

禾本科植物无融合生殖的研究进展*

黄群策

(福建农业大学 福州 350002)

PROGRESS OF APOMIXIS IN POACEAE

Huang Qunce

(Fujian Agricultural University Fuzhou 350002)

关键词 无融合生殖, 种质, 多倍性

Key words Apomixis, Germplasm, Polyploidy

利用水稻、玉米和麦类等主要农作物的杂种优势来挖掘其增产潜力的生产实践已从一个侧面充分地证实了生物杂种优势的普遍性和实用性。通过无融合生殖途径来固定其杂种优势, 进而改良现有农作物的育种战略已经引起了一大批研究者的极大兴趣, 以致于对无融合生殖的研究已成为生物学科的新生长点^[1-3]。人类对生物无融合生殖方式的认识虽然可以追溯到 Bonnet 于 1745 年首先在蚜虫中发现周期性孤雌生殖现象, Winkler (1908) 将在有性生殖生物中其生殖并不伴随着受精过程而产生的个体定义为无融合生殖体 (apomictic)^[6]。但目前对这种特殊的生殖方式在分类、遗传进化、胚胎发育、形态发生、生理化和育种等方面的研究仍然存在着一些尚未解决的世纪性难题。对禾本科植物中的无融合生殖现象进行更深入细致的研究将有助于利用这种特殊的生殖方式来造福人类, 由此将掀起另一次伟大的绿色革命。

1 禾本科植物中的无融合生殖种质资源

已知禾本科 (Poaceae) 是被子植物中最大科之一, 其中包括 700 属, 10 000 种植物。我国约有 230 属, 1500 种, 其中有 15 个属 54 个种为我国特有属种^[7]。据 Caeman (1995) 统计, 在被子植物的 29 目 35 科 406 个物种中发现了无融合生殖现象, 其中禾本科植物中有 36 属 146 个物种具有无孢子生殖或二倍体孢子生殖特性^[8]。经过更深入地研究统计后已经知道, 被子植物中还有另外 28 个物种中存在着无融合生殖现象, 其中禾本科中还有 6 个属 20 个物种表现出无融合生殖特性^[9-11]。因此, 在被子植物中人类已经发现了 434 个物种具有无融合生殖特性, 仅在禾本科中已经鉴定出 42 个属 166 个物种具有无孢子生殖或二倍体孢子生殖特性 (见表 1)。在这 166 个物种中, 有 32 个属的 102 个物种具有无孢子生殖特性, 有 7 个属的 22 个物种具有二倍体孢子生殖特性, 另有 3 个属 42 个物种或表现无孢子生殖特性或表现二倍体孢子生殖特性。除此之外, 披针草属的 1 个物种 (*Elymus rectisetus*) 在表现二倍体孢子生殖特性

收稿日: 1997-11-18, 修回日: 1998-04-10。作者: 男, 1958 年 5 月出生, 副教授 (博士后), 现在福建农业大学博士后流动站从事植物生殖生物学研究工作。

