

被子植物生殖生物学

Reproductive Biology of Angiosperms

胡适宜 著



高等教育出版社

被子植物生殖生物学

Reproductive Biology of Angiosperms

胡适宜 著

高等教育出版社

内 容 提 要

本书在 1983 年出版的《被子植物胚胎学》的基础上重新编写。内容包括了原书阐述的传统被子植物胚胎学的基本知识,增加了大量本门学科近年应用新的细胞生物学方法研究获得的新知识。全书共分十一章,依次叙述植物胚胎学的历史和现状,植物界的有性生殖和世代交替,小孢子囊及小孢子发生,雄配子体,大孢子囊及大孢子发生,雌配子体,受精,胚乳,胚,无融合生殖,多胚现象。书中配合文字描述有丰富的插图和照片。各章后附参考文献,书后附名词中英文索引及植物名称中文与拉丁文对照表。

本书可作为植物科学有关专业的大学生和研究生学习本门学科的教学用书,也可作为有关科研人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

被子植物生殖生物学/胡适宜著. —北京:高等教育出版社,2005. 12

ISBN 7-04-017941-5

I. 被... II. 胡... III. 被子植物-植物学:胚胎学 IV. Q949.704

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 125100 号

策划编辑 林金安 责任编辑 林 琳 封面设计 李卫青
责任绘图 朱 静 责任印制 朱学忠

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010-58581118
社 址	北京市西城区德外大街 4 号	免费咨询	800-810-0598
邮政编码	100011	网 址	http://www.hep.edu.cn
总 机	010-58581000		http://www.hep.com.cn
经 销	蓝色畅想图书发行有限公司	网上订购	http://www.landaco.com
印 刷	北京佳信达艺术印刷有限公司		http://www.landaco.com.cn
		畅想教育	http://www.widedu.com
开 本	787 × 1092 1/16	版 次	2005 年 12 月第 1 版
印 张	18.75	印 次	2005 年 12 月第 1 次印刷
字 数	450 000	定 价	38.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 17941-00

前 言

我于1983年所著的《被子植物胚胎学》出版至今已二十余年,其间多次重印,1987年是第四次重印(可能是最后一次),1990年由高等教育出版社授权又由台湾晓园出版社用繁体字出版。本书之所以有众多的读者,似乎正如书中前言所言,是时逢植物胚胎学在我国兴起的需要(见后《被子植物胚胎学:前言》)。本书为青年学生学习植物胚胎学这一学科的知识,为植物工作者开展这一领域的研究曾起到积极的作用。20世纪80年代,植物胚胎学发展迅速,不断涌现新的研究技术和新的研究成果。有鉴于此,约十年前就有感于《被子植物胚胎学》应及时加入新的资料,也有一些同行朋友向我提出修订本书的建议。可惜在各种事务中终未兼顾此事,迟至2002年才着手在原书的基础上重新撰写。在整理大量新的资料过程中,意识到被子植物生殖过程的研究已深入到分子生物学水平并正迅速发展,以及生殖过程的实验研究已成为当今生殖生物学中一个极为活跃的领域,有大量新的内容。考虑到本书不宜包罗过广,也限于本人的能力,决定此次修订着重于充实基础理论方面的知识,深度限于细胞学水平,及不包括实验部分的内容。鉴于该学科性质上的变化,将书名改为《被子植物生殖生物学》。原书实验胚胎学的部分,将由我与朱至清教授合作另行撰写。

本书实质上是1983年《被子植物胚胎学》的修订版,拟依然保持原书的结构体系和写作风格。在结构上仍按生殖过程的自然顺序叙述,在新、老资料的安排方面,考虑到不论学科如何向前发展,生殖发育的过程及各种结构形态的描述,作为本门学科的基础知识,始终有它重要的价值,正如高层建筑不能无坚固的奠基一样。所以本书的修订本着一个基本原则:新、老内容交融,在叙述被子植物有性生殖基础知识的同时注入新的概念和理论。生殖过程的各个环节研究的进展有快有慢,像雄配子体、雌配子体与受精,新的研究资料较其他的丰富得多,所以这几个题目的篇幅比原书大为扩增。在文献资料的取舍方面,首先注意到从理论的高度审视,其次偏重选取对研究的问题较透彻的资料。本书基本上是教科书体系,因此在处理某些虽已有深入研究和资料很多的新问题上,可能没有详尽的阐述。在各章中列出主要文献的出处,期望能对读者查阅需要进一步了解的问题时有所帮助。

