

分类号_____
UCD_____

密级_____
编号_____

中国科学院海洋研究所

博士后研究报告

海带遗传育种和育苗生物技术的研究

周 志 刚

工作完成日期 1996 年 1 月—1998 年 1 月
报告提交日期 1998 年 2 月

中国科学院海洋研究所(青岛)
1998 年 2 月



分类号_____
UCD_____

密级_____
编号_____

中国科学院海洋研究所

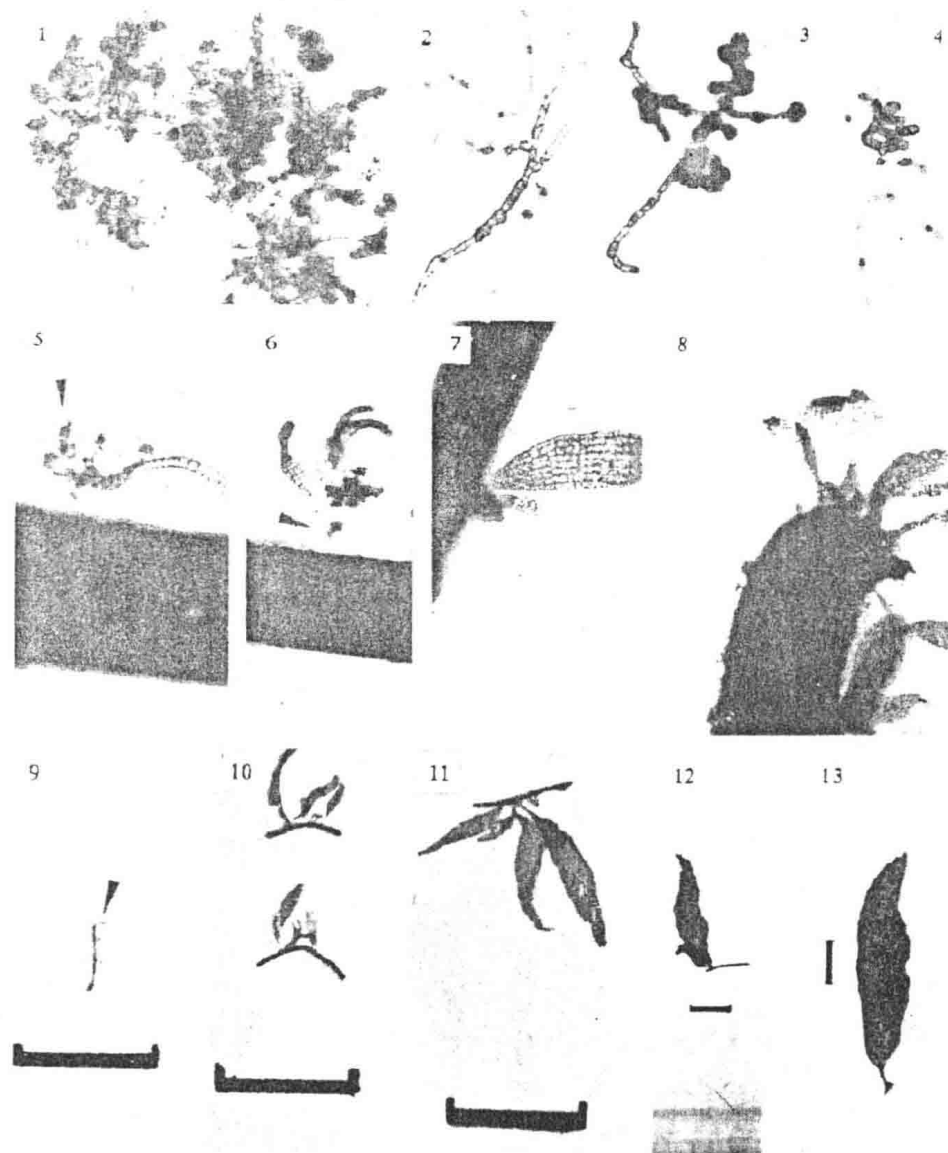
博士后研究工作报告

海带遗传育种和育苗生物技术的研究

周 志 刚

工作完成日期 1996 年 1 月—1998 年 1 月
报告提交日期 1998 年 2 月

中国科学院海洋研究所(青岛)
1998 年 2 月



1. Clone of male and female gametophytes (80 ×)

2. Clone of male gametophyte (80 ×)

3. Filamentous clone of female gametophyte (50 ×)

4. Globular clone of female gametophyte (50 ×)

5. Developmental stage of young sporophyte (Arrow shows sterile clone of female gametophyte) (50 ×)

6. Arrow shows the non-cellular structure rhizoid growing from the base of young sporophyte (35 ×)

7. Regular cells of young sporophyte (59 ×)

8. Young sporophytes growing thickly on the palm rope before cultivating at sea (50 ×)

9-13. Young sporophytes cultivated at sea after 6, 13, 19, 29, 38 days, respectively (Bars of 9 to 13 stand for 1 cm)

目 录

摘要	1
英文摘要	2
1 海带遗传育种及育苗生物技术的研究现状	3
2 海带无性繁殖系的形成及品系的收集	6
2.1 材料与方法	6
2.1.1 种海带及游孢子采集	6
2.1.2 无性繁殖系的建立和培养	6
2.1.3 部分保存品系亲本性状	6
2.2 结果与讨论	7
2.2.1 海带无性繁殖系的建立与培养	7
2.2.2 不同品系(种)无性繁殖系的建立及形态观察	8
2.2.3 海带无性繁殖系的保存	8
2.2.4 海带无性繁殖系的特点及存在的问题	9
3 海带无性繁殖系育苗	16
3.1 材料与方法	16
3.1.1 海带孢子体的诱导	16
3.1.2 海面养殖	16
3.2 结果与讨论	16
3.2.1 海带孢子体的诱导	16
3.2.2 海面养殖	17
3.2.3 无性繁殖系育苗中存在的问题	17
4 海带不同品系及种间的杂交	22
4.1 材料与方法	22
4.1.1 无性繁殖系的培养	22
4.1.2 交配组合	22
4.1.3 孢子体诱导	23
4.1.4 海面养殖	23

