



# 禾本科植物染色体组多倍化研究

黄群策 秦广雍 编著



原子能出版社

# 禾本科植物染色体组 多倍化研究

黄群策 秦广雍 编著

原子能出版社

## 图书在版编目(CIP)数据

禾本科植物染色体组多倍化研究/黄群策,秦广雍编

著. —北京:原子能出版社,2008.11

ISBN 978-7-5022-4262-6

I. 禾… II. ①黄… ②秦… III. 禾本科—染色体:多倍  
体—研究 IV. Q949.71

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008)第 149482 号

## 内 容 简 介

本书围绕着禾本科植物染色体组多倍化及其潜在价值这一研究主题进行了资料整理和总结,其内容涉及 6 个方面:植物染色体组多倍化研究的概况、被子植物染色体组多倍化的种群特性、禾本科植物的种群特性及其潜在价值、稻属植物的进化与染色体组多倍化、麦类植物染色体组的多倍化效应、禾本科植物染色体组多倍化研究的问题与展望。阐述了前人的研究结果、目前的研究进展和未来的研究方向。本书概括了 100 多年来关于禾本科植物染色体组多倍化研究的一些阶段性成果,特别是针对麦类作物和稻属植物中染色体组多倍化的研究现状,指出了该研究领域内目前所存在的主要问题,明确提出了禾本科植物染色体组多倍化研究的技术思路。

本书对于有志于从事植物多倍体研究的在校学生和研究人员有一定的启发作用和指导意义。

## 禾本科植物染色体组多倍化研究

---

出版发行 原子能出版社(北京市海淀区阜成路 43 号 100037)

责任编辑 傅 真

责任校对 冯莲凤

责任印制 丁怀兰 刘芳燕

印 刷 保定市申画美凯印刷有限公司

经 销 全国新华书店

开 本 787mm×1092mm 1/16

印 张 17.375 插 页 1

字 数 434 千字

版 次 2008 年 11 月第 1 版 2008 年 11 月第 1 次印刷

书 号 ISBN 978-7-5022-4262-6

印 数 1—1000 定 价 50.00 元

---

版权所有 侵权必究

网址: <http://www.aep.com.cn>

# 序

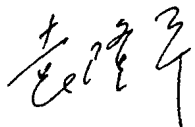
随着现代生物技术体系的不断完善和研究者对生物体进行遗传改良的技术向前发展,作物遗传育种的研究范围正在进一步拓宽,进而新的研究成果和新的探索性研究课题不断地涌现。迄今为止,生物界研究者已经发现有两种特定的优势现象(即生物杂种优势现象和生物染色体组多倍化所导致的优势现象)对生物体进化和生存具有重要的意义。生物杂种优势现象的研究和应用已经在人类的生产领域,特别是粮食生产领域产生了巨大的社会效益和经济效益。20世纪70年代我国杂交水稻的培育成功不但在学术领域内突破了自花授粉作物没有杂种优势这一传统的观念,为不断挖掘水稻的产量潜力建立了新的技术体系,而且为我国广大农户的增产增收和解决我国的粮食安全问题找到了方便之门。然而,关于生物染色体组多倍化所导致的优势现象仍然处于探索性起步阶段,其潜在的利用价值近年来已经引起了一些研究者的关注。

在植物物种的自然进化过程中,细胞内染色体组的多倍化作用具有重要的生物学意义,这种生物学意义不仅体现在促进植物物种的形成,而且还体现在对各个科内或属内的种群特点的进一步分化。在被子植物中,禾本科是具有庞大物种数目和物种多样性的大科之一。禾本科植物起源于热带森林中或近缘的开放生境区域。从生物物种的演化方向来看,禾本科植物的进化特点是向着适应早生快发的生育方向不断地演化。TRITICUM属是禾本科内在社会价值和经济价值上相当重要的一个属。从染色体组的角度来看,这个属是由以7为基数的多种染色体组倍性所组成的物种群。一粒小麦是二倍体物种( $2n=2x=14$ ),其生产价值和经济价值比较小,因而它们在现代社会的农业生产中显示不出重要的作用。二粒小麦是带有28条染色体的物种( $2n=4x=28$ ),包含有一些具有一定生产价值的品种,但这些品种由于其产量潜力相当有限以致其应用范围并不广泛,仅仅局限在一些特殊的生态区域种植。在现代经济中起作用最大的是带有42条染色体的普通小麦的品种( $2n=6x=42$ )。根据有关研究者的统计,普通小麦的变种及其衍生系在全球范围内分布最广,在全世界的小麦生产中全部产品的90%左右是来自于普通小麦品种。经过长期的进化过程,普通

