

水稻染色体组多倍化及其潜在价值研究

黄群策 李新奇 王书玉 著



郑州大学出版社



水稻染色体组多倍化及 其潜在价值研究

黄群策 李新奇 王书玉 著

郑州大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

水稻染色体组多倍化及其潜在价值研究/黄群策,李新奇,王书玉著. —郑州:
郑州大学出版社,2016.6

ISBN 978-7-5645-3029-7

I. ①水… II. ①黄…②李…③王… III. ①水稻-染色体-多倍体-研究
IV. ①S511.03

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2016)第 095563 号

郑州大学出版社出版发行

郑州市大学路 40 号

出版人:张功员

全国新华书店经销

新乡市凤泉印务有限公司印制

开本:787 mm×1 092 mm 1/16

印张:12.5

字数:299 千字

版次:2016 年 6 月第 1 版

邮政编码:450052

发行电话:0371-66966070

印次:2016 年 6 月第 1 次印刷

书号:ISBN 978-7-5645-3029-7

定价:28.00 元

本书如有印装质量问题,请向本社调换



作者简介



黄群策,1958年5月出生,教授,博士生导师。在诱导同源四倍体水稻和创造同源三倍体水稻新种质的研究中做了一些有重要学术价值的技术性探索;提出了在染色体组多倍化水平打破物种间生殖隔离,完成异源物种间的遗传交流,创造植物新种质的技术体系;提出了在多倍体水平寻找水稻无融合生殖种质和利用离子束生物技术创造多倍体水稻新种质的技术思路;在利用同源四倍体原始籼粳亚种间杂种优势方面做了一些有益的探索性研究;明确提出了多倍体水稻研究的技术思路。获省级科技进步二等奖2项和省级教学成果二等奖1项,发表学术论文288篇,出版学术专著4部。



李新奇,1963年4月出生,湖南长沙人,研究员,博士,国家杂交水稻工程技术研究中心繁殖制种研究室主任,杂交水稻国家重点实验室繁殖制种学科带头人。参加国家863计划高产杂交水稻技术和两系法杂交稻中试开发重大项目研究。1997年至2000年,获美国洛克菲勒博士后奖学金在康奈尔大学学习。2001年后承担超级杂交稻基础理论研究、水稻雄性不育利用技术研究和杂交水稻转基因研究项目等课题。曾担任联合国粮农组织顾问、郑州大学离子束生物工程实验室特聘教授、国际水稻研究所高级访问学者、中国植物学会种子科学与技术专业委员会委员等。



王书玉,1964年6月出生,河南原阳人,研究员,河南省粳稻工程技术研究中心主任,河南省水稻产业技术体系遗传育种岗位专家,河南省农作物品种审定委员会秋粮专业委员会委员,河南省学术和技术带头人,新乡市科学技术重大贡献奖获得者。长期从事水稻育种工作,先后主持育成国审水稻品种5个,省审水稻品种6个。获省级科技进步二等奖4项,三等奖3项,发表学术论文39篇。

为早日实现茅的期超级杂交稻
亩产1500公斤做贡献

—— 袁隆平 袁克敏

袁隆平 2011.5.17.





在禾本科植物中稻属植物是非常重要的种群,其中包含 2 个栽培物种和 21 个野生物种,它们广泛分布于热带地区和亚热带地区。起源于南亚地区和东南亚地区的亚洲栽培稻 (*O. sativa* L.) 为全球近一半的人口提供了粮食,而起源于西非地区的非洲栽培稻 (*O. glaberrima* Steud.) 也对非洲的社会文明起到了积极的推动作用。

在中国,经过 20 世纪 50 年代水稻矮化育种和 70 年代杂交水稻育种的两次重大的技术性突破,水稻的产量潜力和潜在利用价值已经得到了充分的挖掘,由此使水稻遗传改良的技术水平得到不断的提高。“矮化育种”是以降低茎秆高度和改善植株形态,以便提高收获指数为主要育种目标的水稻遗传改良工作。“半矮秆穗粒兼顾育种”包含两个方面的内容,即“杂交稻育种”(其目的是利用杂种 F_1 代的杂种优势效应)和“理想株型育种”(其目的是利用杂种后代中优势基因重组后所表现的增产潜力)。

根据水稻遗传改良技术的发展趋势,袁隆平先生于 1987 年明确提出了“杂交水稻育种的战略设想”,即从杂交水稻的育种方法上来看,将由三系法到两系法,再到一系法,由此将使利用水稻杂种优势的程序不断地得到简化;从利用水稻杂种优势的效应来看,将由利用品种间杂种优势效应到利用亚种间杂种优势效应,再到利用物种间杂种优势效应,由此将不断地挖掘水稻的产量潜力。我国水稻超高产育种不但在基础理论研究中取得了重大突破,而且在育种实践中已经创造出令人兴奋的成果,由此使得国际同行专家感到震惊和钦佩。

