



多倍体 在植物和动物中的地位

〔美〕W·H·路易斯 主编

贵州人民出版社

内 容 简 介

本书是一九七九年五月在美国密苏里州华盛顿大学召开的一次关于多倍体的国际学术讨论会的论文集。内容分植物进化中的多倍性,植物分类单位中的多倍性,动物进化中的多倍性,多倍性与农业,将来的瞻望等五个部分,共三十一篇。这里记录了近二十几年来在多倍体方面的基础研究和应用研究的主要成果和经验教训,可供植物学、动物学、细胞遗传学、物种进化和农业等方面的科研工作者和教育工作者参考。

Polyploidy: Biological Relevance

Edited by W.H.Lewis

Plenum Press, New York 1980

多倍体在植物和动物中的地位

鲍文奎等 编译

贵州人民出版社出版

(贵阳市延安中路5号)

贵阳新华包装印制一厂印刷 贵州省新华书店发行

787×1092毫米 16开本 26.25印张 624千字

1984年8月第1版 1984年8月第1次印刷

印数1——2,000

书号13115·49 定价:4.30元

原 版 前 言

多倍性作为演化过程中的一个生动的突变事件，对自然界和创造新的改良作物都具有广泛的意义。三天的多倍性讨论会；生物学上的有关问题集中在这个自然现象的三方面：第一，着重在多倍性的特点；第二，描述动植物中多倍性的发生；第三，考虑包含多倍性的过去、未来的基础和应用研究。

有关起源、细胞遗传、生态、生理、生化，和群体研究的新的知识，加强了关于重新审查动、植物中多倍性的起源和它的重要性的流行观点的必要性。在植物类群间多倍性的发生有重大的差别，而且证实这在两性的脊椎动物中，比以前可能想象的要普遍得多。作物的发展和改良，必须运用基本上根据自然系统的各种办法；事实上将来的研究，必然会更多地集中在作为一个自然现象的多倍性，即从野外的群体分布到细致的分子分析和染色体组操纵的所有水平上，都要尝试研究。

本书给有兴趣于自然系统的演化和为关心人类幸福对作物改良作出贡献的植物学家、动物学家和农学家提供有关多倍性的一个总的现代知识。

(致谢略)

W.H.Lewis

1979年10月

密苏里州，圣路易斯

(鲍文奎 译)

译 者 的 话

这是关于多倍体的第二本论文集。在第二本《植物多倍体》论文集里收集了23篇文章，其中基础性的9篇，应用方面的14篇，由科学出版社于1959年出版，这些都是五十年代初期的作品。当时，由于无籽西瓜和三倍体甜菜的成功，多倍体育种的热情正在上涨，在应用方面的论文中充分反映了这种情绪。现在的第二本是根据1979年5月在美国密苏里州的华盛顿大学召开的多倍体国际会议论文集（1980年出版）翻译的，全书分五部分，共31篇。全部属于基础性和应用基础性的，没有一篇是具体地谈某一作物的多倍体育种问题。这是近些年来多倍体育种由于没有新的重大突破而趋于低潮的一种反映。书中提出的中心问题是，自然界运用得那样成功的多倍体，为什么人们用起来就那样缺乏成效？此书无疑会给人以两种刚好相反的效果，失望和希望。关键是如何去读这样的一本书，对此我想谈一些看法。

最悲观的是D. Dewey的文章《诱导多倍体在植物育种上的一些应用和误用》。当它的译文在中国科学院遗传所《国外遗传育种》1981年第一期上刊登后，就有人认为多倍体育种已经没有什么希望了。D. Dewey 本人是搞牧草的，读了他的文章以后，第一个印象就是除了牧草多倍体以外，其他一切的多倍体育种几乎都是“误用”。这对他本人来说是完全可以理解的，如果他认为牧草多倍体也没有希望，而还在搞这个工作，那倒是奇怪的难以理解了。问题是在论证的方法上。现举几例来讨论一下。

他说：“不久前，我跟几个国家研究不同作物的育种家交流了诱导多倍体的经验，发现没有一个育种家热心于利用诱导同源多倍体本身”。列了八个人的所谓“典型反应”之后，总结道：“当然这些反应可能并不代表所有从事同源多倍体研究的育种家的态度，但它们确实反映了一般的舆论：即同源多倍体育种正处在低潮，并将进一步衰落下去。”这个调查方法是不全面的。因为用它可以轻而易举地将一切科学研究都反对掉。以一般“育种家”的反应作为“一般舆论”来反对少数从事同源多倍体研究的育种家，既彻底又干脆，并且合乎多数原则。这样，不是把牧草多倍体也一起反掉了吗？所以在紧接的下一段不得不马上进行补救：“在多年生饲料这类作物上，强调诱导同源多倍体育种可能是有道理的。”但这是牧草多倍体育种家的声音。显然这样的论证方式要是用来反对什么，拥护什么，确实可以做到随心所欲的地步，而且也能迷惑一些人，尤其是对情况不熟悉的人。这不应是科学论证所采用的方法。

