

禾本科植物无融合生殖(综述)

马国华¹, 赵南先¹, 黄学林²

(1. 中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650; 2. 中山大学生命科学院, 广东 广州 510275)

摘要: 禾本科植物包含了世界上最重要的农作物, 也包含了最多的无融合生殖的种类。通过无融合生殖可将农作物的 F₁ 代杂种优势固定下来, 这在固定农作物杂种优势的利用上具有巨大的潜力。然而禾本科植物无融合生殖作为其繁殖多样性的一种形式, 在系统进化过程中的作用是非常复杂的。本文统计了禾本科无融合生殖的分布, 概述了其无融合生殖的细胞学、遗传学和分子生物学研究进展。

关键词: 禾本科; 无融合生殖

中图分类号: Q944.47 文献标识码: A 文章编号: 1005-3395(2001)01-0083-10

APOMIXIS IN THE GRAMINEAE

MA Guo-hua¹, ZHAO Nan-xian¹, HUANG Xue-lin²

(1. *South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;*

2. *College of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China)*

Abstract: Gramineae is one of the largest families with widest distribution on the globe. It contains most important crops in the world including a great number of apomictic species. Apomixis has great potentialities for utilization of crop hybrid vigor. However, apomixis as a reproductive way of diversity in plant revolution is very comprehensive. In this paper, the distribution of apomictic species in Gramineae is reviewed. Advance in studies on apomixes in aspects of cytology, genetics and molecular biology are also summarized.

Key word: Gramineae; Apomixis

禾本科植物是种子植物中种类最多、分布最广的科之一, 又是包含无融合生殖种类最多的科。禾本科植物在其进化过程中通过有性结籽、无融合结籽、多年生分蘖等繁殖方式, 保持了物种繁衍的延续性和遗传性并产生一定的变异性和适应性。然而无融合生殖在系统进化过程中的作用是非常复杂而又难以理解的。禾本科植物包含了世界上最重要的农作物如水稻、玉米、小麦、大麦、高粱、甘蔗等。通过无融合生殖可将农作物的 F₁ 代杂种优势固定下来, 这在固定农作物杂种优势的利用上具有巨大的潜力。近十余年来, 禾本科植物的无融合生殖的研究在全世界受到广泛的重视。因此, 无论从杂种优势的利用还是从禾本科系统进化的角度研究禾本科植物无融合生殖都具有非常重要的意义。

1 无融合生殖体在禾本科中的分布

Nygren^[1]和 Carman^[2]曾统计了被子植物无融合生殖的种类。Chapman^[3]和黄群策^[4]等曾统

收稿日期: 2000-05-22

基金项目: 中国科学院“九·五”重点项目(KZ952-S1-112)资助。

计了禾本科植物无融合生殖属的类型。先前的统计不是按系统分类的次序来安排的,而是以是否无融合生殖来确定的。这往往会影响到我们对无融合生殖类群的归类及其在遗传育种上的利用。因此,参照 Clayton 和 Renvoize^[5]和《中国植物志》^[6]的分类系统,我们列出了禾本科植物具无融合生殖现象的族、属、种类数及其无融合生殖的类型(表1)。

从统计结果来看,在比较原始的竹亚科内尚未发现无融合生殖现象。在稻亚科内,目前只在稻属中的栽培稻上偶尔发现低频率的无融合材料。在芦竹亚科内目前只有3个属的极少数种具无融合生殖现象。在早熟禾亚科内,无融合生殖仅在某些特定的族或属内存在,绝大多数族尚未发现无融合生殖现象。但是在相对进化的画眉草亚科及黍亚科内,大多数族或属都具有无融合生殖现象。

从研究结果来看,禾本科植物的无融合生殖有几个特点:1. 绝大多数的无融合生殖发生在多倍体植物上。2. 绝大多数无融合生殖是通过配子体无融合生殖,即二倍体孢子生殖或二倍体无孢子生殖来进行的,其中大多数无融合生殖属于无孢子生殖。3. 无融合生殖在禾本科属种间表现出极其复杂的差异性和多变性。

2 无融合生殖的细胞学基础

根据 Battaglia^[7]提出的定义,被子植物无融合生殖往往确定为发生在胚珠内不经受精作用而产生种子的生殖方式。它包括单倍体和二倍体无融合生殖。

单倍体无融合生殖是指有性胚囊内的卵不经受精作用而直接进行胚胎发生,所形成的种子胚为单倍体。如 Finch^[8]通过对大麦($2n=14$)的研究,获得了三倍体的胚乳以及单倍体的胚。其无融合生殖属于单倍体孤雌生殖。

对农作物改良意义最大的是二倍体无融合生殖。现在所谓的“无融合生殖”一般是指二倍体无融合生殖,即专指发生在植物胚珠中不经减数分裂和受精作用而产生种子(胚)的生殖方式^[9,10]。根据禾本科不同无融合生殖的细胞学研究结果,现将禾本科植物无融合生殖及无融合生殖体的类型作如下介绍。

2.1 无融合生殖类型

禾本科植物的无融合生殖可分为二倍体孢子生殖(Diplospory)、无孢子生殖(Apospory)和不定胚生殖(Adventitious embryony)3个类型^[11]。

