



国家“十五”重点图书

国家科学技术学术著作出版基金资助项目

水稻生殖生物学

Rice Reproductive Biology

杨弘远 编著

Hong-yuan Yang

浙江大学出版社

Zhejiang University Press

图书在版编目(CIP)数据

水稻生殖生物学/杨弘远编著. —杭州: 浙江大学出版社, 2005. 8

ISBN 7-308-04323-1

I. 水... II. 杨... III. 水稻—生殖生物学
IV. S511.01

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 076071 号

策 划 王 锴
责任编辑 王 锴
出版发行 浙江大学出版社
(杭州浙大路 38 号 邮政编码 310027)
(网址: <http://www.zjupress.com>)
(E-mail: zupress@mail.hz.zj.cn)
排 版 杭州大漠照排印刷有限公司
印 刷 德清县第二印刷厂
经 销 浙江省新华书店
开 本 889mm×1194mm 1/16
印 张 17
字 数 450 千字
版 印 次 2005 年 8 月第 1 版 2005 年 12 月第 2 次印刷
书 号 ISBN 7-308-04323-1/S·029
定 价 88.00 元

序

稻米是全球性的粮食,更是我国人民最主要的粮食。长期以来,关于水稻生物学的文献资料浩如烟海,其中涉及水稻有性生殖内容的期刊论文也很丰富。就涉及水稻生殖内容的书籍而言,我所读过的有:《РИС》(Гушин, 1938)、《稻作综合研究》(佐佐木乔主编, 1951, 廉平湖译, 1959)、《Rice Culture in Japan》(Matsuo, 1957)、《中国水稻栽培学》(丁颖主编, 1961)、《Genetics and Breeding of Rice》(Chandraratna, 1964)、《稻的形态与解剖》(徐是雄、徐雪宾等, 1984)、《The Growing Rice Plant》(Hoshikawa, 1989)、《Science of the Rice Plant: Morphology》(ed. by Matsuo and Hoshikawa, 1993)等。然而,在上述书籍中,有性生殖毕竟只是部分章节的内容,且或偏于陈旧,或偏于简略。迄今还没有一本系统地阐述水稻生殖生物学的专门著作。究其原因,当然不能归之于生殖生物学不值得重视。有性生殖在个体发育中的重要性,其与遗传育种和栽培的密切关系,是毋庸置疑的,只可惜没有人去写这样一本书。时代的发展呼唤一本专门著作,去总结已经取得的研究成就,同时也评估其中的薄弱环节,向读者提供一幅水稻生殖生物学的全幅图景,在深度和广度上有所提高。

这当然是一项艰难的工作。我本人不是水稻专家,也不是专门从事水稻生殖生物学的专家。在我的学术生涯中,水稻研究只是

其中一部分。我之所以敢于挑战这一难题,除了为时代需要这个动力所驱使外,还基于以下两点考虑:一是我从事过几十年的植物生殖生物学的教学与研究,具有本学科一定的知识背景;二是我从20世纪50年代开始直至21世纪初,断续而与时俱进地做过一些水稻生殖生物学研究,对它有浓厚的兴趣和感情,所以才决心做这件事。但在着手写作的过程中,遇到不少学识与技术方面的困难,常生力不从心之感。我只有边学习边著作。

水稻有性生殖研究源远流长,现已从早年的形态学观察与描述,发展成在器官、组织、细胞、分子不同层次上进行多学科研究的一个综合性很强的现代生物学专题,时间和空间的跨度都很大。我在写作中注意到处理以下几方面的关系:

第一,个性与共性的关系。水稻是被子植物的一员,其生殖既遵循植物生殖的一般规律,又有自己的特点。如果眼光只局限于水稻,便会写成一本就事论事的资料性的著作。前文提及的不少书籍正是采取了这种做法,这也是一般以某种植物为对象的惯常写作方法。但是随着近年科学的发展,植物类群之间的界限变得日渐模糊,尤其在分子生物学层次上,业已形成以拟南芥为主要模式材料,而水稻作为单子叶植物代表追随其后的研究格局。这使得孤立论水稻已不合时宜。所以,本书的策略是将水稻生殖生物学

置于一般植物生殖生物学大背景下进行论述,即力求将个性与共性相结合,以扩大视野、提高理论水平。其中,在植物有性生殖的分子机理方面,近年出版的几本书籍,特别是 *Plant Cell* 2004 年 16 卷的一本专刊,对我掌握这方面最新动态很有帮助。

第二,新与旧、传承与发展的关系。水稻生殖的研究已有一个世纪之久。早年的研究尽管已经陈旧与粗放,但其所勾画的水稻生殖过程的“粗线条”,依然是重要的基础知识,其精华部分并不因时间推移而失去价值。著者早年曾接触过不少有关文献资料,深感有必要将它们发掘出来,勿使湮没于故纸堆中。另一方面,近一二十年来研究进展神速,而许多资料分散于大量期刊中,亟待加以梳理和总结。著者查阅了近期文献,有意加以去粗取精,在本书中反映出来。因此,在处理传承积累和最新进展的关系上,本书力求以新眼光审视旧成果,在旧基础上着力创新。

第三,世界性与本土性的关系。基础研究成果是全人类的共同财富。一部基础理论著作,必须尽可能涵盖各国学者研究的精华。在水稻生殖研究方面,日、美、欧、印、澳、韩与我国科学家都作过各自的贡献,应当以客观公正、不偏不倚的态度,努力反映世界上的代表性研究成果。另一方面,本书是为中国读者而写的,对于本土研究成果,只要大体上与同时代的国际水平相近,就应该施以重墨。事实上,早在 20 世纪 30—40 年代,我国学刊中即有不少关于水稻开花习性与人工交配方法的报道。例如在胚胎学研究方面,杨立炯(1947)在《中华农学会报》上发表的关于花粉与胚囊发育、受精、胚与胚乳发育的论文,可认为是一篇先驱之作。50—60 年代,我国几位学者关于水稻花粉发育、胚囊发育、开花习性、受精过程的光镜研究,其观察的细致与绘图之精美,比之同时代的国外研究并不逊色。80 年代以后,我国在水稻实验胚胎学与超微