又说：“三倍体无籽西瓜曾短暂地显示出它的商业利益，但它现在只能当作特别精美的果品，在西瓜工业生产上所占比重较小”，所以也不行。这对人工特贵的工业发达国家（如美国），大概确实是不行的，因为不论生产种子，还是栽培西瓜，三倍体花的工都要比二倍体大得多。但在劳动力比较多而便宜的第三世界，情况就不同。所以第三世界可能就是三倍体无籽西瓜首先能够适应的小生境，它会在那里继续发展。这就是说当我们读到这类论证时，就得同作者所处的社会条件联系在一起想一想，才不致脱离我们自己的实际情况而盲目地人云亦云。其实象这类社会条件的差别，也一样会使作者感到迷惑不解。例如，他在文中说：“欧

洲和北美对多倍体农业价值的看法不同，原因仍然不明”。原因是不是在于前者是人多地少，而后者是人少地多呢？所以我们在读美国人写的有关农业的文章时，这一差别是不能忘记的。

再一条是：“如果常规育种是成功的，尚未明显耗尽现有的物质资源，那就没有必要去乞求于花费大、耗时多、捉摸不定的诱导多倍体育种方法”。只有到“常规育种方法达不到所需结果时，育种工作者自然会想到非常规方法，尤其是远缘杂交和诱导多倍性”。这是公司经理的经典办法，既不花费本钱，又能用现成的。专利权就是专门用来抵制这个办法的。因之，一点也不奇怪，在这样一种指导思想下，对多倍体育种是不能不采取否定态度的。这是一种阻碍科研发展的思想方法，我们在阅读时是应该深思的。因为，事实上到要用的时候再来临阵磨枪，是常常难以解决问题的。所以总得先有少数人做些未雨绸缪的工作，这也就是我们时常听到的所谓科学储备。

当然，D. Dewey 也有许多恰当的看法，例如，“植物育种家永远是乐观主义者，他们总是在作物原有的产量、品质和适应性基础上不停地寻找和期待着更大的突破”。而“育种家们在许多作物上用了多倍体方法，结果陷入了先是期望过高，继之不能兑现的境地，反复轮回”。为什么会反复轮回呢？就是因为自然界的“多倍体育种”竟是那样的成果辉煌，而人们做起来却是困难重重。关键在哪里呢？在于我们不知道自然界里的许多窍门，而还在暗中摸索。希望很大，而又缺乏办法，所以就出现这种现象，即每当有所突破，就掀起一阵多倍体热潮，然后接着因进展缓慢又逐渐低落，直到另一次突破的到来。

那么育种家应该怎么办呢？办法有两条：一条就是 D. Dewey 提出来的，要讲究战略，没有把握的不要去搞，这是要失败的，是多倍体育种的误用。所以要选择研究的对象，结合多倍体的特点，象牧草那样来应用多倍体的已有知识来进行育种工作是会获得成功的。这是不错的。一切搞实际应用工作的都应该这样来考虑问题。这也就是说多倍体育种现在还处在幼年时代，想用它来解决育种上出现的许多具体问题，还为时过早，更说不上把它作为“灵丹妙药”来到处应用。事实上，这是以常规育种的标准来要求多倍体育种。因此，似乎还应该有多倍体育种的特点为基础的另一条办法。

多倍体育种的最重要特点之一，是它所要培育的不是单个的生产上能用的，也是一般常规育种所要求的品种，而是新的物种，新的作物。在育种途径中这是一个毫无经验的全新的领域，而在自然界中则是一个成果累累、“经验”丰富的形成新物种的重要途径。所以，多倍体育种在目前的主要任务，还不仅仅是育成一个多倍体新品种，而是将自然界的这个“经验”宝库开发出来，并在某种动、植物上做出样品来。这是难度很大的研究课题，有时需要几辈人的努力才能完成，小黑麦就是这样一个例子。对小黑麦的研究已经长达一个世纪，虽有所突破，但进度直到目前都还很缓慢。然而，如果同自然界新种形成的速度比较起来，可能就是飞机与蜗牛的差别。但这是理论，而实际上是既难以被人理解，而且也不耐烦等你几辈子。所以，这就需要第二条办法，就是要把眼光看得远一些，要有点不怕困难坚持下去的坚韧不拔的矿工精神，要有点不斤斤计较眼前利益的牺牲精神，而且更重要的还要有步步深入进去的科学精神。对这样的探索者来说，这第二本论文集的内容是富有启发性的。

例如，未减数配子是不正常的减数分裂的结果，而新近的事实竟表明这是植物天然多倍体形成的主要途径（I-1, I-6）。而且鱼类和两栖类中竟会用这个办法来进行孤雌生殖，