小麦的染色体组水平和产量潜力达到了相当高的程度,由此吸引了一些研究者们试图通过增加植物细胞核的结构成分(即染色体组多倍化)进一步挖掘其产量潜力。大量的研究结果已经证实,在被子植物中大约有 70% 的物种在其进化过程中至少经历过 1 次染色体组多倍化演变。在自然界通过染色体组多倍化促进了新物种的形成、演化和不断完善,而人类在利用染色体组多倍化技术研究植物多倍体育种方面,遇到了许多难题,进展相当缓慢,有待于进一步研究。

黄群策教授在同源四倍体水稻、同源三倍体水稻和以同源多倍体水稻为受体完成异源遗传物质转移等方面做了一些探索性工作,其研究结果对于今后进一步探索多倍体水稻的潜在价值和研究“一系法”杂交水稻的技术路线有一定的参考价值。近年来,他利用离子束介导技术将玉米等高光效作物的遗传物质成功地转移到水稻中,已经获得了一些有研究价值的水稻新种质。通过查阅大量的文献资料之后,作者顺利完成了《禾本科植物染色体组多倍化研究》一书,可喜可贺。我相信该书对于有志于从事生物染色体组多倍化效应研究的科技工作者有一定的引导作用。因此,我衷心地祝贺该书的出版并乐意将其推荐给广大读者。

国家杂交水稻工程技术研究中心 主任、研究员  
中国工程院 院士  
美国科学院 院士

  
2008.11.17

# 前 言

从现代植物遗传改良的研究历程和研究现状来看,植物界有两种优势效应值得关注,一种是杂种第一代所表现的杂种优势效应;另一种是染色体组多倍化所导致的优势效应。人类很早就已经认识到杂种优势效应的潜在价值。在1500多年前我国就有关于利用马与驴杂交产生骡(远缘杂种)的记载。农作物杂种优势现象于18世纪中叶首先在烟草杂交试验中被发现。在20世纪30年代,玉米双交种在生产上表现出明显的产量潜力。在20世纪70年代中期,杂交水稻的培育成功给水稻生产带来了革命性的巨变。目前,作物杂种优势的理论研究和实际应用研究已经取得了惊人的成就。然而,在19世纪末研究者就已经发现了植物染色体组多倍化所导致的优势效应,但其潜在价值目前尚未被完全挖掘,其原因主要是研究者还没有完全掌握植物物种进化过程中染色体组多倍化的规律及其诀窍。

通过对现代生产上主要农作物染色体组的倍性分析和统计后发现,大多数农作物是二倍体,并且,细胞内染色体组的倍性越高,作物种类数会越少。已知的八倍体作物只有甘蔗一种。水稻、玉米、高粱、谷子、黍子、荞麦、大麦、黑麦、中棉、芝麻、大麻、黄麻、亚麻、甜菜、油菜、向日葵等均是二倍体作物;硬粒小麦、花生、大豆、马铃薯、龙爪稷、陆地棉、海岛棉、胜利油菜、高油菜是四倍体作物;普通小麦、燕麦、甘薯是六倍体作物。在这29种作物中有13种是多倍体物种(占46.4%),略低于显花植物中多倍体物种所占比例的平均数(50.0%)。在属于禾本科的12种作物中只有5种作物是多倍体物种(占41.7%),低于禾本科中多倍体物种所占比例的平均数(64.4%)。研究者对于生产上所利用的植物大部分是二倍体而多倍体被开发利用的数量相当有限的客观事实,长期以来都感到迷惑不解。有些研究者推测,其原因可能要从两个方面考虑:其一是具有特定经济价值的野生多倍体物种尚未被人们所认识,因而暂时还未得到充分的

利用。其二是多倍体物种都存在自身的一些特点,有利于物种生存的一些特征特性与有利于人类开发利用的特征特性同时并存。这两方面的特征特性并非总是一致的,在很大程度上是相互矛盾的,因而不利于将其培育为具有经济价值和开发潜力的作物。从近几十年来植物育种者利用染色体组多倍化技术改良二倍体作物的育种经验可以看到一个极为明显的共同特点,即几乎所有人工诱导的多倍体,不论是同源多倍体还是异源多倍体,它们的优点和缺点都是同时并存,因而绝大多数人工诱导的多倍体不可能直接被利用,除非能将其主要缺点除掉或改进到某种程度,这使得植物多倍体育种面临着非常严峻的挑战。

