

### 雄性生殖单位研究的回顾和展望

莫永胜 李仕琼  
(武汉大学生物系, 武汉 430072)

Q945.6

**提要** 本文扼要回顾和评述了雄性生殖单位的发现、意义和研究进展, 并对目前存在的问题和今后的研究进行了讨论和展望。

**关键词** 雄性生殖单位; 精细胞; 二型性; 倾向受精

植物生殖过程, 既是植物生活史中的重要环节, 又是和生产实践密切相关的课题。几十年来, 许多学者从不同角度采用不同的技术和方法来研究植物生殖过程这一复杂问题, 生殖生物学已成为“当今植物科学研究中最激动人心的领域之一”<sup>[1]</sup>; 其中尤以围绕着营养核和生殖细胞或精细胞结构、功能相关性的研究为突出, 提出了雄性生殖单位 (male germ unit, 简称 MGU) 等新概念<sup>[2-4]</sup>, 丰富和发展了花粉生物学和植物细胞胚胎学的内容。对雄性生殖单位的研究, 已是当代植物生殖生物学和生殖细胞工程研究的热点之一<sup>[1]5</sup>。

本文拟就有关雄性生殖单位的发现、意义和研究进展作一回顾和评述, 并对目前存在的问题和今后的研究进行讨论和展望。

#### 一、发现

大多数 (约70%) 被子植物的花粉是二胞型的, 即在成熟的花粉粒中只有营养核和生殖细胞, 精细胞是在花粉管的萌发过程中形成的; 相对地, 少数 (约30%) 被子植物的花粉是三胞型的, 即生殖细胞在花粉粒中分裂形成一对精细胞, 成熟的花粉粒中具有营养核和两个精细胞。

花粉粒 (管) 中各个细胞之间在结构和生理上是否存在某种关联呢? 七十年代以前, 已有不少人从事这方面的研究, 但由于受当时传统胚胎学研究技术的限制, 对这一重要问题认识较少。七十年代到八十年代初期, 这一问题比较受人关注并发现了一些新的现象。唐佩华 (1973) 利用显微缩时电影记录方法, 观察到君子兰花粉管中营养核和生殖细胞需经 3—5 小时的贴合期后才完全分开, 然后生殖细胞分裂形成精子<sup>[5]</sup>。胡适宜等 (1981) 应用电子显微镜术发现小麦花粉的生殖细胞移位并和营养细胞紧密靠近后才开始分裂<sup>[7]</sup>。同年, Russell 和 Cass 对白花丹花粉的超微结构研究表明其花粉粒中营养核和精细胞之间存在密切联系<sup>[8]</sup>, Wilms 和 van Aelst 于 1983 年在菠菜花粉粒中也观察到这一现象<sup>[9]</sup>。

如何对这些现象进行总结并上升到理论高度呢? 近年来, 借助连续超薄切片和计算机辅助三维重构 (computer assisted three-dimensional reconstruction) 技术, 为揭示上述问题开辟了一条新路。

\* 承杨弘远教授精心审阅并斧正, 蒙胡适宜教授、D. D. Cass 教授和 S. D. Russell 博士惠赠部分文献资料, 一并谨致谢忱。

Dumas等(1984, 1985)应用上述新技术研究甘蓝的成熟花粉, 发现其中一个精细胞具有较长的原生质外突(protooplasm evagination)并与营养核保持联系, 两个精细胞之间也有外突相连。据此, 他们认为精细胞与营养核发生联系的部分能够形成一个雄性生殖单位<sup>[2-4]</sup>。雄性生殖单位的概念表示所有的雄性遗传 DNA (核和胞质) 存在功

表1 白花丹中的雄性生殖单位, 精子二型性和倾向受精

特点	第一个精子(Svn)	第二个精子(Sua)
与营养核关系	具较长的质膜外突与营养核有密切联系	与营养核无联系, 但同Svn有密切联系
形态大小	大	小
是否具尾	具长的尾巴	无
主体细胞器	富含线粒体	富含质体
胞质DNA聚合体	无	有
受精倾向性	与中央细胞受精	与卵细胞受精

