

# 芸苔属与诸葛菜属间杂种的细胞遗传学\*

李再云 刘 焰

华中农业大学农学系, 作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070

**摘要** 在十字花科的诸葛菜与6个芸苔属栽培种的属间杂交中, 发现亲本种染色体组在杂种有丝分裂中的完全与部分分开现象及此现象的遗传控制. 各杂种中的染色体行为受芸苔属亲本中所含染色体组的影响; 诸葛菜与3个二倍体种(白菜型油菜、甘蓝和黑芥)杂种的不同染色体行为, 导致诸葛菜与3个四倍体种(甘蓝型油菜、芥菜型油菜和埃塞俄比亚芥)的杂种在染色体行为上的差异. 由于亲本种染色体组分开现象的发生, 可从这些杂种后代中获得芸苔属亲本的纯合植株和各种染色体组成的非整倍体, 为研究芸苔属种的染色体组进化和结构、芸苔属作物的育种, 提供了新的宝贵材料.

**关键词** 芸苔属栽培种 诸葛菜 属间杂种 染色体组分开 细胞遗传学

不同种和属的作物间或作物与野生亲缘种之间的杂交, 叫做远缘杂交. 核型稳定的远缘杂种已被广泛地用于将近缘野生或栽培种的有利性状和基因引入作物或创建供遗传分析的材料<sup>[1,2]</sup>. 而核型不稳定杂种中发生的单亲染色体消除被用于产生单倍体<sup>[1,3,4]</sup>. 十字花科的诸葛菜 (*Orychophragmus violaceus* L.) 与芸苔属6个栽培种(3个二倍体种: 白菜型油菜 (*Brassica campestris* L.)、黑芥 (*B. nigra* L.) 和甘蓝 (*B. oleracea* L.); 3个四倍体种起源于3个二倍体种之间的成对杂交<sup>[5]</sup>: 甘蓝型油菜 (*B. napus* L.)、芥菜型油菜 (*B. juncea* L.) 和埃塞俄比亚芥 (*B. carinata* A. 以下简称埃芥), 之间的属间有性杂交, 不仅产生染色体组成不同的各种后代, 而且也为我们提供了植物远缘杂交中染色体行为的新知识<sup>[6-9]</sup>. 除甘蓝与诸葛菜的杂种是核型上稳定和败育的外, 其余5类杂种均为核型不稳定的部分可育的混倍体. 由于在这些混倍体的有丝分裂中发生了亲本种染色体组的完全及部分分开, 从而产生具有以下染色体组成的细胞: 完全和部分亲本种染色体组、一个亲本种的染色体组并附加另一亲本的一些染色体、代换染色体组. 在这些细胞中, 具有芸苔属亲本种染色体组的细胞或其染色体组分主要来自芸苔属亲本的细胞, 在植株生长及随后的配子形成中具有较强的竞争力. 更为突出

的是, 这些杂种中的染色体行为对于芸苔属亲本种而言, 具有特异性, 即与芸苔属亲本种含有的染色体组有关. 3个二倍体种与诸葛菜杂种中的不同染色体行为, 可解释或预测3个四倍体种与诸葛菜杂种中的染色体行为及差异(图1). 下面简述各类杂种和后代的染色体行为.