二倍体孢子生殖来源于大孢子母细胞,可分为两种类型,即减数分裂型和有丝分裂型,其无融合生殖类型分别称为‘Tarexacum’型和‘Antennaria’型。在禾本科中,主要的二倍体孢子生殖类型为有丝分裂型(即‘Antennaria’型),其大孢子母细胞不进行减数分裂,而是进行有丝分裂,产生4个二倍体的大孢子,其中1个具有功能,形成未减数8核胚囊,其胚囊内的卵不经过受精即可自发分裂形成二倍体的胚。如早发生胚水稻(pre-developed embryo of rice, PDER)品系就属于这种情形。但对于 *Elymus rectisetus*,其二倍体孢子生殖同时存在‘Tarexacum’型和‘Antennaria’型^[12]。禾本科植物中只有少部分属或种的无融合生殖属于二倍体孢子生殖。如干沼草属(*Nardus*),早熟禾属(*Poa*),茅香属(*Hierochloa*),拂子茅属(*Calamagrostis*),冰草属(*Agropyron*),披碱草属(*Elymus*),画眉草属(*Eragrostis*),甘蔗属(*Saccharum*),摩擦禾属

表1 无融合生殖在禾本科各属中的分布

Table 1 Distribution of apomictic genera in Gramineae

亚科 Subfamilies	族 Tribes	属 Genera	种数 Species no.	类型 Apomixis types	参考文献 Main references
竹亚科 Bambusoideae	无记录 No known example		0		
稻亚科 Oryzoidae	Oryzaceae	<i>Oryza</i>	1	DS, AE	14, 15, 16
芦竹亚科 Arundinoideae	Arundineae	<i>Cortaderia</i>	2	AS	17
		<i>Danthonia</i>	1	AS	18
		<i>Lamprothyrus</i>	1	AS	52
早熟禾亚科 Pooideae	Nardeae	<i>Nardus</i>	1	DS	53
	Poeae	<i>Poa</i>	19	AS, DS	28-30
	Triticeae	<i>Elymus</i>	1	DS	12
		<i>Hordeum</i>	1	DS	8
		<i>Triticum</i>	1	DS	54
		<i>Agropyron</i>	1	DS	27
	Aveneae	<i>Hierochloe</i>	2	DS	55
		<i>Calamagrostis</i>	9	DS	31, 33
画眉草亚科 Eragrostoideae	Pappophoracae	<i>Schmidtia</i>	1	AS	56
	Eragrostideae	<i>Fingerhuthia</i>	1	AS	56
		<i>Eragrostis</i>	1	DS	57
	Chlorideae	<i>Bouteloua</i>	1	AS	58
		<i>Chloris</i>	4	AS	56
		<i>Hilaria</i>	1	AS	56
	Sporobolacae	<i>Muhlenbergia</i>	1	AS	59
黍亚科 Panicoideae	Panicaceae	<i>Panicum</i>	4	AS	42, 56
		<i>Brachiaria</i>	12	AS	56
		<i>Urochloa</i>	4	AS	56, 60
		<i>Eriochloa</i>	2	AS	56
		<i>Paspalum</i>	more than 40	AS, DS	19, 21-23, 25, 34, 38, 47
		<i>Setaria</i>	3	AS	61
		<i>Tricholaena</i>	1	AS	56
		<i>Anthephora</i>	1	AS	62
		<i>Cenchrus</i>	3	AS	63
		<i>Pennisetum</i>	15	AS	22, 56
	Andropogoneae	<i>Saccharum</i>	1	DS	64
		<i>Eulaliopsis</i>	1	AS	72
		<i>Sorghum</i>	1	AS, DS	65
		<i>Dichanthium</i>	4	AS	32
		<i>Eremopogon</i>	1	AS	66
		<i>Bothriochloa</i>	7	AS	67
		<i>Apluda</i>	1	AS	68
		<i>Schizachyrium</i>	1	AS	69
		<i>Hyparrhenia</i>	2	AS	56
		<i>Heteropogon</i>	1	AS	56
		<i>Themeda</i>	6	AS	56
		<i>Tripsacum</i>	7	DS	70
		<i>Zea</i>	1	AS	71
		<i>Coix</i>	1	AS	40

DS = Diplospory; AS = Apospory; AE = Adventitious embryony.

(*Tripsacum*)以及雀稗属(*Paspalum*)等少数种类。

无孢子生殖是禾本科植物中最常见的无融合生殖方式。无孢子生殖的胚囊来源于特化的珠心细胞的发育。通常情况下,特化的珠心细胞发育程度较低,经过连续2次有丝分裂形成四核胚囊。包括1个卵核、2个助细胞和1个极核,有时也出现1个卵核、1个助细胞和2个极核的情形。在许多种内,助细胞往往在早期退化,在胚囊内只保留卵和极核。在雀稗属一些种内,特化的珠心细胞发育程度更低,有时只形成2-3核的无孢子生殖胚囊。极核的数量在不同种或不同胚囊有时也不同(1-3个)。通过特化的珠心细胞发育所产生的胚囊通常缺乏反足细胞,这为区分有性生殖胚囊和无孢子生殖胚囊提供了方便。通过观察胚囊内是否存在反足细胞(团)是目前鉴定禾本科无孢子生殖最直接的手段。但是在雀稗属内,其专性无融合生殖材料 *P. simplex* 的无孢子生殖胚囊的发育程度最高,特化的珠心细胞最终可发育为8核胚囊^[13],它在形态上同有性胚囊没有区别,只有通过观察胚囊早期发育或检测卵核的DNA含量才能分辨出来。

