

作物生殖生物学

赵世绪 编著

北京农业大学出版社

责任编辑：王 象 坤

作物生殖生物学

赵世绪 编 著

*** * ***

北京农业大学出版社出版

（北京市海淀区圆明园西路）

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

河北省唐县印刷厂印刷

*** * ***

1987年6月第 1 版 1987年6月第1次印刷

开本：787×1092毫米 1/32印张：11.06 字数：247千

印数：5000

ISBN 7-81002-009-9/S·10

统一书号：16446·26

定 价： 2.45元

前 言

生殖生物学是研究两性细胞的起源，结合和分化的生物学的一门学科，包括作物有性过程的细胞形态、生理、生化及遗传学等内容。随着组织培养技术的进步，它的发展更为迅速，如花粉在养蜂、食品、医疗、饲料上的应用，花药培养，子房培养，试管受精，胚和胚乳的离体培养在农业尤其在育种上，林业的某些领域中得到越来越广泛的应用。人类的大部分食品及轻工业原料都是与高等植物生殖过程和种子果实形成过程有关。植物生殖生物学的发展，使它与细胞学、遗传学、生理学、生物化学、发育生物学的关系越来越密切，它包含了这些学科在有性过程研究中的最新成就。它与胚胎学相近，但是比胚胎学包含的内容更广泛，它成为植物育种、栽培、食品工业、饲料的基础学科之一。本书尽可能以主要作物为对象以结合栽培与育种实践。生殖生物学主要是讲述性细胞的发生、结合、分化过程。从细胞生物学观点来看可以认为是特殊细胞的发育，因此与细胞生物学关系更密切，本书也增加了一些分子生物学的内容。

赵世绪

1986年1月

目 录

绪论	(1)
第一节 作物生殖生物学的研究对象	(1)
第二节 作物生殖生物学的发展简史	(3)
第三节 作物生殖生物学的研究方法	(9)
第一章 花粉 (雄配子体)	
第一节 花药的结构与花粉的形成	(13)
花药 (小孢子囊) 的结构	(13)
小孢子的发育	(22)
雄配子体的发育	(25)
主要作物的花粉发育	(28)
花药中染色质穿壁现象	(38)
花粉的败育与雄性不育系	(39)
第二节 花粉的构造	(45)
花粉的形态和花粉壁	(45)
营养细胞和生殖细胞	(50)
精子 (雄配子)	(56)
第三节 花粉的生化组成及其在生产上的应用	(61)
花粉的生化组成	(61)
花粉在食品、医疗、饲料、养蜂中的应用	(70)
第四节 花粉的生活力和贮存及在育种上	
的应用	(74)
花粉的寿命	(74)
花粉的贮存条件和期限	(75)

花粉的人工萌发	(80)
第二章 花粉培养与单倍体育种	(85)
第一节 单倍体育种的优越性	(85)
第二节 用花药和花粉培养获得单倍体的方法	(90)
历史情况	(90)
诱导花粉植株的程序	(92)
培养基	(94)
花药培养的时期	(96)
花药培养的条件	(98)
第三节 花粉培养的某些问题	(99)
基因型的影响	(99)
雄核发育的问题	(99)
白化苗	(102)
雄核发育植物的倍性	(102)
第四节 花粉作为遗传工程的载体	(104)
第三章 胚囊 (雌配子体)	
第一节 胚囊的形成	(108)
胚珠 (大孢子囊) 的构造	(108)
大孢子的发育	(112)
雌配子体的发育	(115)
第二节 胚囊型	(117)
单孢子胚囊	(117)
双孢子胚囊	(119)
四孢子胚囊	(120)
第三节 成熟胚囊的构造	(122)
卵器	(122)
中央细胞	(125)

反足细胞·····	(126)
主要作物胚囊的发育·····	(128)
第四节 高等植物性别的分化与控制·····	(131)
第五节 未授粉子房及胚珠的离体培养·····	(133)
历史情况·····	(133)
影响培养的因素·····	(135)
雌核发育问题·····	(136)

第四章 授粉与受精

第一节 主要作物的开花生物学·····	(138)
水稻开花生物学·····	(138)
小麦开花生物学·····	(138)
棉花开花生物学·····	(142)
第二节 花粉管在雌蕊组织中的生长·····	(143)
花粉识别及花粉管在雌蕊组织中生长 的途径·····	(143)
花粉管生长的速度·····	(147)
花粉管定向生长的机制·····	(148)
第三节 双受精·····	(151)
配子融合·····	(151)
主要作物的受精过程·····	(156)
受精作用的有丝分裂假说·····	(162)
精子细胞质在受精过程中的作用·····	(163)
多花粉管进入胚囊问题·····	(164)
第四节 自交不亲和与远缘杂交不亲和现象·····	(167)
不亲和性·····	(167)
克服不亲和的方法·····	(171)
第五节 试管受精, 受精后的子房和胚珠的	