以维持其有竞争能力的多倍体 (Ⅲ-2, Ⅲ-3)。生物竟会利用我们认为是不正常的减数分裂到如此地步, 实在使人感到惊奇。看来这是一个具有很大潜力的窍门, 掌握了它的遗传机制, 就有可能象自然界所已做到的那样, 用表面上的有性生殖, 来进行实质上的无性生殖, 使优良的染色体组的组合和具有强优势的基因组合, 得以稳定地保持下去。

在好几篇文章里 (I-3, II-4, 5, 6, 7, V-1) 都提到古多倍体, 而且看来对植物种的形成特别重要, 因为如果将这类基数在11或以上的一般常常算是二倍体的古多倍体也算在多倍体物种内, 则高等植物的多倍体物种的比数就要从50%左右上升到70%, 甚至于80% (II-6)。这就是说, 染色体数目较低的多倍体还存在一条新的 (事实上在自然界里是更古老的) 发展途径, 就是演化成一个新的数目较高的二倍体物种。从这里, 我们很容易想到, 在一般的四倍体物种里用基因突变, 染色体畸变, 非整倍体等现代的细胞遗传学技术配合起来进行工作, 是有可能使它向二倍体化方向发展, 最后完全在人工控制下培育出一个现代化的“古多倍体”出来。

一个新品种的推广尚且需要先经过区域试验, 为它找到最适宜的种植地区, 而后才能由小至大的逐步扩展开来。在自然界里一个多倍体新种的确立所经历的途径, 显然更为艰难曲折。Stebbins (V-1) 对这个问题进行了很有启发性的论述。一个新的多倍体能否发展成新种, 它得首先找一个地方站住脚, 这个地方就是所谓比较适合于它的小生境, 也是它开始发展的起点。这是极为重要的开头。接着将是不断的改进和竞争, 直到它能开拓新的生境, 或甚至于将它们的亲本种都排挤掉。这样这个多倍体才算是一个成功的物种。

过去对多倍体物种所经历的艰难曲折是没有认识, 或认识得很不够的。以为新多倍体一出现就成功。这就是搞多倍体育种的人容易期望过高的客观原因。如果以这个自然进程来衡量目前的小黑麦工作, 无论是六倍体类型, 或是八倍体类型, 还只是凭它们抗逆性较强和比较耐瘠薄等优点, 初步在普通小麦分布的边缘地区站住了脚, 也就是有了一个小生境, 至于将来是否能成为有竞争能力的新作物, 尚待在小麦主产地区经过考验之后才能见分晓。

总之, 在这一本文集里记录了近二十几年来在多倍体方面的基础研究和应用研究的主要成果和经验教训, 这对勤于思索的生物科学工作者, 应该是一本有益的参考书。但由于水平所限, 错误之处在所难免, 恳请诸读者在发现后随时见告, 以便纠正。

鲍文奎

1983.3. 于北京

目 录

第一部分 植物发育的多倍性	(1)
I-1 多倍体的起源.....	(3)
I-2 多倍体的细胞遗传学.....	(13)
I-3 多倍性和地理分布.....	(33)
I-4 多倍体的生理学.....	(45)
I-5 多倍体的化学.....	(56)
I-6 物种群体中的多倍性.....	(76)
I-7 植物进化中的多倍性:小结.....	(105)
第二部分 植物分类单位中的多倍性	(107)
II-1 藻类中的多倍性	(109)
II-2 真菌中的多倍性	(117)
II-3 以藓类为重点的苔藓类中的多倍性	(143)
II-4 蕨类植物中的多倍性	(148)
II-5 裸子植物中的多倍性	(160)
II-6 被子植物中的多倍性:单子叶部分.....	(163)
II-7 被子植物中的多倍性:双子叶部分*.....	(180)
II-8 植物类群中的多倍性:总结.....	(207)
第三部分 动物进化中的多倍性	(211)
III-1 论昆虫演化过程的多倍性	(213)
III-2 多倍性在鱼类进化中的作用	(239)
III-3 多倍性在两栖类和爬行类进化上的意义	(261)
III-4 动物进化中的多倍性问题:总结.....	(288)
第四部分 多倍性与农业	(291)
IV-1 多倍性和植物驯化	(293)
IV-2 小黑麦的异源多倍性问题	(310)
IV-3 非整倍体小麦的应用	(324)
IV-4 诱导多倍体在植物育种上的一些应用和误用	(337)
IV-5 最大限度提高同源多倍体的杂合性	(355)
IV-6 多倍性与农业:总结	(370)

第五部分	多倍性:前景.....	(373)
V-1	植物的多倍性:有待解决的问题和前景.....	(375)
V-2	多倍性、植物和电泳	(394)
V-3	分子技术应用于多倍体	(400)
V-4	人口统计学分析原理应用于自然多倍体群体	(405)
V-5	动物新获得的多倍性和(或)无性系繁殖方式:绝种的边缘,还是进入新领域的门槛?.....	(406)
V-6	细胞遗传学与作物改良	(410)