结构研究等方面也有不少高水平的工作。有鉴于此,本书在相应章节上以我国学者论文中的绘图或照片作为代表性的插图,我认为不会影响书的质量。但是,无论外国或本土的工作,著者在引证时没有丝毫不变地照搬,而是在某些场合作了一定的变动:一种是内容和观点的修改。因为时过境迁,有些观察结果被证明是错误或有疑问的,有些观点是陈旧过时的,应予以澄清。另一种情况是由于表述方式的不妥或专业术语不够规范,而要求尽可能按现代标准加以统一。还有一种情况则是为了阅读的方便需要在图表中作必要的删减或变化。在以上几方面,我采取审视、筛选、扬弃与商榷的态度对待既有的成就,同时本着忠实而不篡改原著的原则,在改动与评点之处作了必要的说明。

本书包括引言与 12 章内容。引言简略地介绍植物生殖生物学的来龙去脉和植物有性生殖的各个环节,目的是为读者提供更广阔的背景知识,而暂不涉及水稻本身。以后各章均以论述水稻生殖为主体,其中也穿插一般生殖生物学的内容。第一章是关于水稻生殖发育的“前奏”——开花诱导,水稻由此从营养生长转入生殖发育。第二章介绍水稻生殖发育的起始——幼穗发育,即花序与花器官的形成。在一般植物胚胎学书籍中,通常不包括以上两部分,而是直接从小孢子发生开始。我认为全面地论述水稻生殖过程,是不应该缺少这两部分内容的。从第三章到第八章,依次论述花粉发育、胚囊发育、开花传粉、受精、胚胎发育与胚乳发育。第九章安排颖果形成,主要是考虑到颖果(米粒)是稻作的最终产品,应给以应有重视。至此,水稻的自然生殖过程已经完毕。从第十章起的最后三章,转入实验胚胎学。本书只选择花粉雄核发育、离体雌核发育、性细胞与合子操作几个专题,而未涵盖一切内容。这不仅是由于这几个专题的研究在理论与技术上比较深

人,也由于著者本人对它们较有发言权,可以说最后三章的专著色彩较浓。必须声明的是,水稻生殖中还有一些重要问题,例如雄性不育和无融合生殖,与遗传育种有很密切的关系,也是当前大家关注的热点。但它们在其它书籍与专著中多有介绍,又非本人所熟悉,因此在本书中就没有必要作蛇足之举了。

关于文献引证方面,本书遵循以下原则:第一,一般众所周知的常识不引证出处;植物生殖生物学中的重要结论和新进展只引证主要综述文献;水稻生殖生物学研究则引证主要原始论文。第二,直接引证的文献均经著者直接阅读;间接引证的文献则同时交代原

始资料和二手资料的出处,以便有据可查。第三,图表的引证均交代确切出处,除少数著者本人未发表的资料例外。

本书是第一部关于水稻生殖生物学的专门著作,在系统性、综合性、前沿性上有一定特色,但肯定有不少错误和缺陷。我希望这本书对从事水稻研究与教学的科研技术人员、教师、研究生与大专院校学生有用,也希望读者对其中不妥之处不吝赐教。

杨弘远

2004年10月

目 录

引 言 植物生殖生物学简述	1	第五章 开花与传粉	74
第一章 花的诱导	9	第一节 开花	74
第一节 感光性与感温性	9	第二节 传粉	83
第二节 开花诱导分子机理概说 ...	11	第三节 花粉与柱头的生活力	85
第三节 水稻开花诱导的分子机理	15	第四节 人工去雄与授粉	89
第二章 幼穗发育	19	第六章 受精	91
第一节 稻穗结构及其发育过程 ...	19	第一节 配合前期	92
第二节 幼穗发育进度的鉴别方法	23	第二节 配子配合与三核融合	97
第三节 幼穗发育与稻谷产量的关系	27	第三节 受精过程中的几个问题	98
第四节 花序和花器官发育分子机理概说	29	第七章 胚胎发育	102
第五节 稻穗与稻花发育的分子机理	30	第一节 原胚发育	103
第三章 花粉发育	36	第二节 胚的分化	108
第一节 小孢子发生	36	第三节 胚胎发育分子机理概说 ...	115
第二节 雄配子发生	41	第四节 水稻胚胎发育的分子机理	119
第三节 成熟花粉	45	第八章 胚乳发育	126
第四节 花粉发育与药壁的关系 ...	48	第一节 胚乳游离核分裂与细胞形成	127
第五节 花粉发育的分子机理	52	第二节 胚乳细胞分化与贮藏物质积累	135
第四章 胚囊发育	56	第三节 胚乳发育的分子机理	141
第一节 大孢子发生与雌配子发生 ...	56	第九章 颖果形成	145
第二节 胚囊的构造与功能	61	第一节 颖果的生长与成熟	146
第三节 胚珠与胚囊发育的分子机理	71	第二节 颖果的发育、构造与物质运输	149
		第三节 颖果发育与产量的关系 ...	155
		第十章 花粉雄核发育	160

第一节	花药与花粉培养技术	161	第一节	植物性细胞操作概说	203
第二节	雄核发育途径	166	第二节	性细胞与合子的分离及有关研究	210
第三节	雄核发育的机理	172	第三节	离体受精与合子、中央细胞及原胚的培养和转化	215
第十一章	离体雌核发育	177	参考文献		224
第一节	未传粉子房培养技术	178	英中专业名词对照		243
第二节	离体雌核发育途径	186	基因缩略词		255
第三节	雌核发育植株的染色体倍性与性状表现	197	后记与致谢		259
第十二章	性细胞、合子与原胚的操作 ..	203			

