

非洲狼尾草胚珠(着重胚珠附器)发育的特点*

刘 林** 叶秀麟 梁承邨

(中国科学院华南植物研究所 广州 510650)

提 要 用光学显微镜对非洲狼尾草胚珠发育做了进一步观察, 结果表明有如下几个特点: (1) 珠孔区域的珠心细胞发生特化, 膨大、伸长并进入珠孔, 形成胚珠附器。 (2) 珠心表皮平周分裂产生周缘珠心组织。 (3) 珠孔由内珠被和腹侧外珠被构成。
关键词 非洲狼尾草, 胚珠, 胚珠附器, 周缘珠心组织, 珠孔
中图分类号: Q 944 45 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-470X (2000) 05-0359-04

SOME DEVELOPMENTAL FEATURES OF OVULE
IN PENN ISE TUM SQUAM ULA TUM , W ITH
EM PHASIS ON EM BELL UM

L iu L in Ye Xiulin L iang Chengye

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

Abstract Microstructural study was made on ovule development in *Pennisetum squam ulatum*, and several prominent developmental and structural features were observed as follow s: (1) Some nucellar cells become specialized by enlarging, elongating, and protruding into the micropylar canal, forming embellum. (2) There occurs a highly developed prietal nucellar tissue, which is derived from nucellar epidermis (3) The micropyle is formed with inner integuments and partial outer integument
Key words *Pennisetum squam ulatum*, Ovule, Embellum, Prietal nucellar tissue, Micropyle

温沁山、叶秀麟等^[1]用石蜡包埋技术对非洲狼尾草(*Pennisetum squam ulatum*)胚囊发育过程做过详细研究, 证明该植物是典型的无融合生殖材料。作者用塑料包埋技术对该植物做进一步研究时发现, 其胚珠有几个比较明显的特点, 特别是胚珠附器, 国内尚未注意到, 而国外也缺少充分研究。本文报道了这几个特点。

1 材料与方法

非洲狼尾草种子由美国农业部农业服务中心海岸平原实验站(USDA-ARS, Coastal

收稿日: 1999-08-09, 修回日: 2000-05-24。第一作者: 男, 1963 年 4 月生, 博士, 从事植物生殖生物学研究。

* 国家自然科学基金资助课题(39570050)。

** 现工作单位: 山东临沂师范学院生物系, 邮编: 276005。

Plain Station, Tifton, CA 31793, U SA) 提供, 种植于中国科学院华南植物研究所实验田内。取材从顶叶与倒数第二叶叶枕距为 0 cm 开始, 直到穗完全抽出。人工分离出子房, 切去两端以利固定。用 2% 戊二醛(磷酸缓冲液配制, pH 6.8) 和 1% 锇酸双固定, 梯度酒精脱水, Epon-812 塑料混合物包埋, 玻璃刀切片(厚度 2~4 μm)。切片用甲苯胺蓝染色。

2 观察结果

2.1 周缘珠心组织

从胚珠原基出现到大孢子母细胞形成这一段时期内, 珠心表皮细胞基本呈扁平状(图版 I 1~3)。大孢子母细胞开始减数分裂而无孢子生殖原始细胞刚出现时, 珠心表皮细胞明显纵向伸长(图版 I 4), 随后发生平周分裂而产生周缘珠心细胞; 当有性胚囊发育到二分体时期, 平周分裂已进行 2~3 次(图版 I 5); 有性组织完全退化, 无孢子生殖胚囊发育到单核时期, 珠心表皮平周分裂衍生的周缘珠心细胞达到 5 层左右(图版 I 6); 无孢子生殖胚囊成熟时, 周缘珠心组织约有 8 层细胞。周缘珠心组织突出的特征是, 细胞扁平, 排列整齐, 细胞核大(图版 II 9, 13)。

