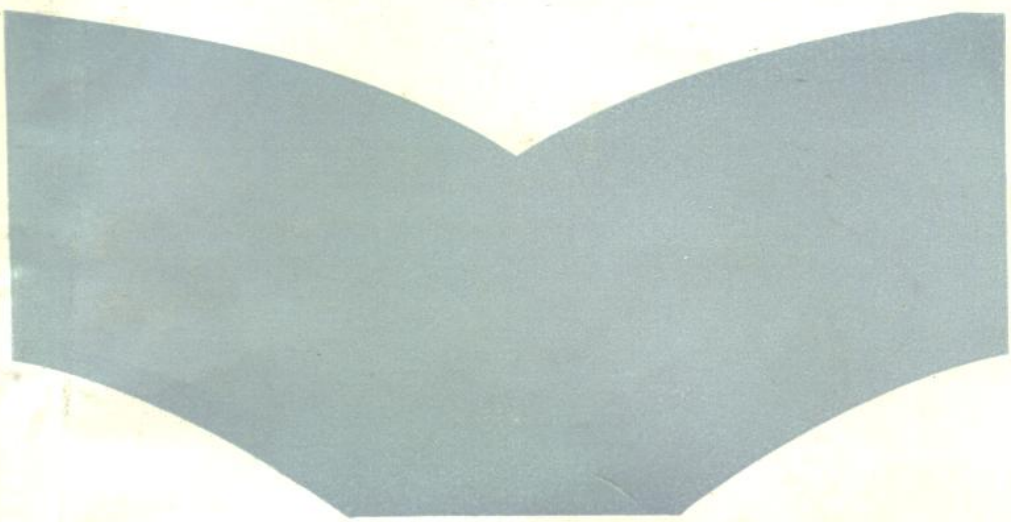


DANBEITIYU YUZHONG



单倍体与育种

〔苏〕C. C. 霍赫洛夫主编

刘杰龙译

鲍文奎 谷明光校

农业出版社



单 倍 体 与 育 种

【苏】C.C. 霍赫洛夫 主编

刘杰龙 译

鲍文奎 谷明光 校

农 业 出 版 社

ГАПЛОИДИЯ И СЕЛЕКЦИЯ

С. С. Хохлов, В. С. Тырнов, Е. В. Гришнина и др.
Издательство «Наука» 1976г.

单倍体与育种

〔苏〕С.С.霍赫洛夫 主编

刘杰龙 译

鲍文奎 谷明光 校

农业出版社出版(北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

850×1168毫米 32开本 7.5印张 198千字

1985年5月第1版 1985年5月北京第1次印刷

印数 1—5,100册

统一书号 16144·2943 定价 1.90元

译 者 的 话

本书系根据全苏遗传与育种学会的决议编著的。全书对植物单倍体的理论和实际问题作了全面的概括。内容涉及植物单倍体的历史、分类、鉴定、培育方法、细胞胚胎学、生理生化、遗传和育种等，对花药培养单倍体也作了专门章节介绍。内容较丰富，引用了国外在这方面的大量文献，是目前单倍体育种方面较好的参考书。可供从事植物遗传育种的教学、科研工作同志参考，对从事倍数性育种和花药培养研究的同志则有更大帮助。

本书翻译后，曾约请鲍文奎、谢毓男同志从内容和译文上进行审校，并得到鲍文奎同志的推荐。译文修改后又请谷明光同志对全书又一次进行校订。为此谨向对本书审校的同志表示衷心感谢。由于译者水平所限，译文中不当之处恳望读者不吝指正。

序 言

本书是提供研究被子植物单倍体与育种的专题学术著作。各方面对单倍体现象的兴趣都在增长，特别是最近，为缩短培育新品种和杂种的时间，以更好地满足现代生产的要求单倍体育种已成为特别尖锐的问题而被提出。单倍体现象的控制，为从根本上改造栽培植物，不仅为改善现有的而且为提供新的育种途径和方法打开了诱人的前景。

