫属的非洲薮猫(*Leptailurus serval*, ♂)远缘杂交产生热带草原猫, 可以看作是薮猫的较小的复制品, 继承了薮猫凶狠的外表, 体型高而削瘦. 1985年, 人们用伪虎鲸(*Pseudorca*

*crassidens*, ♂)和宽吻海豚(*Tursiops truncatus*, ♀)杂交产生了一头鲸豚, 该鲸豚有66颗牙齿, 而伪虎鲸和宽吻海豚的牙齿数目分别是44颗和88颗, 可见该鲸豚的牙齿数正好是两者的平均数. 山羊(*Capra hircus*)与绵羊(*Ovis aries*)是不同属的家畜, 1948年法国科学家曾用山羊(♀)和绵羊(♂)产出一头活的杂交后代<sup>[73]</sup>. 保加利亚自1953年以来, 获得了存活的绵山羊杂交后代, 后代中母羊可育, 而公羊不育<sup>[3]</sup>. 骆驼(*Camelus ferus*, 骆驼科骆驼属, ♀)和南美大羊驼(*Lama glama*, 骆驼科羊驼属, ♂)通过人工授精杂交形成了混血骆驼, 混血骆驼耳朵的长度介于二者之间, 遗传了骆驼的长尾巴和适宜沙漠行走的强壮的腿, 但和大羊驼一样没有驼峰且有蓬松的长毛<sup>[3]</sup>.

哺乳类中种间杂交的例子非常丰富, 例如, 梅花鹿(*Cervus nippon*)、马鹿(*C. elaphus*)、白唇鹿(*Gervus albirostris*)、水鹿(*Rusa unicolor*)均属于鹿属但为不同的种, 水鹿(♀)×梅花鹿(♂), 杂交幼鹿体大、生长发育快; 东北梅花鹿(♀)×东北马鹿(♂), 此种间杂交开展的较普遍, 获得的杂交后代也较多, 其杂交类型F<sub>1</sub>中公、母鹿都有繁殖能力, 且母鹿易受孕; 还有一些种间杂交类型分别为: 白唇鹿(♀)×梅花鹿(♂), 水鹿(♀)×马鹿(♂), 国内马鹿(♀)×北美马鹿(♂)等<sup>[74]</sup>. 马类动物中种间杂交的例子有: 马(*Equus caballus*, ♀)×驴(*E. asinus*, ♂)的F<sub>1</sub>杂交后代骡, 驴(♀)×马(♂)F<sub>1</sub>杂交后代驴骡, 有个别雌骡与雄马或雄驴交配能够生殖<sup>[75]</sup>. 驴(♀)×斑马(*E. zebra*, ♂)杂交后代斑驴, 外表和毛色看起来像驴子, 身体和四肢却有斑马的黑白间纹. 斑马(♀)和家马(♂)交配的后代, 多像斑马; 反交的子代亦如此<sup>[3]</sup>. 牛类动物中种间杂交的例子有: 牦牛(*Bos grunniens*, ♀)和黄牛(*B. taurus*, ♂)的杂交后代为犏牛, 雄犏牛不育. 不同品种的家牛杂交所生的雄牛和雌犏牛交配, 杂交后代群内繁殖, 能得到理想的乳肉兼用型后代<sup>[3]</sup>. 经短角公牛与蒙古母牛长期杂交育成的中国草原红牛, 又与甘南牦牛自然交配, 繁殖的草犏牛杂种优势明显, 出生的幼崽体重较重, 生长发育快<sup>[76]</sup>. 羊类动物中种间杂交的最具代表性的例子是野羊(*O. ammon*)和绵羊的杂交. 在前苏联, 除摩弗伦野羊(*O. musimon*, ♀)与绵羊(♂)的杂交早被世人熟知外, 并且用阿尔卡尔野羊(♀)与美利奴羊(*O. merino*, ♂)杂交, 创造出新品种阿尔卡尔·美利奴<sup>[77]</sup>. 哺乳类中种间杂交的例子还有: 狮(*Panthera leo*, ♀)×

老虎(*P. tigris*, ♂)交配产生的虎狮兽, 老虎(♀)×狮子(♂)杂交产生的狮虎兽<sup>[78]</sup>. 狮(♀)×豹(*P. pardus*, ♂)的杂交后代豹狮兽<sup>[3]</sup>. 北极熊(*Ursus maritimus*, ♀)×灰熊(*U. arctos*, ♂)杂交的后代灰白熊等<sup>[3]</sup>.

鸟类的远缘杂交. 1960年, 奥尔生发现, 用雄性火鸡(*Meleagris gallopavo*)精液与雌性家鸡(*Gus gallus*)授精, 有60%的杂交蛋发育到了胚胎期, 孵出23只, 其中4只在出壳后19周体重达8磅<sup>[79]</sup>. 鸟类中种间、属间杂交的例子还有: 家鸡(♀)×雉(*Phasianus colchicus*, ♂)<sup>[65]</sup>、越南家鸡(♀)×孔雀(*Pavo cristatus*, ♂)<sup>[65]</sup>、珍珠鸡(*Numida meleagris*, ♀)×孔雀(♂)<sup>[65]</sup>、乌鸡(*Gallus domesticus*, ♀)×鹌鹑(*Coturnix coturnix*, ♂)<sup>[3]</sup>、大雷鸟(*Tetrao urogallus*, ♀)×小雷鸟(*Lyrurus tetrax*, ♂)<sup>[65]</sup>、珍珠鸡(♀)×家鸡(♂)<sup>[65]</sup>、乌鸡(♀)×珍珠鸡(♂)<sup>[80]</sup>、番鸭(*Cairina moschata*, ♀)×家鸭(*Anas domestica*, ♂)<sup>[81]</sup>、樱桃谷鸭(♀)×法国番鸭(♂)<sup>[81]</sup>、金定鸭(♀)×法国番鸭(♂)<sup>[81]</sup>、北京鸭(♀)×番鸭(♂)<sup>[82]</sup>、银王鸽(♀)×欧洲肉鸽(*Columba oenas*, ♂)<sup>[83]</sup>.

爬行动物类的远缘杂交. 中国龟鳖动物的杂交龟最早出现在20世纪90年代初期, 并未引起人们的关注. 随着龟鳖养殖发展, 2000年前后, 越来越多的杂交龟先后被发现, 目前已发现种间杂交和属间杂交实例; 尚未发现科间杂交实例. 龟鳖中远缘杂交的例子有: 乌龟(*Mauremys reevesi*, ♀)×中华花龟(*M. sinensis*, ♂)<sup>[84]</sup>、中华花龟(♀)×乌龟(♂), 中华花龟(♀)×黄喉拟水龟(*M. mutic*, ♂)<sup>[84]</sup>、山瑞鳖(*Palea steindachneri*, ♀)×中华鳖(*Pelodiscus sinensis*, ♂)<sup>[84]</sup>、黄喉拟水龟(♀)×三线闭壳龟(*Cuora trifasciata*, ♂)<sup>[85]</sup>.

两栖动物类的远缘杂交. 在两栖类科间杂交中, 雨蛙(*Hyla arborea*, ♀)×锄足蟾(*Pelobates cultripes*, ♂)的杂交后代中极少数能达到变态期, 后代全似母本<sup>[86]</sup>; 雨蛙(♀)×蟾蜍(*Bufo calamita*, ♂)的杂交后代的雄性染色体被排除, 不参与胚胎发育<sup>[86]</sup>. 另外, 蟾蜍(♀)和雨蛙(♂)杂交的大部分胚胎死于囊胚期和原肠胚期, 只有极少数的蝌蚪能发育到变态期, 性别均为雌性<sup>[65]</sup>.

两栖类中种间杂交的例子有黑斑蛙(*Rana nigromaculata*)×福建金线蛙(*R. plancyi*)正反交都能得到小蛙<sup>[87]</sup>; 花姬蛙(*Microhyla major*)×饰纹姬蛙(*M. ornata*)的正反交子代发育均良<sup>[86]</sup>; 沼蛙(*R. guentheri*, ♀)×虎纹蛙(*R. rugulosa*, ♂)的后代中有少数蝌蚪形

成<sup>[86]</sup>; 湖北金线蛙(♀)×黑斑蛙(♂)杂交子代能发育成蝌蚪, 并且能变态成蛙<sup>[88]</sup>.

鱼类的远缘杂交. 自然界中存在32000多种鱼类, 是脊椎动物中物种数目最多的类群, 为鱼类的远缘杂交奠定了坚实的物种基础<sup>[1-3]</sup>.

鱼类中目间杂交的有鲤形目的团头鲂(*Megalobrama amblycephala*, ♀)与鲈形目的鳊(*Siniperca chuatsi*, ♂)杂交<sup>[1]</sup>. 以及鲤形目的鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*, ♀)与鲈形目的鲟(*Pagrosomus major*, ♂)杂交<sup>[3]</sup>, 都能孵出鱼苗.

科间杂交的有鲈形目丽鱼科的奥利亚罗非鱼(*Oreochromis aureus*, ♀)与脂科中的鳊(♂)杂交的报道, 鱼苗成活率为0.3%~0.5%<sup>[89]</sup>. 鱼类中, 鲤科的亚科间杂交的例子有鳊(*Aristichthys nobilis*, ♀)×团头鲂(♂)及其反交<sup>[1]</sup>、鳊(♀)×草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*, ♂)及其反交<sup>[90]</sup>、草鱼(♀)×团头鲂(♂)<sup>[91]</sup>、草鱼(♀)×鲢(♂)<sup>[3]</sup>及其反交, 草鱼(♀)×鲤(♂)<sup>[92]</sup>、草鱼(♀)×三角鲂(*M. terminalis*, ♂)<sup>[93]</sup>、青鱼(*Mylopharyngodon piceus*, ♀)×三角鲂(♂)<sup>[94,95]</sup>、兴国红鲤(♀)×草鱼(♂)<sup>[96]</sup>、鲢(♀)×团头鲂(♂)及其反交<sup>[97,98]</sup>、鲢(♀)×黄尾密鲷(*Xenocypris davidi*, ♂)<sup>[99]</sup>和鲤(♀)×鲢(♂)及其反交<sup>[100,101]</sup>. 在上述鱼类亚科间杂交组合中未见形成品系(形成F<sub>2</sub>及以上连续杂交品系)的报道. 本实验室在红鲫(♀)×团头鲂(♂)<sup>[102]</sup>、团头鲂(♀)×黄尾密鲷(♂)<sup>[103]</sup>亚科间的杂交中获得了远缘杂交品系, 并在红鲫(♀)×团头鲂(♂)杂交中获得了具有遗传变异特性的同源四倍体鱼品系(F<sub>2</sub>~F<sub>12</sub>)<sup>[104]</sup>.

鱼类中属间杂交的例子有红鲫(♀)×湘江野鲤(♂)<sup>[2,105]</sup>、方正银鲫(♀)×兴国红鲤(♂)<sup>[106]</sup>、鲢(♀)×鳊(♂)及其反交<sup>[107]</sup>、长春鳊(*Parabramis pekinensis*, ♀)×三角鲂(♂)<sup>[108]</sup>、团头鲂(♀)×长春鳊(♂)<sup>[109]</sup>、青鱼(♀)×草鱼(♂)<sup>[110]</sup>、平鲷(*Rhabdosargus sarba*, ♀)×真鲷(♂)<sup>[111]</sup>、黄鳍鲷(*Sparus latus*, ♀)×平鲷(♂)<sup>[112]</sup>、平鲷(♀)×黑鲷(♂)<sup>[112]</sup>、细鳞斜颌鲷(*Plagiognathops microlepis*, ♀)×黄尾密鲷(♂)<sup>[113]</sup>和鲢(*Cirrhinus molitorella*, ♀)×湘华鲮(*Sinilabeo decorus*, ♂)<sup>[114]</sup>、吉富品系尼罗罗非鱼(*O. niloticus*, ♀)×萨罗罗非鱼(*Sarotherodon melanotheron*, ♂)及其反交<sup>[115]</sup>. 本实验室在红鲫(♀)×湘江野鲤(♂)<sup>[2,105]</sup>、锦鲤(♀)×红鲫(♂)<sup>[1]</sup>、团头鲂(♀)×翘嘴红鲌(*Erythroculter ilishaeformis*, ♂)<sup>[2]</sup>、翘嘴红鲌(♀)×团头鲂(♂)<sup>[1]</sup>的远缘杂交中获得了杂交F<sub>2</sub>及以上的杂交品

系, 其中在红鲫(♀)×湘江野鲤(♂)杂交品系中获得异源四倍体鲫鲤品系( $F_3 \sim F_{26}$ )<sup>[2,105]</sup>.

种间杂交的例子有元江鲤(♀)×柏氏鲤(*Cpellegrini pellegrini*, ♂)<sup>[116]</sup>、莫桑比克罗非鱼(*O. mossambicus*, ♀)×尼罗罗非鱼(*Tilapia nilotica*, ♂)及其反交<sup>[117,118]</sup>、大口鲶(*Silurusmeri dionalis*, ♀)×鲶(*S. asotus*, ♂)<sup>[119]</sup>和三角鲂(♀)×团头鲂(♂)及其反交<sup>[120]</sup>、大眼鳊(*S. kneri*, ♀)×翘嘴鳊(♂)<sup>[121]</sup>等.

## 2 动物和植物远缘杂交障碍及解决方案

### 2.1 远缘杂交与生殖隔离

众多育种实践表明, 由于各物种间存在不同程度的生殖隔离, 使得远缘杂交在很多情况下都难以成功<sup>[122-124]</sup>. 成功的植物远缘杂交依赖于传粉受精过程中一系列事件, 从花粉粒的附着萌发、花粉管的生长、双受精的完成, 到合子、胚乳的发育等; 而在动物的天然杂种中的生殖隔离也与亲本的交配季节、交配场所、交配时间、信息素的分泌等因素相关, 其中任何一个环节发生障碍, 都会直接导致杂交失败<sup>[125-127]</sup>. 通常物种间远缘杂交的生殖隔离是多种机制共同起作用, 根据时间的先后, 动植物在远缘杂交上遇到的生殖隔离均可以分为合子前生殖隔离和合子后生殖隔离.