2.2 胚珠附器

无孢子生殖胚囊发育到单核时期, 位于珠孔区域的周缘珠心细胞发生特化: 细胞膨大, 部分进入珠孔, 细胞质显著变稀, 标志着胚珠附器开始发育(图版 I 7); 在随后的发育过程中, 胚珠附器细胞还会进一步伸长。无孢子生殖胚囊成熟时, 胚珠附器细胞的细胞质显著变浓(图版 I 8; II 10~12)。当成熟胚囊继续发育时, 胚珠附器也随之发生变化。在助细胞消失, 次生核靠近卵细胞时, 胚珠附器细胞高度液泡化, 细胞质贴着细胞壁成一薄层, 但细胞核仍位于中部。显然, 胚珠附器与无孢子生殖胚囊发育有明显的同步性。胚珠附器细胞的核有时有两个核仁(图版 II 10)。胚珠附器细胞具有向胚珠外伸展的趋势, 在胚囊成熟后这些细胞几乎全部进入珠孔(图版 I 8; II 10~12, 14)。此外, 胚珠附器细胞与胚囊的卵器或卵细胞的距离具有维持最近的趋势: 胚珠附器位于卵细胞的正外方, 两者只间隔 2~3 层细胞(图版 II 10, 14)。胚珠附器细胞通常有多个, 但在纵切面上通常只能观察到 1 个(图版 I 8; II 10, 12, 14)。

2.3 珠孔与珠被

非洲狼尾草的胚珠具有内珠被和外珠被, 但内珠被与外珠被的发育状况有明显差别: 内珠被生长快(图版 I 3~5)而发达, 几乎将整个珠心包围, 只在胚珠基部离合点较近的位置留下一个区域未愈合, 形成珠孔(图版 I 7; II 10~12, 14); 而外珠被明显不如内珠被发达, 背侧外珠被生长到不及内珠被一半时就停止发育(图版 II 9), 只有腹侧的外珠被比较发达, 比内珠被厚并且略长(图版 II 10~12)。显然, 珠孔由内珠被和腹面的外珠被共同构成, 孔道被胚珠附器细胞塞住是非洲狼尾草珠孔的一个重要特征(图版 I 7; II 10~12, 14)。

3 讨论

胚珠附器(em bellum)这一术语是由 Busri 和 Chapman 等最先引用的^[2], 指珠孔区域特化的珠心细胞。截止到现在, 胚珠附器都是在禾本科植物中观察到的, 如: 稗属的

Echinochloa frumentacea^[3]、狗尾草属的 *Setaria italica*^[4]、剪股颖属的 *Agrostis interrupta*^[5]、狼尾草属的 *Pennisetum typhoideum*、蒺藜草属的 *Cenchrus ciliaris* 和 *C. Setigerus*、高粱属的 *Sorghum bicolor*、双花草属的 *Dichanthium annulatum*、须芒草属的 *Andropogon gayanus*^[2]。

胚珠附器的发育程度在不同植物中有明显差异。Busri Chapman 和 Greenham^[2]的研究结果表明, 有些植物中, 如珍珠粟(*Pennisetum glaucum*)、双花草(*Dichanthium annulatum*)、*Sorghum bicolor*、*Andropogon fayanus*、*Cenchrus ciliaris*、*C. Setigerus*, 胚珠附器是由膨大并进入珠孔的珠心细胞组成的; 而有些植物, 如 *Opismenus hirtellus*、*Panicum antidotale*、*Oryza sativa* 等, 它们的胚珠附器是一些稍微膨大的珠心细胞。至于为什么会出现这样显著的差别, 他们没能明确解释, 但指出 C_4 植物比 C_3 植物的胚珠附器分化程度深。考虑到 *Oryza sativa* 是二倍体, 胚珠中只有一个胚囊, 胚珠附器细胞分化程度较浅, 而非洲狼尾草是六倍体, 胚珠中有多个胚囊^[1], 胚珠附器分化程度深, 这就给出一种启示: 胚珠附器发育可能与染色体的倍数和胚囊的发育状况有一定联系。

