

# 金钱松胚胎发育

谷澍芳 张国娣 林雪红

(浙江林学院)

**摘要** 本文主要阐述金钱松传粉、受精和胚胎发育各期进行的时间和特点。4月上、中旬花粉成熟为传粉期。5月花粉在珠心上萌发, 2精核移入花粉管, 同时颈卵器形成和卵细胞逐渐成熟。6月受精, 受精卵形成新细胞质, 继而发育成为4、8、16细胞至球形原胚, 胚柄延长。7月胚体增大, 根端先分化, 苗端后分化。10月胚成熟。金钱松为简单多胚, 原胚为松型原胚。

**关键词** 金钱松; 传粉; 受精; 胚胎发育

金钱松 *Pseudolarix kaempferi* (Lindl.) Gord. 隶属松科落叶松亚科金钱松属, 为一特产于我国长江中下游以南低海拔温暖地带的珍稀古老的单种属树种, 是国家保护树种之一。同时它又集有用材、观赏、药用等多种经济利用价值。在松科树种中, 关于胚胎发育的研究成果有不少, 而对金钱松的胚胎发育研究, 尚未见系统的报告。为此作者对该树种从传粉、受精、胚胎发育以至种子形成过程进行了较长时间的观察研究, 今将结果报道如下。

## 1 材料与方 法

金钱松雌雄球花均采自浙江林学院校园中成年大树。

1982年2~4月取雄球花花粉囊, 用压片法制片, 醋酸洋红染色, 观察花粉母细胞减数分裂和小孢子、雄配子体形成过程。同时取部分雄球花, FAA液固定, 石蜡制片, 切片厚度10 $\mu$ m, 番红-固绿对染。1984年配合雌球花发育观察又重复观察一次。

1979年5~10月取雌球花不同发育期胚珠新鲜材料解剖观察, 并取部分材料用FAA液和纳瓦兴液固定, 石蜡包埋。同时取部分晚期原胚和幼胚, 固绿染色, 整体封藏。1984年1~7月重复观察, 1~4月每隔4~5日采样, 4月进行人工授粉, 授粉后4月下旬~7月每隔2日采样, 每次5~6个雌球花, 取整体或取胚珠用FAA液固定, 石蜡制片, 切片厚度10 $\mu$ m, 番红-固绿对染, 部分苏木精、桔红G染色, 显微摄影。

## 2 观察结果

### 2.1 雌雄球花形态构造

2.1.1 雄球花<sup>[1]</sup> 雄球花外部形态呈长柱状, 长约1cm左右。纵剖面观, 中央为1球花轴, 轴上着生小孢子叶, 呈螺旋状排列, 小孢子叶远轴面着生2花粉囊。球花轴由表皮、基本组织和维管束组成, 其中纵行贯穿树脂道。小孢子叶切面观, 最外为表皮, 内为基本组织, 其中有维管束和树脂道。花粉囊(小孢子囊)呈卵圆形或圆球形, 囊壁最外层为表皮, 其有两

特点：一是具螺旋纹增厚壁；二是在花粉囊中部围绕一圈小型薄壁异细胞。表皮内绒毡层和中层于花粉形成发育时被吸收。成熟花粉粒(雄配子体)具4核，2退化原叶细胞，1生殖核和1营养核，其外部形态、大小不等，一般体长约35  $\mu\text{m}$ ，体高约30  $\mu\text{m}$ ，具2开展气囊，内外壁薄，适应风传粉，4月下旬，花粉成熟，花粉囊由于干燥，囊壁表皮细胞螺旋加厚壁收缩，在小薄壁异细胞处拉开，花粉散出。