(1) 合子前生殖隔离. 合子前隔离是指隔离发生在受精前, 这通常是自然条件下物种间进行远缘杂交所遇到的障碍. 生态或栖息地隔离, 如果两个物种完全可以通过交配产生健康并有繁殖能力的后代, 但是由于生活在不同的地区, 或者生活在同一地区, 但是分布在不同的生态位, 它们也不能实现远缘杂交. 例如, 高山松(*P. densata*)和云南松两物种的适生区的气象因子的差异造成花期不遇, 从而阻碍了两个物种间的基因交流, 进而隔离开来<sup>[128]</sup>. Knowlton<sup>[129]</sup>的研究表明, 巴拿马地峡在大约 3 百万年前的隆升造成的地理隔离导致了地峡两边物种的分化, 例如, 鼓虾属(*Alpheus*)有 7 个物种对分别来自陆桥两边的加勒比海和太平洋地区, 这些物种对之间都存在很强的生殖隔离. 对竹裂爪螨(*Panonychus citri*)毛竹种群和慈竹种群进行相互间的食性选择和生殖隔离试验结果表明, 不同种群杂交产生的后代全部为雄性(竹裂爪螨为孤雌产雄), 这表明两种群在长期的寄主植物选择压力下已形成一定的生殖隔离

现象<sup>[130]</sup>.

季节或时间隔离, 指的是生物一般都有一定的生育季节和时间, 如动物的发情期、交配期, 植物的开花期和授粉期等, 如果同种群体间的生育季节和时间不同, 就会造成季节隔离或时间隔离, 阻止了基因的交流. 很多植物由于季节或时间上隔离, 使得远缘杂交无法顺利进行. 例如, 甘蔗(*Saccharum officinarum*)属热带种, 开花较迟, 一般 12 月开花, 割手密(*S. spontaneum*)花期在 9 月~次年 1 月, 斑茅(*S. arundinaceum*)花期在 11~12 月, 因此造成花期不遇, 进一步形成生殖隔离<sup>[131]</sup>. 北美的林蛙(*R. amurensis*)、豹蛙(*R. pipiens*)和青铜蛙(*R. clamitans*)同生在一个池塘里, 林蛙在水温达到 7℃(2 月)时, 首先产卵; 其次是豹蛙, 在水温达到 12℃(3 月初)时开始产卵; 青铜蛙在水温达到 16℃(3 月底)时才开始产卵, 由于繁殖季节不同而构成了生殖隔离<sup>[132]</sup>.

性或行为隔离, 由于交配行为不同, 而使两个或几个亲缘关系相近的类群之间交配不易成功的隔离机制, 这种机制主要发生在动物中. 例如, 棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)和烟青虫(*H. assulta*)种间杂交的合子前隔离的主要机制是性或行为的隔离, 二者雌性产生的性信息素组分相同, 但比例相反; 雄性对雌性的行为反应有物种的特异性<sup>[133]</sup>. 台湾中部的一种招潮蟹(*Uca lactea*)在生殖季节会用其特大的螯肢做出一系列动作来传递求偶信息, 同种雌蟹能识别这种信息而前来相会交配, 异种蟹对此无动于衷, 因而不能发生异种间杂交<sup>[134]</sup>.

机械隔离, 是指动植物由于交尾器和花器的构造不合适而不能产生生殖后代的一种现象, 是由 Dobzhansky<sup>[135]</sup>提出的一种隔离分类. 在动物中, 狗的各品种之间均有这种现象, 其次在交尾器构造方面, 对蝴蝶(*Rhopalocera*)、甲虫(*Coleoptera*)等都所有研究, 如一些鳞翅目小蛾, 由于外生殖器形态不同而不能交配; 在植物方面, 对兰科、豆科等也有所探索; 但是 Dobzhansky<sup>[135]</sup>认为, 非常近亲的生物间, 由于生殖器官构造差异而不能交配、受粉的现象比通常估计的要少得多.

配子隔离, 植物传粉后或动物交配后, 由于生理上的不协调而不能完成受精作用的现象. 体外受精的生物, 其雌雄配子可能相互不吸引; 体内受精的生物, 一个物种的配子或配子体在另一个物种的生殖管道或花柱中不能生存. 例如, 雌的家兔



(*Oryctolagus cuniculus*)是在雄兔的精子到达输卵管6 h之后才排卵,同种的精子能在生殖道内存活38 h左右,但异种的精子在对它不适应的环境里只能存活3~4 h,这样当然达不到受精的效果<sup>[136]</sup>.近年来的研究表明,配子的亲和性还和各物种的氧化酶活性有关,Beach等人从动物的免疫机制中得到启示,认为植物也可能存在一种和动物免疫化学物相似的特异抑制反应,从而维持不同种间生殖隔离<sup>[137]</sup>.有学者推测在花粉与雌蕊相互识别作用过程中,雌蕊柱头可能存在抑制因子,阻碍花粉的附着与萌发,诱导胼胝质过多沉积,从而导致花粉管不能穿越柱头进入子房.已有研究表明,远缘杂交亲本的遗传基础差异,阻碍花粉和柱头相互识别,以此来控制着远缘种属间的不亲和性和植物发育<sup>[138]</sup>.

(2) 合子后生殖隔离. 合子后生殖隔离是指两个物种的配子能够发生受精作用,但是受精后产生的个体由于各种原因无法形成稳定的种群.杂种不活或弱势,不同种生物之间发生受精后,虽能形成合子,但合子不能存活;或合子虽能存活,但胚胎发育到一定阶段便死亡;又或者胚胎发育虽然完成,并发育为幼体,但不能生活到性成熟,故不能留下后代.例如,以奥地利亚麻(*Linum austriacum*)为母本与多年生亚麻(*L. perenne*)杂交,杂种的胚不能充分发育,因为胚和胚乳不协调,反交时,胚和胚乳虽较协调,杂种胚可以充分发育,但不能冲破母本组织形成的种皮,种子不能萌发,杂种也不能成活.这种受精后障碍产生的内在机理还不十分清楚<sup>[132]</sup>.有一种“机械模型论”观点认为异常发育的母体组织,如珠被绒毡层的异常增生,机械地限制了胚和胚乳的发育空间,使得胚和胚乳的发育受到阻滞,进而相继败育<sup>[138,139]</sup>.另一种“营养缺乏论”观点则认为,是营养的缺乏导致了杂种胚的降解,由于降解的胚乳不能给胚体提供发育所需的营养元素,胚将处于营养缺乏的状态,于是发育停滞进而降解.至于胚乳为何会发育异常,有人认为是杂种幼胚和胚乳组织之间缺乏协调性,或胚、胚乳和母体组织(如珠被绒毡层)之间的发育缺乏协调性<sup>[123,127,139]</sup>,还有研究者认为是母体的基因印记决定了胚、胚乳和母体组织之间的不协调,于是发育出现异常<sup>[139]</sup>.

杂种不育,不同种生物杂交后虽能形成合子,并发育为成熟的 $F_1$ 杂种,但杂种不能产生后代.例如,马和驴杂交所生的骡就不能生育,因为马的染色体

为64,驴的染色体数为62,骡的染色体数为63,骡在形成生殖细胞时,染色体不能正常配对(即联会紊乱)而不能完成减数分裂和形成正常的配子<sup>[3]</sup>.中国科学院海洋研究所对海湾扇贝(*Argopecten irradians*)和秘鲁紫扇贝(*A. purpuratus*)进行了跨种间的杂交尝试,结果显示,这两种扇贝在杂交时并不存在生殖隔离,双向受精均可实现,并能正常孵化和生长至成体,通过ITS1(internal transcribed spacer 1)标记也验证了杂交的成功.至杂交子一代性成熟时通过对杂合子成熟性腺进行HE染色石蜡切片观察发现,雄性性腺明显退化且不能产生有活力的精子,雌性性腺发达且能形成外观正常卵子,但是却不能与亲本进行回交,即表现为典型的合子后隔离:杂合子不育<sup>[140]</sup>.

杂种衰弱,种间杂交虽能形成能育的 $F_1$ ,但在 $F_2$ 或回交后代中,绝大部分重组基因型不相协调,无适应能力,不能存活.例如,以陆地棉(*Gossypium hirsutum*)的斑点变种为母本与夏威夷棉(*G. tomentosum*)杂交,后代 $F_1$ 能存活也能繁殖.但是 $F_1$ 植株上结出的106粒 $F_2$ 种子中,7粒胚小,不能发芽;32粒胚外观正常,但也不能萌发;9粒能冲破种皮,但子叶不能展开;22粒能长成幼苗,但不久即死亡;16粒长成弱苗,仅活了3周;20粒长成的幼苗,能活3周以上,但以后发育也不正常.这表明在 $F_2$ 的重组基因型中,存在着杂种衰败机制,它们经不起自然选择的压力,最终也不能存活下来<sup>[132]</sup>.

也有学者将导致这种动物和植物远缘杂交不相容的原因大致分为以下3点:

(i) 亲本双方染色体的数目或核型不同.生物界的各种遗传现象及其规律,无不依赖染色体形态、结构和数目的稳定.染色体数目不同导致基因组数目和性质的差异,从而引起杂合个体中来源于父母双方的等位基因不协调,引起代谢紊乱,导致杂合个体不发育甚至死亡.本实验室通过长期的研究发现,鱼类远缘杂交后代的存活率与杂交双亲的染色体数目有关<sup>[1]</sup>.当母本的染色体数目小于父本染色体数目时,难以形成存活的后代.当母本的染色体数目大于或者等于父本染色体数目时,易形成存活的后代.当母本的染色体数目大于父本染色体数目时,在杂交 $F_1$ 中可形成异源四倍体鱼、异源三倍体鱼和同源二倍体鱼(二倍体天然雌核发育鱼),从这种异源四倍体鱼的自交后代中可选育出同源四倍体鱼,其连续自交

可形成同源四倍体鱼品系. 当母本的染色体数目等于父本染色体数目时, 在杂交  $F_1$  中可形成异源二倍体鱼, 从异源二倍体鱼的自交后代中可选育出异源四倍体鱼, 其连续自交可形成异源四倍体鱼品系<sup>[1]</sup>. 从本实验室远缘杂交的成功案例也可以看出, 染色体核型越接近越容易获得远缘杂交种(表 1). 而经统计发现在植物和动物中, 染色体数目越接近也越容易获得成活的远缘杂交后代(表 1~3). 在雌性草鱼 ( $2n=48$ )和雄性鲤( $2n=100$ )的远缘杂交试验中, 由于母本的染色体数目小于父本的染色体数目, 在其杂交组合中很少见到成活的杂交二倍体<sup>[92]</sup>. 有些杂交组合虽然双亲的染色体数目相等, 但是染色体核型不同等其他原因, 精卵配对后等位基因表达紊乱而导致后代不能正常存活.

(ii) 酶的基因座位或表达的时空顺序的差异. 杂交亲本的亲缘关系越远, 双亲的等位基因表达的时空顺序可能不同步或出现相互抑制. 酶的不相容性就会导致杂种胚胎组织的诱导和器官形成时空失

调, 于是产生畸形或中途死亡. 如据 Levine 报道, 在父母本种间距离较大的杂交禽中, 母性遗传的各种酶系基因具有优先激活性, 而在鸡 (*Gallus domesticus*)与鹌鹑(*Coturnix coturnix*)的杂交禽中, 醇脱氢酶(alcoholdehydrogenase, ADH)却不存在, 发现在杂交禽胚胎发育到 13 天的过程中, ADH 逐渐减少至消失, 表明母性遗传中 ADH 受到抑制<sup>[141]</sup>; Meyerhof 和 Haley<sup>[142]</sup>报道, 编码杂交禽胚胎乳酸脱氢同工酶的基因在受精与产卵间 12 h 内被激活, 杂交禽胚胎遗传时, 以母性遗传同工酶为主的模式转变为以父性遗传模式为主, 在成年杂交禽不同组织中, 同工酶进化趋势与公鸡相似; 这些都是导致鸡和鹌鹑属间杂交胚胎大量死亡的可能原因.

(iii) 核质不相容. 研究表明, 母体卵细胞质控制杂种胚胎基因表达的迟滞或加速. 如果卵子的细胞质不能与精子的核 DNA 正常协调, 就会阻滞或加速基因的表达, 导致胚胎不能正常发育, 直至死亡<sup>[143]</sup>. Whitt<sup>[144]</sup>研究丽鱼科鱼类的属间杂交时发现,

表 1 本实验室部分鱼类远缘杂交组合

亲缘关系	编号	名称	杂交组合	核型组合	遗传代数
属间 双亲染色体 数目相同	1	鲫鲤	红鲫(♀)×湘江野鲤(♂) ( $2n=100$ )×( $2n=100$ )	22m+34sm+22st+22t ×22m+34sm+22st+22t	$F_1 \sim F_{26}$
	2	鲤鲫	锦鲤(♀)×红鲫(♂) ( $2n=100$ )×( $2n=100$ )	22m+34sm+22st+22t ×22m+34sm+22st+22t	$F_1 \sim F_2$
	3	鲂鮈	团头鲂(♀)×翘嘴红鲂(♂) ( $2n=48$ )×( $2n=48$ )	18m+22sm+8st ×18m+22sm+8st	$F_1 \sim F_4$
	4	鮈鲂	翘嘴红鲂(♀)×团头鲂(♂) ( $2n=48$ )×( $2n=48$ )	18m+22sm+8st ×18m+22sm+8st	$F_1 \sim F_4$
亚科间 双亲染色体 数目相同	1	草鲂	草鱼(♀)×团头鲂(♂) ( $2n=48$ )×( $2n=48$ )	18m+24sm+6st ×18m+26sm+4st	$F_1$
	2	鲂鲮	团头鲂(♀)×黄尾密鲮(♂) ( $2n=48$ )×( $2n=48$ )	18m+26sm+4st ×18m+26sm+4st	$F_1 \sim F_2$
	3	鲮鲂	黄尾密鲮(♀)×团头鲂(♂) ( $2n=48$ )×( $2n=48$ )	18m+26sm+4st ×18m+26sm+4st	$F_1$
	4	鲮鮈	黄尾密鲮(♀)×翘嘴红鮈(♂) ( $2n=48$ )×( $2n=48$ )	18m+26sm+4st ×18m+22sm+8st	$F_1$
	5	鮈鲮	翘嘴红鮈(♀)×黄尾密鲮(♂) ( $2n=48$ )×( $2n=48$ )	18m+22sm+8st ×18m+26sm+4st	$F_1$
	6	鲂鳊	团头鲂(♀)×鳊(♂) ( $2n=48$ )×( $2n=48$ )	待测	$F_1$
双亲染色体 数目不同	1	鲫鲂	红鲫(♀)×团头鲂(♂) ( $2n=100$ )×( $2n=48$ )	22m+34sm+22st+22t ×18m+22sm+8st	$F_1 \sim F_{12}$
	2	鲫鲮	红鲫(♀)×黄尾密鲮(♂) ( $2n=100$ )×( $2n=48$ )	22m+34sm+22st+22t ×18m+26sm+4st	$F_1$
	3	鲫鮈	红鲫(♀)×翘嘴红鮈(♂) ( $2n=100$ )×( $2n=48$ )	22m+34sm+22st+22t ×18m+22sm+8st	$F_1$
	4	鲫鳊	红鲫(♀)×鳊(♂) ( $2n=100$ )×( $2n=48$ )	待测	$F_1$



