

单子叶植物无融合生殖的研究进展^①

^{1 2}马三梅 ²王永飞 ¹叶秀麟 ¹赵南先 ¹梁承邨

¹(中国科学院华南植物研究所 广州 510650) ²(烟台师范学院生物系 烟台 264025)

摘要 植物的无融合生殖是指不经过雌雄配子融合而产生种子的一种特殊生殖方式。由于利用无融合生殖途径可以固定杂种优势,从而改良现有植物的育种策略,因此对无融合生殖的研究已成为生物学科的新增长点。本文主要从无融合生殖的概念和类型,无融合生殖在单子叶植物中的分布,无融合生殖的胚胎学,分子生物学和遗传学机制及创造新的无融合生殖种质资源的方法等6方面对单子叶植物的无融合生殖的研究进展进行了综述,并提出了今后开展无融合生殖研究的思路和设想。

关键词 单子叶植物,无融合生殖,无孢子生殖,二倍体孢子生殖,无配子生殖

Progress in Study of Apomixis in Monocotyledonous Plants

^{1 2}MA San-Mei ²WANG Yong-Fei ¹YE Xiu-Lin ¹ZHAO Nan-Xian ¹LIANG Cheng-Ye

¹(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650)

²(Department of Biology, Yantai Normal University, Yantai 264025)

Abstract Apomixis provides a unique opportunity to fix and utilize hybrid vigor. A number of research programmes around the world have tried to use apomixis as an important plant-breeding tool. This paper presents recent advances in study on apomixis in monocotyledonous plant. Different types of apomixis are described, namely diplospory and apospory. Its distribution in monocotyledons, embryology, molecular markers and genetic basis of apomixis are outlined. Some ideas in relation to research of apomixis were suggested.

Key words Monocotyledoneae, Apomixis, Apospory, Diplospory, Apogamety

植物无融合生殖现象最早是于1841年在 *Alchornea ilifolia* (即 *Coelebogyne ilicifolia*) 中发现。随后,科学家们从分类、遗传进化、胚胎发育、形态发生、生理生化和育种等方面对这种特殊的生殖方式进行了大量的研究,并取得了一定的进展(Czapik, 2000)。近年来,随着分子生物学的发展,无融合生殖的研究已经得到了飞速的发展(黄群策, 1999)。利用基因工程把已经发现的近缘野生种的无融合生殖基因转入栽培作物中,进而达到快速固定杂种优势,这必将引起农业方面的一次无融合生殖革命(Tamara, 1997; Hanna, 1995; Koltunow *et al*, 1995)。因此无融合生殖研究引起了人们的极大兴趣。据过去的研究发现禾本科中进行无融合生殖的植物种类最多,而禾本科又属于单子叶植物(Czapik, 2000)。因此本文就单子叶植物无融合生殖的研究进展进行综述。

1 无融合生殖的概念和类型

一般认为植物无融合生殖是指不经过雌雄配子融合而产生种子的生殖方式。营养繁

^① 国家自然科学基金(3970086)和中科院“九五”重大项目基金(K2952S1-112)资助。
作者简介:马三梅,女,博士,副教授,1971年生,从事植物生殖生物学方面的研究。
收稿日期 2001-09-05 接受日期 2002-03-28 责任编辑 姜联合 孙冬花

殖不包括在无融合生殖的概念中。

依据无融合生殖能否在后代中重复出现可将其分为两类:一类是可以重复产生的,如无孢子生殖和二倍体孢子生殖,无孢子生殖在单子叶植物中发生更为普遍。另一类是不能重复发生的,如孤雌生殖和无配子生殖。引起研究者兴趣的是可以重复发生的无融合生殖。一般情况下,无孢子生殖和二倍体孢子生殖不在同一植物中同时发生。但在绿毛茛藜草(*Pennisetum ciliare*)中两种生殖方式可同时发生(Taliaferro *et al*, 1966)。在*Paspalum minus*中两种类型的生殖方式甚至可在同一珠心中发生(Bonilla *et al*, 1997)。