引言 植物生殖生物学简述

一

在切入本书的主题水稻生殖生物学以前，我们有必要对植物生殖生物学的演变历史、研究内容、在科学与人类生活中的地位与意义有一个总体的了解。

人类认识植物有性生殖的历史，据已有的记载可以追溯到 3000 多年以前的古亚述人时代。现在仍保留在巴黎罗浮宫中的一面浮雕栩栩如生地证明了，当时的人们已经知道为海枣(*Phoenix dactylifera*)人工授粉以增加果实产量。我国南北朝时代贾思勰所著的《齐民要术》中有一段关于大麻栽培的文字：“既放勃，拔去雄，若未放勃去雄者，则不成子实。”这表明，当时已经懂得大麻是雌雄异株植物，需要异株传粉，当花粉(勃)尚未撒放之前不可除去雄株，否则不能结实。这一段文字记载距今也有 1500 多年了。由此可见，人类对植物有性生殖的认识，从开始便是和农业生产实践活动相联系的。到了近代，杂交育种及其他遗传育种技术的兴起更为深入了解植物有性生殖的奥秘提供了强大的动力。同时，研究植物的亲缘关系、进化、生态、生理也离不开生殖这个重要的环节。可以说，植物生殖生物学的发展始终和这些相邻学科密不可分。

然而，作为一门学科，其产生与发展自有其内在的认识规律。这就要从植物胚胎学的

诞生谈起。19 世纪 20 年代以前，植物生殖器官的研究还属于植物形态学的学科范畴。自从意大利学者 Amici 于 1821 年第一次在显微镜下观察到马齿苋(*Portulaca oleracea*)花粉管在雌蕊中生长到达胚囊的现象后，人类对植物有性生殖的研究便由宏观进入微观领域，一般认为这就是植物胚胎学的发端。从此，植物胚胎学从形态学中逐渐派生出来，成为一门新学科。以后几十年间，随着雌、雄配子发生和胚及胚乳发育过程的揭示，人们基本掌握了受精前与受精后的发育过程。直到 1898 年俄国学者 Navaschin 在一种百合(*Lilium martagon*)与一种贝母(*Fritillaria tenella*)中发现了被子植物双受精现象，才将以上前、后两个过程联系起来，对植物有性生殖的来龙去脉形成一个整体的认识。又经过若干年的补充研究，到 20 世纪 20 年代德国学者 Schnarf 所著《被子植物胚胎学》一书问世，人们大约用了 100 年时间，奠定了传统植物胚胎学的基础。这一阶段植物胚胎学的研究，是以在光学显微镜下描述自然生殖过程的各个环节为其特点，故称为“描述胚胎学”(descriptive embryology)。

自然科学发展的特点是双向的：一方面，随着分析的深入，学科分支愈来愈细；另一方面，学科间的互相渗透又使研究的综合性愈来愈强。在此一学科和彼一学科的接触点上，新的“生长点”往往脱颖而出，产生新的分支学

科。20 世纪的植物胚胎学,在继续发展描述性研究的同时,又派生出两个研究方向:一个是与分类学相结合的“比较胚胎学”(comparative embryology);另一个是与遗传育种和生理学相结合的“实验胚胎学”(experimental embryology)。这里且不谈比较胚胎学,只重点谈谈实验胚胎学。早在 1950 年,印度植物胚胎学家 Maheshwari(1950)在其经典著作《被子植物胚胎学引论》中即已预见,尽管当时实验胚胎学研究方向尚初露头角,却已显示广阔的前景,具有强大的生命力。如果说实验胚胎学的发端可以从 Hannig(1904)首次开展萝卜(*Raphanus sativus*)等的成熟胚离体培养实验算起,早期的实验性研究仍以体内(in vivo)实验为主。在 Maheshwari 上述著作中,将实验胚胎学辟为一个专章,将其内容归纳成五方面:受精的控制;胚胎培养;孤雌生殖诱导;不定胚诱导;单性结实诱导。其中,除胚胎培养属于离体(in vitro)实验外,其他多属体内实验内容。再过 30 多年,实验胚胎学已壮大到使 Johri(1982)主编的一部专著《维管植物实验胚胎学》中所列各章大多以离体培养作为主要的实验手段。不妨说,现代实验胚胎学的基本手段就是离体实验操作。这是由于离体实验作为一种方法学具有多方面的优点(杨弘远,1984):第一,可以在摆脱整体制约的条件下突出被研究的局部目标(某器官、组织、细胞)。第二,可以人工设置比在自然状况下更为稳定的实验环境条件,以便有针对性地分析各种单一因素对生殖发育的作用。第三,可以有效地应用各种技术,直接施加于所关注的研究目标。

实验胚胎学为农业生物技术提供了不少有用的新方法,如花药培养与未传粉子房或胚珠培养用于单倍体育种;离体授粉(过去称为试管受精或离体受精)用于克服杂交或自交不亲和;胚胎培养用于挽救杂种胚败育及打破种子休眠;胚乳培养用于诱导三倍体;等等。可

以说,在植物生殖的前后诸环节中,几乎没有不曾开展离体实验研究的。离体实验研究不仅在生产实践中发挥作用,而且在基础理论研究方面也大大加深了人们对生殖发育中一系列生物学过程的认识,例如依靠花粉人工萌发实验揭示花粉管生长的机理;通过胚胎培养实验揭示胚胎发育的机理;等等。到了 20 世纪 80 年代后期,实验胚胎学又发展到了一个新阶段。这个新阶段的主要特征是实验操作技术进一步微量、精密化,由原来性器官、组织的操作水平提高到性细胞及其原生质体的操作水平。例如:由花药培养发展到游离花粉粒培养,再到花粉原生质体培养,更进一步发展到生殖细胞与精细胞的离体操作;由子房、胚珠培养发展到胚囊以至卵细胞与中央细胞的离体操作;由离体授粉发展到雌、雄性细胞的离体融合,即真正意义的离体受精;由分化胚培养发展到原胚培养,更进一步到单细胞的合子培养与操作。除了操作水平的提高外,这个新阶段还有另一重要特征,即多学科综合性研究的趋势更为加强,表现为现代细胞生物学、分子生物学的多种研究方法渗透到有性生殖的研究中,使得人们从“知其然”的王国开始跨入“知其所以然”的王国。基于上述理解,我们提出了“植物实验生殖生物学”的概念,指出实验生殖生物学是实验胚胎学发展的更高阶段,是生殖生物学时代的实验性分支学科(杨弘远与周嫦,1989;Yang and Zhou,1992)。