4.2 结果与讨论	23
5 同工酶在海带遗传育种中的应用	31
5.1 材料与方法	33
5.1.1 酶液的制备	33
5.1.2 电泳	33
5.1.3 染色	33
5.1.4 数据分析	33
5.2 结果与讨论	33
5.2.1 酶谱分析	33
5.2.2 遗传相似性分析	37
5.2.3 生化遗传标记	38
6 结论	53
致谢	54
参考文献	55
个人简历	61

1995 年 12 月—1998 年 2 月发表的学术论文

- [1] 沙漠结皮中藻类生态的研究
- [2] 土壤藻类对土壤团聚体稳定性的影响
- [3] 极大螺旋藻多糖的分离纯化及其抗氧化特性的研究
- [4] 植物体中硒的生理学、生物化学及分子生物学
- [5] Effects of selenium on lipid peroxidation in *Spirulina maxima*
- [6] 硒在植物体中的作用及其代谢途径
- [7] 三种螺旋藻及其蛋白质、多糖和脂类结合硒的研究
- [8] 硒对螺旋藻生长及细胞含硒量的影响
- [9] 海带无性繁殖系的培养及孢子体诱导

摘 要

海带孢子体产生的游动孢子经 17°C 、 $50\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光强和 16 小时长日照可诱导形成只进行营养生长的配子体, 显微镜下分离单个雌雄配子体独自培养形成无性繁殖系或克隆; 15°C 、 $80\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光强及 10 小时光照可使无性繁殖系形成卵囊和精子囊, 卵囊受精后产生孢子体; 海面养殖实验证实无性繁殖系培育的孢子体能正常地生长并能通过假根牢固地附着育苗器。

运用海带无性繁殖系形成的条件, 收集和保存了 19 株品系, 它们隶属 *Laminaria japonica*, *L. longissima* 和 *L. ochotensis*。

利用无性繁殖系育苗技术, 对部分品系进行了种间和种内杂交。JapM 和 Long2M 是不育的; 004 品系的孢子体形态与其它品系显著不同, 而且只有雌性克隆与其它品系杂交成功; 通过 001F $\times$ 008M 和 008F $\times$ 001M 的正反交实验发现海带叶片的宽度是与母本产生性连锁的; 通过生长速度的计算可知亲本中 901 品系和 007F $\times$ 008M 的杂交后代生长较快, 分别为 $1.365\ \text{cm/d}$ 和 $1.270\ \text{cm/d}$; 001F $\times$ 008M 的杂交后代同时具有生长较快和叶片较宽的特点。

对 11 株品系中进行了同工酶实验, 18 个酶系统中只检测到 12 种酶活性的存在; 通过酶谱确定了 32 个基因位点, 大部分是多态性, 说明海带的杂合度较高, 杂种性较大; 根据 Jaccard 相似系数可知, 004, Jap, Long1 和 Long2 与现中国海域养殖的海带存在较小的相似系数, 也就是说有较大的遗传距离; 这一点与形态观察及杂交实验的结果相一致。

通过对过氧化物酶的酶谱的分析, 结合同工酶图谱及杂交实验, 发现 *Per-1* 位点可以作为品系鉴定的标记, 把 004, JapM, Long1M 和 Long2 从其它的品系中分别出来; 而在腺苷酸激酶和己糖激酶的图谱中 *Adk-1* 和 *Hk-1* 位点可以作为 Jap 的标记从而区别与其它的品系。

关键词 无性繁殖系(或克隆), 配子体, 杂交, 同工酶, 海带, 相似系数, 孢子体

STUDY ON THE BIOTECHNOLOGY OF GENETIC BREEDING AND SEEDLING OF *LAMINARIA*

Zhou Zhi-Gang

(Institute of Oceanology, the Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071)

ABSTRACT Clone formation from zoospores of *Laminaria* was conducted under the conditions of 16 h long-day photoperiod, 17°C and 50 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ light intensity. Reproduction and young sporophytes were induced successfully by mixing male and female clones at 15°C and 80 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ with 10 h photoperiod. The result of culture at sea confirmed that the young sporophytes induced from the clones grew as well as the routine method of raising seedlings and they also could be fastened to the palm ropes by rhizoids.

Nineteen strains, which belonged to 3 species, i.e. *Laminaria japonica*, *L. longissima* and *L. ochotensis*, of *Laminaria* were collected according to the formation conditions of clone.

Inter- and intraspecific hybridization of various strains of *Laminaria* was conducted using the clone. Strains of both JapM and Long2M were not fertile. Morphology of Strain 004 was significantly different from the others. The fact that blade width in hybrid offspring (crosses 001F $\times$ 008M and 008F $\times$ 001M) varies according to the female parent suggests sex linkage. Of the hybrid offspring, cross 007F $\times$ 008M grew faster (1.270 cm/day) than the others, and cross 001F $\times$ 008M bears the character of wider blade.

Of 18 enzyme systems tested, there are 12 enzymes providing definite isozyme patterns in all 11 strains. In the light of similarity coefficients of Jaccard, there is difference between strains of 004, Jap, Long1 and Long2 with the cultivars at Chinese sea to a certain extent. This is in correspondence with the morphological observations and hybridization.