依据无融合生殖发生的完全程度,可分为专性无融合生殖和兼性无融合生殖,前者产生的后代不分离,如非洲狼尾草(*Pennisetum squamulatum*)、披碱草(*Elymus rectisetus*)、美丽毛茛(*Ranunculus auricomus*)、巴哈雀稗(*Paspalum notatum*)、绿毛茛藜草(*Cenchrus ciliaris*)等(Lubbers *et al*, 1994; 孟金陵, 1995)。后者以某种频率发生有性生殖和无融合生殖,如水蕉草(*Apluda mutica*)、早熟禾属(*Poa*)和狼尾草属(*Pennisetum*)中的一些植物(孟金陵, 1995; Murty, 1973; Visser *et al*, 1994; 马三梅等, 2002a)。在植物中,大多数以进行兼性无融合生殖为主,只有少数植物进行专性无融合生殖。

依据无融合生殖的发生是否需要花粉的刺激分为自主的无融合生殖和非自主的无融合生殖,前者是指胚和胚乳的发生不需要花粉的刺激,后者是指胚和胚乳的发生需要花粉的刺激。在单子叶植物中一般是非自主的无融合生殖,这就意味着中央细胞的受精对胚和胚乳的发育以及形成种子是必不可少的。自主的无融合生殖在植物界很少见,只在拂子茅属(*Calamagrostis*)、茛藜草属(*Cenchrus*)、干沼草属(*Nardus*)和眼子菜属(*Potamogeton*)等属中发现(孟金陵, 1995)。

从胚囊和胚胎的形成过程来看,无融合生殖的胚囊可以由孢原细胞或者珠心细胞发育形成,胚的形成不经受精就可以发育。依据胚的来源可将无融合生殖分成5种类型:(1)孤雌生殖,由卵细胞不经过受精而直接发育为个体的生殖方式;(2)无配子生殖,由助细胞或反足细胞直接发育为个体的生殖方式;(3)半融合生殖,是指精子进入卵细胞,但并不与卵细胞融合,后来由卵细胞和精子独自分裂,形成嵌合体胚;(4)雄核发育,是指精卵细胞发生细胞质融合后,没有进行核融合,后来卵核消失,精核发育成胚;(5)不定胚,是指由胚囊外的珠心细胞或珠被细胞直接经过有丝分裂而发育形成的植物胚,并且在不定胚的形成过程中,珠心细胞或珠被细胞不形成胚囊的结构。

依据胚囊的结构,无融合生殖可以分为5种类型:(1)山柳菊型(*Hiercium*)无孢子生殖,胚囊原始细胞直接进行有丝分裂形成1个双极、8核、二倍体的胚囊;(2)蝶须型(*Antennaria*)二倍体孢子生殖,大孢子母细胞的减数分裂完全被有丝分裂取代,二倍体的大孢子母细胞直接进行3次有丝分裂,形成了1个8核、7细胞、双极的二倍体胚囊;(3)蒲公英型(*Taraxacum*)二倍体孢子生殖,减数分裂的第一次分裂以重组核方式结束,减数分裂的第2次分裂正常,形成二倍体的孢子二分体,一个大孢子退化,另一个经过3次有丝分裂,形成了1个二倍体的双极性胚囊;(4)大黍型(*Panicum*)无孢子生殖,是由胚囊原始细胞经过2次有丝分裂,产生4个细胞核,其中3个在珠孔端,分别为1个卵核、2个助细胞核—另外1个为极核,位于合点端,该类型是禾本科特有的无融合生殖的类型,反足细胞的缺少是其最好的形态鉴定指标;(5)葱型(*Allium*)二倍体孢子生殖,由 Hakansson 和 Levan

1957 首次报道,韭(*Allium odorum*)的孢原细胞(含有加倍的染色体数目)经减数分裂发育形成的胚囊(Czapik, 2000)。这 5 种类型中前 3 种是 8 核胚囊结构,后 2 种是 4 核胚囊结构。