表2 本文中部分植物和动物远缘杂交组合

亲缘关系	编号	杂交组合	类群	
植物	1	海带(♀)×糖海带(♂) <sup>[20]</sup> (2n=62)×(2n=62)	藻菌类	
	2	杏(♀)×中国李(♂) <sup>[55]</sup> (2n=16)×(2n=16)	被子植物	
	3	中华猕猴桃(♀)×毛花猕猴桃(♂) <sup>[56]</sup> (2n=58)×(2n=58)	被子植物	
	4	山葡萄(♀)×葡萄(♂) <sup>[57]</sup> (2n=38)×(2n=38)	被子植物	
	5	李(♀)×杏(♂) <sup>[58]</sup> (2n=16)×(2n=16)	被子植物	
	6	欧洲甜樱桃(♀)×中国樱桃(♂) <sup>[59]</sup> (2n=16)×(2n=16)	被子植物	
	7	栽培树莓(♀)×野生树莓(♂) <sup>[60]</sup> (2n=14)×(2n=14)	被子植物	
	8	杨梅(♀)×矮杨梅(♂) <sup>[61]</sup> (2n=16)×(2n=16)	被子植物	
	9	栎叶枇杷(♀)×解放钟枇杷(♂) <sup>[62]</sup> (2n=34)×(2n=34)	被子植物	
动物	1	白唇鹿(♀)×梅花鹿(♂) <sup>[74]</sup> (2n=66)×(2n=66)	哺乳动物	
	2	国内马鹿(♀)×北美马鹿(♂) <sup>[74]</sup> (2n=68)×(2n=68)	哺乳动物	
	3	黄牛(♀)×牦牛(♂) <sup>[3]</sup> (2n=60)×(2n=60)	哺乳动物	
	4	短角公牛(♀)×蒙古母牛(♂) <sup>[76]</sup> (2n=60)×(2n=60)	哺乳动物	
	5	狮子(♀)×老虎(♂) <sup>[78]</sup> (2n=38)×(2n=38)	哺乳动物	
	6	老虎(♀)×狮子(♂) <sup>[78]</sup> (2n=38)×(2n=38)	哺乳动物	
	7	狮子(♀)×豹(♂) <sup>[3]</sup> (2n=38)×(2n=38)	哺乳动物	
	8	灰熊(♀)×北极熊(♂) <sup>[3]</sup> (2n=74)×(2n=74)	哺乳动物	
	9	乌龟(♀)×中华花龟(♂) <sup>[84]</sup> (2n=52)×(2n=52)	爬行动物	
	10	中华花龟(♀)×乌龟(♂) <sup>[84]</sup> (2n=52)×(2n=52)	爬行动物	
	11	中华花龟(♀)×黄喉拟水龟(♂) <sup>[84]</sup> (2n=52)×(2n=52)	爬行动物	
	12	黑斑蛙(♀)×福建金线蛙(♂) <sup>[87]</sup> (2n=26)×(2n=26)	两栖动物	
	13	福建金线蛙(♀)×黑斑蛙(♂) <sup>[87]</sup> (2n=26)×(2n=26)	两栖动物	
	14	沼蛙(♀)×虎纹蛙(♂) <sup>[86]</sup> (2n=26)×(2n=26)	两栖动物	
	15	花姬蛙(♀)×饰纹姬蛙(♂) <sup>[86]</sup> (2n=24)×(2n=24)	两栖动物	
	16	饰纹姬蛙(♀)×花姬蛙(♂) <sup>[86]</sup> (2n=24)×(2n=24)	两栖动物	
	17	湖北金线蛙(♀)×黑斑蛙(♂) <sup>[88]</sup> (2n=26)×(2n=26)	两栖动物	
植物	1	<i>Asplenium azoricum</i> (♀)× <i>A. scolopendrium</i> (♂) <sup>[38]</sup> (4n=144)×(2n=72)	蕨类	
	2	<i>A. onopteris</i> (♀)× <i>A. azoricum</i> (♂) <sup>[38]</sup> (2n=72)×(4n=144)	蕨类	
	3	落羽松(♀)×池柏(♂) <sup>[39]</sup> (2n=22)×(2n=24)	裸子植物	
动物	1	栉孔扇贝(♀)×华贵栉孔扇贝(♂) <sup>[68]</sup> (2n=38)×(2n=32)	无脊椎动物	
	2	天蚕(♀)×美洲野蚕(♂) <sup>[71]</sup> (n=31)×(n=30)	无脊椎动物	
	3	水鹿(♀)×梅花鹿(♂) <sup>[74]</sup> (2n=62)×(2n=66)	哺乳动物	
	4	东北梅花鹿(♀)×东北马鹿(♂) <sup>[74]</sup> (2n=66)×(2n=68)	哺乳动物	
	5	水鹿(♀)×马鹿(♂) <sup>[74]</sup> (2n=62)×(2n=68)	哺乳动物	
	6	马(♀)×驴(♂) <sup>[75]</sup> (2n=64)×(2n=62)	哺乳动物	
	7	驴(♀)×马(♂) <sup>[75]</sup> (2n=62)×(2n=64)	哺乳动物	
	8	驴(♀)×斑马(♂) <sup>[3]</sup> (2n=62)×(2n=44)	哺乳动物	
	9	斑马(♀)×家马(♂) <sup>[3]</sup> (2n=44)×(2n=64)	哺乳动物	
	10	家马(♀)×斑马(♂) <sup>[3]</sup> (2n=64)×(2n=44)	哺乳动物	
	11	摩弗伦野羊(♀)×绵羊(♂) <sup>[77]</sup> (2n=60)×(2n=54)	哺乳动物	
	12	阿尔卡尔野羊(♀)×美利奴羊(♂) <sup>[77]</sup> (2n=58)×(2n=54)	哺乳动物	
植物	1	落羽松(♀)×杉木(♂) <sup>[39]</sup> (2n=22)×(2n=22)	裸子植物	
	2	萝卜(♀)×甘蓝(♂) <sup>[46]</sup> (2n=18)×(2n=18)	被子植物	
	3	红果花楸(♀)×西伯利亚山楂(♂) <sup>[50]</sup> (2n=34)×(2n=34)	被子植物	
	4	元帅苹果(♀)×苹果梨(♂) <sup>[51]</sup> (2n=34)×(2n=34)	被子植物	
	5	龙眼(♀)×荔枝(♂) <sup>[52]</sup> (2n=30)×(2n=30)	被子植物	
动物	1	虾夷扇贝(♀)×栉孔扇贝(♂) <sup>[69]</sup> (2n=38)×(2n=38)	无脊椎动物	
	2	栉孔扇贝(♀)×虾夷扇贝(♂) <sup>[69]</sup> (2n=38)×(2n=38)	无脊椎动物	
	3	家猫(♀)×非洲薮猫(♂) (2n=38)×(2n=38)	哺乳动物	
	4	骆驼(♀)×南美大羊驼(♂) <sup>[3]</sup> (2n=74)×(2n=74)	哺乳动物	
属 双亲染色体数目相同	植物	1	落羽松(♀)×杉木(♂) <sup>[39]</sup> (2n=22)×(2n=22)	裸子植物
		2	萝卜(♀)×甘蓝(♂) <sup>[46]</sup> (2n=18)×(2n=18)	被子植物
		3	红果花楸(♀)×西伯利亚山楂(♂) <sup>[50]</sup> (2n=34)×(2n=34)	被子植物
		4	元帅苹果(♀)×苹果梨(♂) <sup>[51]</sup> (2n=34)×(2n=34)	被子植物
		5	龙眼(♀)×荔枝(♂) <sup>[52]</sup> (2n=30)×(2n=30)	被子植物
	动物	1	虾夷扇贝(♀)×栉孔扇贝(♂) <sup>[69]</sup> (2n=38)×(2n=38)	无脊椎动物
		2	栉孔扇贝(♀)×虾夷扇贝(♂) <sup>[69]</sup> (2n=38)×(2n=38)	无脊椎动物
		3	家猫(♀)×非洲薮猫(♂) (2n=38)×(2n=38)	哺乳动物
4	骆驼(♀)×南美大羊驼(♂) <sup>[3]</sup> (2n=74)×(2n=74)	哺乳动物		

(续表 2)

亲缘关系	编号	杂交组合	类群		
双亲染色体 数目相同	动物	5 乌鸡(♀)×鹌鹑(♂) <sup>[131]</sup> (2n=78)×(2n=78)	鸟类		
		6 番鸭(♀)×家鸭(♂) <sup>[181]</sup> (2n=78)×(2n=78)	鸟类		
		7 金定鸭(♀)×法国番鸭(♂) <sup>[181]</sup> (2n=78)×(2n=78)	鸟类		
		8 山瑞鳖(♀)×中华鳖(♂) <sup>[184]</sup> (2n=66)×(2n=66)	爬行动物		
		9 黄喉拟水龟(♀)×三线闭壳龟(♂) <sup>[185]</sup> (2n=52)×(2n=52)	爬行动物		
		属 间	植物	1 平菇(♀)×香菇(♂) <sup>[13-15]</sup> (n=9)×(n=8)	藻菌类
				2 池柏(♀)×杉木(♂) <sup>[39]</sup> (2n=24)×(2n=22)	裸子植物
				3 池柏(♀)×柳杉(♂) <sup>[39]</sup> (2n=24)×(2n=22)	裸子植物
				4 甘蓝型油菜(♀)×芜菁(♂) <sup>[42-45]</sup> (2n=38)×(2n=20)	被子植物
5 芝麻菜(♀)×甘蓝(♂) <sup>[47]</sup> (2n=22)×(2n=18)	被子植物				
6 甘蓝型油菜(♀)×蕹菜(♂) <sup>[48]</sup> (2n=38)×(2n=32)	被子植物				
7 紫菜薹(♀)×萝卜(♂) <sup>[49]</sup> (2n=20)×(2n=18)	被子植物				
双亲染色体 数目不同	动物	1 宽吻海豚(♀)×伪虎鲸(♂) (2n=44)×(2n=48)	哺乳动物		
		2 山羊(♀)×绵羊(♂) <sup>[73]</sup> (2n=60)×(2n=54)	哺乳动物		
		3 家鸡(♀)×火鸡(♂) <sup>[79]</sup> (2n=78)×(2n=82)	鸟类		
		4 家鸡(♀)×雉(♂) <sup>[65]</sup> (2n=78)×(2n=82)	鸟类		
		5 越南家鸡(♀)×孔雀(♂) <sup>[65]</sup> (2n=78)×(2n=76)	鸟类		
		6 珍珠鸡(♀)×孔雀(♂) <sup>[65]</sup> (2n=74)×(2n=76)	鸟类		
		7 珍珠鸡(♀)×家鸡(♂) <sup>[65]</sup> (2n=74)×(2n=78)	鸟类		
		8 乌鸡(♀)×珍珠鸡(♂) <sup>[80]</sup> (2n=78)×(2n=74)	鸟类		
		9 北京鸭(♀)×番鸭(♂) <sup>[82]</sup> (2n=80)×(2n=78)	鸟类		
科 间	植物	1 落羽松(♀)×雪松(♂) <sup>[39]</sup> (2n=22)×(2n=22)	裸子植物		
		1 池柏(♀)×雪松(♂) <sup>[39]</sup> (2n=24)×(2n=22)	裸子植物		
		动物	1 雨蛙(♀)×锄足蟾(♂) <sup>[86]</sup> (2n=24)×(2n=26)	两栖动物	
2 雨蛙(♀)×蟾蜍(♂) <sup>[86]</sup> (2n=24)×(2n=22)	两栖动物				
3 蟾蜍(♀)×雨蛙(♂) <sup>[86]</sup> (2n=22)×(2n=24)	两栖动物				
纲 间	动物	1 紫海胆(♀)×紫海星(♂) <sup>[63]</sup> (2n=46)×(2n=44)	无脊椎动物		

绿色太阳鱼(*Lepomis cyanellus*, ♀)×大口黑鲈(*Micropterus salmoides*, ♂)的杂交子代能正常生长发育, 而大口黑鲈(♀)×绿色太阳鱼(♂)的杂交子代在胚胎阶段都为畸形, 未能孵化. 此研究结果证明, 反交子代不能成活的原因并不是染色体数目和核型不同, 而是绿色太阳鱼精子染色体组与大口黑鲈卵子细胞质不能很好地亲和. 同样在鲤与鲫、草鱼与三角鲂等的正反交子代中也出现这种情况<sup>[145]</sup>.

然而无论是植物或动物, 生殖隔离在远缘杂交中的程度有时是不对称的, 即一个物种的卵子和另一个物种的精子可以受精, 而反交则不能<sup>[146]</sup>. 例如, 本实验室在红鲫和团头鲂杂交试验中, 以红鲫为母本, 团头鲂为父本, 能够得到二倍体、三倍体、四倍体后代, 但是反交试验组中却没有得到存活后代, 推测这与由双亲的遗传物质的差异较大和多种生殖隔离机制有关<sup>[1]</sup>. 无论是合子前隔离还是合子后隔离都倾向于杂交后代适合度的下降, 这与自然选择倾向

于淘汰杂交种来确保物种的独立性是相一致的. 但是当杂合子偶然碰上适合它的生态位的时候, 生殖隔离机制可能会消失或者部分消失而导致一个新物种的可能形成, 所以从某种意义上说生殖隔离是生物进化中对已有物种繁衍的一种保护作用; 然而突破生殖隔离, 是生物进化中创造新物种的重要动力, 人工远缘杂交中生殖隔离的克服是在育种中应用的关键因素之一.

