

被子植物早期近交衰退与晚期自交不亲和

郝祎祺* 赵鑫峰

(北京师范大学生命科学学院, 北京 100875)

摘要: 被子植物自交后结籽率的降低通常由早期近交衰退(early-acting inbreeding depression)与晚期自交不亲和(self-incompatibility)导致。早期近交衰退是严格的合子后的作用机制, 通常由多位点隐性有害基因的纯合导致, 并在合子发育成成熟种子的过程中发生。发生在柱头表面或花柱中的自交不亲和是合子前的作用机制, 而发生在子房内的晚期自交不亲和(late-acting ovarian self-incompatibility)可在合子前或合子后发生作用, 与早期近交衰退很难区分。在合子前的子房内自交不亲和机制下, 尽管花粉管能生长到子房甚至穿透胚珠, 但通常不能形成合子。合子后的子房内自交不亲和能形成合子, 但由于自交不亲和通常由单位点控制, 合子败育集中发生在受精作用后的很短时间内。基于早期近交衰退和子房内自交不亲和的这种差异, 已有研究提出了8种区分方法。通过解剖学方法观察授粉后生物学过程, 比较自交和异交先后授粉和自交授粉处理的结籽率, 以及通过一元线性回归模型考察自交和异交处理下成熟种子和败育种子数之和是否保持恒定, 可以区分是合子前还是合子后过程导致的自交后种子产量降低。通过全同胞间杂交实验判断败育的遗传基础是单基因控制还是多位点有害隐性等位基因的纯和, 可以区分合子后自交不亲和机制与早期近交衰退; 或者通过这两种不同遗传基础导致的种子大小等表型性状的差异来区分。

关键词: 早期近交衰退, 晚期自交不亲和, 合子前, 合子后, 遗传负荷

Distinguishing early-acting inbreeding depression from late-acting ovarian self-incompatibility

Yiqi Hao*, Xinfeng Zhao

College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875

Abstract: Reduced seed yields after self-pollination are generally thought to be induced by early-acting inbreeding depression and self-incompatibility. Early-acting inbreeding depression occurs strictly post-zygotically, and leads to the abortion of progeny that are homozygous for deleterious recessive alleles at an early stage of seed maturation. Late-acting ovarian self-incompatibility, on the other hand, may be either pre- or post-zygotic, and usually only one locus is responsible for the rejection. In the pre-zygotic late-acting self-incompatibility, the selfed pollen tube may grow to the ovary or penetrate the ovule, but cannot fertilize the ovule. Post-zygotic self-incompatibility, referred to as an abortion, occurs shortly after fertilization, and is a result of the interaction between the maternal plant and the zygotes. Based on differences between these two phenomena, eight methods have been proposed to distinguish between them. Three of them are used to identify the timing of the abortion, pre- or post-zygotic, including anatomical observation, comparison between the seed set following self-pollination and chase-pollination, and using linear regression models to test whether the sum of mature and aborted seeds remains constant. The key to distinguishing post-zygotic self-incompatibility from early-acting inbreeding depression is to judge whether the reduction in seed yield after self-pollination is controlled by a single locus or the expression of deleterious alleles involving multiple loci, or to focus on the phenotypes associated with these two genetic basis.

Key words: early-acting inbreeding depression, late-acting self-incompatibility, pre-zygotic, post-zygotic, genetic load

近交衰退(inbreeding depression)在植物界中广泛存在, 自达尔文以来, 一直受到遗传学家和进化生物学家的关注(Darwin, 1876; Wright, 1977; Thornhill, 1993; Charlesworth & Charlesworth, 1999)。孟德尔遗传学的发展揭示了导致近交衰退的原因是高水平的遗传纯合(Charlesworth & Charlesworth, 1987)。由于近交衰退的广泛存在, 植物进化出了多种多样的方式来避免自交(Darwin, 1876; Lloyd, 1979; Lande & Schemske, 1985; Charlesworth & Charlesworth, 1987; Barrett, 2002a)。自交不亲和(self-incompatibility)是一种十分重要的阻止自交、促进异交的机制, 其早期进化或许是促进被子植物在白垩纪快速分化的重要因子(Whitehouse, 1950)。自交不亲和系统在被子植物中分布广泛, 且极其多样化(Allen & Hiscock, 2008)。经典的自交不亲和指“被子植物接受自交花粉后却不能产生合子”(de Nettancourt, 1997), 但随着多样化的子房内自交不育机制的发现, 自交不亲和的概念正不断扩展。