* 湖南省自然科学基金资助项目 (19952526)。

表1 在禾本科中无融合生殖属的类型

Table 1 Types of genera of apomixis plants in Poaceae

属名 Genera	物种数目 No. of species	无融合生殖种类 Type of apomixis	属名 Genera	物种数目 No. of species	无融合生殖种类 Type of apomixis
白羊草属 <i>Bothriochloa</i>	7	AS	甘蔗属 <i>Saccharum</i>	1	DS
臂形草属 <i>Brachiaria</i>	12	AS	裂稃草属 <i>Schizachyrium</i>	1	AS
拂子茅属 <i>Calamagrostis</i>	9	DS	狗尾草属 <i>Setaria</i>	3	AS
细柄草属 <i>Capillipedium</i>	3	AS	高粱属 <i>Sorghum</i>	1	AS, DS
蒺藜草属 <i>Cenchrus</i>	3	AS	菅草属 <i>Themeda</i>	6	AS
虎尾草属 <i>Chloris</i>	4	AS	毛稃草属 <i>Tricholaena</i>	1	AS
蒺藜草属 <i>Cortaderia</i>	2	AS	摩擦禾属 <i>Tripsacum</i>	7	DS
双花草属 <i>Dichanthium</i>	4	AS	尾稃草属 <i>Urochloa</i>	4	AS
稗属 <i>Echinochloa</i>	1	AS	糖密草属 <i>Melinis</i>	1	AS
披碱草属 <i>Elymus</i>	1	DS	孔颖草属 <i>Bothriochloa</i>	1	AS
画眉草属 <i>Eragrostis</i>	1	DS	早熟禾属 <i>Poa</i>	19	AS, DS
旱茅属 <i>Eremopogon</i>	1	AS	马唐属 <i>Digitaria</i>	1	AS
野黍属 <i>Eriochloa</i>	1	AS	垂草属 <i>Bouteloua</i>	1	AS
真地草属 <i>Eustachys</i>	1	AS	冰草属 <i>Agropyron</i>	1	AS
黄茅属 <i>Heteropogon</i>	1	AS	李氏禾属 <i>Leersia</i>	15	AS
茅香属 <i>Hierochloa</i>	2	AS	<i>Tribolium</i>	2	DS
荻茅属 <i>Hyparrhenia</i>	1	AS	<i>Antheophora</i>	1	AS
干留草属 <i>Nardus</i>	1	DS	<i>Fingerhuthia</i>	1	AS
黍属 <i>Panicum</i>	4	AS	<i>Harpochoa</i>	1	AS
雀稗属 <i>Paspalum</i>	22	AS, DS	<i>Lamprothyrus</i>	1	AS
狼尾草属 <i>Pennisetum</i>	15	AS	<i>Rendlia</i>	1	AS

Note: AS=Apospory; DS=Diplospory.

的同时有明显的多胚现象。

禾本科中具有无融合生殖特性的166个物种有如下三个特点值得注意:其一是大部分种是多倍体物种,除了茅香属中的2个种,即澳大利亚茅香(*Hierochloa australis*)和茅香(*Hierochloa odorata*)是二倍体种之外,其余164个种都是同源多倍体或异源多倍体。其二是所有多胚体物种都表现出配子体无融合生殖特性,其中包括二倍体孢子生殖和无孢子生殖,尚未发现不定胚生殖或孢子体无融合生殖现象。其三是生殖特性因物种不同而异。在黍亚科中大多数物种表现为无孢子生殖,形成4核胚囊,在胚珠中常有多胚囊现象,在种子形成时借助于假受精作用形成初生胚乳核和胚乳。在早熟禾亚种中,大部分物种表现为多倍体孢子生殖,形成8核胚囊,借助于假受精作用形成胚乳,少数物种通过自发方式形成胚乳。在画眉草亚科中物种都表现为无孢子生殖特性,形成4核胚囊,在胚珠中存在着多胚囊现象,借助于假受精作用形成胚乳。在芦竹亚科中物种均表现无孢子生殖特性,形成3~8核胚囊,大多数为6核胚囊,在胚珠中存在着多胚囊,通过自发方式形成胚乳。

2 禾本科植物无融合生殖性状的表达特点

无融合生殖体包括专性(obligate)和兼性(facultative)2种类型。对专性无融合生殖体而言,其幼胚完全由特定的原始细胞自发形成,不需要经过受精过程,因而其子代在遗传上具有稳定性,在其后代群体中不会出现分离现象。在狼尾草属、臂形草属、早熟禾属、黍属和雀稗属等属中包含有专性无融合生殖种。对于兼性无融合生殖体而言,其胚囊分别来自有性生殖和无融合生殖,即在某些胚珠中具有减数胚囊,而在另一些胚珠中具有无融合生殖胚囊,因而兼性无融合生殖种的子代群体在遗传上会出现明显的

差异,其中一部分是纯合的母本型,而另一部分是有性杂合体或纯合体。摩擦禾属、高粱属、孔颖草属、稗属和冰草属等属中包含有兼性无融合生殖种。现在已经知道,在专性无融合生殖与兼性无融合生殖之间并不存在明显的界限,在一定条件下,在专性无融合生殖体的后代群体中也可能会出现兼性无融合生殖体。