不定胚生殖是由珠心组织内的特化的细胞直接分裂形成胚。这种生殖方式在其他科植物中较常见,但在禾本科植物中并不常见。曾有报道认为水稻多胚苗来源于不定胚生殖^[14]、助细胞胚等^[15],但也有报道称水稻的早发生胚来源于二倍体孢子生殖^[16]。

在本文中,很有必要提及假受精。在禾本科许多无融合生殖种的胚囊内,本身是二倍体的卵不经过受精而直接发育形成胚,而极核则同精核融合,这称为假受精作用(Pseudogamy)。大部分禾本科植物的无融合生殖植物都属于假受精。但蒲尾属(*Cortaderia*)^[17]以及扁芒草属(*Danthonia*)^[18]植物不存在假受精,它们为自发的无融合生殖。

在雀稗属(*Paspalum*)内,大多数种类的无融合生殖属于无孢子生殖类型,但有少数属于二倍体孢子生殖,如 *P. commersonii*, *P. longifolium* 以及 *P. conjugatum*^[19,20]。据最近报道,二倍体孢子生殖胚囊和无孢子生殖胚囊出现在 *P. minus* 的同一子房内,这是禾本科植物唯一例子^[21]。

2.2 无融合生殖体类型

无融合生殖体的类型有专性(Obligate)和兼性(Facultative)二种。专性无融合生殖体,其胚的形成全部都是自发进行的,不需要受精作用,因此其子代遗传基础跟母本完全一致。如蒲尾属的 *Cortaderia jubata*^[17],其雄蕊发育不良,不能产生正常的花粉,在子房内,孢原细胞降解,而在胚珠内侧,珠心细胞发育成胚囊,并且往往是2-3个胚囊缠绕在一起,每个胚囊通常6个核,包括2个反足细胞,2个极核,1个助细胞和1个卵细胞,极核的融合和细胞分裂形成胚乳。在此之前,卵已开始胚胎发生。同样地, *Cortaderia rudiusuila* 也具备相似的无融合生殖,其胚胎发生相当早,在其圆锥花序开始出现时,就开始了胚胎发生。

非洲狼尾草(*Pennisetum squamulatum*)也属于专性无融合生殖,其大孢子母细胞发育至3分体的不同阶段即会出现败育。在性细胞退化期间,在其周围的珠心细胞中,常出现一至多个体积较大的无孢子生殖原始细胞,经过两次有丝分裂,形成4核胚囊。它包括1个卵细胞、1个助细胞和2个极核^[22]。

禾本科专性无融合生殖材料并不很多,除以上专性无融合生殖材料外,在黍属、臂形草属、早熟禾属等属内的个别种(品系)也为专性无融合生殖。雀稗属内专性无融合生殖种类较多,它们包括2个五倍体的种 *P. alcalinum*^[23]和 *P. dilatatum*^[24]以及3个四倍体种 *P. nicorae*^[25], *P.*

plicatulum^[26]和 *P. simplex*^[13]。

禾本科大多数种类的无融合生殖属于兼性无融合生殖。兼性无融合生殖体同时具备有性生殖和无融合生殖的能力。前者卵核经受精作用形成有性胚,而后者的卵核自发分裂形成无融合胚。因此兼性无融合生殖的后代之间在遗传基础上不一致。

在同一种内,不同的居群有时表现出不同的无融合生殖类型。Hair^[27]检验了冰草属一个种 *Agropyron scabrum* 的4个不同居群。其中居群A为完全有性生殖;居群B和C为兼性无融合生殖;居群D为专性无融合生殖。对于居群B、C和D,其子房内的减数分裂在染色体交叉时受到干扰,染色体减半不能实现。与此同时,大孢子母细胞发育成二倍体胚囊,并激发假受精形成无融合种子。通过观察 *Paspalum alcatinum* 的4个不同居群的胚囊发育,其中一个居群为正常的有性生殖,2个居群为兼性无融合生殖,还有1个居群属于专性无融合生殖^[23]。