从水稻育种的发展进程来看,水稻育种方法的创新主要围绕着三个方面展开研究,即如何更有效地创造出丰富多彩的遗传性变异群体和怎样更准确地筛选出具有实用价值的优良基因型以及更有效地利用其潜在的增产优势。尽管我国超级稻育种,特别是超级杂交水稻育种已经取得了令人瞩目的重大研究成果并在生产上取得了明显的经济效益和社会效益,但是,稻属植物的潜在价值和产量潜力仍然有待于我们进一步挖掘,稻作科学的技术体系尚需要我们进一步补充和完善。从水稻育种的研究现状来看,在稻属植物内还存在着很大的产量潜力有待于进一步挖掘,也存在着一系列技术难题需要破解,通过不断地采用

现代生物技术有可能在更高层次上进一步探索利用稻属植物优势效应的新途径。从国内外水稻遗传改良的研究进程来看,目前仍然存在着值得注意的三大局限性,即思想观念、研究范围和技术路线的局限性。

研究者在 20 世纪初就已经证实,生物界存在着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,这两种优势现象对生物体的生存、进化和新物种形成具有重要的生物学意义。我们认为,通过染色体组多倍化之后对多倍体水稻的特征特性进行更深入地研究则有可能为解决稻属植物遗传改良中的一些技术性难题寻找新的突破口,由此将进一步完善稻属植物的科学研究体系。

现有的研究资料已经证实,在稻属植物的 23 个物种中包括 8 个异源四倍体物种,即 3 个物种具有 CCDD 染色体组(高秆野生稻、大护颖野生稻和宽叶野生稻)、3 个物种具有 BBCC 染色体组(非洲野生稻、马蓝普通野生稻和小粒野生稻)、1 个物种具有 HHJJ 染色体组(马来野生稻)和 1 个物种具有 HHKK 染色体组(短粒野生稻)。除此之外,在 2 个包含 CC 染色体组的物种(药用野生稻和紧穗野生稻)的生态类群中分别都包含有二倍体类型和同源四倍体类型。在稻属内的其余物种均为二倍体物种,其染色体组分别为 AA、AgAg、AlAl 或 AmAm。

根据目前的研究结果,我们提出稻属植物遗传改良的技术设想,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水稻新材料。在染色体组多倍化水平进一步挖掘稻属植物杂种优势效应及其产量潜力的技术策略主要包括如下 4 个方面的探索性研究层次,即研究同源多倍体水稻品系的产量优势效应及其规律、研究原始亚种间同源四倍体水稻的杂种优势效应及其规律、研究同源异源多倍体水稻的杂种优势效应及其规律和研究异源多倍体水稻的杂种优势效应及其规律。

在本书即将出版之际,我们要感谢袁隆平先生对我们的教育、培养、支持和鞭策。在近年来,我们借助于离子束生物技术对同源多倍体水稻进行遗传改良的研究中,霍裕平院士给予了大力支持,我们深表衷心的感谢。感谢一大批从事多倍体水稻研究工作的研究生(代西梅、梁秋霞、赵帅鹏、杨鹏鸣、黄雅琴、陈雪能、张书良、李林玉、阮华强和周莎莎等)在实验和文献资料整理过程中所付出的辛勤劳动。除此之外,还要非常感谢河南省水稻重大专项在项目经费上给予的大力资助。值得特别指出的是,由于我们的学术水平有限,书中难免存在不足之处,敬请广大读者批评指正。

作者

2016 年 3 月



■ 第1章 稻属植物的种群特点及其潜在价值	1
1.1 禾本科植物的物种类群及生物学特点	1
1.2 稻属植物的种群特点及其潜在价值	9
1.3 水稻在全球的分布特点和生产现状	20
■ 第2章 普通栽培稻遗传改良的现状	23
2.1 普通栽培稻遗传改良的两次重大突破	23
2.2 我国超级杂交稻育种的发展趋势	32
2.3 普通栽培稻遗传改良所面临的问题和局限性	45
■ 第3章 植物染色体组多倍化的研究概况	49
3.1 生物物种在进化中的染色体组多倍化现象	49
3.2 自然界的多倍体植物及其产生机制	58
3.3 植物的生殖发育特性与染色体组的多倍化效应	65
3.4 植物多倍体的特征特性	65
3.5 人工诱导的多倍体植物及其实用价值	74
3.6 人工诱导多倍体植物的研究动态	81
3.7 植物多倍体的遗传学基础研究	96
■ 第4章 同源多倍体水稻的研究现状	123
4.1 同源多倍体水稻的技术思路	123
4.2 同源多倍体水稻的诱导技术	135
4.3 同源多倍体水稻的生物学特点	138
4.4 同源多倍体水稻的生殖发育特点	141