书中的图,引用其他作者的都注明来源。外国书刊上的照片一律未引用,这是为避免办理版权事宜的麻烦。许多图是原《被子植物胚胎学》书上的,这些图是根据教学或科研的切片绘制,大多是我与申家恒教授合作完成。图曾得到读者的称赞,这与申家恒教授的帮助和他绘图熟练规范的技巧不可分。本书增加了许多显微和超微结构的照片,同样是我们教学与研究工作的资料。其中不少照片选自我们研究生学位论文

的研究,有发表的也有未发表的。在完成本书的写作时,特别怀念这些学生们曾在实验室日夜努力工作的场景,他们的卓越研究成果收集在本书内,他们可在本书中找到自己的名字,这里包含了我对他们的谢意。在我们的研究中,许多光镜和电镜样品制作和观察实验工作,徐丽云同志直接参与或辅助,我与研究生们都铭记着她曾做出的贡献。

在我编写本书过程中,许多同行专家给予我莫大的帮助。特别要提到的,当年《被子植物胚胎学》出版时,杨弘远教授曾撰文介绍本书并给予很高的评价(植物学通报,1983年2期),尤其可贵的是还直接向我提出书中一些不妥之处作为修订再版时的建议。他与周嫦教授一直关心和支持本书的修订出版,他们提出的宝贵意见是对我最真诚的帮助。在这里还必须提及的:母锡金、孙敬三、朱至清、田惠桥、李一勤教授,积极为我提供我所需要的文献资料或自己研究的照片;原书中涉及许多未定中文名的罕见植物,曾得到徐祥浩和汪劲武两位教授帮助查证中文名称,本书新增加的又得到汪劲武教授及洪涛和李文钿教授鼎力相助;还有不少同志在各方面的帮助,他们的大名恕不一一提出。在同行朋友们的关切与支持下使我能顺利完成本书的编写,在此一并表示我对他们衷心的感谢!我还要感谢我的胞弟胡守真,在我编写本书的过程中,他发挥自己在电脑处理上的专长,在汇集编排资料上为我做了大量的工作,为本书的出版尽他所能做出贡献。最后,我还要感谢高等教育出版社为本书的出版做了大量的工作,特别是研究生教育与学术著作分社社长林金安同志一直对本书出版的关怀,林琳同志在编辑工作中付出的辛劳。

在当今生殖生物学迅速发展的时代,新的研究成果不断涌现,在如此丰富的知识库里如何搜集、精选和综合资料,这是既繁重而又不易做好的事,深感力不从心。虽力求本书内容能够反映被子植物胚胎学新的面貌,但个人的能力所限,不可能没有遗漏、疏忽及错误的判断之处,希望读者不吝指正。

胡适宜

北京大学 生命科学学院

2005年7月

《被子植物胚胎学》前言

植物胚胎学是植物学的一个分支学科,它与植物细胞学、植物遗传学、植物生理学和发育生物学等学科都有密切的联系,并且是农林科学,特别是植物育种和植物栽培等应用科学的理论基础。我国自五十年代开始才逐渐在一些高等院校开设植物胚胎学课程,并在一些研究单位和高等院校开展植物胚胎学的研究工作。印度德里大学植物胚胎学家 Maheshwari P. 于 1950 年所著《被子植物胚胎学引论》一书(1966 年出版了中文翻译本),一直是我国植物胚胎学工作者的主要参考书。然而,近二十多年来,植物胚胎学由于引入了许多新的实验技术,几乎在所有的重大问题上都有了新的进展,建立了不少新的理论和概念。而以组织培养技术为主要方法的实验胚胎学工作更是蓬勃发展,正在形成高潮。植物胚胎学作为植物科学体系中一个重要的分支学科,愈来愈为广大的植物工作者所认识,它的新的理论上的成就和实验技术愈来愈显示出它对农业和林业生产的重要意义。当前,全国综合性大学、师范院校和农林院校纷纷开设植物胚胎学课程,许多有关植物学的研究单位增设了植物胚胎学的研究课题,这是我国植物胚胎学发展的一个十分可喜的现象。因此,无论在植物胚胎学的教学上,或是从研究工作者的需要上,都要求有一本既能系统地介绍该学科基础知识,又能反映最新成就的教科书。为此,不揣浅陋,我在原来多年教学所用讲义的基础上,经过修改和充实,写成此书,以应当前教学的需要,同时也可为此方面的研究者提供参考。

