

ZHIWUJIE ZHONG DE BUQINHEXING

植物界中的不亲和性

安彩泰 马静芳 编著



 甘肃科学技术出版社

植物界中的不亲和性

安彩泰 马静芳 编著

图书在版编目(CIP)数据

植物界中的不亲和性 / 安彩泰, 马静芳 编著. —兰州:
甘肃科学技术出版社, 2007.4
ISBN 978-7-5424-1044-3

I. 植… II. 安… III. 植物学 - 研究 IV. Q94

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 052522 号

责任编辑: 左文绚 (0931-8773238)

封面设计: 晨曦 (0931-8773238)

出版发行: 甘肃科学技术出版社 (兰州市南滨河东路 520 号 0931-8773237)

印刷: 甘肃北辰印务有限公司 (兰州市城关区滩尖子 438 号)

开本: 787mm×1092mm 1/16

印张: 24

字数: 570

版次: 2007 年 8 月第 1 版 2007 年 8 月第 1 次印刷

印数: 1~500

书号: ISBN 978-7-5424-1044-3

定价: 58.00 元

前 言

在我国植物自交不亲和性利用于杂种优势育种研究尽管开始较晚,但已取得了较大成绩,在十字花科芸薹属蔬菜 and 油菜上尤为显著。然而,也应当承认,这个领域的细胞学、生理学和遗传学等基础理论的研究方面在国内几乎是个空白。编著本书的目的也就在于弥补这个缺憾,推动植物不亲和性的理论研究和实际应用研究。在编著本书时,作者力图全面总结当代国内外,也包括我们自己十多年研究的学术价值和应用成果,但由于资料的来源,最终仍有不少缺憾之处。

本书分总论和各论,共 24 章。总论部分 12 章中有 9 章基本上与植物不亲和性的遗传学主要问题有关(以至作者最初拟写成《植物不亲和性遗传学》一书),仅 3 章涉及细胞学、生理学和利用问题。各论部分 12 章描述了高等植物 29 个科中的近 80 个属 200 多个植物种的自交和异交不亲和性(遗传、生理和利用)并依据研究深入程度各有所侧重。这些植物中既有属被子植物的,也有属裸子植物的,包括草本也包括乔本植物。最后一章涉及一些细菌、真菌和蕨类植物避免自交亲和实现异交重组的资料。

总论和各论两大部分相辅相成。总论各章是大量个别植物研究结果之高度概括和理论上的升华,从各论中可读到植物不亲和性的不同表现特点和各具特色的分析方法事例,弥补总论部分的某些不足。

有纪念意义的是,本书是在 20 世纪末写成的。书中除特别注明外,一般所提××年代均属于 20 世纪。

作者特别要指出的是,工程院院士傅廷栋教授为本书写作提供了不少国外资料和鼓励,还有其他同仁也提供了一些资料;更要提及的是我校图书馆外文资料室李蓉女士曾为作者查阅资料提供了最大方便;本书得以出版,特别得到农学院领导和同仁的关怀和资助,仅在此一并致谢。

编著本书虽尽最大努力,其中缺点和不足在所难免,诚望读者不吝指正。

安彩泰 马静芳
2000 年元月 18 日

目 录

第一部分 总论

第一章 导论	3
第一节 生物世界多样性的形成	3
第二节 植物不亲和性的概念及研究史略	4
第三节 自交不亲和植物的分布	7
第四节 不亲和系统的分类	8
第五节 三个主要不亲和系统的细胞学和遗传学特点	9
第六节 植物自交不亲和性的研究对遗传学的贡献	15
第七节 植物不亲和性和人类生产生活	16
第二章 植物不亲和性的进化	19
第一节 自交不亲和性和自交亲和性的进化关系	19
第二节 单基因和多基因不亲和系统的进化关系	22
第三节 配子体和孢子体不亲和系统的进化关系	25
第四节 异型性不亲和性和同型性不亲和性的进化关系	27
第五节 植物界远亲繁殖系统的系统发生	28
第六节 S 等位基因系统的进化和解除	30
第三章 不亲和反应的细胞学和生理学	35
第一节 花粉的细微结构和生理	35
第二节 柱头细胞的结构和生理	40
第三节 花粉和柱头相互识别	42
第四节 亲和性反应中的物质转输和代谢活性	47
第五节 自花花粉和异源花粉共同授粉时的竞争性	51
第六节 性别表现程度的多型性和自交亲和性	53
第四章 不亲和性的分子遗传学	57
第一节 生物化学的研究成果	57
第二节 茄科等配子体自交不亲和的分子遗传学	60
第三节 十字花科孢子体自交不亲和的分子遗传学	69
第四节 主要结论和问题	73
第五章 S 基因多态性的群体遗传学	75