4.5	同源多倍体水稻的潜在价值	143
■ 第5章	异源多倍体水稻的研究现状	145
5.1	关于异源多倍体水稻的研究概况	145
5.2	关于栽培稻物种间杂种或亚种间杂种在遗传上的亲和性研究	147
5.3	关于普通栽培稻与远缘物种间杂交的探索性研究	151
■ 第6章	多倍体水稻研究中的问题与展望	166
6.1	稻属植物产量潜力的理论研究现状	166
6.2	关于水稻实际产量潜力的高产试验	167
6.3	水稻遗传改良在技术上的局限性	170
6.4	稻属植物遗传改良的前景	173
■ 参考文献	186



稻属植物的种群特点 及其潜在价值

1.1 禾本科植物的物种类群及生物学特点

禾本科植物是被子植物中具有庞大物种数目和物种多样性的大科之一。目前被研究和被定名的属多达 500 个,其中包括 8 000 多个物种。研究者通常将禾本科植物划分为 5 个亚科,60 多个族。从植物进化的亲缘关系来看,禾本科(*Gramineae*)植物与只有单个属的拟苇科(*Joinvilleaceae*)的亲缘关系最近。学者们推测,在物种进化的过程中,禾本科植物从类似的拟苇科植物演化而来的可能性比较大。禾本科植物的化石出现最早的地质时期是在白垩纪晚期。白垩纪晚期地层中禾本科植物化石尽管数量稀少,但从叶碎片和花序化石的形态分析结果推测,它们可能为芦苇属(*Phragmites*)和芦竹属(*Arundo*)植物。在第三纪地层中禾本科植物的小穗、花序、茎、叶、花粉、种子等化石已经大量存在,它们与现代禾本科植物的针茅属(*Stipa*)、草属(*Phalaris*)、剪股颖属(*Agrostis*)、芦苇属和芦竹属植物的相应部分很相似。禾本科植物起源于热带森林中或林缘的开放生境区域。当时,白垩纪正值地质巨变期,强烈的造山运动加上大陆漂移,大西洋和印度洋的相继出现,使地球上陆地气候发生了很大变化。最显著的变化是生态条件的旱化,由此导致了热带、亚热带平原和低地山区原来占优势的中生代裸子植物和蕨类植物的大量灭绝,取而代之的是被子植物,其中包括禾本科植物。

从现代考古学和生态学的研究结果来看,禾本科内的祖先植物在适应全球环境不断变化的过程中继续发生迁移性变异、适应性变异和进化性变异,在以东部非洲为中心的热带地区——马达加斯加地区首先分化出了两大类具有 C_4 植物光合功能和光合特性的喜暖性禾本科植物,即画眉草亚科(*Eragrostidoideae*)和黍亚科(*Panicoideae*)植物。从现今的物种分布区域来看,在该区域内这两个亚科的植物种类最丰富。随后,画眉草亚科和黍亚科植物沿着相似的进化方向继续演化和发展。研究者一直强调,在进化过程中画眉草亚科内植物物种的分化早于黍亚科内植物物种的分化。

根据植物考古学的研究结果,在禾本科植物内亚科及其族甚至亚族的演化是发生在白垩纪(1.45 亿年前~6 500 万年前)末期和第三纪(6 500 万年前~180 万年前)前期这段时间,其物种形成和物种分化主要发生在大陆板块出现分离漂移之前和发生明显漂移的过程中。在大陆板块的漂移完成之后,在禾本科植物内发生了属以下物种的进一步演化。由于特殊的地理条件的限制,宽阔的海洋阻止了禾本科植物在进化过程中发生跨海洋扩散和迁移,因而在当今世界各大陆都分布着各亚科及族的禾本科植物,但 73% 的属

只局限于分布在某一大陆的有限区域内。

从植物物种的进化历程和演化方向来看,禾本科植物的进化特点是向着适应旱生快发的生育方向不断地演化,同时这种进化特点也适应了众多的大型草食哺乳动物对它的采食。从植物学的形态特点来看,在干旱来临时叶泡状细胞可以使禾本科植物叶内卷,由此减少水分的散失。由花瓣发育来的浆片可以使小花在适宜的湿度条件下张开,而在干旱时又可以关闭。在禾本科植物中具有风媒花特性生态型的出现主要是适应干旱地区的生态条件,以便可以借助于风力传播其花粉。禾本科植物具有基部分蘖、节间位于基部、叶基部居间分生组织发达等特点,这些特点使其在茎叶被采食后可以迅速再生,而丛生状态、根状茎、匍匐型株丛类型的分化足以对践踏表现出很强的适应性。