在编写本书时,考虑到当前我国植物胚胎学的教科书和参考书都还缺少,因此在内容取舍上,一方面尽量包括最基本的胚胎学知识,另一方面力求反映当前胚胎学的新成就和有关在生产实践上的问题。希望初学者在掌握本学科基本知识的同时,也能了解本学科的发展趋势,引导他们应用所掌握的理论知识去联系生产实际中的问题。书中各章列出了所引用的主要文献,便于读者进一步查阅和学习。由于作者水平有限,编写的时间紧迫,书中内容还与我个人所期望的有很大的距离,而且肯定有不少缺点和错误,衷心欢迎读者指教,以便再版时改正。

本书的插图和照片,有不少取自我们教学的切片和本人的研究工作所绘制的,其中包括一部分没有发表过的工作。借用其他书刊和其他作者的图片,都已加以注明。申家恒同志帮助了一部分绘图工作;全书涉及的大量外国植物和罕见植物的中文名称的翻译工作是由徐祥浩和汪劲武两先生大力帮助完成的;本书的第十五章是委托朱激先生根据他自己的论文改写的;还有其他不少同志为本书编写提供了资料和帮助,作者向他们表示深切的感谢!

在编写本书时,非常怀念我的已故老师张景钺先生和吴素萱先生。他们对我广泛

的植物学基础的教导和植物学技术的训练,使我在编写本书时有可能涉及较广泛的问题,他们严谨的治学态度和诲人不倦的精神是我永远不能忘怀的。当然,我的植物胚胎学导师王伏雄先生更是始终对我在多方面直接教导,在教学和科研给予我毫无保留的帮助和关怀,使我能够完成本书的编写,在此致以诚挚的感谢。

北京大学生物系 胡适宜

一九八二年九月二十日

郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话：(010) 58581897/58581896/58581879

传 真：(010) 82086060

E - mail：dd@hep.com.cn

通信地址：北京市西城区德外大街4号

高等教育出版社打击盗版办公室

邮 编：100011

购书请拨打电话：(010)58581118

目 录

第一章 植物胚胎学:历史和现状	(1)
1.1 历史简述	(1)
1.2 生殖生物学阶段研究的重大进展	(5)
1.2.1 雄性生殖单位及精子二型性、雌性生殖单位现象的发现	(5)
1.2.2 生殖系统(器官与组织)中的细胞骨架与功能	(6)
1.2.3 生殖系统中传递细胞的分布与功能	(6)
1.2.4 在生殖系统中多倍体的作用	(7)
1.2.5 钙在雌蕊中的分布及在受精过程中的作用	(8)
1.3 结语	(9)
参考文献	(10)
第二章 植物界的有性生殖和世代交替	(12)
2.1 无性生殖与有性生殖	(12)
2.2 植物界有性生殖的发展	(13)
2.3 植物生活周期中的世代交替	(16)
2.4 不同类群植物的生活周期	(17)
2.4.1 苔藓植物	(17)
2.4.2 蕨类植物	(18)
2.4.3 种子植物——裸子植物和被子植物	(20)
2.5 高等植物生活周期中孢子体发展的优越性	(27)
参考文献	(28)
第三章 小孢子囊及小孢子发生	(29)
3.1 花药壁和小孢子母细胞形成	(29)
3.2 花药壁	(31)
3.2.1 花药壁形成的方式	(31)
3.2.2 表皮、药室内壁和中层	(31)
3.2.3 绒毡层	(33)
3.3 小孢子母细胞	(43)
3.4 小孢子母细胞减数分裂	(44)
3.4.1 减数分裂的一般过程	(44)
3.4.2 胞质分裂时分裂面的决定和细胞壁的形成	(47)
3.4.3 减数分裂期间小孢子母细胞的细胞质改组	(49)
3.4.4 减数分裂期间核液泡的形成	(51)
3.4.5 减数分裂期间细胞质的联结与隔离	(51)
3.5 小孢子四分体	(54)