能上的关联性。雄性生殖单位更为广泛的概念涉及到一对精细胞的二型性(dimorphism)问题。Russell(1984)在应用上述新技术对白花丹花粉粒的进一步研究中, 发现两个精细胞中较大的一个具有约30 $\mu$ m的外突和营养核的凹陷相联系, 这较大的精细胞被称为Svn, 即“与营养核相联系的精细胞”, 另一个较小的精细胞没有这种外突, 也不和营养核发生联系, 被称为Sua, 即“不与营养核相联系的精细胞”。Russell的定量细胞学(quantitative cytology)研究表明, 一对精细胞在体积、表面积和细胞器数量方面均存在显著差异(表1), 就白花丹而言, Svn又称为富含线粒体精细胞, Sua又称为富含质体精细胞<sup>[11]</sup>。随后, 国际上掀起了一个围绕雄性生殖单位研究的大热潮。

## 二、意义

雄性生殖单位的重大意义在于暗示在被子植物中, 受精作用可能是预先安排(pre-programmed)的, 而不是随机发生的事件。在生殖过程中, 雄性生殖单位具有单一的转移单位(transmitting unit)的功能, 将两个精细胞带到胚囊内部, 分别和卵细胞或中央细胞受精; 另一方面, 一对精细胞在大小、形状和细胞器含量方面的二型性, 暗示可能存在倾向受精(preferential fertilization)<sup>[1, 4, 6, 12]</sup>。

传统的胚胎学概念认为, 一个生殖细胞经有丝分裂产生的两个精细胞是相同的, 被子植物的双受精作用是一个随机事件<sup>[13]</sup>。雄性生殖单位和精细胞二型性的发现, 却表明一对精细胞在基因表达上存在明显不同, 似有迹象表明其中一个精细胞是真正的雄配子——预先决定和卵细胞融合, 而另一个精细胞则和中央细胞融合<sup>[1, 12]</sup>。果真如此, 将会更新许多传统植物受精生物学的内容, 这无论在理论上还是实践上均具有重要的突破性意义。

## 三、进展

在著名胚胎学家Johri(1984)主编的《被子植物胚胎学》专著中尚未明确涉及雄性生殖单位<sup>[14]</sup>, 但自Dumas等提出雄性生殖单位概念至今才五年时间, 已在数十种被子植物中被证实或推断存在雄性生殖单位(表2), 雄性生殖单位的概念也逐渐发展成泛指营养核和生殖细胞或和精细胞之间密切联系所组成的单位<sup>[1, 15]</sup>。三维重构表明不同植物中的雄性生殖单位存在一定的差异。从表2的注解中, 我们可以看到应用于雄性生殖单位研究的多种现代新技术, 它体现了植物生殖生物学、细胞生物学等多学科的渗透和融合。

表2 雄性生殖单位的研究概况\*

类别	品 种	证 据***	研 究 者
双 子 叶 植物	二 胞 型	胶合欢相思树 ( <i>Acacia retinoides</i> )	2+pg McCoy和Knox, 1988
		茶 ( <i>Camellia sinensis</i> )	4,6+pt 莫永胜等, 1990
		木番茄 ( <i>Cyphomandra betacea</i> )	3+pt 胡适宜等, 1988
		陆地棉 ( <i>Gossypium hirsutum</i> )	3+pt Jensen和Fisher, 1968
		熊足铁筷子 ( <i>Helleborus foetidus</i> )	4,5-pg Heslop-Harrison等, 1986
		花烟草 ( <i>Nicotiana glauca</i> )	3+pt Cresti等, 1985, 1987
		烟草 ( <i>Nicotiana tabacum</i> )	3+pt 于宏实和胡适宜, 1989
		矮牵牛 ( <i>Petunia hybrida</i> )	2+pt Wanger和Mogensen, 1987
		欧洲甜樱桃 ( <i>Prunus avium</i> )	3+pt Cresti等, 1984
		粉	大花毛茛** ( <i>Ranunculus macranthus</i> )
		光亮杜鹃花** ( <i>Rhododendron laetum</i> )	1-pg Theunis等, 1985
			1+pt Kaul等, 1987
三 胞 型 花 粉	甜菜 ( <i>Beta vulgaris</i> )	2+pg Hoefert, 1969	
	油菜 ( <i>Brassica campestris</i> )	1+pg McConchie等, 1985, 1987	
		1+pg McConchie和Knox, 1986	
	甘蓝 ( <i>Brassica oleracea</i> )	2+pg Dumas等, 1984, 1985	
		1+pt McConchie等, 1987	
		6+pg Matthys-Rochon等, 1987	
	玻璃菊 ( <i>Catananche caerulea</i> )	5+pg Barnes和Blackmore, 1987	
	菊苣 ( <i>Cichorium intybus</i> )	4+pg,pt Levieil, 1986	
	甜大戟** ( <i>Euphorbia dulcis</i> )	2-pg Wilms和Murgia, 1986	
		3-pg Cresti等, 1988	
非洲菊 ( <i>Gerbera jamesonii</i> )	1-pg Provoost等, 1988		
白花丹 ( <i>Plumbago zeylanica</i> )	2,6+pg,pt Russell和Cass, 1981, 1983		
	1+pg Russell, 1984		
菠菜 ( <i>Spinacia oleracea</i> )	2+pg Wilms和van Aelst, 1983		
	2+pt Wilms, 1985		
	1+pg Wilms等, 1986		
单 子 叶 植物	二 胞 型	绿毛芦荟 ( <i>Aloe ciliaris</i> )	2+pg Ciampolini等, 1988
		君子兰 ( <i>Clivia nobilis</i> )	5+pt 唐佩华, 1973, 1979
		朱顶红 ( <i>Hippeastrum vittatum</i> )	5+pt 唐佩华, 1979
		1-pg Mogensen, 1986	
	花 粉		2+pt Mogensen, 1986
	雪花莲 ( <i>Galanthus nivalis</i> )	4,7-pg Wilms等, 1988	
		4,7+pt Wilms等, 1988	