在物种进化的漫长过程中,通过染色体组多倍化所形成的新物种还需要面对严峻的自然筛选作用的考验。不论是通过单一染色体组加倍后所形成的同源多倍体新物种,还是通过多种染色体组加倍后所形成的异源多倍体新物种,它们必须在其产生的天然生态环境中能够获得立足之地,即它们能够在特定的小环境中可以生存下来并随着环境条件的不断变化而表现出一定的适应能力和繁殖能力。在大自然的条件下,新物种依靠两种方式获得其立足之地,一种是通过繁殖种子来保持其种性的延续性,另一种是通过表现出旺盛的生长优势来谋取尽可能大的生存空间。Stebbins等研究者将新物种依靠种子繁殖而在自然界成功的保留下来并继续不断进化的物种演替方式称之为r型选择机制,而将依靠营养生长优势进行物种间竞争来谋取尽可能大的生存空间的物种进化方式称之为k型选择机制。

禾本科(Gramineae, Poaceae)植物在分类学上属于单子叶植物纲,鸭趾草亚纲(Commelinidae),莎草目(Cyperales),其中包括500多个属8000多个物种,广泛分布在全球各地不同的生态条件下。在我国已经被研究的禾本科植物多达220个属1200多个物种。禾本科植物进化的总趋势是其营养体向着增加功能特性和形态演化特征的方向不断特化,其繁殖体向着减少功能特性和保持形态特征的方向特化。由于禾本科植物的生存环境多种多样,物种类型千变万化,其生物学特点也表现出明显的多样性。禾本科植物在繁殖方式上的多样性已经引起了一些研究者的关注。大多数禾本科植物通过有性生殖方式繁殖后代,也有一些物种通过无性生殖方式繁殖后代,还有一些物种通过无融合生殖方式繁殖后代。禾本科植物几乎生存和分布在所有陆地的不同生态环境中,它们表现出很强的适应性和生态多样性。当前,价值如此之高、数量如此之多、分布如此之广的禾本科植物的潜在利用价值已经引起了越来越多的研究者的

关注。

在禾本科植物内,各个族中的多倍体物种数目所占的比例也同样存在着很大的差别并表现出一定的特异性。在竹族内不存在二倍体物种,而所有的物种都是多倍体物种。在稻族内二倍体物种的比例比较大,50%以上的物种是二倍体物种。除了茭白属内的物种(其染色体基数为  $x=15$ )外,在竹族和稻族这两族的所有其他物种的染色体基数都相同( $x=12$ )。值得特别注意的是大麦族,其内的多倍体物种所占的比例并不低,比禾本科内的平均数还略高一些(达到72.7%)。从这些表面上看起来相当复杂的统计结果和自然现象中至少可以得到一个推测性结论,即在客观上有一个实质性的关键因素在物种演化过程中起着支配性作用,这个关键因素就是在自然条件下突然发生的染色体组的多倍化作用。

普通小麦来源于一粒小麦(*Triticum monococum*,  $2n=2x=14=7 \text{ II}$ , AA)、拟斯卑尔脱山羊草(*Triticum Aegliops speltoides*,  $2n=2x=14=7 \text{ II}$ , BB)和方穗山羊草(*Triticum Aegliops squarrosa*,  $2n=2x=14=7 \text{ II}$ , DD),它们分别通过杂交和染色体组多倍化,以3种异源染色体组为基础发生染色体组重组后形成普通小麦。在普通小麦的系统演化历程中,一粒小麦与拟斯卑尔脱山羊草杂交后,其杂种第一代(AB)表现为高度不育,但在自然条件下经过染色体组加倍后形成过渡型的异源四倍体( $2n=4x=28$ , AABB),其育性得到恢复,它的形态特征类似于拟二粒小麦的形态特征。随后,这种异源四倍体材料与方穗山羊草发生有性杂交,其杂种第一代(ABD)个体也表现为高度不育,但在自然条件下经过染色体组加倍和不断地分化后形成异源六倍体( $2n=6x=42$ , AABBDD),即普通小麦。根据普通小麦的进化历程及其特点,研究者已经花费了100多年的时间开展普通小麦与黑麦之间的远缘杂交和对其后代所进行的遗传改良,试图培育出能够综合两物种优良性状并具有实用价值的八倍体小黑麦,这方面的研究仅仅在局部地区取得了阶段性研究成果。近年来,培育异源六倍体小黑麦的研究又引起了一些研究者的关注,认为异源六倍体小黑麦的实用价值比八倍体小黑麦的实用价值可能更大,遗传改良的难度可能更小。

通过人工诱导方法所获得的多倍体植物,在生产实践上是否具有实用价值、生产价值和开发潜力,主要从两个方面来判断:其一是从自身比较来看多倍体植物所具有的优点是否能超过它的缺点,由此确定多倍体植物比相应的二倍体植物具有更大的潜在利用价值。其二是通过遗传改良是否能将多倍体植物