Of the determined 32 gene loci, *Per-1* might be regarded as a marker to differentiate the varieties between 004, JapM, Long1M and Long2 with the others, and *Adk-1* and *Hk-1* might be as markers to draw a clear distinction between Long2 with the others.

KEYWORDS Clone, Gametophyte, Hybridization, Isozyme, *Laminaria*, Similarity coefficient, Sporophyte

1 海带遗传育种及育苗生物技术的研究现状

我国是水产养殖大国,尤其是海带,自 50 年代初大面积开展养殖以来,由于人工筏式养殖的创立,以及夏苗度夏,外海施肥,切梢增产等方法的使用(吴超元 1993),使我国的海带生产达到目前的养殖面积 25 万亩以上,年干产量已达 35 万吨的水平,占世界的第一位。

凡海藻养殖较发达的国家都很重视良种的选育工作,因为一个好的优良品种,可在不增加养殖面积和投入的条件下,使产量提高 1~2 成以上。因此,品种的优劣是制约海藻养殖业向现代产业发展的关键问题。建国以来全国育成并推广的农作物品种近 4000 个,使粮、棉、油等主要农作物品种更换 3~5 次,在粮、棉、油等农产品增产中的份额达到 20%以上,相比之下,经济海藻良种选育技术落后,进展缓慢,严重制约了产质的提高和养殖业的发展,突出表现在以下几方面:

1. 人工选育良种的时间长 海带自 50 年代后期就开展了品种培育的研究工作,使用定向选择、杂交等方法,人工选育了如高产高碘海带“860”和“1170”(中国科学院海洋研究所海藻遗传育种组和青岛海洋水产研究所藻类养殖组 1976)、“荣杂 1 号”、“单海 1 号”(方宗熙等 1983)、“烟杂 1 号”等品种,但选育时间长、进展缓慢。

2. 品种性状具有一定的局限性 针对不同海况,因品种花样较少,在甲地能增产的品种,拿到乙地不一定能增产,难以充分发挥各海区的生产力。

3. 良种选育生物技术及方法极端落后 与陆地农作物及海洋动物新品种的选育工作相比,海带选育的生物技术相当落后,生产单位仍用 60 年代的传统育种方法进行,无法保证单株采苗和供水系统独立;实验室内则以新建立的个体和细胞水平的生物技术为主,而更大尺度的宏观研究和更精细的分子水平研究问津者极少。

4. 种质性状退化严重 天然水体生态环境的日益恶化及某些人为因素,造成野生种群资源量逐渐枯竭;育种技术的缺乏,使生产单位在有限的小群体内盲目进行近亲繁殖,破坏了种群的遗传平衡,使品种众多基因无意识丢失。所有这些都导致品种原有的优良性状严重退化,如生长缓慢、有效成份含量降低、抗病力减弱等。

综上所述,若要改变我国海带养殖缺乏优良品种的落后现状,必须开拓新的选育途径和技术,进行良种选育技术研究,借鉴陆地植物生物技术特别是基因工程的经验,培育优质、高产、抗逆的新品种,促使传统的海带养殖业向高新技术产业转变,对实

现 2000 年水产品总产量增加 1000 万吨的宏伟目标,具有重要的现实意义。

当前,世界上海洋大国都在竞相发展海洋生物技术(相建海 1993),美、日、英、法、加拿大、澳大利亚等都在组织精兵强将,增加投资进行海洋的开发研究,争夺海洋生物技术的制高点。就连许多发展中的国家和地区,如泰国、印度、印尼、菲律宾、台湾等也日益重视这一领域的发展。

60 年代开始,同工酶谱的分析就有着广泛的应用(王中仁 1996),对研究群体的遗传学结构、遗传多样性、繁育系统、探索无性系和地理变异等,种间的界限、标本鉴定、推断杂种或多倍体的亲本、类群间的亲缘性、近期系统发育重建等都有着巨大的潜力。

80 年代以来, DNA 由于具有进化速度快、母系遗传、分子简单和易于分析等特点,已成为研究近缘种间和种内群体间遗传分化关系的有力工具,使得更多的学者都采用分子生物学方法比较不同生物遗传物质 DNA 的差异来研究物种遗传多样性。例如利用 DNA-DNA 杂交(Stam 等 1988)、限制性酶切分析(Bhattacharya 和 Druehl 1990, Bhattacharya 等 1991)及核酸测序(Saunders 和 Druehl 1992)技术确定了海带、江蓠等海藻的亲缘关系和地理种群分布,解决了许多用传统手段难以定论的问题。与此同时,鉴别生物的各种分子遗传标记技术也不断涌现,有限片段长度多态性(RFLP)(Scholin 和 Anderson 1994),聚合酶链式反应(PCR),随机扩增片段多态性分析(RAPD)(Ho 等 1995, van Oppen 等 1996),DNA 指纹(fingerprint)(Coyer 等 1995), AFLP(Patwary 等 1993)等鉴定技术已在线粒体 DNA 和核基因组 DNA 的研究方面取得了一定的进展。RAPD 和 DNA 指纹是 90 年代新兴的一种分子遗传标记技术(Manhart 和 McCourt 1992, Coyer 等 1995),发展非常迅速,广泛应用于物种分类鉴定,杂交后代的亲本决定及区分,构建基因图谱和识别基因位点,构建种间、种内系统发育图等各个研究领域,研究材料已涉及到多种动植物及微生物。所有这些分子生物学技术结合生化遗传技术的应用都将促进海带良种选育技术的迅速发展。