无融合生殖特性是稳定的遗传特性,它在遗传上受相应的主效基因控制。然而,关于控制该性状的主效基因数目因研究者依据不同的试验结果而持有不同的看法。Savidan(1982)根据大黍的杂交试验结果,提出其无融合生殖性状受1对显性基因A-控制,该基因独立于有性生殖基因而存在,控制着无融合生殖胚囊的起始细胞的发生、分裂、胚囊形成和孤雌生殖等一系列过程^[6,11,12]。Peacock(1992)提出1对基因连锁反应论,认为在无融合生殖性状形成的过程中涉及到一系列基因的作用效应,但是其中存在着1个显性基因Eis,它起着关键性作用,即一旦Eis基因启动,将促进一系列基因启动,由此带动一系列的连锁反应,最终导致产生无融合生殖后代^[13]。Taliaferro等(1996)根据对狼尾草等植物的研究结果,认为无融合生殖性状受1个显性基因A-和其上位性基因B控制。当A基因存在时,有性生殖受到抑制,诱导无融合生殖发生;但是,当A基因和B基因同时存在时,B基因控制A基因的效应,结果表现出有性生殖^[14]。除此之外,根据在橡胶菊、金丝毛茛和甜菜等植物中所获得的研究结果,有些学者提出了多基因论来解释无融合生殖特性的遗传基础^[15]。

关于无融合生殖的胚胎学机制,现在的观点比较一致。禾本科植物的无融合生殖是指发生在其胚珠内、不需要经过受精过程而产生种子(即无融合结籽)的生殖方式。它的两种基本形式是单倍体无融合生殖和多倍体无融合生殖。后者在生物杂种优势利用上具有潜在的应用价值,即固定杂种优势和简化杂交种子的生产程序。从目前的种质资源来看,在禾本科植物中具有实用价值的无融合生殖有两类,即二倍体孢子生殖(Dilospory)和无孢子生殖(Apospory)。二倍体孢子生殖起始于大孢子母细胞。由于无融合生殖基因的效应,大孢子母细胞不能通过正常的减数分裂来形成减数胚囊,而只能通过大孢子母细胞的体积增大和有丝分裂后直接形成未减数的4~8核胚囊。随后,胚囊内的未减数的卵细胞进一步发育成幼胚,而其胚乳来自假受精或自发形成。无孢子生殖起始于特化的珠心细胞(也称之为无孢子生殖胚囊原始细胞),这种特化的珠心细胞具有比较大的细胞核和浓厚的细胞质。经过有丝分裂后由特化的珠心细胞可以直接形成未减数的无孢子生殖胚囊,再由其中的未减数卵细胞进一步发育成幼胚,同时,通过假受精作用或自发方式形成胚乳。大量的研究表明,在有些无孢子生殖物种中无孢子生殖胚囊与有性生殖胚囊可以共存于同一胚珠中,而在另一些无孢子生殖物种中则有性胚囊会退化消失,只保留无孢子生殖胚囊继续发育。

在农作物中目前尚未发现具有实用价值的无融合生殖种质。通过有性杂交方式将异源植物中的无融合生殖基因转入到栽培作物中的研究,已经引起了部分育种家的兴趣。如下四个方面的试验^[2,3,5,6,12]值得注意。

(1) 向珍珠粟导入狼尾草的无融合生殖基因:珍珠粟(*Pennisetum glaucum*)是一种粮饲兼用植物,为有性生殖四倍体物种($2n=4x=28$)。试验中所采用的狼尾草(*Pennisetum squamulatum*)是原产东非的专性无融合生殖(无孢子生殖)六倍体物种($2n=6x=54$)。以珍珠粟为母本接受狼尾草的花粉粒后获得了种间杂种 F_1 ($2n=41$),其无融合生殖频率相当高,并且其花粉粒高度可育。随后,以珍珠粟为母本,以杂种 F_1 植株为轮回亲本连续进行3次回交,在回交群体中获得了具有专性无融合生殖特性的珍珠粟,其染色体组成为 $2n=29$,其中有28条染色体来自珍珠粟,1条染色体来自狼尾草。