第 一 部 分

植物发育的多倍性

I-1 多倍体的起源

J.M.J. deWet

美国伊利诺大学农学系作物进化实验室

多倍体是高等植物染色体进化的一种显著特征。Stebbins^[1]估计, 30~35%的显花植物其配子染色体数为它们所从属的属特征的染色体基数的倍数。多倍性对某些种群是普遍现象, 而另一些种群则很罕见或没有多倍性现象。据Levin和Wilson^[2]计算, 木本被子植物染色体的多倍性比草本被子植物的相对增加约14%。习性、栖息地和繁殖系统看来与多倍体的起源和成功有关。

多倍体由什么构成

多倍体是一种进化过程而不是一种偶然事件。多倍体进化具有在多倍性浪潮中添加非整倍性的特点。在属一级水平被当作是二倍体的, 可能代表分类学更高水平的古老二倍体。禾本科(Poaceae)中的普通多倍体系列是以 $n = 5, 6, 7, 8$ 或 9 为基础。然而在高粱族(Andropogoneae)中, $2n = 20$ 或 $2n = 36$ 的种, 其细胞遗传学的表现象二倍体。以 $n = 5$ 或 9 为基数的属很罕见。作为一般定义, 多倍体是由它们所属的那个类群的三个或更多的基本染色体组综合起来的。从实际情况看, 这概念最好限制在属一级水平。高粱属(*Sorghum*)的二倍体基本染色体数为 $2n = 20$, 但有些 $2n = 40$ 的个体或种, 其细胞遗传学的表现象四倍体。有亲缘关系的*Stiposorghum* (针茅属), 通常包括在高粱族中的一个属, 其特点为二倍体具有 $2n = 10$ 条染色体, 四倍体有 $2n = 20$ 条染色体。

多倍体的类型

多倍体根据它的假定的起源, 传统上分为同源多倍体和异源多倍体。这些概念可追溯到Kihara(木原)和Ono(小野)^[3]的经典论文, 他们在文中说到: 关于多倍体我们可以分成两种不同的类型。即同源多倍体和异源多倍体。同源多倍体就是染色体组本身的倍增; 异源多倍体则是通过杂交继之以染色体加倍的办法综合了不同的染色体组。这些概念, 即把同源多倍性说成是二倍体染色体组的加倍, 把异源多倍性说成是两个不同染色体组杂交而后加倍, 在五十年前是有用的, 但现在已变成一种误解而不能增长知识。正如下面将要讨论的, 首先, 多倍性涉及细胞学上未减数配子的有性功能, 而不是体细胞染色体的加倍。第二, 大部分天

然多倍体处于Kihara(木原)和Ono(小野)^[3]所说的典型同源多倍体和典型异源多倍体中间的某个位置。多倍性包括单个自体受精个体,变种间杂交群体中的不同个体,一个种内适应性不同的群体,一个属内的不同种,甚至不同属的一些种。最成功的自然多倍体是四倍体,大概是结合了两个适应性不同但在细胞遗传学上有密切关系的分类单位的染色体组。

起源的方式

虽然经常有人讨论多倍性在遗传和进化上的意义^[1,4-9],但对多倍性起源方式的了解并不充分。染色体加倍^[3]是如下一个细胞学现象,或在合子中加倍而产生多倍体个体,或者在一些顶端分生组织中加倍而产生多倍体嵌合体。这些一般被当作是多倍体起源的普通方式。通过细胞学上的未减数的雌配子与雄配子的形成和有性功能也可产生多倍体^[10-14]。

合子的染色体加倍

二倍体亲本偶尔会产生四倍体后代。这些多倍体可能是由合子的染色体加倍的结果;或者是由细胞学上的未减数雌配子结合而产生有功能的四倍体合子的结果。这两条产生多倍性的途径极为罕见,几乎不能确定哪一条途径在特殊的多倍体起源过程中起作用。

Winge^[15]首先提出合子的染色体加倍。他的印象是,雌配子的染色体和雄配子的染色体在合子中配对,如果配子完全不同时,染色体则不配对,合子就会消亡。然而,杂种合子染色体果真会纵向分裂,每条染色体有一个同源的配偶,同源的配对,从而使其具有亲本染色体数加倍的胚发育^[16]。四倍体月见草的自发出现^[16]和烟草属产生的双二倍体,一般被看作是通过合子染色体加倍产生多倍性的证据。Glausen和Goodspeed将烟草四倍体($2n=48$)和二倍体*N. glutinosa* ($2n=24$)杂交,得到两株杂种苗,一株不育,一株可育。当可育的子一代杂种自交后,产生了220株在形态学上多少是整齐一致的后代。从细胞学上研究过的个体都是双二倍体($2n=72$),这表明它们的杂种亲本也一样是多倍体。然而合子的染色体加倍不一定是必不可少的。多倍性也可能由在细胞学上未减数的雌雄配子结合在一起,产生 $2n=72$ 染色体的合子而引起的。此外,这种杂种也可能是三倍体($2n=36$),并产生有细胞学上功能的未减数配子。四倍体黄花烟草($2n=48$)和二倍体*Paniculata*烟草($2n=24$)间的杂种,虽然它们在花粉细胞的减数分裂初期具有12对染色体和12条单价体的特点^[18],仍旧部分可育。这类三倍体杂种的37株后代中,有30株为六倍体($2n=72$),其余7株,染色体从 $2n=38$ 到 $2n=58$ 。还缺乏支持通过合子加倍产生多倍性的关键证据,而已有的大量证据恰都与这一概念相矛盾。