根据物种起源的中心理论和物种的考察结果,数量庞大的禾本科植物从其发源地开始按照辐射方式沿着各个方向不断地进化或演化,由此形成了当今世界上各个亚科、族、属和物种的分布状态。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。对大多数禾本科植物而言,其居间分生组织的分化使茎叶向上伸长、根茎沿水平方向伸长,叶分化为叶片和叶鞘对居间分生组织起着保护作用,营养繁殖能力的增强等;小穗中小花数量的减少,花瓣的退化,浆片从3枚减少到2枚,雄蕊从6枚减少到3枚,柱头从3枚减少到2枚,以及某些植物结实率低等都是进化中形态特化的结果。

根据生态学和植物分类学的研究结果,在地球上禾本科植物分布范围极广。从热带地区到寒带地区乃至极地区域,从酸性土壤到碱性土壤乃至盐渍地土壤,从高山之巅到平原乃至沼泽地,从荒漠到森林乃至沿海滩涂,到处都有禾本科植物的分布,它们在所有植被类型中出现,适应于除海洋之外的各种生态环境。尽管禾本科植物广泛分布于全球不同的生态环境中,但其物种的分布区域仍然表现出一定的规律性。

禾本科植物在地球上各大陆各纬度带上都有分布。然而,通过长期的进化和对不同环境条件的适应,使分类学上的亚科和主要族的植物种类集中分布的程度具有很强的地带性,即纬度地带性和垂直地带性,而分类学上属以下分类单位的植物种类的分布具有很强的地域性。在禾本科植物中2/3的植物属只局限于某一大陆区域内。从形态的特异性来看,禾本科植物的颖果借助于其特殊的附属物(尖硬的基盘,内外稃上的芒、刺等),很容易附着于人体或动物身上,由此可以从一个地方传播到另一个地方(这种传播有时是跨大陆的传播),加之人类生产活动中人们有意识的引种和传播,使很多物种跨越了原来自然分布范围而长距离移居于其他地域,进而形成了现在遍布全球的种类繁多的栽培作物、栽培牧草、草坪观赏草、观赏植物和杂草。在人为因素的干扰下促使禾本科植物不断分化和演变,以至于其分布区域更加复杂化,有相当一部分物种很难找到其原始发源地。

根据现代植物学家的研究结果,被子植物分为两个纲,即双子叶植物纲(Dicotyledoneae)和单子叶植物纲(Monocotyledoneae)。禾本科植物在分类学上属于单子叶植物纲,鸭跖草亚纲(Commelinidae),莎草目(Cyperales),其中包括500多个属8000多个物种,这些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个物种。根据禾本科植物的细胞类型、植株结构类型和系统分化的特点,学者们通常将其划分为5个亚科,即竹亚科(Bambusoideae)、稻亚科

(Oryzoideae)、黍亚科 (Panicoideae)、虎尾草亚科 (Chloridoideae) 和早熟禾亚科 (Pooideae)。

根据前人的研究结果,研究者已经在被子植物的 29 目 35 科 406 个物种中发现了无融合生殖现象,其中在禾本科植物中有 42 属 166 个物种具有无孢子生殖或二倍体孢子生殖特性(表 1-1)。在这 166 个物种中,有 32 个属的 102 个物种具有无孢子生殖特性,有 7 个属的 22 个物种具有二倍体孢子生殖特性,另有 3 个属 42 个物种或表现无孢子生殖特性或表现二倍体孢子生殖特性。除此之外,披碱草属的 1 个物种 (*Elymus rccisetus*) 在表现二倍体孢子生殖特性的同时有明显的多胚现象。

在禾本科植物中具有无融合生殖特性的 166 个物种表现出如下 3 个特点值得注意。其一是大部分物种是多倍体物种。除了茅香属中的 2 个物种,即澳大利亚茅香 (*Hierochloe australis*) 和茅香 (*Hierochloe odorata*) 是二倍体物种之外,其余 164 个物种都是同源多倍体或异源多倍体。其二是所有多倍体物种都表现出配子体无融合生殖特性,其中包括二倍体孢子生殖和无孢子生殖,尚未发现不定胚生殖或孢子体无融合生殖现象。其三是生殖特性因物种不同而异。在黍亚科中大多数物种表现为无孢子生殖,形成 4 核胚囊,在胚珠中常有多胚囊现象,在种子形成时借助于假受精作用形成初生胚乳核和胚乳。在早熟禾亚科中,大部分物种表现为多倍体孢子生殖,形成 8 核胚囊,借助于假受粉作用形成胚乳。少数物种通过自发方式形成胚乳。在画眉草亚科中物种都表现为无孢子生殖特性,形成 4 核胚囊,在胚珠中存在着多胚囊现象,借助于假受精作用形成胚乳。在芦竹亚科中物种均表现无孢子生殖特性,形成 3~8 核胚囊,大多数为 6 核胚囊,在胚珠中存在着多胚囊,通过自发方式形成胚乳。