第一节	配子体不亲和群体的一般特征·····	75
第二节	群体中的随机交配和等位基因平衡·····	75
第三节	单基因座配子体不亲和群体中 S 等位基因数及其频率的分析·····	80
第四节	根据样本资料估计群体中的等位基因数·····	84
第五节	双基因座配子体不亲和群体中 S 等位基因数及其频率的分析·····	90
第六节	孢子体自交不亲和小群体中的交配有效性·····	92
第七节	孢子体自交不亲和群体中等位基因数及其频率估计问题·····	94
第六章	S 基因所在连锁群定位 ·····	96
第一节	引言·····	96
第二节	影响被测株自交和测交后代中标记性状比例的因素·····	96
第三节	S 基因与标记性状连锁分析的理论模型·····	97
第四节	利用标记性状进行 S 基因定位的例子·····	101
第五节	自交不亲和双基因连锁的双亲联合测验·····	105
第六节	若干植物种 S 基因所在连锁群定位·····	108
第七章	种间杂交不亲和性 ·····	112
第一节	单向不亲和性的普遍性·····	112
第二节	种间杂交不亲和性的两个特殊例子·····	116
第三节	种间杂交不亲和性与自交亲和性的进化问题·····	117
第四节	种间不亲和性的生理·····	118
第五节	种间单向不亲和性的遗传控制及协调机理学说·····	119
第八章	不亲和性的变异 ·····	122
第一节	S 基因座是个多单元复合体·····	122
第二节	不亲和性诱变的研究方法·····	123
第三节	人工诱变产生的自交亲和和变异类型·····	127
第四节	新 S 等位基因的产生·····	131
第五节	假自交亲和性·····	132
第九章	不亲和性遗传研究中的双列杂交分析法 ·····	135
第一节	概论·····	135
第二节	双列杂交分析中的细胞学方法·····	137
第三节	配子体不亲和系统的遗传分析·····	140
第四节	孢子体不亲和系统的遗传分析·····	143
第五节	离体双列杂交分析·····	149
第十章	不亲和性遗传研究的其他分析方法 ·····	152
第一节	用群体遗传学方法 I 分析不亲和性的遗传·····	152
第二节	群体遗传学方法 II: 利用遗传标记分析配子体不亲和基因型·····	156
第三节	多倍体配子体自交不亲和性基因型的分析方法·····	160
第四节	PCR 等分子生物学技术在分析 S 基因型中的应用·····	164
第十一章	自交不亲和性的利用 ·····	166

第一节	概况	166
第二节	对自交不亲和系作为杂种亲本的基本要求	167
第三节	自交不亲和系的选育途径	170
第四节	自交不亲和材料纯合度的鉴定	171
第五节	利用 SI 系生产杂交种的方法	172
第六节	制约杂种率的因素和杂种率数学模型及杂种中 S 等位基因有效性和稳定性分析	176
第七节	提高杂种率的实际措施	180
第十二章	自交不亲和性的克服和自交不亲和材料繁殖	182
第一节	用 NaCl 克服芸薹属植物的自交不亲和性	182
第二节	CO ₂ 克服自交不亲和性的效果	187
第三节	一些有机化合物克服自交不亲和性的效应	188
第四节	克服自交不亲和性的物理机械方法	189
第五节	异源亲和花粉诱导克服自交不亲和性	190
第六节	建立特殊的 SI 系繁殖系统	191