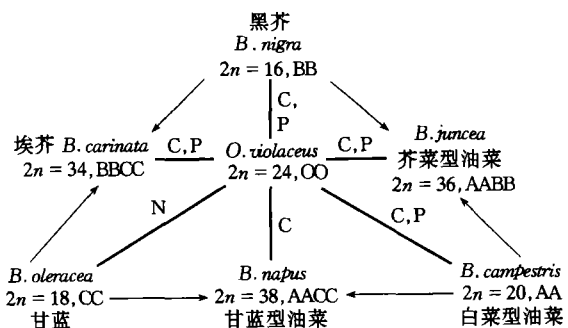


图1 芸苔属6个栽培种之间的关系<sup>[5]</sup>及它们与诸葛菜属间杂种的细胞遗传学

C, P 分别代表完全及部分染色体组分开; N 代表正常染色体行为

## 1 甘蓝型油菜 ( $2n = 4x = 38, AACC$ ) × 诸葛菜属间杂种及其后代

诸葛菜 ( $2n = 24, OO$ ; 又名二月兰, *Moricandia sonchifolia*), 为十字花科芸苔族诸葛菜属植物, 其

2001-01-22 收稿, 2001-03-02 收修改稿

\* 国家自然科学基金(批准号: 39300081, 39770467, 30070413)、国家博士后科学基金、留学回国人员科研启动基金、国家留学基金管理委员会留学基金、湖北省自然科学基金、武汉市科委青年科技晨光计划和瑞典皇家自然地理学会(The Royal Physiographic Society of Sweden)的 Nilsson-Ehle 奖学金资助项目

野生种只分布在中国及朝鲜。它具有农艺性状良好和油分品质优异的特点,是一个含特高亚油酸(53.17%)、低亚麻酸(4.76%)、低芥酸(0.94%)和特高饼粕蛋白的天然野生种质,故是一种十分珍贵的油料、蔬菜和饲料作物新种源<sup>[10,11]</sup>。进行诸葛菜与芸苔属栽培种之间的远缘杂交研究,一方面可将诸葛菜的优良特性引入芸苔属作物,另一方面可探明这两属植物的系统进化关系。这是研究工作的最初目的。但由于在最先合成的甘蓝型油菜与诸葛菜的属间杂种中,观察到完全染色体组分开的新遗传现象<sup>1)</sup>,故一个完整的研究计划便是观察诸葛菜与禹氏三角<sup>[5]</sup>中的另两个四倍体种芥菜型油菜和埃芥的杂种中是否也出现此现象以及观察诸葛菜与3个二倍体种的杂种的染色体行为,以决定来自3个二倍体种的染色体组在诸葛菜与3个四倍体种的杂种中发生的染色体组分开现象的作用。通过本文作者和合作者在国内外10余年的连续工作,已获得诸葛菜与芸苔属6个栽培种的属间杂种,并对这些杂种及后代进行了系统的细胞学观察。

甘蓝型油菜×诸葛菜属间杂种的特征为不经染色体加倍而部分恢复育性,自交后主要产生甘蓝型油菜及杂种两类后代植株。后代中的杂种自交又产生甘蓝型油菜及杂种。细胞学观察表明,来自两个亲本种的染色体组在一些杂种细胞( $2n = 31$ , ACO)的有丝分裂中相互分开,而被包含在两个子细胞中。这两个细胞便分别具有两个亲本的染色体组成( $2n = 38, 24$ ),因染色体在有丝分裂前进行了复制。从而该杂种为混倍体,由具有甘蓝型油菜与诸葛菜单倍与二倍染色体组成的细胞、杂种细胞构成,这些细胞均具有母本甘蓝型油菜的细胞质。具有甘蓝型油菜与诸葛菜染色体的二倍体细胞均能进行正常减数分裂,形成两类配子( $n = 19, 12$ ),故杂种自交产生甘蓝型油菜与杂种植株;但未发现诸葛菜植株<sup>[6]</sup>。而且,在具 $2n = 31$ 的部分花粉母细胞(PMC)中,31条染色体不配对,而呈19:12的两组分离,随后这两组染色体进行分裂,分别产生具有19与12条染色体的两个大核与两个小核。这种染色体分离方式可能表明在减数分裂中发生了亲本种的染色体组分开,从而所产生配子( $n = 19, 12$ )的染色体组成,与由体细胞染色体组分开后形成的具有甘蓝型油菜与诸葛菜染色体组成的二倍体细胞

产生的配子一样。这进一步解释了该杂种表现的育性及产生的后代植株类型<sup>[7,12]</sup>。所获得的结果表明,来自两个亲本种的染色体组在杂种细胞有丝分裂和减数分裂中各自作为一个单位分离与组合,其遗传方式与一对Mendel基因的单因子杂种相似。而且,染色体组分开也为不育的种属间杂种中的育性恢复提供了一种新机制。但此前报道的机制为有丝分裂中的染色体加倍、减数分裂中不减数配子的形成和减数分裂中多极纺锤体的形成<sup>[7,12]</sup>。