的全部缺点或主要缺点都筛选掉,以便更明显地体现出多倍体植物的潜在利用价值。

综合前人的研究成果,染色体组多倍化在植物育种上的优越性主要体现在如下四个方面:其一是在物种间杂交中染色体组多倍化具有特殊的意义。在植物远缘杂交中育种者面临的重大难题就是如何打破异源物种间的生殖隔离以便确保其可交配性。经过长期的自然筛选和自然进化之后,植物物种在遗传上的保守性不断增强而可塑性不断变弱,由此在各个物种之间形成了比较严格的生殖隔离机制,从而导致不同物种间很难进行有性杂交,其遗传物质的交流也相当困难。然而,大量的研究结果表明,染色体组多倍化的直接结果就是导致多倍体后代表现出比较强的遗传可塑性和比较弱的遗传保守性,进而有效地打破异源物种间的生殖隔离,有利于不同物种间进行有性杂交。其二是在解决远缘杂种不孕性问题时染色体组多倍化具有特殊的作用。在植物的远缘杂交中育种者面临的第二大难题就是如何使杂种具有繁殖能力,以便保持杂种群体的遗传多样性和获得杂种后代。在通常情况下由远缘杂交所得到的杂种第一代植株往往会表现出明显的不孕性,这主要是由于来自异源亲本的遗传物质差异太大,在减数分裂时染色体不能完成有效的配对,进而不能产生出具有正常生活力的雌雄配子或雌雄配子体。值得注意的是,如果将不孕杂种的染色体组加倍,由此形成双二倍体,则其育性状况就会发生完全的变化。大量的研究结果表明,通过远缘杂种和染色体组多倍化之后所培育的双二倍体不但其可育性增强,而且其后代的分离不是很大,双亲的综合性状很快就会稳定地遗传到下一个世代。其三是在创造植物新物种的探索性研究中染色体组多倍化具有特殊的功效。在自然界植物新物种的形成需要经过漫长的历程,其进化规律目前尚未被人类所掌握。研究者已经确定,在自然条件下通过染色体组多倍化和物种间相互杂交在很大程度上促进了新物种的形成和进化。从植物物种的遗传基础来看,物种内的基因资源相当有限,而物种间的基因资源则无穷无尽,通过远缘杂交和染色体组多倍化可以产生应有的新物种。研究者通过大量的考查和统计之后已经确定,在自然条件下现存的高等植物至少有 50% 以上的物种是通过染色体组多倍体途径所产生。因此,在植物界新物种形成的一个有效途径就是染色体组多倍化途径,即在经历异源物种间杂交和杂种的染色体组加倍这两个世代就能产生新物种。其四是染色体组多倍性水平植物的潜在价值还有待于进一步挖掘。当二倍体植物被诱导为多倍体之后,生物学特征特性的最

大变化就是生长势明显增强、植株和器官明显增大、生物学产量明显提高、品质变得更好和抗逆性更强,这说明多倍体植物具有比较大的产量潜力值得挖掘,即染色体组多倍化会导致其后代表现出更高的产量、更好的品质、更强的抗性和更广泛的适应性。染色体组多倍化所导致的植物生长优势是人类在植物界所发现的两种优势之一,其规律和机制一旦被研究者所掌握其潜在的理论价值和实用价值难以估算。

尽管人类对植物染色体组多倍化现象的系统研究已经长达 100 多年,但从目前在这一研究领域所积累的研究资料来看,早期有关植物多倍体的研究主要集中在对多倍体物种的形态特点、细胞学特征、生活习性和地理分布状态等方面所进行的研究,而对多倍体物种的适应性发展状态、多倍体物种的遗传基础、染色体组多倍化的分子生物学变异和多倍化后多倍体基因组的进化动态等方面的问题涉及得太少,这主要是在很大程度上受到特殊的研究技术和有效的研究方法的制约。然而,最近十多年来,分子生物学技术和一些先进的细胞遗传学研究方法在植物多倍体研究中的广泛运用,不仅为研究植物多倍体基因组的起源、确定多倍体基因组的性质、了解染色体组多倍化的分子机理和遗传学效应提供了很多有参考价值的研究资料,从而有效地更新了许多传统的认识和观念。除此之外,通过有效地采用现代生物学新技术和新方法,还将为研究者从分子遗传学角度更深入地研究多倍体物种的基因组中重复基因或重复基因组的进化动态,寻找到了—条有效的研究途径。