(2) 向玉米导入摩擦禾的无融合生殖基因:在试验中以四倍体玉米($2n=4x=40$)为母本,以兼性无融合生殖(二倍体孢子生殖)摩擦禾(*Tripsacum dactyloides*)四倍体物种($2n=4x=72$)为父本进行杂交,由此获得雌性不育但雌性可育的杂种 F_1 ,其体细胞染色体组成为 $2n=56$,其中有20条染色体来自玉米,36条染色体来自摩擦禾。随后,利用二倍体玉米($2n=2x=20$)给杂种 F_1 植株授粉,结果,有的植株通过无融合生殖方式形成了染色体数为 $2n=56$ 的新个体;有的通过受精作用形成了染色体数为 $2n=$

38的新个体,还有的通过减数的卵细胞单性发育后形成了染色体数为 $2n=28$ 的新个体。

(3) 普通小麦与披碱草的杂交试验:原产于澳大利亚和新西兰的披碱草属植物(*Elymus rectisetus*)是六倍体($2n=6x=42$)物种,具有专性无融合生殖(多倍体孢子生殖)特性。通过普通小麦与披碱草杂交后已经获得了少量杂种F₁植株,其体细胞染色体组成为 $2n=42$,表现出专性无融合生殖特性。

(4) 水稻与狼尾草的杂交试验:我国学者曾对水稻和狼尾草的有性杂交种进行过细胞遗传学研究(吴素萱和蔡起贵,1963)。随后,对在杂交过程中胚胎发生也进行过详细研究(王敬驹和孙敬三,1981)。近年来又以具有专性无融合生殖特性的狼尾草为杂交父本与水稻杂交,结果证明由此可以获得少量有性杂种胚^[2]。然而,目前尚未在水稻中获得可以直接用于固定杂种优势的无融合生殖种质。近年来,笔者利用一种特殊的药剂处理多倍体水稻的柱头后再授以狼尾草的花粉,其杂交结实率达到1%以上,获得了一大批有性杂种,该项研究正在进行之中。

3 在农作物中创造无融合生殖种质的基本策略

目前各国已将选育具有无融合生殖特性的农作物品种作为又一次绿色革命的突破口而受到高度重视,正加紧在高粱、玉米、小麦、珍珠粟和水稻等农作物中开展无融合生殖研究。当前的首要任务就是要在这些作物中创造出具有实用价值的种质资源,这是一项意义重大而值得探索的科研难题。与有性生殖相比,无融合生殖具有四大特性:其一是在遗传组成上基因型的杂合性和多倍性。其二是在表现型上的可变性,专性无融合生殖的表现型一致,而兼性无融合生殖的表现型或倾向母本,或性状发生分离。其三是杂交的单向性或选择性,专性无融合生殖植物不能接受外来花粉受精,而在杂交时只能用作杂交父本传递其遗传物质;在兼性无融合生殖植株的花序中某些花能进行无融合生殖而不接受外来花粉,另外一些花可以通过有性杂交产生种子。其四是在育种上杂交后代的分离表现出不规则性,因而对其进行选育的难度比较大,偶然性比较明显。根据无融合生殖的这些特性,在农作物中创造无融合生殖种质则不是轻而易举的事,其难度相当大。目前主要从如下3个方面开展工作。