由于胚珠附器出现在珠孔区域, 而珠孔是花粉管进入胚囊的通道, 所以很容易把它与花粉管联系起来。N arayanaw am i 在对 *Setaria italica*^[4] 和 *Pennisetum typhoideum*^[6] 的研究中发现, 进入珠孔的胚珠附器细胞是腺质性的, 推测它能为花粉管生长提供营养物质。Busri Chapman 和 Greenham^[2] 在狼尾草属的一个种间杂交种中观察到, 胚珠附器细胞具有传递细胞的特征, 从而推测这种细胞能够通过分泌向化性物质来引导花粉管向胚囊生长。这些推测具有一定的合理性。但是, 绝大多数被子植物都没有胚珠附器, 而花粉管能够顺利通过珠孔进入胚囊, 表明花粉管进入胚囊对胚珠附器没有依赖性, 这就需要重新考虑胚珠附器的作用。我们推测它具有吸收养分的功能。非洲狼尾草的胚珠中有多个胚囊同时发育, 比胚珠中只有一个胚囊发育的情况下对养分的需求量大, 如果仍然以合点区为主要的养分供应途径, 就会出现养分供不应求的状况。在这样的情况下, 部分珠心细胞特化成具有吸收能力的结构, 就为珠心增加了一条有效的养分供应途径。虽然胚珠附器不直接与维管束连接, 但子房壁与胚珠之间有一定空隙, 空隙内有从周围细胞以扩散或其他方式渗透进来的小分子物质, 因而胚珠附器能够从周围环境中吸收到养分。由于胚珠附器位于卵器的正外方, 两者只相隔 2~3 层细胞, 所以胚珠附器吸收的养分向内传递时, 首先被最靠近珠孔端的胚囊获取。因而, 胚珠附器作为具有吸收能力的结构所处的位置对最靠近珠孔端的胚囊获取充足的养分极为有利。这就有助于解释温沁山、叶秀麟^[1]等所观察到的一个现象, 并支持他们对此所做的推测: 胚珠中有多个胚囊发育, 但只有最靠近珠孔端的一个优先发育和成熟, 并且能继续发育成胚和胚乳, 而其余胚囊退化消失。他们推测这一现象与最靠近珠孔端的胚囊能够获得充足的养分有关。然而, 非洲狼尾草胚珠附器是否具有传递细胞的特点, 以及胚珠附器与胚囊之间的运输途径是否有高的效率, 还需要进一步证实。

参 考 文 献

- 1 温沁山, 叶秀麟, 黎垣庆等. 非洲狼尾草无融合生殖胚胎学研究. 植物学报, 1998, **40**(7): 598~ 604
- 2 Busri N, Chapman G P, Greenham J. The embellum: a newly defined structure in the grass ovule. *Sex Plant Repro*, 1993, **6**: 191~ 198
- 3 Narayanaswami S. The structure and the development of the caryopsis in some Indian millets. IV. *Echinochloa frumentacea* Link. *Phytomorphology*, 1955, **5**: 161~ 171
- 4 Narayanaswami S. The structure and the development of the caryopsis in some Indian millets. VI. *Setaria italica* Bot Gaz, 1956, **117**: 112~ 122
- 5 Maze J, Bohm L R. Embryology of *Agrostis interrupta* (Gramineae). *Can J Bot*, 1974, **52**: 365~ 379
- 6 Narayanaswami S. The structure and the development of the caryopsis in some Indian millets. I. *Pennisetum typophoides* Rich. *Phytomorphology*, 1953, **3**: 98~ 112

图 版 说 明

A IC. 无孢子生殖原始细胞; E. 卵; G-END. 雌蕊柄端; II. 内珠被; MC. 大孢子母细胞; O I. 外珠被; PNT. 周缘珠心组织; PO I. 外珠被原基. 图 1~ 6 上端为花柱方向

