

现代遗传学丛书

植物生殖遗传学

孟金陵 等 编著

科学出版社

现代遗传学丛书

植物生殖遗传学

孟金陵 等 编著

⑤

科学出版社

1995

(京) 新登字 092 号

内 容 简 介

本书首次较为全面而系统地介绍植物生殖遗传学这一新分支学科,着重论述植物生殖过程的遗传变异规律。内容包括植物的性别遗传;植物的有性过程;配子体形成的遗传与配子体的基因表达;无融合生殖;雄性不育及其分子生物学;自交不亲和性及其遗传学;植物种间杂交与生殖隔离;植物生殖工程共 8 个方面。本书不仅介绍了国外的学术进展,同时亦以相当篇幅反映了国内的有关研究成果。

本书可供遗传学、植物学、植物生殖生物学、植物育种与品种改良、植物生殖工程等方面的教学与科研人员参考。

现代遗传学丛书 植物生殖遗传学

孟金陵 等编著

责任编辑 刘 友

科学出版社出版

北京东城北大街 16 号

邮购书号 100-114

石油工业出版社印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1995 年 1 月第 一 版 开本: 850×1168 1/32
1995 年 1 月第一次印刷 印张: 13 1/2 插页: 2
印数: 1-1600 字数: 349 000

ISBN 7-03-004269-7/Q·526

定价: 24.80 元

序 言

早在两千多年前，古希腊人就注意到了生殖与遗传之间的密切关系。19 世纪后 30 年，随着细胞学的建立，生物学得到很大程度的开拓，其中有关细胞形态学、有丝分裂和受精过程的细胞学研究，导致了减数分裂的发现，并由此孕育了早期的遗传学。魏斯曼（1885—1890）在他的遗传学理论——种质论中指出，所谓种质就是细胞核里的染色质，而遗传物质——定子就位于细胞核里的染色体中。在这期间，遗传学仅仅是生物学研究的一部分内容，甚至可以看作是细胞学的外延。1900 年孟德尔遗传定律的重新发现，第一次使遗传学建立在科学实验而不是臆测的基础上。孟德尔用植物杂交试验所得到的定律，可以从细胞学研究所揭示的性细胞染色体的行为来理解和分析，正是这两者的结合，产生了生物学的重要主干学科——遗传学。

遗传学从本世纪初发展到本世纪末，在研究的深度和广度上均发生了极大的变化。我们可以把经典遗传学视为研究遗传因子所控制的性状通过生殖过程传递规律的科学。这一学科与其他有关学科相结合，逐渐衍生出了数十个遗传学的分支学科，如研究生物进化规律的进化遗传学等，其中不少分支学科正在蓬勃地发展着。然而，在研究和阐述生殖过程本身的遗传行为和变异规律方面，至今尚未形成完整的学科体系。有关植物生殖遗传的知识，大部分散见在诸如经典遗传学、细胞遗传学、发育遗传学、发生遗传学、生化遗传学、进化遗传学、分子遗传学以至核外遗传学等各遗传学分支学科的教科书和专著中。随着遗传分析技术的飞跃进步和人们对植物生殖过程遗传变异重要性的认识不断加深，有关植物生殖遗传的知识正在爆炸性地增长。这些急剧积累起来的科学知识如此丰富，已不能被遗传学其他分支学科所包容了。今

天的遗传学要求有一个专门的分支学科，来系统地阐述植物生殖过程中的种种遗传变异行为，全面地总结人们对植物生殖遗传规律的各种认识。

植物生殖生物学的兴起，亦要求建立起它的相应的分支学科——植物生殖遗传学。植物生殖生物学是从胚胎学的基础上发展起来的。19世纪末，随着对植物性别认识的深入，逐渐形成了以对植物生殖过程进行描述为主的植物胚胎学。经过比较胚胎学和实验胚胎学阶段，至80年代，植物胚胎学的研究深入到细胞、亚细胞以至分子水平。仅仅用植物学的知识和技术手段去对植物生殖行为进行描述的、比较的，以及实验的研究，已是不可能了。应运而生的植物生殖生物学，已经渗透到解剖学、细胞学、生理学、生物化学、遗传学和生物技术等多学科领域。这就要求对生殖过程的遗传控制和生殖变异的遗传基础，有一个全面、系统的认识。本书就是在这种特定的遗传学和植物生殖生物学历史背景下产生的。