那么,什么是植物生殖生物学,它与植物胚胎学如何界定呢?如前所述,在 19 世纪 20 年代以前,人类对植物有性生殖的研究还处在宏观的层次上,此后由于显微镜技术的应用才进入微观层次,诞生了植物胚胎学。植物胚胎学可说是研究植物有性生殖内部发育过程的科学。从 20 世纪 60 年代开始,电子显微镜技术的应用使生殖过程的研究又进入超微结构水平,其先驱工作当推美国植物胚胎学家 Jensen 关于棉花雌蕊与胚囊结构及受精过程

的一系列电镜观察结果。如果说光镜观察勾画了生殖过程的“粗线条”,那么,电镜观察则描绘出其中的“细线条”,从而揭示了许多前所未有的新现象,提出了不少新的概念和观点。随后,荧光显微术、细胞化学技术、显微光度术、活体观察与视频显微术、放射自显影术、免疫细胞学技术、共聚焦激光显微术、显微操作等各种细胞生物学研究方法大量涌入植物生殖的研究,使以往局限于形态结构的观察逐渐转变为对结构与功能关系的探索。这一重要转变集中地发生在 20 世纪 70 年代。胡适宜在《被子植物胚胎学》(1982)中指出:“应用细胞生物学的方法来研究胚胎学的问题,以期对植物有机体初期的发生有一个全面的生物学认识”,是那个时期有性生殖研究的显著特点。本书著者 1984 年的一篇论文也以《植物生殖的细胞生物学:一个新的学科生长点》为题论证了相同的观点。国际上,1968 年召开了第一次“种子植物有性生殖的细胞学”国际讨论会,以后隔年召开一次类似主题的会议;1988 年又创办了《植物有性生殖》(*Sexual Plant Reproduction*)国际专业性学术期刊。二者一直延续至今。由此可见,植物胚胎学与相邻学科尤其是细胞生物学的交融,已经脱胎为一门新的学科:植物生殖生物学。

时间进入 20 世纪 90 年代,植物生殖生物学又跨入一个新的阶段,其主要特色是除细胞生物学与离体操作实验研究日臻深入外,分子生物学的原理与方法的大量渗透。突变体、cDNA 文库、RT-PCR、差异筛选、差异展示、分子标记、RNA 原位杂交、Southern 分析、Northern 分析、微阵列、转基因等等层出不穷的新实验手段,使人们有可能探索植物生殖发育诸环节的基因控制与表达规律(Raghavan, 1997; O'Neil and Roberts, 2002)。此时的植物生殖生物学与植物发育生物学的界线日益模糊,也可以认为逐渐融入后者而成为其中一部分。这并不奇怪,因为生殖本来就是个体发

育的一部分,而且是其中最为复杂与曲折的一部分,只不过以往分子生物学手段尚难用于研究体积微小、数量微少且又隐藏于花器内部的性细胞及其受精产物而已。

总之,当代植物生殖生物学包含三个并行不悖、互相交织的主攻方向(胡适宜与杨弘远, 1994):一是主要应用细胞生物学方法研究生殖过程中结构与功能的关系;二是主要应用生理学方法与细胞操作技术研究离体生殖发育并人工控制与改变其发育途径;三是主要应用分子生物学方法研究生殖过程的基因决定与基因表达。此外,生殖生物学还与宏观生物学结合,研究植物亲缘关系、系统发育与生态。一句话,在传统植物胚胎学基础上发展起来的现代综合性学科植物生殖生物学,正在它的发展长河中不断吸收相邻学科的精华,与时俱进,推陈出新。

二

现在我们再来谈谈有性生殖在植物个体发育中的地位与作用。从严格的意义上看,植物个体发育的起点是单细胞的合子,合子通过细胞分裂、分化与形态建成,形成植物的雏体——胚。胚被胚乳包围和哺育,在种皮的保护下组成种子。种子脱离母株萌发为幼苗,再继续生长发育成为成熟的植株。而在人类生产活动中,则常将种子萌发看作植物个体发育的起点。无论从哪个角度看,幼苗必须经过营养生长阶段产生根、茎、叶,才能进入生殖发育。由营养生长向生殖发育的转变,是植物一生中的重要转折点。在这个过渡时期,由于外界条件与内在生命活动的相互作用,在苗尖分生组织中发生了深刻的变化,其结果使它不再产生营养枝叶,而是朝花器官方向分化。这一过程称为花的诱导。一朵花,就是一个着生在花轴上的,由萼片、花瓣、雄蕊、雌蕊等变态叶组成的,适应生殖功能的变态枝条。在一些情

况下,许多花按一定方式集合成为花序。水稻等禾本科植物的花,没有典型的萼片与花瓣,而有另外一些变态叶的形态,特称颖花。关于水稻花和花序的构造,留待后文具体描述。花中与生殖直接相关的部分是雄蕊与雌蕊。雄蕊的主要部分是由花丝支撑的花药,其中孕育花粉。雌蕊的主要部分是位于柱头与花柱下方的子房,其中包括一个(如水稻)至数千个(如烟草)胚珠。胚珠中孕育胚囊。花粉与胚囊是在花芽演变为成熟花的过程中逐渐发育而成的。这个过程相当复杂,并涉及一系列专门术语。在我们进入本书以后各章之前,有必要对一般植物学教材中讲过的这些基本知识再作一番简略的复述。