虽然在杂种植株生长发育的不同阶段(苗期和开花期),杂种细胞的比例均是最高的,但其比例随着时间的推移而下降;具有诸葛菜染色体的细胞的比例也下降。相反,具有甘蓝型油菜染色体的细胞的比例却大幅上升,且远高于具有诸葛菜染色体的细胞;这表明后者在分裂中的竞争力较弱,其原因可能是甘蓝型油菜细胞质与诸葛菜细胞核之间的不协调关系。其结果自然是有较高比例的具有甘蓝型油菜染色体的细胞进行减数分裂,形成 $n = 19$ 的配子。故杂种自交后,产生的后代多数为母本甘蓝型油菜植株,少部分为杂种植株,而诸葛菜类型植株未出现。杂种在较长时间的无性繁殖过程中,其体内各种细胞比例的消长与杂种植株在生长发育中的趋势相似<sup>[13]</sup>。

另外,在甘蓝型油菜与诸葛菜杂种的第5代群体中,出现一株花冠近乎白色的淡黄色杂种植株( $2n = 31$ ),而早期世代中的杂种植株的花冠与母本一样为黄色。在其PMC内,31条染色体在后期I多呈15:16分离,少数呈12:19分离。在该植株自交产生的后代中,在表型上与染色体数上均出现多种类型,花色有白色、淡黄、黄色和深黄4种;特别是出现了似白菜型油菜的植株;且 $2n = 31$ 植株的PMC内,31条染色体在后期I又呈15:16分离,这种分离方式很有可能衍生于在早期世代中观察到的一种染色体行为,即可能来自诸葛菜的6个落后二价体正常分离,进入分别具有9与10条染色体的两极<sup>[7,12]</sup>。经过连续世代后杂种中染色体行为的改变,表明双亲染色体在细胞分裂中变得更为同步化。重要的是,这种15:16的分离可能意味着甘蓝型油菜中A, C两个染色体组的分离。最近用基因组原位杂交(GISH)方法在似白菜型油菜的植株中观察到多达以6个二价体形式出现的12条诸葛菜染色体(未发表),进一步研究正在进行中。

1) 李再云. 甘蓝型油菜与诸葛菜的远缘杂交研究和诸葛菜的应用研究. 四川大学博士学位论文, 1992

在甘蓝型油菜与诸葛菜属间杂种后代群体中,还鉴定出甘蓝型油菜与诸葛菜属间五倍体植株( $2n = 50$ , AACCO). 该五倍体可能是由杂种细胞通过减数分裂形成的不减数雌配子( $n = 31$ )与杂种内产生的甘蓝型油菜雄配子( $n = 19$ )结合产生的<sup>[6, 7]</sup>. 从该五倍体自交群体中,已鉴定出附加1至9条诸葛菜染色体的甘蓝型油菜附加材料<sup>[14]</sup>.

## 2 芥菜型油菜 ( $2n = 4x = 36$ , AABB) × 诸葛菜杂种及其后代

该杂种<sup>[8, 15]</sup>的根、叶和子房等体细胞组织均为混倍体( $2n$ 为12~42). 大量的细胞学观察显示,在杂种有丝分裂过程中,除发生与甘蓝型油菜×诸葛菜杂种中相同的完全染色体组分开现象外,主要发生部分染色体组分开. 在杂种细胞( $2n = 30$ , ABO)有丝分裂中发生的亲本种染色体组不完全分开过程中,染色体行为可能有3种情况:一是来自诸葛菜的1~3条染色体与来自芥菜型油菜的18条染色体包含在一起,形成具有19, 20和21条染色体的细胞,及随后经染色体复制后便形成具有38, 40和42条染色体的细胞. 以这种方式,1~3对诸葛菜染色体被附加到芥菜型油菜染色体组上. 附加的诸葛菜染色体在有丝分裂中被连续丢失,导致具有37, 39和41等奇数染色体数细胞的出现. 而同时产生的诸葛菜亚倍体细胞( $2n = 18, 20, 22$ )在植株生长过程中因竞争力弱而消失. 二是1或2条芥菜型油菜染色体也可与12条诸葛菜染色体被包含在一起,从而产生具有32和34条芥菜型油菜染色体的亚倍体细胞、具有完整诸葛菜染色体组和附加2或4条芥菜型油菜染色体的26和28条染色体的细胞. 三是在两个亲本种染色体组间互换部分染色体,产生代换染色体组成或其他染色体组成的细胞.