类别	品 种	证 据***	研 究 者	
单 子 叶 植 物	大麦看娘 ( <i>Alopecurus pratensis</i> )	4-pt	Heslop-Harrison和 Heslop-Harrison, 1984	
	三 胞 型	大麦 ( <i>Hordeum vulgare</i> )	1-pg	Mogensen和Rusche, 1985
			1+pg,pt	Mogensen和Wagner, 1987
	花 粉	小黑麦 ( <i>Triticum triticales</i> )	3-pg	Schröder, 1983
		普通小麦 ( <i>Triticum aestivum</i> )	1-pg	Mogensen, 1986
		玉蜀黍 ( <i>Zea mays</i> )	1-pg	McConchie和Knox, 1986
		1-pg	McConchie等, 1987	
		1-pg	Rusche, 1988	

• 引自文献[1]和[4]，并补充。

• • 尚未见到中文学名，此译名仅供参考。

• • • 证据符号说明：

- |                     |                     |
|---------------------|---------------------|
| 1. 从连续透射电镜照片的三维重建；  | 7. 根据共焦扫描激光显微术进行推断； |
| 2. 从非连续透射电镜照片的二维投影； | + . 雄性生殖单位存在；       |
| 3. 从透射电镜照片进行推断；     | - . 雄性生殖单位不存在；      |
| 4. 根据荧光显微术进行推断；     | pg. 花粉粒中；           |
| 5. 根据明视野/相差显微术进行推断； | pt. 花粉管中；           |
| 6. 根据分离的雄性生殖单位进行推断； | pg,pt 既在花粉粒中又在花粉管中。 |

在表 2 中，有两点值得一提：第一，应用适宜的渗透压冲击 (osmotic shock, 亦译渗透) 技术，完整的雄性生殖单位已分别从白花丹、甘蓝和茶树等植物的花粉粒或花粉管中释放分离出来，这是令人十分感兴趣的，它们为对雄性生殖单位进一步的直观研究奠定了基础；第二，若干种植物中却尚未发现存在雄性生殖单位 (这一问题在后文中还要讨论)。

关于精细胞的二型性，目前已在白花丹<sup>[8,11]</sup>、油菜<sup>[2,10]</sup>、甘蓝<sup>[2,10]</sup>和菠菜<sup>[17]</sup>等植物中被得到很好的证实，如前述的白花丹精细胞的二型性 (表 1)。当然，表 1 中所列的八方面的差异并非在上述植物中均出现的，有的植物中只观察到核差异未见到细胞质方面的差异，也有的植物正好相反。Rusche 已对玉蜀黍花粉的一对精细胞核差异和细胞质差异的相关性进行了研究<sup>[18]</sup>。值得注意的是，在小黑麦<sup>[10]</sup>、大麦看娘<sup>[20]</sup>、大麦<sup>[21]</sup>和矮牵牛<sup>[22]</sup>中却尚未观察到一对精细胞的二型性。