2 无融合生殖在单子叶植物中的分布

在已被研究的单子叶植物中,共有 20 个科 110 属中存在无融合生殖现象,其中禾本科有 65 个属,约占 60%;兰科(*Ochidaceae*)有 19 个属,占 17%;其余的 18 科仅占 23%,其中 *Amaryllidaceae* 科中有 5 个属, *Araceae* 和 *Liliaceae* 中各有 4 个属, *Alliaceae* 科有 2 个属,其余的 14 科仅有 1 属进行无融合生殖(Czapik, 2000)。无配子生殖、半配子生殖、雄核发育在被子植物中并不多见。在被子植物的 17 科中仅在 77 个种中发现了无配子生殖的现象(Czapik, 2000)。无配子生殖一般伴随多胚的发生,如在葱属(*Allium*)、稻属(*Oryza*)和延龄草属(*Trillium*)中的助细胞无配子生殖,在葱属(*Allium*)、贝母属(*Fritillaria*)、*Gagea*、大麦属(*Hordeum*)、雀稗属(*Paspalum*)、早熟禾属(*Poa*)、摩擦禾属(*Tripsacum*)中均有多胚现象发生(Czapik, 2000)。半配子生殖在被子植物中有 5 个属,在单子叶植物中有 2 个属,分别为薏苡属(*Coix*)和葱莲属(*Zephyranthes*)。孤雄生殖在蜀黍属(*Euchlaena*)、大麦属(*Hordeum*)、摩擦禾属(*Tripsacum*)等属中发现。不定胚在兰科很常见,在兰科 19 个无融合生殖的属中有 10 个属具有不定胚生殖特性。无融合生殖在二倍体植物中很少见,仅在 *Hierochloa australis*、蓝稷(*Panicum antidotale*)、*Pennisetum bobenackeri* 和 *Pennisetum ramosum* 等中的二倍体中发现有无融合生殖的现象。另外在 *Tribolium* 属的二倍体中也进行无孢子生殖(Visser *et al*, 1994)。无融合生殖在单子叶植物中的具体分布详见表 1。

3 无融合生殖的胚胎学研究

对无融合生殖胚胎学的研究,以前多采用切片技术对其过程进行研究,后来采用整体透明、组织化学荧光等技术。从 1980 年开始用电子显微镜对无融合生殖的超微结构进行研究,但被研究的无融合生殖的种类并不多。例如利用电子显微镜对 *Trillium camtschaticense* 无配子生殖的卵细胞和助细胞的超微结构(Naumova, 1991),对大黍(*Panicum maximum*)的二倍体孢子生殖(Naumova *et al*, 1995),对狼尾草属(*Pennisetum*)的种间杂种的无融合生殖和减数胚囊(Chapman and Busri, 1994)等进行了研究。在非洲狼尾草无融合生殖过程中,无孢子生殖的原始细胞有胞间连丝消失的现象^①。在早熟禾属的林莓系(*Poa nemoralis*)和泽地早熟禾(*P. palustris*)二倍体孢子生殖大孢子形成及发育过程中,无融合生殖没有染色体联会现象,更无联会复合体的形成过程;通过细胞伸长及液泡化,孢原细胞快速发育成二倍性大孢子母细胞,胞间连丝消失,胼胝质不再存在(Osadtchiiy *et al*, 1996)。但有关胞间连丝和胼胝质的缺失与无融合生殖的关系,是否具有普遍性,仍需进一步的研究。

近年来,无融合生殖胚囊形成的异常现象,例如发育迟缓、败育胚囊的出现等也引起

① 刘林. 2000. 非洲狼尾草无孢子生殖胚囊和胚珠附器的超微结构的研究. 博士学位论文. 广州:中国科学院华南植物研究所 5~20

了研究者的兴趣 ,认为这些也是无融合生殖的特征(Czapik , 2000)。作者在对水蔗草的研究中发现 ,水蔗草的花粉育性虽然很高 ,但其结实率并不高。胚胎学研究表明水蔗草的一部分珠心中有败育胚囊的存在 ,推测这与水蔗草的低结实率有关 ,但这是否可以作为无融合生殖的一个特征 ,仍需进一步的研究(马三梅等 , 2002a)。

4 无融合生殖的遗传学机制研究

对无融合生殖的遗传学机制的研究 ,在不同植物甚至在同一植物中得到的结果也不相同。例如在大黍中 ,无融合生殖是受 1 对显性基因 A 控制 ,该基因控制着无融合生殖原始细胞的分化、分裂、胚囊形成和孤雌生殖等一系列过程(Asker and Jerling , 1979 ;Savidan ,