分生组织的染色体加倍

应用秋水仙素一类化学试剂处理发育中的幼苗,容易使染色体加倍而产生多倍体植株,或处理活跃的顶端分生组织,会产生多倍体嵌合体。然而,体细胞染色体自发地加倍是一种罕见现象^[19]。报春属的*Primula kewensis*的起源是唯一有充分文献证明的例子。1899年,在英国丘园的皇家植物园里,在多花报春($2n=18$)的后代当中,出现了一株用*Verticillata*报春($2n=18$)作花粉父本时才能有的杂种苗。这个杂种,在减数分裂前期,虽然染色体配对基因正常,而且孢子发生的过程也很规则,能产生细胞学上平衡的配子^[20],却是高度有性不

育的。这种不育杂种通过营养体繁殖，作为一种观赏植物分布广泛。杂种首次出现二十六年
后，由John Innes研究所保存的一株不育株上长出了可育的芽。这些芽原来是四倍体，产生
了大量的四倍体后代^[21]。这显然是一个体细胞加倍的例子。早在1904年，将来自同一株原始
杂种材料的一株雌蕊短的植株的花粉，给另一株雌蕊长的植株授粉，获得了可育四倍体后
代。这些四倍体可能起源于未减数的雄配子给一个相似的雌配子的授精作用，而不是起源于
大孢子染色体加倍后的孤雌生殖。多花报春和*Verticillata*报春杂交，产生了两株可育杂种植
株，两株都是四倍体^[21]。它们可能来自合子的染色体加倍，但是更可能来源于一个种的二倍
体雌配子由另一个种的二倍体雄配子授精的结果。

配子的染色体未减数

孢子发生是一个复杂过程，在许多物种中，曾看到减数分裂过程中偶尔会发生染色体不
减数现象。或者在第一次减数分裂时不发生染色体减数作用，或者在第二次减数分裂时不发
生胞质分裂。结果使配子体的染色体数与孢子体一样多。Franke^[18]列出了31种植物科有在
细胞学上未减数的有功能的配子。Dennijs和Peloquin^[22]证明，在茄属的一些物种中，经常
产生细胞学上未减数配子，二倍体之间杂交常常产生多倍体。在大部分个体中都可能产生细
胞学上未减数配子。Löve^[23]指出，大部分有性繁殖的二倍体大群体中有多倍体个体。但是，
这类多倍体竞争不过它们的亲本，从而迅速从群体中消失。

通过细胞学未减数配子的性功能产生的多倍体，其中三倍体($2n + n$)比四倍体($2n + 2n$)
更普遍。虽然二倍体雌雄配子产生的频率可能相等，但是罕见的二倍体雌配子由同样罕见的
雄配子授精的可能性很小。此外，二倍体花粉在二倍体柱头上竞争不过单倍体花粉。用二倍
体和四倍体玉米的混合花粉给二倍体玉米授粉，很少产生三倍体后代。二倍体雌配子和正常
单倍体雄配子的结合远比二倍体和二倍体的结合普遍得多。在玉米穗中能見到三倍体胚，这
种胚的识别标记是胚乳分化不良。在某些自交系这种胚发生频率相当高。另一方面，四倍体
却很罕见。

基因型和表现型决定二倍体配子产生的频率。Grant^[24]发现，不利的生长条件增加了吉
莉草(*Gilia*)群体中细胞学上未减数配子的数量。许多物种可能都有这种情况。个体基因型
也起重要作用。Alexander和Beckett^[25]证实，在同样生长条件下选出来的玉米自交系中，
二倍体卵细胞出现频率变化在0~3.5%之间。此外，已知在玉米的第三染色体上的el(elon-
gate)基因，能增加二倍体卵细胞的数量。它延迟细胞分裂和扰乱减数分裂，并被用来产生
四倍体玉米的育种用品系^[26,27]。

杂种也能促使细胞学上未减数配子的形成。二倍体配子常常是种间杂种中唯一有功能的
配子。试验上获得的大量自发多倍体，来源于这种方式。Harlan和deWet列出有68个属，在
这些属里，通过正常单倍体雄配子给正常单倍体雌配子授精产生的子一代杂种，会产生细胞
学上未减数的有功能的配子。例如：鸭毛状磨擦禾(*Tripsacum dactyloides* L.)($2n = 36$)
与玉米(*Zea mays* L. $2n = 20$)的杂种是雄性不育的，但雌性可育^[28,29]。有功能的卵细胞，
是在细胞学上未减数的，因此杂种可以作为母本与任一亲本回交^[30]。