至于倾向受精问题，目前已在玉蜀黍和白花丹中找到了很好的证据。在玉蜀黍中，一般含 B 染色体的那个精细胞同卵细胞融合<sup>[23]</sup>；在白花丹中，超微结构研究表明，富含质体的那个精细胞 (Sua) 倾向性地和卵细胞融合，而另一个富含线粒体的精细胞 (Svn) 则和中央细胞融合<sup>[12]</sup>。尽管这方面的研究可说还处于资料积累阶段，但这些初步结果，为进一步深入研究被子植物双受精作用的机制展示了诱人的前景。新近，Knox 和 Russell 两家实验室已从免疫学和生物化学新角度研究配子水平的识别机制，取得了初步的进展，并在原来机会假说的基础上，提出了有关配子识别新的特异受体假说<sup>[12,24-27]</sup>。

#### 四、问题

##### 1. 雄性生殖单位在花粉管的生长过程中是否始终存在?

在已被证实或推断存在雄性生殖单位的被子植物中, 雄性生殖单位在花粉管生长过程中是否始终存在, 这涉及到精细胞是如何通过花粉管的机制, 已引起了不少学者的注意。Russell和Cass (1981) 发现在白花丹中雄性生殖单位在花粉管的生长过程中始终存在<sup>[8]</sup>。Kaul等 (1987) 在光亮杜鹃花 (*Rhododendron laetum*) 的花粉离体萌发试验中观察到其营养核和生殖细胞所产生的密切联系 (萌发24小时) 到花粉第二次减数分裂时还存在 (萌发72小时)<sup>[16]</sup>。新近, 胡适宜和于宏实 (1988)<sup>[28]</sup>、于宏实等 (1989)<sup>[29]</sup> 在木番茄和烟草中发现, 当花粉管到达花柱基部时, 雄性生殖单位依然存在。

然而, Mogensen 和 Wagner (1987) 在大麦中观察到随着花粉管的生长, 一对精细胞仍保持密切联系, 而营养核则完全独立前进, 表明大麦花粉管中雄性生殖单位仅在短暂时间内存在<sup>[30]</sup>。这一现象被认为和唐佩华早期在君子兰和朱顶红<sup>[6, 31]</sup> 中所描述的现象相似<sup>[1]</sup>。最近, 作者等在茶树花粉离体萌发试验中, 发现茶树花粉管中营养核和生殖细胞及以后的精细胞之间的密切联系仅在生殖细胞分裂和精细胞形成这特定的发育时期内存在<sup>[9, 7]</sup>。这些现象体现出生物学上的多样性, 也引出了一个值得思考的问题, 即在上述植物中, 雄性生殖单位的短暂出现其生理功能究竟是什么?

##### 2. 雄性生殖单位和精细胞二型性是否总是相关?

如前文提到的, 目前在多种存在雄性生殖单位的植物中也已证实存在精细胞的二型性<sup>[2, 8, 11, 18, 17]</sup>。但是, 有的植物中, 在花粉粒或花粉管中存在雄性生殖单位, 而一对精细胞却是同型性的 (isomorphic), 如大麦<sup>[21, 30]</sup> 和矮牵牛<sup>[22]</sup>; 另有的植物中, 虽已证实存在雄性生殖单位, 但至今尚未观察到精细胞二型性现象, 如光亮杜鹃花<sup>[16]</sup> 和朱顶红<sup>[32]</sup>; 还有的植物中, 虽尚未发现存在雄性生殖单位, 但一对精细胞却呈现二型性, 如玉蜀黍<sup>[18]</sup>。对此, 目前尚难作一普遍性的归纳。

##### 3. 雄性生殖单位在被子植物中是否普遍存在?

我们从表2中已经看到, 若干种植物中至今尚未发现存在雄性生殖单位。据此, 能否推断雄性生殖单位在这些植物中不存在呢? 问题似乎没有这么简单。因为, 第一, 花粉粒中不存在并不等于花粉管中也不存在; 第二, 应用一种技术尚未观察到并不表明用其它技术也观察不到; 第三, 离体试验观察不到并不说明在体内情况下也不存在, 例如, 对于大麦花粉, Mogensen 等的早期报道中<sup>[21]</sup> 认为它不存在雄性生殖单位, 但后来, 他们发现体内授粉后情况就不同了, 在精细胞离开花粉粒之前就形成了雄性生殖单位<sup>[30]</sup>。