从1922年发现单倍体现象后的多半个世纪内，积累了大量的实际资料，提出了不少有趣的观点，发表的资料在不断增加。国内外学者都从某一方面定期总结和概括这种资料。在С. С. 霍赫洛夫(С.С. Хохлов)教授主编的《被子植物的单倍体》一书中，最全面地说明了这个问题。该书由萨拉托夫国立大学出版部在1970年和1974年分两部出版。

本专著的资料来源，主要是研究这个问题的新资料和实验研究结果，是在С. С. 霍赫洛夫教授指导下，在萨拉托夫国立大学完成的。

本书分析了单倍体的基础理论；单倍体发生的胚胎学与遗传学规律和实验获得单倍体的方法；形态学、细胞遗传学和生理-生化特点；论证了在遗传学研究中利用单倍体的各种方式和单倍体的进化-遗传学意义。在分析理论问题的同时，拿出很大篇幅用于说明利用单倍体来解决理论问题和育种目标的前景和途径问题。同时，阐明新的独创方法，可以作为育种家的实践指导。

此外，不能孤立地来看单倍体问题，而是紧密地联系植物的其他遗传与育种问题，诸如杂种优势、多倍体和非整倍体、实验突变体、无融合生殖、组织培养和远缘杂交等加以考察。在单倍体基

础上，试验进行综合研究上述现象。

甚至这个简短的目录，也令人信服地证明，单倍体不仅作为植物特殊的繁殖方式，而且以后表现出来的一系列普通生物学的重要结果也是有趣的。在书中，同样分析了目前在单倍体研究和实际利用方面可能遇到的困难及其克服的途径。

1974年11月23日，在本书快要完成之前不久，很多章节的作者——生物科学博士、萨拉托夫国立大学遗传学和达尔文主义教研室主任C. C.霍赫洛夫教授突然逝世。

还在四十年代，他就开始研究植物无融合生殖现象，并集中精力注意无融合生殖形式之一——单倍体。

本书是C. C.霍赫洛夫多年的研究及其学生按育种的新的遗传学方法工作的成果，他总是力图引入其他的遗传学问题，在完成本书中，很多作者都反映了这些问题。

生物科学博士 B.A.克罗伯诺夫

目 录

基本概念, 单倍体的表现及其特点

第一章 单倍体的一般问题	1
一、基本概念	4
二、分类和术语	6
三、被子植物单倍体的分布	9
四、单倍体的基因型特性	10
第二章 单倍体的鉴定方法	11
一、细胞遗传学方法	11
二、形态学方法	12
三、放射性方法	17
四、遗传标记法	18
第三章 单倍体的形态学和解剖学	21
一、形态学特征	21
二、解剖学特征	28
三、玉米单倍体和二倍体根的比较鉴定	31
第四章 单倍体的生理学和生物化学	33
一、同形态-解剖学变异比较玉米单倍体生理-生化变异的特点	34
二、倍数性水平改变时植物生理-生化变异的某些规律和可能的原因	36
第五章 单倍体的减数分裂与雌雄配子体的形成	43
一、母性一倍整倍单倍体和异源多倍单倍体的小孢子发生	43
二、孢子和花粉	47
三、雄核发育的一倍整倍单倍体的减数分裂	47
四、同源多倍单倍体的减数分裂	48
五、能育花粉形成的途径	49

六、单倍体的大孢子发生, 雌配子体的发育和功能	52
第六章 单倍体体细胞的细胞遗传学	55
一、染色体数目和染色体组的稳定性	55
二、有丝分裂和有丝分裂指数	56
三、玉米单倍体、二倍体和四倍体有丝分裂周期的延续性	58
四、射线对玉米单倍体和二倍体细胞有丝分裂的影响	60
五、染色体改组的水平	62