**2.1.2 雌球花<sup>[2]</sup>** 雌球花于5月卵细胞成熟时，外部形态呈菱状椭圆形，高约5~6 cm。纵剖面观，中央为1球花轴，轴上着生苞鳞和珠鳞，呈螺旋状排列，二者基部愈合。球花轴、苞鳞和珠鳞均由表皮、基本组织、维管束和树脂道组成。珠鳞50~60片，轴中部的较大，近轴面基部生有胚珠2个，为倒生胚珠，单珠被，珠心中胚乳(雌配子体)近珠孔端顶部生有颈卵器4~6个，颈卵器外具1层套细胞，颈卵器由8个颈细胞、1个腹沟细胞残余体和1个大型卵细胞组成。卵细胞呈卵圆形、长卵圆形或长椭圆形，纵径一般为400  $\mu\text{m}$ 左右(短者只有278~381  $\mu\text{m}$ ，长者可达513  $\mu\text{m}$ )；横径早期为20~28  $\mu\text{m}$ ，后期达90~105  $\mu\text{m}$ 。卵细胞早期核位于近珠孔顶部，细胞质内有多数液泡；晚期核移至细胞中央，细胞质内出现大量蛋白泡。

## 2.2 传粉

4月上、中旬雄球花轴柄逐渐伸长，并使各球花分散开有利于传粉，下旬花粉散出。同期，雌球花的珠鳞也逐渐向外开展，珠孔张开并分泌出传粉液。珠被唇顶部和珠孔沟侧壁的表皮为乳头状细胞，致其表面粗糙，花粉飞来易附着，花粉落到珠孔后被传粉液粘住并吸进珠孔，落于珠心上，传粉后珠孔闭合，其闭合机制是由于珠被唇部细胞分裂增厚所致。(图版 I, 1~2)。

## 2.3 受精

5月上旬组织切片观察到花粉粒在珠孔沟内或珠心上萌发，中旬观察到多数花粉管伸入珠心组织。花粉管是由花粉粒侧壁生出，营养核首先移入花粉管，其后为生殖核分裂形成的2精核。精核周围有一团细胞质，2精核形状相似，呈球形、椭圆形或长椭圆形。球形者纵、横径约为10.35  $\mu\text{m}$ ，椭圆形或长椭圆形者纵径为10.35~13.8  $\mu\text{m}$ ，横径为6.9~10.35  $\mu\text{m}$ 。第1精核较大些，第2精核较小些。(图版 I, 3~4)。

5月下旬新产生的卵细胞，核位于卵细胞的顶端，细胞内具大量液泡。6月上旬受精前核则移到卵细胞中央，细胞质变深，含有大量蛋白泡，卵核附近出现1个圆形或椭圆形大液泡，因它可能与接受精核有关，有人称它为“接受液泡”(受精液泡)<sup>[3]</sup>(图版 I, 5)。

6月上旬精核与卵细胞合并完成受精。受精后，受精卵核周围出现1圈明显的物质，是为新细胞质，它来自合子的核质和卵细胞环核区的细胞质，新细胞质将来形成原胚和胚本身的细胞质，而卵细胞中其余部分细胞质退化<sup>[3]</sup>(图版 I, 6)。

## 2.4 胚胎发育

金钱松的胚胎发育可以分为下列几个阶段。

**2.4.1 原胚阶段** 6月上旬~下旬均可观察到原胚发育各期，其发育过程如下：

6月上旬受精卵即开始分裂(图版 I, 7)，然后进行第2次分裂，形成4个游离核，4个核向下移动到颈卵器基部，是为4细胞期(图版 I, 8)。接着4个游离核，每个核再分裂1次形成8个核，8个核在颈卵器基部排成2层，每层4个，下层4个形成细胞壁称为初生胚细胞层，上层4个上部都不形成细胞壁，细胞质与颈卵器细胞质相通，该层称为开

放层,此时为8细胞期(图版I,9)。上层细胞再分裂1次形成12细胞原胚(图版I,10),然后下层细胞又再分裂1次,形成16细胞原胚,16个细胞排列成4层,自上而下分别称为开放层、莲座层、胚柄层(初生胚柄层)和胚细胞层(图版I,11)。这里值得注意的是原胚各层细胞排列较规则,每层细胞都是4个(图版II,12)。金钱松的原胚为松型原胚<sup>[3]</sup>。