当然, 也有学者认为雄性生殖单位在被子植物中可能不是一个普遍的现象<sup>[18]</sup>。

##### 4. 雄性生殖单位中各细胞间的生理关系如何?

在雄性生殖单位中, 各细胞间除结构上的密切联系 (通过微管加强联系<sup>[1, 5, 10]</sup>) 外, 是否存在一定的生理关系 (物质渗透和交换) 呢? 而且, 如果有, 那是什么物质, 以什么方式, 并且具有什么生理功能呢?

Dumas 等曾认为膜接触可能提供了电或化学信号的交流<sup>[3]</sup>。Mogensen 和 Wagner (1987) 指出, “营养核和 Svn 之间的密切联系, 有助于它们之间的物质传递, 如营养核

mRNA 或翻译产物的流动”。胡适宜和于宏实(1988)亦认为雄性生殖单位中精细胞和营养核以及精细胞之间的细胞质通道可能在为精细胞的发育汲取足够的营养或能量方面起重要作用。最近,莫永胜等(1990)应用 DAPI-DNA 荧光显微术结合冬青油透明术从核行为角度探讨了这一问题,发现茶树花粉管中的雄性生殖单位各核间似乎存在 DNA 联系,这一现象在进一步的渗透压冲击(渗激)释放雄性生殖单位试验中被得到证实;根据营养核有规律的核形态变化,作者推测上述存在的 DNA 联系很可能和生殖细胞的分裂有关<sup>[33]</sup>。

基于这些资料,我们认为,关于雄性生殖单位的功能,除作为一个传递精细胞的装置,使精细胞有序地到达相应的雌性靶细胞外<sup>[1]</sup>,可能还有更为重要的潜在生理功能。从生理学角度在分子水平上来探讨雄性生殖单位存在的生物学功能,是目前亟待研究的课题。

## 五、展望

围绕着“雄性生殖单位”问题,关于花粉与花粉管中各个组成细胞之间的相互关系,是当前植物生殖生物学研究中一个普遍关注的前沿课题。问题在于被研究过的植物材料还很有限,因此,目前尚难于从系统发育或其它角度进行综合分析,所以,十分有必要扩大研究对象的范围。从研究技术来看,新近建立的交叉图像描绘设计系统(intergraph's graphics design system,简称 IGDS)配合 VAX-751 计算机快速重构技术<sup>[34]</sup>和共焦扫描激光显微术(confocal scanning laser microscopy,简称 CSLM)配合荧光显微术<sup>[35,36]</sup>可能会在这一领域发挥很大的作用。

我们认为有三点应值得注意:一是,花粉(管)中若存在雄性生殖单位,在二胞型花粉和三胞型花粉中是有区别的,因为,对于前者,更应考虑此时生殖细胞是否已经分裂、精细胞是否已形成;二是,既要考虑到一个特定发育时期的切面(空间结构),又要考虑到整个发育过程中每个阶段的动态变化,因为,个体发育和基因表达存在时空性问题;三是,一对精细胞是否存在二型性,还要从生化角度来分析,因为,细胞水平和亚细胞水平上是同型的,并不表明在分子水平上也不存在差异(如精细胞膜表面识别蛋白)。

以后的研究似应在考虑上述诸问题的基础上,朝离体/活体、显微/超微、形态/生理多层次结合的方向努力。对这些问题深入和广泛的研究,势必能揭示被子植物双受精作用的本质并推动植物生殖细胞工程高技术的发展。

## 参 考 文 献

- [1] Knox, R. B., M. B. Singh, 1987; *Ann. Bot.*, 60: 15—37.
- [2] Dumas, C. et al., 1984; *Inter. Rev. Cytol.*, 90: 239—272.
- [3] Dumas, C. et al., 1985; *Protoplasma*, 124: 168—174.
- [4] Dumas, C. et al., 1984; *What's New in Plant Physiology*, 15: 17—20.
- [5] Matthys-Rochon, E., C. Dumas, 1988; *Plant sperm cells as tools for biotechnology* (Wilms, H. J. et al., eds), Pudoc, Wageningen, pp 51—60.
- [6] 唐佩华, 1973; *植物学报*, 15: 12—21.
- [7] 胡适宜等, 1981; *植物学报*, 23: 85—91.
- [8] Russell, S. D., D. D. Cass, 1981; *Protoplasma*, 107: 85—107.