草地早熟禾 (*Poa pratensis*) 的无融合生殖为兼性的无融合生殖。在同一胚珠内,有时会同时存在有性胚囊和无融合生殖胚囊。在种子发芽出苗过程中,有时会观察到双胚苗或多胚苗现象。根据已有的研究结果,有关草地早熟禾细胞学方面的研究进展^[28-30]可归纳如下:(1)产生一个胚囊,正常受粉受精,获得一个二倍体的种子(幼苗)。(2)偶然地产生2个大孢子母细胞,各自经两次减数分裂分别形成发育一致的四分体。在每个四分体中,有3个细胞消失,剩下1个细胞发育成正常胚囊。2个胚囊分别受精,形成二倍体双胚苗。(3)在一个发育简单的胚囊内,通过卵细胞的受精作用并伴随着助细胞的胚胎发育,产生一个二倍体和一个单倍体的双胚苗;如果出现2个胚囊的发育,其中一个胚囊正常受精以及另一个胚囊内的助细胞的单倍体胚胎发育,将会出现一个二倍体和一个单倍体的双胚苗,但是一般来说,它跟前者的情形很难区别。(4)大孢子母细胞发育形成的胚囊和珠心细胞发育形成的体细胞胚囊在同一胚珠内共同存在,将分别形成单倍体和二倍体的卵核。如果前者受精并且双方都发育,将产生两个二倍体的双胚苗。其中一个为有性杂种,而另一个则为母株复制品。(5)体细胞胚囊发育完全,通过受精形成三倍体的双胚苗。(6)三胚苗一情形更加复杂,其胚囊发育尚有待研究。

3 无融合生殖的意义

显而易见,如果一个物种一直通过无融合生殖进行繁殖,就不可能出现通过减数分裂和配子配合的杂种优势重组,那么这对物种的进化是不利的。相反,即使一个少见的有性杂交就可引起物种的遗传改变。如果我们假设某物种属于兼性无融合生殖,它偶尔会通过有性生殖引起遗传性状上的改变。那么,通过这种无融合生殖就能将杂种优势长期保持而形成不降低其活力的繁殖机制。画眉草亚科和黍亚科一些植物的无融合生殖似乎比较成功,如虎尾草属、画眉草属、雀稗属等的种类,它们先前比较劣势,而通过其生态入侵,已成为优势种群。一部分应归功于其无融合生殖。通过无融合生殖把杂种优势给固定下来,增加了对地史变化的适应能力。如蒺藜草属植物 *Cenchrus ciliaris* 已被引入澳大利亚160年,它的蔓延已成为澳大利亚植物区系的一部分,它具有兼性无融合生殖的特性^[11]。由于长期干旱,这种草已在其起源地撒哈拉南部的广大地区逐渐消失。我们认为兼性无融合生殖对于该种的保存和发展是有益的。

在很多情况下,多倍体植株的花粉母细胞曾表现出混乱的减数分裂而出现花粉败育。这种情况的无融合生殖超越了可导致不育的减数分裂,为种子的生产提供了一条代替途径。所以无融合

生殖在这种情况下可看作是一种补救行动。如箱根野青茅 (*Calamagrostis hakonensis*) 通过二倍体孢子生殖, 它解决了花粉败育而导致的不育^[31]。毛梗双花草 (*Dichanthium aristatum*) 也有类似的情况^[32]。无融合生殖确实解决了一些多倍体植物不育的问题。

在禾本科植物中, 有些植物表现出自交不亲和, 有些种类为雌雄异花类型 (如 *Coix*, *Distichlis*, *Tripsacum* 以及 *Zea* 等), 甚至雌雄异株 (如 *Buchloe*, *Cortaderia*, *Sohnsia*, *Spinifex* 和 *Zygochloa*)。这些植物的正常授粉受精往往受环境干扰或地理隔离等因素的影响, 其自花受精的无融合生殖, 对于植物本身的繁殖和生存具有重要的意义。以上报道了 *Cortaderia*, *Zea*, *Tripsacum*, *Coix* 等属的无融合生殖, 但这种“干扰或隔离”与无融合生殖特性是否有一定的关系, 这方面的问题尚待探讨。

4 影响无融合生殖的因素

4.1 染色体水平

除了在少数植物 (如水稻、玉米、高粱等) 的无融合生殖体为二倍体外, 绝大多数产生无融合生殖的禾本科植物均是多倍体, 但并非所有的禾本科多倍体植物都进行无融合生殖。通过对拂子茅属 (*Calamagrostis*) 不同种的细胞学研究, 在二、四和五倍体水平上, 植物能够进行正常的受精结实, 没有发生无融合生殖, 而在六倍体或以上水平以及非整倍体水平上才会发生无融合生殖^[33]。在雀稗属内, 所有的二倍体种类均进行有性生殖, 而无融合生殖均发生在多倍体上, 但还有多个多倍体仍然进行有性生殖^[34]。*P. simplex* 是四倍体专性无融合生殖材料, 在自然界中还存在二倍体有性生殖的类群。通过用秋水仙素处理二倍体材料, 进行染色体加倍, 得到的四倍体类群仍然进行有性生殖^[35]。Quarin 等^[36]通过对巴西南部 14 个 *Paspalum compressifolium* 的不同居群的调查, 发现其中只有 1 个居群为二倍体, 12 个居群为四倍体, 还有 1 个居群为六倍体。通过观察其大孢子母细胞的减数分裂以及胚囊发育过程, 其中二倍体居群的大孢子母细胞减数分裂正常, 能产生正常有性胚囊。而四倍体和六倍体居群的大孢子母细胞减数分裂期间出现异常染色体配对。大孢子母细胞所分裂形成的四分体均降解, 不能形成有性胚囊。取而代之的是 1-7 个珠心细胞变大, 其中 1-2 个珠心细胞能发育为无孢子生殖胚囊。Burson^[23]观察 *Paspalum alcalinum* 的 4 个不同居群, 其中 1 个二倍体居群附属种全部为有性生殖, 有 2 个四倍体居群的大部分胚囊为无孢子生殖胚囊, 还有 1 个为五倍体居群为专性无融合生殖。显然染色体倍性对是否产生无融合生殖以及无融合体的类型均产生影响。