参考文献	(56)
第四章 雄配子体	(58)
4.1 小孢子有丝分裂——营养细胞和生殖细胞的形成	(59)
4.2 在雄配子体中生殖细胞与营养细胞的分化	(62)
4.3 精细胞的形成和结构	(69)
4.3.1 精细胞的形成	(69)
4.3.2 精细胞的形态与结构	(70)
4.3.3 雄性生殖单位和精子二型性	(73)
4.4 成熟花粉的内含物	(78)
4.5 花粉壁	(79)
4.5.1 花粉壁的结构	(79)
4.5.2 花粉壁的发育	(80)
4.5.3 萌发孔	(81)
4.6 花粉壁蛋白	(83)
4.7 花粉覆盖物——花粉鞘和含油层	(84)
4.8 异常的花粉发育	(85)
4.9 雄性不育性	(87)
参考文献	(88)
第五章 大孢子囊及大孢子发生	(93)
5.1 胚珠的形态与发育	(93)
5.2 胚珠的组成	(94)
5.2.1 珠被	(94)
5.2.2 珠孔	(96)
5.2.3 珠心	(97)
5.2.4 胚珠的维管束	(99)
5.3 大孢子发生	(99)
5.3.1 孢原	(99)
5.3.2 大孢子母细胞减数分裂形成大孢子的过程	(100)
5.3.3 功能大孢子的决定	(102)
参考文献	(103)
第六章 雌配子体	(106)
6.1 胚囊的发育及类型	(106)
6.1.1 单孢子胚囊	(106)
6.1.2 双孢子胚囊	(110)
6.1.3 四孢子胚囊	(110)
6.1.4 一种新类型胚囊及当前对雌配子体演化的假说	(114)
6.2 胚囊的细胞化	(116)
6.3 胚囊细胞的成熟	(116)
6.4 成熟雌配子体	(117)

6.4.1 成熟雌配子体的结构	(117)
6.4.2 卵器与雌性生殖单位	(128)
6.5 作为吸器功能的胚囊	(128)
6.6 胚囊的营养	(130)
参考文献	(131)
第七章 受精	(134)
7.1 柱头和花柱	(134)
7.1.1 柱头	(134)
7.1.2 花柱	(138)
7.2 花粉萌发和花粉管生长	(143)
7.2.1 花粉在柱头上的黏附、水合和萌发	(143)
7.2.2 花粉管生长	(144)
7.2.3 在花粉管中精细胞的移动	(146)
7.2.4 花粉管进入柱头和在花柱中生长的道路	(146)
7.3 花粉-雌蕊的相互作用	(148)
7.3.1 不亲和性	(148)
7.3.2 花粉-雌蕊组织间的识别反应——接受与拒绝	(149)
7.4 花粉管进入胚珠和胚囊及精细胞的释放	(152)
7.4.1 花粉管进入胚珠的方式	(152)
7.4.2 花粉管进入胚囊的途径——助细胞接受花粉管的作用	(154)
7.4.3 花粉管内含物的释放	(155)
7.5 配子的融合	(156)
7.5.1 在胚囊中精细胞的传送,精细胞在融合前的状态	(156)
7.5.2 配子融合的方式——雄配子细胞质的参与	(158)
7.5.3 核的融合	(161)
7.5.4 钙与配子的融合及卵的激活	(162)
7.6 精核和卵核及合子中 DNA 的含量、核配合与细胞周期的关系	(164)
7.6.1 孚尔根反应显示的配子和合子核中 DNA 存在的状态	(164)
7.6.2 配子核 DNA 含量与细胞周期的状态	(165)
7.6.3 配子核配合与细胞周期之间的关系	(166)
7.7 倾向受精、精卵识别与多精入卵	(170)
7.7.1 倾向受精(偏向受精)	(170)
7.7.2 配子识别的假说	(171)
7.7.3 多数花粉管进入胚囊和多精入卵的可能性	(171)
7.8 受精全过程经历的时间	(173)
7.9 双受精的起源	(175)
参考文献	(176)
第八章 胚乳	(183)
8.1 胚乳发育的类型	(183)