从基因的功能上来看,在多倍体基因组中所存在的重复基因可能有 3 种不同的命运或状态,即保持原有的生物学功能、基因处于沉默状态和经过分化后具有新的生物学功能。学者们已经确定,异源基因组发生重组是植物多倍体物种进化过程中的—个重要的遗传性调整步骤,也是多倍体物种的基因组显示进化动态的具体体现。在染色体组多倍化之后,异源基因组迅速发生的重组过程,在很大程度上会促使多倍体物种的基因组在基因组结构和遗传特性等方面不是表现为祖先物种的基因组特性的简单相加,而是表现出许多非孟德尔式遗传的变异效应。在多倍体物种的遗传物质内发生基因组重组的结果将导致两个方面的生物学效应,即—方面在很大程度上改善了不同基因组的组分之间的相互关系,也改善了细胞核基因组与细胞质基因组之间的相互关系,由此提高了其相容性程度;另—方面也为多倍体植物的适应性进化以及不同多倍体种群系统的分化提供了一个遗传变异的源泉。

在植物体的生长发育过程中细胞核与细胞质之间的相互作用所引起的生物学效应历来受到研究者的关注。总的来看,植物的生长发育主要受细胞核基因的调控,但与此同时,在一定程度上植物的生长发育与叶绿体基因组和线粒体基因组也有一定的联系。经过长期协同进化后,促使细胞核 DNA 与细胞质 DNA 在对性状表达和调控的过程中处于一种和谐状态和平衡状态。然而,在染色体组多倍化过程中,细胞核基因组被加倍,细胞质 DNA 的数量并没有增加或没有相应的增加,因而在细胞核与细胞质之间 DNA 数量的比例发生了改变,这种状况很有可能引起内部调控作用的紊乱或失调。尤其在异源染色体组多倍化过程中,两个本来相互隔离的、具有不同程度差异的基因组被组合到同一个细胞核内,并处在由单一亲本所提供的细胞质环境中,因而在控制性状表达的过程中,不仅两个基因组之间要相互调整和相互协作,而且在细胞核基因组与细胞质基因组之间也必须通过一定形式的相互作用,调整细胞核与细胞质的比例,在新的基础上重建细胞核与细胞质之间的和谐而平衡的相互关系,提高遗传上的相容性水平,这是多倍体物种能够稳定和不断进化的一个重要基础。

到目前为止,围绕着多倍体物种的基因组形成和进化的机制、功能及其生物学意义,还有很多问题使研究者一直感到模糊不清。对重复发生的多倍体物种而言,在不同居群中发现的不同的基因组重组式样是否是独立发生的?是否与多元发生有联系?多元发生的多倍体物种之间是否存在着基因交流?多元发生方式对多倍体的形态、生理、遗传特点乃至种群分化有什么影响?在基因组结构和遗传特性方面,目前已经发现核外遗传性基因沉默是影响多倍体基因组基因表达水平的重要因素,那么,到底是哪些因素能够引发核外遗传性基因呈现出沉默状态?其作用的机制是什么?除此之外,研究者已经确信,在植物多倍体物种的进化过程中,细胞核与细胞质之间确实存在着特定的相互作用。但是,研究者还不了解这种相互作用的遗传基础是什么,也不了解在染色体组多倍化过程中来自两个或两个以上不同基因组的调控因子是如何相互协调和相互配合,仍然不了解在多倍体物种的基因组中影响和控制部分同源染色体配对(或不配对)的机制,更不了解同源多倍体和异源多倍体在不同基因组之间发生重组的式样、范围和程度上是否存在着特定的差异。长期以来,染色体组多倍化一直与植物物种产生新的形态和新的适应性联系在一起。然而,研究者目前并不清楚在异源基因组发生重组与多倍体物种所获得的新的进化机遇之间到底存在着多大的相关性。研究者今后需要进一步了解植物多倍体物种的适应性

发展的遗传基础,也需要进一步了解新的重组类型在居群中扩散的途径。因此,探讨植物多倍体物种的起源及其进化问题已经成为一个极具挑战性的研究领域,研究者有必要从分子水平、细胞水平乃至种群水平对其形成和演化的历程进行更深入的研究。

通过查阅自 19 世纪末以来有关植物染色体组多倍化研究,特别是关于禾本科植物染色体组多倍化及其进化研究的 18 886 份文献资料,我们认为,在自然界通过染色体组多倍化,促进了生物新物种的形成、演化和不断完善,而人类在利用染色体组多倍化技术开展植物多倍体育种的过程中,其研究进展却相当缓慢并遇到了许多技术性难题有待于研究。目前,在禾本科植物染色体组多倍化研究中值得注意的问题主要涉及到四个方面,即植物多倍体育种的特殊性、植物人工染色体组多倍化的效率及其稳定性、植物染色体组多倍化及其遗传特性、植物染色体组多倍化与无融合生殖的相关性。从目前的研究现状来看,在该研究领域内存在着三大局限性[即思想观念的局限性、材料数量(或材料类型)的局限性和技术思路的局限性]应该引起我们注意。

