

# 马尾松雌、雄球花的形态发育\*

王培蒂

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所)

**摘要** 本文报道了马尾松雌、雄球花的形态变化与发育进程。①雄球花(即小孢子叶球):雄球花芽聚生于当年春梢基部,外被芽鳞,芽鳞张开球花显露。小孢子囊由表皮、中间层、绒毡层和造孢组织组成。绒毡层细胞是双核的。小孢子四分体为四面体形和对称形。单核花粉时期花粉外壁延伸成2个大小相同的气囊;成熟花粉具2个原叶细胞、1个生殖细胞和1个管细胞。②雌球花(即大孢子叶球):雌球花芽着生于当年春梢顶端,顶部芽鳞张开后雌球花显露。珠鳞以螺旋状排列在球花中轴上,腹面着生两枚倒生胚珠。胚珠由珠被和珠心组成,单珠被,受粉时珠鳞张开;珠心内含1或2个大孢子母细胞。雌球花各发育阶段的出现时间,均较雄球花迟。

**关键词** 马尾松;雌、雄球花;形态发育

马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)是我国亚热带地区的重要造林树种,也是松脂化工与制浆造纸的主要原料。近年来,马尾松花部形态发育的研究,在雄球花的形态特征和小孢子的发育方面有过报道<sup>[1-3]</sup>,但比较系统的雌、雄球花的形态变化与发育进程的研究,国内外极少报道。本研究的目的在于探明马尾松有性生殖过程中的形态发生规律,以便为杂交育种提供资料,为种子园花粉管理等技术措施的应用提供依据。现将研究结果报道如下。

## 一、材料与方 法

1. 采样地点 试样取自浙江淳安县姥山林场马尾松良种基地的当地种源观察区。地理位置为亚热带东北部,北纬 $29^{\circ}37'$ ,东经 $119^{\circ}3'$ ,年平均气温 $17^{\circ}\text{C}$ ,日平均气温 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的年积温为 $5410^{\circ}\text{C}$ ,年降水量 $1430\text{mm}$ ,年日照 $1951\text{h}$ 。采样部位:固定在种源观察区内8号株(五年生)南向树冠的中上部采样,2号株为后备株。雌球花的始花年龄在栽植后第3年,雄球花在第4年。

2. 采样时间 雄球花芽:自1986年10月5日至1987年2月15日,可见冬芽梢的基部聚生着排列紧密的雄球花芽,外被棕色芽鳞至芽鳞全数松开,这期间每隔 $15\text{d}$ 采样一次。雄球花:1987年3月16日至4月10日及1988年3月中旬至4月17日,芽鳞全数张开前,每隔 $5\text{d}$ 采一次,待全数张开后每天采。

本文于1989年元月16日收到。

\* 该项研究及论文,承蒙李文细教授的指导与审阅,特此致谢。

雌球花芽：1986年10月至1987年4月6日，及1988年3月18日至4月6日，雌球花呈卵圆形，外被浅棕色芽鳞，至顶部芽鳞松开显露红色，每隔15d(或5d)采样一次。雌球花：1987年4月8日至16日，及1988年4月9日至4月28日，每隔5d(或2d)采样1次。

3. 试样处理 试样采集后，及时剥尽紧包的芽鳞，切取球花的上中部分，用FAA液固定，每次固定约20个材料。常规石蜡切片法制片，球花芽及球花均为纵切，切片厚10 $\mu$ m，铁矾苏木精与固绿对染。光学显微镜观察和摄影。

## 二、观察结果

### (一) 雄球花的形态发育

#### 1. 雄球花的外部形态变化

(1) 雄球花芽 10月初雄球花芽成簇聚生在新梢下部，棕色芽鳞紧包芽体越冬。此时雄球花芽极小，纵径仅1.0—1.4 mm，横径0.5—0.8 mm。休眠到翌年2月中旬芽鳞全数松开，此时雄球花芽纵径已达2.8—3.0 mm，横径2.0—2.7 mm，雄球花芽为卵形或倒卵形，淡绿色。一般花枝含雄球花芽9—130个。

(2) 雄球花 3月中旬芽鳞全数张开，淡绿色雄球花显露，质地松软，其纵径为3.6 mm，横径为2.6 mm(图版I-1)。雄球花的中央为一中轴，其上着生小孢子叶36—75枚。螺旋状排列(图版I-2)。每枚小孢子叶的远轴面的基部着生2个小孢子囊(横切面观)，幼时为卵形，成熟时为长卵形。4月上旬雄球花迅速生长，中轴伸长，小孢子叶相互分离，小孢子囊裂开，开始散粉，此时纵径可达4.9 mm，横径则为4.4 mm，至4月中旬散粉结束，历时9d左右。散粉后雄球花随即萎蔫脱落。