离体培养·····	(175)
受精后子房和胚珠的离体培养·····	(175)
试管受精·····	(178)

第五章 胚乳

第一节 胚乳的发育过程·····	(181)
初生胚乳核的分裂·····	(181)
胚乳的发育类型·····	(182)
第二节 禾谷类及其它作物胚乳的构造, 生化组成·····	(189)
第三节 有关胚乳遗传的几个问题·····	(197)
糊粉层的颜色·····	(197)
镶嵌胚乳·····	(199)
胚乳直感与果实直感·····	(200)
第四节 胚乳的生物学意义·····	(201)
胚乳的生物学意义·····	(201)
胚乳的败育·····	(203)
第五节 胚乳的离体培养·····	(207)

第六章 胚的发育

第一节 合子的分裂与分化·····	(212)
胚和胚柄的形成·····	(212)
胚型·····	(218)
第二节 胚的分化·····	(219)
双子叶植物·····	(219)
单子叶植物·····	(224)
胚胎发育的生物学·····	(228)
第三节 胚的离体培养·····	(232)
一般情况·····	(232)

胚生长因素的研究·····	(234)
胚的离体培养在生产上的应用·····	(241)
第七章 无融合生殖、多胚现象及单性结实	
第一节 无融合生殖·····	(247)
无融合生殖的定义、类型及在育种上 的意义·····	(247)
单倍体配子体无融合生殖及其人工诱导···	(250)
二倍体配子体无融合生殖·····	(264)
不定胚现象·····	(276)
无融合生殖产生的遗传基础·····	(283)
第二节 多胚现象·····	(285)
第三节 单性结实·····	(287)
自然的单性结实·····	(287)
环境条件和植物激素引起的单性结实·····	(288)
第八章 无性胚胎发生	
第一节 无性胚胎发生的概念·····	(295)
第二节 胚状体产生的方式与条件·····	(297)
胚状体产生的方式·····	(297)
胚状体产生的条件·····	(399)
胚状体产生的分子机制·····	(302)
第三节 体细胞胚状体的应用·····	(304)
无性快速繁殖·····	(304)
低温保存种质·····	(305)
体细胞无性系变异及体细胞突变筛选·····	(306)
原生质体培养及细胞器的遗传操作·····	(312)
附录·····	(313)
文献·····	(324)

绪 论

第一节 作物生殖生物学的研究对象

作物生殖生物学概念的起源是很早的,如公元前3世纪的《植物研究》一书中,就提到了枣椰子(*Phoenix dactylifera*)的雌雄之分和传粉作用。作物生殖生物学与植物细胞胚胎学相近,但是生殖生物学的内容比胚胎学更广泛,除了胚胎发生的细胞形态过程以外,它还包含了生殖生理、生化、遗传、细胞生物学和发育生物学等内容。作物生殖生物学是研究作物有性过程的一门科学,它研究的对象是:作物两性细胞的发生发育、授粉和受精、以及由这个过程而产生的胚胎发育的生物学,即两性细胞的起源,结合以及以后的分化的生物学。

当然,也有的研究者只研究生殖生物学的一部分,如Johanson(1945, 1950)所著的《植物胚胎学》,就只限于研究胚细胞的分裂格式,Raghavan(1976)的《维管植物实验胚胎发生》也是从合子开始研究胚胎发生的生物学,至于Heslop—Harrison(1971)等,Stanley和Linskens(1974)所著的《花粉》专著更是深入研究生殖生物学的的一个方面了。

在研究广义植物生殖生物学,即两性细胞的起源,授粉与受精以及胚胎发育的生物学的著作有:Maheshwari

(1950)的《被子植物胚胎学引论》，Модилевский (1953)的被子植物胚胎学，禾谷类细胞胚胎学 (1958)，Подпунная—Арнольди (1964, 1976) 的被子植物细胞胚胎学，Батыгина (1974) 所著《小麦胚胎学》，Чеботарь (1972) 所著《玉米胚胎学》，Bholwani 和 Bhatnagar (1979) 的《被子植物胚胎学》，赵世绪 (1982) 的《作物胚胎学》以及胡适宜 (1983) 的《被子植物胚胎学》。