1 早期近交衰退与晚期自交不亲和的概念

近交衰退是指自交后代(或亲缘关系较近的个体杂交产生的后代)相对于异交后代的适合度降低。近交衰退的遗传学基础为高水平的遗传纯合。显性假说(dominance hypothesis)认为近交衰退是纯合的隐性有害基因表达的结果; 超显性假说(over dominance hypothesis)认为某些位点杂合子超显性表达具有杂合优势, 而自交后代纯合度较高导致与异交后代相比的适合度降低, 因而产生近交衰退(Crow, 1952)。近交衰退可以发生在植物生活史的各个时期(Husband & Schemske, 1995), 在受精作用形成的合子发育成成熟种子的过程中发生的败育被称作早期作用的近交衰退(early-acting inbreeding depression)。种子发育过程中有大量基因的表达, 通常认为早期近交衰退主要由隐性有害基因的纯合导致(Charlesworth & Charlesworth, 1987; Husband & Schemske, 1996; Charlesworth & Charlesworth, 1999), 所以早期近交衰退的作用可能会十分强烈(Stevens & Bougourd, 1988; Husband & Schemske, 1995; Kennington & James, 1997)。

与近交衰退发生的被动败育不同, 自交不亲和是一种主动识别和拒绝自交花粉的机制。大多数的自交不亲和发生在柱头或花柱中, 自交花粉在柱头

上不能萌发或花粉管在花柱中的生长被阻断(Matton *et al.*, 1994; Franklin *et al.*, 1995)。但在某些物种中, 自交花粉管能生长至子房甚至穿透胚珠, 最终却不能形成种子, 被称为子房内的晚期自交不亲和(late-acting ovarian self-incompatibility)(Seavey & Bawa, 1986; Gibbs & Bianchi, 1999; Sage & Sampson, 2003; Allen & Hiscock, 2008)。

晚期自交不亲和在被子植物中分布十分广泛, 有可能存在于最早的被子植物中, 被认为是自交不亲和系统的原始状态(Allen & Hiscock, 2008)。晚期作用的自交不亲和既可以是合子前(pre-zygotic)也可以是合子后(post-zygotic)的作用机制。在合子前的晚期自交不亲和机制中, 自交花粉管能生长至子房或穿透胚珠, 但不发生受精作用。如可可树(*Theobroma cacao*)自交花粉的花粉管能生长进入胚珠, 但雄配子未能与卵结合(Knight & Rogers, 1955); 树胶状相思树(*Acacia retinodes*)自交花粉的花粉管被珠心组织阻断而不能形成合子(Kenrick *et al.*, 1986)。合子后的晚期自交不亲和是指自交花粉的精细胞能与卵细胞结合形成合子, 但在受精作用发生后的很短时间内, 母本基因型与合子基因型相互作用发生主动的败育。由于典型的自交不亲和系统都是合子前作用的, 有些学者就用自交不育(self-sterility)的概念来描述这种受精作用发生后败育的现象(Allen & Hiscock, 2008; Valtuena *et al.*, 2010)。本文仍使用合子后自交不亲和的概念。

在鲨鱼掌属(*Gasteria*)和杜鹃花属(*Rhododendron*)植物中观察到自交花粉授粉后胚乳开始分裂, 能形成合子, 但合子不能分裂, 随后胚和胚乳败育(Sears, 1937; Williams *et al.*, 1986)。Lipow和Wyatt (2000)设计杂交实验证明了萝藦科马利筋属植物*Asclepias exaltata*的合子后败育为单基因控制, 与典型的自交不亲和有相同的遗传基础, 排除了早期近交衰退的可能。虽然有少量研究发现合子后自交不亲和由少数几个位点控制, 如可可树由3个不连锁的位点控制(Cope, 1958), 但当前文献普遍采用的观点仍然是单位点控制合子后自交不亲和系统。