图 版 I

1. 造孢时期, 示珠心表皮细胞较扁平, 箭号示造孢细胞, 比例尺= 60 μm ; 2. 示珠心表皮细胞, 箭号指示内珠被开始产生, 比例尺= 60 μm ; 3. 大孢子母细胞时期, 示珠心表皮和内珠被(箭号), 比例尺= 50 μm ; 4. 大孢子母细胞时期, 示周缘珠心表皮细胞伸长, 箭号示外珠被原基, 比例尺= 50 μm ; 5. 二分体时期, 示珠被和周缘珠心组织, 箭号示一个处于分裂后期的周缘珠心细胞, 比例尺= 50 μm ; 6. 无孢子生殖单核胚囊时期, 示周缘珠心组织, 比例尺= 50 μm ; 7. 无孢子生殖单核胚囊时期, 示胚珠附器细胞(箭号)和珠被, 比例尺= 50 μm ; 8. 无孢子生殖成熟胚囊时期, 示一个胚珠附器细胞(箭号), 比例尺= 100 μm

图 版 II

无孢子生殖成熟胚囊时期. 9. 示周缘珠心组织和珠被, 比例尺= 100 μm ; 10. 示珠被和一个胚珠附器细胞(箭号), 比例尺= 100 μm ; 11. 示胚珠附器细胞(箭号)和珠被, 比例尺= 100 μm ; 12. 示胚珠附器细胞(箭号)和珠被, 比例尺= 100 μm ; 13. 示周缘珠心组织, 比例尺= 50 μm ; 14. 示胚珠附器细胞(箭号)、卵细胞和次生核, 比例尺= 50 μm

Explanation of plates

A IC. Aposporous initial; E. Egg; G-END. Gynophoric end; II. Inner integument; MC. Megaspore mother cell; O I. Outer integument; PNT. Prietal nucellar tissue; PO I. Primordium of outer integument. Figs 1~ 6 are placed with stylar end due upwards

Plate I

1. Sporogenous stage, showing nucellar epidermis, the arrow indicating the sporogenous cell, scale bar= 60 μm ; 2. Showing nucellar epidermis, the arrow indicating initiation of inner integument, scale bar= 60 μm ; 3. Megaspore mother cell stage, showing nucellar epidermis and inner integument (arrows), scale bar= 50 μm ; 4. Megaspore mother cell stage, showing elongation of nucellar epidermal cells, inner integument and primordium of outer integument (arrow), scale bar= 50 μm ; 5. Diad stage, showing young prietal nucellar tissue and integuments, arrow showing an outmost prietal nucellar cell at anaphase of division, scale bar= 50 μm ; 6. Uninucleate stage of aposporous embryo sac, showing prietal nucellar tissue, scale bar= 50 μm ; 7. Showing embellum cells (arrow) and integuments, scale bar= 50 μm ; 8. Mature stage of aposporous embryo sac, showing an embellum cell (arrow), scale bar= 100 μm