#### 2. 小孢子的发育

(1) 造孢组织时期 10月初见到小孢子囊有4层细胞构成的囊壁，囊壁最里面有1层绒毡层，细胞大、质浓、双核。囊内为排列紧密的造孢组织细胞，呈多边形，富有胞质，核大，核内有2—4个核仁(图版I-4)。造孢细胞的有丝分裂见于第一年的10月中旬(图版I-3, 4)。

(2) 小孢子母细胞减数分裂时期 小孢子母细胞的形成，见于2月9—13日。起初与造孢细胞相似，呈多边形，核大，但互相间排裂分散。到了减数分裂时期，细胞变圆，体积增大(图版I-5)。减数分裂一般出现在2月15日左右(图版I-6)。在同一时间固定的材料中，可见一个小孢子囊内的小孢子母细胞减数分裂过程的各个阶段。这反映出马尾松小孢子母细胞减数分裂可以是不同步的。进入末期I，到达两极后的染色体解体转变为2个子细胞核(图版I-7)。3月2日左右减数分裂I结束后，进行减数分裂II，形成四分体。此时，减数分裂全过程完成，随后形成新细胞壁，产生由4个呈扇形的小孢子所组成的四分体(图版I-8)。

(3) 单核花粉粒时期 小孢子四分体分离后形成单核花粉(即小孢子)。3月底两个同等大小的气囊增至最大限度。据观察偶而发现具有三个气囊的花粉粒，还观察到核内三个核仁的。

#### 3. 雄配子体的发育 3月底单核花粉粒的核分裂后，产生一核——由极薄细胞质包围

的靠近极面端的第一原叶细胞, 和另一核——由大量细胞质包围的靠近远极面端的胚性细胞。当第一原叶细胞变为盘状时, 胚性细胞核分裂, 产生第二原叶细胞及位于中央的精子器原始细胞(中央细胞), 二个原叶细胞形成后逐渐退化。与此同时, 中央细胞再次进行分裂, 产生生殖细胞(近第二原叶细胞的一端)和管细胞(于远极面一端)(图版 I-9)。这样小孢子经过三次有丝分裂, 最后形成成熟花粉粒。

成熟花粉粒是4细胞的。据观察, 花粉粒本体长为50—57  $\mu\text{m}$ , 极面观为近圆形。气囊大于半圆形式肾形, 两气囊外壁呈网状花纹。本体与气囊接触处具夹角。干燥时花粉囊壁纵裂, 其开口处有两个小细胞(即开裂细胞), 在机械作用下自动开裂(图版 I-10)散出花粉粒进行传粉, 一般始见于4月初。

## (二) 雌球花的形态发育

### 1. 雌球花外部形态变化

(1) 雌球花芽 雌球花芽常以1—10个着生于新梢顶芽周围, 个别多达34个。秋冬间, 雌球花芽在外形上与营养茎端的休眠顶芽难以区别, 翌年3月中旬因体积逐渐增大, 球花芽才明显可辨(图版 II-1)。雌球花芽呈卵圆形, 不弯曲或略有弯曲, 先端钝尖, 浅绿色, 外被浅棕色芽鳞紧包。3月28日左右芽鳞开始张开并脱落, 此时雌球花芽的纵径为4—5 mm, 横径为3 mm。

(2) 雌球花 4月4日左右雌球花芽顶部芽鳞张开, 同时露出茄红色珠鳞, 即雌球花显露。此后芽鳞自上而下地张开与珠鳞自上而下露出和展开, 珠鳞展开历时5—8 d。珠鳞全数展开后又随即自下而上地以较短时间闭合(待第三年球果成熟时, 再行开裂, 释出种子), 闭合历时1—2 d。此时雌球花(即幼小球果)的纵径为7.0—9.0 mm, 横径4.0—4.5 mm, 茄红色。

雌球花的中央为一中轴, 其上螺旋状排列着苞片, 在苞片腋间的基部着生珠鳞。着生的珠鳞按直斜果纹计一般为5列, 每列鳞数15—18片, 肉质肥厚, 珠鳞的近轴面基部着生2枚倒生胚珠(大孢子囊)。