## 2.2 动物和植物远缘杂交生殖障碍的克服

众多远缘杂交实践证明, 选择适当亲本并且正反交对于动物和植物远缘杂交的成功都至关重要. 大量的文献报道及本实验室长期的鱼类远缘杂交研究结果表明, 植物和动物一样, 容易获得存活后代的杂交组合大部分都是母本的染色体数目大于或等于父本的染色体数目(表 1~3). (i) 动物的远缘杂交产生的问题主要表现在胚胎早期死亡、异种生殖细胞不

表3 本文中部分鱼类远缘杂交组合

亲缘关系	编号	杂交组合
种间	双亲染色体数目相同	1 元江鲤(♀)×柏氏鲤(♂) <sup>[116]</sup> (2n=100)×(2n=100)
		2 莫桑比克罗非鱼(♀)×尼罗罗非鱼(♂) <sup>[117,118]</sup> (2n=44)×(2n=44)
		3 尼罗罗非鱼(♀)×莫桑比克罗非鱼(♂) <sup>[117,118]</sup> (2n=44)×(2n=44)
		4 大口鲶(♀)×鲇(♂) <sup>[119]</sup> (2n=58)×(2n=58)
		5 三角鲂(♀)×团头鲂(♂) <sup>[120]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		6 团头鲂(♀)×三角鲂(♂) <sup>[120]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		7 大眼鳊(♀)×翘嘴鳊(♂) <sup>[121]</sup> (2n=48)×(2n=48)
属间	双亲染色体数目相同	1 鲢(♀)×鳙(♂) <sup>[107]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		2 鳙(♀)×鲢(♂) <sup>[107]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		3 长春鳊(♀)×三角鲂(♂) <sup>[108]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		4 团头鲂(♀)×长春鳊(♂) <sup>[109]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		5 青鱼(♀)×草鱼(♂) <sup>[110]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		6 平鲷(♀)×真鲷(♂) <sup>[111]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		7 黄鳍鲷(♀)×平鲷(♂) <sup>[112]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		8 平鲷(♀)×黑鲷(♂) <sup>[112]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		9 细鳞斜颌鲷(♀)×黄尾密鲷(♂) <sup>[113]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		10 鲮(♀)×湘华鲮(♂) <sup>[114]</sup> (2n=50)×(2n=50)
		11 尼罗罗非鱼(♀)×萨罗罗非鱼(♂) <sup>[115]</sup> (2n=44)×(2n=44)
	双亲染色体数目不同	1 方正银鲫(♀)×兴国红鲤(♂) <sup>[106]</sup> (2n=156)×(2n=100)
亚科间	双亲染色体数目相同	1 鳙(♀)×团头鲂(♂) <sup>[11]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		2 团头鲂(♀)×鳙(♂) <sup>[11]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		3 鳙(♀)×草鱼(♂) <sup>[90]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		4 草鱼(♀)×鳙(♂) <sup>[90]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		5 草鱼(♀)×鲢(♂) <sup>[3]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		6 鲢(♀)×草鱼(♂) <sup>[3]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		7 草鱼(♀)×三角鲂(♂) <sup>[93]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		8 青鱼(♀)×三角鲂(♂) <sup>[94,95]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		9 鲢(♀)×团头鲂(♂) <sup>[97,98]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		10 团头鲂(♀)×鲢(♂) <sup>[97,98]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		11 鲢(♀)×黄尾密鲷(♂) <sup>[99]</sup> (2n=48)×(2n=48)
	双亲染色体数目不同	1 草鱼(♀)×鲤(♂) <sup>[92]</sup> (2n=48)×(2n=100)
		2 兴国红鲤(♀)×草鱼(♂) <sup>[96]</sup> (2n=100)×(2n=48)
		3 鲤(♀)×鲢(♂) <sup>[100,101]</sup> (2n=100)×(2n=48)
		4 鲢(♀)×鲤(♂) <sup>[100,101]</sup> (2n=48)×(2n=100)
科间	双亲染色体数目不同	1 奥利亚罗非鱼(♀)×鳊(♂) <sup>[89]</sup> (2n=44)×(2n=48)
目间	双亲染色体数目相同	1 团头鲂(♀)×鳊(♂) <sup>[11]</sup> (2n=48)×(2n=48)
		2 鲢(♀)×鲷(♂) <sup>[3]</sup> (2n=48)×(2n=48)

易受精、杂种不育、种间和属间杂交种出现极端不平衡的性别比例。已有学者从组织形态学、生殖生理学、组织化学和染色体遗传学等不同角度进行过研究<sup>[147]</sup>。有人发现,染色体异常配对、蛋白表达异常、器官分化及相关基因表达异常均将会对胚胎的成活率造成极大的影响,多数学者认为远缘杂交染色体及基因结构的变异是导致杂交不育的主要原因。对于动物的远缘杂交来说,亲本的选择设计与后代克

服生殖障碍及形成可育的品系具有紧密的联系。本实验室在进行鱼类远缘杂交试验的过程中就常要考虑到远缘杂交鱼亲本之间的染色体数目、系统发育关系、生殖、外形、食性、生长速度、抗逆性等因素的相互关系,根据不同的杂交组合以期获得具有不同特殊性状的不同倍性鱼后代,并通过选育研制出不同类型的优良鱼类品系<sup>[1-3]</sup>。在植物的远缘杂交中,经选定作母本的某一物种内的不同类型,对不同物

种的雄配子和它的卵核、极核的融合能力有很大的遗传变异。采用染色体数较多或染色体倍性高、第一次开花的幼龄杂种实生苗的种作为母本, 选择氧化酶活性强、花粉的渗透压稍大于母本柱头的渗透压的种作父本, 都有利于杂交的成功<sup>[148]</sup>。

(ii) 促进受精作用克服受精前障碍对于成功获得动物和植物远缘杂交后代具有相当重要的意义。在植物中, 主要通过授粉前对花粉、花柱进行物理处理, 以此来提高受精率, 具体的方法有适当加热、电磁辐射、紫外线和 $\gamma$ 射线照射处理花粉, 或者通过混合花粉、多次授粉来促进受精。同时, 可以通过切除柱头或短截花柱, 然后人工直接给予房授粉, 这样可以避免因花粉管长度不够而无法到达胚囊释放配子。应用赤霉素、萘乙酸、硼酸等激素或化学物涂抹或喷洒, 能促进花粉发芽和花粉管的伸长, 抑制花的脱落, 使生长很慢的花粉管也能到达柱头, 有利于完成受精作用<sup>[148]</sup>。在动物中, 研究人员采用混合授精、重复授精和保胎措施获得了绵羊(♀)和山羊(♂)的杂种, 他们将高温灭活的绵羊精液来保存山羊的精液, 并多次给母绵羊输入混合精液, 待母绵羊受孕妊娠后, 用山羊血液给母绵羊进行肌肉注射, 作为改善生理差异的保胎措施, 终于生下 12 只山绵杂种。利用同种精液中保存该精子的酶的活性, 同时借山羊精液预先接近以及孕期内注入异种血液成分缓和生理上的不亲和, 兼顾了创造受精条件和胚胎发育条件<sup>[136]</sup>。

(iii) 在植物中, 幼胚拯救技术是克服受精后胚胎败育最有效的手段之一。依据培养对象的差别, 幼胚拯救又分为胚珠培养、子房培养和幼胚培养。这种方法已经在很多大田作物和园艺作物中得到了广泛应用。处于发育早期的幼胚, 对营养和环境的要求很高, 处于完全异养的状态; 处于发育晚期的胚又易于降解, 所以胚拯救的最佳时间应该是在降解前尽可能晚一点的时期。另外, 通过预先无性接近法、媒介法、组织培养、试管受精、体细胞融合等方法也可以提高远缘杂交的亲合性<sup>[137,148]</sup>。而在动物中则常利用改善营养水平的方法来使胚胎正常发育。远缘杂种的生理发育、生活习性以及对饲养条件的需求在很大程度上不同于亲本, 如果能充分满足适于杂种发育条件的条件或许有可能促进其生理机能的正常发育甚至能恢复其能育性。有人在犏牛生理发育到一定阶段时, 供给丰富的营养, 同时提高含磷的饲料标

准, 都达到了促进生殖机能的正常发育而恢复其能育性的效果。

然而有的情况下, 即使采取了措施有效地克服了受精前障碍和胚胎败育等受精后障碍, 成功地获得了远缘杂种, 如果杂种不育或性器官发育不良, 就会使所作的努力大打折扣。在植物中, 远缘二倍体杂种常常由于亲本亲缘关系较远, 在减数分裂时染色体无法正常配对, 于是无法产生有活力的配子, 从而很容易导致杂种不育。在这种情况下, 可在种子发芽的初期或苗期, 用秋水仙素等化学试剂处理, 使细胞染色体数加倍成为异源四倍体(即双二倍体), 双二倍体在减数分裂时, 每个染色体都有相应的同源染色体与之进行配对联会, 从而可以产生具有活力的配子, 大大提高结实率。在动物中, 回交有些单性不育的远缘杂种, 可通过能育的一方与亲本之一进行回交, 其能育性随回交的代数而逐代改善直至恢复, 也可以插入第三者的杂交(三元杂交)以观其效<sup>[136]</sup>。

源于远缘杂交的可育品系的形成必然要克服生殖隔离这个关口, 因此这些可育品系的形成为研究克服生殖隔离提供了很好的材料和研究模型。本实验室发现, 在人工创制的源于远缘杂交的异源四倍体鲫鱼品系( $F_3 \sim F_{26}$ )、同源四倍体鲫鱼品系( $F_2 \sim F_{12}$ )、异源二倍体鲂品系( $F_1 \sim F_4$ )、同源二倍体红鲫品系( $F_1 \sim F_{12}$ )中, 有一个共同的特点, 就是这些品系不但继承了母本遗传基因组, 而且父本的遗传物质在不同程度上也遗传下来。通过对四倍体鲫鱼 BAC 文库大片段 DNA 分析, 可以发现四倍体鲫鱼品系中存在来自其父母本遗传物质组成的嵌合基因<sup>[149]</sup>; 本实验室与中国科学院动物研究所张亚平院士实验室<sup>[150]</sup>等单位合作的研究结果表明, 在四倍体鲫鱼转录本水平中, 类似的嵌合基因占 9.67%~11.06%。本实验室在异源二倍体鲂品系( $F_1 \sim F_4$ )中也发现大量的类似嵌合基因。源于远缘杂交的异源四倍体鲫鱼品系和异源二倍体鲂品系中, 分别具有来自其双亲的四套染色体组和两套染色体组, 在 DNA 水平上, 其双亲的遗传物质通过嵌合基因的形式, 使得来自双亲的遗传物质合二为一, 这样有利于这些品系重新二倍体化, 重新二倍体化是克服生殖障碍的重要遗传基础。另外, 本实验室在源于远缘杂交的同源四倍体鲫鱼和同源二倍体红鲫中, 也发现了其原始父本的 DNA 片段, 这些插入的 DNA 片段也有利于这些品系

重新二倍体化, 这种重新二倍体化同样也是克服生殖障碍的重要遗传基础.

### 3 远缘杂交后代的多样性

根据动植物远缘杂交遗传物质的结合方式作者认为大致可以分为以下3种形式: (i) 异源雌性配子与雄性配子相结合时, 异源雌性配子染色体在受精前或受精后逐渐消失, 主要依靠雄性的遗传物质发育, 即行雄核发育; 或是受精后, 异源雄性配子只起到激活雌性配子的作用, 主要依靠雌性配子的遗传物质发育, 即行雌核发育. (ii) 异源雌性配子与雄性配子发生两性融合, 产生杂交二倍体后代. (iii) 早期卵裂受阻、第二极体的保留和不减数配子的产生导致多倍体生物的形成.

#### 3.1 远缘杂交产生雄核发育后代

通过不同种、属间远缘杂交来诱发孤雄生殖是产生雄核发育后代的一条有效途径. 在植物中, Kostoff<sup>[151]</sup>曾经用具18条染色体的南氏烟草(*N. langsdorffii*)作父本与72条染色体的大叶烟草种间杂交, 1000株后代中有一株籽苗不具母本的任何性状, 染色体数目为9条, 推测其很可能是从南氏烟草的一个雄配子产生. 待宵草属(*Oenothera*)、黄鹌菜属(*Youngia*)和山踯躅属(*Rhododendron*)一些种间杂种, 其雄配子也可钻进无核的或核已退化的卵细胞里而形成胚<sup>[152]</sup>.

自然界中极少发现天然存在的雄核发育动物个体, 但在鱼类杂交中偶尔发现有雄核发育后代, 例如, Stanley<sup>[153]</sup>在鲤(♀)和草鱼(♂)的杂交实验中, 获得雄核发育二倍体草鱼, 但出现频率较低, 仅0.02%左右; 俞豪祥等人<sup>[154]</sup>用鲫的卵子与异育银鲫正常精子进行人工授精, 在5.0%~8.0%的子代中, 发现有5.0%左右的雄核发育个体, 它们不但能存活、性成熟和产生精子, 并能与其母本卵子受精, 产生正常的鱼苗、鱼种.

#### 3.2 远缘杂交产生雌核发育后代

在动植物中, 不同种、属间杂交也能诱发雌核发育. 在植物中, 远缘花粉不与雌性配子受精, 但能刺激雌性配子单性生殖. 这种方式在小麦属(*Triticum*)、烟草属(*Nicotiana*)及茄属(*Solanum*)中产生的单倍体

最多, 大约39个种中发现了73例. 未受精的雌性配子发育成的胚可能是单倍体, 也可能是二倍体. 如果雌性配子分裂初期发生核内有丝分裂, 即染色体复制, 则形成二倍体或双倍体. 用金黄茄(*S. luteum*)花粉授给龙葵(*S. nigrum*), 花粉管正常生长, 但精子未能与卵核融合而在卵的细胞质中解体, 卵仍然发育, 形成一个单倍体的胚<sup>[155]</sup>. 普通小麦用硬粒小麦(*T. turgidum*)花粉授粉, 在后代中选出2株后代不分离的纯合二倍体, 认为是经孤雌生殖及核内染色体复制产生的纯合二倍体<sup>[152]</sup>. 用栽培的四倍体马铃薯(*S. tuberosum*)为母本, 二倍体富利亚薯(*S. phureja*)为父本杂交, 可产生母体双单倍体后代<sup>[156]</sup>.