表 1 单子叶植物中无融合生殖的分布
Table 1 The distribution of Apomixis in Monocotyledons

禾本科(共 657 属,有 65 属可进行无融合生殖) Gramineae(Total 657 genera , apomixis in 65 genera)			
山羊草属 <i>Aegilops</i>	hapl	<i>Fingerhuthia</i>	A
<i>Aegilop × Triticum</i>	exp	<i>Harpochloa</i>	A
冰草属 <i>Agropyron</i>	D , hapl	黄茅属 <i>Heteropogon</i>	A
剪股颖属 <i>Agrostis</i>	exp ,hapl	茅香属 <i>Hierochloe</i>	A ,Ps , hapl
看麦娘属 <i>Alopecurus</i>	hapl	<i>Hilaria</i>	A
须芒草属 <i>Andropogon</i>	A , hapl	绒毛草属 <i>Holcus</i>	hapl
<i>Anthephora</i>	A	大麦属 <i>Hordeum</i>	exp , hapl ,androg
水蔗草属 <i>Apluda</i>	A ,Ps	苞茅属 <i>Hyparrhenia</i>	A
燕麦草属 <i>Arrhenatherum</i>	hapl	<i>Lamprothyrsus</i>	A ,aut
燕麦属 <i>Avena</i>	hapl	干沼草属 <i>Nardus</i>	D ,aut
孔颖草属 <i>Bothriochloa</i>	A ,AE ,Ps	垂草属 <i>Bouteloua</i>	A
糖密草属 <i>Melinis</i>	A	稻属 <i>Oryza</i>	AE , hapl
臂形草属 <i>Brachiaria</i>	A , hapl	黍属 <i>Panicum</i>	A ,Ps
雀麦属 <i>Bromus</i>	AE , hapl	雀稗属 <i>Paspalum</i>	A ,D ,Ps
野牛草属 <i>Buchloe</i>	A	狼尾草属 <i>Pennisetum</i>	A ,D ,AE ,Ps
拂子茅属 <i>Calamagrostis</i>	D ,aut	梯牧草属 <i>Phleum</i>	D , hapl
细柄草属 <i>Capillipedium</i>	A	蒺藜草属 <i>Cenchrus</i>	A ,AE , aut
早熟禾属 <i>Poa</i>	A ,D ,AE ,Ps ,hapl	<i>Rendlia</i>	A
虎尾草属 <i>Chloris</i>	A	甘蔗属 <i>Saccharum</i>	D ,Ps
薏苡属 <i>Coix</i>	H , hapl	裂稃草属 <i>Schizachyrium</i>	A
蒲草属 <i>Cortaderia</i>	A	<i>Schmidtia</i>	A
鸭茅属 <i>Dactylis</i>	A , hapl	黑麦属 <i>Secale</i>	D , exp , ind , hapl
发草属 <i>Deschampsia</i>	hapl	狗尾草属 <i>Setaria</i>	A ,D ,AE , hapl
双花草属 <i>Dichanthium</i>	A ,D ,Ps	高粱属 <i>Sorghum</i>	A ,D ,AE , hapl
马唐属 <i>Digitaria</i>	A	菅草属 <i>Themeda</i>	A
稗属 <i>Echinochloa</i>	A	<i>Tribolium</i>	A
披碱草属 <i>Elymus</i>	D , exp	毛稃草属 <i>Tricholaena</i>	A
画眉草属 <i>Eragrostis</i>	D ,P	摩擦禾 <i>Tripsacum</i>	D ,Ag ,androg
旱茅属 <i>Eremopogon</i>	A ,exp	<i>Triticosecale</i>	exp
野黍属 <i>Eriochloa</i>	A	小麦属 <i>Triticum</i>	exp ,ind , hapl
假蜀黍属 <i>Euchlaena</i>	exp , hapl ,androg	尾稃草属 <i>Urochloa</i>	A
真穗草属 <i>Eustachys</i>	A	玉蜀黍属 <i>Zea</i>	hapl
羊茅属 <i>Festuca</i>	hapl		