4.2 生态环境

专性无融合生殖和兼性无融合生殖并无绝对的界限, 在一定条件下专性无融合体后代有时会出现兼性无融合体。而且兼性无融合生殖体的有性胚囊和无性胚囊的比例也会受外界因素如光周期、温度、无机盐以及营养水平的影响。

Mazzucato 等^[37]在 6 个国家对 *Poa pratensis* 长达 56 年的观察和统计, 显示该种通过有性生殖和 (兼性) 无融合生殖, 其栽培种或自然种群均表现出极端的多变性和高度的适应性。

在兼性无融合生殖植物毛梗双花草 (*Dichanthium aristatum*) 中, 无融合生殖的频率受季节及人工控制光周期的影响而发生变化。Knox^[32]描述了在季节更替过程中无融合生殖和有性生

殖的转换。其中有一个株系 CPI14366 表现出易变的无融合生殖特性。通过分析 6 个不同试验站的结果,从北到南,有性胚囊的频率增加了。在不同季节,无融合生殖的频率也存在差异性。在 12 月,无融合胚囊频率较高,但在 4 月却较低。这可能是由于温度、降雨、光照(光周期)等造成的差异性。通过人工气候箱控制光周期试验,当光照长于 14 h 时,无融合生殖胚囊可达 60%。而短于 14 h 时,频率可达 90% 以上。

Quarin^[38]报道了 *Paspalum cromyorrhizon* 不同染色体水平的种群在不同季节、不同人工光照对无融合生殖频率的影响。结果显示品系 T434 的无融合生殖胚囊在四倍体水平比二倍体高得多,表明无融合生殖的表达依赖于基因剂量,随着染色体水平的提高有性生殖频率降低。结果也显示,光照对有性生殖也产生影响,即在长日照(14 h)下,有性生殖频率提高;短日照(12 h)下有性生殖频率下降,而无融合生殖频率提高。通过不同季节的观察,在春季(阿根廷 9 月)无融合生殖频率最高,表明环境因子对其无融合生殖产生影响。

同样地,孔颖草属植物 *Bothriochloa decipiens* 在短日照时闭花受精而利于无融合生殖;在长日照时开花受精,有利于产生正常的有性种子^[39]。以上研究结果表明,无融合生殖相对于有性生殖并非一个简单的生殖方式,它是一个由环境因子影响的复杂过程。

5 无融合生殖的遗传学和分子生物学研究进展

虽然一些植物的无融合生殖受环境因子的影响,但无融合生殖并不是一种可以由环境因子随机诱导的生殖过程,它是由遗传基因控制的。Venkateswarlu 和 Rao^[40]早期对水生薏苡(*Coix aquatica*)的自花受精的无融合生殖的遗传研究,认为无融合生殖相对于有性生殖为隐性基因控制。在自交或杂交后代中,会分离出部分无融合体后代,所产生的隐性性状可能不在二倍体水平上表达,而只有 2 对基因存在下,它在四倍体或更高的染色体水平上才能表达。Marshall 和 Brown^[41]提出了一个两者取一的数学模式,以解决物种进化及其无融合生殖的关系。但是他忽略了在 2 个位点上的基因同时变异的可能性,因此需要建立一套简单的有性生殖和无融合生殖体系,而不是一个协调的模式。Bashaw 和 Hanna^[11]提出了一个双基因控制的模式,以解释无融合生殖的遗传性,但是需要解释专性和兼性无融合生殖的差异性,以及环境对无融合生殖的作用。

随着工作的深入,现在开始普遍接受无孢子生殖的单基因控制模式。如通过对大黍(*Panicum maximum*)^[42]、狼尾草属(*Pennisetum*)^[43]等的遗传学分析说明,其无融合生殖都是由单基因控制的。这些基因的效应非常复杂。它们不但要控制大孢子母细胞的减数分裂,而且还要调控珠心细胞发育成为无融合胚囊。对于兼性无融合生殖材料,基因的表达还受到环境等因子影响。

对于二倍体孢子生殖的遗传模式的研究,相对无孢子生殖的遗传模式的研究要少。从现有的研究报道来看,控制 *Tripsacum* 二倍体孢子生殖的基因位于一条染色体上,并符合孟德尔遗传规律^[44]。

现在通过杂交育种技术能将无融合生殖特性转入到农作物中,如通过对玉米×摩擦禾、小麦×披肩草、水稻×狼尾草等的杂交试验,使杂交后代表现出无融合生殖特性,并提高无融合生殖频率。

禾本科无融合生殖的分子遗传学研究工作刚刚开始。但已成为无融合生殖研究的热门领域。目前通过 RAPD 和 RFLP 等技术已在 *Pennisetum*^[43,45,46]、*Paspalum*^[47]、*Poa*^[37,48]、*Brachiaria*^[49]、*Tripsacum*^[44]等禾本科植物上确定了无融合生殖的特定无融合基因分子标记以及远缘杂交后代的无