2 区分早期近交衰退与晚期自交不亲和机制的难点

早期近交衰退与自交不亲和是被子植物自交后结籽率降低的主要原因, 区分并深入研究两种机

制是植物繁殖生态学的重点和难点。柱头和花柱水平的自交不亲和容易判断,但区分早期近交衰退与子房内晚期自交不亲和这两种机制的难度很大,在某些情况下甚至几乎无法区分(Seavey & Bawa, 1986)。主要的难点有:(1)晚期自交不亲和存在合子后的作用机制;而早期近交衰退有可能在种子发育极早期发生,表现很像主动作用的合子后自交不亲和(Seavey & Bawa, 1986)。(2)在很多柱头或花柱水平的自交不亲和系统中,自交结籽率会随花期或环境温度的变化而变化,表现出一定的变异性(Seavey & Bawa, 1986; Good-Avila *et al.*, 2008);而在某些物种中,S位点修饰基因的突变也会改变自交不亲和和表达的程度(Levin, 1996)。(3)近交衰退程度随遗传负荷的高低和环境胁迫程度发生变化,某些情况下近交衰退非常严重,表现类似于自交不亲和,如蓼科植物*Dedeckera eurekensis*的高水平遗传负荷导致结籽率接近于0(Wiens *et al.*, 1989)。(4)在某些情况下,两种作用可能同时存在,如在豆科金雀儿属植物*Cytisus multiflorus*中,合子前晚期自交不亲和与早期近交衰退都存在(Valtuna *et al.*, 2010)。

3 早期近交衰退与晚期自交不亲和的判断方法

早期近交衰退与晚期自交不亲和的主要区别在于:(1)早期近交衰退是严格的合子后机制,发生在整个种子发育过程中;而晚期自交不亲和可以是

合子前也可以是合子后的作用机制,合子后晚期自交不亲和集中发生在受精作用后极短的一段时间内。(2)两种机制的遗传基础不同,近交衰退的原因是遗传负荷,由很多位点隐性有害基因的纯合导致;而合子后晚期自交不亲和多由单位点控制,在S位点上与母本有相同等位基因的花粉将被识别和拒绝。区分这两种生物学现象的实验方法也是围绕这两点而设计的。在以下介绍的方法中,前3种方法旨在判断是合子前还是合子后的作用机制,而后五种方法的目的是检验败育机制的遗传基础是遗传负荷还是单位点控制。从实验方法上看,包括解剖学观察法、组织培养法,以及设计人工授粉实验的各种方法,需要统计种子大小、结实率、结籽率和结种数等参数,并进行统计分析(表1)。

3.1 解剖学观察

对实验材料进行固定、切片和染色,然后进行显微观察,不仅可直接从细胞水平观察授粉后的生物学过程,确定败育发生时间,还可研究早期近交衰退以及晚期自交不亲和作用的解剖学特征,如花粉管与母本组织结构和功能上的相互作用,自交和异交处理后胚珠和种子发育上的差异(Sage *et al.*, 1999; Sage & Sampson, 2003; Valtuna *et al.*, 2010)。

Sage等(1999)提出了组织切片显微观察时需重点关注的问题: (1)自交花粉管和异交花粉管在花柱中的生长特性有无差异; (2)自交花粉管能否使

表1 区分早期近交衰退和晚期自交不亲和的主要实验方法

Table 1 The major methods used to distinguish late-acting ovarian self-incompatibility from early-acting inbreeding depression

问题 Specific questions	两种机制 Two mechanisms	实验方法 Methods	主要参考文献 References
败育发生在合子前还是合子后 Pre-zygotic vs. post-zygotic process	早期近交衰退为严格的合子后机制,晚期自交不亲和可以发生在受精作用前或受精作用后 Early-acting inbreeding depression acts strictly post-zygotically, while self-incompatibility may be either pre- or post-zygotic.	解剖学观察 Anatomical observation 自交与异交先后授粉实验 Pollen chase experiment 线性回归模型 Linear regression model	Sage <i>et al.</i> , 1999; Valtuna <i>et al.</i> , 2010 Nuortila <i>et al.</i> , 2006 Nuortila <i>et al.</i> , 2006
败育的遗传基础是多位点隐性有害基因的纯合还是单位点控制 Multiple loci determined embryo abortion vs. single locus	早期近交衰退的遗传基础是多位点隐性有害基因的纯合,晚期自交不亲和多由单位点控制。 Early-acting inbreeding depression is out of many deleterious recessive alleles through the genome, while self-incompatibility is believed to be controlled by one locus.	全同胞间杂交实验 Diallel crosses between full-sibs 自交和异交种子产量的相关性 Correlation of seed yield between self- and cross-pollination 败育种子的大小 Size of aborted seeds 自交结籽率或成熟种子数的变异 Variation of self-fertility 组织培养法 Tissue culture method	Lipow & Wyatt, 2000 Hokanson & Hancock, 2000; Krebs & Hancock, 1991 Seavey & Bawa, 1986 Krebs & Hancock, 1991 Seavey & Bawa, 1986; Meinke & Sussex, 1979

胚珠受精,使胚珠受精的比例能否达到异交花粉管的程度;(3)自交授粉和异交授粉处理后胚珠或种子的发育有无不同,如果有,发生在什么时间?