我们把植物生殖遗传学 (genetics of plant reproduction) 定义为研究植物在生殖过程中的遗传和变异规律的学科。这一生殖过程应包括从大、小孢子发生起，直至种子形成的全部历程。植物生殖遗传的研究范畴，从生殖的时空顺序看，应涉及植物的性别遗传、配子体发生的遗传控制、交配系统的遗传变异、受精和胚胎发育过程中的遗传平衡和基因表达等。从遗传学的特定研究对象看，它应包括植物减数分裂、无融合生殖、自交不亲和、雄性不育、种间杂交等生命过程的遗传机制，以及对生殖过程的遗传操作等。

植物生殖遗传学是遗传学与植物生殖生物学的交叉学科。因此，它的研究方法也是这两个学科中所使用的方法的交汇。遗传学实质上是研究基因的科学。基因肉眼看不见，摸不着，因此，遗传学的研究方法多借助于抽象的思维，例如经典的分离世代的统计方法，以及现代的限制性核酸内切酶片段长度多态性分析方法等。植物胚胎学的研究方法主要借助于形象的放大，如传统石蜡

切片法和现代的超薄切片法、荧光染色法等，莫不借助各种显微镜技术将肉眼不可见的植物生殖行为放大为清晰可见的视觉图象。这两类研究方法在植物生殖遗传学研究工作中的交叉使用，使得人们可以更加准确、完整、形象地揭示被研究的对象。例如通过对自交不亲和性的研究，人们已经了解到了一些植物自交不亲和基因的数目、结构，基因产物的性质、作用机制，以及在自交不亲和基因的作用下，花粉和花粉管是怎样在特定的时间和特定的区域被雌蕊所拒绝的精细过程。

遗传学是植物育种学的基础。植物生殖遗传学与植物育种的关系就更为密切了。育种家常用杂交和遗传重组的方法，从后代中选择优良品种，这就涉及传粉、受精、种子发育、子代孢母细胞的减数分裂，以及雌雄配子的再次组合等一系列生殖过程。这些过程都是受遗传控制的，其中发生的微小变异，都可能对育种家的计划产生各种程度的干扰，甚至阻断其育种过程。杂种优势育种是提高作物产量的最有效方法之一，在现代植物育种中正受到广泛的采用。而植物杂种优势之所以能在生产上运用，主要依赖于植物的雄性不育性以及自交不亲和性。植物的无融合生殖特性，还可被用来固定杂种优势。早在 60 年代，作为植物生殖工程技术之一的植物小孢子培养，已在植物单倍体育种中崭露头角。近年发展起来的对植物雌雄配子体乃至生殖细胞的操作技术，在植物育种中有着广阔的前途。从某种意义上说，是现代植物育种学的需要，才促进了植物生殖遗传学的建立，而植物生殖生物学的发展，则将把植物育种学推向一个新的高度。正因为如此，我们在编著这本书时，较多地考虑了植物生殖遗传知识在植物育种中的应用问题。期望本书的问世能对我国的植物品种改良事业有所裨益。

编撰本书的资料，主要引自 60 年代以来国内外期刊上发表的科学论文和综述文章，同时亦参考了 70 年代以后的有关教科书和专著。本书也反映了作者的研究工作，但所占分量较轻。本书在体系编排上，基本上以生殖过程的发生先后为序，同时亦照顾到

一些重要生殖行为的系统性和完整性。全书共分 8 章，第一章为植物的性别遗传。作者对植物性的类型、性决定、性分化的遗传因素和环境因素都作了详细的综述。第二章为植物的有性生殖过程。从形态学角度描述了大小孢子发生、双受精过程和胚胎发育，以便使初涉足植物生殖遗传学的读者获得必要的基础知识。第三章阐述了植物配子体形成的遗传控制和配子体的基因表达。作者用在植物中发现的众多减数分裂突变体，揭示了基因在配子体形成过程中的重要作用；并引用现代遗传学的大量发现，表明植物配子体在遗传上是一个活跃的世代。第四章为无融合生殖。作者对其研究历史、分类、发生、遗传规律，以及其在植物育种上的利用现状和发展远景，均作了系统的阐述。第五章为植物的雄性不育。这方面的文献是最为丰富的，国内外均不乏有影响力的专著概述其研究成果。文中反映了 80 年代后期分子生物学的一些最新研究成果，使得该章较有特色。第六章是植物的自交不亲和性。在 80 年代初以前，国外已有不少专著描述了这一古老而重要的论题，但尚未见包括其分子生物学基础的综述。该章作者首次在中国全面系统地论述了有关植物自交不亲和性的遗传。第七章是植物的种间杂交和生殖隔离。前者已在植物育种中占据重要地位，后者为生物进化学家的研究范畴。该章以遗传学为介质将二者融为一体，希望藉此增强植物远缘杂交育种工作的理论性。最后一章为植物生殖工程。此为一新兴的科学研究领域，作者综述了花粉培养、未受精子房培养、生殖细胞培养及受精工程等方面的研究进展，对生殖细胞的遗传操作技术也作了系统的介绍。每一章的末尾均附有参考文献，以供对该领域有兴趣的读者进一步研究、查考。书末索引中收集了本书中较为重要的植物名和术语，以便读者查索。