第二部分 各论

第十三章	异型不亲和植物	195
第一节	报春花科 (Primulaceae)	196
第二节	蓼科 (Polygonaceae)	197
第三节	亚麻科 (Linaceae)	200
第四节	白花丹科 (蓝雪科 Plumbaginaceae)	202
第五节	牛栓藤科 (Connaraceae)	203
第六节	千屈菜科 (Lythraceae)	203
第七节	酢浆草科 (Oxalidaceae)	205
第八节	石蒜科 (Amaryllidaceae; Narcisseae)	208
第十四章	茄科 (Solanaceae)	209
第一节	烟草属 (<i>Nicotiana</i> L.)	209
第二节	茄属 (<i>Solanum</i> L.)	212
第三节	番茄属 (<i>Lycopersicon</i> Mill.)	214
第四节	碧冬茄属 (矮牵牛属 <i>Petunia</i> Juss.)	216
第五节	酸浆属 (<i>Physalis</i> L.)	218
第十五章	罂粟科 (Papaveraceae) 花苈科 (Polemoniaceae)	219
第一节	虞美人 (<i>Papaver rhoeas</i>)	219
第二节	花菱草 (<i>Eschscholzia californica</i> Cham.)	223
第三节	小天蓝绣球 (<i>Phlox drummodii</i> Hoot.)	223

第四节	<i>Linanthus parviflorus</i>	226
第十六章	豆科 (Leguminosae)	229
第一节	杂三叶草 (杂种车轴草 <i>Trifolium hibridum</i> L.)	229
第二节	红三叶草 (<i>Trifolium Pratense</i> L.)	233
第三节	草莓三叶草 (<i>Trifolium fragiferum</i> L.)	236
第四节	紫花苜蓿 (<i>Medicago sativa</i> L.)	237
第五节	牛角花属 (百脉根属 <i>Lotus</i> L.)	239
第六节	黄芪属 (紫芸英属 <i>Astragalus</i> L.)	240
第十七章	单子叶植物	241
第一节	凤梨科 (Bromeliaceae)	241
第二节	百合科 (Liliaceae)	242
第三节	鸭跖草科 (Commelinaceae)	243
第四节	黑麦 (<i>Secale cereale</i> L.)	244
第五节	黑麦草 (<i>Lilium perenne</i> L.)	247
第六节	多花黑麦草 (<i>Lolium multiflorum</i> Lam.)	252
第十八章	毛茛科 (Ranunculaceae) 藜科 (Chenopodiaceae)	255
第一节	阿柯利斯毛茛 (<i>Ranunculus aclis</i> L.)	255
第二节	糖甜菜 (<i>Beta vulgaris</i> L.)	258
第十九章	配子体不亲和系统的其他植物科: 车前科、锦葵科、玄参科、紫草科 和柳叶菜科	265
第一节	长叶车前 (<i>Plantago lanceolata</i> L.)	265
第二节	锦葵科 (Malvaceae)	266
第三节	玄参科 (Scrophulariaceae)	267
第四节	紫草科 (Boraginaceae)	269
第五节	柳叶菜科 (月见草科 Onagraceae, Oenotheraceae)	271
第二十章	十字花科 (Cruciferae) (一) 甘蓝和芸薹	276
第一节	甘蓝 (<i>Brassica Oleracea</i> L.)	276
第二节	芸薹 (<i>Brassica campestris</i> L.)	286
第二十一章	十字花科 (Cruciferae) (二) 萝卜白芥芝麻菜和甘蓝型油菜	292
第一节	萝卜属 (<i>Raphanus</i> L.)	292
第二节	野欧白芥 (<i>Sinapis arvensis</i> L.)	295
第三节	芝麻菜 (<i>Eruca sativa</i> Mill.)	296
第四节	甘蓝型油菜 (<i>Brassica napus</i> L.)	298
第二十二章	菊科 (Compositae) 旋花科 (Convolvulaceae)	308
第一节	向日葵 (<i>Helianthus annuus</i> L.)	308
第二节	千里光属 (<i>Senecio</i>)	309
第三节	茼蒿属 (<i>Chrysanthemum</i> L.)	311
第四节	红蓝菊属 (红花属 <i>Carthamus</i> L.)	311