表 1-1 在禾本科中具有无融合生殖特性的属

属名	Genera	物种数目	无融合生殖种类	属名	Genera	物种数目	无融合生殖种类
白羊草属	<i>Bothriochloa</i>	7	AS	甘蔗属	<i>Saccharum</i>	1	DS
臂形草属	<i>Brachiaria</i>	12	AS	裂稃草属	<i>Schizachyriu</i>	1	AS
拂子茅属	<i>Calamagrostis</i>	9	DS	狗尾草属	<i>Setaria</i>	3	AS
细柄草属	<i>Capillipendium</i>	3	AS	高粱属	<i>Sorghum</i>	1	AS, DS
蒺藜草属	<i>Cenchrus</i>	3	AS	菅草属	<i>Themeda</i>	6	AS
虎尾草属	<i>Chloris</i>	4	AS	毛稃草属	<i>Tricholaena</i>	1	AS
蒲草属	<i>Cortaderia</i>	2	AS	摩擦禾属	<i>Tripsacum</i>	7	DS
双花草属	<i>Dichanthium</i>	4	AS	尾稃草属	<i>Urochloa</i>	4	AS
稗属	<i>Echinochloa</i>	1	AS	糖密草属	<i>Melinis</i>	1	AS
披碱草属	<i>Elymus</i>	1	DS	孔颖草属	<i>Bothriochloa</i>	1	AS
画眉草属	<i>Eragrostis</i>	1	DS	早熟禾属	<i>Poa</i>	19	AS, DS

续表 1-1

属名	Genera	物种数目	无融合生殖种类	属名	Genera	物种数目	无融合生殖种类
旱茅属	<i>Eremopogon</i>	1	AS	马唐属	<i>Digitaria</i>	1	AS
野黍属	<i>Eriochloa</i>	1	AS	垂草属	<i>Bouteloua</i>	1	AS
真穗草属	<i>Eustachys</i>	1	AS	冰草属	<i>Agropyron</i>	1	AS
黄茅属	<i>Heteropogon</i>	1	AS		<i>Leersia</i>	15	AS
茅香属	<i>Hierochloe</i>	2	AS		<i>Tribolium</i>	2	DS
苞茅属	<i>Hyparrhenia</i>	1	AS		<i>Anthephora</i>	1	AS
干沼草属	<i>Nardus</i>	1	DS	李氏禾属	<i>Fingerthuthia</i>	1	AS
黍属	<i>Panicum</i>	4	AS		<i>Harpochloa</i>	1	AS
雀稗属	<i>Paspalum</i>	22	AS, DS		<i>Lamprothyrus</i>	1	AS
狼尾	<i>Pennisetum</i>	15	AS		<i>Rendlia</i>	1	AS

目前各国已将选育具有无融合生殖特性的农作物品种作为又一次绿色革命的突破口而受到高度重视,正加紧在高粱、玉米、小麦、珍珠粟和水稻等农作物中开展无融合生殖研究。当前的首要任务就是要在这些作物中创造出具有实用价值的种质资源,这是一项意义重大而值得探索的科研难题。与有性生殖相比,无融合生殖具有如下4大特性。其一是在遗传组成上基因型的杂合性和多倍性。其二是在表现型上的可变性,专性无融合生殖的表现型一致,而兼性无融合生殖的表现型或倾向母本或性状发生分离。其三是杂交的单向性或选择性,专性无融合生殖植物不能接受外来花粉受精,而在杂交时只能用作杂交父本传递其遗传物质;在兼性无融合生殖植株的花序中某些花能进行无融合生殖而不接受外来花粉,另外一些花可以通过有性杂交产生种子。其四是在育种上杂交后代的分离表现出不规则性,因而对其进行选育的难度比较大,偶然性比较明显。根据无融合生殖的这些特性,在农作物中创造无融合生殖种质则不是轻而易举的事,其难度相当大。

关于农作物无融合生殖育种,研究者目前主要从如下3个方面开展工作。其一是在多倍体水平寻找和创造无融合生殖种质。植物多倍性是高等植物细胞内染色体进化的一种显著特征。当植物由二倍体被诱导为同源多倍体之后,在生殖特性上的最显著变化就是其结实率下降,这是其有性生殖能力变弱的重要标志,这为某些潜在的无融合生殖基因的表达创造了有利的内部环境。因为当植物的有性生殖能力很强时,其无融合生殖基因的表达可能会受到严格的限制,而当其有性生殖能力变弱时则其无融合生殖基因的表达可能会更容易。我国自从1979年开始在二倍体水稻中寻找无融合生殖种质,但目前的研究进展并不令人乐观。对鸭茅状摩擦禾(*Tripsarum dactyloides*)的研究结果表明,其二倍体物种进行有性生殖,伴随着有规律的减数分裂,而其四倍体物种则进行二倍体孢子生殖和假配生殖,表现出兼性无融合生殖特性。在大黍(*Panicum maximum*)中,不存在无融合生殖二倍体,在四倍性水平的植物表现为兼性无融合生殖;在比四倍性高的倍性水平上只有无融合生殖体。由此可见,植物染色体倍性水平的改变伴随着其生殖方式的改变,即植