在幼小花药中,分化出小孢子母细胞(花粉母细胞),它们和花药中的其他体细胞一样亦为二倍性的细胞。但它不再进行有丝分裂,而是进行连续两次的减数分裂,结果产生4个单倍性的小孢子。水稻的4个小孢子最初集合在一起,排列成一个平面,外方被胼胝质的壁包围,这样一个单位称为小孢子四分体(花粉四分体)。四分体时期非常短暂,不久胼胝壁降解,4个小孢子游离出来,进入游离小孢子时期。每一小孢子含1个细胞核,故亦称为单核花粉或单细胞花粉。以后小孢子进行一次不等有丝分裂,产生一个较大的营养细胞和一个较小的生殖细胞,进入2核花粉或2细胞花粉时期。生殖细胞再进行一次有丝分裂,产生两个精细胞(精子)。在一部分植物中,这第二次有丝分裂是在花粉萌发成花粉管以后发生的,所以花粉以二细胞状态成熟。这类花粉称为2细胞花粉。而在包括水稻在内的另一部分植物中,第二次有丝分裂发生在花粉成熟过程中,所以花粉成熟时是以营养细胞中包含两个精细胞的状态存在。这类花粉称为3细胞花粉。

请注意2细胞或3细胞花粉在应用时有两种不同的含义:一种含义是指花粉成熟时

的两种类型;另一种含义是指花粉发育中的两个时期,例如水稻属于3细胞花粉型,而在其发育中包括单细胞、2细胞、3细胞三个时期。从世代交替的角度看,由小孢子母细胞减数分裂产生小孢子的过程称为小孢子发生,它标志其生长发育由孢子体世代(二倍体世代)向配子体世代(单倍体世代)的转变。小孢子代表雄配子体的起点,由它发育而成的3细胞的花粉(或花粉管)是雄配子体,这个过程称为雄配子发生。被子植物的雄配子发生只包括两次有丝分裂,雄配子体在进化中退化为一个营养细胞包括两个精子的简单结构。

与以上过程相平行,在幼小的胚珠中分化出大孢子母细胞(胚囊母细胞)。与一个花药中含多数小孢子母细胞不同,一个胚珠中只含1个大孢子母细胞。大孢子母细胞减数分裂产生4个大孢子,排列成线形,称为大孢子四分体。与小孢子四分体不同,大孢子四分体中通常只有靠合点端的一个大孢子存活,其他靠珠孔端的3个细胞退化。这个存活的大孢子长大,称为单核胚囊,并经3次游离核有丝分裂,先后形成2核胚囊、4核胚囊与8核胚囊,再经细胞形成与细胞分化,达到成熟胚囊阶段。成熟胚囊包括位于珠孔端的1个卵细胞与2个助细胞(合称卵器),位于合点端的3个反足细胞,与位于二者之间的1个中央细胞(含两个极核)。这样一个“7胞8核”的胚囊即雌配子体,是高度极性化的结构。以上这种胚囊发育模式称为蓼型(或正常型)胚囊发育,在被子植物中占大多数。水稻亦属蓼型胚囊,但它和许多禾本科植物有一个特点,即反足细胞不止3个,而是继续分裂成一个多细胞的群体。由大孢子母细胞减数分裂产生大孢子的过程称为大孢子发生;由大孢子发育成成熟胚囊的过程称为雌配子发生。

比较雄性与雌性两条发育途径,可以看出二者的共性,即均包括孢子发生与配子发生两个阶段;孢子与配子体均为配子体世代(单倍

体世代)。二者也有不同的特点:第一,1个花药中有多数小孢子母细胞,并且小孢子四分体中的所有小孢子一般均存活;而1个胚珠中只有1个大孢子母细胞,它所产生的4个大孢子只有1个存活(就蓼型胚囊而言)。所以,1个成熟花药中包含多数花粉,每粒花粉包含2个雄配子;而1个成熟胚珠中仅含1个胚囊,每个胚囊中仅含1个雌配子。雌、雄性细胞数量上的差别是显而易见的。水稻花只有1个子房、1个胚珠、1个卵细胞,与1朵花中6个雄蕊产生的数千粒花粉相比,数量上的差别尤为突出。第二,雌、雄配子体的结构也有差别。与由3个细胞组成的雄配子体相比,雌配子体细胞数目较多且分化程度较大,结构较为复杂(尽管从系统发育观点看,被子植物雌配子体较裸子植物雌配子体远为简化)。雌配子体中的各个组成细胞在受精过程中担负各自不同的分工,后文即将述及。

雌、雄配子形成以后,接着进行开花、传粉、受精。少数植物开花时花粉已经成熟,但大孢子发生尚未开始,只是在传粉以后经过一至数月的时间,方才诱导大孢子发生与雌配子发生的启动,当花粉管到达胚囊时,后者恰好成熟准备受精。但在多数一年生植物中,由于雌、雄配子的成熟接近同步,因此由传粉至受精间隔时间较短,不过数小时至数天。水稻属于时间最短的一类。水稻是自花传粉植物,花朵开放时花药破裂,花粉撒落到本朵花的柱头上,迅速萌发成花粉管。花粉管迅速生长到达胚囊,进入两个助细胞中之一,并在其中释放精子。由花粉管释放的两个精子通过助细胞合点端被转运到卵细胞与中央细胞之间的位置,此处称为受精的“靶区”。然后一对精子分道扬镳,分别和卵细胞与中央细胞融合。这个现象称为双受精,是被子植物的共同特征。两个精细胞在花粉管中运行时,常与营养核连在一起,称为雄性生殖单位,直到在胚囊中释放后方才解散。相应地,胚囊中的助细胞、卵细

胞和中央细胞三者之间的界壁在受精前部分降解,从而使在受精靶区的3个细胞仅以原生质膜为界,这样精细胞才得以与卵细胞及中央细胞发生原生质膜的融合,否则无法实现受精。这是对双受精的一种准备。而当受精结束后,它们的界壁重新恢复。除了壁的变化外,在细胞核与细胞质中也发生了明显变化,例如在受精前不久,极核与卵核靠近,便于接受精子;受精后极核向合点端移动,远离卵细胞;等等。根据助细胞、卵细胞、中央细胞在受精过程中互相联系、分工合作这种紧密的状态,学者们赞成将三者合称为雌性生殖单位。

