

植物生殖

杨弘远 著

寻幽探秘



科学出版社
www.sciencep.com

植物生殖

杨弘远 著

科学出版社

北 京

内容简介

植物有性生殖是植物一生中最为曲折、复杂与深奥的发育过程，是当代植物发育生物学领域中的前沿研究热点，并与农业中的育种、栽培以及高新技术密切相关。本书是一本融合了学术性与通俗性的科学普及读物。书中以新的视野，在概括植物有性生殖研究简史和有性生殖在进化与个体发育中的主要事件的基础上，重点介绍了植物生殖生物学研究的四大内容，即从微观角度分别以细胞生物学、实验生物学、分子生物学方法研究生殖过程机理，兼及从宏观角度研究传粉生物学的主要成就。

本书行文深入浅出、通俗易懂，图解与照片简明精致、色彩美观。适合植物学、发育生物学、遗传育种、生物技术等专业的高等院校师生与科研院所的研究人员阅读；其他不同年龄与学历层次的读者亦可从中培养对植物有性生殖的好奇心和兴趣。

图书在版编目(CIP)数据

植物生殖寻幽探秘 / 杨弘远著. —北京：科学出版社，2009

ISBN 978-7-03-024976-0

I. 植… II. 杨… III. 生殖—植物学—研究 IV.Q945.6

中国版本图书馆CIP数据核字(2009)第115855号

责任编辑：莫结胜 / 责任校对：陈玉凤

责任印制：钱玉芬 / 装帧设计：北京美光制版有限公司

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码：100717

<http://www.sciencep.com>

天时彩色印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2009年9月第 一 版 开本：787×1092 1/16

2009年9月第一次印刷 印张：12 1/4

印数：1—1 500 字数：290 000

定价：80.00元

(如有印装质量问题，我社负责调换〈双青〉)

前言

长久以来我就想写一本关于植物有性生殖的书。在我心目中，这本书应当有别于其他同类读物，既非一本教科书，亦非一般科普读物，而应是一部兼具浓厚学术性而又较为深入浅出的著作，不妨归为现时所谓“学术科普”一类。在几十年的教学与研究生涯中，我深深懂得了“与其授人以鱼，不如授人以渔”的道理。科学知识不断更新，永无止境。教科书的宗旨是向学生提供一幅偏于静态的、较为成熟的知识画面，而较少动态地展现人类探索自然奥秘的思路历程。科学史类著作则翔实地记述科学发展长途中的大小事件，严肃有余而不免趣味性和启发性有所欠缺。现有科普读物大都偏重于向大众传播科学知识，通俗易懂而在提高学术水平上不予深究。我心目中的这本著作，应当具有既开拓知识、提高学术性而又启发思考、引人入胜的功能，所以用“植物生殖寻幽探秘”作为书名。我的奢望是，这本书可以适合不同的读者群体：渴望入门本学科的青年学子；专攻本学科某一方面而对其他方面稍感陌生的内行专家；非本学科但对植物生殖有好奇心的广大读者。这一追求能否达到目标，只有留待读者们日后评说了。

近代植物生殖生物学发端于17世纪末对传粉的研究。从19世纪20年代起，研究由宏观步入微观层次，于是诞生了植物胚胎学。20世纪前半叶，植物胚胎学分成3个分支：描述胚胎学、比较胚胎学与实验胚胎学。从20世纪后半叶至今，又演进为现代的植物生殖生物学。由胚胎学到生殖生物学，占主流地位的是细胞、分子水平的微观研究。正因为如此，迄今同类著作的内容大多限于从大、小孢子发生起到胚和胚乳发育为止的范围。其实，当今植物有性生殖研究还有另一个从17世纪古典研究延续下来的大分支，即以宏观研究为主、但也日益引入细胞与分子研究手段的传粉生物学。后者一般处在胚胎学与生殖生物学主流之外。但这并不意味着它不重要，而是由于微观与宏观两套研究体系至今仍处于分割状态，一时难以弥合。基于以上认识，我尝试在本书中加入介绍传粉生物学的一章，旨在促进两大体系学者们之间的沟通。