物在二倍性水平进行有性生殖的能力比较强,而在多倍性水平则其有性生殖能力会明显变弱,进而有可能会表现出无融合生殖特性。根据我们近年来对同源三倍体和同源四倍体水稻所作的胚胎学研究结果,与相应的二倍体水稻相比,它们的生殖特性发生了明显的变化,有性生殖能力明显降低,受精前的胚囊结构畸形,卵细胞、助细胞、中央细胞和反足细胞的位置不规则,中央细胞内的极核有可能自发分裂为3~4个;反足细胞通过分裂后有可能形成拟胚状结构;花粉管在花柱中的伸入速度明显变慢;双受精频率下降而单受精频率增加,在其自然群体中很容易发现胚自发和助细胞无配子生殖现象。我们认为,正常二倍体水稻的有性生殖能力很强,这是经过长期自然选择和人工选择的结果,要在二倍体水稻中寻找出具有实用价值的无融合生殖种质则难度比较大,成功的可能性比较小。同源多倍体水稻则由于染色体组的倍增而导致一系列形态变异、生理生化代谢上的变异和生殖方式上的变异等,其中在生殖方式上的变异特征就是其有性生殖能力变弱和自交结实率明显下降,这种有利的内部环境有助于促进某些潜在无融合生殖基因的表达。因此,在二倍体植物中可能很难筛选到具有育种价值的无融合生殖种质,而在多倍体中可能会更容易寻找到具有实用价值的无融合生殖基因。

其二是通过杂交法选育无融合生殖种质。在自然界,在多倍体水平的物种间杂种和进行过异花串粉的复合物种中容易寻找到无融合生殖种质。因而,通过有性杂交方式利用栽培稻与野生种进行远缘杂交,由此创造出各种各样遗传基础比较复杂的分离群体,在这样的群体中进行选育则有可能寻找到无融合生殖种质。在稻属中包括23个物种,其中有2个栽培物种和21个野生物种,通过不同物种间相互杂交后,在其后代群体中进行无融合生殖基因的筛选,可能是今后水稻无融合生殖育种的一个重要方面。另外,李氏禾属(*Leersia*)与稻属的亲缘关系比较近。现在已经在李氏禾属的15个多倍体物种中发现了无融合生殖种质。通过稻属与李氏禾属不同物种间相互杂交也有可能从其后代中筛选到无融合生殖材料。

其三是通过生物技术转移无融合生殖基因。目前我国植物分子育种技术不断完善,通过适当方法将供体总DNA导入受体的技术已达到实用水平。通过穗茎注射法将大黍总DNA导入香2B、明恢63和桂99等水稻品系中之后,在D₁代群体中就获得了生殖性状发生明显突变的单株。

在禾本科植物的无融合生殖研究中亟待研究的问题主要包括如下3个方面。其一是关于无融合生殖特性发育的分子机制研究。已知绝大多数禾本科植物的无融合生殖物种中小孢子母细胞以减数分裂方式产生单倍体雄配子,而大孢子母细胞则以有丝分裂或重组核方式产生多倍体孢子,进而发育成未减数的雌配子。值得特别注意的是,同一植物的大小孢子母细胞具存同样的基因型,为什么它们具有各自不同的分裂行为和发育方式?其机制是什么?除此之外,在无融合生殖植物的同一珠心内可以同时存在有性生殖的大孢子母细胞、二倍体孢子生殖的大孢子母细胞(或无孢子生殖的起始细胞)和普通的珠心细胞。怎样理解在同一基因型的组织中不同细胞之间有明显的分化?采用什么技术才能研究在珠心组织中少数几个细胞的本质差异呢?为了回答这些基础性问题,必须要研究在大小孢子发育过程中转录基因的数量和丰度,各种细胞器的行为特征等问题;利用细胞化学和免疫化学技术来探测那些与发育信号传递有关的重要物质的积累和分布,由此有