2. 胚珠的发育 3月18—25日观察到苞片和珠鳞形成(图版 II-2)。3月31日—4月4日, 胚珠分化为珠被和珠心两部分(图版 II-3), 以后珠被和珠心细胞不断分裂。4月11—17日由于珠心游离端珠被细胞分离形成珠孔道, 珠心分化使其深处出现由几层珠心细胞发育的海绵组织, 里面发育着大孢子母细胞(图版 II-4)。从大量切片中见到每一胚珠中只有一个大孢子母细胞, 但个别出现两个并列的大孢子母细胞(图版 II-5), 大孢子母细胞的减数分裂后期见于4月13—19日。21—23日珠被的中间层细胞辐射状地伸长, 形成一圈突起, 封住珠孔道的外面部分, 受粉停止。

从这时起观察到: 有些胚珠的珠鳞细胞呈深色; 珠心游离端的第一层细胞呈深色并萎缩, 顶端平瘪微凹(图版 II-7); 大孢子母细胞部分边上的“海绵组织”呈深色(图版 II-6), 这可能是胚珠败育的开始。

4月中、下旬胚珠迅速发育期间, 还发生以下变化: 雄配子体在珠心内继续发育。11日左右花粉粒穿过珠孔道, 与珠心的暴露面直接接触(图版 II-8), 以后花粉粒萌发出花粉管, 长入珠心组织(图版 II-9)。

## 三、总结与讨论

## (一) 雄球花发育的进程

1. 雄球花外部形态与内部发育的相应关系见表1。正常年份, 雄球花从孢原组织时期到散布花粉粒, 总发育过程跨两个年度需时约173 d, 其中孢原组织时期(即休眠期)约122 d, 从小孢子母细胞的形成到减数分裂末期产生四分体小孢子约需19 d。单核花粉形成到花粉粒成熟约需32 d。

表1 马尾松雄球花外部形态与内部发育相应的时序关系 (单位: mm)

年	日 期 月、日	雄球花芽		雄球花		形 态 特 征	发 育 进 程
		纵 径	横 径	纵 径	横 径		
1986	10.5	1.0—1.4	0.5—0.8			棕色芽鳞紧包雄球花芽	造孢细胞开始有丝分裂
	10.11—2.3	1.3—3.0	0.9—2.3			棕色芽鳞紧包雄球花芽	造孢细胞有丝分裂
1987	2.9—2.13			2.5—3.0	2.0—2.3	少数芽鳞张开, 淡绿色雄球花显露	小孢子母细胞早期
	2.5—2.15			2.8—3.0	2.0—2.7	多数芽鳞张开	减数分裂前期 I
	2.15—3.2			3.1—3.9	2.3—2.8	全数芽鳞张开	减数分裂完成, 小孢子四分体形成
	3.16—3.30			3.0—6.0	2.3—6.0	全数芽鳞脱落, 雄球花转为韭黄色, 质地松软。小孢子叶排列紧密	单核花粉进行有丝分裂
	3.31—4.4			6.0—7.0	5.0—6.0	小孢子叶互相分离, 花粉囊明显可见, 开始散粉	4-细胞花粉成熟, 开始授粉
	4.15—4.20			14.0—17.0	5.5—6.0	散粉结束	停止授粉

注: ① 雄球花芽的早期分化未观察到。② 各年度的雄球花各发育阶段有先后, 现以正常年份的1986—1987年时间列表。

2. 雄配子体的发育 小孢子是雄配子体的第一个细胞。雄配子体的发育是单核花粉经过三次有丝分裂来完成的。授粉后雄配子体在胚珠中继续发育。

## (二) 雌球花的形态发育过程

1. 雌球花的外部形态与内部发育在时序上的相应关系见表2。

2. 雌球花在发育过程中的败育可能有: 受粉前珠鳞的败育; 受了粉的胚珠, 在受精作用前珠心顶端第一层细胞萎缩干瘪; 大孢子母细胞的部分“海绵组织”出现萎缩现象。

## (三) 雄、雌球花在发育进程上的同步性与差异性

雄、雌球花在发育的时间上有以下差异: 雌球花芽的显露较雄球花芽迟5个月, 大孢子母细胞的形成较小孢子母细胞迟26 d; 大孢子母细胞减数分裂的完成比小孢子母细胞迟22 d。可是, 从雌球花芽显露到珠孔道开始闭合的总发育过程只需34 d, 比雄球花的总发育天数少得多。雌、雄球花在发育阶段的时间上虽存在差异, 但两者的花粉授受期是同步的。