兰科(共 835 属,有 19 属进行无融合生殖) Ochidaceae(Total 835 genera , apomixis in 19 genera)			
白芨属 <i>Bletilla</i>	hapl ,Ag	对叶兰属 <i>Listera</i>	hapl
头蕊兰属 <i>Cephalanthera</i>	hapl ,Ag	鳃兰属 <i>Maxillaria</i>	AE
<i>Cynorchis</i>	AE	黑紫兰属 <i>Nigritella</i>	aut
<i>Cynosorchis</i>	AE	红门兰属 <i>Orchis</i>	Ag , hapl
<i>Dactylorchis</i>	A ,Ps , hapl	舌唇兰属 <i>Platanthera</i>	Ag , hapl
柱瓣兰属 <i>Epidendrum</i>	AE	绶草属 <i>Spiranthes</i>	A ,AE ,aut
火烧兰属 <i>Epipactis</i>	hapl	万带兰属 <i>Vanda</i>	exp
天麻属 <i>Gastrodia</i>	AE	线柱兰属 <i>Zeuxine</i>	AE , aut
手参属 <i>Gymnadenia</i>	AE	蟹爪兰属 <i>Zygopetalum</i>	A ,AE , hapl ,Ag
玉凤花属 <i>Habenaria</i>	exp		
18 其它科(共 559 属,29 属进行无融合生殖) 18 Other families(Total 559 genera , apomixis in 29 genera)			
亮丝草属 <i>Aglaonema</i>	A	萱草属 <i>Heimerocallis</i>	AE
葱属 <i>Allium</i>	A ,D ,AE ,Ps , hapl ,Ag	玉簪属 <i>Hosta</i>	AE
朱顶兰属 <i>Amaryllis</i>	exp	百合属 <i>Lilium</i>	D ,P , hapl ,Ag
魔芋属 <i>Amorphophallus</i>	exp	芭蕉属 <i>Musa</i>	exp
花烛属 <i>Anthurium</i>	exp	<i>Nerine</i>	Ag
天门冬属 <i>Asparagus</i>	hapl	假葱属 <i>Nothoscordum</i>	AE
水玉簪属 <i>Burmanna</i>	D	虎眼万年青 <i>Ornithogalum</i>	A
<i>Calostemma</i>	AE	眼子菜属 <i>Potamogeton</i>	D ,aut
椰子属 <i>Cocos</i>	exp , hapl	鹿药属 <i>Smilacina</i>	AE
秋水仙属 <i>Colchicum</i>	AE	苞叶芋属 <i>Spathiphyllum</i>	AE
<i>Cyanella</i>	AE	薯属 <i>Tacca</i>	A
山菅属 <i>Dianella</i>	AE	延龄草属 <i>Trillium</i>	AE , Ag
贝母属 <i>Fritillaria</i>	exp	郁金香属 <i>Tulipa</i>	AE
美花莲属 <i>Habranthus</i>	D	葱莲属 <i>Zephyranthes</i>	D ,H
姜花属 <i>Hedychium</i>	hapl ,Ag		

注 :A-无孢子生殖 ;D-二倍体孢子生殖 ;AE-不定胚 ;H-半配子生殖 ;Ag-无配子生殖 ;androg-孤雄生殖 ;Ps-假受精 ;aut-自主无融合生殖 ;exp-实验中发现有无融合生殖 ;ind-人工诱导的无融合生殖 ;hapl-在无融合生殖植物中发现有单倍体胚 ;(Czapik 2000 ;黄群策 ,1999)。

Abbreviations : A-apospory ; D-diplospory ; AE-adventitious embryony ; H-hemigamy ; Ag-apogamety ; androg-androgenesis ; Ps-pseudogamy ; aut-autonomous apomixis ; exp-apomixis established in experiment (the morphological form unknown) ; ind-artificially induced apomixis ; hapl-haploid plants or embryos formed sporadically in addition to recurrent apomixes ;(Czapik , 2000 ; Huang Q C , 1999)。

1980) 而 Peacock (1992) 提出了 2 对连锁的基因控制着无融合生殖的观点 , 其中 1 对显性基因为 *Eis* , 它起上位作用 , 一旦启动将促进另外一个基因的表达 , 导致无融合生殖的发生。在 *Ranunculus* 和山柳菊属(*Hieracium*) 中 , A 基因控制无融合生殖 , 保证珠心细胞不进行减数分裂形成胚囊和不经受精形成种子。a 基因的作用为促使减数分裂 , 形成有性胚囊 , 产生正常的种子。并且在多倍体中随着 a 基因的数目的增多 , 无融合生殖的频率下降。说明无融合生殖是由主效基因和修饰基因共同控制的(Anna *et al* , 2000)。而在绿毛茛藜草(*Cenchrus ciliaris*) 中无融合生殖则是由 A 基因和 B 基因共同控制的 , B 基因是 A 基因的上位基因 , 只有基因型为 A-*bb* 的表现无融合生殖(Taliferro , 1966)。K 型、V 型小麦雄性不育系可以进行无融合生殖 , 它们和恢复系、保持系杂交后 , 后代中可以产生单倍体。K、V 型不育系产生单倍体的原因是由于异源细胞质与 1BL/1RS 染色体中 1RS 片段的互作 , 造成使减数分裂过程中配对松弛的染色体提前分离 , 卵细胞提前成熟 , 失去受精能力 , 从而形成了单倍体胚 , 并且诱导单倍体的频率高低直接与 1BL/1RS 的易位片段大小相关 (马三梅和张改生 , 1998 ; 张改生等 , 1999 ; 张改生 , 1992 ; 马三梅等 , 2002b)。