本书是集体创作的产物。我十分高兴能与另外 7 位作者合作编写此书。他们中有的是遗传学界的老前辈，更多的是植物遗传育种学科领域的后起之秀。我在 1990 年，曾向罗鹏教授请教编撰本书的事宜，得到了他热情的鼓励和支持。年轻的刘定富教授对

本书的问世，作出了相当大的贡献。他自始至终参加了本书的编辑工作，书稿的整体设计，章、节的设立增删，部分章节的审核，以至文字的计算机录入和出版事宜，均倾注了他的智慧和辛劳。蔡得田副教授和张金发博士也参加了对书稿的审核工作。本书初具轮廓时，得到了华中农业大学校长孙济中教授和武汉大学生物系汪向明教授的首肯和推荐。北京大学生物系胡适宜教授热情地对本书的立题、编排和若干章节的写作提出了宝贵意见和建议。中国科学院科学出版基金委的专家、领导和工作人员，在学术上和资金上为本书的出版提供了保证。我和本书的一些作者在从事植物生殖遗传学的研究中，一直得到了华中农业大学刘后利教授、武汉大学杨弘远教授和周嫦教授的帮助和扶持。因此，本书的写出，是全体编者、审者和支持者共同努力的结晶，在此，我谨表示衷心的感谢。

孟金陵

1993年11月

《植物生殖遗传学》编著者

孟金陵	华中农业大学农学系	430070 (武汉)
刘定富	湖北农学院农学系	434103 (荆州)
罗 鹏	四川联合大学生物系	610064 (成都)
蔡得田	华中农业大学农学系	430070 (武汉)
夏 涛	厦门大学生物系	361005 (厦门)
张金发	华中农业大学农学系	430070 (武汉)
范志忠	四川联合大学生物系	610064 (成都)
薛勇彪	John Innes Institute, NR4 7UH, United Kingdom	

目 录

序言	孟金陵	
第一章 植物的性别	刘定富	1
第一节 植物性别的认识		1
第二节 植物性别的类型		2
一、显花植物性别类型的定义		2
二、植物性别类型的划分		2
三、植物性别的各种类型的分布		4
四、植物性别的进化		5
五、性比		6
第三节 性别决定		7
一、性染色体		7
二、基因平衡理论		9
三、性别决定基因		11
第四节 性别分化		15
一、激素		16
二、肥料		22
三、光照		22
四、温度		24
五、病虫害		24
六、切割		25
七、嫁接		26
八、性转换的实质及意义		27
第五节 性连锁遗传		27
一、性连锁遗传的方式		27
二、性连锁遗传实例		28
三、性连锁致死		29
四、性连锁遗传的意义		29

第二章 植物的有性生殖过程	孟金陵 33
第一节 植物的生殖方式	33
一、有性生殖	33
二、无性生殖	34
三、无融合生殖	35
第二节 小孢子发生与花粉的形成	36
一、花药的结构与小孢子发生	36
二、花粉的发育	39
三、成熟花粉的结构和功能	40
第三节 大孢子发生与胚囊结构	43
一、胚珠的发育与大孢子发生	43
二、胚囊的发育	45
三、成熟胚囊的结构和功能	46
第四节 受精	50
一、花粉萌发	50
二、花粉管在雌蕊组织中生长	52
三、双受精	53
第五节 胚乳、胚和种子的发育	57
一、胚乳的发育	57
二、胚的发育	59
三、种子	62
第三章 植物配子体形成的遗传控制和基因表达	
..... 孟金陵、张金发 68	
第一节 植物减数分裂的启动	68
一、前减数分裂的有丝分裂	69
二、前减数分裂期	70
第二节 联会和交换的遗传控制	71
一、联会和交换的精细过程	71
二、联会的遗传控制	73
三、交换的遗传控制	75
第三节 纺锤体的遗传变异	77
一、纺锤体的结构与功能	78