(1) 在多倍体水平寻找和创造无融合生殖种质:植物多倍性是高等植物细胞内染色体进化的一种显著特征。当植物由二倍体被诱导为同源多倍体之后,在生殖特性上的最显著变化就是其结实率下降,这是其有性生殖能力变弱的重要标志,这为某些潜在的无融合生殖基因的表达创造了有利的内部环境。因为当植物的有性生殖能力很强时,其无融合生殖基因的表达可能会受到严格的限制,而当其有性生殖能力变弱时则其无融合生殖基因的表达可能会更容易。我国自从1979年开始在二倍体水稻中寻找无融合生殖种质,但目前的进展并不令人乐观^[16-17]。对鸭茅状摩捺禾(*Tripsacum dactyloides*)的研究结果表明,其二倍体种进行有性生殖,伴随着有规律的减数分裂,而其四倍体种则进行二倍性孢子生殖和假配生殖,表现出兼性无融合生殖特性^[18]。在大黍(*Panicum maximum*)中,不存在无融合生殖二倍体;在四倍性水平的植物表现为兼性无融合生殖;在比四倍性高的倍性水平上只有无融合生殖体^[19]。由此可见,植物体倍性水平的改变伴随着其生殖方式的改变,即植物在二倍性水平进行有性生殖的能力比较强,而在多倍性水平则其有性生殖能力会明显变弱,进而有可能会表现出无融合生殖特性。

根据我们近年来对同源三倍体和同源四倍体水稻所作的胚胎学研究结果,与相应的二倍体水稻相比,它们的生殖特性发生了明显的变化,有性生殖能力明显降低,受精前的胚囊结构畸形,卵细胞、助细胞、中央细胞和反足细胞的位置不规则;中央细胞内的极核有可能自发分裂为3~4个;反足细胞通过分裂后有可能形成拟胚状结构;花粉管在花柱中的伸入速度明显变慢;双受精频率下降而单受精频率增加,在其自然群体中很容易发现胚自发和助细胞无配子生殖现象。笔者认为,正常二倍体水稻的有性生殖能力很强,这是经过长期自然选择和人工选择的结果,要在二倍体水稻中找出具有实用价值的无融合生殖种质则难度比较大,成功的可能性比较小。同源多倍体水稻则由于染色体组的倍增而导致一系列形态变异、生理生化代谢上的变异和生殖方式上的变异等等,其中在生殖方式上的变异特征就是其有性生殖能力变弱和自交结实率明显下降,这种有利的内部环境有助于促进某些潜在无融合生殖基因的表达。

达。因此,在二倍体植物中可能很难筛选到具有育种价值的无融合生殖种质,而在多倍体中可能会更容易寻找到具有实用价值的无融合生殖基因。

(2) 通过杂交法选育无融合生殖种质:在自然界,在多倍体水平的种间杂种和进行过异花串粉的复合物种中容易寻找到无融合生殖种质^[20]。因而,通过有性杂交方式利用农作物栽培稻与野生种进行远缘杂交,由此创造出各种各样遗传基础复杂的分离群体,在这样的群体中进行选育则有可能寻找到无融合生殖种质。在稻属中包括 24 个种,其中有 2 个栽培种和 22 个野生种,通过不同物种间相互杂交后,在其后代群体中进行无融合生殖基因的筛选,可能是今后水稻无融合生殖育种的一个重要方面。另外,李氏禾属(*Leersia*)与稻属的亲缘关系比较近。现已在李氏禾属的 15 个多倍体物种中发现了无融合生殖种质^[20]。通过稻属与李氏禾属不同物种间相互杂交也有可能从其后代中筛选到无融合生殖材料。

(3) 通过生物技术转移无融合生殖基因:目前我国植物分子育种技术不断完善,通过适当方法将供体总 DNA 导入受体的技术已达到实用水平。通过茎注射法将大黍总 DNA 导入香₂₆、明恢₆₃和桂₉₉等水稻品系中之后,在 D₁ 代群体中就获得了生殖性状发生明显突变的单株^[21]。

配子-体细胞杂交研究是植物性细胞操作研究的重要内容之一,近年来取得了明显的突破。据统计^[22],已在 4 科(茄科、十字花科、芸香科和禾本科)8 种植物中利用性细胞进行了 18 个不同组合的配子-体细胞杂交实验,几乎涉及到所有广义的性细胞与体细胞的种间或种内的融合。以玉米卵细胞与玉米体细胞融合后已经获得了三倍体细胞团(Kranz, 1995)。