## 参 考 文 献

- [1] 肖德兴, 1985, 马尾松小孢子发生和小孢子发育的细胞学观察, 江西农业大学学报, (2):57—59。  
 [2] 蒋辉等, 1986, 松属花粉的形态特征及其意义, 武汉植物学研究, 4(1):17—25。  
 [3] 张卓文, 1987, 杉木、马尾松雄球花形态特征变异性研究初报, 中南林学院学报, 7(2)。  
 [4] [日] 亦井龙男、中井勇, 1984(付英译, 1984), 东京大学筑波试验地松属杂交育种的研究, 林木育种, (130):39—43。

表 2 马尾松雌球花外部形态与内部发育相应的时序关系 (单位: mm)

日期 月、日	雌球花芽		雌球花		形态特征	发育进程
	纵径	横径	珠鳞开展 高度	横径		
3.18—3.25	4.0—5.0	3.0			浅棕色芽鳞紧包雌球花芽	苞片和珠鳞形成
3.31—4.4	4.0—7.0	3.0—3.7			芽鳞紧包雌球花芽	珠被和珠心分化形成
4.9—4.11	4.5—8.0	3.0—4.0			雌球花芽顶部的芽鳞张开, 茄红色珠鳞显露	珠孔道开始形成, 珠被和珠 心细胞不断分裂
4.11—4.17	6.0—8.0	3.0—4.0			雌球花芽顶部的芽鳞张开, 珠鳞显露并展开, 受粉开始	大孢子母细胞时期, 通过珠 孔道花粉粒落在珠心上
4.13—4.19			0.5—6.0	4.0—4.5	雌球花芽的上部芽鳞张开并 脱落, 同时珠鳞显露并展开, 受粉期	大孢子母细胞减数分裂时期
4.21—4.23			4.5—7.0	4.0—4.5	全致珠鳞展开	珠孔开始闭合, 停止受粉
4.24—4.26			6.0—8.0	4.0—5.5	雌球花下部的珠鳞开始闭合	
4.27—4.28					珠鳞全数闭合	花粉粒萌发出花粉管开始长 入珠心