杂种细胞、具有部分或完整芥菜型油菜染色体组的细胞、具有完整芥菜型油菜染色体组和附加诸葛菜染色体的细胞在植株生长及产生PMC时表现出较强竞争力;大部分可育配子是由后两种PMC所产生. 该杂种自交产生的多种后代中,可能具有芥菜型油菜的附加系(附加1至多条诸葛菜染色体)、代换系(1至多条染色体被诸葛菜染色体代换)和亚倍体(缺少1至多条染色体)<sup>[8, 15]</sup>.

## 3 埃芥 ( $2n = 4x = 34$ , BBCC) × 诸葛菜杂种及其后代

该杂种<sup>[8]</sup>在形态上主要偏向母本埃芥,并且育

性基本正常. 杂种植株为混倍体( $2n$ 为12~34),  $2n = 34$ 的细胞频率最高,其次为具有预期染色体数的杂种细胞( $2n = 29$ , BCO). 对该杂种及其后代的细胞学观察显示,在杂种分裂中也发生了完全与不完全染色体组分开,且以完全分开为主,从而与芥菜型油菜×诸葛菜杂种中的情形相反. 在该杂种中还可能发生减数分裂中的染色体组分开,与甘蓝型油菜×诸葛菜杂种中相同. 该杂种的绝大多数PMC的染色体数目及行为与母本埃芥相同,即在终变期及中期I具有17个二价体、在后期I表现正常的17:17分离. 只少数PMC具有其他数目的染色体. 故该杂种的自交后代中,绝大多数植株也为母本埃芥类型,少部分可能为杂种类型与异代换类型.

从上可见,诸葛菜与芸苔属3个四倍体种的杂种均为混倍体. 其原因为,在甘蓝型油菜与诸葛菜杂种的有丝分裂中,发生了亲本种染色体组的完全分开;在与芥菜型油菜和埃芥的杂种的有丝分裂中,发生了亲本种染色体组的完全及不完全分开. 在与芥菜型油菜的杂种中,部分染色体组分开比完全分开更常发生;而在与埃芥的杂种中,则是完全染色体组分开更常发生. 在这3类杂种中,芥菜型油菜与诸葛菜的杂种及其后代,表现出染色体组成的最大变异. 故这3类杂种在染色体行为方面存在明显差异.

## 4 3个二倍体种与诸葛菜的属间杂种及其后代

结球甘蓝(*B. oleracea* var. *capitata*,  $2n = 18$ , CC)<sup>[9]</sup>, 白花芥蓝(*B. alboglabra* Bailey,  $2n = 18$ , CC)<sup>[16]</sup>与诸葛菜的杂种的体细胞与花粉母细胞,均具有预期的染色体数( $2n = 21$ ),高度不育. 我们所获白菜型油菜的一个品种与诸葛菜的杂种为部分可育的混倍体( $2n$ 为23~42);细胞学观察表明,在杂种的有丝分裂中发生了染色体组的部分分开,使一些诸葛菜染色体附加到白菜型油菜染色体组上. 白菜型油菜的另一个品种与诸葛菜的杂种的体细胞具有预期的染色体数( $2n = 22$ ),而可能的减数分裂染色体组分开,使该杂种部分可育并产生在形态上与两亲本和杂种相似的3种后代<sup>[17]</sup>. 这些结果表明白菜型油菜的不同基因型也是影响与诸葛菜杂种中染色体行为的一个因素. 在黑芥与诸葛菜杂交后,大部分的第一代植株为母本黑芥类型;小部分为具有黑芥表型的混倍体( $2n$ 为16~18),但 $2n = 16$ 的细胞占绝大多数;剩余的3株,具有特定的表型,由染