融合基因的分子标记^[44,50]。但基因克隆以及遗传操作尚未见报道。

6 结论

在论及被子植物的无融合生殖时, Asker 和 Jerling^[9]认为许多无融合生殖体来源于有性杂交的异源多倍体, 这一观点已被广泛接受。但是在几个地处热带地区的禾本科植物中, 无融合生殖却与同源多倍体及有性杂交的二倍体有关, 即有多个无融合生殖类群仍然是同源四倍体^[34]。

Darlington^[51]认为, 无融合生殖是逃避败育, 但是却进入了进化的死胡同。至少对于冰草 (*Agropyron scabrum*) 和箱根野青茅 (*Calamagrostis hakonensis*)^[27,31]确实如此, 因为它们已无法进行有性繁殖, 而只能进行无融合生殖。对于毛梗双花草 (*Dichanthium aristatum*)^[32]也有较相似的结果。无融合生殖似乎走进了一个精妙的误区而形成了一个适应花粉败育的繁殖机制。

禾本科植物无融合生殖仅仅是繁殖多样性中的一种繁殖形式。它对于绝大多数植物的影响可能是边缘的、次要的。但是对于一些残余属种, 如 *Cortaderia* 和 *Lamprothyrus*^[17,52], 无融合生殖已是依赖的, 否则物种很难繁殖和生存。无融合生殖在一些种类必须进行实验诱导, 如大麦和小麦甚至水稻等, 否则一般情况下它不会出现。

从禾本科植物系统演化的角度来看, 随着系统进化的顺序, 染色体基数有减少的趋势, 而多倍体的种类则有增加的趋势。在黍亚科内, 多倍体的种类普遍存在, 同时无融合生殖的属种类有明显增加的趋势, 这是禾本科植物系统进化在遗传基础和无融合生殖方面的特征。从细胞学的角度来看, 无融合生殖的类型以及无融合体的类型相当复杂化。尽管部分属内的不同种存在不同的无融合生殖类型, 但绝大多数属的无融合生殖类型是保持相同的类型。从染色体角度来看, 无融合生殖似乎只出现于多倍体的作物类群中。但并不是所有多倍体都会出现无融合生殖。同一种类的不同染色体水平, 往往影响其有性生殖而出现无融合生殖。从生态学角度来看, 环境因子对无融合生殖的影响使问题更加复杂化。但目前的遗传学和分子生物学研究表明, 无融合生殖仍然是由遗传基因控制的, 它并不是因环境因子随机诱导和改变的生殖过程。

参考文献:

- [1] Nygren A. Apomixis in Angiosperms. II [J]. Bot Rev, 1954, 20:577-364.
- [2] Carman J G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives [J]. Apomixis Newsletter, 1995, 7(8):39-53.
- [3] Chapman G P. Grass Evolution and Domestication [M]. Cambridge: University Press, 1992, 138-155.
- [4] 黄群策. 禾本科植物无融合生殖的研究进展 [J]. 武汉植物学研究, 1999, 17(增刊):39-44.
- [5] Clay W D, Renvoize S A. Genera Graminum: Grasses of the world [J]. Kew Bulletin, Additional Series 13, 1986.
- [6] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志. 第十卷第一分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1990.
- [7] Battaglia E. Apomixis [A]. In: Maheshwari P. Recent Advances in the Embryology of Angiosperm [M]. Intl. Soc. Pl. Morphol. Delhi, 1963, 221-224.
- [8] Finch R A. The *Hap* gene cause facultative pseudogamy in barley [J]. Barley Genetics Newsletter, 1983, 13:4-6.
- [9] Asker S E, Jerling L. Apomixis in Plants [M]. London: CRC Press, 1992, 100-190.
- [10] 孙敬三, 刘永胜, 辛化伟. 被子植物的无融合生殖 [J]. 植物学通报, 1996, 13(1):1-8.
- [11] Bashaw E C, Hanna W W. Apomictic reproduction [A]. In: Chapman G P. Reproductive Versatility in the Grasses [M]. Cambridge: University Press, 1990, 100-130.
- [12] Crane C F, Carman J G. Mechanisms of apomixis in *Elymus rectisetus* from Eastern Australia and New Zealand [J].