“七五”和“八五”期间的攻关,使我国海藻生物技术研究具备腾飞所需要的扎实基础。汲取国外的先进经验,在细胞水平上加强了育种技术的研究,先后对裙带菜、海带等进行无性繁殖系育苗和育种(王素娟 1994);紫菜、江蓠等原生质体再生植株的成功和质粒的发现(王素娟 1994),为海藻基因工程的兴起奠定了良好的基础。但相对国际海藻生物技术的发展,仍存在较大的差距,特别是落后的选育技术难

以推动海带养殖业的巨大发展。

海带自五十年代以来一直是我国养殖面积和产量最大的经济海藻,它又是海洋生物中含碘量最高的一种,我国用碘量的 80%来自海带,在当前我国约四亿人口严重缺碘和海带碘含量性状极度分离的情况下,培养出性状稳定的高碘新品系海带是关系到国计民生的大事;近来海带中的褐藻酸钠又是新兴医药、化工、食品等工业生产的重要原料;同时与海带经济性状有关如长、宽、厚及生长速度等都是数量性状遗传(Fang 1983),它们或多或少都受到基因的控制,如何根据这些遗传规律进行海带育种和育苗生物技术的研究是摆在我们面前的一大难题。基于国内外现代生物技术的发展状况及其在陆地作物及海洋动物方面的应用,加强海带等大型经济海藻遗传育种及品种的选育工作势在必行。

鉴于上述各种情况,本报告将从以下几方面初步探讨有关海带育种及育苗生物技术的问题:海带无性繁殖系的形成及孢子体的诱导、品系的收集与保存、品系及种间的杂交、同工酶谱的应用等,对于 RAPD 技术的应用,因工作还未结束,有待进一步完成。

2 海带无性繁殖系的形成及品系的收集

无性繁殖系也叫克隆(clone), 其生物学特点是: 只有一个亲本, 都由无性繁殖方式传下后代, 其遗传性彼此一致。早在 70 年代后期, 方宗熙先生等(1978a, 1978b)就偶然地发现了海带的无性繁殖系, 由于没有将形成无性繁殖系的方法规范化, 当然就难以把它运用到海带的应用研究上面; 海带的遗传育种需要大量不同的品系, 为了能够收集和保存这些品系, 必须有一整套形成无性繁殖系的诱导方法。为此, 根据前人的实验结果, 我们进行了下面的工作。

2.1 材料与方法

2.1.1 种海带及游孢子采集

种海带分别选自荣成、威海、烟台、大连和青岛等地区的优良品系。于初夏海带成熟时, 选择孢子囊群大、深褐色、具有光泽、宽、长而健壮的藻体, 用灭菌的海水清洗干净, 于 $17\pm1^{\circ}\text{C}$ 房间阴干, 使之能在 PES 培养基(Starr 和 Zeikus 1993)中释放大量游孢子。

2.1.2 无性繁殖系的建立和培养

将具有大量游孢子的 PES 培养基即时倒入备有载玻片的染色缸中, 使游孢子附着玻片上形成胚孢子, 以日光灯作光源, 在 $17\pm1^{\circ}\text{C}$ 和 $50\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的光温条件下培养 15d 长成雌、雄配子体, 显微镜下分离雌、雄配子体分别于 PES 培养基中, 形成无性繁殖系(即克隆), 在上述同样的光温条件下, 连续通入过滤空气培养, 每天光照 16h, 每星期换培养基一次。

2.1.3 部分保存品系亲本性状

海带(*Laminaria japonica* Aresch)有两株品系, 一者是 1982 年来自日本(001), 另一株由大连水产学院张泽宇教授(Jap)于 1996 年赠送。叶片披针形, 长 2~6m, 宽 15~30cm, 中带部占叶宽的一半或三分之一, 叶缘粗波浪形, 基部圆形或楔形, 柄长 7cm(Tokuda 等 1994)。

高产早熟 1 号品系*(LiD)的主要特征是叶片较厚而均匀, 中带部较宽, 厚成较好, 藻体韧性较大, 叶片开始形成孢子囊的时间较一般生产海带早 10~15 天, 孢子囊面积

* 荣成市海带育苗场, 青岛海洋大学生物系, 1991. 高产早熟海带新品种——“早 1”的培养鉴定材料。

较大, 孢子放散量较大。产量较高。

860 品系(中国科学院海洋研究所海藻遗传育种组和青岛海洋水产研究所藻类养殖组 1976)的主要特点是在较高温度下, 叶片长度生长较快, 因而叶片长, 产量高, 同时碘含量高, 含水量也较少。在形态上, 叶片基部楔形, 中带部较宽, 叶缘波褶小。藻体韧性较大。缺点是孢子囊面积小。

1170 品系(002)(中国科学院海洋研究所海藻遗传育种组和青岛海洋水产研究所藻类养殖组 1976)的主要特点是含水量少, 碘含量高, 在较高温度下, 叶片长度生长较快, 产量高。在形态上, 中带部宽而不明显。藻体韧性大, 浓褐色。

早厚成 1 号品系*是采用定向培育自交筛选的办法培养出来的, 它具有色泽深褐, 厚度厚, 厚成较早, 叶片有明显的疙瘩, 基部圆形, 产量较高等特点。

烟杂 1 号品系* (901)的主要特征是长度长, 宽度宽, 色泽终身褐色, 近基部 1m 处呈弧形, 纵沟不明显, 柄细扁长, 假根发达, 基部终身楔性, 生长期长而且生长适温期也长, 生长速度快, 耐高温, 抗衰烂, 成熟晚, 个体大, 产量高, 适应性、抗逆性强。

长海带(*Laminaria longissima* Miyabe)有三株品系, 其一采于烟台水产技术推广中心(Long1), 其二由大连水产学院张泽宇教授(Long2)赠送, 原保存一品系(Long3)。它的特点是叶片长达 5~15m, 宽 6~18cm, 中带部狭窄, 柄细长, 固着器相对较小但附着较牢固, 两年生或三年生(Tokuda 等 1994)。