在西班牙水仙(*Narcissus triandrus*)中,自交和异交授粉后花粉管的生长无显著差异,但自交授粉后大量胚珠在受精作用发生前停止了发育,其自交后结实率降低的原因可能是缺乏胚珠正常发育所必需的刺激(Sage *et al.*, 1999)。林仙科假林仙属植物 *Pseudowintera axillaris* 自交并不影响双受精作用,但授粉后15 d时异交处理胚囊的平均长度和中央宽度明显大于自交处理的,说明合子后的作用机制主要影响胚囊发育(Sage & Sampson, 2003)。豆科金雀儿属植物 *Cytisus striatus* 自交处理后花粉管到达子房的时间及双受精发生时间比异交处理后推迟,而在 *C. multiflorus* 和 *C. striatus* 中,胚乳细胞核数目与胚胎细胞数目的比率在自交与异交处理后差异显著(Valtuna *et al.*, 2010), 作者认为是强烈的近交衰退作用打乱了胚胎发育与胚乳发育的相互作用并导致败育。

Valtuna等(2010)提出胚珠穿透率和双受精率是判断合子前作用还是合子后作用的重要参数。胚珠被穿透的判断标准是观察到花粉管穿过珠孔。双受精发生的判断标准是:(1)助细胞退化染色加深,而在卵细胞与中央细胞间形成胞质环;(2)一个或多个胚乳细胞核;(3)合子或胚胎的形成(Valtuna *et al.*, 2010)。*Cytisus multiflorus* 自交后胚珠穿透率和双受精率与异交处理的相比明显降低,证明其存在部分合子前作用机制(Valtuna *et al.*, 2010)。

3.2 自交与异交先后授粉实验(pollen chase experiment)

对柱头处于可受态的花先授以自交花粉,1 d或2-3 d后再授以异交花粉,被称作是自交与异交先后授粉实验,用于确定先到达的自交花粉是否可以使胚珠受精(Krebs & Hancock, 1990),也是测定自交不亲和物种中自交代价常用的实验方法(Barrett, 2002b)。设计自交与异交先后授粉实验时,往往同时设计自交授粉、异交授粉以及自交和异交花粉混合同时授粉的处理,根据各种授粉处理后的结实率和结实率等参数的比较,推测先到达自交花粉是否使胚珠受精,以及自交花粉管与异交花粉管有无相互作用。

如果自交和异交先后授粉的结实率与自交授粉的相比没有明显的提高,却比异交授粉和混合同时授粉的低,则可能是先到达的自交花粉使胚珠受

精,但因其不发育为成熟种子,会降低结实率。如果自交和异交先后授粉的结实率与自交授粉相比明显提高,表明不是先到达子房的自交花粉,而是后到达的异交花粉使胚珠受精从而提高了结实率。此方法中重点比较的是自交和异交先后授粉与自交授粉处理的结实率,自交和异交先后授粉的结实率有可能比混合同时授粉处理的高、低或没有差异,这取决于自交花粉管与异交花粉管之间有没有相互作用,以及相互作用的强度。某些情况下,虽然自交花粉不会使胚珠受精,但会影响异交花粉管在柱头上萌发和在花柱中的生长(Ockendon & Currah, 1977; Shore & Barrett, 1984; Galen *et al.*, 1989)。

如上所述,比较各种处理的结实率或成熟种子数,即可判断自交后结实率降低的原因是合子前还是合子后的生物学过程。高大越桔(*Vaccinium corymbosum*)的自交与异交先后授粉处理与自交处理的成熟种子数无显著差异,可作为支持早期近交衰退机制的证据(Krebs & Hancock, 1990)。Nuortila等(2006)在对欧洲越桔(*V. myrtillus*)的早期近交衰退的研究中,比较了自交授粉、异交授粉、自交和异交先后授粉以及自交和异交花粉混合同时授粉处理的未受精胚珠数、成熟种子数和败育种子数,发现自交和异交先后授粉结实率与自交授粉处理无显著差异,但显著低于异交授粉和混合同时授粉的处理,说明合子后的生物学过程降低了自交结实率。