单倍体发生的规律性

第七章 单倍体发生的胚胎学机制	65
一、雌配子体细胞的有丝分裂活性	65
二、雄配子体细胞的有丝分裂活性	66
三、阻碍受精的因素	67
四、单精受精	68
五、生殖核分裂的抑制作用	69
六、与雄核发育有关的现象	71
七、半配子	71
八、染色体消失到一个染色体组	72
九、减数的有丝分裂	73
十、胚乳的作用	74
第八章 多胚与单倍体	76
一、多胚现象的遗传控制	81
二、多胚现象与单倍体的关系	85
三、“种子多胚性”特征的选育及其遗传性	86
第九章 雄核发育	88
一、雄核发育的遗传规律	91
二、实验性雄核发育	96
三、雄核发育类型的表现型特性	97
四、关于雄核发育的类型和分类问题	98
五、雄核发育的进化意义	100
六、雄核发育的实际利用	100
第十章 从配子体细胞离体培养获得单倍体	102

二、获得雄核发育单倍体的途径	103
二、培养基的作用	104
三、胚胎发生的特点	110
四、雄核发育单倍体的特点	112
第十一章 单倍体组织和细胞的培养	114
一、离体培养获得	114
二、单倍体产生的愈伤组织的细胞遗传特性	118
三、单倍体细胞的形态发生潜力	121
四、单倍体组织和细胞的培养在遗传研究和育种中的利用	122

遗传和进化的单倍体

第十二章 单倍体发生的遗传规律	126
第十三章 单倍体的遗传变异性	137
一、同母本类型遗传结构有关的单倍体的变异性	137
二、单倍杂种优势——在单倍体水平上的“杂种优势”	140
三、单基因性状上的选择	141
四、从品系获得的单倍体的特性	142
五、依父本和胚乳为转移的单倍体的变异性	142
六、具有父母本性状的单倍体的获得	144
七、非整倍单倍体的获得	145
第十四章 遗传研究中单倍体的利用	147
一、染色体组分析与染色体组的进化	147
二、染色体配对的遗传调节的研究	150
三、基因剂量效应的研究	151
四、自交不亲和和系统的检查	152
五、多倍体的二倍化程度的决定	152
六、数量性状遗传的研究	153
七、非整倍体的获得	154
八、易位的获得	156
九、联会的亚显微形态学研究	156
十、纯合性的控制	157
十一、雄核发育单倍体和花药单倍体的利用	158

第十五章 单倍体的进化遗传学意义	159
一、单倍体、多倍体和无融合生殖	159
二、去多倍化的途径	162
三、单倍化的后果	164
四、多倍体的染色体组的细胞遗传学稳定性。萨哈洛夫效应	164
五、多倍体——遗传信息库	168
六、单倍体——遗传信息的“发放”机制	169

单倍体育种的可能性

第十六章 单倍体——分解育种的基础	172
一、多倍体类型和种的分解育种	173
二、利用单倍体以获得纯系	176
三、生产优势杂种的基因雄性不育的利用问题和单倍体	177
四、用雄核发育的方法加速类似不育系的培育	178
第十七章 突变育种与单倍体	179
一、单倍体体细胞突变的获得	180
二、从突变的卵细胞获得单倍体	182
三、利用二倍体 M_1 和 M_2 后代以获得突变单倍体	183
四、在单倍体的体细胞组织培养中获得突变	184
五、在花药培养中获得突变单倍体	185
六、利用单倍体鉴定突变效果	186
第十八章 单倍体加倍的规律	187
一、单倍体细胞的双核性与自发加倍	190
二、用X射线照射单倍体子粒后的加倍效果	193
三、在秋水仙碱作用下玉米单倍体细胞的加倍	194
四、用X射线照射混倍体组织后对单倍体和二倍体细胞的 分化作用	197
第十九章 杂种优势育种与单倍体	199
一、单倍体及其衍生的再组二倍体的细胞遗传学特点	199
二、再组二倍体纯系的变异性	201
三、再组二倍体纯系的配合力	205
四、有再组二倍体参加的杂种的生产力	207

参考文献.....	209
结语	227

基本概念，单倍体的 表现及其特点

第一章 单倍体的一般问题

过去大量的资料证明，植物细胞中染色体数的成倍增加即多倍体，在自然界中广泛分布，并在植物育种中有很大的意义（Сахаров, 1948; Stebbins, 1956; Баранов, Астауров, 1956; Бреславец, 1963; Жуковский, 1965; Дубинин, Щербаков, 1965 等）。