在动物中通过种属间远缘杂交产生天然雌核发育后代至今只在鱼类和两栖类动物中有报道, 丁汉波等人在福建无尾两栖类的杂交实验中发现, 泽蛙(*R. limncharis*, ♀)×黑眶蟾蜍(*Bufo melanostictus*, ♂)可以产生泽蛙雌核单倍体<sup>[157]</sup>. 本实验室在以红鲫为母本, 团头鲂为父本的亚科间远缘杂交试验中获得了二倍体天然雌核发育红鲫, 其雌雄比例达1:1, 其性腺发育情况与普通红鲫类似, I龄雌、雄个体可以达到性成熟. 通过进一步研究, 发现这种二倍体天然雌核发育实质就是同源二倍体红鲫, 其两套染色体来自于其原始母本-红鲫, 但是这种同源二倍体红鲫中可以检测到其原始父本-团头鲂的DNA片段, 因此这种同源二倍体红鲫为遗传变异的二倍体红鲫. 在以红鲫为母本, 黄尾密鲮为父本的远缘杂交试验中也出现了二倍体天然雌核发育红鲫, 实验结果与以团头鲂为父本的情况相类似<sup>[1]</sup>, 这种二倍体天然雌核发育红鲫也是一种同源二倍体红鲫.

#### 3.3 远缘杂交产生异源二倍体

利用异源雄性配子与雌性配子发生两性融合, 产生二倍体杂种是远缘杂交中最常见的现象. 人们通常利用这种方法来获得结合两性性状的新品种. 在植物远缘杂交中, 由自然杂交产生的远缘杂种也很多, 例如, 高山松是油松和云南松杂交产生的天然二倍体杂交种, 是为数不多的与亲本种没有严格生殖隔离的同倍体杂交种<sup>[128]</sup>. 大白菜( $2n=20$ )与紫甘蓝( $2n=18$ )杂交, 获得了57株F<sub>1</sub>代幼苗; 对根尖染色体数量进行观察和杂种花粉特性调查发现, 其中47株具有预期的染色体数目,  $2n=19$ , 鉴定为真杂种, 其花粉败育, 且杂种中F<sub>1</sub>代植株综合性状均介于双亲

之间<sup>[158]</sup>.

在动物中, 物种间远缘杂交形成的后代大部分均是异源二倍体. 例如, 本实验室的红鲫(♀)与湘江野鲤(♂)的远缘杂交试验中, 红鲫和湘江野鲤属于不同的属, 两者都是两性可育, 拥有 100 条染色体的二倍体鱼类, 鲫鲤 F<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 都是染色体数目为 100 的二倍体杂交鱼, 它们的体形介于亲本之间, 具两对须, 但比父本的须要短, 其生长速度比母本快, 抗性较强. 本实验室属间杂交形成的二倍体鲂鲃品系(F<sub>1</sub>~F<sub>4</sub>)和二倍体鲃鲂品系(F<sub>1</sub>~F<sub>4</sub>), 它们的杂交二倍体性能代代相传, 这两个杂交二倍体品系中的一些性状如侧线鳞、侧线上鳞、体长/体高、头长/头高等外形特征均介于亲本之间并且与亲本均具有显著性差异, 表现出明显的杂交性, 但是在食性上, 这两种杂交品系都是草食性<sup>[1]</sup>, 为研究肉食性(翘嘴红鲂)与草食性(草鱼)的关系提供了很好的研究体系.

### 3.4 远缘杂交产生异源多倍体

远缘杂交后代中早期卵裂受阻、第二极体的保留和不减数配子的产生可导致多倍体生物的形成. 通过动植物远缘杂交获得异源多倍体的方法通常可以分为直接法和间接法(图 1).

直接法: 在动物的远缘杂交中, 本实验室进行了红鲫(2n=100, ♀)×团头鲂(2n=48, ♂)亚科间杂交试验, 其 F<sub>1</sub> 中出现了不同倍性的后代<sup>[1]</sup>, 包括异源四倍体鱼(4n=148)、异源三倍体鱼(3n=124)和同源二倍体鱼(也称为二倍体天然雌核发育鱼)(2n=100). 其中获得的四倍体被证实含有 2 套红鲫染色体和 2 套团头鲂染色体, 其原理是其受精卵的第一次卵裂受到抑制, 这是典型的一步直接获得异源四倍体的方法. 该杂交 F<sub>1</sub> 中的异源三倍体鱼和同源二倍体鱼的形成是卵子的第二极体的排出受阻<sup>[1]</sup>. 在植物中, 酸黄瓜(*Cucumis hystrix*, 2n=2X=24)与栽培黄瓜(*C. sativus*, 2n=2X=14)进行种间杂交, 能获得不同倍性的后代, 其中包括异源四倍体(2n=4X=38)、异源三倍体(2n=3X=26)和异源二倍体后代(2n=2X=19)<sup>[159]</sup>. 在植物中, 研究者还常常利用天然或用物理、化学等因素诱导产生的同源四倍体杂交直接产生异源四倍体后代, 例如, 鼠耳芥属(*Arabidopsis*)中天然的同源四倍体 *A. thaliana* (2n=4X=20, ♀)×*A. arenosa* (2n=4X=32, ♂), 能得到异源四倍体后代(2n=4X=26), 而用人工诱导染色体加倍形成同源四倍体再直接杂交的方法在芸薹属、水

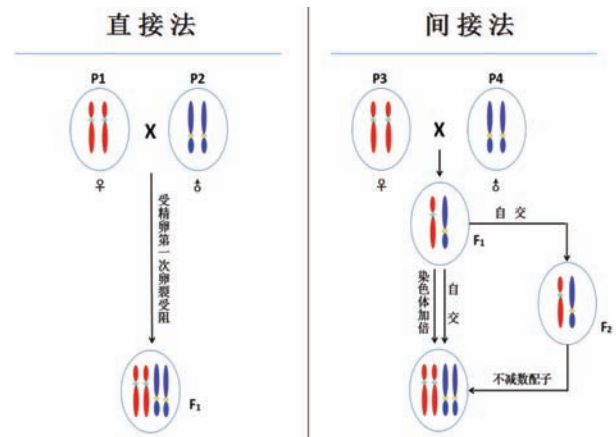


图 1 远缘杂交形成异源四倍体的模式图

稻、花生(*Arachis hypogaea* L.)、玉米等作物中也得到了广泛的运用<sup>[160]</sup>.

间接法: 杂种性是影响 2n 配子发生频率的一个重要因素. 根据资料显示, 杂种产生不减数配子的几率(27.52%)比非杂种(0.56%)高近 50 倍<sup>[161]</sup>. 很显然, 杂种性可以促进不减数配子的形成. 通过远缘杂交形成能产生不减数配子的杂交生物体, 导致其后代染色体加倍, 已成为快速、高效获得多倍体的途径之一<sup>[162]</sup>. 由不减数配子融合或其与减数配子结合产生多倍体, 是动植物中多倍体发生最主要的途径<sup>[163]</sup>. 1876 年, 威尔逊通过黑麦(*Secale cereale*)(2n=2X=14)与普通小麦(2n=6X=42)间的杂交, 从其后代中获得两株不育的杂种植株. 1891 年里米波在不育的小黑麦杂种植株上得到一些种子, 经过细胞学鉴定之后证实, 其细胞内的染色体数为 2n=8X=56, 即为普通小麦和黑麦染色体数之和, 这是世界上第一个人工培育的异源八倍体小黑麦<sup>[164]</sup>. 在远缘杂交的实践过程中有时很难直接得到异源四倍体后代, 人们通常利用远缘杂交先获得二倍体, 然后通过化学或物理方法使染色体加倍或杂交二倍体产生不减数配子及自交受精来间接获得异源四倍体后代. 本实验室在红鲫(♀)×鲤(♂)的杂交试验中发现, 其部分 F<sub>2</sub> 的雌性个体和雄性个体能分别产生不减数的二倍体卵子和二倍体精子, 它们受精后在 F<sub>3</sub> 中形成了雌性和雄性异源四倍体鲫鲤群体<sup>[1]</sup>. 在普通小麦的进化过程中, 研究人员推测其为野生一粒小麦(*T. monococcum*, 2n=2X=14)与拟斯卑尔脱山羊草(*Aegilops speltoides*, 2n=2X=14)远缘杂交形成二倍体杂交后代, 然后经染

染色体加倍形成异源四倍体野生二粒小麦(*T. turgidum*,  $2n=4X=28$ ), 野生二粒小麦与粗山羊草(*A. squarrosa*,  $2n=2X=14$ )远缘杂交形成三倍体后代又经染色体加倍才形成异源六倍体的普通小麦<sup>[165]</sup>.

### 3.5 其他特殊远缘杂交后代的产生

在植物中可以形成不完全异源多倍体, 即由双亲的一部分染色体组结合而成. 普通小麦是异源六倍体(AABBDD), 其配子中有三个染色体组(ABD), 共 21 条染色体; 二倍体黑麦(RR), 配子中有一个染色体组(R), 7 条染色体. 普通小麦与黑麦杂交后, 子代含 4 个染色体组(ABDR), 联会紊乱, 高度不育, 若子代染色体加倍为异源八倍体小黑麦(AABBDDRR), 为完全异源多倍体<sup>[164]</sup>. 而八倍体小偃麦(AABBDDDEE)则是远缘杂交形成的不完全异源多倍体, 是由偃麦草(BBEEEE)与普通小麦(AABBDD)杂交创造的新物种, 它包含有 3 组普通小麦染色体和一组偃麦草染色体<sup>[166]</sup>. 而在动物中, 尚未发现有关远缘杂交形成不完全异源多倍体的报道.

在植物远缘杂交后代中还有可能形成嵌合胚. 即雄配子核进入卵, 但它并不与卵核融合而独立分裂, 形成有雄核和雌核不同来源的部分组成的嵌合胚. 这可认为是一种异常的受精作用的结果, 是雄性和雌性配子不亲和性的一种体现, 又称为半配生殖. 如在齿叶金光菊(*Rudbeckia speciosa*)中精子进入二倍体的卵中后只分裂数次, 所以形成的卵的嵌合体大部分细胞是二倍体的, 只有少数是单倍体, 常常由精子衍生的细胞组成胚柄<sup>[152]</sup>. 另外, 在具梗雨蒜中, 单倍体的精子在二倍体的卵中分裂一次, 在胚中精细胞来源的细胞不超过两个, 甚至在雨蒜中, 分裂仅由一壁使分隔为一个胚柄的基细胞<sup>[152]</sup>. 这种现象在可可树(*Theobroma cacao*)和棉花的远缘杂交中都有出现, 目前将半配合材料应用于育种已取得初步进展, 山西省农业科学院在棉花中利用远缘杂交与半配合育种相结合, 培育出彩色棉品种<sup>[167]</sup>.

在动物远缘杂交中可以获得同源多倍体. 在红鲫( $2n=100$ , ♀)×团头鲂( $2n=48$ , ♂)的远缘杂交品系中,  $F_1$  中的雌性和雄性异源四倍体鱼( $4n=148$ )个体能分别产生不减数的二倍体卵子( $2n=100$ )和二倍体精子( $2n=100$ ), 这两种二倍体配子的遗传都是来源于原始母本-红鲫的染色体, 而原始父本-团头鲂的遗传物质

在配子形成过程中丢失了; 这两种二倍体配子受精后在  $F_2$  中形成了两性可育的同源四倍体鱼( $4n=200$ )群体<sup>[1]</sup>. 在植物远缘杂交中也可能发生染色体消除或染色体消减(指多倍体或混倍体组织恢复到二倍体亲本之一染色体数目)的趋势, 其发生的机制还不清楚, 有人认为完成这一过程的方式之一是多极纺锤体的形成以及随后发生的不平衡细胞的消除. 栽培大麦(*Hordeum vulgare*)和它的野生亲缘植物球茎大麦(*H. bulbosum*)杂交后, 受精卵中的球茎大麦染色体在胚胎最初几次有丝分裂过程中丢失, 其结果是产生栽培大麦的单倍体. 禾本科的其他种之间杂交后也发生染色体消除并产生了单倍体, 有的杂交组合中, 发生部分染色体消除, 产生的部分杂种具有一个亲本的单倍染色体组成和另一亲本的一至多条染色体, 这为研究单条染色体的遗传结构提供了很好的材料<sup>[168]</sup>.

## 4 动物和植物远缘杂交后代的鉴定方法

### 4.1 形态学鉴定

对杂交后代和亲本进行形态特征方面的比较, 是鉴定远缘杂种真实性最简单易行的方法. 远缘杂交时, 由于杂种体内含有双亲的遗传物质, 远缘杂种的表现型往往介于双亲之间或倾向于亲本之一. 同时, 由于双亲的遗传基础存在差异, 杂种后代又通常会表现出一定的变异. 因此, 真正的杂种往往会在表现出亲本某些性状的同时, 也会表现出自身的特异性状, 通过各种性状的综合比较, 就可以对杂种的真实性做出初步鉴定.