染色体数目在不同范围的细胞组成的混倍体( $2n$ 为17~26, 11~17, 14~17)。这些不同类型的植株的起源,可能是亲本种染色体组在杂种有丝分裂中完全及部分分开及诸葛菜染色体丢失的结果。

综合起来,来自白菜型油菜的A染色体组在甘蓝型油菜与诸葛菜杂种中出现的有丝分裂与减数分裂中的染色体组分开起主要作用;因甘蓝与诸葛菜杂种的核型稳定,未出现染色体组分开现象。同样地,在埃芥与诸葛菜杂种中出现的有丝分裂中的完全及部分染色体组分开,主要是由于来自黑芥的B染色体组的作用。而A和B两个染色体组的共同作用,使芥菜型油菜与诸葛菜的杂种及其后代的体细胞及花粉母细胞具有最大变异范围的染色体数目。简言之,在诸葛菜与芸苔属3个四倍体种的杂种中,均发生亲本种染色体组的完全与部分分开现象。这3类杂种在染色体行为及后代植株类型上的差异,是由这3个四倍体种所包含的来自二倍体祖先种的染色体组的不同作用所致(见图1)。

## 5 产生芸苔属非整倍体和纯合植株的新途径

芸苔属与诸葛菜属杂交后,可同时获得芸苔属亚倍体与附加和代换材料。这些非整倍体(特别是亚倍体与代换系),是在其他杂交组合中不能获得的,为研究芸苔属染色体组结构与进化的重要材料。当发生完全染色体组分开时,可获得纯合的芸苔属母本植株,而不需人工染色体加倍处理。

第一作者最近在意大利合作研究期间,用GISH方法观察了芸苔属与诸葛菜杂种及其后代的染色体组成,所获结果初步证实了以上的结论并有新发现。按照体细胞与PMC的染色体组成,可将芥菜型油菜×诸葛菜杂交产生的混倍体植株分为3组。(1)在2株部分可育并具中间表型的植株内,大多数花柱细胞与PMC的染色体数高于36( $2n$ 为36~44),它们包含了芥菜型油菜的36条染色体和附加的诸葛菜染色体。其自交种子的根尖细胞内,也具有芥菜型油菜的36条染色体和一些诸葛菜染色体,故为芥菜型油菜的附加植株。可见,在这类植株内,主要发生了部分染色体组分开,将诸葛菜的一些染色体附加到芥菜型油菜染色体组上。下面两组内的植株(花柱中主要为 $2n$ 为30~36)在形态上与母本芥菜型油菜极为相似,育性基本正常。(2)除两株的少数PMC的染色体数少于36外,全部5株的PMC在中期I和终变期具有18个二价体、在后期I表现

18:18正常分离,即与母本芥菜型油菜的PMC一样。但在这些 $2n=36$ 的部分PMC内,包含有1~4个诸葛菜二价体或在后期I每极内有1~4条诸葛菜染色体。在这些植株中,具有芥菜型油菜染色体组成的细胞,可能由完全染色体组分开后通过染色体复制所产生,并伴随具有诸葛菜染色体组成的细胞的消除;而包含1~4对诸葛菜染色体的代换型芥菜型油菜细胞,则由在部分染色体组分开过程中互换1~4条亲本染色体后再进行染色体复制所产生,而相对的代换型诸葛菜细胞被消除。(3)11株的所有PMC均具有18个二价体和后期I的18:18分离。尽管在一些花药壁细胞检测出诸葛菜染色质,但在PMC内未观察到诸葛菜染色体和染色质。在其中两株的自交种子根细胞( $2n=36$ )内,也未检测到诸葛菜染色体和染色质。故可认为这些植株后代为纯合的芥菜型油菜植株。在这些植株内主要发生完全染色体组分开,只有具有芥菜型油菜染色体组成的细胞才进入减数分裂。