本书分为6章。第1章浅谈本学科发展的来龙去脉。第2章先从系统发育角度介绍植物有性生殖演化进程中的几件里程碑式事件；再从个体发育角度简述有性生殖过程中的主要环节。以下各章是书的主体。我将植物有性生殖的研究划分为四大“板块”，介绍宏观的传粉生物学（第3章），以及分别从细胞生物学（第4章）、实验生物学（第5章）、分子生物学（第6章）等角度对有性生殖进行微观研究的内容。就事物的本来意义而言，现代植物生殖生物学中的任一专题均应包含细胞、实验、分子等多方面的研究，但从历史发展来看，却是分别从不同角度、以不同方法入手进行探索的相对独立的体系；即便时至今日，也并非每一课题都充分体现了多学科综合研究的性质。所以，尽管分成四个“板块”带有一定的人为性，但分开来叙说更有利于梳理不同的研究思路，何况在叙说中“此中有彼，彼中有此”，前后呼应，交相印证，未尝不可在一定程度上弥补人为分割的缺陷。

科学发展离不开研究技术的进步，一部科学进步史同时也是一部研究技术进步史。我在上述四个“板块”的开头，均专门安排一节，介绍有关研究技术的基本原理、方法及其演变概略，以便初学者在切入每章的主题之前，对该领域研究成就的方法学背景有所了解。否则便是只知其“然”而不知其“由”。例如，在“细胞板块”的开头介绍样品制备与显微观察技术的演变，在“实验板块”之初介绍从活体实验到离体实验、从器官组织操作到细胞原生质体实验操作的方法演变，在“分子板块”之初介绍研究与生殖发育有关的基因表达的基本原理与方法，为后文的主题做出铺垫。

作为一部学术著作，不可人云亦云，更切忌东抄西摘，拼凑包装，而应有著者独到的见地。然而个人的知识究竟有限，我虽然从事了几十年的植物生殖生物学教学与研究，所专长者也不过其中一二而已。因此我认为，写作首先是一个整理过去所学和重新汲取新知识的机会。这本书凝聚了我多年来的思索体会、教学经验和新近迈入陌生领域的学习心得，包括对历史精华的挖掘、对发展思路的梳理，也包括本人对某些定论的思辨。这并非意味着我的所有见解都正确，但至少是通过个人严肃思考所获，写出来抛砖引玉，供读者讨论。

定位于学术性科普著作，本书追求科学性与趣味性的统一，即在阐述科学概念、科学精神、科学方法、科学知识时，力图删繁就简，以尽可能浅显的文字、通俗的比喻以及简明美观的图解增强阅读兴趣，减少阅读疲劳。此外，本书还创作了一种模式，即在各章的标题和“楔子”中，以通俗的提法代替惯常的科学术语。特别是第3章到第

6章，遐想研究者在大自然中参观游览的旅程，先是“漫游神奇的传粉天地”（宏观的传粉生物学），接着“探访深奥的微观世界”（细胞层次的研究方向），继而“开启巧妙的实验宝库”（实验性研究方向），最后“登临绚丽的分子舞台”（分子层次的研究方向），以收增添乐趣且前后贯连之效。

需要声明的是：既然本书的主要功能是培养兴趣、启迪思考和向读者展示一幅动态的研究画面，而不着重引证资料的巨细无遗，那么，也就没有必要在行文中列举有关的原始作者与文献出处。除对本学科发展做出过划时代贡献的少数先行者外，一般只以“研究者”称呼；书末只列主要参考文献。书中77幅插图中约一半系著者的同伴周嫦教授用电脑绘制的彩色图解，一概免注绘图者姓名；另一半多为来自各方的彩色照片，则一律注明出处。书末附索引，以便读者查考文中的相关段落。读者如欲了解本学科更详细的知识，请查阅其他教材与专著。

有性生殖是植物个体发育中最为复杂、曲折与奥妙的过程；植物生殖生物学是一门既深奥又有趣的科学。钻研这门学问，犹如攀登深山，备感峰回路转，曲径通幽，令人惊叹造化之神奇和先行者们勇攀高峰的勇气与智慧。前方还有许多未解的谜团，犹如云遮雾障，留待后人继续探索。