鄂霍次克海带(*Laminaria ochotensis* Miyabe)又称利尻海带, 由大连水产学院张泽宇教授赠送。叶片长 1.5~2.5m, 宽 13~20cm, 叶缘疏松波浪形, 基部圆形, 两年生(Tokuda 等 1994)。

除此之外, 还收集了其他的品系, 共计 15 株, 它们藻丝的形态参见图 2.1~2.6。

2.2 结果与讨论

2.2.1 海带无性繁殖系的建立与培养

海带的雌、雄配子体在适宜的条件下只进行营养生长, 形成无性繁殖系(方宗熙等 1978a), 不能发育成卵囊和精子囊, 但是不同种或来自不同地方的海带, 其最佳营养生长的条件不一样。曾呈奎等(1962)认为 15~20°C 是海带配子体生长相对适宜的

* 烟台市水产技术推广中心. 1996. “烟杂一号”海带新品种培育鉴定材料。

温度,而来自加利福尼亚州中部和南部的海带,最适宜温度分别为 12°C 和 17°C (Lüning 和 Neushul 1978)。配子体生长的适宜光强在 $10\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上, $60\sim 80\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的光强下配子体长势良好(任国忠 1962);对来自加州南部的海带配子体来说, $160\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的光强才开始抑制其生长,但中部的种已不能生存(Lüning 和 Neushul 1978)。同时根据雌配子体在连续光照条件下不能形成卵囊的结果(任国忠 1962),我们选择 17°C 、 $50\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的光温条件,以日光灯作光源 16h 的长日照来培养海带配子体,结果(图 2.1~2.6 以及周志刚和吴超元 1998 图版I-1~4)完全可以诱导配子体只进行营养生长,形成无性繁殖系。

通过镜检观察,雌雄性无性繁殖系细胞的大小及颜色均有差别,雌性细胞大约 $10\sim 20\mu$,颜色深褐色,而雄性细胞大约只有 $5\sim 10\mu$,且颜色较淡。雄配子体形成的无性繁殖系一般都是分支丝状体(图 2.1~2.6),与正常生活中的雄配子体在形态及细胞大小等方面无差别(吴超元和索如瑛 1962);雌配子体形成的无性繁殖系有的是丝状体(图 2.1~2.6),有的近似组织块体(周志刚和吴超元 1998 图版I-1~4),而正常生活中的雌配子体只有 1~2 个细胞组成(吴超元和索如瑛 1962),从形态上来看差别很大。

2.2.2 不同品系(种)无性繁殖系的建立及形态观察

除了原来留下三株品系(即 860, Long3 和 LH),自 1996 年 5 月至 9 月,又收集了 16 株品系,它们中部分的背景知识见 2.1.3。

在品系的保存过程中,对它们的形态给予镜检观察,发现各株品系的细胞大小及形态没有什么区别(见图 2.1~2.6)。在此需要提到的是自大连收集的两株(即 Jap 和 Long2),和其它品系的雄性配子体相比,它们藻丝的长度较长,分支较少,培养过程中发现他们的无性繁殖系在培养基中容易分散开,这样藻丝接触光线较均匀,致使无性繁殖系生长速度较快,而其它的品系因无性繁殖系容易结成小块,接触光线极度不均匀,所以生长速度较慢。这个结果提示我们把结成小块的无性繁殖系人为的打碎后再培养可快速地增加无性繁殖系的生物量。

2.2.3 海带无性繁殖系的保存

无性繁殖系的保存也是海带细胞工程育种和育苗不可忽视的重要环节。根据海带无性繁殖系诱导的条件,低光强和长日照有利于藻种的保存,为此,选择了 17°C 、 $10\sim 15\mu\text{mol/m}^2\cdot\text{s}$ 的光温条件,在 16h 的长日照条件下静止培养来保种。一般来说,2~3 个月换一次培养基,既利于藻种的保存又可降低外来物污染的机会。

目前,无论是大量扩增还是静止保种培养,遇到最大的困难是杂藻的污染,其中包括硅藻、蓝藻和绿藻。对于硅藻来说可用 GeO_2 来抑制其生长(Lüning 和 Neushul 1978);对于蓝藻,在实验中我们用青霉素抑制细胞壁肽聚糖的合成来抑制其生长,结果很满意;对于单细胞绿藻,还没有很好的办法来控制其生长,在大量扩增中一旦出现单细胞绿藻的污染,只好选用筛绢过滤,但由于这种单细胞绿藻能牢固地粘附海带无性繁殖系细胞的壁上,因此过滤一次也只能维持两个星期左右。从这里可以看到如何克服杂藻的污染也是海带细胞工程育种及育苗技术中急需解决的一大难题。

2.2.4 海带无性繁殖系的特点及存在的问题

方宗熙等(1978b)认为海带配子体无性繁殖系有这样的特点:(1)每个无性繁殖系都起源于一个细胞,即一个配子体,同一无性繁殖系的遗传性是一致的,而且其主要遗传基础是单倍体;(2)它们能长期进行营养生长,把短命的配子体转化成长寿的。这样,利用配子体所进行的科学研究,就摆脱了季节性的限制,海带遗传育种的科学实验可以随时进行;(3)无性繁殖系保留了原来的性别,这便于杂种优势的研究和利用。