3.3 线性回归模型

Nuortila等(2006)提出了一个线性回归的数学模型,主要用于区分败育发生的时间在合子前还是合子后。该模型需要设计不同自交花粉比例的混合花粉同时授粉处理,如自交、异交、自交与异交先后授粉处理和混合花粉同时授粉等。将收获的种子分为成熟种子、败育种子和未受精的胚珠。如果是合子后作用机制,自交花粉会使胚珠受精,但在发育过程中败育,因而无论自交花粉所占比例多少,成熟种子与败育种子之和会保持不变。那么以成熟种子和败育种子数做线性回归,回归直线的斜率不偏离于-1。如果是合子前晚期自交不亲和的作用机制起作用,只要存在一定比例的自交花粉,都可能导致部分胚珠不受精,那么随着自交花粉所占比例的变化,成熟种子与败育种子数之和也会变化。以成熟种子数和败育种子数做回归分析时,回归直线的斜率就会显著地偏离于-1。通过检验回归直线的

斜率是否显著偏离-1,即可判断是否存在合子前自交不亲和或合子后作用机制(包括合子后自交不亲和与早期近交衰退)。使用该模型的前提是子房中的胚珠数量在个体之间保持稳定,如果变异较大,则应当用结籽率和败育率(分别为成熟种子数与败育种子数占成熟种子、败育种子和未受精胚珠数量之和的百分比)做线性回归。与自交和异交先后授粉实验相同,该线性回归模型的方法不能区分合子后的晚期自交不亲和与早期近交衰退。Nuortila等(2006)在对欧洲越桔的研究中,设计了自交授粉、异交授粉、自交和异交先后授粉与自交和异交花粉混合同时授粉4种处理,统计每种处理下成熟种子数和败育种子数的平均值,做一元线性回归,统计检验回归直线的斜率不偏离于-1,使用结籽率和败育率的平均值也得到了同样的结果。

3.4 全同胞间杂交实验(diallel crosses between full-sibs)

该方法的遗传学基础是等位基因的相互分离。Lipow和Wyatt(2000)通过全同胞间杂交实验证明了*Asclepias exaltata*的合子后自交不亲和为单基因控制。他们首先选择自交完全不育的个体进行杂交,选择出3对杂交可育的亲本,保证每对亲本间在S位点上没有相同的等位基因。假设一对亲本在S位点上的等位基因分别为 S_1S_2 和 S_3S_4 ,那么它们的子代个体有4种基因型,分别为 S_1S_3 、 S_1S_4 、 S_2S_3 和 S_2S_4 ,相同基因型个体间杂交完全不亲和,而不同基因型个体间杂交因S位点上有不同的等位基因而部分亲和。对每对亲本的所有子代进行自交和相互杂交,结果表明子一代个体可分为4个组,组内个体杂交不亲和,组间部分亲和或完全亲和,证明了该物种中合子后自交不亲和的单基因控制机制。而近交衰退的机制由多个基因控制,子代间杂交不会分离出相互不兼容的组。该方法从遗传学角度有力地排除了*Asclepias exaltata*中近交衰退的可能,并证明其受精作用发生后的自交败育是由单基因位点控制的,属于合子后的自交不亲和机制(Allen & Hancock, 2008)。

3.5 自交和异交种子产量的相关性

根据近交衰退模型,一个遗传负荷较高的个体,其自交和异交处理的结籽率或成熟种子数均会下降。自交和异交种子产量的相关性表明,是同样的因素在影响自交和异交后代,母本较高的遗传负荷

不仅影响自交的种子产量,也会降低异交的种子产量(Krebs & Hancock, 1991; Hokanson & Hancock, 2000)。而在自交不亲和系统中,花粉是否被拒绝,取决于接受花粉的植株与授粉植株在S位点上是否具有相同的等位基因(Krebs & Hancock, 1990; de Nettancourt, 1997; Glover, 2007; Valtuena *et al.*, 2010),因而预期自交和异交的结籽率或成熟种子数不会有正相关关系(Krebs & Hancock, 1990)。Krebs和Hancock(1991)通过人工授粉实验,发现高大越桔自交处理的成熟种子数与异交处理的成熟种子数呈正相关,而Hokanson和Hancock(2000)发现加拿大蓝莓(*V. myrtilloides*)和高大越桔自交处理结籽率和异交处理的结籽率均呈显著的正相关,并将自交和异交种子产量的相关性作为早期近交衰退的判断依据。