二、纺锤体的阶段特异性	79
三、纺锤体的性别特异性	80
第四节 $2n$ 配子的发生机制	81
一、 $2n$ 配子发生的普遍性	83
二、 $2n$ 雄配子	85
三、 $2n$ 雌配子	88
四、 $2n$ 配子在植物育种中的应用	90
第五节 配子体的基因表达	92
一、配子体基因表达的细胞学研究	93
二、配子体基因组的转录	94
三、配子体基因组的翻译	95
四、配子体-孢子体基因表达重叠	97
五、配子体选择与孢子体选择的相关性	100
第四章 植物的无融合生殖	罗 鹏、范志忠 109
第一节 在减数胚囊中的无融合生殖	110
一、单倍体孤雌生殖和单倍体无配子生殖	110
二、雄核发育和半融合生殖	116
第二节 在未减数胚囊中的无融合生殖	119
一、二倍体孢子生殖和无孢子生殖的发生机制	121
二、二倍体孢子生殖和无孢子生殖的人工诱导	125
三、二倍体孢子生殖和无孢子生殖的遗传	126
第三节 不定胚生殖	128
一、不定胚的发生机制	128
二、不定胚的人工诱导	129
三、不定胚的遗传	130
第四节 无融合生殖的鉴别	130
一、无融合生殖单倍体的鉴别	131
二、无融合生殖二倍体的鉴别	132
第五节 无融合生殖在植物育种中的应用	134
一、单倍体育种	134
二、杂种优势的固定	139
第五章 植物的雄性不育性	夏 涛 147

第一节 概述	147
一、雄性不育性的概念	147
二、雄性不育性的类型	148
三、雄性不育性的一般特征	152
第二节 雄性不育性的细胞学研究	157
一、显微结构的变化	157
二、超微结构的变化	162
第三节 雄性不育性的生化基础	163
一、酶系统	163
二、物质代谢系统	165
三、能量代谢系统	166
四、植物激素系统	168
第四节 雄性不育性的经典遗传学研究	170
一、核质互作雄性不育	170
二、细胞核雄性不育	172
第五节 雄性不育性的分子机制	177
一、雄性不育性的细胞质育性基因 I. 线粒体位点	177
二、雄性不育性的细胞质育性基因 II. 叶绿体位点	188
三、雄性不育性不稳定现象及其遗传机制	190
第六节 雄性不育性的应用	193
一、雄性不育性在育种中的应用领域	193
二、雄性不育性在育种中应用的限制因素	198
三、雄性不育性育种应注意的问题	200
四、植物雄性不育资源的开拓	202
第六章 植物自交不亲和性	刘定富、薛勇彪 214
第一节 概述	214
一、自交不亲和性的概念	214
二、自交不亲和性的表现	216
三、自交不亲和性的普遍性	216
四、自交不亲和性的重要性	217
第二节 自交不亲和性的类型及特点	218
一、自交不亲和性的分类	218

二、各类自交不亲和性的特点	219
第三节 异形不亲和性	222
一、二形花柱	223
二、三形花柱	226
三、抑制部位	227
四、抑制机制	228
第四节 同形不亲和性	230
一、同形不亲和性的种类及遗传	230
二、S 等位基因的数目及相互关系	235
三、抑制部位	239
四、细胞学	240
五、生理生化研究	242
六、不亲和因子	243
七、识别的生化基础	246
八、抑制机制	248
第五节 自交不亲和性的分子生物学基础	251
一、孢子体型自交不亲和性	251
二、配子体型自交不亲和性	254
第六节 克服自交不亲和性的方法	258
一、生物学方法	259
二、化学方法	265
三、物理学方法	267
四、机械方法	271
第七节 自交不亲和性在农业上的应用	271
一、应用概况	271
二、自交不亲和系的选育途径	275
三、自交不亲和性杂种的生产方法	277
第七章 植物种间杂交和生殖隔离 孟金陵	296
第一节 种的概念和种间生殖隔离	297
一、种的概念和种的形成	297
二、种间生殖隔离机制	298
三、种间生殖隔离与遗传	299