在埃芥×诸葛菜杂交后获得的9株混倍体(花柱中主要为 $2n$ 为29~34)中,只有两株内的少部分PMC的染色体数少于34,其余全部PMC的染色体数均为34,且在终变期和中期I形成17个二价体,在后期I以17:17分离。但在一些PMC( $2n=34$ )内,出现2,4或6条诸葛菜染色体;这些诸葛菜染色体在终变期与中期I以二价体形式出现,在后期I均等分离。有一株的PMC只有埃芥染色体,而另一株的PMC全部含有一些诸葛菜染色体。而其余植株的PMC则部分有、部分无诸葛菜染色体。此结果与上面芥菜型油菜×诸葛菜杂交中的第2、第3组植株相似,可用相同的方式解释。

从黑芥×诸葛菜杂交中所获得的一混倍体植株( $2n$ 为17~26)内,原来认为是在染色体组分开过程中一些诸葛菜染色体被附加到黑芥染色体组上<sup>[9]</sup>。出乎意料的是,用GISH方法从其自交后代中鉴定出包含10,12和14条黑芥染色体和附加诸葛菜染色体的植株( $2n\geq 16$ )(图版I)。因此,在染色体组分开过程中,除染色体附加外,还发生亲本染色体组间的染色体互换。虽然这些植株只具有部分黑芥染色体组分和附加的诸葛菜染色体,但它们的长势比黑芥植株更强并育性较高;表明黑芥与诸葛菜染色体间的功能补偿和黑芥的多倍体性质,并支持芸苔属3个二倍体种衍生于同一六倍体祖先的观点<sup>[18]</sup>。从诸葛菜与黑芥、芥菜型油菜和埃芥杂种

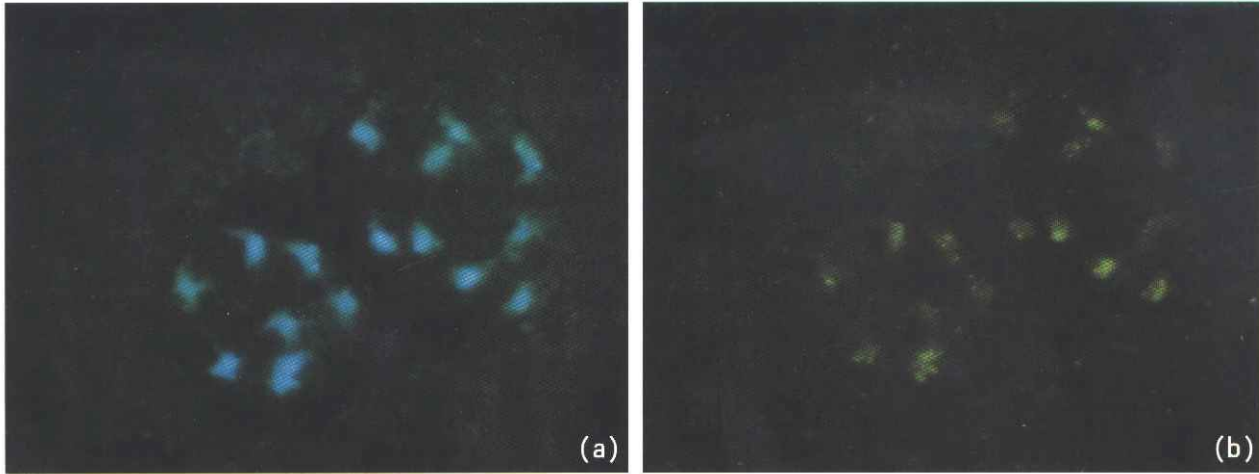
中的相似染色体行为,我们推测在埃芥染色体组中被代换的染色体属于B染色体组,而芥菜型油菜染色体组中被代换的染色体则主要来自B组,少部分来自A组,而代换进入芸苔属染色体组的诸葛菜染色体的来源,有待确定.由此可预测,在甘蓝型油菜×诸葛菜杂种中也可能发生染色体代换,而被代换的染色体则来自A组.