- (9) Wilms, H. J., A. C. van Aelst, 1983: *Fertilization and Embryogenesis in ovulated Plants* (O. Erdelska, ed), Bratislava, VEDA, pp 105—112.
- (10) McConchie, C. A. et al., 1985: *Protoplasma*, 127: 57—63.
- (11) Russell, S. D., 1984: *Planta*, 162: 385—391.
- (12) Russell, S. D., 1985: *Proc. Natl. Acda. Sci. (USA)*, 82: 6129—6132.
- (13) Jensen, W. A., D. B. Fisher, 1968: *Protoplasma*, 65: 277—286.
- (14) Johri, B. M., 1984: *Embryology of angiosperms*, Spinger-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- (15) Kaul, V. et al., 1987: *Ann. Bot.*, 59: 227—235.
- (16) McConchie, C. A. et al., 1987: *Planta*, 170: 446—452.
- (17) Wilms, H. J. et al., 1986: *Biology of reproduction and cell motility in Plants and animals* (Cresti, M. et al., eds), Univ. of Siena, Italy, pp 193—195.
- (18) Rusche, M. L., 1988: *Plant sperm cells as tools for biotechnology* (Wilms, H. J. et al., eds), Pudoc, Wageningen, pp 61—68.
- (19) Schroder, M. B., 1983: *Fertilization and embryogenesis in ovulated plants* (Erdelska, O., ed), VEDA, Bratislava, pp 101
- (20) Heslop-Harrison, J., Y. Heslop-Harrison, 1984: *Acta Bot. Nerrl.*, 33: 131—134.
- (21) Mogensen, H. L., M. L. Rusche, 1985: *Protoplasma*, 128: 1—13.
- (22) Wagner, V. T., H. L. Mogensen, 1988: *Protoplasma*, 143: 93—100.
- (23) Roman, H., 1948: *Proc. Natl. Acda. Sci. (USA)*, 34: 36—42.
- (24) Hough, T. et al., 1986: *J. Immunol. Methods*, 92: 103—107.
- (25) Pennell, P. I. et al., 1987: *Bot. Gaz.*, 148: 401—406.
- (26) Knox, R. B. et al., 1988: *Eukaryotic cell recognition*, Cambridge Univ. Press, pp 175—193.
- (27) Geltz, N. R., S. D. Russell, 1988: *Plant Physiol.*, 88: 764—769.
- (28) Hu, S. Y., H. S. Yu, 1988: *Protoplasma*, 147: 55—63.
- (29) Yu, H. S. et al., 1989: *Protoplasma*, 152: 29—36.
- (30) Mogensen, H. L., V. T. Wagner, 1987: *Protoplasma*, 138: 161—172.
- (31) 唐佩华, 1979: *植物学报*, 21: 105—116.
- (32) Mogensen, H. L., 1986: *Protoplasma*, 134: 67—72.
- (33) 莫永胜等, 1990: *科学通报*, 35: 946—948.
- (34) Tuohy, M. et al., 1987: *J. of Microscopy*, 147: 83—88.
- (35) Beakenhoff, G. J. et al., 1985: *Nature*, 317: 148—149.
- (36) Wilms, H. J. et al., 1988: *Plant sperm cells as tools for biotechnology* (Wilms, H. J. et al., eds), Pudoc, Wageningen. pp 35—40.
- (37) 莫永胜、张玉麟, 1990: *自然杂志*, 13: 618—619.  
(限于篇幅, 表2中部分原始文献尚未列入)

## STUDIES ON THE MALE GERM UNIT: RETROSPECT AND PROSPECTS

Mo Yongsheng and Li Shiqiong

(Department of Biology, Wuhan University, Wuhan 430072)

**Abstract** This review deals with the update "male germ unit (MGU)" studies in modern plant reproductive biology and reproductive cell engineering. Some important problems revealed by recent works and future prospects related to MGU are also presented and discussed.

**Key words** male germ unit; sperm cell; dimorphism; preferential fertilization