8.1.1 核型胚乳	(183)
8.1.2 细胞型胚乳	(189)
8.1.3 沼生目型胚乳	(189)
8.2 胚乳的吸器结构	(191)
8.3 嚼烂状胚乳	(195)
8.4 胚乳的细胞学	(196)
8.4.1 胚乳组织的倍性及不正规的有丝分裂	(196)
8.4.2 糊粉的和淀粉的胚乳的分化	(197)
8.4.3 胚乳发育中珠心的自溶和被吸收,传递细胞的作用	(198)
8.5 胚乳的营养作用	(199)
8.6 异粉性和镶嵌胚乳的现象	(200)
参考文献	(201)
第九章 胚	(204)
9.1 合子	(204)
9.2 胚胎发生	(207)
9.2.1 原胚	(207)
9.2.2 双子叶植物与单子叶植物胚的分化	(209)
9.2.3 胚胎发生的类型	(216)
9.3 胚柄的结构与功能	(218)
9.3.1 胚柄的形态	(218)
9.3.2 胚柄细胞的超微结构和生理学	(219)
9.3.3 胚柄细胞核的细胞学	(223)
9.4 胚和胚乳之间的关系	(224)
9.5 胚在异己胚乳中的生长	(226)
9.6 偏离寻常的胚胎发育方式	(226)
9.6.1 多核的原胚	(226)
9.6.2 胚的延迟分化	(227)
参考文献	(229)
第十章 无融合生殖	(232)
10.1 配子体无融合生殖的类型	(232)
10.2 单倍体无融合生殖	(233)
10.2.1 孤雌生殖	(233)
10.2.2 单雄生殖	(235)
10.2.3 无配子生殖	(236)
10.3 二倍体无融合生殖	(239)
10.3.1 几种二倍体孢子生殖的胚囊的发育	(239)
10.3.2 无孢子生殖	(240)
10.3.3 二倍体无融合生殖的胚胎发生	(241)
10.4 半配合生殖	(242)

10.5 配子体无融合生殖的遗传基础	(243)
参考文献	(245)
第十一章 多胚现象	(248)
11.1 简单多胚	(248)
11.1.1 裂生多胚	(248)
11.1.2 从额外的卵细胞产生胚	(249)
11.1.3 从胚囊内卵细胞以外的细胞产生胚——助细胞胚 和反足细胞胚	(250)
11.1.4 从胚囊外面的细胞产生胚——不定胚	(251)
11.2 复多胚	(257)
11.3 种子内附加胚的来源与倍性的组合	(258)
11.4 多胚现象的起因	(258)
11.5 多胚现象的意义和人工诱导	(259)
参考文献	(260)
英中名词索引	(263)
中英名词索引	(268)
拉汉植物名称对照	(273)
汉拉植物名称对照	(280)

第一章 植物胚胎学:历史和现状

1.1 历史简述

植物胚胎学是研究植物有性生殖过程的科学。在植物科学中被子植物胚胎学的诞生,成为一门分支学科的历史,在 Maheshwari (1950) 的专著《Introduction to the Embryology of Angiosperms》中有较详细的叙述,这里摘其要点叙述。

人们在生产实践中对于性别的认识和利用可以认为是胚胎学研究的萌芽。根据希腊人 Theophrastus 在《植物的探索》一书中的记载远在 3000 年以前,阿拉伯人和亚术人对海枣 (*Phoenix dactylifera*) 已认识到有雌雄性之分,并且为了获得海枣的丰收,他们每年举行一次人工传粉的仪式。由此可见,人们对植物的性别早就有认识。然而,人们对于性别有科学的认识却是到 17 世纪才开始的。

农业实践的需要推动了生物学家对有性生殖过程进行科学的探讨,这可追溯到 17 世纪的末叶至 18 世纪初期一些生物学家的实验观察和做出的贡献。Camerarius (1694) 发现在桑树附近若无雄性植物生长,只形成败育的种子。由此他获得了启发,用一年生山黧 (*Mercurialis annua*) 进行雌株隔离的试验,进一步证明了雌株在无雄株接近的情况下不能结实。后来,他又对其他的植物作了实验,最后将实验的结果写成了“植物的性”的著名的论文。Camerarius 在他的著作中详细描写了花、花药、花粉及胚珠,肯定了花药是植物的雄性器官,而子房和花柱则是雌性器官。其后, Kölreuter (1761) 曾进行植物杂交试验,在石竹属 (*Dianthus*)、天仙子属 (*Hyoscyamus*)、紫罗兰属 (*Matthiola*) 和烟草属 (*Nicotiana*) 植物中,通过人工杂交培养出一些杂种。他观察到如果一种植物的柱头用同种花粉和异种花粉同时传粉,在一般情况下,只有同种花粉在受精中起作用。Kölreuter 的工作一方面明确了两性的存在,另一方面推动了传粉生物学的研究。Sprengel (1793) 根据自己所做的大量材料的观察,证明了某些昆虫在许多植物受精过程中占有非常重要的地位。在他的《揭露自然的秘密》一书中详细地描写了这一现象。后来,伟大的生物学家达尔文 (Darwin) 在花朵对于异花受精的适应性方面进行了大量观察和试验,在 1916 年发表了他 30 年来的工作总结——《植物界异花受精和自花受精的效果》。在这本极有价值的著作里,他提出了传粉生物学中的一个重要规律,即异花受精有利,自花受精有害。