楊弘遠

2009年3月

致 谢

本书撰写过程中得到多位学术同行的支持与帮助：周嫦教授通读了初稿全文并提出了意见，她还费了很大工夫学习与运用Coreldraw软件精心绘制了39幅彩色图解，使本书大为增色。在书中采纳的38幅照片中，多承美国斯坦福大学Dr R. D. Siegel，德国尼斯植物生物多样性研究所Prof W. Barthlett，北京师范大学任海云教授，本学院黄双全、谢志雄、孙蒙祥、赵洁教授与彭雄波博士、郭荆哲博士热情赠予珍贵照片；蔡南海院士、许智宏院士与刘春明教授、瞿礼嘉教授分别同意复制他们在论文与书籍中的图像，对说明正文中的相关内容大有帮助。由于本人对传粉生物学知之甚少，在这方面获益于黄双全教授提供有关资料，使我在学习融会之后得以撰写出第3章。书中，我最没有把握的是第6章。为此，本室孙蒙祥教授及时地介绍在*Sex Plant Reproduction* 2008年专辑上发表的最新综述论文，加上我近几年来所收集的国内外有关专著和论文，使我学习后壮胆不少。其中第1节关于基因及其表达调控的基本知识，我根据以往掌握的分子遗传学知识，加上新近通读D. Clark所著的*Molecular Biology*(第2版，2005)全书后，加以消化、吸收和简化，写成初稿，然后请女儿杨进博士与本室郭荆哲博士分别阅读提出了重要修改意见。尽管我已尽力，但自知仍不免有谬误之处，希望读者原谅。对于上述各位同行以及尚未提及的朋友们的大力支持，著者在此一并表示诚挚的谢忱。我还要感谢助手彭伟先生在打字、扫描、复印以及电脑技术方面所付出的辛勤劳动。我特别对本书责任编辑莫结胜女士在合作中周到而高效的工作作风表示钦佩。

本书由国家自然科学基金委员会“高等植物生殖生物学研究”创新研究群体出版经费资助出版。

著 者

2009年4月

武汉大学生命科学学院

植物发育生物学教育部重点实验室

目录

前 言

致 谢

卷首语

1

第1章 纵览植物生殖生物学

2

1. 启蒙

3

2. 传粉生物学的兴起

4

3. 植物胚胎学的诞生

6

4. 植物胚胎学的分支

9

描述胚胎学

9

比较胚胎学

10

实验胚胎学

13

细胞胚胎学

16

分子胚胎学

16

5. 植物生殖生物学往何处去?

17

6. 本书的写法

18

第2章 鸟瞰植物有性生殖

19

1. 植物有性生殖进化大事记

20

配子的性别分化

20

世代交替: 植物界演唱的独本剧

21

花粉和传粉: 种子植物的新生事物

25

双受精: 被子植物的专利

25

花和果实：被子植物的标识	26
2. 被子植物生殖过程一瞥	27
小孢子发生与雄配子发生	27
大孢子发生与雌配子发生	29
传粉与受精	29
胚乳发育	30
胚胎发育	33

第3章 漫游神奇的传粉天地 35

1. 科学家是怎样研究传粉的?	36
2. 异花传粉与自花传粉：各有所长	38
3. 植物避免自交的种种策略	39
空间隔离	40
时间隔离	40
生理隔离	40
4. 花朵拿什么招引昆虫?	41
大打广告，推销自己	41
鱼目混珠，以假乱真	42
巧设机关，请君入瓮	43
制造热量，宾至如归	44
5. 花粉御风而行	47
6. 花粉随波逐流	49

第4章 探访深奥的微观世界 51

1. 研究方法推陈出新	52
取样与固定	53
整体封藏与切片	53
观察与摄影	55
并非多余的话	58
2. 世代交替关头的除旧布新	58
细胞质的嬗变	59
细胞壁的嬗变	59

3. 极性导致不对称分裂	60
小孢子分裂	61
合子分裂	62
4. 雄性生殖单位与雌性生殖单位	62
雄性生殖单位与精细胞二型性	62
何谓雌性生殖单位?	64
5. 细胞骨架在受精过程中的作用	66
细胞骨架与花粉管生长	66
细胞骨架与雄性细胞的运动	68
细胞骨架与雄性细胞的形态变化	69
6. 钙在受精过程中的作用	72
钙与花粉管生长	73
雌蕊组织中的钙	73
钙与卵的激活	75
7. 受精过程中的质外体	77
柱头质外体	77
花柱质外体	77
珠孔质外体	79
胚囊质外体	79
8. 生殖系统中的短命组织	80
绒毡层: 花粉的看护	80
反足细胞与助细胞: 胚囊中的短命组织	81
胚柄: 胚的“连体兄弟”	82
短命组织的共同特征	82
程序性细胞死亡: 短命组织的归宿	85
强势组织与弱势组织之间的博弈	86