- Amer J Bot, 1987, 74:477-496
- [13] Caponio I, Quarin C L. El sistema genético de *P. simplex* y de un híbrido interespecífico con *P. dilatatum* [J]. Kurtziana, 1987, 19:35-45.
- [14] 黎坦庆, 邓鸿德, 袁隆平. 水稻无融合生殖研究的新进展 [J]. 杂交水稻, 1990, (1):29-32.
- [15] 叶秀麟, 陈泽灏, 黎坦庆. 水稻“双-3”多胚发生的研究. 热带亚热带植物学报, 1994, 2(4):67-72.
- [16] 叶秀麟, 陈泽灏, 黎坦庆. 水稻 PDER 品系的二倍体孢子生殖胚囊的形成 [J]. 热带亚热带植物学报, 1995, 3(3):36-42.
- [17] Philipson M N. Apomixis in *Cortaderia jubata* [J]. New Zealand J Bot, 1978, 50:815-821.
- [18] Philipson M N. Areassessment of the form of reproduction in *Danthonia spicata* [J]. New Phytol, 1986, 102:231-243.
- [19] Chao C Y. Megasporogenesis and megagametogenesis in *Paspalum commersonii* and *P. longifolium* at two polyploid levels [J]. Bot Notizer, 1974, 127:267-275.
- [20] Chao C Y. Autonomous development of embryo in *Paspalum conjugatum* [J]. Bot Notizer, 1980, 133:215-222.
- [21] Bonilla J R, Quarin C L. Diplosorous and aposporous apomixis in a pentaploid race of *Paspalum minus* [J]. Plant Sci, 1997, 127:97-104.
- [22] 温沁山, 叶秀麟, 陈泽灏, 等. 非洲狼尾草无融合生殖胚胎学研究 [J]. 植物学报, 1998, 40(7):598-604.
- [23] Burson B L. Apomixis and sexuality in some *Paspalum* species [J]. Crop Sci, 1997, 37:1347-1351.
- [24] Bashaw E C, Holt E C. Megasporogenesis, embryo sac development and embryogenesis in Dallisgrass *Paspalum dilatatum* Poir [J]. Agron J, 1958, 50:753-756.
- [25] Burson B L, Bennett H W. Cytology, method of reproduction, and fertility of brunswickgrass, *Paspalum nicorae* Parodi [J]. J Heredity, 1970, 10:184-187.
- [26] Bashaw E C, Hovin A W, Holt EC. Apomixis, its evolutionary significance and utilization in plant breeding [A]. In: Norman M T J. Proceedings of the 11th International Grassland Congress [C]. University of Queensland Press, 1970, 245-248.
- [27] Hair J B. Subsexual and apomictic reproduction in *Agropyron* [J]. Heredity, 1956, 10:129-160.
- [28] Nielsen E L. The origin of multiple macrogametophytes in *Poa pratensis* [J]. Bot Gazette, 1946, 108:41-45.
- [29] Smith D C, Nielsen E L, Ahlgren V. Variation in cytotypes of *Poa pratensis* [J]. Bot Gazette, 1946, 108:143-166.
- [30] 蔡雪, 母锡金, 朱至清, 等. 几种具融合生殖特性的植物多胚和多胚苗现象的观察 [J]. 植物学报, 1997, 39(7):590-595.
- [31] Tatcoka T. *Calamagrostis hakonensis* (Poaceae): Distribution and differentiation of cytotypes [J]. Bot Magazine, Tokyo, 1984, 97:247-270.
- [32] Knox R B. Apomixis, seasonal and population differences in a grass [J]. Science, 1967, 157:325-326.
- [33] Greene C W. Sexual and apomictic reproduction in *Calamagrostis* (Gramineae) from Eastern North America [J]. Amer J Bot, 1984, 71(3):285-293.
- [34] Quarin C L. The nature of apomixis and its origin in Panicoid grasses [J]. Apomixis Newsletters, 1992, (5):8-15.
- [35] Caceres M E, Pupilli F, Quarin C L, et al. Feulgen-DNA densitometry of embryo sacs permits discrimination between sexual and apomictic plants in *Paspalum simplex* [J]. Euphytica, 1999, 110:161-167.
- [36] Quarin C L, Pozzobon M T, Valls J F M. Cytology and reproductive behavior of diploid, tetraploid and hexaploid germplasm accessions of a wild forage grass *Paspalum compressifolium* [J]. Euphytica, 1996, 90:345-349.
- [37] Mazzucato A, Barcaccia G, Pezzotti M, et al. Biochemical and molecular markers for investigating the mode of reproduction in the facultative apomict *Poa pratensis* L. [J]. Sexual Plant Reproduction, 1995, 8:133-138.
- [38] Quarin C L. Seasonal changes in the incidence of apomixis of diploid, triploid and tetraploid plants of *Paspalum cromoerhizon* [J]. Euphytica, 1986, 35:515-522.
- [39] Heslop-Harrison J. The function of the glume pit and the control of cleistogamy in *Bothriochloa docipiens* (Hack) [J]. Phytomorphology, 1961, 11:378-383.
- [40] Venkateswarlu J, Rao P N. Apomixis in *Coix aquatica* Roxb [J]. Ann Bot, 1975, 39:1131-1136.
- [41] Marshall D R, Brown A H D. The evolution of apomixis [J]. Heredity, 1981, 47:1-15.
- [42] Savidan Y H. Genetics and utilisation of apomixis for the improvement of guinea grass (*Panicum maximum* Jacq.) [A]. In: Smith J A, Hayes V W. Proceedings of the 14th International Grassland Congress [C]. Boulder, Colorado: Westview Press, 1983.