第二节 种间杂交不亲和性	300
一、种间不亲和性的表达部位	300
二、种间不亲和性的作用方式	301
三、决定种间杂交不亲和性的时期	303
四、单向不亲和	305
五、种间杂交不亲和性的遗传机制	308
第三节 杂种不活：胚不发育性	313
一、杂交不亲和性与杂种胚不发育性的区别	314
二、杂种胚不发育性的类型	315
三、克服种间杂交不亲和性和胚不发育性的途径	321
第四节 杂种衰弱与杂种优势	334
一、杂种衰弱	334
二、杂种优势及其利用途径	337
第五节 杂种不育	340
一、染色体不育	340
二、基因不育	343
三、细胞质不育	346
四、克服杂种不育的原理和方法	346
第六节 杂种后代的遗传分析	350
一、杂种衰败	350
二、杂种后代群体的遗传结构	352
三、杂种后代的性状遗传	355
四、对杂种后代的选择方法	357
第八章 植物生殖工程	蔡得田 368
第一节 植物生殖工程的概念与概况	368
一、植物生殖工程的概念与研究范围	368
二、植物生殖工程研究简介	369
第二节 未受精子房和胚珠培养	372
一、概况	372
二、未受精子房和胚珠培养的技术	374
三、胚囊植株的起源	375
四、胚囊植株当代及后代的遗传表现	376

五、胚囊——植物遗传工程的受体·····	376
第三节 花药和花粉培养·····	377
一、花药和花粉培养的重要意义·····	377
二、花药培养的基本技术和影响因素·····	378
三、雄核发育途径、饥饿与花粉二型性·····	380
四、花粉培养·····	381
五、花粉植株的遗传研究·····	382
第四节 胚囊类细胞的分离·····	384
一、胚囊类细胞分离的意义·····	384
二、分离方法·····	384
三、困难·····	386
第五节 花粉原生质体的分离与培养·····	387
一、分离与培养的意义·····	387
二、四分体原生质体的分离与培养·····	387
三、花粉原生质体分离和培养·····	388
四、花粉管亚原生质体的分离与培养·····	391
第六节 生殖细胞和精子的分离与培养·····	392
一、意义与进展·····	392
二、生殖细胞的分离与培养·····	394
三、精子的分离·····	397
四、精子的纯化·····	398
五、精子生活力测定与保存·····	399
六、受精工程的研究·····	400
第七节 雄性生殖系统再生的研究·····	401
一、雄性生殖系统再生的意义·····	401
二、再生雄性生殖系统的实验方法·····	402
三、再生雄蕊及花粉的细胞学研究·····	403
四、影响雄蕊再生与花粉成熟的因素·····	404
第八节 植物生殖工程的问题与展望·····	404
索引·····	413

第一章 植物的性别

第一节 植物性别的认识

植物的性别不如动物那样明显。低等植物只在生理上表现出性的分化，而在形态上却很少差别。种子植物虽有雌雄性的不同，但多数是雌雄同花或雌雄同株，个体间没有性别的差异。不过，也有一些植物是雌雄异株的，如大麻、菠菜、芦笋、桑树、蛇麻、番木瓜、石刁柏、女娄菜等，它们的个体之间表现出性别的差异。

对于植物的性别，人类在农业生产实践中早就有所认识。根据希腊人在《植物的探索》一书中的记载，远在三千多年前，阿拉伯人和亚术人就认识到海枣(*Phoenix dactylifera*)有雌雄之分，并且为了获得海枣的丰收，他们每年在开花季节举行一次人工传粉的仪式(引自胡适宜，1982)。

然而，人们对植物性别的科学认识却远远在此之后，并落后于动物。真正地认识植物的性别问题，是17世纪末和18世纪初的事情。17世纪末叶，Camerarius发现桑树在附近无雄性植株时，雌株只能形成败育的种子。他由此获得启发，进而用一年生山黧(*Mercurialis annua*)进行雌株隔离试验，进一步证实了雌株在附近无雄株时不能够结实。后来，他又对其他的植物作了试验，得到同样的结论，并写成了“植物的性”的著名论文。1694年，他出版了《关于植物性别的通信》的小册子，概括了自古以来关于植物性问题的已知事实，以及包括他自己的工作在内的大量观察资料，确认了植物性别的存在。在这本书里，Camerarius描述了植物花器的结构、雌雄同株、雌雄异株、重瓣花等，确定了花药是植物的雄性器官，还特别记叙了花粉在种子形成中的作用。他将植物的性别与动物的性别作了很多的类比，并指出，无论是动