从上面的论述中我们可以看出,控制无融合生殖的基因数目及其显隐性的问题,在不同植物中表现出不同的情况,所以有待于进一步的深入研究。

5 无融合生殖的分子生物学研究

近年来由于 RAPD、RFLP 等分子标记和差异显示等技术的应用,已使植物无融合生殖的研究取得了长足的发展,尤其是一系列与无融合生殖有关特异片段的发现,为深入了解植物无融合生殖的遗传机理和分子机理增加了大量新的知识。例如 Leblanc 等(1995; 1996)利用玉米和摩擦禾的杂种 F_2 代分离群体,找到了与摩擦禾二倍体孢子生殖基因的连锁 RFLP 分子标记,用该标记可识别属间杂交后代的无融合生殖植株,并且将该标记定位在摩擦禾的第 6 条染色体长臂末端,分离后代说明摩擦禾无融合生殖由单基因控制。Ozias 等(1989, 1999)将珍珠粟与非洲狼尾草杂交,得到种间杂种,而后回交,然后用 RAPD 标记无融合生殖的植株,找到了 1 个与无融合生殖基因直接连锁 RAPD 标记。从大黍(*Panicum maximum*)的 cDNA 文库,筛选出 1 个在无融合生殖的花芽中特异表达的 cDNA 片段 A2-134。序列分析说明它编码 1 个由 305 个氨基酸组成、分子量为 34.2 kD 的蛋白质。这是第 1 个分离出来的与无融合生殖胚囊形成有关的 cDNA (Chen *et al*, 1999)。这些研究结果无疑为定位和克隆植物无融合生殖基因以及利用遗传操作的手段来改变植物的生殖方式奠定了理论基础。

6 创造新的无融合生殖种质资源的方法研究

目前创造新的无融合生殖种质资源的方法主要有常规杂交、体细胞杂交及人工加倍后获得无融合生殖等。

6.1 常规杂交方法

利用无融合生殖的野生种和一些作物进行杂交,可以把无融合生殖基因转育到栽培作物中。Hanna 等(1998)用珍珠粟与非洲狼尾草杂交,然后以珍珠粟为轮回亲本进行多代回交,在 BC_5 中染色体数目已回复到珍珠粟的水平,并对回交后代的胚胎学进行研究。Sokolov 等(1998)用四倍体玉米与无融合生殖的近缘野生种鸭茅状磨擦禾(*T. dactyloides*)($2n=72$)杂交,获得了 F_1 ($2n=56$, 含 36 条摩擦禾染色体和 20 条玉米染色体), F_1 表现无融合生殖。又继续回交,获得了含有 9 条摩擦禾染色体和 30 条玉米染色体的无融合生殖杂种,这说明随着世代的延续,最后有可能将无融合生殖转育到二倍体玉米中。另外普通小麦与披碱草(*Elymus rectisetus*)的杂交得到了少量的 F_1 杂种,其染色体数为 $2n=42$,表现出专性无融合生殖的特性(Loeve *et al*, 1997)。

6.2 体细胞杂交方法

辛化伟等(1997)将水稻悬浮细胞分离出来的原生质体和大黍的原生质体经 PEG 或电融合处理后,获得的杂种细胞能进行持续的分裂,而且形成愈伤组织,并分化出完整的再生植株,该再生植株具有无孢子生殖的特性。