在认识植物雌雄性的存在以及它们之间的关系的过程中,引导人们进一步去探索这一过程的本质。花粉管的发现促进了这一方面的微观研究,虽然第一次在显微镜下看到从花粉粒突出小管似是偶然的,但由此引起一连串的在显微镜下的研究,以至后人把花粉管的发现看做是胚胎学研究的开端。

Amici (1824) 最早发现花粉管和揭露其在受精事件中的作用。他是意大利天文学家、数学家及显微镜制造者,当他在显微镜下观察马齿苋 (*Portulaca oleracea*) 的柱头时,发现了花

粉粒附着在柱头毛上,突然,花粉粒裂开,接着伸出一小管,它进入柱头组织。这一发现,引起当时植物学者很大的注意。年轻的法国植物学家 Brongniart(1827)用大量已受粉的柱头进行了同样的观察,发现花粉管的形成是一个普遍的现象。不过,他相信花粉管穿入柱头后破裂,释放出其中颗粒状的内容物,通过花柱而进入胚珠中。后来,Amici(1830)继续对马齿苋、木槿(*Hibiscus syriacus*)及其他植物进行观察,成功地追踪到花粉管经过花柱组织而长到胚珠中。在当时,这一发现引起生物学家很大的兴趣,为了解释花粉管与胚的发生的关系,曾经提出两种不同的观点。一派以 Schleiden(1837)为代表,他认为花粉管带有未来的植物——“胚泡”(embryonal vesicle),而胚囊只是“胚泡”的“孵卵器”,“胚泡”在其中取得营养而产生新的小植物。这种结论显然否认在植物中有性的作用,但是 Schleiden 能够使他的荒谬的观点得到许多人的拥护,其中最热心的是 Schacht。在他 1850 年出版的专著中有 26 个图版,图中都把卵细胞误认作花粉管的末端。

另一派的见解是以 Amici 为代表,反对 Schleiden 提出的假说,他们认为花粉管带到胚珠中的只是花粉的物质。在 1847 年 Amici 对红门兰属(*Orchis*)所作的观察,清楚地证明了在花粉管未进入胚囊之前,其中已存在“芽泡”(germinal vesicle),它在花粉管含有物的影响下发育和形成胚。

这两种观点的争论持续了十多年,直到 1849 年 Hofmeister 发表了“显花植物胚的发生”的著名论文以后,才得到解决。Hofmeister 观察了 19 属 38 种植物,他的工作完全支持 Amici 的看法,证明胚都是起源于胚囊中已存在的一个细胞(即以后知道的卵细胞)而并非由花粉管的末端发生。他描绘了 400 多幅很精细的图,用以表示这一过程。这一工作是如此细致,令人信服,对于胚的起源问题至此得到了正确的认识。植物学家回想这段花粉管作用争论的历史时,感叹可从中受到教益:科学工作者对解决一个疑难问题只能依赖深入的探究,虽然错误的“花粉管带有未来的植物”理论当时曾被认作是正确的,并得到奖励,但不符事实的理论最终被抛弃。

19 世纪的中叶和后期,胚胎学的研究发展很迅速,对于雌雄配子体的结构和发育、胚的发育以及两性的融合过程等,做了许多工作。

在雄配子体的发育和结构方面,Hofmeister(1848)有很大的贡献。他很详细地描述了紫露草属(*Tradescantia*)小孢子母细胞形成四分体的过程,尽管他还不能正确地解释在这一过程中染色体发生的复杂的一系列变化。Hartig 及其他一些研究者指出,成熟花粉粒中有二核的结构。Strasburger(1877)和他的学生 Elfving(1879)的进一步观察,确定了花粉粒中具二核的普遍性。Elfving 并从花柱中解剖出花粉管,看到其中有三个核。这就是我们现在知道的两个雄配子和一个营养核。不过当时他对花粉粒中的核的性质并不认识,甚至把较小的一个细胞误认是营养细胞,而把较大的一个误认是生殖细胞,正好颠倒了。