第五节	菊苣属 (<i>Cichorium</i> L.)	313
第六节	刺冠菊属 (<i>Calotis</i> R. Br.)	315
第七节	百日菊属 (<i>Zinnia</i> L.)	317
第八节	银胶菊属 (<i>Parthenium</i> L.)	319
第九节	旋花科 (<i>Convolvulaceae</i>)	320
第二十三章	木本植物	324
第一节	松科 (<i>Pinaceae</i>) 裸子植物	324
第二节	茜草科 (<i>Rubiaceae</i>)	326
第三节	合欢属 (<i>Acacia</i> Mill)	327
第四节	澳洲坚果科 (<i>Macadamia</i>)	329
第五节	可可树 (<i>Theobroma cacao</i> L.)	330
第六节	其他几种落叶木本植物	334
第二十四章	细菌真菌和蕨类植物	336
第一节	细菌	336
第二节	黏菌和纤毛原虫	337
第三节	酵母菌和子囊菌	337
第四节	担子菌	337
第五节	蕨类植物	342
参考文献		345
英中名词对照		369

第一部分 总 论

第一章 导 论

导论也，即由似乎相关和不相关的问题讨论至本书主题，然后导致正题也。本书的主题是植物自交不亲和性。在这一章不仅要说明不亲和系统对植物远亲繁殖保证植物多样性的重要意义，而且要阐述其概念、研究历史、分布和分类以及不同系统类型的遗传学和细胞学基本特点，最后还要旁及研究植物自交不亲和性对遗传学的贡献和植物不亲和性与人类生产生活的关系。本章也是总论之总论，概念多于叙述，详情见以后各章节。

第一节 生物世界多样性的形成

很难想象，如果人类面对的是一个色彩单调的世界，粮食只有小麦和马铃薯，蔬菜仅有白菜和萝卜，花朵的颜色除了红、白两色再没有别的，花卉也只有少数几种如菊花和仙人掌，动物也仅是兔子和狼……

这一切幸亏不是真的。

大自然是有恩于人类的。她给我们提供的是一个多姿多彩、万紫千红，至今也无法准确报出过去和现在动植物世界究竟有多少种。

没有生物的多样性，就没有现在的人类！

多样性是人类的调味剂，多样性是人类的必需品。

保护生物的多样性就是保护人类自己。

病毒、细菌、动物和植物今天之所以如此的缤纷斑斓，是经过对性状多样性严酷自然选择的漫长进化过程才产生的。自然选择是有效的，经过选择留下来的个体间的差异，是可以遗传的。这些差异编码在核酸之中。

细菌和病毒是最简单的生命形式，基因突变和形态变异在当代同时表现，并能稳定的遗传。这是获得性状遗传和改变遗传物质最简单、最精确的统一。

有性过程是将各种性状差异和新的变异性状重新组合产生不同个体唯一有效的途径。为此需要两个步骤：第一步是发生在性配子产生之前的减数分裂，这一过程要对来自双亲的染色体随机地进行重新排列并均等分成两份，再经过一次有丝分裂，给每个配子分配一套完整含有双亲不等比例的系列染色体及相应的全套基因。不但如此，在同源染色体联会过程中还在染色体之间进行遗传物质互换，进一步增加了基因组合的变异性。第二步是在具有不同染色体组合和基因组合的雌雄配子之间进行随机融合，产生不同性状组合的新个体。

经过减数分裂和配子随机融合把正常基因和突变基因组合到杂合体中。这种杂合体通过个体间互交在孟德尔分离规律约束下持续保持下去。一旦自交不可避免地发生，就像许

多植物和某些固定不能移动的雌雄同体动物，如牡蛎，将使正常突变基因纯合。每自交一代，杂合的基因对就要减少原来的一半。如果一个原始植株是一个 10 个基因的杂合体，自交一代后，就只有 5 个基因是杂合的了。经 20 代自交后，纯合体接近 100%。