6.3 人工加倍后获得无融合生殖的方法

黄群策等(1999)用水稻多胚苗‘双三’等二倍体材料,人工诱导出性状稳定的无融合生殖同源四倍体,为在多倍体水稻中筛选无融合生殖的种质资源开辟了新的途径。黎垣

庆和许秋生(1999)也正在进行通过多倍化提高水稻的结实率,并得到具有无融合生殖特性水稻的研究。

7 尚待解决的问题和展望

过去 150 多年来对植物无融合生殖的研究,一般多采用切片技术、整体透明、组织化学荧光等技术在光学显微镜下进行观察,同时对一些重要材料进行超微结构的观察。近年利用分子生物学的方法对其进行了研究,进一步加快了对无融合生殖的研究步伐,并取得了一定的进展,但离完全揭开植物无融合生殖的机理还有很大的距离。这主要是由于植物无融合生殖本身的复杂性和现有实验技术的限制性等因素造成的。为了进一步揭开植物无融合生殖之谜,我们认为今后的研究工作应重点考虑下几个方面:

(1)从自然界寻找新的无融合生殖材料,对无融合生殖的过程进行光镜水平的研究,并和有性生殖进行比较。然后对无融合生殖过程进行超微结构的研究,并对其遗传机制进行研究,以期揭示无融合生殖产生的机制。

(2)通过对不同居群无融合生殖材料及其后代进行生理、生化及等位酶、RAPD、RFLP 等方面的研究,并和胚胎学的研究结果相比较,以期找到更加简单、可靠鉴定无融合生殖的方法,同时也为无融合生殖的系统演化重建和基因定位提供理论依据。

(3)通过栽培作物和无融合生殖的近缘野生种进行杂交、体细胞杂交及染色体加倍等技术,把无融合生殖的基因转入作物中,获得新的具有无融合生殖特性的材料,为作物无融合生殖育种提供种质资源。

(4)对现有无融合生殖材料进行无融合生殖的稳定性研究,以期找到稳定的或者可以人工控制的无融合生殖材料。对它进行无融合生殖的遗传机制进行研究,从中找到由单基因控制的无融合生殖类型,然后定位、克隆无融合生殖基因,并将其转入到栽培作物中,为利用无融合生殖固定杂种优势开辟新的途径。

(5)另外,无融合生殖过程中胚乳的产生和假受精的机制仍需要深入的研究。

我们深信随着对无融合生殖基础理论的深入研究,必将加快无融合生殖革命的步伐,为固定杂种优势开辟广阔的前景。

参 考 文 献

- 黄群策, 1999. 禾本科植物无融合生殖的研究进展. 武汉植物学研究, 17(增刊): 39 ~ 44
黄群策, 孙敬三, 白素兰, 1999. 同源四倍体水稻的生殖特性研究. 中国农业科学, 32(2): 14 ~ 17
黎垣庆, 许秋生, 1999. 通过多倍化提高水稻无融合生殖发生频率的研究. 中国学术期刊文摘(科技快报), 5(11): 1491 ~ 1492
马三梅, 叶秀麟, 赵南先, 梁承邨, 2002a. 水蔗草兼性无融合生殖的胚胎学研究. 植物学报, 44(3): 259 ~ 263
马三梅, 王永生, 叶秀麟, 赵南先, 梁承邨, 2002b. 植物无融合生殖的遗传机理和分子机理的研究进展. 遗传, 24(2): 197 ~ 199
马三梅, 张改生, 1998. 异源细胞质诱导小麦单倍体的研究与进展. 陕西农业科学, 4: 3 ~ 8
孟金陵, 1995. 植物生殖遗传学. 北京: 科学出版社: 109 ~ 139
辛化伟, 孙敬三, 颜秋生, 张雪琴, 1997. 水稻与大黍不对称体细胞杂交再生植株. 植物学报, 39(7): 717 ~ 724
张改生, 马三梅, 王小利, 刘宏伟, 王军卫, 1999. 几类异质 1BL/1RS 小麦雄性不育系诱导孤雌生殖性的研究. 西北植物学报, 19(6): 1 ~ 6
张改生, 1992. 粘、易型 1B/1R 小麦雄性不育系产生单倍体的遗传机理及育性恢复性能的研究. 遗传学报, 19(3): 266