但是没有根据证明，在植物进化中存在单方面的逐渐趋于多倍化和增加染色体的过程，这说明植物染色体数的增加和系统发育的发展水平之间没有直接的联系。有一点大家都知道，蕨类的特点是比裸子植物和被子植物的染色体数目多得多；在被子植物范围内，系统发育较年轻的生命类型——草本植物的染色体基数通常大大低于较年老的木本类型，虽然后者的多倍体较少（Stebbins, 1938）。被子植物高级有机体的和进化较快的科，例如菊科与禾本科植物，都知道其特点绝不是有最多的染色体数目；恰恰相反，在它们中确定了具有被子植物中染色体数最低的种：布拉德菊属（*Bradburia* $n=6$ ），迭开菊属（*Dichaetophora* $n=6$ ），还阳参属（*Crepis* $n=3$ ），单冠毛菊属（*Haplopappus* $n=2$ ），辛几草属（*Zingeria* $n=2$ ）。

阿杜洛夫（Авдулов, 1931）确定，禾本科中古老的类型较之系统发育上年轻的类型具有较多的染色体基数，禾本科的进化走向低倍性。最近，斯克瓦兹（Schwarz, 1965）在研究植物进化时同样发现，从蕨类到有花植物的植物界进化过程中，产生染色体数的减少。

所有这些事实迫使我们认为,植物的进化中,在多倍化结果引起的染色体数增加的同时,大概相反过程的速度也不小,即逐渐地降低倍数性水平——减少多倍性的过程(Randolph, Fischer, 1939; Хохлов, 1963, 1965; Raven, Thompson, 1964; Tulecke, 1965)。

减少多倍性最重要的途径之一,是成倍地减少细胞中的染色体数目或单倍体化。因此,认识植物在实现倍数性转变过程中进化的规律性并在育种中加以利用,要求不仅研究多倍体,而且应在同等程度上研究相反的现象——单倍体。

单倍性和单倍体(多倍体系列的低级成员,带有减少了的配子染色体数的特殊植物)的研究,对于种的细胞遗传结构和进化途径的分析是十分重要的。因此,这种研究对于认识一系列的遗传现象,其中包括基因和遗传环境的相互影响、基因的剂量效应、性状结合群、染色体的联合和基因的联合等的认识也有重要意义。单倍体的研究,对遗传学重要而困难的分支之一——数量性状遗传学可以给以很多方便。所有这些不仅有理论上的意义,而且具有实践上的意义,为解决复杂的育种任务提供遗传基础。例如,用单位体通过染色体加倍的方法,得到纯合类型以保持杂种优势,就是这方面的例子。

单倍体现象是在1922年发现的,在曼陀罗中实验获得第一个单倍体植物(Blakeslee 等, 1922)。这个发现引起了很大的反响,很快就在这方面出现了大量新的研究成果。但三十年代中期,就已经在不同植物的种中,获得和研究了许多单倍体。当时就有了关于单倍体对遗传学研究有意义的、从单倍体得到绝对纯合的二倍体品系并用于育种的这种思想的表述(Карпеченко, 1929, 1935; East, 1930a; Вавилов, 1932; Навашин, 1933, 1934; Хаджинов, Паншин, 1935)。马里逊(Morrison)在1932年第一个从单倍体中获得了绝对纯合的番茄品系,使理论上的推测得到了证实。单倍体方面工作的评论和资料的编辑也有了定期的报道(Карпеченко, 1935; Иванов, 1937; Модилевский, 1942; Kostoff, 1942)。

单倍体进一步研究的主要特点是,在育种-良种繁育工作中,首先是在玉米、烟草、马铃薯、番茄和棉花这些作物上,提高了实际利用单倍体的兴趣。必须指出美国研究者切斯 (Chase) 的工作的极大意义 (Chase, 1949, 1963, 1964, 1969), 他的工作方法是借助于遗传标记来发现单倍体的。