3.6 败育种子的大小

早期近交衰退是由多位点的有害隐性基因纯合导致的,不同种子中起作用的有害基因不同,并在种子发育的不同阶段起作用,所以早期近交衰退导致的败育应该发生在一个连续的时期(Seavey & Bawa, 1986; Wiens *et al.*, 1987; Lipow & Wyatt, 2000),败育种子的大小应该有较大的变异范围(Hokanson & Hancock, 2000; Nuortila *et al.*, 2006)。而合子后自交不亲和是由单基因或少数几个基因控制的主动败育,集中发生在受精后的很短时间内(Seavey & Bawa, 1986; Lipow & Wyatt, 2000),因而败育种子在大小上集中在一个较小的数值附近,且变异范围应该很小(Nuortila *et al.*, 2006)。对于合子前的晚期自交不亲和,自交授粉处理后子房内的胚珠不会受精,败育种子大小的变异范围也应该较小。Nuortila等(2006)在对欧洲越桔的研究中,发现败育种子大小呈连续分布且有较大的变异范围,并将之作为早期近交衰退机制的证据。但该方法只是作为经验上的判断,如何判断败育种子大小的变异范围是大还是小,目前还没有较好的分析方法。

3.7 自交结籽率或成熟种子数的变异

通常认为,自交不亲和会导致自交结籽率为0或接近于0;而早期近交衰退由多位点隐性致死基因的纯合引起,其自交结籽率会连续分布且有较大的变异范围,甚至有可能是从0到1(Seavey & Bawa, 1986; Krebs & Hancock, 1991; Sage & Sampson, 2003; Valtuena *et al.*, 2010)。Krebs和Hancock(1991)

发现28个高大越桔个体自交后成熟种子数呈连续分布并有较大变异, 认为这是早期近交衰退的结果。

对于这一判断标准, 不同的学者有不同的观点。一方面, 在某些物种中, 由于S位点修饰基因的突变, 使自交不亲和也具有较大的自交可育性变异(Levin, 1996; Allen & Hiscock, 2008), 如果自交后结籽率并非接近于0, 那么自交不亲和与近交衰退两种可能性都存在(Lipow *et al.*, 1999; Lipow & Wyatt, 2000)。另一方面, 虽然遗传负荷的理论模型表明近交衰退导致的自交败育程度很难达到典型的自交不亲和(Seavey & Bawa, 1986), 但在*Dedeckera eurekaensis*中, 极高的遗传负荷可使近交衰退的结籽率接近于0(Wiens *et al.*, 1989)。说明该方法有一定的不确定性, 无法肯定地判断是哪种机制在起作用, 一般只作为辅助性实验证据, 需结合其他方法才可得出确切结论。

3.8 组织培养法

胚胎组织培养法只适用于培养技术十分成熟, 且自交胚胎能转移至培养基中培养的材料。如果转移后的胚胎存活下来, 那么说明在生物体内发生的败育, 一定是胚胎基因型与母本组织基因型相互作用的结果, 而不是胚胎自身的基因型造成的(Seavey & Bawa, 1986)。没有了胚胎与母本组织的相互作用, 合子后自交不亲和机制作用下自交胚胎有可能在培养基中存活; 但如果是早期近交衰退的作用, 携带有隐性有害纯合致死基因的胚胎即使转移至合适的培养基也是不能存活的(Seavey & Bawa, 1986)。由于培养技术的限制, 此方法在研究中应用较少(Meinke & Sussex, 1979)。

4 总结

近交衰退和自交不亲和是植物繁殖生态学研究中的两个重要问题, 对植物交配系统的进化、种群内和种群间的基因流动等有着非常重要的影响。柱头和花柱水平的自交不亲和过程比较容易检测, 但发生在子房内的晚期自交不亲和通常很难与种子成熟过程中的早期近交衰退区分开来。已有的研究表明, 被子植物中存在的合子前晚期自交不亲和(如可可树和树胶状相思树等)、合子后自交不亲和(如*Asclepias exaltata*和*Pseudowintera axillaris*等)和早期近交衰退(如欧洲越桔和高大越桔等)3种机制, 使得自交授粉后种子产量下降。当前, 区分合子前