动物的雌雄性别是分开的，自交不可能，但无论如何免不了在胞、堂、表兄妹间发生近亲交配现象。这无疑也产生某些有利或不利基因的纯合，尽管频率很低。

这就是生物界存在的矛盾现象：一方面在进化历程上不断增加多样性并形成保证多样性的各种机制，另一方面又无法避免近亲繁殖。

对异花授粉的雌雄同株植物来说，某些自交授精能力在进化上或许是有利的，这就是在不利条件下无法进行异化授粉时，自交能留下少数后代。对动物来说，自交不可能，而且同胞交也由于动物本能的禁忌而被控制到最低频率。但是，植物的同胞交不但不可避免而且其可能程度还相当高；这主要决定于植物种子和花粉的传播及分布特点。专门设计的实验表明，落于柱头的花粉，超过 90% 是来自周围 1~4 米内的个体，只有很小比例来自这个范围以外至数公里的花粉源。这个事实对植物群体结构有重要影响。多数植株的邻居是它的同胞，多数花粉是来自同胞株的花。

有意思的是，为什么雌雄异体系统在动物进化中如此成功，而对于植物却不那么行得通？有花植物中雌雄异株只占约 5%。据研究，这类植物中是由雌雄同株的花柱异常种进化而来的。而花柱异型种本身也只有零星分布，所以雌雄异株不能进一步进化成一个大的类群。雌雄性别分开对植物来说或许是一个浪费，因为群体中有一半个体不产生种子，尽管花粉量的潜力要超过所需的多少倍。另外，雌雄性别虽然分开，但近亲繁殖仍不可避免，因为同胞株后代中的雌雄株也能授粉结实。因此，雌雄株分开作为远亲繁殖的一种设计也只具有有限的进化价值。一些作者指出，单性株植物种有消失回到雌雄同体的趋势（Агаджан 1990）。

动物，由于其高度移动性和机动性并具有本能行为和感觉以及对感觉的传染性使性别分化发育至尽善尽美的程度。人类还具有意识和传统禁忌完全能控制近亲婚配。

第二节 植物不亲和性的概念及研究史略

植物不亲和性（incompatibility）包括自交和异交不亲和性。自交不亲和性（self-incompatibility）一般是指雌雄同体植株雌蕊（柱头、花柱和子房）拒绝本株正常发育的花粉发芽和花粉管生长，使之不能达到最后受精或受精后败育的一种特性。异交不亲和性（cross-incompatibility）含种内和种间不亲和性。种内不亲和性（intraspecific incompatibility）一般指一个植物种群内个体间或株系和品系间由于 S 基因型（S-types）相同或相似形成的正反交或单向不亲和性（reciprocal or unilateral incompatibility）。种间不亲和性（interspecific incompatibility），一般指属内种间杂交不亲和，这种不亲和性多数是单向的（见第七章）。

自交不亲和性，种内和种间杂交不亲和性的共同特征是花粉发芽或花粉管生长被柱头或花柱抑制，这种抑制反应（inhibition response）都受不亲和基因（incompatibility genes）

控制（此外，还与双亲不协调性有关）。

看来，植物不亲和性有两种基本作用。一种作用是在种内保证实现远亲繁殖，另一种作用是在种间起隔离作用，保证物种的稳定性。换句话说，植物不亲和性一方面在种内阻止最近的交配，另一方面在种间排除最远的结合。

在早期（20 世纪 30~40 年代）文献中，把自交不亲和性称为自交不育或自交不孕（self-sterility），而相应的将自交亲和性（self-compatibility）写作自交可育性或自交可稔性（self-fertility, SF）。有作者指出，“自交亲和性”应区别于“自交可育性”，因为自交亲和的，不一定自交可育。著者以为这种区分不一定必要，因为通常鉴定自交亲和性时一般要参考两个指标，一是在柱头或花柱中的花粉发芽率或花粉管数，二是每授粉花结实数。这两个名词只有在讨论进化问题时才稍加以区别（见第二章）。