Maheshwari (1965) 将近来在植物组织培养中由体细胞或花粉所产生的胚状体发育成植株的现象，也包括在胚胎发育过程中，因此也就成为生殖生物学的一部分了。由于这个现象有理论上和非常广泛的实际意义，本书也增加了这一章。

至于谈到作物生殖生物学，它的特点是：(1) 取材基本上是农林作物；(2) 尽量接近农林的实际应用方面，主要是用于栽培学和遗传育种学。这一部分更多地属于实验生殖生物学的范畴；(3) 因为它是研究性细胞的发生发育、结合及分化的生物学，而性细胞可看作是特殊的细胞，因此它又与细胞生物学有密切关系。(4) 胚胎发育与基因的表达是一致的，因此又与分子生物学有联系。

作物生殖生物学的发展一开始就与细胞学建立了紧密的联系，细胞学说的建立，使人们了解到性细胞、精子、卵都是细胞。而且研究的过程中大量采用细胞学技术，如植物制片的显微技术等。作物生殖生物学发展过程中不仅与细胞学有密切的关系，它还与植物生理学、生物化学、发育生物学、遗传学、分子生物学发生了联系，并且包含了这些学科的关于有性过程的研究内容，越来越多地采用生理生化研究方法。并且逐步认识到胚胎发育与基因表达过程是有直接关

系的，当然是与内外环境相互作用下，基因的表达过程才能实现。现在由于作物生殖生物学的发展，它已成为植物遗传育种、栽培、养蜂、食品工业、饲料的重要基础学科之一。

第二节 植物生殖生物学的发展简史

作物生殖生物学是植物生殖生物学的一部分，因此它的发展与植物生殖生物学的发展密切相关。

植物生殖生物学的发展与人类生产的发展和其它学科的技术发展以及人们认识水平的发展是有联系的。植物生殖生物学的发展一般说来有几个先决条件。这就是：（1）细胞学说的建立，在这个学说的影响下，人们首先认识到精子、卵和合子都是细胞；（2）对植物性别及有性过程的存在认识，就是说，人们在长期的生产实践过程中及以后的科学试验中，认识到和证实了植物同动物一样，也有性别之分及有性过程；（3）随着物理学和化学的发展，发明了光学显微镜，使得Hooke发现了细胞，以及后来又出现了许多特殊用途的显微镜，直到电子显微镜。而制片染色技术也在不断的发展和革新，使人们对细胞的结构及广义生殖过程的认识不断深入了；（4）细胞、组织和器官的离体培养技术的出现，开辟了实验生殖生物学的新领域，不仅证明了植物细胞的全能性，还使植物生殖生物学的成就越来越广泛地应用于植物栽培、遗传育种和农林生产的其它方面。

植物生殖生物学的发展是与古典的植物细胞胚胎学前期的发展是一致的，大体可分为三个时期：即形态描述时期，比较分类时期和实验生殖生物学时期。这些时期不是截然分开的，而是互相交叉的。先出现的描述和比较分类方面还将

继续发展下去，而三十年代起新兴的实验生殖生物学将更有生命力，因为它与其它学科联系更密切，而且广泛地应用于生产实践。

公元前二千多年埃及人就知道枣椰子有雌雄株的存在和进行人工授粉。

我国北魏末（6世纪）贾思勰所著的《齐民要术》一书中，提出了大麻有雌雄株的概念。虽然在高等植物中存在着性别这一事实早已为人们在生产实践活动中所认识，但是中间也经过一些曲折。15—16世纪就有些人否认植物有性别的存在，而且宗教人士还认为这样的看法是不道德的。

公元5—17世纪主要是收集研究药用植物，中世纪的学者大多没有植物性别概念。

从15世纪起自然科学中分出了植物学。15—16世纪研究异地植物，主要目的是为了在医药、农业和工业上利用。

1583年意大利人Cesalpino的《关于植物》一书，多方面地描述了植物，但认为植物与动物不同，没有性别和有性繁殖。

17世纪发明了显微镜对植物生殖生物学的发展起了很大的作用，1682年N. Grew在《植物解剖》一书中提到花药是雄性器官，而花粉如同植物的精子一样。这是受了牛津植物园D. Bobart试验的影响，他研究了花粉在结实中的作用，并在红剪秋罗（*Lychnis dioical*）上看到只有雌蕊和只有雄蕊的植株，而且单独种植只有雌蕊的植株就不结种子，而雌蕊上有花粉的植株就结种子。Grew知道了这件事，就把它写在自己的书里了。