根据前人对禾本科植物进行遗传改良的研究结果,我们提出禾本科植物多倍体研究的技术思路,即确定一个主攻方向,明确两个研究目标,寻找三大基因资源,关注四大理论问题和培育五种多倍体新材料。在禾本科植物多倍体研究中的一个主攻方向就是利用人工诱导染色体组多倍化技术和通过有性杂交技术加速某些禾本科植物物种的进化进程,促进物种快速升级,进而挖掘其潜在的利用价值和学术价值。在禾本科植物多倍体研究中涉及到两个研究目标:在染色体组多倍体水平通过利用杂种优势效应进一步挖掘禾本科植物(特别是禾谷类作物)的产量潜力;在增产效应显著的前提下固定其杂种优势。在禾本科植物多倍体研究中需要寻找的三大基因资源是:限制染色体多价配对的基因、促进胚乳自发的基因和诱导不定胚生殖的基因。在禾本科植物多倍体研究中需要关注的四大理论问题是:在特定物种内染色体组倍性与其产量潜力的相关性问题、染色体组多倍化与其遗传特性表达规律的相关性问题、不同染色体组倍性水平与其生殖发育特征的相关性问题和遗传背景与其染色体组稳定性的相关性问题。在禾本科植物多倍体研究中培育的五种多倍体新材料是:具有无融合生殖特性的材料、具有宿根再生特性的材料、具有光温敏核不育特性的材料、具有胚乳自发特性的材料和具有产量潜力的同源多倍体或异源多倍体杂种第一代组合。

从目前的研究现状和研究趋势来看,在禾本科植物多倍体研究中在近期内将会取得突破性进展的研究主要包括七个方面:即关于思想观念的更新、关于同源四倍体结实性和籽粒充实度问题的解决、关于同源四倍体品系的生产应用、关于在同源四倍体水平“三系法”配套和“两系法”配套的研究、关于同源四倍体品系的生殖发育特性的研究、以同源四倍体材料为桥梁完成异源遗传物质转移的研究、培育异源多倍体新物种的探索性研究。我们相信,随着现代遗传改良水平的不断提高,在禾本科植物中挖掘其染色体组多倍化优势潜力的研究将会给作物遗传育种和现代作物种植业带来一场新的革命,由此将伴随着掀起植物染色体组多倍化研究的新浪潮。

在本书即将出版之际,我们首先要感谢袁隆平院士在我们开展多倍体水稻研究中所给予的精神上的鼓励、思想路线上的指导和科研经费上的大力资助。在我们借助于离子束生物技术探索多倍体水稻的潜在价值的研究中,霍裕平院士给予了热心的激励和大力支持,我们深表谢意。我们还要感谢郑州大学凝聚态物理国家重点学科的全力支持。值得特别指出的是,由于我们的学术水平有限,书中难免存在着各种不足之处,敬请读者批评指正。

黄群策

2008年10月

# 目 录

## 序

## 前言

|                                        |       |
|----------------------------------------|-------|
| <b>第 1 章 植物染色体组多倍化的研究概况</b> .....      | (1)   |
| 1.1 生物物种在进化中的染色体组多倍化现象 .....           | (1)   |
| 1.2 植物的生殖发育特性与染色体组的多倍化效应 .....         | (25)  |
| 1.3 植物多倍体的特征特性 .....                   | (29)  |
| 1.4 人工诱导的多倍体植物及其实用价值 .....             | (40)  |
| 1.5 人工诱导多倍体植物的研究动态 .....               | (47)  |
| 1.6 植物多倍体的遗传学基础研究 .....                | (66)  |
| <b>第 2 章 被子植物染色体组多倍化的种群特性</b> .....    | (91)  |
| 2.1 被子植物在系统发育中的多倍化特征 .....             | (91)  |
| 2.2 被子植物的染色体组多倍化与其在地理分布上的关系 .....      | (94)  |
| 2.3 被子植物多倍体的生理学特性 .....                | (95)  |
| 2.4 被子植物多倍体的化学特性 .....                 | (97)  |
| 2.5 在被子植物的物种种群体内所存在的染色体组多倍化现象 .....    | (98)  |
| 2.6 单子叶植物中染色体组的多倍性 .....               | (101) |
| 2.7 双子叶植物中染色体组的多倍性 .....               | (104) |
| 2.8 在被子植物长期驯化过程中染色体组的多倍化现象 .....       | (106) |
| 2.9 在被子植物的物种进化中染色体组多倍化作用与无融合生殖特性 ..... | (107) |
| <b>第 3 章 禾本科植物的种群特性及其潜在价值</b> .....    | (113) |
| 3.1 禾本科植物的起源和进化 .....                  | (113) |
| 3.2 禾本科植物的分布特点 .....                   | (116) |
| 3.3 禾本科植物的物种类群 .....                   | (117) |