植物远缘杂交后代的形态学鉴定主要是从叶的形状、叶的颜色、叶表面特征, 花器官颜色、大小, 植株的高度、伸展度以及生活习性等方面来进行比较研究. 例如, 在池柏和落羽松的远缘杂交试验中, 实验人员就对杂交后代的脱落性枝的着生角度、果形、苗高、叶形、叶序等方面进行了观察和比较<sup>[39]</sup>. 而动物主要是从体色、体长、体重等方面来进行比较. 本实验室所获得的异源四倍体鲫鲤与原始的亲本红鲫和鲤的形态性状比较研究表明, 异源四倍体鲫鲤的口须长度介于有须的鲤和无须的红鲫之间; 异源四倍体鲫鲤的标准长/体高和头长/吻长的平均值介于原始亲本之间, 而标准长/头长的平均值比原始亲本的相应



值均小; 异源四倍体鲫鲤脊椎骨、鳃耙数目和侧线鳞数目以及下咽齿数目等均介于原始亲本之间<sup>[3]</sup>。

形态鉴定的优点在于简单易行、成本低廉, 但在亲本性状相似时此方法的应用受到限制。因此, 形态学鉴定的方法只能作为初步判断, 必须与其他方法相结合, 才更科学可靠。

#### 4.2 细胞学鉴定

通过对染色体特征及其倍性水平进行研究是远缘杂交后代鉴定最可靠的方法之一。众多的研究表明, 大多数  $F_1$  植株体细胞染色体数为亲本染色体数的平均值。目前用于杂交后代染色体倍性鉴定的方法主要有两种: (i) 通过体细胞染色体计数直接鉴定法, 这是确定倍性最简单和最准确的方法。在植物中染色体标本制备用的较多的是手工压片法和去壁低渗火焰灼烧法, 材料通常为根尖、茎尖等含旺盛分裂细胞的部位。(ii) 间接鉴定法, 主要包括流式细胞仪分析法和细胞的大小和形态分析法。流式细胞仪分析法可以精确测定细胞核 DNA 的含量, 通过比较就可以对倍性进行可靠鉴定, 该方法最突出的优点是可以快速测量, 能在短时间内完成大量样品的检测和分析, 而且可以同时鉴定出倍性嵌合体。在细胞的大小和形态分析方法方面, 本实验室所获得的异源四倍体鲫鲤品系和同源四倍体鲫鲂品系与原始母本-红鲫的染色体数目差异很大, 红鲫的染色体数目为 100, 而异源四倍体鲫鲤品系和同源四倍体鲫鲂品系为 200, 同时四倍体、三倍体和相关二倍体鱼类中, 随着倍性的增高, 其血液中的血红细胞、淋巴细胞等细胞核的直径和细胞直径都增加; 异源四倍体鲫鲤的红细胞核出现哑铃状的特殊现象。在植物中, 除了可以利用染色体计数的方法来鉴定, 也可利用气孔大小及保卫细胞、叶绿体数目鉴定法等对远缘杂交后代进行鉴定。何丽等人<sup>[169]</sup>利用气孔保卫细胞周长及叶绿体数目鉴定油菜种间杂种, 周长小于 58.90  $\mu\text{m}$  为白菜型油菜、周长 58.90~75.83  $\mu\text{m}$  为种间杂种  $F_1$ 、周长大于 75.83  $\mu\text{m}$  为甘蓝型或芥菜型油菜; 叶绿体数 10~12 个为白菜型油菜、14~16 个左右为杂种  $F_1$ 、18~19 个左右为甘蓝型或芥菜型油菜。

#### 4.3 分子细胞学鉴定

近年来, 随着分子细胞生物学和分子细胞遗传学的发展, 运用分子细胞学技术手段, 即染色体原位

杂交技术(chromosome *in situ* hybridization, CISH)进行远缘杂交后代的鉴定正在发挥日益重要的作用。荧光原位杂交(fluorescent *in situ* hybridization, FISH)是以荧光标记取代同位素标记而形成的一种新的原位杂交方法, 而基因组原位杂交(genomic *in situ* hybridization, GISH)则是利用异源物种的基因组 DNA 作探针进行的原位杂交, 后两种方法结合应用的最大优点就是准确(在分子水平上进行)和直观(将鉴定的结果直接展示)。例如, 周树军<sup>[170]</sup>应用此技术不仅区分了东方百合和亚洲百合杂交后代中来自不同亲本的基因组, 并检测到花粉母细胞中不同基因组染色体在减数分裂时的交换。

本实验室用 FISH 方法对四倍体鲫鲂品系进行了检测分析, 以红鲫着丝粒附近特有的重复序列为探针对红鲫、团头鲂、异源四倍体  $F_1(4nF_1)$  和同源四倍体  $F_2(4nF_2)$  的染色体中期分裂相进行了荧光原位杂交研究。研究表明, 红鲫所有染色体均被标记上荧光信号, 团头鲂的染色体均未标记上荧光信号,  $4nF_1$  中来源于红鲫的 100 条染色体均被标记上荧光信号;  $4nF_2$  中被标记上荧光的染色体数日期待值应为 200, 但实际上只有 100 条染色体被标记上荧光信号, 说明未被标记上荧光信号的 100 条染色体发生了明显的遗传变异<sup>[1]</sup>。

#### 4.4 同工酶鉴定

同工酶是指功能相似而结构不同的一类酶, 同工酶标记是一种共显性标记, 多态性反应在蛋白质水平上, 因此对亲本及子代的老工酶(过氧化物酶、酯酶等)酶谱进行分析和比较, 可以直接反映出所鉴定材料的杂种特性。罗向东等人<sup>[171]</sup>运用同工酶技术准确地鉴定了栽培黄瓜长春密刺与野黄瓜杂种的真实性。陈淑群等人<sup>[172]</sup>从生化遗传学的角度来研究青鱼(♀)与三角鲂(♂)杂交所产生的子一代中存在两种性状个体的机理, 用聚丙烯酰胺凝胶盘状电泳和 CS<sub>910</sub> 双波长扫描仪, 研究青鱼、三角鲂及其子一代 7 种组织的乳酸脱氢酶(lactate dehydrogenase, LDH)同工酶谱, 他们发现青鱼、三角鲂及其子一代各组织的 LDH 同工酶存在着组织的特异性, 亲本之间 LDH 同工酶谱存在着很大的差异, 为两种不同的谱型, 子一代中具有母本青鱼性状的青鱼型个体, 其 LDH 同工酶谱型与母本青鱼基本相同。而子一代兼有父母双亲性状的中间型个体, 其 LDH 同工酶谱比青鱼型个体明

显增加, 类似父本。

#### 4.5 分子标记鉴定

应用分子生物学技术亦能实现对远缘杂交后代的鉴定, 目前已有多种分子标记技术用于该鉴定, 如 RAPD (randomly amplified polymorphic DNA), AFLP (amplified fragment length polymorphism), ISSR (inter-simple sequence repeat) 等。RAPD 是以基因组总 DNA 为模板, 利用随机引物对模板进行 PCR 扩增得到多态性 DNA 片段, 然后通过电泳检测片段的多态性, 以此来诊断生物体内在基因排布与外在性状表现规律的技术。李辛雷等人<sup>[173]</sup>利用 RAPD 技术对菊属种间杂种进行了鉴定, 可重复性较好, 结果比较可靠。

ISSR 和 AFLP 是两种无需知道 DNA 序列即可用引物进行扩增的分子标记技术, 它们具有多态检出率高、重复性和稳定性强等优点。为了解两性可育、遗传性状稳定的异源四倍体鲫鲤基因组的进化情况, 本实验室用 ISSR, AFLP 分子标记实验分析表明, 在异源四倍体鲫鲤基因组中, 除了新产生的、原始亲本中没有的 DNA 条带外, 还发生了原始亲本的 DNA 带纹消失, 而且消失的带纹倾向于父本基因组, 根据 ISSR 和 AFLP 扩增结果, 分别计算出异源四倍体鲫鲤及其原始亲本红鲫和鲤鱼群体内和群体间的平均遗传距离<sup>[174]</sup>。

### 5 远缘杂交在动植物育种中的应用前景

遗传育种是一个从稳定品系中选出或研制变异个体和群体, 再从变异群体中培育稳定品系的循环过程; 远缘杂交将经历研究和探索研制出变异个体和群体并使其遗传形成稳定品系乃至新物种的过程<sup>[1]</sup>。利用远缘杂交, 可以提高动植物的抗病性和抗寒性, 很多动物和植物类型在长期自然选择下形成高度的抗病性和免疫力, 对恶劣气候条件(如高温、寒冷、干旱等)的抵抗能力很强, 可以将这些抗性基因导入到远缘杂种中, 实现品种的抗性改良。同时, 远缘杂交还可以诱导单性生殖, 改良品种的品质、产量、营养等; 另一方面, 远缘杂交还能创造新物种和研究

物种进化。

以本实验室为例, 利用远缘杂交形成的四倍体鱼为证明脊椎动物进化与四倍体化有相关性提供了直接而重要的证据。染色体加倍后, 基因即增多, 基因的增多为基因的变异和新基因的产生提供了基础, 基因复制可以导致基因变异, 最终获得新的基因。Jurg<sup>[175]</sup>认为, 异源多倍体比同源多倍体在进化上更具有潜力。两性可育并遗传稳定的四倍体鱼为探讨自然界鱼类多倍体形成机制提供了重要的理论依据, 为鱼类多倍体育种提供了新的途径。本实验室成功研制出多种具有特色的重要杂交鱼品系, 例如, 异源四倍体鲫鲤品系( $F_3 \sim F_{26}$ ), 源于鲫鲂远缘杂交的同源四倍体鱼品系( $F_2 \sim F_{12}$ ), 二倍体鲂鲃品系( $F_1 \sim F_4$ )、鲃鲂品系( $F_1 \sim F_4$ ), 鲤鲫品系( $F_1 \sim F_2$ )和鲂鲤( $F_1 \sim F_2$ )品系(表 1)<sup>[1]</sup>; 它们推广养殖后, 产生了显著的经济、社会和生态效益, 用鲂鲃杂交品系鱼与团头鲂回交制备了具有生长速度快、抗逆性强、肉质好等优点的翘嘴鲃<sup>[1]</sup>; 而用研制出的同源和异源四倍体鱼群体与各种二倍体鱼交配制备了具有不育、生长速度快、抗逆性强等优点的多种三倍体鱼, 应用前景相当广阔。同时, 近十几年来随着转基因鱼的研制成功, 人们担心转基因鱼释放或逃逸到自然水体后, 可能对鱼类种质资源有影响, 而不育三倍体由于不能产生后代, 因此是转基因鱼的理想载体, 为解决转基因鱼的生态安全性问题提供了一个切实可行的途径, 其研制由此成为水产界的研究热点<sup>[176, 177]</sup>。

还可以利用远缘杂交创造新类型的植物雄性不育系, 在一代杂种优势利用中, 利用雄性不育系可以简化制种过程, 选育具有自主知识产权和优良性状的新品种。通过远缘杂交还能创造异染色体系, 导入异源染色体或其片段, 创造异附加系(在一个物种正常染色体组的基因上添加另一个物种的一对或两对染色体而形成一种新类型), 是创建异源代换系和易位系的基础, 可用于植物细胞内染色体同源配对、遗传图谱的构建、分子标记、基因克隆、基因组互作和表达等的研究, 是遗传研究和染色体工程育种的重要手段, 也是研究转移基因和基因组结构的有效途径<sup>[42-45]</sup>。

#### 参考文献

- 1 刘少军. 鱼类远缘杂交. 北京: 科学出版社, 2014

- 2 Liu S J. Distant hybridization leads to different ploidy fishes. *Sci China Life Sci*, 2010, 53: 16–425
- 3 Zhang Z H, Chen J, Li L, et al. Research advances in animal distant hybridization. *Sci China Life Sci*, 2014, 57: 889–902
- 4 Sharma H C, Gill B S. Current status of wild hybridization in wheat. *Euphytica*, 1983, 32: 17–31
- 5 Schwartz F J. *World Literature to Fish Hybrids with an Analysis by Family, Species, and Hybrid*. Mississippi: Pub Gulf Coast Res Lab Mus, 1972
- 6 Schwartz F J. *World literature to fish hybrids with an analysis by family, species and hybrid: supplement*. NOAA Technical Report NMFS SSRF, 1981, 2: 750
- 7 Mallet J. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends Ecol Evol*, 2005, 20: 229–237
- 8 Grant P R, Grant B R, Petren K. Hybridization in the recent past. *Am Nat*, 2005, 166: 56–57
- 9 Mallet J. Hybrid speciation. *Nature*, 2007, 446: 279–283
- 10 李苏, 刘文耀, 石贤萌, 等. 亚热带森林系 4 种附生蓝藻地衣的分布对生境变化的响应. *植物生态学报*, 2015, 39: 217–228
- 11 朱培坤. 高等植物纲间杂交的探索. *世界科学*, 1986, 1: 1–5
- 12 朱培坤. 超门杂交植物. *世界科学*, 1988, 1: 2
- 13 刘振岳, 董疏砚, 泰立芳, 等. 平菇与香菇属间原生质体融合的研究. *遗传学报*, 1991, 18: 352–357
- 14 陈忠纯. 食用菌有性远缘杂交的尝试(续). *浙江食用菌*, 1996, 4: 3–4
- 15 华秀爱. 香平 001 号菌株的选育. *食用菌*, 2004, 4: 12–13
- 16 陈忠纯, 林汝楷. 侧耳属种间有性杂交研究. *食用菌学报*, 1998, 5: 8–12
- 17 傅俊生, 李得新, 谢宝贵. 杏鲍菇与香菇的远缘杂交研究. *中国菌物学第四届会员代表大会暨全国第七届菌物学学术讨论会论文集*, 2008. 234–242
- 18 阮时珍, 阮晓东, 阮周希, 等. 香香菇栽培技术. *食药用菌*, 2012, 20: 173–174
- 19 三本管善昭, M Neushul, 陈家鑫. 褐藻的杂交及遗传学研究. *国外水产*, 1983, 4: 8–10
- 20 金振辉, 刘岩, 张静, 等. 中国海带养殖现状与发展趋势. *海洋湖沼通报*, 2009, 1: 141–150
- 21 Ulychna K O. Hybrid sporogones in *Phascum cuspidatum*, Pottiaceae, Musci. *Ukr Bot Zh*, 1977, 34: 155–158
- 22 Rushing A E, Snider J A. A natural hybrid between *Bruchia microspora* Nog. and *Trematodon longicollis* Michx. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 1985, 11: 121–132
- 23 Philibert M H. Un Orthotrich hybride. *Rev Bryol*, 1883, 10: 8–13
- 24 Hedderson T A. A naturally occurring moss hybrid between *Orthotrichum gymnostomum* and *O. obtusifolium* from Newfoundland, Canada. *Bryologist*, 1986, 89: 165–167
- 25 Murakami N, Iwatsuki K. Phylogeny of aspleniaceae inferred from rbcL nucleotide sequences. *Am Fern J*, 1999, 89: 232–243
- 26 Wagner F S. Evidence for the origin of the hybrid cliff fern, *Woodsia*×*Abbeae* (Aspleniaceae: Athyrioideae). *Syst Bot*, 1987, 12: 116–124
- 27 Lovis J D. The problem of *Asplenium trichomanes*. In: Lovsley J E. *Species Studies in the British Flora*. London: Academic Press, 1955. 99–103
- 28 Bennert H W, Fischer G. Systematics and evolution of the *Asplenium trichomanes* complex. *Webbia*, 1993, 48: 743–760
- 29 Lovis J D. The taxonomy of *Asplenium trichomanes* in Europe. *Brit Fern Gaz*, 1964, 9: 147–160
- 30 Reichstein T. Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). *Botan Helvet*, 1981, 91: 89–139
- 31 Bennert H W, Pichi Sermolli R E G, Rasbach H, et al. *Asplenium*×*helli* Lusina, the valid name for the hybrids between *A. petrarchae* (Guerin) DC. and *A. trichomanes* L. (Aspleniaceae, Pteridophyta) II. Detailed description and illustrations. *Webbia*, 1989, 43: 311–337
- 32 Bennert H W, Pichi Sermolli R E G, Rasbach H, et al. *Asplenium*×*helli* Lusina, the valid name for the hybrids between *A. petrarchae* (Guerin) DC. and *A. trichomanes* L. (Aspleniaceae, Pteridophyta) I. Nomenclatural notes. *Bauhinia*, 1988, 9: 103–106
- 33 Mokry F, Rasbach H, Reichstein T. *Asplenium adulterium* Milde subsp. *presolanense* subsp. Nova (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Botan Helvet*, 1986, 96: 7–18
- 34 Manton L. *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta*. Cambridge: Cambridge University Press, 1950. 125–157
- 35 Lovis J D, Rasbach H, Rasbach K, et al. *Asplenium azoricum* and other ferns of the *A. trichomanes* group from the azores. *Am Fern J*, 1977, 67: 81–93
- 36 Lovis J D, Melzer H, Reichstein T. *Asplenium*×*adulteriniforme* hybr. Nov.=diploides *Asplenium trichomanes* L. ×*A. viride* Hudson. *Bauhinia* 2, 1965, 2: 231–237, 315–321
- 37 侯鑫, 王中仁. 中国铁角蕨的种下分类学研究. *植物分类学报*, 2000, 38: 242–255
- 38 Rumsey F, Russell S, Schäfer H, et al. Distribution, ecology and cytology of *Asplenium azoricum* Lovis, Rasbach & Reichstein (Aspleniaceae, Pteridophyta) and its hybrids. *Am Fern J*, 2004, 94: 113–125