17世纪1694年R. Camerarius给M. Valentin写了《关于植物性别的一封信》提到桑树的雌株在附近没有雄株

时不结种子。后来他用雌雄异株菠菜作试验，如果分别种则不结实，种在一起则结实，认为花粉是雄性因素。但是问题并没有解决，相反地，引起了热烈地争论，争论了150年。反对者有著名植物学家J. Tournefort，他认为雄蕊是分泌器官，花粉是分泌物。

18世纪C. Hase (1737) 做了一个有关植物性别的科学论文，他收集了前人的研究加上自己的研究，证明植物有性别。柏林植物园的Gledich在30年间种植了雌高欧棕(*Chamaeceras excelsa*)，但没有结实。在莱比锡的温室中生长着雄株，也没有结实。他于1749年到莱比锡采下了开花的雄株枝条，带到柏林给雌株授粉。这样，在30年后雌株才结了实，并用这些种子栽培出了正常的幼苗。他得出结论认为植物是有性别存在的。

18世纪彼得堡科学院院士Koelreuter (1761) 在杂交试验中确定了植物的有性繁殖。在用烟草的不同种杂交中，他看到杂种植株有双亲的性状。他还提出了植物受精的概念。但是Sihebeck从1742—1747年就反对这种观点，理由是不道德。德国人Henschel (1820) 也反对，这场争论几乎又延续了100年。直到1812年Schelver写了《关于植物性别学说的批判》一书，还认为花粉是毒液，落到雌蕊上，植物的营养生长就停止了。但是他提不出什么科学根据。

1779年彼得堡科学院宣布征集关于隐花植物存在性别的论文并有奖。莱比锡的学者Hedwig得奖。他证明了苔藓植物存在着性器官。以后Sprengel (1793) 在他所著《揭露自然的秘密》一书中详细描写了昆虫在许多植物授粉受精中的作用。Gartner (1836) 根据自己25年中所作的许多试验，并重复了Koelreuter的研究后，证明了植物性别的存在

因此获得了荷兰科学院的奖励。伟大的生物学家Darwin在1916年发表了自己30多年来的观察和试验总结《植物界异花受精和自花受精的效果》一书，提出了异花受精有利，自花受精有害的论点。他还写了《兰科植物的受精》一书。

因此，经过反复的争论，在事实面前，多数学者到19世纪初认为植物是存在着性别的。但是对花中的哪一个器官是雄性的，哪一个是雌性的等细节，还是有争论的。

意大利人Amici (1824) 是天文学家和光学家，为了改进显微镜，他经常观察植物材料。1822年他看到了马齿苋 (*Portulaca oleracea*) 柱头上的花粉粒长出了花粉管，伸入到了花柱组织中去。1823年他发表了这项工作。Bron—gniart (1827) 和Brown (1826, 1835) 都研究了这种现象。1830年Amici又在马齿苋和木槿 (*Hibiscus syriacus*) 等植物上观察花粉管的生长，并看到花粉管最后长到胚珠中去，而且认为胚囊泡 (卵细胞) 是受精者，他的研究引起了植物学界的广泛注意。

但是到了19世纪30年代Horkel (1836) 认为胚是由花粉管尖端产生的，这种观点还得到了许多人的支持，这些人被称为“花粉派”。他们认为雄蕊是雌性器官，胚囊是雄性器官。1837年细胞学家Schleiden在这方面也作了研究，他在南瓜属上作了观察之后，认为花粉管进入胚囊后，由花粉管的尖端转变成了“胚泡”，即胚。并且有人支持这种意见。如Schacht于1850年公布了胚由花粉管尖端转变为胚的图片，使这个问题的争论又持续了20年。

1849年Hofmeister出版了《显花植物胚的起源》一书。他研究了19个属的38种植物的胚囊，并在活材料上用徒手切片的方法证明了胚是由卵细胞产生的。1856年Radlko-

fer又证明了胚柄是卵细胞起源的，不是花粉管的延续。后来Schleiden承认了错误。

但是雌雄配子体的细微结构、受精过程、胚和胚乳的发育仍是不清楚的。直到19世纪后半期和20世纪初才开始研究这些问题。

Strasburger (1877) 首先全面地描述了被子植物的8核胚囊，他对这种胚囊的命名一直保留了下来。他的描述了双细胞的花粉。但是他把花粉中的小长细胞看作为营养细胞，把大细胞认为是生殖细胞。以后他在水晶兰 (*Monotropa hypopitys*) 上看到了精子中的一个与卵细胞结合，发现了受精现象。但是另一个精子的作用他并没有看到，而认为是在花粉管中溶解了。Guignard (1918) 在百合属上也看到了精子中的一个与卵细胞结合的现象，他也没有看到第二个精子的命运。1898年俄国学者Навашин在头巾百合 (*Lilium martagon*) 和细弱贝母 (*Fritilaria tenella*) 上看到了两个雄配子在受精中都发生作用。一个雄配子与卵结合产生胚，另一个雄配子与极核结合，产生胚乳。这就是被子植物中的“双受精”现象。这一时期有关植物有性过程的研究主要是形态学上的描述。Coulter和Chamberlain (1903) 所著《植物形态学》和Schnarf (1929) 所著《被子植物胚胎学》很好地总结了这一时期的资料。