双受精的产物是一对“双生子”:卵细胞受精(称为“配子配合”)的产物是合子,由原来单倍性恢复为二倍体,成为胚胎发育的起点;中央细胞受精(称为“三核融合”)的产物是初生胚乳细胞,一般为三倍性,是胚乳发育的起点。从传宗接代看,胚当然比胚乳重要得多,但从发育的先后看,胚乳往往先行一步,从而保证胚的营养供应。所以,一般胚胎学书籍中常常先述胚乳后述胚。关于胚乳的作用,过去有些植物学教材中的提法有片面性,只强调它作为贮藏组织在种子萌发中为胚提供营养物质,而忽视了它在胚胎发育早期对胚的重要哺育功能。实际上,胚乳在其发育早期并没有储藏养料,而是在其发育过程中逐渐积累养料的。有些植物(如豆科),胚乳始终没有储存养料,以后逐渐消亡,到种子成熟时已不复存在,因而有“无胚乳种子”之称;另一些植物(如禾本科),胚乳后期积累大量养料,成为种子中比例最大的部分,即所谓“有胚乳种子”。所谓“无胚乳”或“有胚乳”,是就种子成熟时的状态而言的,但在种子发育早期,绝大多数植物是有胚乳的。此时的胚乳功能,与其说是直接向胚供给养料,不如说是作为媒介将母体组织的养料转运给幼胚,同时也向幼胚提供激素等活性物质,促使后者发育分化。没有胚乳的帮助,胚无法存活,更不能分化。胚乳的发育模式有

三种类型,其中水稻属于核型,其特点是初生胚乳核先经一段游离核分裂,然后才形成细胞。细胞形成以后,胚乳中逐渐积累淀粉与蛋白质等养料,即所谓“灌浆”,同时水分逐渐减少,因而在种子质地上有“乳熟”、“蜡熟”、“完熟”等时期的划分。

合子的第一次分裂标志新一代个体发育的起始。这次分裂十分关键。包括水稻在内的多数植物的合子分裂都是横向的和不均等(不对称)的,由此产生的两个子细胞在大小与性质上有显著区别:朝合点端的一个较小的细胞称为顶细胞,以后发育为胚;朝珠孔端的一个较大的细胞称为基细胞,以后主要形成胚柄——水稻的胚和胚柄不像许多其他植物那样划分明显。以后,在胚与胚柄中继续进行细胞分裂,胚细胞数目增多而尚无形态上的分化,成为一个球形构造。这种未分化的胚与胚柄合称原胚。根据原胚中细胞数目可细分为2细胞、4细胞、8细胞……原胚;而根据胚的细胞数目则有四分胚、八分胚等的划分。因此,要注意原胚和胚在概念上和应用上的区别。例如,4细胞原胚不等于四分胚,前者是由两个胚细胞与两个胚柄细胞组成的单位,后者则是不包胚柄在内的、由顶细胞分裂而来的4个胚细胞组成的单位,余类推。由此可见,从合子不等分裂开始,就决定了原胚的极性和顶—基轴向,预定了未来胚的根、苗分化。

由原胚到胚启动分化,是胚胎发育中另一个重要关键时刻。双子叶植物与单子叶植物胚的分化模式区别很大。在双子叶植物中,原胚发育到一定时候,其顶端两侧部位细胞分裂加速,形成两个对等的突起,原胚由球形变为心形,标志着分化的开始。这两个突起就是子叶原基。子叶原基后来继续生长,延伸为两片子叶。另外,在子叶原基之间、胚的顶端中部出现一团分生组织,即胚芽原基,而在与胚芽原基相对的胚的茎端则出现胚根原基。二者之间的延伸部分是下胚轴。子叶、胚芽、胚根、

下胚轴共同组成分化胚的基本结构,而胚也由心形延伸为鱼雷形,以后子叶进一步扩展成片状。球形期、心形期、鱼雷形期、子叶期代表双子叶植物典型的胚胎分期。双子叶植物胚分化的特点是:胚芽顶生,子叶2枚、侧生。单子叶植物则不同,胚分化从一侧开始,出现胚芽原基,而子叶原基只有1个,位于胚的顶端。一般认为,在进化过程中,单子叶植物是由原始双子叶植物派生的,其两片子叶之一退化,仅一片发育。至于另一片子叶退化后成为哪种痕迹器官,此处不议。水稻等禾本科植物的胚分化也遵循胚芽侧生、子叶顶生这种单子叶植物的一般模式,但在结构上有更复杂的特点,它包括盾片(子叶)、胚芽、胚芽鞘、胚根、胚根鞘、外胚叶等组成部分。

和胚乳、胚的发育同步,胚珠成熟为种子,子房成熟为果实。水稻果实与种子的特点是:胚居种子腹部的一角,胚乳占种子绝大部分。胚乳外层有数层特化的细胞,称为糊粉层;内部则为含淀粉的胚乳。胚乳外方被种皮(珠被发育而来)和果皮(子房壁发育而来)包被,二者在成熟过程中紧密愈合成皮膜状结构,这是禾本科果实的共同特征,特称颖果。水稻则在颖果外方更有由外颖与内颖变化而来的谷壳包裹,称为谷粒。这样,水稻“种子”由外至内逐层剥离可分为谷粒(谷壳+颖果)、米粒(糙米,即颖果,包括果皮+种皮+胚乳+胚)、精米(糙米加工的产物,脱去果皮、种皮、糊粉层,甚至胚,仅存淀粉胚乳)。而农业生产中习惯称呼的“种子”,从植物学角度看,是上述谷粒这样一种复合的结构。

至此,我们已经以最简略的方式勾勒出植物生殖的全过程。现以水稻为代表,将这个过程表述如图0-1。总的看来,水稻生殖过程包括以下几个大的环节:①花的诱导。这是由营养生长向生殖的转变阶段,是有性生殖的前奏。②幼穗发育。即花序与花芽形成阶段,奠定了稻穗和颖花的结构框架。③性细胞发