通过细胞学上未减数配子的有性功能来增加染色体，就可能产生第一代杂种多倍体，也
就是二倍体杂种能产生多倍体后代。多倍性可以在二倍体水平上发生，也可在多倍体水平上
发生。多倍性缓冲了吸收外源染色体组时的冲击，以其他繁殖方式隔离的二倍体物种常能与

细胞学上未减数而又有有性功能的雌配子发生杂交。同样，在二倍体水平上是遗传隔离的物种，可以在同源四倍体水平上杂交而产生双二倍体。

多倍体的胜利

多倍性是罕见事件，但在许多有性繁殖的二倍体物种的大群体中，多倍体个体的发生频率是相当高的。这类多倍体很少能活到一代以上。它们在同二倍体亲本竞争已有的生境过程中被淘汰。它们必需争夺亲本的原有生境，或开辟新的生境，而它们的育性常常比亲本低。

集群能力

多倍体只有在和亲本或其他分类单位竞争已有的生境中成功，才能胜利。对生境的竞争有两项基本内容；即新形成的多倍体幼苗的立足能力和这些幼苗产生适应性后代的能力。这种竞争有利于多年生植物的倾向。多年生多倍体一旦立足，就可能有几代时间来拣选出所需要的基因组合，这种组合能使竞争已有生境得以成功。但是所有的多倍体都不是多年生的。大量一年生多倍体同样能成功。

成功的基本条件是集群能力。南非酢浆草属的 *Oxalis pescapre* L. 有个特点，就是它有一个有性可育的四倍体($2n=48$)小种，和一个有性不育的五倍体($2n=35$)小种。在天然生境中这两个小种似乎同样成功，它们作为栽培种已广泛地引种到欧洲、亚洲和北美洲，并都逃脱了耕作的威胁。然而，已经变成杂草的例子是有性不育的，用块茎繁殖的五倍体，而不是能产生种子的四倍体。现在它已广泛地分布在澳大利亚及加利福尼亚^[13]的部分地区。

成功的多倍体通常与它们的最近的亲缘物种是互相不杂交的(allopatric)。在互相可杂交(sympatric)时，多倍体在生境选择上就与二倍体亲本不同。广泛分布的阿拉伯黄背草(*Themeda triandra* Forssk)是非洲亚热带草原植物群落的主要成分。在非洲南部同地生长的二倍体和多倍体小种是互相可杂交的，但倍性水平的出现率各个植被区是不相同的^[32]。在热带森林中，二倍体占优势，在某些二倍体群落中，同时有三倍体(3%)和四倍体(13%)出现。多倍体在其他草原类型中长得更好。在干旱的南非干燥台地与半干旱丛生草原中，二倍体占黄背草群体的大约一半。在这些非洲草原类型中，三倍体(21%)和更高的多倍体(8%)与二倍体一道存在，而且象二倍体的分布一样广泛。多倍体在草原中占优势地位。在大部分群落中，三倍体(19%)，四倍体(37%)，五倍体和六倍体(25%)分布广泛，二倍体(19%)却较稀少。黄背草二倍体和多倍体在南非分布同样广泛，但在侵入不同生境的效率上有差别。仅在非洲草原中，多倍体在生境适应性方面比二倍体有明显的选择优势。多倍体不断地产生，而且在其他非洲草原类型中确实成功地竞争着。但是，在所有非洲草原类型中，染色体小种的出现频率，基本上年复一年保持稳定。

与二倍体亲缘种相比，多倍体在分布方式上并不存在经常性的差别。成功的多倍体或者和亲本竞争同一块生境，或者集群于新的生境。在欧洲超越物种范围的混杂群体中，芦苇属的 *Phragmites australis* 就有 $2n=36, 48, 72, 84$ 或 96 条染色体的小种^[33]。另一方面，柳叶菜属(*Epilobium*)中，物种和小种是适应于不同的生境的^[34,35]。

在北半球随着纬度增高，显花植物中多倍体出现率一般也经常能看到类似的增加现象。

这似乎表明,多倍体耐受严酷气候条件的能力比二倍体亲缘种强。但是同样可能是,北极的环境选择了与多倍体有关的性状,而不是利用多倍体条件本身^[36]。Löve和Löve^[37,38]认为,北方植物区系中的多倍体,起源于气候条件合适的地区,但后来被迫进入更严酷的地区。Johnson和Packer^[39]指出,在阿拉斯加植物区系中,多倍体的出现频率与局部生境有关,而不是和整个北极环境有关。北方植物区系中,多倍体出现的频率高,可能是由于在冰川后退中草本多年生植物具有拓殖新生境的优越能力。在现代的植物属中,多倍体出现率在所有情况下,以多年生草本植物为最高,一年生植物最低,多年生木本植物的出现率介于这两个极端之间^[2]。