二十世纪开始，被子植物生殖生物进入了全面发展的时期，Soueges等对不同科、属、种的胚胎发育进行了研究。Финн (1928, 1940, 1941) 研究了雄配子体，并证明了精子是个细胞。这个时期还对各种类型的胚囊进行了研究，发现了典型8核胚囊以外的各种类型胚囊，随着植物生殖生物学的发展，发现了胚胎学的性状是多种多样的，同时

也确定了花药绒毡层的发育与结构、小孢子、雄配子体、胚珠、大孢子、雌配子体的发育及结构、花粉管生长的途径、受精、胚乳、胚、胚柄、吸器和无融合生殖现象是被子植物中某些类型所特有的，而且在一定程度上可以作为分类和系统发育的标准。虽然被子植物起源问题到现在为至还存在着不同的假说，但是这些性状对研究被子植物起源问题和分类也提供了一些资料。这样一来植物生殖生物学与植物分类学发生了密切的关系。许多资料反映在Schnarf所著的《被子植物比较胚胎学》（1931）一书中。二十世纪后期又陆续出现了许多不同纲、目、科、属、种的比较胚胎学研究，并开始研究过去很少注意的热带和亚热带植物的比较胚胎学和系统发育的关系Davis在1966年所著《被子植物系统胚胎学》一书中，详细地引用了所有被子植物科的比较胚胎学文献，并提出，还有不少的科在胚胎学上尚未研究过或很少研究过。在这方面进一步的研究，将会给被子植物系统发育和分类学提供一些宝贵的资料。

大量地用实验方法研究植物生殖生物学是在本世纪三十年代发展的。由于在理论上，尤其是在生产上有巨大的意义和发展前景而迅速发展，首先开始的是胚的离体培养，这是因为与遗传育种和生理有着紧密的联系。后来，如花粉的贮存、花粉的人工萌发、花药和花粉的离体培养及单倍体育种、用试管受精方法克服自交不亲和性和远缘杂交不亲和性，胚珠子房的离体培养，种子和果实的离体培养，胚乳的离体培养以获得三倍体植株，进行三倍体育种和固定杂种优势，人工诱导二倍体无融合生殖来固定杂种优势和单倍体无融合生殖以产生单倍体植株，近来还发现体细胞产生胚状体及体细胞突变在育种上的应用，以及花粉作为食品、饲料、

医疗药品上的应用等，这些工作无一不与遗传育种、栽培、食品工业等有着密切的联系。

许多的研究工作证实，不良的外界条件、诱变因素的处理、杂交、单倍体和多倍体破坏正常的生殖过程而使育性降低。

现在的生殖生物学家不只描述和解释不亲合性、不育性、性别的改变、单倍体、多倍体、无融合生殖的原因，而且还采用各种方法来诱导和控制这些过程。例如，发现了授粉时花粉与柱头的相互识别作用。

目前，越来越多的研究者采用生理学、细胞化学、电子显微技术来研究胚胎发育的某些过程。Цингер (1958) 在《种子的发育和它的生理特性》一书中叙述了采用组织化学的方法研究某些被子植物胚珠、种子、果实发育的生理工作。在实验生殖生物学方面，Манешвари的《被子植物胚胎学引论》(1950)，Поллубная—Арнольди的《被子植物细胞胚胎学》(1964—1976) Maheshwari的《胚胎学与生理和遗传的关系》(1965)，Raghavan的《维管植物实验胚胎发生》(1976)，胡适宜的《被子植物胚胎学》(1983)等著作都作了较详细的叙述。

第三节 作物生殖生物学的研究技术

作物生殖生物学现在是一门综合科学，既然它与其它学科，如细胞学、遗传学、生理学、生物化学关系十分密切，因此在研究生殖生物学时也就经常应用这方面的技术。

(1) 切片染色技术 这是研究植物生殖生物学最早应用的一项技术。早期的研究者甚至用徒手切片的方法，观察