---

|             |                                   |              |
|-------------|-----------------------------------|--------------|
| 3.4         | 禾本科植物的无融合生殖资源 .....               | (123)        |
| 3.5         | 禾本科植物的生物学特点 .....                 | (128)        |
| 3.6         | 禾本科植物的潜在价值 .....                  | (130)        |
| <b>第4章</b>  | <b>稻属植物的进化与染色体组多倍化 .....</b>      | <b>(140)</b> |
| 4.1         | 稻属植物的分类及其进化历程 .....               | (140)        |
| 4.2         | 普通栽培稻的多倍化效应 .....                 | (151)        |
| 4.3         | 染色体组多倍化与普通栽培稻的遗传改良 .....          | (157)        |
| 4.4         | 稻属内物种间远缘杂交的生物学效应 .....            | (166)        |
| <b>第5章</b>  | <b>麦类植物染色体组的多倍化效应 .....</b>       | <b>(185)</b> |
| 5.1         | 麦类植物的分类及其进化 .....                 | (185)        |
| 5.2         | 麦类植物染色体组多倍化的研究 .....              | (191)        |
| 5.3         | 麦类植物遗传改良的展望 .....                 | (223)        |
| <b>第6章</b>  | <b>禾本科植物染色体组多倍化研究的问题与展望 .....</b> | <b>(235)</b> |
| 6.1         | 植物物种演化与植物染色体组多倍化 .....            | (235)        |
| 6.2         | 在禾本科植物染色体组多倍化研究中值得注意的问题 .....     | (239)        |
| 6.3         | 禾本科植物染色体组多倍化的应用前景 .....           | (247)        |
| <b>参考文献</b> | <b>.....</b>                      | <b>(253)</b> |

# 第 1 章 植物染色体组 多倍化的研究概况

## 1.1 生物物种在进化中的染色体组多倍化现象

### 1.1.1 关于生命起源的推论和假设

人类作为最高级的生命形式在许多特征特性上表现出比其他高级生物体更优良的本质,即人类能够利用非常发达的大脑系统不断地思考问题、想方设法地解决问题、抽象化地总结生活经验和不停地构建起改造环境条件的宏伟蓝图。每一个人都存在着一定的好奇心,而最大的好奇心就是总想知道在地球上人的起源和进化问题。试图研究人的起源和进化问题的先决条件就是要从根本上探索和阐明生命的起源和进化问题。根据研究者长期以来对地球地质的考察结果和对生物物种系统发育的研究结果以及一些理论性推测:辽阔的海洋是地球上产生生命的摇篮,在海洋中最早出现的植物是蓝藻和细菌,它们也是地球上早期出现的生物。大量的研究表明,在海洋中最早出现的生命体(蓝藻和细菌)在结构上比蛋白质团要完善得多,但是与现在最简单的生物体相比它们在结构上却要简单得多。它们没有典型细胞的结构,内部连细胞核也没有,因而这一类最早的生物体被称为原核生物。时至今日,研究者在古老的地层中还可以找到它们的残余化石。研究者已经肯定,在地球上出现的蓝藻,个体数量相当多,繁殖速度相当快,在新陈代谢中它们能将重要的代谢产物——氧气释放出来。氧气的大量释放对于改造地球的大气成分和进一步形成适宜于更多生物体生存的生态条件具有重大的意义。

在长期的生物进化过程中,遗传上的不断变异导致在地球上逐渐产生出本身能利用太阳光能和无机物为原料进一步制造有机物质的生物,由此伴随着在细胞内出现了细胞核结构的分化和发育,如红藻和绿藻等生物体新类型的产生使原核生物向真核生物迈进了一大步。藻类植物类群在地球上曾有过一个几百万年的全盛时期,其植物体的组织结构伴随着进化的步伐而逐渐复杂起来,以至于达到了能够更加适应新的生态环境和更加完善的程度。

由于全球气候的不断变化,原来生长在水里的一些藻类生物被迫接触陆地并不断地适应陆地的生态条件,由此逐渐演化出各种各样的蕨类植物。在经过几百万年的以蕨类植物为主体的时代以后便出现了裸子植物。在大约 1 亿年以前,在地球上爆发了一个植物界最大的家族类群——被子植物。随着被子植物种群的快速分化和快速形成以及不断发展,整个植物界的面貌与现代植物界的面貌已经非常接近。直到现在,植物界还是以被子植物占主导地位。