注: ① 雌球花芽的早期分化未观察到。

② 各年度的发育阶段时间有先后, 以材料完整的1988年列表。

③ 雌球花开花是指珠鳞展开状态<sup>[4]</sup>。

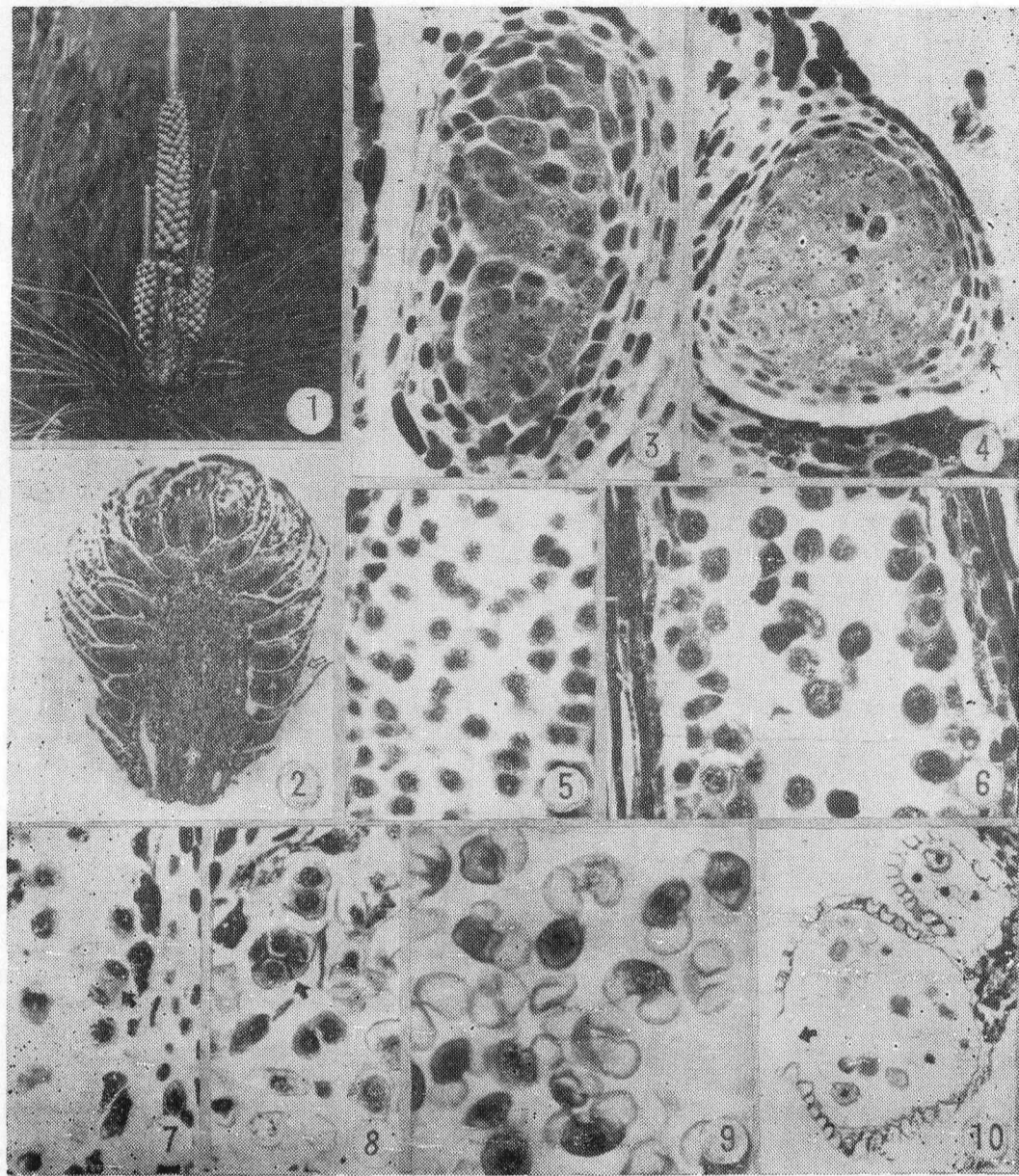
## A STUDY ON MORPHOLOGICAL DEVELOPMENT OF MALE/FEMALE FLOWERS OF MASSON PINE

Wang Peidi

(The Research Institute of Subtropical Forestry CAF)