第5章 开启巧妙的实验宝库	87
----------------------	-----------

1. 实验方法精益求精	89
营养繁殖·克隆	89
植株再生的内因: 细胞全能性	89
植株再生的外因: 分离与培养	90

从单细胞到植株的体外发育旅程	92
2. 花粉保存	94
花粉的寿命	94
如何延长花粉寿命?	95
3. 花粉数量对受精的影响	96
限量授粉实验说明了什么?	97
大量花粉的生理影响	97
多花粉管入胚囊与多精入卵: 旧话重提	98
4. 花粉蒙导	100
混合花粉授粉	101
花粉壁蛋白的发现	102
5. 花药培养与花粉培养	103
单倍体: 沙里淘金	103
花药培养中的发育途径	105
游离花粉培养: 细胞水平上的操作	107
花粉缘何转向雄核发育?	107
6. 花粉原生质体与脱外壁花粉的操作	108
如何摆脱花粉的外壳?	108
脱壁的花粉也有两条发育途径	109
潜在的基因工程受体	111
从“配子-体细胞杂交”到“花粉-体细胞杂交”	112
7. 雄配子原生质体操作	112
分离生殖细胞与精细胞的方法	113
分离产物的前景如何?	115
8. 未传粉子房与胚珠的培养	115
诱导雌核发育的诀窍	116
雌核发育来自何种细胞?	116
9. 胚囊与雌配子原生质体的操作	119
游离的胚囊令人耳目一新	119
再接再厉, 攻克雌性细胞的分离	120
培养雌性原生质体的尝试	121
10. 离体授粉和离体受精	122
从雌蕊手术到子房内授粉	122

离体授粉 (试管受精)	123
离体受精是实验技术的一次飞跃	124
借助离体受精系统探索受精的奥秘	126
11. 胚胎培养和合子培养	127
从成熟胚到幼胚再到原胚的培养	127
合子培养: 一个全新的起点	130
烟草合子体外发育模式的细胞学解析	131
合子的转化	132

第6章 登临绚丽的分子舞台 133

1. 原理与方法浅说	134
何谓基因? 何谓基因表达?	134
基因表达的调控	136
基因是怎样分离出来的?	138
基因的确认	140
基因工程	140
模式植物拟南芥	142
2. 成花诱导与花器官发育	143
长日照植物和短日照植物	143
叶片中有光周期的“传感器”和控制中心	144
花器官发育的基因控制	146
3. 雄性细胞发育的基因控制	148
哪些基因角色在小孢子发生过程中表演?	149
雄配子体发育过程中众多基因依次登台	150
4. 雌性细胞发育的基因控制	152
胚囊发育的复杂性	152
控制大孢子发生与雌配子体发育的基因纷纷显露	153
5. 自交不亲和: 从生理、遗传到分子研究	154
两个经典假说	154
遗传学与生理学研究的交汇	156
自交不亲和反应中的分子角色	157
6. 受精过程的分子解析	158
哪些分子导引花粉管的定向生长?	159

双受精中的配子识别	160
受精前后基因表达的变化	161
7. 胚胎发育：形态发生的分子机理	162
拟南芥的胚胎发育故事	163
合子的激活启动了胚胎发生机器的运转	165
合子的极性与不对称分裂	166
苗尖与根尖分生组织的活动	167
8. 胚乳发育的细胞与分子历程	168
胚乳缘何启动发育？	169
从多核体到细胞	169
胚乳的组织分化与功能演替	171
主要参考文献	172
结束语	176
索引	177

卷首语

你大概对植物开花结实的现象习以为常，却很少对这一现象下隐藏的有性生殖的本质问个究竟。

你也许曾学过植物有性生殖方面的知识，但觉得平淡无奇、枯燥乏味。

这是因为，你没有真正体会到植物有性生殖的神奇奥妙，不知道前人为了破解其中隐藏的一个个谜团，曾经付出过多大的努力，经历过多少的艰辛，尝到了多大的快乐。

其实，植物有性生殖的内涵丰富多彩，引人入胜，只要我们怀揣一分好奇心，在学习与研究中多问几个为什么，兴趣就会油然而生。

你不妨试试，随着本书踏上一条寻幽探秘之路，到这片新天地去领略一番自然的风光。希望你会对植物生殖生物学这门学问多一丝乐趣，多一缕亲切，多一分激情。

在本书的众多读者中，也许将有人从此和这门学问结下不解之缘。没准，你就是其中一位！

有道是：

春华秋实乃自然，
雌雄分合天道常。
欲问个中玄机妙，
科学探幽入奥堂。

第1章

纵览植物生殖生物学

植物生殖生物学 (plant reproductive biology) 究竟是一门什么样的学科?这门学科在历史长河中是如何发展变化而至今长盛不衰的?