和合子后生物学过程, 主要看是否真正形成合子。解剖切片观察是区分二者最常用的方法, 也是能提供最直接证据的方法。除此之外, 由于合子前过程不形成合子, 自交花粉授粉不会导致胚珠的浪费, 自交和异交先后授粉实验以及败育和成熟种子数的一元线性相关模型也被用来区分合子前和合子后过程。合子后自交不亲和与早期近交衰退都涉及合子的败育。但是, 合子后自交不亲和通常由一个或少数几个位点控制, 合子败育通常集中发生在一个较短的时间内。而早期近交衰退是多位点隐性有害等位基因纯合的表达, 贯穿合子发育至种子的全过程, 种子败育发生在一个相对较长的时间内。基于二者的这些区别, 研究人员至少提出了5种区分合子后自交不亲和与早期近交衰退的方法, 如败育种子大小分布、组织培养法等。但当前区分合子后自交不亲和和早期近交衰退的方法基本上都是定性的描述, 还缺乏相关的定量指标来进行明确区分。对于晚期自交不亲和机制研究, 可能值得关注的问题有: 识别和拒绝自交花粉反应发生的时间和组织, 自交授粉处理后花粉管的生长、胚乳、胚囊及胚的发育有无异常(Sage & Sampson, 2003; Valtuena *et al.*, 2010), 以及不同晚期自交不亲和和系统的遗传基础(Allen & Hiscock, 2008)。

参考文献

- Allen AM, Hiscock SJ (2008) Evolution and phylogeny of self-incompatibility systems in angiosperms. In: *Self-Incompatibility in Flowering Plants: Evolution, Diversity, and Mechanisms* (ed. Franklin-Tong VE), pp. 73–101. Springer-Verlag, Berlin.
- Barrett SCH (2002a) The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*, **3**, 274–284.
- Barrett SCH (2002b) Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, **88**, 154–159.
- Charlesworth B, Charlesworth D (1999) The genetic basis of inbreeding depression. *Genetics Research*, **74**, 329–340.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 237–268.
- Cope FW (1958) Incompatibility in *Theobroma cacao*. *Nature*, **181**, 279.
- Crow JF (1952) Dominance and overdominance. In: *Heterosis* (ed. Gowen JW), pp. 282–297. Iowa State College Press, Ames.
- Darwin CR (1876) *The Effects of Cross and Self-Fertilization in the Vegetable Kingdom*. John Murray, London.
- de Nettancourt D (1997) Incompatibility in angiosperms. *Sexual Plant Reproduction*, **10**, 185–199.
- Franklin FHC, Lawrence MJ, Franklin-Tong VE (1995) Cell and molecular biology of self-incompatibility in flowering