种、属间杂交的杂种细胞中亲本种染色体呈区域性分布的现象,被称作亲本种染色体组分开<sup>[19]</sup>.我们曾把甘蓝型油菜与诸葛菜杂种中的染色体行为也称作染色体组分开,并在随后的文献中沿用这一词.但实际上我们所研究的杂种的亲本染色体组被完全或部分分开并包含在不同细胞内,这不同于不稳定杂种中发生的完全及部分染色体消除,它导致一亲本单倍体的产生和部分杂种(具有一亲本单倍染色体组并附加另一亲本的一些染色体)的产生<sup>[1]</sup>.我们现正用GISH等分子细胞遗传学方法,对芸苔属与诸葛菜属间杂种的染色体行为作进一步的观察,为染色体组分开现象提供更多的分子证据.还拟进行诸葛菜与人工合成的芸苔属四倍体种和六倍体种( $2n = 54$ , AABBCC)之间的杂交,一是观察这些新结合的染色体组在细胞分裂中的行为,二是有可能在这些杂种后代中鉴定出各种染色体组成的植株,为芸苔属作物的遗传和育种提供新材料.

**致谢** 感谢华中农业大学刘后利教授、四川大学罗鹏教授、瑞典农业大学的Waheeb Heneen教授对第一作者的关心、指导.

### 参 考 文 献

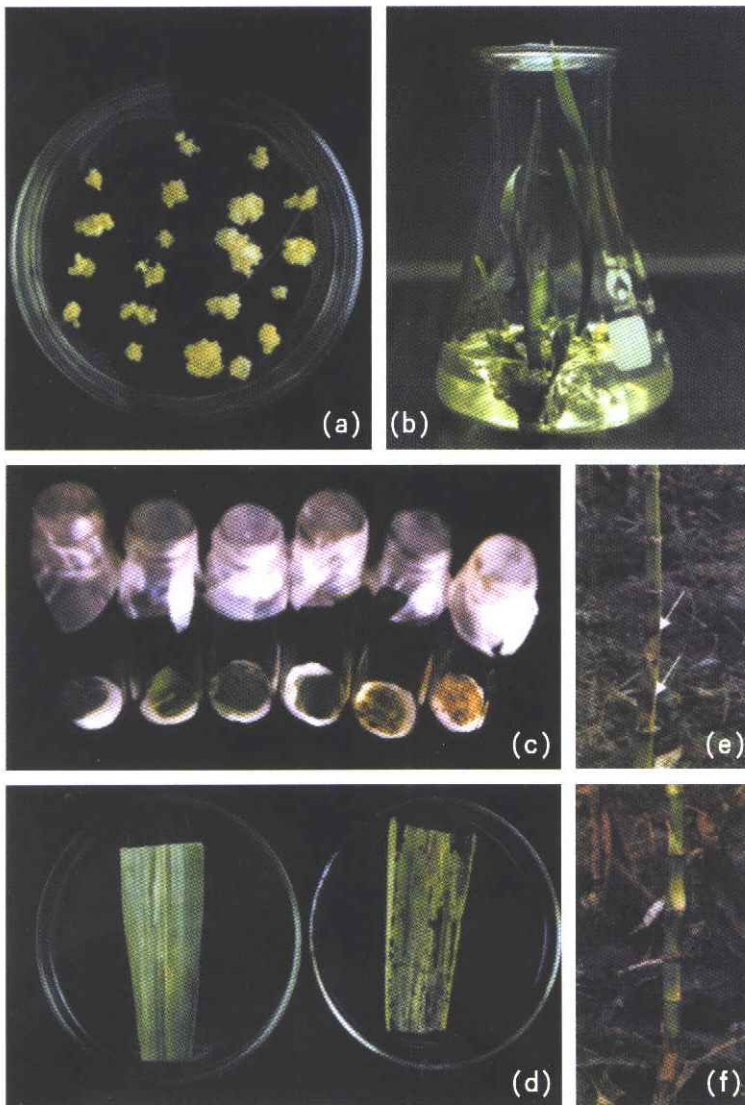
- Riera-Lizarazu O, et al. Cytological and molecular characterization of oat × maize partial hybrids. *Theor Appl Genet*, 1996, 93: 123
- Ananiev E V, et al. Oat-maize chromosome addition lines: A new system for mapping the maize genome. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 3524
- Kasha K J, et al. High frequency haploid production in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Nature*, 1970, 225: 874
- Barclay I R. High frequencies of haploid production in wheat (*Triticum aestivum*) by chromosome elimination. *Nature*, 1975, 256: 410
- U N. Genome analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. *Jpn J Bot*, 1935, 7: 389
- Li Z, et al. Production and cytogenetics of intergeneric hybrids between *Brassica napus* and *Orychophragmus violaceus*. *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 131
- Li Z, et al. Meiotic behaviour in intergeneric hybrids between *Brassica napus* and *Orychophragmus violaceus*. *Hereditas*, 1996, 125: 69
- Li Z, et al. Production and cytogenetics of intergeneric hybrids between *Brassica juncea* × *Orychophragmus violaceus* and *B. carinata* × *O. violaceus*. *Theor Appl Genet*, 1998, 96: 251