单倍体问题的研究和单倍体在育种中的利用,被赋予了很大的意义 (Bishop, 1963; Straub, 1964; Riley, 1965; Müntzing, 1966; Хвоства, Шумный, 1968; Хотылева, Василенко, 1968; Хохлов等, 1970; Хвостова, 1973)。

在第一次 (萨拉托夫, 1966) 和第二次 (诺沃西比尔斯克, 1968) 全苏无融合生殖会议上, 以及在没有融合生殖共生现象讨论会上 (梯比黑斯, 1971), 有很多报告是阐明单倍体现象的。1974 年在加拿大曾举行了“高等植物中的单倍体”的国际讨论会。

对单倍体有很大兴趣不仅表现在这方面实验研究数量的增加, 而且在遗传学专门学术著作和教科书中 (Эллиот, 1961; Мюнтцинг, 1967; Лобашев, 1967) 以及专门工作中 (Magoon, Khanna, 1963; Kimber, Riley, 1963; Katayama, Nei, 1964; Кириллова, 1966; Хохлов等, 1970) 都讨论了这个问题。

不久在 ФРГ (Макс Планк 研究所) 组织出版了国际《单倍体情报服务》杂志, 发表单倍体方面的实验资料。

表1 已知科学资料中观察到单倍体的植物数 (根据资料汇编)

作 者 和 年 份	科	属	种
卡尔别琴柯 (Карпеченко), 1935	8	13	25
依万诺夫 (Иванов), 1937	9	14	31
马吉列夫斯基 (Модилевский), 1942	11	22	44
马贡、罕纳 (Magoon, Khanna), 1963	19	41	78
凯贝、莱尼 (Kimber, Riley), 1963	24	52	98
霍赫洛夫 (Хохлов等), 1970	33	75	152+10*
霍赫洛夫 (Хохлов)	33	86	171+21*

• 杂种类型

几乎在所有主要作物中都确定有单倍体出现，在这些作物中，获得单倍体的种的数目还在不断地增加(表1)。

尽管对单倍体发生极大的兴趣，而且资料有所增加，但这个领域中很多极其重要的问题仍很少研究，而单倍体暂时也没有在育种中发挥显著的作用。

然而，这个问题在理论和实践上的重要性，将迫使这方面的科学研究战线予以解决，并预期会取得成果。

一、基本概念

关于“单倍体”的概念中包括哪些含义的问题，似乎是不需要加以更多解释的了。按照惯例，被子植物中的单倍体，通常是指这样的个体，对其个体体细胞倍数性水平来说，具有亲本配子体的染色体数目。但联系到实验多倍体方面的工作，就产生了更准确地理解“单倍体”概念的必要性。

众所周知，同源四倍体后代中，可以产生从染色体减数的、未受精的细胞发育而来的个体并具有二倍体的染色体数目。这种现象是凯塔亚马(Katayama, 1935a)和依万诺夫(1937)最先发现的。阮多福和费切尔(Randolph, Fischer, 1939)观察过玉米四倍体后代中出现的二倍体，以后能够象普通二倍体一样地繁殖。

最近其他很多实验获得的同源多倍体也有这种回复到原来二倍体水平的趋势(Дубинин, Щербаков, 1965)。

凯塔亚马(1935b)和依万诺夫(1937)怀疑从同源四倍体的减数细胞中能够产生认为是单倍体的个体，因此，他们提出叫这种个体为假单倍体，因为这种个体具有二倍体的染色体数目。一些作者(Cooper, Rieman, 1958; Hougas等, 1958)从马铃薯(它是四倍体)中得到有二倍染色体数的个体，称为二倍体，以后他们常常标以术语“双单倍体”。建议在这种场合也可用“部分单倍体”的术语，因为在同源多倍体后代中形成的有二倍体染色体数的个体，虽然很多特征同二倍体类似，但同时具有典型的真正单倍体