随着原生质体融合技术的不断改进,异源物种间原生质体融合的研究也有了新的苗头。利用梗稻广亲和品系 02428 与具有高度无融合生殖特性的大黍品系 OK₄₅ 为材料,经过不对称体细胞杂交后已经成功地获得了再生植株并移栽成活。再生植株在花器官形态、结构和生殖特性上发生了明显的变异,出现了多花药(在 1 朵颖花内具有 7~13 枚花药)、多胚珠(在 1 个子房内具有 2~3 个胚珠)和多胚囊(在 1 个胚珠内存在着 2 个以上类似胚囊的结构)等特异现象^[23]。这项研究的开展为我国水稻无融合生殖的研究找到了突破口,值得进一步探索。

4 亟待研究的问题

4.1 关于无融合生殖特性发育的分子机制

已知绝大多数禾本科植物的无融合生殖种中小孢子母细胞以减数分裂方式产生单倍体雄配子,而大孢子母细胞则以有丝分裂或重组核方式产生多倍体孢子,进而发育成未减数的雌配子^[24~26]。值得注意的是,同一植物的大小孢子母细胞具有同样的基因型,为什么它们具有各自不同的分裂行为和发育方式?其机理是什么?除此之外,在无融合生殖植物的同一珠心内可以同时存在有性生殖的大孢子母细胞、二倍体孢子生殖的大孢子母细胞(或无孢子生殖的起始细胞)和普通的珠心细胞。怎样理解在同一基因型的组织中不同细胞之间有明显的分化?采用什么技术才能研究在珠心组织中少数几个细胞的本质差异呢?为了回答这些基础性问题,必须要研究在大小孢子发育过程中转录基因的数量和丰度,各种细胞器的行为特征等问题;利用细胞化学和免疫化学技术来探测那些与发育信号传递有关的重要物质的积累和分布,由此有可能揭示不同生殖方式与位置感应(或特异蛋白质表达模式)的相关性。

4.2 关于胚和胚乳的形成机制及其相互关系

具有无融合生殖特性的禾本科植物,其胚和胚乳可以通过自发形成和诱发形成这两种方式产生。关于胚和胚乳的自发形成对幼胚的进一步发育是否有明显影响目前尚不清楚^[27~30]。

从禾本科植物的有性生殖方式来看,胚与胚乳的染色体倍性比例对胚胎发育有很大影响。对于正常的二倍体而言,胚与胚乳的合适比例为 2:3,这一比例对于幼胚的正常发育非常重要。一旦打破这种比例关系将会导致幼胚败育或发育不良。对于无融合生殖植物而言,根据胚乳自发形成或受精形成的不同方式,参与启动或受精的极核数目不同,胚与胚乳的染色体倍性比例可能是 2:2、2:3、2:4 和 2:5 等不同形式。什么样的比例形式对于无融合生殖植物比较适合是值得进一步研究的重要问题。

4.3 无融合生殖基因的定位、分离和克隆

近年来对无融合生殖植物的遗传学分析结果已经初步确定,禾本科植物的无融合生殖遵循着简单的遗传模式^[16,9,10],这为无融合生殖基因的定位、分离和克隆奠定了基础。利用基因定位克隆技术分离狼尾草、摩擦禾和臂形草的无融合生殖基因的工作正在开展;利用转座子示踪技术在山柳菊和拟南芥植物中克隆无融合生殖基因的研究已经有了新的苗头;利用双向电泳和 Western blot 分析技术来寻找无融合生殖胚囊以及在胚胎中的特异性表达蛋白的研究也获得了预期的结果。可以预言,分子生物学的深入研究将会开创禾本科植物无融合生殖的研究和育种的新局面。