可能揭示不同生殖方式与位置感应(或特异蛋白质表达模式)的相关性。

其二是关于胚和肝乳的形成机制及其相互关系的研究。已知具有无融合生殖特性的禾本科植物,其胚和胚乳可以通过自发形成和诱发形成这两种方式产生。关于胚和胚乳的自发形成对幼胚的进一步发育是否有明显影响目前尚不清楚。从禾本科植物的有性生殖方式来看,胚与胚乳的染色体组倍性比例对胚胎发育有很大影响。对于正常的二倍体而言,胚与胚乳的合适比例为2:3,这一比例对于幼胚的正常发育非常重要。一旦打破这种比例关系将会导致幼胚败育或发育不良。对于无融合生殖植物而言,根据胚乳自发形成或受精形成的不同方式,参与启动受精作用的极核数目不同,胚与胚乳的染色体倍性比例可能是2:2、2:3、2:4和2:5等不同形式。什么样的比例形式对于无融合生殖植物比较适合是值得进一步研究的重要问题。

其三是关于无融合生殖基因的定位、分离和克隆方面的探索性研究。近年来对无融合生殖植物的遗传学分析结果已经初步确定,禾本科植物的无融合生殖遵循着简单的遗传模式,这为无融合生殖基因的定位、分离和克隆奠定了基础。利用基因定位克隆技术分离狼尾草、摩擦禾和臂形草的无融合生殖基因的研究工作正在开展,利用转座子示踪技术在山柳菊和拟南芥植物中克隆无融合生殖基因的研究已经有了新的苗头;利用双向电泳和蛋白质印迹分析技术来寻找无融合生殖胚囊以及在胚胎中特异性表达蛋白的研究也获得了预期的结果。可以预言,分子生物学地深入研究将会开创禾本科植物无融合生殖研究和育种的新局面。

由于禾本科植物的生存环境多种多样和物种类型千变万化,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。在20世纪初研究者们最初的设想是在自交不亲和体系的影响下禾本科内的二倍体物种每年均通过异花授粉方式接受异源基因型花粉,进而产生遗传上处于杂合状态的种子是禾本科植物中的普遍现象。然而,在实际中存在着为数众多的背离上述假设的繁殖形式。研究者经过大量的研究之后认识到,这种背离现象主要体现在两个方面,即其一是它们反映了现今禾本科植物多样性的部分内容,其二是这种变化的机制包括了其自身的进化特点和演化方式。对于在禾本科植物内所存在的繁殖方式多样性现象,如果我们对无融合生殖现象进行更深入地研究并考虑禾本科植物的进化历程,那么,我们就会了解禾本科植物在进化过程中所形成的繁殖方式。

禾本科植物的染色体数目也表现出一定的特异性。根据前人的研究结果,关于染色体数目的特异性在禾本科植物中可以发现两种趋向。其一是从竹类($x=12$)和芦竹类($x=12$),可能到更现代的禾本科植物早熟禾类($x=7$)、虎尾草类($x=9$)和黍类($x=9$),其染色体基数出现由多到少的变化,这种趋向在这些更现代化的生态类群中的某些属内已经发展到极端状态。在早熟禾亚科中,*Airopsis*的染色体基数为 $x=4$,*Zingera*属的染色体基数为 $x=2$,而在黍亚科中*Iseiloma*的染色体基数为 $x=3$ 。有些学者认为,禾本科植物在进化过程中染色体基数的这种逐渐减少现象可以被认为是一种生态适应性的特殊表现,这种特殊表现与遗传上多余DNA片段的不断脱落现象同时发生,两者表现出一定的相关性。

其二是由第一种趋向会产生第二种趋向,即染色体组多倍化现象。简而言之,如果两个生态型或遗传型的二倍体物种相互杂交,其杂种第一代通过染色体组多倍化之后就会使其后代的染色体数目增加1倍,由此产生的育性比较正常的异源四倍体后代应该具有两个亲本的遗传特点和生态适应性。大量的研究表明,在禾本科植物物种中约有70%的物种是多倍体,这或许在某种程度上解释了禾本科植物在世界各地不同生态环境下可以成功生存和繁衍的原因。

基于目前所掌握的研究资料,需要进一步考虑的问题是,在禾本科植物物种的进化过程中其染色体或染色体组的进化问题。尽管在染色体内的核苷酸序列不具备可以探测到的密码功能,但这些物质可以进行多次复制。在进化过程中这种批量的核苷酸片断似乎在染色体内被复制和保留,这一过程称作扩增。在此过程中有可能发生染色体缺失。对小麦的扩增现象已经进行过极为详细的研究,但其生物学意义仍然不清楚。