我们无意过多地纠缠于学科之间的界线,因为随着科学的发展,相邻学科不断互相渗透与融合,在老学科的基础上不断冒出新的生长点,以致到了今天,学科之间的界线日渐模糊,此中有彼,彼中有此。但有一点不变:植物生殖生物学是以研究植物有性生殖规律为目的的一门学科。

我们也无意以编年史的方式,巨细无遗地表述这门学科的历史。我们只是想穿过历史的浓雾,跟随着前人的足迹,体验他们如何艰难跋涉,以无穷的探索精神与科学方法,去发掘在“开花结实”这一表面看来十分平常的现象下所蕴藏的丰富的知识宝库。

我们试图将本学科划分为四个“板块”分开介绍,这主要基于学科发展由宏观到微观、由描述到实验、由细胞水平到分子水平的阶段性演变。实际上,时至今日,各个“板块”之间互相碰撞、互相融合,从不同角度、以不同方法综合性地研究同一问题,已经成为时代的风貌,我这样分而述之,实在是有利有弊,但也算是一个特色吧。

1. 启蒙



图 1-1 人工授粉的最早记录 (引自Stanley and Linskens, 1974)

公元前883—859年,古叙利亚Ashrimasir-pal二世国王的王宫中有一面浮雕,上面镌刻着一个有双翅的神像,他站在海枣树前,左手持洒水罐,右手持雄花序为雌花序人工授粉。该浮雕现保存于纽约一所艺术博物馆内。

回溯到距今1500多年的我国南北朝时期。当时一位农学家贾思勰编写了一部流传千古的农学巨著《齐民要术》，其中“种麻子篇”有一段关于种植大麻的原文是：“既放勃，拔去雄，若未放勃去雄者，则不成子实。”这里需要解释一下：“勃”是花粉，“雄”是指雄株。这句话的意思是，只有当花粉散出以后才可收割雄株，否则雌株便不能结实。可见，当时人们已经认识到以下几点：第一，植物也有雌、雄性别；第二，大麻是雌、雄异株植物，雄株产生花粉，雌株结实；第三，雄株与雌株间存在着传粉，而传粉是结实的必要前提。

上述两个例证表明，在中东和华夏两个人类文明的发源地，都在农业生产实践中对植物传粉结实有了初步的认识，并开始在生产中加以利用。

然而，生产实践是理性认识的唯一源泉吗？这样看就过于简单化了。生产实践固然是理论产生的重要源泉，但绝非唯一的源泉。人类既有物质层面的需求，又有精神层面的需求。探索未知，追求真理是人与其他动物的分水岭。自然科学的伟大功能不限于满足人的物质需求，还以科学精神、科学方法与科学知识渗透到社会活动的一切领域，而科学实践则是推动科学发展的主要动力。任何一门学科从它诞生之日起，就遵循自身发展的规律，通过假设、实验求证与修正、然后提出新的理论等基本模式不断求索，曲折前进。植物生殖生物学也不例外。

另外还有一点：科学发展的规律常常是“分久必合，合久必分”。任何一门学科都不可能孤立地发展，而是在与相邻学科的不断碰撞、不断融合中，冒出新的“生长点”。这些生长点开始时很弱小，犹如“小荷才露尖尖角”，但积聚了旺盛的生命力，迟早会崛起为新的分支学科。学科交叉的重要性便在于此。植物生殖生物学的发展长河中，在不同的历史阶段上先后和其他学科交叉、融合，派生新的分支学科，以后各分支之间又互相整合，从而提升到一个又一个新的台阶。

下面我们就来对植物生殖生物学的发展线索理出一个头绪。

2. 传粉生物学的兴起

以实验的方法研究植物传粉，始于17世纪末的欧洲。当时有一位学者在一些雌雄异株植物上进行雌株隔离实验，证明雌株在没有雄株的情况下不能单独结实。他将实验结果写成一篇题为《植物的性》的论文，详细描写了花的各种器官，指出雄蕊是雄性器官，雌蕊是雌性器官。到了18世纪，另一位学者观察到昆虫传粉现象，并以隔离传粉昆虫、人工授粉、自然传粉三者的对比实验，证明人工授粉可以达到与昆虫传粉相等的结籽效果；以后又通过人工授粉方法在多种植物中开展杂交实验，培育出一些杂种，从而开辟了杂交育种技术的先河。其后不久，又一位学者发表了《在花的结构和受精中发现自然之谜》的著作，揭示了花的特征和传粉昆虫的相互关系，提出了“花为昆虫传粉而设计”的创新性理论。这些先驱者们(请恕我没有在此一一列出他们的姓名)以他们敏锐的观察、严格的实验和精辟的理论总结，奠定了后世传粉生物学(pollination biology)的基础。