但有两个问题值得注意:(1)一棵海带能产生无数个游孢子,它们之间的遗传性是有差异的,再加上海带的杂种性很高,因此在品系的保存中,每个品系可能就要保存数十个甚至上百个无性繁殖系,如何从中选择和保存优良的无性繁殖系,是一项繁重的工作;(2)一个无性繁殖系尽管来源的遗传基础是一致的,但在进行营养生长时,伴随细胞分裂过程出现染色体配对,从而导致变异,无性繁殖系变异性的多少,将直接影响到它在生产上的应用。这两方面的工作有待进一步探讨和研究。

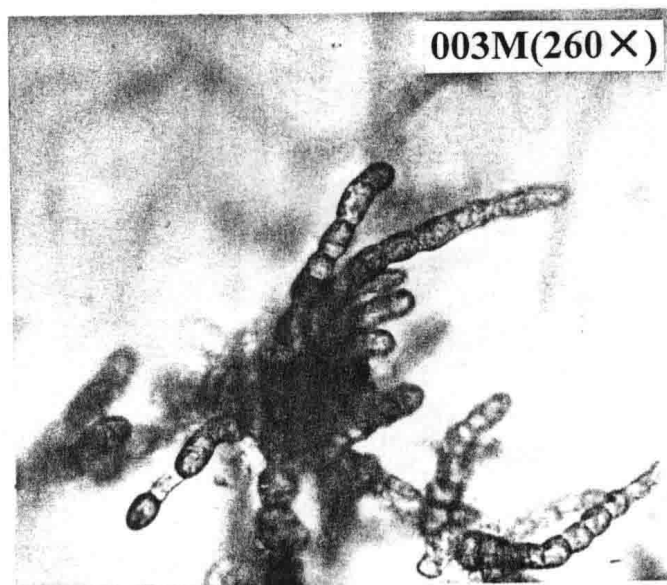
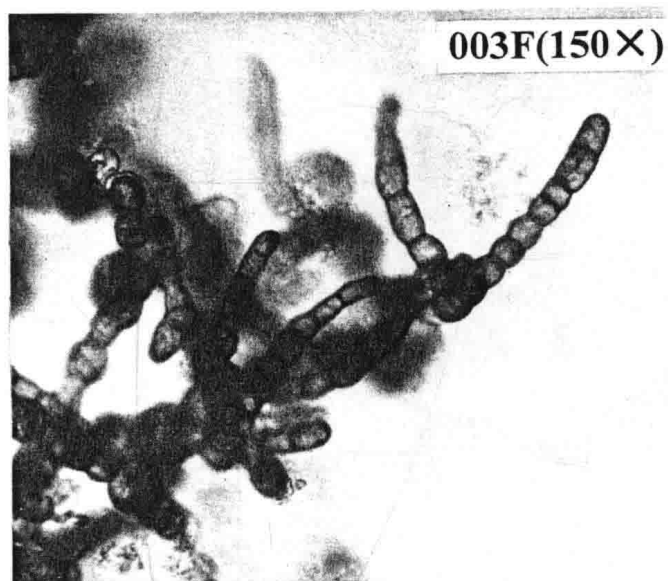
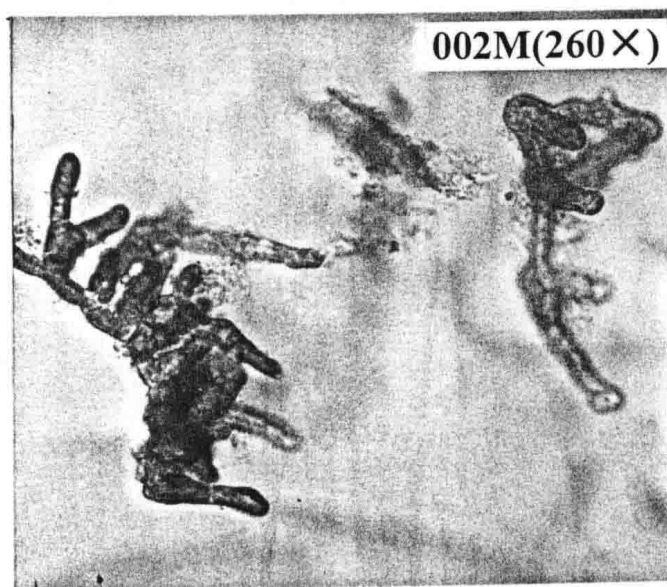
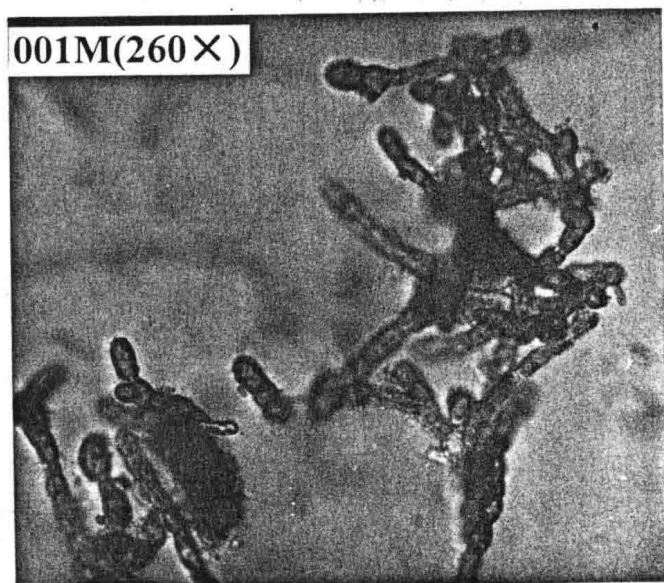
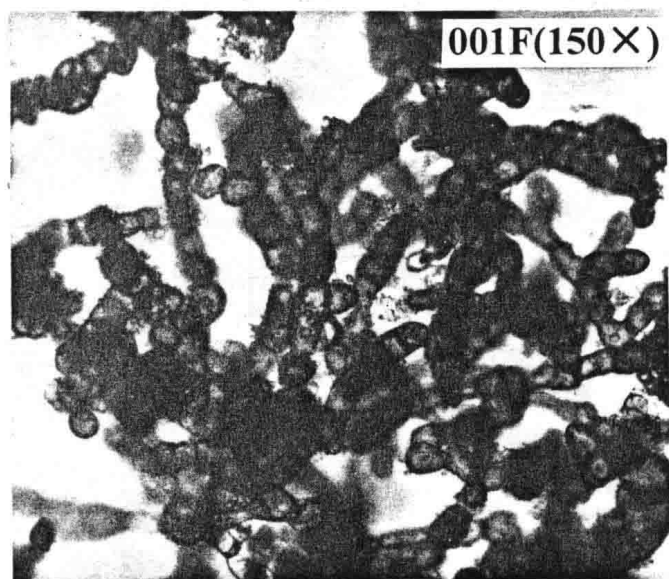