多倍性和育性

新生的多倍体不如二倍体亲本繁殖旺盛。同源多倍体具有减数分裂染色体不规则的特征,并产生细胞学上不平衡的配子。这些配子或者没有功能,或者产生细胞学上不平衡的后代。双二倍体的特征是减数分裂行为规则,并产生细胞学上平衡的配子。然而,结合子两个充分分化了的单倍体染色体组的配子,在功能上并不总是成功的。

通过细胞学上染色体组二倍体化,以提高多倍体的育性或者转变为无性繁殖方式。Gillie和Randolph^[40]注意到,四倍体玉米有性繁殖十代之后,四价体频率有统计学上的显著减少。将提高育性和整个农艺上适度选择结合起来,也能显著增加四倍体玉米的产量。Dudley和Alexander^[41]在十个周期强选择压力之下,将结实率从50%提高到73%。作物进化实验室的细胞学研究指出,提高育性和产生细胞学上平衡配子的百分比的增加有相关性。对所有十年选择周期来说,四价染色体的频率,在早终变期基本上保持不变,但在结实率最高的群体中,四价体在晚终变期解体,染色体作为二价体到达中期的赤道板。以后的减数分裂的染色体运动是规则的,从而产生细胞学上平衡的配子。甚至同源多倍体的染色体组也终于二倍体化。大部分天然多倍体细胞学行为象二倍体。克服部分有性不育的另一方法是无性繁殖。

配子体无融合生殖和多倍性

通过配子体无融合生殖方式,可以无性繁殖大量的多倍体^[42]。更为成功的是兼性生殖。产生了细胞学上有功能的减数和未减数的雌配子体,这两种配子体的任一种都能以孤雌生殖方式发育或通过有性生殖产生有生活力的种子^[43]。

配子体无融合生殖和多倍性有密切关系。所有多倍体都不是无融合体,但几乎所有配子体无融合体都是多倍体。多倍体通常起源于细胞学上未减数配子体的形成及其有性功能。细胞学上未减数雌配子体的形成,也是从有性繁殖转变到配子体无融合生殖的必要的第一步。对这种配子体仅仅需要再进一步以孤雌生殖方式发育成一粒种子。提高育性的选择压力,可以导致产生无融合种子,也可以使染色体组二倍体化。配子体无融合生殖为人们提供了一种方便的方法来避开同源多倍体的减数分裂,从而阻止形成在细胞学上不平衡的后代。配子体无融合个体并不都起源于同源多倍体。异源多倍体也可以用无性方式繁殖。它们通常作为同源四倍体的无融合体之间的杂种而发生。它们还可能将如此异类的二倍体染色体组合并在一起,使形成的双二倍体是有性不育的。

无融合体与二倍体亲缘种比较时,象多倍体一样,它也并没有始终如一的分布方式。它们可能成功地与二倍体亲本竞争类似的生境,或者占有完全不同的生境。无融合生殖能稳定被选择的基因型,并且在先锋生境中常常能迅速拓殖。多倍体无融合生殖物种是成功的,尽

管它们以无性方式进行繁殖，但并不一定是因为它们以无融合生殖方式繁殖才获得成功。

可逆的四倍性

单倍体的特点是具有它们的亲本的配子的染色体数。它们是通过未授精的卵细胞的孤雌生殖发育产生的。配子体无融合体的后代通常包括单倍体^[43]。在有性繁植物种的后代中，偶然也出现单倍体^[44]。由天然存在的四倍体产生的单倍体往往生长旺盛，有时也是可育的。因此会产生一个问题，可逆的四倍体是否在植物进化和物种形成中起作用^[45-47]。

一倍体是由二倍体物种产生的，具有单套染色体组。它们虽然有时惊人地健壮，但它们是不育的。因此可以排除一倍体在物种形成中起重要作用的可能性。由四倍体产生的双单倍体其染色体数是二倍体。由双二倍体产生的双单倍体，在细胞学上与原来亲本之间的二倍体杂种相似。同源多倍体中的可逆四倍性可重新构成亲本型的二倍体。

一般认为可逆四倍性在高等植物群体进化中最多只起次要的作用^[1]。实际情况未必如此。由双二倍体产生的单倍体高度不育，这并不奇怪。但它在染色体组构成上象种间杂种，多倍性加上杂交作用公认为一种物种形成方式。双单倍体经常产生有细胞学功能的未减数配子，并能恢复亲本双二倍体。将双单倍体与原来亲本二倍体连续回交，也能产生新的双二倍体。这可以在已建立的双二倍体及其近缘的二倍体亲缘物种间进行基因渗入。用相同的二倍体连续回交，可能产生有双二倍体的基因渗入的同源四倍体。在自然界中是否真能发生这类基因渗入，还难以肯定。通过杂交和多倍性可以得到同样的表型效果。二倍体(AA)与二倍体(BB)杂交，会产生类似双单倍体(AB)的杂种(AB)。将杂种或双单倍体与亲本二倍体回交，可能产生双二倍体($AB \times BB \rightarrow ABB \times AA \rightarrow AABB$)，或者产生同源多倍体 $AB \times -AA \rightarrow AA^*B^* \times -AA \rightarrow AAA^*B^* \times -AA \rightarrow AAA^*A^*$)，这种同源多倍体，带有由非回交二倍体亲本的遗传物质污染的两个单套染色体组。在玉米与鸭毛状磨擦禾间的杂种中，这种性质的基因渗入已经实现^[30,48]。在二倍体杂种和由双二倍体或已建立的同源四倍体产生的双单倍体之间，有细微的遗传差异，这在系统发育上有一定意义。