的特点，这与引起同源染色体变小的基因突变的积累有关 (Magoon, Khanna, 1963)。

然而更合理的是区别两种非常的情况，查明新产生的同源多倍体的性质特性，同源多倍体以往长期的选择。重新产生的同源多倍体的一般特点是，由于四个同源染色体形成的多价体百分比很高，结果极大地破坏了减数分裂的正常进程。这样的同源多倍体一般高度不育。经减数而形成的具有二倍染色体数的卵细胞，可以提供形成二倍体个体的基础，这些二倍体将具有较好的可育性，并在没有人工选择的情况下通过若干世代四倍体就被排除掉。这种情况下通过回复方式恢复到原来二倍体水平的个体，当然既不能认为是单倍体，也不能当成假单倍体或部分单倍体。但是，它们同原来的二倍体类型也可能有或多或少的区别。这迫使我们将其看成是二倍体的特殊类型——从多倍体水平恢复的二倍体。联系到这些情况，为了强调它们的来源和特点，可称这些二倍体为回复的二倍体。

在经过长期对可育性的选择和克服了不育性障碍而保持了有性繁殖方式的同源多倍体中，观察到另外的情景。如专门的研究证明，已经到第十代的四倍体玉米，四价染色体数强烈减少和二价染色体数相应地增加 (Gilles, Randolph, 1951)。这是由于选择的结果，四倍体产生二倍化的功能 (Stebbins, 1956; Дубинин, Щербаков, 1965)，显然，这是靠了通过不同方向基因突变积累的同源染色体的分化造成的。因此，这些功能上属于二倍体的同源四倍体(自然界大多数多倍体都是属于二倍体这一类)，将从被减数了的和未受精的卵细胞中形成具有二倍染色体数的后代，实质上又不同于新多倍体。由于减数分裂的同源染色体的丧失，这些“二倍体”将发生损害即形成大量单价染色体，虽说能够观察到剩余的同源染色体的部分配对。换言之，这些“二倍体”将产生有功能的单倍体配子。而它本身也应该属于单倍体。

从同源四倍体产生的单倍体和回复二倍体实际上常常难以准确区分。这种状况被解释为不仅由于这个问题研究得不够，而且

也因为客观上存在的现象所致：多倍体的逐渐二倍化过程；由于新的多倍体形成回复二倍体；以及多倍体二倍化，将引起一系列具有不同程度同源性染色体的过渡类型的单倍体的形成。根据多倍体二倍化的程度，这些过渡类型按其自身的特点，全都将愈来愈接近真正的单倍体。

所以在确定“单倍体”的概念时，不仅应当考虑染色体的数量，而且还应考虑它们性质上的特性。因此，把单倍体看成是：从未受精的、染色体被减数的卵细胞，或者由二倍体的其他胚囊细胞或从功能上是二倍体的多倍体所产生的个体。单倍体应该是染色体数减少了的个体，它可以由于体细胞的减数或卵核被精核代替时任何一组染色体的消除结果而产生，在细胞和组织的培养中获得的单倍体也是如此。

二、分类和术语

在发现单倍体现象后的最初十年中已经明确，不同种的植物的单倍体在形态特征上有极大的差别，但具有某些共同的细胞遗传学特点，所以它们能从某种程度上统一在为数不多的相同类型中。也正是因为用细胞遗传学特点作为单倍体分类的基础，凯塔亚马(1935b)第一个提出这种分类，在他的分类中，所有单倍体根据原始个体的倍数性水平分为两个基本类型：

一倍体——从有二倍染色体数的个体产生的单倍体；

多倍单倍体——从多倍体个体产生的单倍体。

这些类型中的每一类，凯塔亚马又分为整倍单倍体和非整倍单倍体。而在多倍单倍体中，他划分出产生于同源四倍体的假单倍体，而实际上它是回复二倍体。

依万诺夫(1937)以凯塔亚马分类法为基础，将多倍单倍体组分为异源多倍单倍体和假单倍体(来自同源多倍体的单倍体)。同时他根据单倍体在减数分裂时的染色体行为特征，试图进一步详细分类，主要注意染色体的联会特性，这可根据单价体、双价体