关于在禾本科植物中所存在的有性生殖方式和无性生殖方式的问题,有些研究者很早就予以了关注。在长期的生存和发展过程中禾本科植物必须要通过有性生殖方式或结实方式来保持其种性的连续性吗?许多研究者在起初都假设禾本科植物在其生活周期中有规律地发生世代交替现象,以便完成以种子产生方式保持其遗传稳定性的使命。研究者发现,有两个生长在半荒漠干旱条件下的物种(*Panicum turgidum* 和 *Stipagrostis pungens*),它们具有通过有性生殖方式产生种子的潜力,但是在自然条件下它们通常是以营养繁殖方式保持其种族的连续性。人们通常认为,竹子主要通过营养繁殖方式扩大群体,极少产生种子。在竹亚科中的植物,其生殖方式因物种类型而异,有些竹子的生活周期很短,可以经常开花结实,但有些竹子的生活周期很长,其营养生长期可以长达一个世纪或更久。对于这种营养生长期很长的竹子而言,一旦进入生殖生长期则大片的竹林都会一起大量开花结籽。随后,整个竹林的营养体会进入死亡状态。在早熟禾亚科植物中,生长在广大草原的牧草紫羊茅(*Festuca rubra*)和羊茅(*Festuca ovina*)可以通过有性生殖方式产生种子。然而,牧草紫羊茅在草地通过种子扩大群体达到一定范围之后许多植株将会大量死亡,而只有相对少量的植株会存活,并通过营养繁殖方式形成优势群体。生长在自然条件下的芦苇,尽管每年都会大量开花,但实际上在其植株上很难寻找到结实种子,它们似乎完全通过营养繁殖方式繁衍后代而有性生殖方式的生物学意义并不是很大。

在对无融合生殖植物的受精作用进行研究的过程中假受精现象曾引起了研究者的关注。所谓假受精就是指没有发生雌雄配子之间的融合而可以产生幼胚或种子的特殊生物学现象。显而易见,如果一个生物体无限制的通过无融合生殖方式繁殖,那么生物体就不可能通过减数分裂发生基因分离重组和雌雄配子融合,进而产生优势基因型后代。

研究者一直认为植物的有性繁殖方式并非唯一的生殖形式,植株还可以通过进一步的变异形成新的生殖方式。在禾本科中闭花受精现象比较常见。植物的闭花受精方式有利于近亲繁殖和发生无融合生殖,由此以另一种方式限制了异源基因型个体间的遗传交换。很显然,一种自交不亲和和体系有利于远系繁殖,而自交不亲和现象在禾本科植物中广泛存在。已知具有雌雄同株特性的禾本科植物有近50个属,其中包括薏苡属(*Coix*)、盐草属(*Distichlis*)、摩擦草属(*Tripsacum*)和蜀黍属(*Sorghum Moench*)。然而,在禾本科植物中的雌雄异株则如同在其他大多数植物科中一样,不如雌雄同株普遍,雌雄异株植物在野

牛草属(*Buchloe*)、*Cortaderia*、*Spinifex* 等属中可以找到。值得注意的是,在实际研究中很难将研究材料截然地划分雌雄同株植物或雌雄异株植物。例如,野牛草(*Buchloe dactyloides*)的种子可以同时产生雌雄同株和雌雄异株的个体,而且有研究者发现,在特殊条件下一种相当简单的遗传改良就可以导致玉米变为雌雄异株并将其特性保持下来。

从禾本科植物物种的数量来看,它是被子植物中的大科之一,目前被研究和被定名的属多达 500 个,其中包括 8 000 多个物种。研究者通常将禾本科植物划分为 5 个亚科,60 多个族。在种子植物中,禾本科植物是人类驯化时间最早、应用范围最广、研究最深入、最有经济价值和最具有开发潜力的一大类植物。它不仅包括为人类提供粮食的农作物(小麦、水稻、玉米和高粱等),还有为众多家畜提供高营养价值的栽培饲料和野生牧草以及具有特定医疗价值的野生药用植物。在当今世界上,人类已经种植的禾本科作物的农田占有率达到 70%,在人类食物中占 65%,在人们生活中所需要的蛋白质 50% 以上来自于禾本科植物。全球天然植被的 30% 由禾本科植物构成,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,利用现代生物技术对禾本科植物进行遗传改良,进而挖掘其潜在利用价值的研发工作正在不断地深入展开。

在禾本科植物的自然种群内,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种群特异性(表 1-2)。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($x=12$)。

表 1-2 在禾本科植物的一些族中多倍体物种所占的比重

植物类别	属数	二倍体物种数 (百分数)	多倍体物种数 (百分数)	物种总数
玉米族 (<i>Maydeae</i>)	7	12 (57.1%)	9 (42.9%)	21
高粱族 (<i>Andropogoneae</i>)	39	79 (46.7%)	90 (53.3%)	169
黍族 (<i>Paniceae</i>)	30	112 (38.4%)	180 (61.6%)	292
羊茅族 (<i>Festuceae</i>)	37	118 (36.6%)	204 (63.4%)	322
燕麦族 (<i>Aveneae</i>)	18	39 (37.5%)	65 (62.5%)	104