- Li Z, et al. Production and cytogenetics of intergeneric hybrids between the three cultivated *Brassica* diploids and *Orychophragmus violaceus*. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 694
- Luo P, et al. *Orychophragmus violaceus*, a potential edible-oil crop. *Plant Breed*, 1994, 113: 83
- 罗 鹏. 植物遗传资源诸葛菜研究. 成都: 四川大学出版社, 1995. 24~63
- 李再云, 等. 甘蓝型油菜与诸葛菜属间杂种的减数分裂观察. *遗传学报*, 1997, 24(4): 373
- 李再云, 等. 甘蓝型油菜与诸葛菜属间杂种的无性系变异研究. *遗传学报*, 1996, 23(4): 315
- Wu J G, et al. Morphology and cytogenetics of intergeneric pentaploid hybrid between *Brassica napus* and *Orychophragmus violaceus* and its progeny. *Plant Breed*, 1997, 116: 251
- Li Z, et al. Morphology and cytogenetics of F3 progenies from intergeneric hybrids between *Brassica juncea* and *Orychophragmus violaceus*. *Hereditas*, 1998, 129: 143
- 殷家明, 等. 芥蓝×诸葛菜属间杂种的获得. *园艺学报*, 1998, 25: 297
- Wu Y Y, et al. Production of intergeneric hybrids between *Brassica chinesis* and *Orychophragmus violaceus* via embryo rescue. *Cruciferae Newsl*, 1996, 18: 18
- Lagercrantz U. Comparative mapping between *Arabidopsis thaliana* and *Brassica nigra* indicates that *Brassica* genomes have evolved through extensive genome replication accompanied by chromosome fusions and frequent rearrangements. *Genetics*, 1998, 150: 1217
- Bennett M D. The development and use of genomic *in situ* hybridization (GISH) as a new tool in plant biosystematics. In: Brandham P E, et al, eds. *Kew Chromosome Conference IV Royal Botanic Garden, Kew, England*, 1995. 167



黑芥与诸葛菜杂种后代的花粉母细胞内, 17 条染色体在后期 I 呈 8:9 分离

(a) 两极的染色体内分别有 3(左下)和 4(右上)条标记的诸葛菜染色体; (b) 原位杂交时以标记的诸葛菜基因组 DNA 为探针

李慧芬, 等: 转抗虫融合基因(*cry1Ac3-cpti*)玉米 (*Zea mays* L.) 植株的获得及其抗虫性分析



转抗虫融合(*cry1Ac3-cpti*)基因玉米植株及抗虫性分析

(a) 自交系 E28 经过 3 次筛选的 PPT 抗性愈伤组织; (b) PPT 抗性愈伤组织分化的小苗, (c) 室内抗虫鉴定, 转基因植株(左 4), 非转基因植株(右 2); (d) 室内抗虫鉴定, 转化植株(左), 非转化植株(右); (e) 非转基因植株田间抗虫鉴定, 箭头所示为茎秆受害状态; (f) 转基因植株田间抗虫鉴定, 茎秆没有受到螟虫的危害