- plants. In: *International Review of Cytology: A Survey of Cell Biology* (eds Jeon KW, Jarvik J), pp. 1–64. Academic Press, San Diego.
- Galen C, Gregory T, Galloway LF (1989) Costs of self-pollination in a self-incompatible plant, *Polemonium viscosum*. *American Journal of Botany*, **76**, 1675–1680.
- Gibbs PE, Bianchi MB (1999) Does late-acting self-incompatibility (LSI) show family clustering? Two more species of Bignoniaceae with LSI: *Dolichandra cynanchoides* and *Tabeuia nodosa*. *Annals of Botany*, **84**, 449–457.
- Glover BJ (2007) *Understanding Flowers and Flowering*, pp. 115–121. Oxford University Press, New York.
- Good-Avila SV, Mena-Ali JI, Stephenson AG (2008) Genetic and environmental causes and evolutionary consequences of variations in self-fertility in self incompatible species. In: *Self-Incompatibility in Flowering Plants: Evolution, Diversity, and Mechanisms* (ed. Franklin-Tong VE), pp. 33–51. Springer-Verlag, Berlin.
- Hokanson K, Hancock J (2000) Early-acting inbreeding depression in three species of *Vaccinium* (Ericaceae). *Sexual Plant Reproduction*, **13**, 145–150.
- Husband BC, Schemske DW (1995) Magnitude and timing of inbreeding depression in a diploid population of *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). *Heredity*, **75**, 206–215.
- Husband BC, Schemske DW (1996) Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, **50**, 54–70.
- Kennington WJ, James SH (1997) The effect of small population size on the mating system of a rare mallee, *Eucalyptus argutifolia* (Myrtaceae). *Heredity*, **78**, 252–260.
- Kenrick J, Kaul V, Williams EG (1986) Self-incompatibility in *Acacia retinodes*: site of pollen-tube arrest is the nucellus. *Planta*, **169**, 245–250.
- Knight R, Rogers HH (1955) Incompatibility in *Theobroma cacao*. *Heredity*, **9**, 69–77.
- Krebs SL, Hancock JF (1990) Early-acting inbreeding depression and reproductive success in the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* L. *Theoretical and Applied Genetics*, **79**, 825–832.
- Krebs SL, Hancock JF (1991) Embryonic genetic load in the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, **78**, 1427–1437.
- Lande R, Schemske DW (1985) The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*, **39**, 24–40.
- Levin DA (1996) The evolutionary significance of pseudo-self-fertility. *The American Naturalist*, **148**, 321–332.
- Lipow SR, Broyles SB, Wyatt R (1999) Population differences in self-fertility in the “self-incompatible” milkweed *Asclepias exaltata* (Asclepiadaceae). *American Journal of Botany*, **99**, 1114–1120.
- Lipow SR, Wyatt R (2000) Single gene control of postzygotic self-incompatibility in poke milkweed, *Asclepias exaltata* L. *Genetics*, **154**, 893–907.
- Lloyd DG (1979) Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *The American Naturalist*, **113**, 67–79.
- Matton DP, Nass N, Clarke AE, Newbigin E (1994) Self-incompatibility: how plants avoid illegitimate offspring. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **91**, 1992–1997.
- Meinke DW, Sussex IM (1979) Embryo-lethal mutants of *Arabidopsis thaliana*: a model system for genetic analysis of plant embryo development. *Developmental Biology*, **72**, 50–61.
- Nuortila C, Tuomi J, Aspi J, Laine K (2006) Early-acting inbreeding depression in a clonal dwarf shrub, *Vaccinium myrtillus*, in a northern boreal forest. *Annales Botanici Fennici*, **43**, 36–48.
- Ockendon DJ, Currah L (1977) Self-pollen reduces the number of cross-pollen tubes in the styles of *Brassica oleracea* L. *New Phytologist*, **78**, 675–680.
- Sage TL, Sampson FB (2003) Evidence for ovarian self-incompatibility as a cause of self-sterility in the relictual woody angiosperm, *Pseudowintera axillaris* (Winteraceae). *Annals of Botany*, **91**, 807–816.
- Sage TL, Strumas F, Cole WW, Barrett SCH (1999) Differential ovule development following self- and cross-pollination: the basis of self-sterility in *Narcissus triandrus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany*, **86**, 855–870.
- Sears ER (1937) Cytological phenomena connected with self-sterility in the flowering plants. *Genetics*, **22**, 130–181.
- Seavey SR, Bawa KS (1986) Late-acting self-incompatibility in angiosperms. *The Botanical Review*, **52**, 195–219.
- Shore JS, Barrett SCH (1984) The effect of pollination intensity and incompatible pollen on seed set in *Turneria ulmifolia* (Turneraceae). *Canadian Journal of Botany*, **62**, 1298–1303.
- Stevens JP, Bougourd SM (1988) Inbreeding depression and the outcrossing rate in natural populations of *Allium schoenoprasum* L. (wild chives). *Heredity*, **60**, 257–261.
- Thornhill NW (1993) *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding*. University of Chicago Press, Chicago.
- Valtuna FJ, Rodriguez-Riano T, Espinosa F, Ortega-Olivencia A (2010) Self-sterility in two *Cytisus* species (Leguminosae, Papilionoideae) due to early-acting inbreeding depression. *American Journal of Botany*, **97**, 123–135.
- Whitehouse HLK (1950) Multiple-allelomorph incompatibility of pollen and style in the evolution of the angiosperms. *Annals of Botany*, **14**, 199–216.
- Wiens D, Calvin CL, Wilson CA, Davern CI, Frank D, Seavey SR (1987) Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia*, **71**, 501–509.
- Wiens D, Nickrent DL, Davern CI, Calvin CL, Vivrette NJ (1989) Developmental failure and loss of reproductive capacity in the rare paleoendemic shrub *Dedeckera eurekensis*. *Nature*, **338**, 65–67.
- Williams EG, Kaul V, Rouse JL, Palser BF (1986) Overgrowth of pollen tubes in embryo sacs of *Rhododendron* following interspecific pollinations. *Australian Journal of Botany*, **34**, 413–423.
- Wright S (1977) *Evolution and the Genetics of Populations*, Vol. 3, *Experimental Results and Evolutionary Deductions*. University of Chicago Press, Chicago.