Figure 2.1

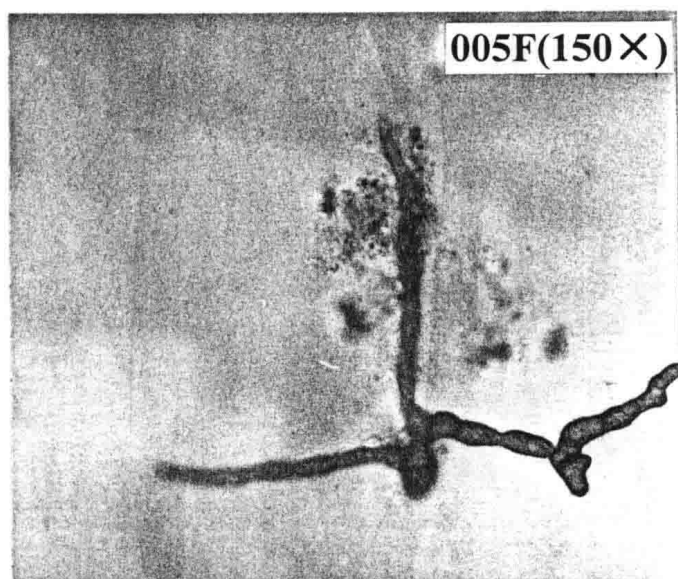
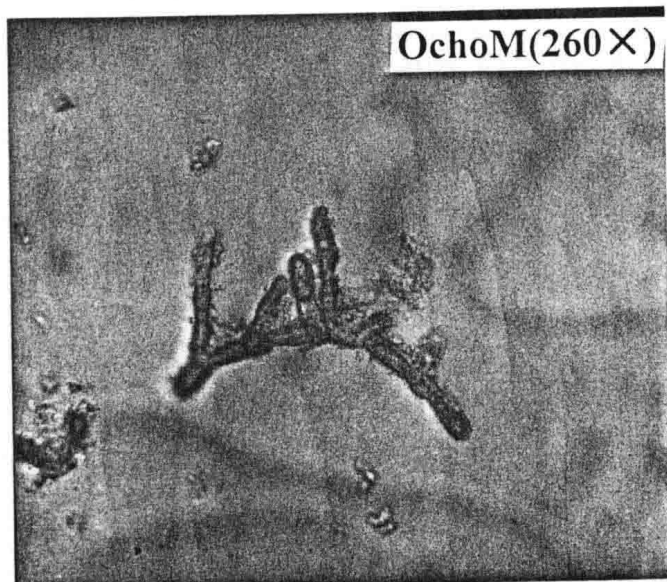
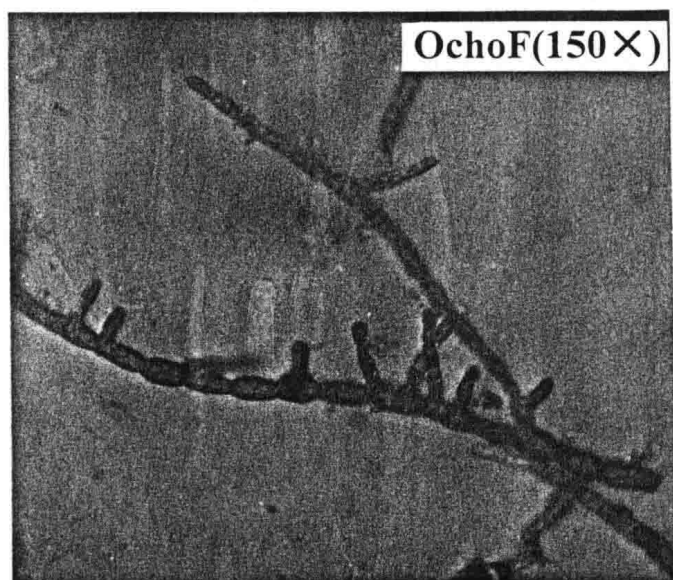
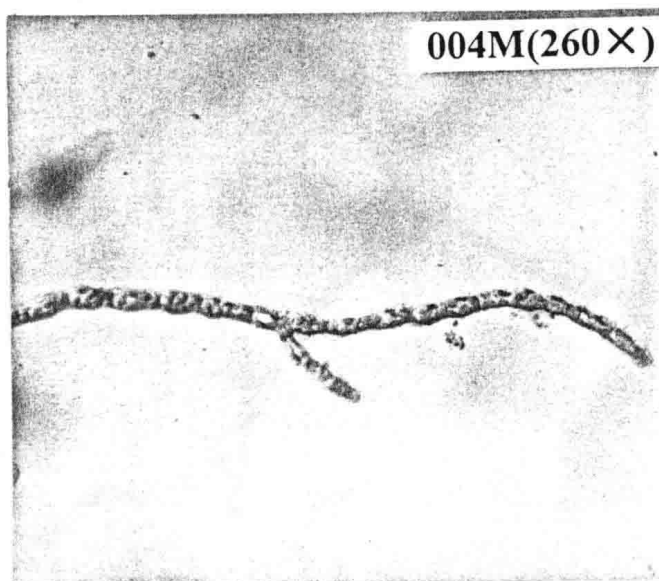
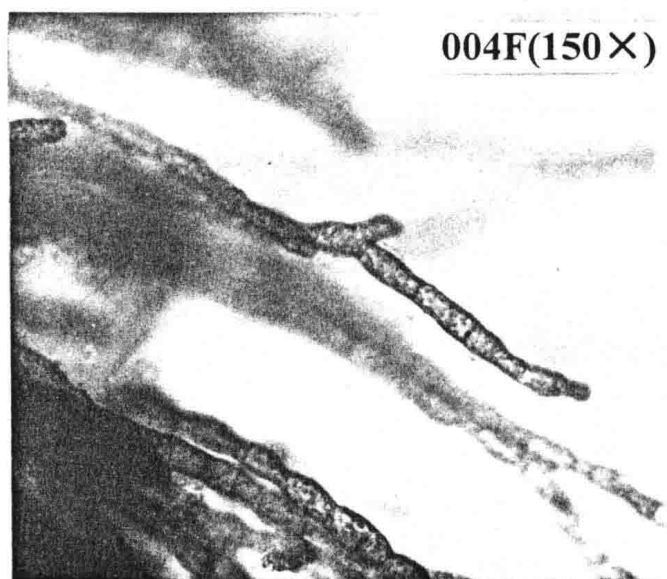