关于雌配子体的结构,Hofmeister 首先区分出胚囊两极中的细胞群。有关胚囊的起源和发育,则是由 Strasburger(1879)对分叉蓼(*Polygonum divaricatum*)进行了详细的描述后,最早得到了说明,这就是后来被确定是大多数植物胚囊发育的一种方式,即蓼型。在这不久,Treub 和 Mellink 报道了蓼型以外的胚囊发育方式,即百合属(*Lilium*)、郁金香属(*Tulipa*)的四孢子胚囊的类型。

胚的发育过程,最早由 Hanstein(1870)对荠菜(*Capsella bursa-pastoris*)和泽泻(*Alisma plantago-aquatica*)作了详细的描述。在种子中存在多胚现象,很早就被发现,Leeuwenhoek

在1719年已经指出柑橘属(*Citrus*)植物的种子中存在数个胚, Strasburger(1878)也证明在一种酸橙(*Citrus aurantium*)和紫萼(*Hosta ovata*)中有珠心细胞发育成胚的现象,即不定胚现象。

关于配子配合现象,1880年先在裸子植物中发现,四年后 Strasburger(1884)在被子植物中也看到这种现象。他在水晶兰(*Monotropa uniflora*)中观察到胚囊中由花粉管放出的两个雄核,其中一个与卵结合。Strasburger用一系列的图表示精卵结合的连续步骤。此时,对第二雄配子的命运还不清楚。

在此时期,雌雄配子的融合在许多低等植物和动物中已得到同样的证明。然而,在被子植物性的融合过程中存在一个未能解决的问题,即花粉管经常放出两个雄配子,而只有其中一个与卵受精,至于第二个精子的情况怎样,仍是一个不能回答的问题,而且对促使胚囊中形成一个营养组织——胚乳的原因也不了解。这一问题却是在精卵结合发现后十多年才被查明,这就是俄国植物学家 Nawaschin(1898)关于被子植物双受精(double fertilization)的发现。他在欧洲百合(*Lilium martagon*)和细弱贝母(*Fritillaria tenella*)中,观察到进入胚囊内的两个精子,一个与卵融合,另一个与两个极核融合。于是正式提出被子植物的双受精作用。数月以后,法国学者 Guignard(1899)也报道了在百合属和贝母属植物中的双受精作用,并绘有很精细的图。据记载,在 Nawaschin 双受精的论文发表之前,第二雄配子贴近2个极核中的一个已被一些作者看到,但被认为只是偶然现象,或甚至已同时观察到切片上的配子配合和三核合并十分明显而被忽略了(Maheshwari, 1950)。这些往事令人备感 Nawaschin 非凡的洞察力,他超越了传统的观念,对一个新的事实做出了肯定的结论,并指出这一现象的真实意义。在植物胚胎学史上,双受精的发现可认为是一个重大的里程碑。

双受精作用的提出,引起植物学工作者很大的注意,立刻展开了广泛的研究,在几年间即证明双受精作用在被子植物中是一个普遍的现象。

从上面简单的叙述,足以看到从19世纪20年代花粉管的发现始,至19世纪末,对有性生殖的整个过程的发育形态已积累了相当多的资料,奠定了胚胎学的基础。进入20世纪,可以说是植物胚胎学新纪元的开始。一方面一些工作者在过去的基础上做出了文献的总结工作。Coulter 和 Chamberlain(1903)所著的《被子植物形态学》以及 Schnarf(1929)所著的《被子植物胚胎学》是最早的两本经典著作,至今仍是胚胎学有价值的资料。还有不少工作者对于雌雄配子体的发育、精子的形态结构以及胚和胚乳的发育等方面进行更深入和更广泛的观察。另一方面,在丰富的描述性的资料基础上,开辟了比较研究的内容,将胚胎发生中的形态特征应用到系统植物学的工作中,以阐明植物系统发育的地位。这方面的工作,在 Schnarf(1931)所著的《被子植物比较胚胎学》一书中进行了全面的总结。

20世纪30年代,开展了胚胎学的实验性的研究。例如,在人为条件下研究花粉的生活力,花粉的贮藏和萌发,诱导单性生殖和无籽结实,子房,胚珠和胚的离体培养等等。这些工作形成了实验胚胎学的新方向。实验胚胎学研究方向的发展,受到植物育种工作者的重视,更好地利用胚胎学的知识和技术,作为加速植物的繁殖以及改进育种的手段。