- 39 江苏省植物研究所. 池柏落羽松有性杂交的初步效果. 湖北林业科技, 1975, 5: 19-20
- 40 南京林产工业学院林学系树木育种组. 树木杂交育种试验初报. 浙江林业科技, 1973, 2: 81-90
- 41 曾宋君, 田瑞雪, 陈之林. 兜兰属植物杂交育种研究进展. 热带亚热带植物学报, 2010, 18: 459-468
- 42 Peterka H, Budahn H, Schrader O, et al. Transfer of resistance against the beet cyst nematode from radish (*Raphanus sativus*) to rape (*Brassica napus*) by monosomic chromosome addition. Theoret Appl Genet, 2004, 109: 30-41
- 43 Lelivelt C L C, Krens F A. Transfer of resistance to the beet cyst nematode (*Heterodera schachtii* Schm.) into the *Brassica napus* L. gene pool through intergeneric somatic hybridization with *Raphanus sativus* L. Theoret Appl Genet, 1992, 83: 887-894
- 44 Xing G M, Long M H, Tanaka S, et al. Clubroot resistance in *Brassica raphanus*. J Faculty Agri Kyushu Univ, 1988, 33: 189-194
- 45 林超, 孙萍, 程斐, 等. 芸薹属植物的远缘杂交. 山东农业科学, 2007, 4: 27-31
- 46 杜比宁. 赵世绪, 等译. 植物育种的遗传学原理. 北京: 科学出版社, 1974
- 47 Nagaharu U, Nagamastu T, Mizushima U. A report on meiosis in the two hybrids, *Brassica alba* Rabh. (female) × *B. oleracea* L. (male) and *Eruca sativa* Lam. (female) × *B. oleracea* L. (male). Cytologia, Fujii Jubilee, 1937, 12: 437-441
- 48 戴兴临, 程春明, 潘斌, 等. 油菜与蔊菜远缘杂交亲和性研究初报. 江西农业科学, 2001, 13: 60-61
- 49 黄邦全, 常玲, 居超民, 等. Ogura 细胞质雄性不育紫菜苔×萝卜属间杂种 F<sub>1</sub> 的获得及细胞遗传学研究. 遗传学报, 2001, 28: 556-561
- 50 李森科. 米丘林全集(第二卷). 北京: 农业出版社, 1955. 123-124
- 51 张修仁, 张居里, 张世明. 苹果×梨属间杂交新品种甘金的选育. 果树科学, 1991, 8: 65-70
- 52 赵玉辉, 胡又厘, 郭印山, 等. 荔枝、龙眼属间远缘杂种的获得及分子鉴定. 果树学报, 2008, 25: 950-952
- 53 盖钧镒. 作物育种学各论. 北京: 中国农业出版社, 1997
- 54 Nikolaev A G, Bang B T. The composition of the essential oil of mentha lavanduliodora. Chem Nat Comp, 1976, 10: 537
- 55 路德·布尔班克. 孟光裕译. 如何培育植物为人类服务(第二卷). 北京: 科学出版社, 1959
- 56 王圣梅, 黄仁煌, 武显维, 等. 猕猴桃远缘杂交育种研究. 果树科学, 1994, 11: 23-26
- 57 宋润刚, 路文鹏, 王军, 等. 山葡萄种间杂交选育酿造葡萄品种的途径及其效果. 中国农业科学, 1998, 31: 48-55
- 58 曾焯, 牟蕴慧, 甄灿福, 等. 李、杏远缘杂交种的创造及其利用研究. 北方园艺, 2000, 6: 22-23.
- 59 陈学森, 杨红花, 刘焕芳, 等. 利用远缘杂交创造核果类果树新种质的研究. 落叶果树, 2004, 36: 4-7
- 60 张莹莹, 代汉萍, 刘镇东. 树莓品种与牛叠肚及茅莓种间杂交研究. 果树学报, 2009, 26: 899-901
- 61 谢小波, 求盈盈, 郑锡良, 等. 杨梅种间杂交及杂种 F<sub>1</sub> 的胚培养. 果树学报, 2009, 26: 507-510
- 62 乔燕春, 林顺权, 何小龙, 等. 普通枇杷种内和种间杂种苗的 RAPD 鉴定. 果树学报, 2010, 27: 385-390
- 63 Loeb J. On a method by which the eggs of a sea urchin (*Strougyloceutrotus purpuratus*) can be fertilized with the sperm of a starfish (*Asterias ochracea*). Univ Cal Pub, 1903, 1: 1-3
- 64 Kupelwieser H. Entwicklungserregung bei Seeegelleiern durch Molluskensperma. Archiv Für Entwicklungsmechanik Der Organismen, 1909, 27: 434-462
- 65 朱洗. 从受精过程讨论动物远缘杂交问题. 科学通报, 1961, 7: 1-7
- 66 Godlewski E. Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Archiv Für Entwicklungsmechanik Der Organismen, 1906, 20: 579-643
- 67 Shearer C, Morgan W D, Fuchs H M. On paternal characters in echinoid hybrids. Quart J Microscop Sci, 1913, 10: 282-284
- 68 刘广绪, 包振民, 胡景杰, 等. 栉孔扇贝、华贵栉孔扇贝及其种间杂交子代、种内交配子代的 ISSR 分析. 中国海洋大学学报, 2006, 36: 71-75
- 69 杨爱国, 王清印, 刘志鸿, 等. 虾夷扇贝×栉孔扇贝人工授精过程的荧光显微观察. 海洋水产研究, 2002, 23: 1-4
- 70 陈智毅. 蓖麻蚕与大乌柏蚕远缘杂交的研究简报. 广东蚕业, 2000, 3: 27-30
- 71 朱有敏, 李青峰. 天蚕与美洲野蚕远缘杂交后代的生殖力及染色体观察. 蚕业科学, 2002, 28: 91-93
- 72 高瑞桐, 王保德, 李国宏, 等. 光肩星天牛和黄斑星天牛杂交研究. 北京林业大学学报, 2000, 22: 23-26
- 73 McGovern P T. The effect of maternal immunity on the survival of goat×sheep hybrid embryos. J Reprod Fertil, 1973, 34: 215-220
- 74 米丁丹, 刘爽, 李和平. 我国养鹿生产中主要杂交类型. 特种经济动植物, 2014, 17: 7-10
- 75 宗恩泽, 范赓栓, 殷海复, 等. 马和驴种间杂交二代杂种染色体的研究. 中国农业科学, 1985, 1: 83-85
- 76 杨勤, 石红梅, 马登录, 等. 中国草原红牛与甘南牦牛杂交试验研究. 中国牛业科学, 2007, 33: 1-5
- 77 Bunch T D, Foote W C, Spillet J J. Sheep-goat hybrid karyotypes. Theriogenology, 1976, 6: 379-385
- 78 Gray A P. Mammals Hybrids Commonwealth. Cambridge: Cambridge University Press, 1954
- 79 Olsen M W. Turkey-chicken hybrids. J Hered, 1960, 51: 69-73

- 80 车启芬, 王昆明. 乌鸡和珍珠鸡杂交体胚胎脑干结构观察及形态学指标测定. 安徽农业科学, 2007, 35: 11104
- 81 龚道清, 张军, 段修军, 等. 不同杂交组合半番鸭生长和肉用性能的研究. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2005, 26: 27-30
- 82 黄会置, 谢金防, 吴灿智, 等. 杂交骡鸭生产性能筛选研究. 江西农业学报, 1997, 9: 20-24
- 83 张宏宽, 徐善金, 辛卫, 等. 欧洲肉鸽与银王鸽杂交 F<sub>1</sub> 代屠体性状测定及杂交优势研究. 养殖与饲料, 2012, 6: 13-15
- 84 周婷, 李丕鹏. 中国杂交龟鳖及其命名. 蛇志, 2013, 25: 402-406
- 85 潘德博, 陈昆慈, 朱新平, 等. 黄喉拟水龟(♀)与三线闭壳龟(♂)杂交后代的形态特征及其与父母本的比较研究. 水生生物学报, 2009, 33: 620-626
- 86 朱洗. 广州蛙类异种交配的研究. 中山大学自然科学, 1934, 6: 219-262
- 87 丁汉波. 北京无尾两栖类杂交实验. 福建师范学院学报, 1956, 2: 1-7
- 88 刘楚吾, 罗琛, 陈信初. 四种蛙的杂交实验. 湖南师范大学自然科学学报, 1990, 13: 286-288
- 89 杨弘, 夏德全, 刘蕾, 等. 奥利亚罗非鱼(♀)、鳊(♂)及其子代间遗传关系的研究. 水产学报, 2004, 28: 594-598
- 90 郭汉青, 涂福命, 王宾贤, 等. 草鱼与鳊鱼人工杂交及其后代的初步观察. 动物学杂志, 1966, 4: 188-189, 154
- 91 He W G, Xie L H, Li T L, et al. The formation of diploid and triploid hybrids of grass carp (♀) × blunt snout bream (♂) and their 5SrDNA analysis. BMC Genetics, 2013, 14: 110
- 92 叶玉珍, 吴清江, 陈荣德. 草鱼与鲤杂交的胚胎学研究. 鱼类远缘杂交核质不同步现象. 水生生物学报, 1989, 13: 234-239
- 93 刘思阳. 草鱼卵子和三角鲂精子杂交的受精细胞学研究. 水产学报, 1987, 11: 225-232
- 94 刘筠, 陈淑群, 王义铁. 三角鲂(*Megalobrama terminalis*)精子与青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)卵子的受精细胞学研究. 水生生物学集刊, 1981, 7: 329-340
- 95 陈淑群. 青鱼(♀)和三角鲂(♂)不同亚科之间的杂交研究 I. 青鱼(♀)和三角鲂(♂)及其子一代的比较细胞遗传学研究. 湖南师范大学学报(自然科学版), 1984, 7: 71-80
- 96 李传武. 兴国红鲤、草鱼及其杂种一代血清蛋白质的电泳分析. 淡水渔业, 1991, 6: 12-14
- 97 潘光碧. 鲢鳊杂交鱼的初步研究. 淡水渔业, 1987, 1: 17-19
- 98 朱蓝菲, 桂建芳, 梁绍昌, 等. 鲢的远缘杂交子代和人工三倍体的同工酶表达. 水生生物学报, 1993, 17: 293-297
- 99 长江水产研究所, 厦门水产学院. 两年来淡水养殖鱼类优良品种选育和基础理论研究简况. 动物学杂志, 1975, 1: 43-45
- 100 桂建芳, 梁绍昌, 朱蓝菲, 等. 鱼类远缘杂交正反交杂种胚胎发育差异的细胞遗传学分析. 动物学研究, 1993, 14: 171-177
- 101 王浩, 刘荣臻. 鲢鱼(♀)和鲤鱼(♂)杂交的研究. 南京大学学报(自然科学版), 1986, 22: 87-94.
- 102 Liu S J, Qin Q B, Xiao J, et al. The formation of the polyploid hybrids from different subfamily fish crossing and its evolutionary significance. Genetics, 2007, 176: 1023-1034
- 103 Hu J, Liu S J, Xiao J, et al. Characteristics of diploid and triploid hybrids derived from female *Megalobrama amblycephala* Yih × male *Xenocypris davidi* Bleeker. Aquaculture, 2012, 364-365: 157-164
- 104 Qin Q B, Wang Y D, Wang J, et al. The autotetraploid fish derived from hybridization of *Carassius auratus* red var. (female) × *Megalobrama amblycephala* (male). Biol Reproduct, 2014, 91: 93, 1-11
- 105 Liu S J, Liu Y, Zhou G J, et al. The formation of tetraploid stocks of red crucian carp × common carp hybrids as an effect of interspecific hybridization. Aquaculture, 2001, 192: 171-186
- 106 蒋一珪, 梁绍昌, 陈本德, 等. 异源精子在银鲫雌核发育子代中的生物学效应. 水生生物学集刊, 1983, 8: 1-16
- 107 张中英, 仇潜如, 胡玫, 等. 鳊(♀) × (鳊♀ × 鳊♂)(♂)回交鱼胚胎、幼鱼发育研究. 动物学报, 1979, 25: 108-117
- 108 殷源洪, 韩荀, 韩如斋. 鳊鲂人工杂交的初步研究. 遗传学通讯, 1974, 3: 36-38
- 109 林义浩. 长春鳊、团头鲂及其杂种染色体组型的比较. 动物学研究, 1984, 5: 65-66
- 110 长江水产研究所育种室, 武汉大学生物系动物教研室. 几种经济鱼类及其杂种染色体的初步研究. 淡水渔业科技杂志, 1975, 2: 11-13
- 111 区又君, 李加儿, 周宏团. 鲴科鱼类属间远缘杂交的发育和生长. 中国水产科学, 2000, 7: 110-112
- 112 张扬宗, 谭玉钧, 欧阳海. 中国池塘养殖学. 北京: 科学出版社, 1990. 89-120
- 113 广西水产研究所良种室鲢鱼组. 利用杂交提高鲢鱼的耐寒性. 淡水渔业, 1980, 6: 26
- 114 张锦霞, 刘肖芳, 王祖熊, 等. 湘华鲮(♂) × 鲮(♀) 杂交一代与其双亲染色体组型的比较研究. 水生生物学集刊, 1984, 8: 313-322
- 115 李思发, 颜标, 蔡完其, 等. 尼罗罗非鱼与萨罗罗非鱼正反交鱼都自繁后代 F<sub>2</sub> 耐盐性、生长性能及亲本对杂种优势贡献力的评估. 水产学报, 2008, 32: 335-341
- 116 张建森, 马仲波, 王楚松. 元江鲤(♀) × 柏氏鲤(♂) 杂交一代(柏元鲤)的研究和利用. 淡水渔业, 1979, 2: 14-18
- 117 刘荣臻, 王浩, 陈洁平. 两种罗非鱼及其杂种血清蛋白的聚丙烯酰胺凝胶电泳分离及其雌性特异蛋白氨基酸的分析. 水产学报, 1985, 9: 265-273