至于“自交不亲和”与“自交不育”两个名词，在概念上似乎有一定的区别。Bubar（1959）在研究牛角花属植物后指出，自交不育的概念应宽些，包括自交不亲和，即自交不亲和性只是自交不育的原因之一，其他如豆科一些植物种（苜蓿、牛角花等）柱头上的特殊表膜、雄性不育和其他生理及病虫害等原因都可能造成自交不育。

植物不亲和的研究历史和发展大体分为五个时期。

第一个时期的跨度大约是 19 世纪后半叶至 20 世纪初 20 年。这一时期主要是达尔文开创的对大量植物远亲繁殖系统的观察研究。在《植物界异花受精和自花受精效果》（1876）一书中达尔文描述了大量科属的同型和异型不亲和性现象。这一时期的特点主要是从形态上观察植物自交不亲和现象。

第二个时期是从 20 世纪 20 年代初到 40 年代末。这个时期的主要成就是 East 和 Mangesdorf 两人首次（1925）对茄科烟草属自交不亲和的遗传研究，提出了烟草单基因配子体控制自交不亲和性的对立因子假说（oppositional factor hypothesis）。以后研究者们就把凡是类似烟草自交不亲和遗传系统的称为“烟草型”（*Nicotiana type*）不亲和性。后来，在茄科矮牵牛属和茄属及月见草科、豆科、罂粟科、蔷薇科、鸭跖草科等植物科中陆续发现了类似的不亲和系统。这个时期还开展了对报春花一类植物异型不亲和性的遗传研究，Owen（1942）首次在黎科甜菜中指出了由双基因控制的配子体不亲和系统。

第三个时期是指 20 世纪 50 年代初到 60 年代末约 20 年这段时间。这段时间可以称之为植物界另一个不亲和系统，即孢子体自交不亲和系统的发现和深入研究时期。这主要指 20 世纪 50 年代初 Bateman 在十字花科和 Gerstel 在菊科中的研究成果。进入 20 世纪 60 年代，对芸薹属蔬菜的孢子体自交不亲和系统的研究已相当深入，并且开始利用自交不亲和性生产杂种。另一个重要成就是 Lundqvist 在一系列禾本草科中发现了双基因遗传系统。在基础理论方面，Brewbaker（1957, 1967）发现了不亲和系统与花粉细胞学及生理反应的相关性，Lewis 等人在这段时间研究了 S 基因的结构，指出 S 基因是个复合体，至少由 3 个元素构成。

第四个时期仅指 20 世纪 70 年代这 10 年时间。这段时间是雌雄识别生理、超显微结构和免疫化学研究极其活跃的时期。Heslop-Harrison, Nettancourt, Nasrallah 等一批学者在这段时期及其前后发表了许多这方面的研究报告，为植物自交不亲和性研究奠定了基础。在遗传学方面，Lundqvist（1973）和 Osterbye（1975, 1977）在具配子体自交不亲和

表 1-1 植物不亲和系统分类及其特征 (Lewis 1979, 经整理和补充)

不亲和系统	S 基 因数	S 等位 基因数	S 等位基因间 互作类别	不亲和 反应时期	加倍后 效应	花粉类型	所属植物科	
							数	代表举例
I. 异型性不亲和	1. 花柱 II 型	1	2	显性	花粉发芽 伸入花柱	无	二核, 三核	14 报春花科, 千屈菜科, 亚麻 科, 酢浆草科, 兰雪科
	2. 花柱 III 型	2	2	显性	花粉管生长	无	二核	3 千屈菜科, 雨久花科, 酢浆 草科
	3. 伪花柱 II-III 型	1	多	共显性	受精	未定	二核	1 石蒜科
II. 同型性不亲和	A. GSI 系统							
	4. 单基因座	1	多	共显性	花粉管生长	解除	二核, 三核 ⁽¹⁾	30 蔷薇科, 豆科, 柳叶菜科, 玄参科, 茄科
	5. 双基因座	2	多	共显性	花粉管生长	无	三核	1 禾本科
	6. 3~4 单基因座 ⁽³⁾	3~4	多	共显性	花粉管生长	无	二核, 三核 ⁽¹⁾	2 毛茛科, 藜科
	B. SSI 系统							
	7. 单基因座	1	多	显性 共显性	花粉发芽 伸入花柱	无	三核	20 十字花科, 菊科, 茜草科, 旋花科, 桦木科, 石蒜科
	8. 3~4 单基因座	3~4	多	显性 共显性	花粉发芽 花粉管生长	无	三核	1 十字花科 (芝麻菜, <i>Eruca sativa</i>)
	9. 孢子体-配子体	1	多	显性 共显性	受精前 ⁽²⁾	未定	二核	1 梧桐科 (可可树属, <i>Theobroma</i>)