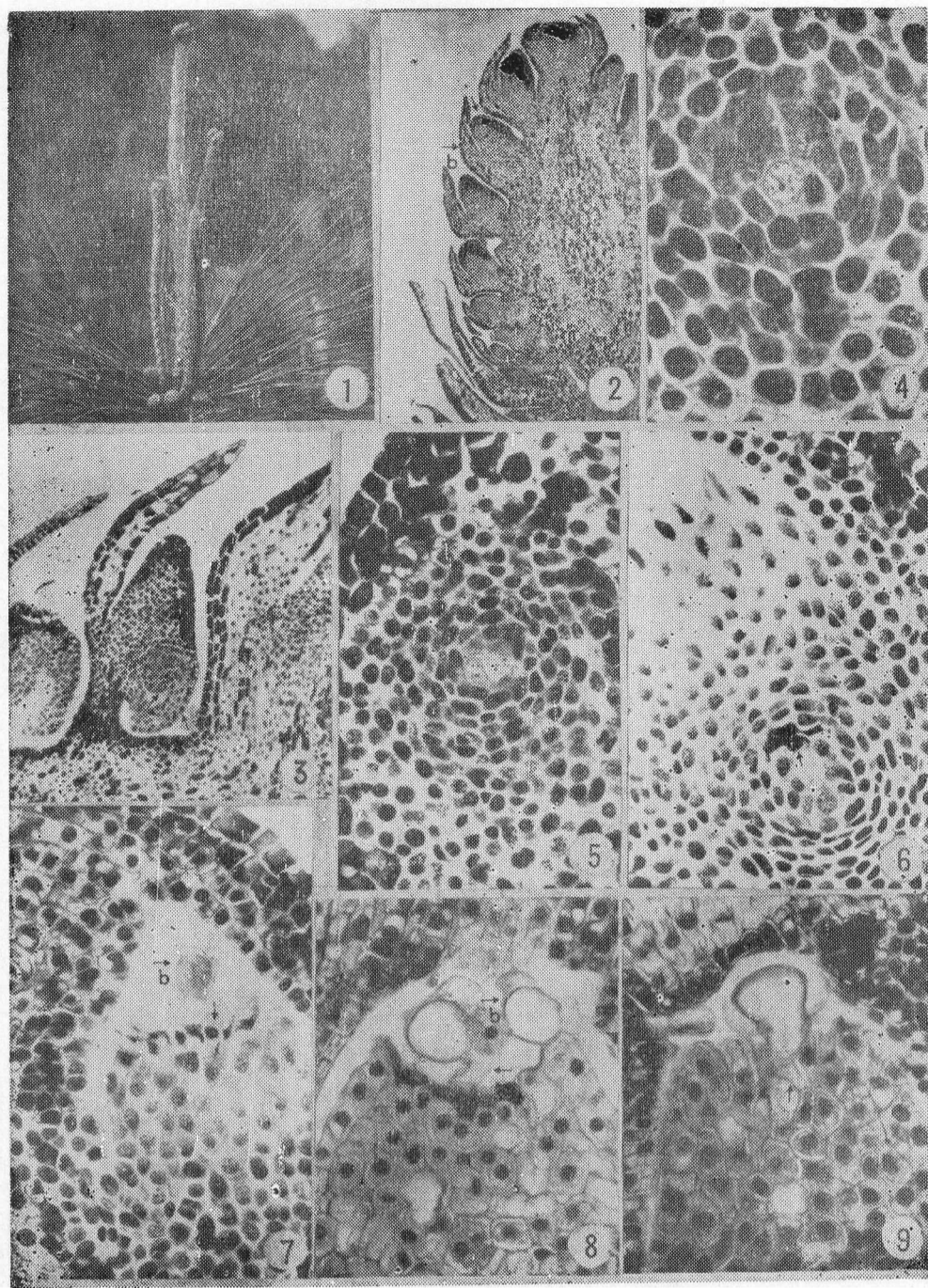
**Abstract** In this paper morphological change and development procedure of male/female flowers of masson pine was reported as follows: ① Male flowers: Male flowers, which were covered by bud scales, aggregated on the lower part of new shoot. It was found that male flowers were naked with scales open. Gynospore sac consisted of epidermis, middle layer, tapetum and sporogenous tissue. Tapetal cell was binucleated and gynospore quadrent was quadrilateral and symmetrical. During monokaryon phase the exhymenine stretched and produced two air sacs of same size. A mature pollen contained two vegetative cells, one generative cell and one tube cell. ② Female flowers: Female flowers were at the top of new shoot, and after the top bud scales opened, the female flowers revealed. The ovule scales, in the rear of which there were two anatropous ovules, arranged in the form of a spiral. The ovule consisted of integuments and nucellus, the former with one layer of tissue and ovule scales open when pollinated, and the latter contained one or two megasporocytes. The appearance of the development of female flowers was later than that of the males in different phases.

**Key words** masson pine; female/male flowers; morphological development



1. 雄球花枝，示雄球花从芽鳞中伸出， $0.20\times$ ；2. 雄球花正中纵切面，示中轴、小孢子叶和小孢子囊， $28\times$ ；3—4 造孢组织时期；3. 示造孢细胞分裂前期、中期及末期， $247\times$ ；4. 示相邻2个造孢细胞分裂中期，自外向内为4层小孢子囊壁细胞和1层绒毡层细胞， $124\times$ ；5. 雄球花芽纵切面，示小孢子母细胞， $247\times$ ；6—8. 小孢子母细胞减数分裂各时期；6. 减数分裂前期Ⅰ， $247\times$ ；7. 减数分裂末期Ⅰ，形成2个子核， $139\times$ ；8. 减数分裂末期Ⅱ，形成小孢子四分体， $276\times$ ；9. 单核花粉粒的三次有丝分裂， $276\times$ ；10. 示花粉囊的开裂， $69\times$ 。





1. 示着生于春梢顶端的雌球花芽,  $0.31\times$ ; 2. 雌球花芽正中纵切面, 示芽鳞、苞片(b)和珠鳞,  $30\times$ ; 3. 雌球花正中纵切一部分, 示苞片、珠鳞、分化的珠被及珠心,  $294\times$ ; 4. 示大孢子母细胞,  $525\times$ ; 5. 示并列的2个大孢子母细胞,  $294\times$ ; 6. 部分海绵组织发育,  $294\times$ ; 7. 示落入珠孔内的花粉粒(b)和游离端珠心细胞发育,  $294\times$ ; 8. 示落在珠心上的花粉粒(b)和已萌发的花粉管,  $294\times$ ; 9. 示长入珠心内的花粉管,  $294\times$ 。