- 118 万松良, 黄二春, 齐彩霞, 等. 莫尼杂种全雄鱼与尼罗罗非鱼生产性能的比较试验. 淡水渔业, 1987, 2: 15–16
- 119 王朝明, 邹桂伟, 罗相忠, 等. 大口鲶(♀)与鲇鱼(♂)的杂交试验. 淡水渔业, 2004, 34: 41–43
- 120 杨怀宇, 李思发, 邹曙明. 三角鲂与团头鲂正反交  $F_1$  的遗传性状. 上海水产大学学报, 2002, 32: 3–5
- 121 卢薛, 孙际佳, 王海芳, 等. 大眼鳊与翘嘴鳊正反交及其子代自交的胚胎发育观察. 中国水产科学, 2013, 20: 975–981
- 122 Deng Y M, Chen S M, et al. Production and characterisation of the intergeneric hybrids between *Dendranthema morifolium* and *Artemisia vulgaris* exhibiting enhanced resistance to chrysanthemum aphid (*Macrosiphoniella sanbourni*). *Planta*, 2010, 231: 693–703
- 123 Deng Y M, Teng N J, Lu A, et al. Reproductive barriers in the intergeneric hybridization between *Chrysanthemum grandiflorum* (Ramat.) Kitam. and *Ajania przewalskii* Poljak. (Asteraceae). *Euphytica*, 2010, 174: 41–50
- 124 Wolff K, Rijn J P. Rapid detection of genetic variability in *Chrysanthemum grandiflora* Tzvelev using random primers. *Heredity*, 1993, 71: 335–341
- 125 McClure B A, Franklin-Tong V. Gametophytic self-incompatibility: understanding the cellular mechanisms involved in “self” pollen tube inhibition. *Planta*, 2006, 224: 233–245
- 126 Berger F. Double-fertilization, from myths to reality. *Sexual Plant Reproduction*, 2008, 21: 3–5
- 127 Raghavan V. 双受精: 有花植物的胚和胚乳发育. 杨宏远, 译. 北京: 科学出版社, 2007
- 128 Song B H, Wang X Q, Wang X R, et al. Maternal lineages of *Pinus densata*, a diploid hybrid. *Mol Ecol*, 2002, 11: 1057–1063
- 129 Knowlton N. Sibling species in the sea. *Annu Rev Ecol Syst*, 1993, 24: 189–216
- 130 刘怀, 赵志模, 邓永学, 等. 竹裂爪螨毛竹种群与慈竹种群对不同寄主植物的适应性及其生殖隔离. 应用生态学报, 2004, 15: 299–302
- 131 孙春青, 陈发棣, 房伟民, 等. 菊花远缘杂交研究进展. 中国农业科学, 2010, 43: 2508–2517
- 132 陈英水. 生殖隔离浅析. 生物学通报, 1999, 34: 20–21
- 133 王琛柱. 从棉铃虫和烟青虫的种间杂交理解生物学物种概念. 科学通报, 2006, 51: 2573–2575
- 134 Severinghaus L L, Lin H C. The reproductive behaviour and mate choice of the fiddler crab (*Uca Lactea Lactea*) in Mid-Taiwan. *Behaviour*, 1990, 113: 292–307
- 135 Dobzhansky T. *Genetics of the Evolutionary Process*. New York: Columbia University Press, 1970
- 136 刘汉英. 关于动物远缘杂交和杂种不育的若干遗传问题. 中国牦牛, 1982, 1: 15–20
- 137 沈德绪. 果树育种学. 北京: 农业出版社, 1995. 142–154
- 138 Tuyl J M V, Dien M P V, Creij M G M V, et al. Application of *in vitro* pollination, ovary culture, ovule culture and embryo rescue for overcoming incongruity barriers in interspecific *Lilium* crosses. *Plant Sci*, 1991, 74: 115–126
- 139 Gutierrez-Marcos J F, Pennington P D, Costa L M, et al. Imprinting in the endosperm: a possible role in preventing wide hybridization. *Philosoph Transact Royal Soc London*, 2003, 358: 1105–1111
- 140 张守都, 张国范, 李莉. 海湾扇贝与紫扇贝生殖隔离研究. 海洋科学, 2012, 36: 9–14
- 141 Levine J P, Haley L E. Gene activation of alcohol dehydrogenase in Japanese quail and chicken-quail hybrid embryos. *Biochem Genet*, 1975, 13: 7–8
- 142 Meyerhof P G, Haley L E. Ontogeny of lactate dehydrogenase isozymes in chicken-quail hybrid embryos. *Biochem Genet*, 1975, 12: 123–128
- 143 楼允东, 李小勤. 中国鱼类远缘杂交研究及其在水产养殖上的应用. 中国水产科学, 2006, 13: 151–158
- 144 Whitt G S. Developmental genetics of fishes: isozymic analyses of differential gene expression. *Am Zool*, 1981, 21: 549–572
- 145 刘筠. 中国养殖鱼类繁殖生理学. 北京: 农业出版社, 1993
- 146 James M. Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosoph Transact Royal Soc London*, 2008, 363: 2971–2986
- 147 冯欣璐, 刘贤侠, 姚守秀, 等. 鸡与鹌鹑属间杂交种胚胎早期死亡可能机制的分析. 中国家禽, 2009, 31: 36–39
- 148 李玉晖, 陈学森, 郑洲. 果树远缘杂交育种研究进展. 山东农业大学学报, 2003, 34: 139–143
- 149 Wang J, Ye L H, Liu Q Z, et al. Rapid genomic DNA changes in allotetraploid fish hybrids. *Heredity*, 2015, 114: 601–609
- 150 Liu S J, Luo J, Chai J, et al. Genomic incompatibilities in the diploid and tetraploid offspring of the goldfish × common carp cross. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 1327–1332
- 151 Kostoff D. A haploid plant of *Nicotiana sylvestris*. *Nature*, 1934, 133: 949–950
- 152 胡适宜. 被子植物胚胎学. 北京: 高等教育出版社, 1982. 216–225
- 153 Stanley J G. Production of hybrid, androgenetic, and gynogenetic Grass Carp and Carp. *Transact Am Fish Soc*, 1976, 105: 10–16
- 154 俞豪祥, 吴锦忠, 李平, 等. 雄核发育异育银鲫及其初步应用. 水产学报, 2000, 22: 17–21

- 155 Vanbreukelen E W M, 董延瑜. 快速测定活体马铃薯花柱上 2X 和 X 花粉间的竞争. 杂粮作物, 1984, 3: 26-27
- 156 Maheshwari P. An Introduction to the Embryology of Angiosperms. New York: McGraw-Hill, 1950
- 157 吴仲庆. 泽蛙雌核生殖单倍体产生过程的细胞学研究. 动物学报, 1983, 29: 295-299
- 158 乔海云, 李菲, 张淑江, 等. 大白菜与紫甘蓝种间杂种的获得与鉴定. 植物科学学报, 2012, 30: 407-414
- 159 Chen J F, Kirkbride J H. A new synthetic species *Cucumis* (Cucurbitacea) from interspecific hybridization and chromosome doubling. *Brittonia*, 2000, 52: 315-319
- 160 Wójcik W, Jańczuk B, Bruque J M. The allotetraploid *Arabidopsis thaliana*-*Arabidopsis lyrata* subsp. *petraea* as an alternative model system for the study of polyploidy in plants. *Mgg Mol General Genet*, 2009, 281:421-435
- 161 Ramsey J, Schemske D W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annu Rev Ecol Syst*, 1998, 29: 467-501
- 162 Song C, Liu S J, Xiao J, et al. Polyploid organisms. *Sci China Life Sci*, 2012, 55: 301-311
- 163 Otto S P, Whitton J. Polyploid incidence and evolution. *Annu Rev Genet*, 2000, 34: 401-437
- 164 黄群策, 孙敬三. 植物多倍性在作物育种中的展望. 科技导报, 1997, 7: 53-55, 50
- 165 Kimpimaki T, Kupila A, Hamalainen A, et al. Role of cytoplasm-specific introgression in the evolution of the polyploid wheats. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1987, 84: 6800-6804
- 166 管启良. 八倍体小偃麦的形成、减数分裂稳定性和染色体组型的分析. 作物学报, 1980, 6: 129-138
- 167 郭宝德, 杨芬, 牛永章, 等. 远缘杂交与半配合育种相结合培育彩色棉. 棉花学报, 2005, 17: 99-102
- 168 Riera-Lizarazu O, Vales M I, Ananiev E V, et al. Production and characterization of maize chromosome 9 radiation hybrids derived from an oat-maize addition line. *Genetics*, 2000, 156: 327-339
- 169 何丽, 孙万仓, 曾秀存, 等. 利用气孔保卫细胞周长及叶绿体数目鉴定油菜种间杂种研究. 西北植物学报, 2013, 33: 280-286
- 170 周树军. 基因组荧光原位杂交区分百合回交一代的不同基因组. 园艺报, 2003, 30: 485-486
- 171 罗向东, 戴亮芳, 刘强, 等. 栽培黄瓜与野黄瓜正反杂交的几种同工酶分析. 植物分类学报, 2006, 44: 488-493
- 172 陈淑群, 李万程, 唐会国, 等. 青鱼(♀)与三角鲂(♂)不同亚科之间的杂交研究-II、青鱼(♀)、三角鲂(♂)及其子一代乳酸脱氢酶同工酶的比较研究. 湖南师范大学自然科学学报, 1987, 10: 75-81
- 173 李辛雷, 陈发棣, 崔娜欣. 菊属种间杂种的鉴定. 南京农业大学学报, 2005, 28: 24-28
- 174 刘良国, 颜金鹏, 刘少军, 等. 基于 ISSR, AFLP 分子标记和 cyclins 基因克隆的异源四倍体鲫鲤进化分析. 科学通报, 2009, 54: 2096-2107
- 175 Jurg S. Vertebrate evolution by interspecific hybridization-are we polyploidy? *FEBS Lett*, 1997, 400: 2-8
- 176 吴晗, 姜鹏, 白俊杰. 转基因鱼类生态安全的研究进展. 中国农学通报, 2013, 29: 39-43
- 177 Xu K, Duan W, Xiao J, et al. Development and application of biological technologies in fish genetic breeding. *Sci China Life Sci*, 2015, 58: 187-201



## **A comparative study of distant hybridization in plants and animals**

CHEN Jie, LUO Mi, TAO Min, DUAN Wei, ZHANG Chun, QIN QinBo, XIAO Jun  
& LIU ShaoJun

*Key Laboratory of Protein Chemistry and Fish Developmental Biology of Ministry of Education, College of Life Sciences, Hunan Normal University,  
Changsha 410081, China*

Distant hybridization refers to crosses between two different species, genera or higher-ranking taxa that can break species limit, increase genetic variation and combine the biological characteristics of existing species. It is a significant way to create genetic variation, fertile and excellent characters of new strains and even new populations. Combining the analyses and summaries of many interrelated documents in plants and animals both domestically and abroad with the abundant concrete examples and the long-standing research on fish distant hybridization in our laboratory, we summarize and compare the similarities and differences in plant and animal distant hybridization; analyze and review the biological characteristics of their different ploidy progenies and the possible causes for the disparity in survival rates; present some research methods to study the biological characteristics of hybrids on morphology, cytology, molecular cytogenetics and so on. This paper aims to provide more comprehensive research materials and systematically compare the general and specific characters between plant and animal hybrids on reproduction, genetics, growth traits and other biological characteristics. This paper may have great theoretical and practical significance for studies on genetic breeding and biological evolution of plant and animal distant hybridization.

**animals and plants, distant hybridization, reproductive isolation, different ploidy, lineage**

doi: 10.1360/N052015-00344