(1) 在单基因控制的长叶车前草中花粉是三核的, 藜科甜菜的成熟花粉是三核的; (2) 原表中为“受精”; (3) 原表为 4 基因座。

系统的毛茛科和藜科甜菜中以及 Verma 和 Lewis (1977) 在孢子体自交不亲和系统的十字花科芝麻菜属中发现了由 3~4 个基因座控制的不亲和系统。

第五个时期是指 20 世纪 80 年代开始以后的时期,其主要特点是基础研究向更高的分子水平发展,已弄清了与不亲和反应有关的特异 S 糖蛋白分子和核糖核酸酶 (S-RNase),克隆出了为其编码的 DNA 分子,分析了序列结构。

从各国对植物不亲和问题重视程度来看,以西欧英、意、荷、芬、丹等国研究历史较长,尤其是英国可以认为是世界研究这一问题的中心。那里有一批知名学者长期从事理论基础研究。1975 年在英国召开了植物不亲和问题的国际研讨会,出版了研讨会论文专辑。在英国还专门出版了刊物《不亲和通讯》(《Incompatibility Newsletter》)。在美国,对这一问题的研究历史也较长。上面已提到的 East 和 Mongesdorf 两人首次研究烟草自交不亲和的报告就发表在 1925 年的美国科学院论文集集中。在《美国植物学杂志》(《Am. J. Bot.》)上,1930 年以后就可以陆续读到有关不亲和性问题的研究文章。加拿大、新西兰和澳大利亚也有不少学者研究这一问题。在亚洲,研究植物不亲和的主要集中在日本和印度,尤其是日本,在 20 世纪 50 年代初即开始研究利用甘蓝自交不亲和性生产杂交种子。在我国,基础问题研究几乎一直无人问津,只有在 20 世纪 70 年代在芸薹属蔬菜上开始利用自交不亲和性研究后,才偶尔见到一些主要是应用方面的报告。在前苏联,基本上是在 20 世纪 70 年代及其以后的一些理论刊物上才零星见到一些研究论文和综述,其中大部分是西伯利亚遗传学和细胞学研究所的 Малецкий 及其同事在甜菜上的研究结果,在黑麦、荞麦和向日葵上也有一些研究。

第三节 自交不亲和植物的分布

有花植物的远亲繁殖方式有多种。按性别分化有雌雄异株(约 5%)、雌雄同株(约 3%),还有极少的雌全异株以及以上这些类型以不等比例混合或表现于同一个体或分别表现在不同植株上但共存于同一种群中。在有花植物中,90%左右是雌雄同花类型。在这一部分植物种中,远亲繁殖方式有雄蕊或雌蕊先熟,花柱异常,选择性受精,自交不亲和性以及适应于虫媒和风媒传粉的其他特殊形态和生理特征等多种多样的异花授粉方式设计。可见,自交不亲和性只是异花授粉的雌雄同花植物种的远亲繁殖方式之一,但比其他任何远亲繁殖方式更有效,在遗传和生理机制上也更为复杂。

自交不亲和性广泛分布于被子植物中。在裸子植物中至今虽未发现自交不亲和系统,但不亲和性表现在种间交配中(见第二十三章)。低等植物蕨类、藻类、真菌和细菌中已有确凿证明也存在着自交不亲和的远亲繁殖机制。