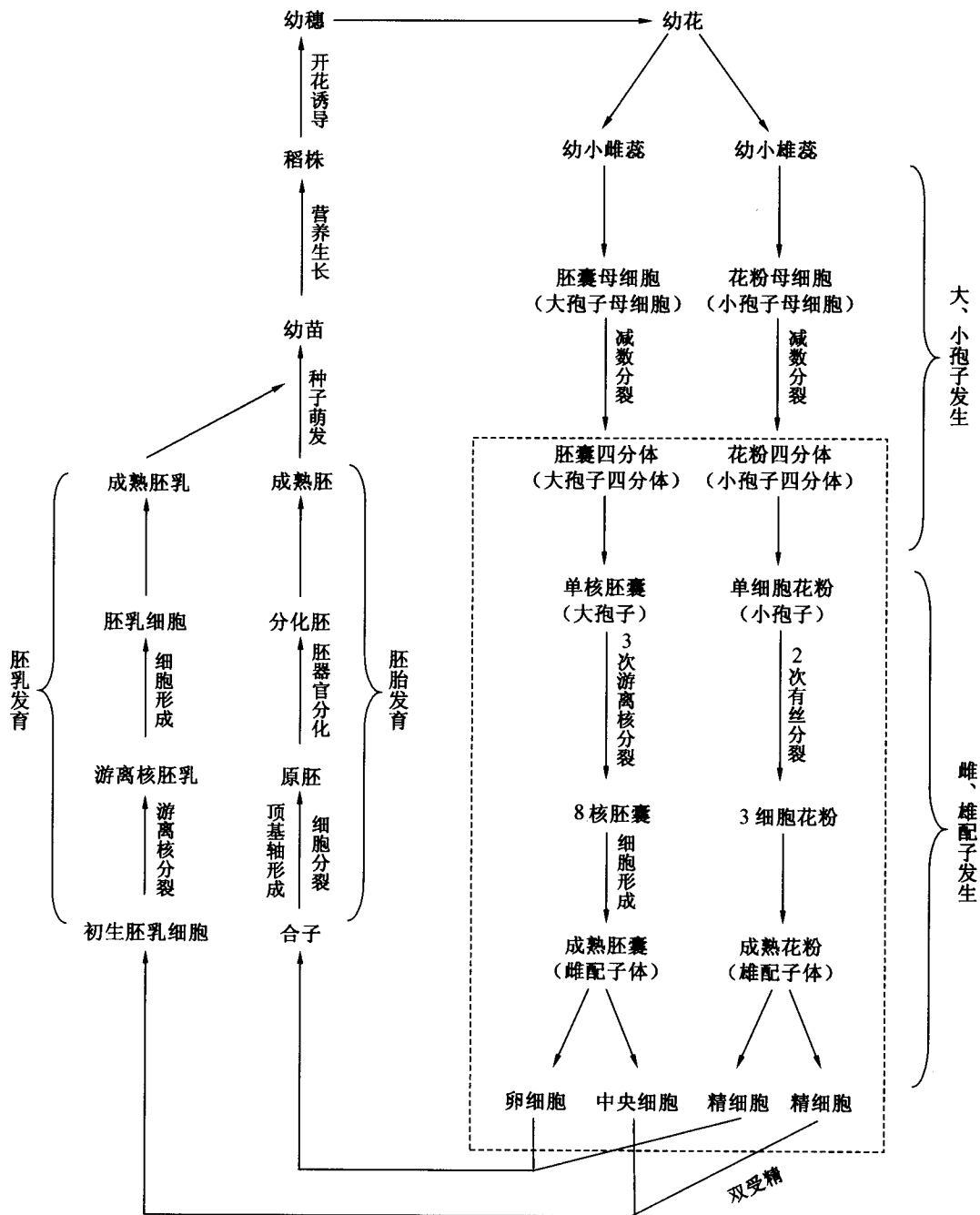


图 0-1 水稻生活史图解

图中重点显示有性生殖在生活史中的所占部分。除种子萌发与营养生长外,全部归入有性生殖范畴。其中虚线框内属于配子体世代,其余属于亲代与子代的孢子体世代。

育。包括花粉发育(小孢子发生—雄配子发生)与胚囊发育(大孢子发生—雌配子发生)。这是受精前的发育阶段。④开花、传粉与受精。这是有性生殖的中心环节。⑤胚、胚乳与颖果发育。这是受精后的发育阶段,也是下一代个体发育的初始阶段。有性生殖是植物传宗接代的主要方式,是亲、子代的桥梁,是遗传育种必经途径,也是人类获取粮食产品(就水稻而言就是大米)的途径。从世代交替观点看来,植物整个有性生殖从亲代孢子体世代后期开始,通过减数分裂转入配子体世代,又通过受精转入子代孢子体的初期阶段;染色体倍性

也跨越了二倍体—单倍体—二倍体三个阶段。加之被子植物的雌、雄配子体在进化过程中退化成为只能在显微镜下才能观察到的微小形态,并且在生理上依赖孢子体而呈现异养的、类似“寄生”的状态,其变化之复杂、结构之精巧、机理之深奥,是植物发育生物学中最难攻克堡垒。正因为如此,当代植物生殖生物学必须汇集多学科的力量,从形态结构、生理功能、遗传控制等不同角度,在分子、细胞、组织、器官等不同层次上共同探索其奥秘。以上便是我们在切入水稻生殖生物学这一特定主题之前应当拥有的基本背景知识与概念。

第一章 花的诱导

花的诱导(floral induction)或称开花诱导,是植物生活中一个关键性的发育事件。植物通过花的诱导由营养生长转变为生殖发育。从字面上看,开花(flowering)一词实际上有两种不同的含义:一是指花的形成,即本章所涉及的范畴,最好称为“成花”;二是指花朵的开放过程,即第五章“开花与传粉”中所讨论的开花(anthesis)。我们在阅读与使用同一术语时,对以上两种含义应有明确的界定。