Plate II

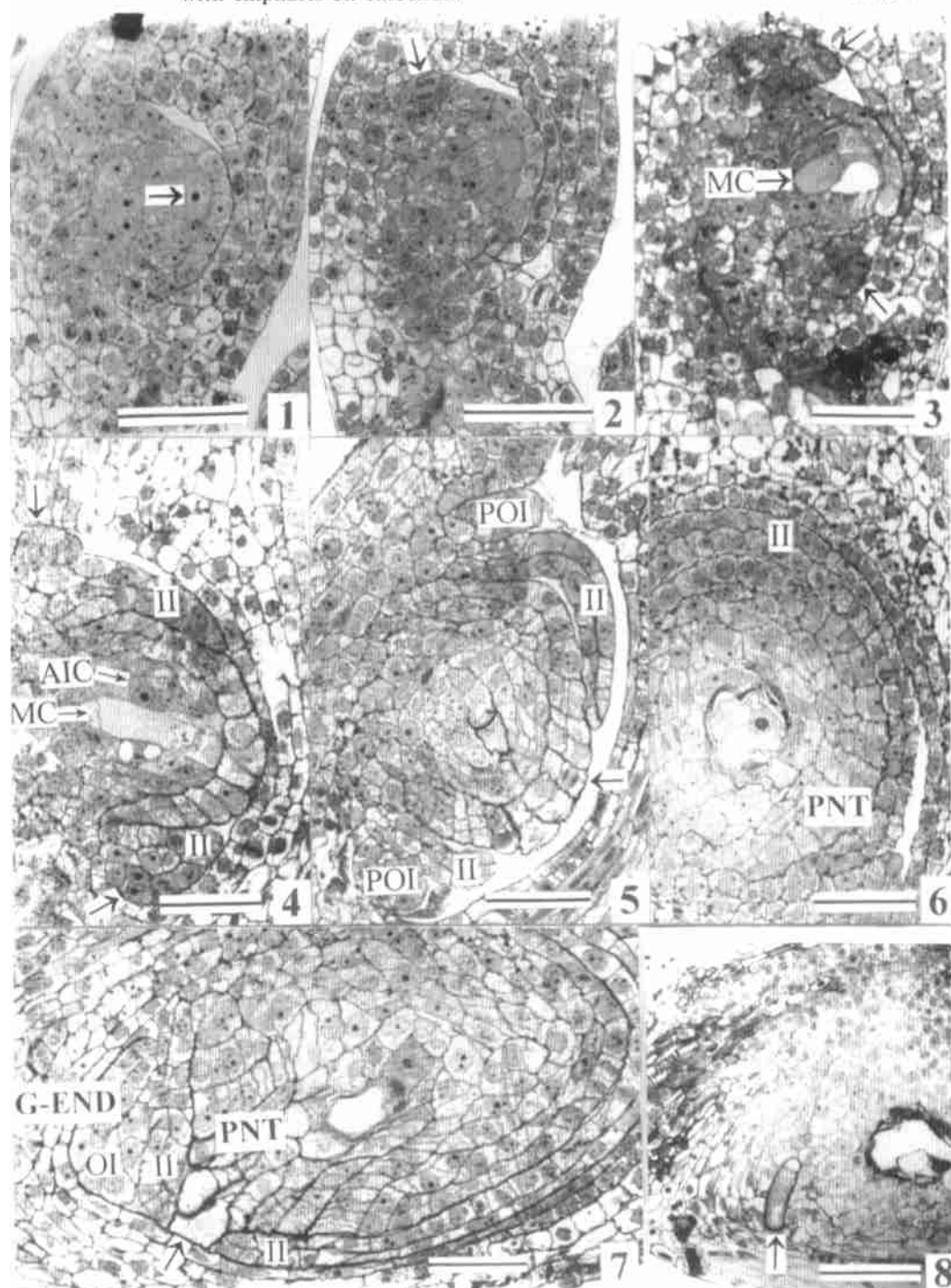
Mature stage of aposporous embryo stage. 9. Showing prietal nucellar tissue and integuments, scale bar= 100 μm ; 10. Showing an embellum cell (arrow) and integuments, scale bar= 100 μm ; 11. Showing an embellum cell (arrow) and integuments, scale bar= 100 μm ; 12. Showing an embellum cell (arrow) and integuments, scale bar= 100 μm ; 13. Showing prietal nucellar tissue, scale bar= 50 μm ; 14. Showing an embellum cell and the egg with the secondary nucleus attached to it, scale bar= 50 μm