植物物种在漫长的进化岁月中,经过了多次巨大而又极其复杂的演变,几经兴旺和衰

落,由无生命力的有机体发展为有生命力的有机体,由生命的低级结构转化为生命的高级结构,由简单的生物体结构演变为复杂的生物体结构,由适宜水生条件生存的生命体进化为适宜陆生条件生存的生命体,由此才出现了今日形形色色的植物界。植物的系统发育和不断进化的基本原则就是遵循着由简单到复杂、由水生到陆生的方向不断演变。原始单细胞绿藻在原始海洋中经过漫长的演变年代,不断进化为多细胞藻类。生活在海洋中的原始藻类,经过极其漫长的年代,逐渐进化成为适应陆地生活的原始的苔藓植物和蕨类植物,使原来的不毛之地开始披上了绿装。随后,由于地壳的剧烈运动和大气不断变化,地球上的不少水域变成陆地,由此导致某些绿藻进化为蕨类植物以便适应陆地的生态环境。接着,由于陆地气候干燥,蕨类植物不断进化为裸子植物,它们可以用种子繁殖后代,完全摆脱了对水域条件的依赖。再经过一段时期,某些裸子植物变为被子植物,更能适应外界不良的环境条件,由此成为今天植物界的主角。植物的这一进化历程,可以比喻为一棵有很多树杈的大树,通常叫做植物进化系统树,或植物界进化系统图。

根据利用放射性同位素研究方法所获得的测定结果,地球的年龄大约有 46 亿年,而目前已知的最早的生命痕迹大约生存在距今 34 亿年前。由此可见,原始生命的诞生应在地球形成后的 12 亿年左右。在地球缓慢的初期演化过程中存在某种机能,这种机能既能保护自己不受太阳辐射而遭到破坏,又能利用太阳能维持简单生物体的生命活动。在过去数十亿年中,普照在地球上的全部太阳辐射能,其威力足以毁灭一切生命。然而,这个无生命的地球随着时间的推移逐渐地产生和建立有效的防护功能和调节作用,创造了有助于各种生命物质不断诞生和演化的生态环境。苏联物理学家弗拉基米尔·伊凡诺维奇·维尔纳德斯基将地球环境称之为生态圈,它是指包括人类在内的一切生物体所赖以生存的地球表层,包括大气圈、水圈和岩石圈的生物学环境。太阳的辐射性破坏和宇宙射线的杀伤力是客观存在的,在原始地球上生物体的生命最初是依靠水的作用达到保护的。由于地球的热量不断释放,使水化为蒸汽,变成包围地球的、辐射线不易穿透的云层。在云层之下,地球的温度开始急速地下降。虽然地球中心仍是熔融状态,但地壳表面逐渐冷却凝固、挤压、褶皱和断裂,从而形成深谷和高峰。随着地球的继续冷却,云中的蒸汽变成水后就开始降雨。大雨连续下了几千年,以至于雨水填满了所有的裂缝和鸿沟,淹没了一切洼地,而且也漫到了一部分山区,几乎覆盖了南半球的全部区域,最终导致了生命的起源地(海洋)的诞生。

大量的研究表明,在地球的原始大气中含有氨( $\text{NH}_3$ )、甲烷( $\text{CH}_4$ )、氰化氢( $\text{HCN}$ )、硫化氢( $\text{H}_2\text{S}$ )、二氧化碳( $\text{CO}_2$ )、氢气( $\text{H}_2$ )、水( $\text{H}_2\text{O}$ )等成分,但不存在游离态的氧气。大气中的一些气体和地壳表面的一些可溶性物质溶于水,在宇宙射线、太阳紫外线、闪电、高温等的作用下而自然合成了一系列的小分子有机化合物,例如氨基酸、核苷酸、单糖、脂肪酸等,这些物质逐步汇集在原始海洋中,由此形成霍尔丹所谓的“原始汤”,从而为生命的诞生准备了必要的条件。在这种所谓的“原始汤”内包含有四价键的碳物质,这种碳物质很容易与其他元素通过化合作用而形成多种新物质。现在约有 2 000 种以上的有机化合物中都含有碳(现在已知各种有机化合物约 200 万种)。如果在地球中没有碳物质的存在,也就没有生命和生物体的诞生。近几十年来,科学家曾用射线辐射具有与海洋的原始成分相似的混合物,由此产生了少量的在生命的基础物质中也具有的有机物分子。

当氨基酸、核苷酸、单糖、脂肪酸等有机小分子物质形成之后,在适当的条件下,它们可