Figure 2.2

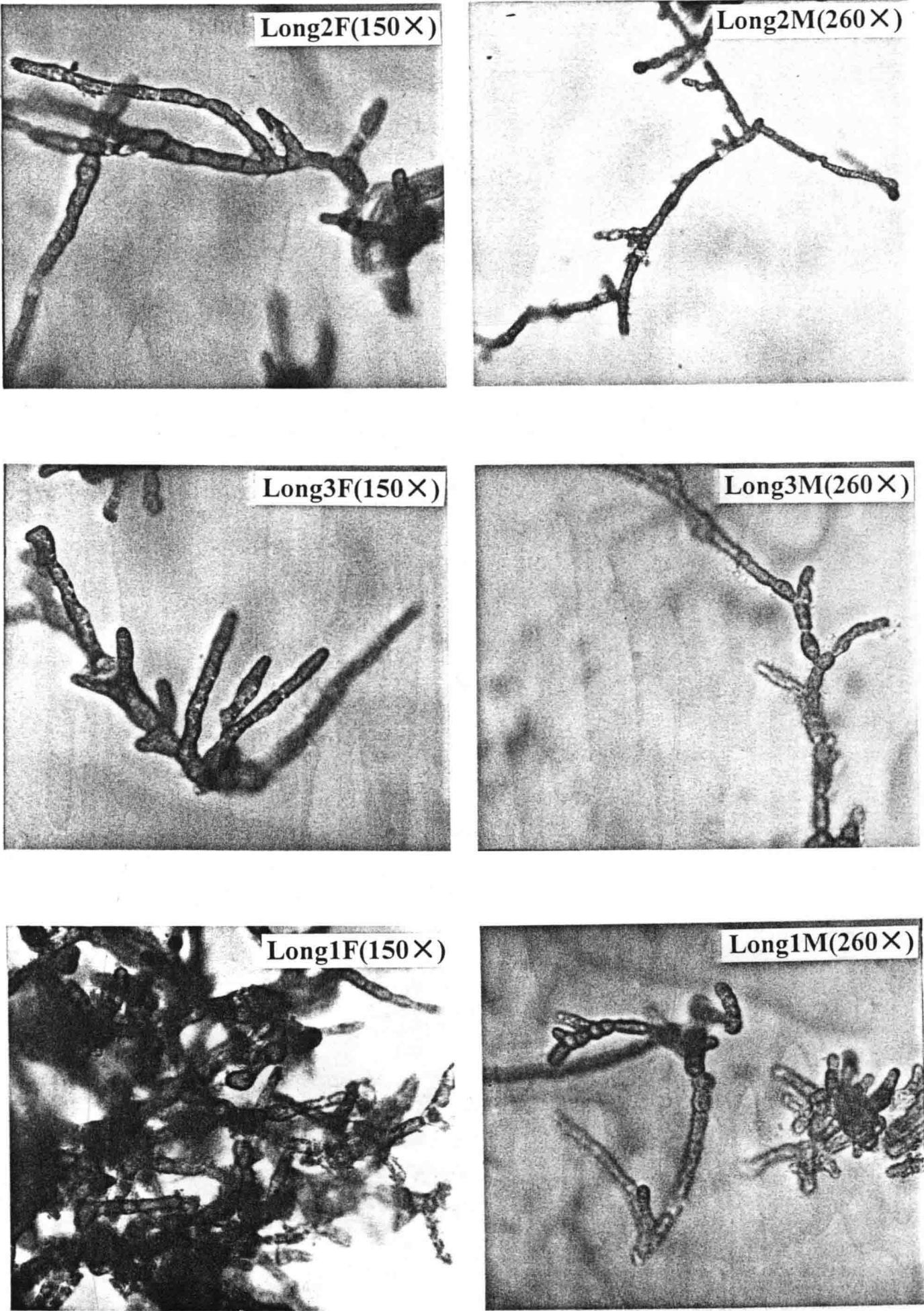


Figure 2.3