参 考 文 献

- 袁隆平. 杂交水稻的育种战略设想. 杂交水稻, 1987, 4(1): 1~3
- 孙敬三, 刘永胜, 辛化伟. 被子植物的无融合生殖. 植物学通报, 1996, 13(1): 1~8
- 黄群策. 植物无融合生殖的研究进展. 湘潭师范学院学报, 1997, 18(3): 60~64
- 黄群策. 通过同源三倍体固定水稻杂种优势的新设想. 湘潭师范学院学报, 1995, 16(6): 61~63
- 黄群策. 中国水稻无融合生殖育种的进展. 科技导报, 1994, 10(6): 35~37
- Asker S E, Jerling L. Apomixis in Plant. London: CRC Press, 1992. 100~190
- 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1996. 233~234
- Carman J. Gametophytic angiosperm apomixis and the occurrence of polyspermy and polyembryony among their relatives. *Apomixis Newsletter*, 1995, 7(8): 39~53
- Anna M K, Ross A R, Abdul M C. Apomixis: molecular strategies for the generation of genetically identical seeds without fertilization. *Plant Physiol*, 1995, 108(1): 1345~1352
- Mol A, Betka M. Induction of autonomus endosperm in *Lupinus luteus*, *Helleborus niger* and *Melandrium album* by *in vitro* culture of unpollinated ovaries. *Sex Plant Reprod*, 1995, 8(4): 273~277
- Savidan Y. Nature et heredité de l'apomixis chez *Panicum maximum*. *Travaux et Document ORSTOM*, 1982, 1(153): 1~159
- Asker S. Apomixis in plant. *Hereditas*, 1979, 91(2): 231~240
- Peacock W J. Genetic engineering and mutagenesis for apomixis in rice. *Apomixis Newsletter*, 1992, 4(4): 3~7
- Taliaferro C M, Bashaw E C. Inheritance and control of obligate apomixis in breeding buffelgrass. *Crop Sci*, 1996, 30(6): 473~476
- Jassem M. Apomixis in the genus *Beta*. Apomixis and development. *Apomixis Newsletter*, 1990, 2(2): 7~23
- 黄群策, 孙敬三. 被子植物多胚苗的研究进展. 植物学通报, 1998, 15(2): 1~7
- 黄群策. 在异倍性水平多胚苗水稻的特征特性研究. [中国科学院植物研究所博士学位论文]. 北京: 中国科学院植物研究所, 1998. 3
- Nogler G A. Genetics of apomictic reproduction. *Gior Bot Ital*, 1986, 120(2): 49~52
- Wet J, Harlan I. The origin of *Tripsacoid* maize. *Evolution*, 1978, 32(8): 233~236
- Gerard S. Screening for apomictic mutants in rice in a tetraploid hybrid A proposal. *Apomixis Newsletter*, 1992, 4(6): 22~24
- 赵炳然. 对我国水稻无融合生殖研究的思考. 作物研究, 1995, 9(3): 1~6
- 李昌功. 被子植物配子-体细胞杂交研究的进展与展望. 武汉植物学研究, 1997, 15(3): 269~273
- 辛化伟, 孙敬三, 颜秋生等. 水稻与大黍不对称体细胞杂交再生植株. 植物学报, 1997, 39: 717~724
- Bell P R. Apomixis and apogamy: implications for understanding the plant life cycle. *J Plant Sci*, 1992, 153(3): 8123~8136
- Bashaw E C, Hussey M A. Apomixis in *Cenchrus*. Proceeding of apomixis workshop. *USDA-ARS*, 1992(104): 1~4
- Bicknell R A. Isolation of a diploid, apomictic plant of *Hieracium aurantiacum*. *Sex Plant Reprod*, 1997, 10(3): 168~172
- Kojima A Y, Nagato. Discovery of highly apomictic and highly amphimictic dihaploids in *Allium tuberosum*. *Sex Plant Reprod*, 1997, 10(2): 8~12
- Kato A. Induced single fertilization in maize. *Sex Plant Reprod*, 1997, 10(2): 96~100
- Bergstrom G. Influence of temperature, light and resting stage on morphology, meiosis, pollen formation and seed fertility in apomictic *Hieracium robustum*. *Hereditas*, 1996, 62(4): 429~433
- Savidan Y. APONET program-apomixis and development. *Apomixis Newsletter*, 1991, 3(3): 39~42