在1950年出版了印度著名胚胎学家 Maheshwari 的《被子植物胚胎学引论》一书,该书对20世纪上半叶以前描述胚胎学的成就作了全面的总结,同时概括了比较胚胎学和新发展的实验胚胎学的成就。他指出:“描述胚胎学和系统发育胚胎学的研究将继续下去,但是将来的趋向是朝着实验方面发展”。实验胚胎学的研究方向,在第7次(瑞典斯德哥尔摩,

1950)和第8次(法国巴黎,1954)国际植物学会议上已引起胚胎学家的重视。Maheshwari在这两次会议上所作的评述报告中都指出,现阶段胚胎学的发展要提高对实验胚胎学(控制受精作用、胚胎人工培养、人工单性生殖及人工无籽结实等)工作的重要性的认识。

从20世纪的60年代起,正如一些胚胎学家所预期的,在农业生产实践迫切要求和生物科学迅速发展的推动下,随着与现代生物学中的相邻学科,尤其是细胞生物学与分子生物学的结合,植物胚胎学向综合性的学科演进。至70年代,已明显地反映了植物胚胎学的发展正在形成的特点,就是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的认识。在这转变期间,突出地表现在研究手段的改进,从一般的形态学方法扩展到应用各种新的细胞学技术:透射和扫描电子显微镜技术、细胞化学技术、荧光显微技术、放射自显影术、免疫细胞学技术、共聚焦激光显微术和显微操作技术等。新技术被应用到生殖发育中的细胞结构和功能方面的研究上,使植物胚胎学在性质上发生变化,即从传统的形态学范畴,逐渐演变为一门交叉性、综合性的学科——植物生殖生物学。1968年在巴黎召开的题为“种子植物有性生殖的细胞学”首届植物生殖生物学国际讨论会,可以看做是这一历史性转轨过程的起始(胡适宜和杨弘远,1994)。1984年Johri主编的《被子植物胚胎学》,包括了许多新的应用电子显微镜、荧光与细胞光度计等技术研究资料,反映新时期植物胚胎学的特点。同时,实验胚胎学也迅速发展,在1976年出版的Raghavan《维管植物实验胚胎发生》专著,综合了近阶段植物胚胎发生实验研究的成果。数年后,在Johri(1982)主编的《维管植物实验胚胎学》著作中,可以看到组织与器官的培养、花粉-雌蕊的相互作用和受精的控制等的研究进展,其中介绍的“原生质体培养”的内容,虽然是体细胞方面的研究成果,但预示了发展性细胞的分离与培养研究,将是实验胚胎学的新目标。

20世纪的60年代,植物科学的各分支学科都在新的水平上朝着综合的方向发展,而植物胚胎学发展之迅速是最突出的分支学科(国家自然科学基金委员会,1993)。自1968年召开了第一次国际植物有性生殖的细胞学讨论会后,植物胚胎学家已有能力每两年召开本门学科的国际性会议。至2004年已召开了18次:

- | | |
|-------------------------|------------------------------|
| 第1次,1968年 法国 Paris | 第10次,1988年 意大利 Siena |
| 第2次,1970年 法国 Reims | 第11次,1990年 苏联 Leningrad |
| 第3次,1972年 意大利 Siena | 第12次,1992年 美国 Columbus, Ohio |
| 第4次,1974年 荷兰 Nijmegen | 第13次,1994年 奥地利 Vienna |
| 第5次,1976年 法国 Reims | 第14次,1996年 澳大利亚 Victoria |
| 第6次,1980年 波兰 Lublin | 第15次,1998年 荷兰 Wageningen |
| 第7次,1982年 捷克 High Tatra | 第16次,2000年 加拿大 Alberta |
| 第8次,1984年 荷兰 Wageningen | 第17次,2002年 波兰 Lublin |
| 第9次,1986年 法国 Reims | 第18次,2004年 中国 Beijing |

历次国际植物有性生殖会议讨论的主题都涉及有性生殖研究的前沿问题,反映了有性生殖的研究日渐朝着生殖生物学的方向深化和系统化发展。1988年创办了“Sexual Plant Reproduction”国际学术期刊,并于1990年召开的第11届国际植物有性生殖讨论会上宣告“国际植物有性生殖研究协会”(International Association of Sexual Plant Reproduction Research;IASPRR)成立,自此定期召开的国际植物有性生殖会议由这一国际协会举办。

20世纪的后20年,植物胚胎学演进为植物生殖生物学已为人们所共识,生殖发育的研