植物从种子萌发开始进入营养生长,其苗尖分生组织(shoot apical meristem, SAM)即茎生长点不断产生新的枝叶。到了一定时期, SAM 接收环境信号而发生质的变化,开始分化生殖器官,这就是开花诱导。有些植物的开花对环境信号的要求很严格,表现为“专性反应”(obligate response);而在另一些植物中,特殊环境信号并非必要条件,仅起加速向生殖转变的作用,表现为“兼性反应”(facultative response)。水稻属短日植物,许多品种只有在经过短日照后方能抽穗开花,如长江流域栽种的许多一季晚稻品种;但也有部分品种则对短日照没有严格要求而对适当的高温反应明显,如许多早稻和中稻品种。水稻兼有短日植物和喜温植物两方面的特性,而在不同品种中二者有所偏重。明白这一点,就能知道:为什么在长江流域早稻品种常能作双季晚稻栽培,而晚稻品种通常不能用作早稻?为什么将原产北方的品种引种到南方往往提早抽穗,而由南

向北的引种往往推迟甚至不能抽穗?在杂交育种中,如欲将早、中、晚品种杂交,如何使它们花期相遇?所以我们先从水稻的感光性与感温性讲起。

第一节 感光性与感温性

感光性

这里所说的感光性,特指水稻在生长发育的一定时期对外界光照长度的感受与反应特性。有人将水稻由播种到开花分成三个时期:基本营养生长期(basic vegetative phase)、光周期敏感期(photoperiod-sensitive phase)与后光周期敏感期(post-photoperiod sensitive phase)(Yin et al. 1997)。光周期敏感期就是水稻感光性最强并决定开花诱导的时期。但在由幼穗分化起始至开花之间的时段内,水稻对光周期仍有一定的反应,这种光周期敏感性的继续并非仅仅由于幼穗起始前光周期诱导的遗留效应(Yin et al. 1998)。

地球上日照长度因纬度与季节而变化。地球每自转一周约 24h,不因地理位置与季节而变化,但 24h 内的昼夜相对长度(即自然光周期)却因以上条件而异。我国所处的北半球,一年中冬至日照最短,夏至日照最长,春分与秋分昼夜接近平分。但在同一节令,不同纬度地区的日照长度各异。表 1-1 列举了几个

代表性地点的四季日照长度的资料。譬如在夏至这一天,海南岛的海口日照长度为 13h 20min;愈往北,日照愈长,至东北的满洲里,长达 16h 22min。再以武汉作为长江流域的代表地区,若把从 1 月至 12 月全年日照长度的变化绘成曲线(图 1-1),则呈现标准的常态分布,即由 1 月至 6 月逐渐延长,由 7 月至 12 月逐渐缩短。水稻原产低纬度地区,适应于在较短日照条件下开花,其中感光性强的品种一般需要在由夏入秋、日照缩短到一定程度的条件下以通过光周期敏感期。这类品种无论怎样去提早播种,都只能延长其营养生长期,而不

能提早转入生殖发育;而感光性不强的品种则对短日照要求不严格。

表 1-1 我国不同纬度地点四季日照长度的变化

地 点	纬 度 (近似值)	日照长度(h : min)			
		春分	夏至	秋分	冬至
海 口	20°	12 : 08	13 : 20	12 : 08	10 : 56
广 州	23°	12 : 08	13 : 23	12 : 08	10 : 42
武 汉	30°	12 : 09	14 : 05	12 : 09	10 : 13
北 京	40°	12 : 10	15 : 01	12 : 11	9 : 13
满洲里	50°	12 : 20	16 : 22	12 : 14	8 : 04

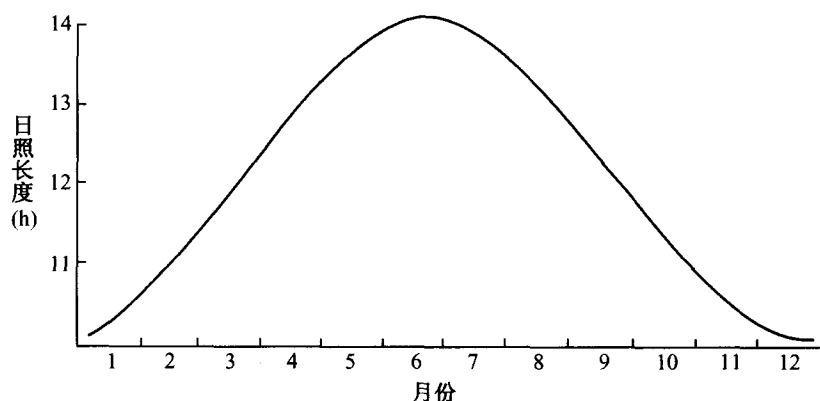


图 1-1 武汉(北纬 30 度 38 分)一年中日照长度的变化

为了研究各类品种感光性的强弱,可以采用人工缩短与延长光照的方法。水稻要到一定秧龄(例如 4 叶期)以后才能接受光周期处理,处理天数一般在半个月以上。表 1-2 记载了早年的一次实验结果(汪向明等,1959)。5 个供试品种分别代表在武汉地区栽培的熟期程度不同的晚稻、中稻、早稻。将它们分别置于自然日照(对照)、10h 短日照、人工不断光照三种条件下,观察其抽穗的迟早。在自然日照条件下,由华南引进的“糯籽稻”直至秋末始终不抽穗;一季晚稻“老来青”由播种至抽穗需要 103 天;而中稻与早稻品种则大为缩短。在 10h 短日照条件下,所有供试品种均提早抽穗,尤其是晚稻的抽穗期大幅度提早至几与早稻相近。在不断光照条件下,晚稻品种不抽

穗,而中稻与早稻品种也较对照条件下抽穗推迟。这说明,晚稻品种对光周期十分敏感;早、中稻品种则反应较为迟钝,但短日照仍有利于其提早开花,长日照则反之。

表 1-2 不同水稻品种在人工光照处理条件下的表现
(摘引自汪向明等,1959)

品 种	不同光照条件下由播种至抽穗天数		
	自然日照 (对照)	10h 日照	24h 光照
糯籽稻(晚稻)	不抽穗	40	不抽穗
老来青(晚稻)	103	47	不抽穗
胜利籼(中稻)	68	54	75
南特号(早稻)	54	47	74
青森五号(早稻)	47	34	69