由新形成的同源多倍体产生的单倍体，从细胞学上讲是二倍体。Randolph和Fischer^[49]从同源四倍体玉米得到了完全可育的二倍体。为提高结实率，我们在连续选择十五个轮回之后，从四倍体玉米获得了正常的二倍体。天然的同源四倍体的特点是染色体组有不同程度的分化。由茄属(*Solanum*)的块茎(*Tuberosum*)组派生的四倍体物种产生的双单倍体常常是可育的^[50]。由鸭毛状磨擦禾的四倍体群体获得的双单倍体，可以从完全可育到完全不育。这些双单倍体在表型上与二倍体不同。这并不奇怪。已建立的四倍体的染色体组有不同程度的二倍体化。因此，可育双单倍体的存在，会明显改变二倍体群体的基因频率。在没有亲本二倍体的地区，双单倍体也可能成为二倍体。显然是近来发生的一个双单倍体，竞争过了亲本四倍体双花草(*Dichanthium caricosum*(L.) A.Camus)，而在南非的Pretoria附近成为一种杂草^[48]。

要确定可逆四倍体在自然界中有多么成功和分布有多么广泛是比较困难的。许多物种的特点是有二倍体和四倍体小种，其中有许多在表型和生境优势上象四倍体的二倍体生物类

型。Anderson^[51]推测,二倍体的*Flaveria campestris* Jonns(菊科植物,产于美国,澳洲)起源于单倍体。双单倍体肯定在保持某些无融合生殖的四倍体中的变异性上起重要作用。鸭毛状磨擦禾的特点是,在其北方分布区中有窄叶二倍体($2n=26$)和阔叶四倍体小种^[52]。然而,某些四倍体群体,具有在表型上类似二倍体的特征。这些二倍体与其同地生长的、适应能力不同的窄叶二倍体杂交。杂种通过细胞学上未减数配子的有性功能产生多倍体,它们在二倍体和四倍体小种间的基因转移上起着桥梁作用。在双花草 [*Dichanthium annulatum* (Forssk) Stapf] 的无融合生殖的四倍体中,二倍体以罕见的个体出现^[53,54]。这些二倍体起源于单倍体,而且是有性可育的。用无融合生殖的四倍体授粉,能产生有性四倍体,这提供一种使群体与有性状态保持联系的方法。在自然界中,成功的双单倍体是罕见的,但单倍性对维持和提高许多物种的二倍体和四倍体群体的变异能力是起作用的。

摘 要

1. 多倍体是高等植物染色体进化中的一种显著特征。许多属中都普遍有此现象,而许多物种以具有二倍体和多倍体小种为特征。
2. 多倍体进化是一种过程,而不是一个事件。
3. 多倍性可能包括体细胞染色体加倍,或细胞学上未减数配子的有性功能。
4. 自发的染色体加倍,不管是合子的染色体加倍而产生多倍体植物,还是顶端分生组织的加倍而产生多倍体嵌合体,都是罕见事件。
5. 多倍性的普遍方式是通过细胞学上未减数的配子的形成及其有性功能。染色体数目的增加可以发生在杂种第一代或以后世代。
6. 通过细胞学上未减数的配子产生多倍性,通常是个两步骤的过程。二倍体($2n$)雌配子用单倍体(n)雄配子授精,产生三倍体($3x$),三倍体接着再产生细胞学上未减数的三倍体雌配子,用二倍体亲本的单倍体(n)配子给三倍体雌配子授精,从而产生四倍体($4n$)后代。
7. 用罕见的二倍体($2n$)雄配子,给同样罕见的二倍体($2n$)雌配子授精,直接产生四倍体,这种事件极为罕见,但确实可以发生。
8. 只有能够和亲本竞争的多倍性才能成功。成功取决于要有恰当的生境以及有产生成功的后代的能力。
9. 最成功的多倍体是合并细胞学上有联系的二倍体染色体组,这些染色体组属于适应性不同的分类单位。
10. 通过染色体组在细胞学上的二倍体化,或配子体无融合生殖,可使多倍体恢复育性。
11. 可逆四倍体是多倍体进化的组成部分。

(丁 勇 译)