但是,关于自交不亲和植物种分布的确切统计至今还未见过,兹将过去文献中不同作者的观点列述于后。

Crowe (1964) 曾列出异型性不亲和的 20 个科的 54 个属(见第十三章),同时指出同型性不亲和的植物科已报道有 66 个。由于这个远交机制不太明显,认为很可能还有更多的这类植物科存在。在被子植物中,自交不亲和性广泛涉及草本、木本、单子叶和双子叶

植物。在分布上，多年生植物多于一年生。

Nettacourt (1977) 指出，开花植物有 71 个科的 250 多个属植物是自交不亲和的。

Малецкий (1984) 归纳了多位学者 (Stowe 1938, East 1940, Lewis 1954, Pandey 1960 和 Crowe 1964) 的报道：植物自交不亲和涉及 86 个被子植物的 10000 多个种。

后来，Horring (1990) 进一步指出自交不亲和性存在于多一半的被子植物中，在 275 个被子植物科中有 91 个存在自交不亲和性。

近期新提供资料的是 Clark (1993)：异型性自交不亲和性存在于 24 个被子植物科的 164 个属中，至于同型性不亲和性，在 383 个被子植物科中已有 81 个科被描述过，其中有 15 个科已确定属配子体不亲和系统，39 个科已知有自交不亲和的植物属，但不知属何种不亲和系统，21 个科可能有，但未进一步证实，6 个科已定为属孢子体不亲和系统。不过，在这之前 Lewis (1979) 就具体提到已报道的、具配子体自交不亲和系统的植物科有 33 个，异型性杂交不亲和的有 16 个，孢子体自交不亲和的有 21 个，其中着重描述过的有十字花科、菊科、茜草科、梧桐科、桦木科、旋花科、石竹科和鸢尾科。

显然，发现的自交不亲和种的名单在不断的加长。

值得重视的是，许多栽培植物是自交不亲和的，例如许多蔷薇科果树，多年生牧草（三叶草、苜蓿、黑麦草等），十字花科的二倍体油料作物和蔬菜，其他大田作物有黑麦，甜菜，荞麦和向日葵等。

第四节 不亲和系统的分类

按 Lewis (1979)，植物不亲和系统据已有的研究成果和新的发现，可以分为异型性自交不亲和 (heteromorphic self-incompatibility) 和同型性杂交不亲和两大类型共 9 个系统。异型性自交不亲和包括 3 个系统：①花柱 I 型 (distyly)；②花柱 III 型 (tristyly)；③伪花柱 II—III 型 (spurious di-tristyly)。同型性自交不亲和包括配子体和孢子体自交不亲和两大系统，它们又各自包括 3 个亚系统，其中配子体自交不亲和系统 (gametophytic self-incompatibility, GSI) 中的 3 个亚系统是：①单基因座 (one-locus)；②双基因座 (two-locus)；③3~4 基因座 (three-four-locus)。孢子体自交不亲和系统 (sporophytic self-incompatibility, SSI) 中 3 个亚系统是：①单基因座；②3~4 基因座；③孢子体—配子体自交不亲和系统 (sporo-gametophytic self-incompatibility)。这 9 个不亲和系统的细胞学和生理学主要特征汇于表 1-1。

表 1-1 中最后一个系统是 Lewis 针对可可树的特殊表现设置的。从等位基因互作关系上看，有显性和共显性互作，是孢子体决定的，但从花粉不亲和反应上看又表现配子体不亲和反应的特征（花粉是二核的，花粉亲和反应由配子体基因型决定等）。Lewis 等人后来 (1988) 又在早被认定属孢子体不亲和的芸薹 (*Brassica campestris*) 和萝卜 (*Raphanus sativus*) 上发现了配子体不亲和系统的“遗迹”，主要表现在某些情况下的花粉在不亲和反应上的分离（按孢子体决定是不分离的）。所以，他们也把这两个种的不亲和性定为属孢子体—配子体自交不亲和系统。不过这两个种的表现与可可树差别很大，