- [43] Lubbers E L, Arthur L, Hanna W W, et al. Molecular markers shared by diverse apomictic *Pennisetum* species [J]. *Theor Appl Genet*, 1994, 89:636-642.
- [44] Leblanc O, Grimanelli D, Gonzalez de L D, et al. Detection of the apomictic mode of reproduction in maize-Tripsacum hybrids using maize RFLP markers [J]. *Theor Appl Genet*, 1995, 90:1198-1203.
- [45] Gustine D L, Sherwood R T, Huff D R. Apospory-linked molecular markers in buffelgrass [J]. *Crop Sci*, 1997, 37:947-951.
- [46] Gustine D L, Sherwood R T, Gounaris Y, et al. Isozyme, protein, and RAPD markers within a half-sib family of buffelgrass segregating for apospory [J]. *Crop Sci*, 1996, 36:723-727.
- [47] Pupilli F, Caceres M E, Quarin C L, et al. Segregation analysis of RFLP markers reveals a tetrasomic inheritance in apomictic *Paspalum simplex* [J]. *Genome*, 1997, 40(6):822-828.
- [48] Barcaccia G, Mazzucato A, Belardinelli A, et al. Inheritance of parental genomes in progenies of *Poa pratensis* L. from sexual and apomictic genotypes as assessed by RAPD markers and flow cytometry [J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 516-524.
- [49] Pessino S C, Ortiz J P A, Leblanc O, et al. Identification of a maize linkage group related to apomixis in *Brachiaria* [J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 94:439-444.
- [50] Grimanelli D, Leblanc O, Espinosa E, et al. Non-Mendelian transmission of apomixis in maize-Tripsacum hybrids caused by a transmission ratio distortion [J]. *Heredity*, 1998, 80:40-44.
- [51] Darlington D. *The Evolution of Genetic Systems* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1939.
- [52] Connor H E. Reproductive biology in the grasses [A]. In: Soderstrom T R, Hilu K W, Campbell C S, et al. *Grass Systematics and Evolution*. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1987, 117-132.
- [53] Rychlewski J. Karyological studies on *Nardus stricta* L. [J]. *Acta Biol Cracov Series Botanica*, 1967, 10:55-72.
- [54] Matzk F. The salmon system of wheat: a suitable model for apomixis research [J]. *Heredity*, 1996, 125:299-301.
- [55] Norstog K. Apomixis and polyembryony in *Hierochloa odorata* [J]. *Amer J Bot*, 1963, 16:45-59.
- [56] Brown W V, Emery W H P. Apomixis in the Gramineae: Panicoideae [J]. *Amer J Bot*, 1958, 45:253-263.
- [57] Voight P W, Bashaw E C. Facultative apomixis in *Eragrostis curvula* [J]. *Crop Sci*, 1976, 16:803-806.
- [58] Bierzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis [J]. *Experientia*, 1985, 41:1255-1264.
- [59] Morden C W, Hatch S L. Vegetative apomixis in *Muhlenbergia repens* (Poaceae: Eragrostideae) [J]. *SIDA Contrib Bot*, 1986, 11:282-285.
- [60] Pritchard A J. Meiosis and embryo sac development in *Urochloa mosambicensis* and three *Paspalum* species [J]. *Aust J Agri Res*, 1970, 21:649-652.
- [61] Emery W H P. A study of reproduction in *Setaria macrostachya* and its relatives in the southwestern United States and Northern Mexico [J]. *Bull Torrey Bot Club*, 1957, 84:106-121.
- [62] Connor H E. Evolution of reproductive systems in the Gramineae [J]. *Ann Miss Bot Gard*, 1981, 68:48-74.
- [63] Bashaw E C. Apomixis and sexuality in buffelgrass [J]. *Crop Sci*, 1962, 2:412-415.
- [64] Bremer G. Problems in breeding and cytology of sugar cane. IV. The origin of increase of chromosome number in species hybrids of *Saccharum* [J]. *Euphytica*, 1961, 10:325-342.
- [65] Murty U R, Kirit P B, Bharali S. The concept of hybrids in *Sorghum*. II. Mechanism of frequency of apomixis under cross pollination [J]. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*, 1985, 95:113-117.
- [66] Hanna W W, Schertz K F, Bashaw E C. Apospory in *Sorghum bicolor* (L.) Moench [J]. *Sci*, 1970, 170:338-339.
- [67] Harlan W W, de Wet J M J. Role of apomixis in the evolution of the *Bothriochloa-Dichanthium* complex [J]. *Crop Sci*, 1963, 3:314-316.
- [68] Murty U R. Polyploidy and apomixis in *Apluda mutica* L. var. *aritata* (L.) Pilger, [J]. *Cytologia*, 1973, 38:347-356.
- [69] Carman J G, Hatch S L. Aposporous apomixis in *Schizachyrium* (Poaceae: Andropogonaceae) [J]. *Crop Sci*, 1982, 22: 1252-1255.
- [70] Farquharson L I. Apomixis and polyembryony in *Tripsacum dactyloides* [J]. *Amer J Bot*, 1955, 42:737-743.
- [71] Tantravahi R V. Apomixis in teosinte [J]. *M G C Newslett*, 1965, 39:70.
- [72] 杨小菊, 张友德, 李和平. 龙须草成熟胚囊结构和类型的观察 [J]. *华中农业大学学报*, 1999, 18(3):299-305.