刘 林等:非常狼尾草胚珠(着重胚珠附器)发育的特点

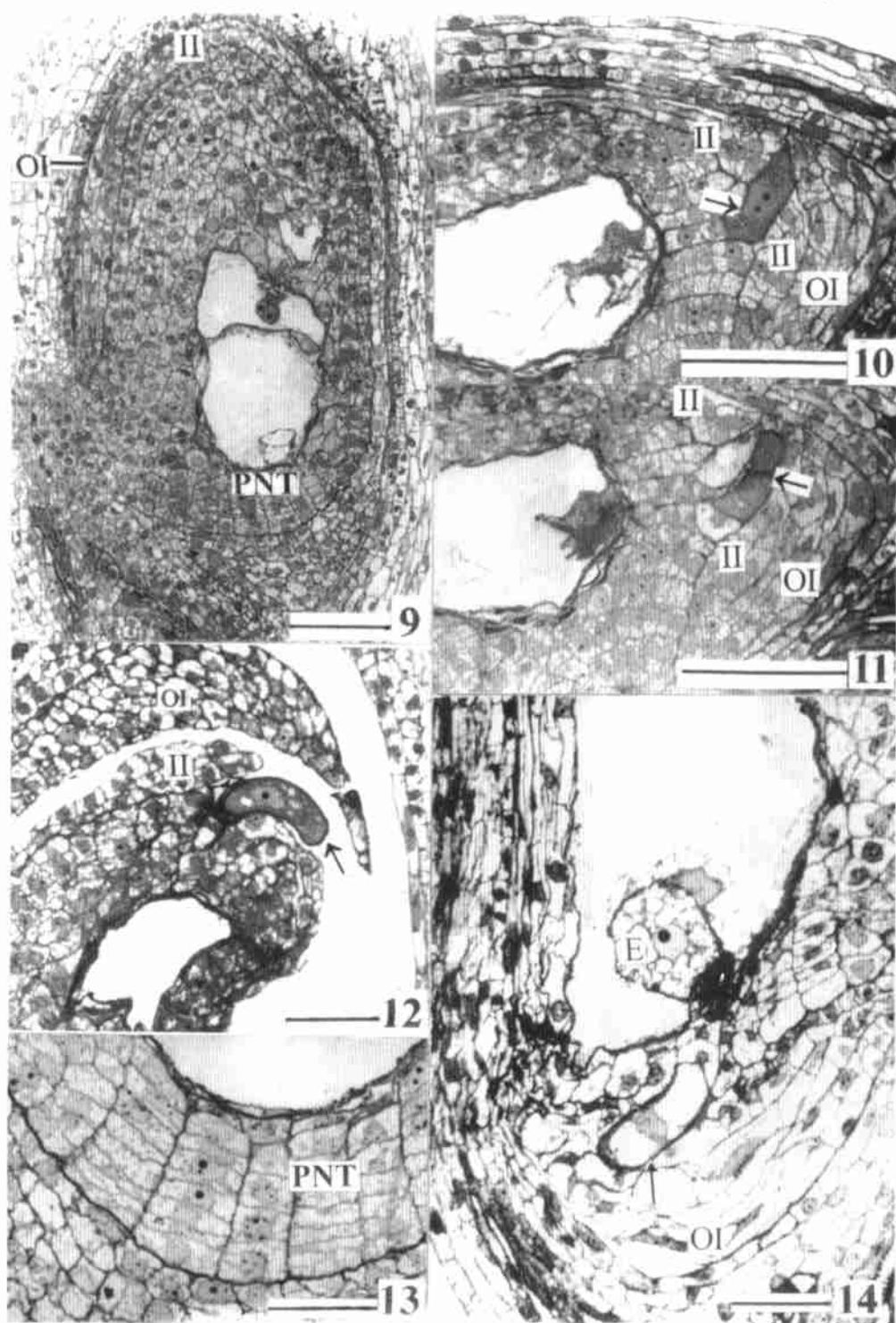
图版 I

Liu Lin *et al.*: Some developmental features of ovule in *Pennisetum squamulatum*,
with emphasis on embellum

Plate I



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text