~ 277

- Anna M, Koltunow S D, Johnson R A B, 2000. Apomixis is not developmentally conserved in related, genetically characterized *Hieracium* plants of varying ploidy. *Sex Plant Reproduction*, **12**: 253 ~ 266
- Asker S E, Jerling L, 1979. Apomixis in plant. *Hereditas*, **91**(2): 231 ~ 240
- Bonilla J R, Quarin, C L. 1997. Diplosporous and aposporous apomixis in a pentaploid race of *Paspalum minus*. *Plant Science*, **127**: 97 ~ 104
- Chapman G P, Busri N, 1994. Apomixis in *Pennisetum*: an ultrastructural study. *International Journal of Plant Sciences*, **155**: 492 ~ 497
- Chen L-Z, Miyazaki C, Kojima A, 1999. Isolation and characterization of a gene expressed during early embryo sac development in apomictic guinea grass (*Panicum maximum*). *J of Plant Physiology*, **154**(1): 55 ~ 62
- Czapik R, 2000. Apomixis in monocotyledons. In: Jacobs S W L, Everett J eds. *Grasses Systematics and Evolution*. CSIRO: Melbourne, 316 ~ 321
- Hanna W W, Ozias A P, Roche D, 1998. Development of apomictic pearl millet. *International Sorghum and Millets Newsletter*, **39**: 124
- Hanna W W, 1995. Use of apomixis in cultivar development. *Advances in Agronomy*, **59**: 333 ~ 350
- Koltunow A M, Bicknell R A, Chaudhury A M, 1995. Apomixis, molecular strategies for the generation of genetically identical seed without fertilization. *Plant Physiology*, **108**: 1345 ~ 1353
- Leblanc O D G, Gonzales D. 1995. Detection of the apomictic mode of reproduction in maize-*Tripsacum* hybrids using maize RFLP markers. *Theor Appl Genet*, **90**: 1198 ~ 1203
- Leblanc O D, Grimanelli N, Islam F J. 1996. Reproductive behavior in maize-*tripsacum* polyhaploid plants: implication for the transfer of apomixis into maize. *Journal of Heredity*, **87**: 108 ~ 111
- Loeve A, Connor P M D, Carman J G, 1997. Meiotic anomalies in hybrids between wheat and apomictic *Elymus rectisetus* (Nees in Lehm.). *Crop Science*, **37**(3): 717 ~ 723
- Lubbers E L L A, Hanna W W. 1994. Molecular markers shared by diverse apomictic *Pennisetum* species. *Theor Appl Genet*, **89**: 636 ~ 642
- Murty U R, 1973. Polyploidy and apomixis in *Apluda mutica* L var *aristata* (L) Pilger. *Cytologia*, **38**: 347 ~ 356
- Naumova T N, 1991. Apogamy in *Trillium camschatcense*, ultrastructural aspects. *Apomixis Newsletter*, **3**: 16 ~ 17
- Naumova T N, Willemse M T M, 1995. Ultrastructural characterization of apospory in *Panicum maximum*. *Sexual plant reproduction*, **8**: 197 ~ 204
- Osadchij J, Naumova T N, 1996. Diplospory in *Poa nemoralis* and *P. palustris*: ultrastructural aspects. *Apomixis Newsletter*, **9**: 6 ~ 9
- Ozias A P, McNay J W, Dujardin M, 1989. Restriction fragment length polymorphism mapping in apomictic *Pennisetum* hybrids. *J Cell Biochem (Suppl)*, **13**: 340
- Peacock W J, 1992. Genetic engineering and mutagenesis for apomixis in rice. *Apomixis Newsletter*, **4**(4): 3 ~ 7
- Roche D, Cong Peisheng, Chen Zhenbang, 1999. An apospory-specific genomic region is conserved between buffelgrass (*Cenchrus ciliaris* L.) and *Pennisetum squamulatum* Fresen. *Plant Journal*, **19**(2): 203 ~ 208
- Savidan Y, 1980. Chromosomal and embryological analyses in sexual apomictic hybrids of *Panicum maximum* Jacq. *Theor Appl Genet*, **57**: 153 ~ 156
- Sokolov V A, Kindiger B, Khatypova, L V, 1998. Investigation of apomictic maize-*Tripsacum* hybrids. *Genetika (Moskva)*, **34**(4): 492 ~ 498
- Taliaferro C M, Bashaw E C, 1966. Inheritance and control of obligate apomixis in breeding buffelgrass (*Pennisetum ciliare*). *Crop Science*, **6**: 473 ~ 476
- Tamara N N, 1997. Apomixis in tropical fodder crops, cytological and functional aspects. *Euphytica*, **96**: 93 ~ 99
- Visser N C, Spies J J, 1994. Cytogenetic studies in the genus *Tribolium* (Poaceae: Danthonieae). II. A report on embryo sac development, with special reference to the occurrence of apomixis in diploid specimens. *South African Journal of Botany*, **60**: 22 ~ 26