**2.4.2 胚胎选择阶段** 6月中旬,原胚的胚柄层细胞伸长成管状细胞,形成初生胚柄。同时胚细胞又进行1次分裂,成为2细胞(图版II,12),后端细胞伸长成管状细胞形成次生胚柄,顶端细胞仍为胚细胞将形成原胚。初生胚柄和次生胚柄不断延长,将原胚推入胚乳深处。由于胚柄迅速伸长,最后形成多回卷曲的胚柄系统(图版II,13)。解剖新鲜材料时,可观察到胚柄系统为白色半透明细丝。6月中、下旬原胚发育初期,几个颈卵器中受精卵均可发育,后期各原胚之间发育快慢不同,弱者逐渐被淘汰,只有发育较好、胚柄较长、能将原胚推到胚乳中央者保留下来,一般最后只剩下1个胚。1个颈卵器只有1个胚正常发育,故金钱松为简单多胚<sup>[6]</sup>。6月中旬有的原胚已呈椭圆形,近柄部细胞较大些,顶部细胞小些,中央1个细胞为顶端细胞<sup>[3]</sup>(图版II,14)。

7月上、中旬,幼胚细胞不断分裂增多,整个胚呈长圆柱状,顶部呈半圆形,内部细胞分化为近轴区和远轴区,近轴区细胞较大,横分裂,细胞排列较规则;远轴区细胞较小,细胞分裂无一定规律,因此排列不整齐(图版II,15)。幼胚圆柱体细胞继续分裂,胚体显著增大,并进一步发育。组织切片观察,胚体上部有1~2个横列细胞,是为根原始细胞。其两侧细胞向上侧斜排列,形成1个弧形排列区,在弧形排列区下为根冠区。根冠区下部与胚柄系统相连,在弧形区上部的细胞稍呈圆形,为下胚轴——苗轴区。再往上胚体顶端还未分化,仍保持圆形(图版II,16)。

根冠区继续发育,它的外部区域细胞成侧斜方向排列。中央区细胞则纵行排列在中央成柱状组织,这种结构是为裸子植物所特有的<sup>[3]</sup>。

根原始细胞形成后,苗端的分化也开始了。首先胚体顶端中央部分稍突出形成苗端,其上仍可见一顶端细胞;在苗端周围出现4~5个突起,是为子叶原基,子叶原基着生处的轴部即为初生胚轴——上胚轴(图版II,17、18)。

**2.4.3 胚胎成熟阶段** 8、9月间,幼胚进一步增长、发育和组织分化。10月胚已达到成熟,成熟胚主要包括4部分:苗端、子叶、胚轴(下胚轴)和根端。

**苗端** 苗端中央为圆锥形生长锥,高度约300~450 μm。生长锥顶端分生组织下部已分化出2~3个叶原基和幼叶原始体,其细胞小,细胞核大,细胞质浓,染色较深。

**子叶** 一般4~5枚,着生在苗端下的上、下胚轴间周围。其构造:最外层为胚表皮,内为叶肉。叶肉未分化,细胞小,核大,中央贯穿原形成层。

**胚轴** 主要指下胚轴,较粗壮。上接上胚轴,下与根端相连。其构造:最外层为胚表皮,其内为胚皮层,由9~10层细胞组成。胚皮层内为胚中柱,中柱中央是髓部,其细胞较大,染色淡;髓外为原形成层,细胞长轴形,染色深易区别。

**根端** 连接胚中柱下方的组织为根原始细胞群及其衍生的分生组织,其细胞小、核大、质浓、排列不规则,其最外层为胚表皮。根原始细胞群下面为根冠柱和根冠环柱组织,根冠柱由3~4列纵行排列整齐细胞组成,根冠环柱组织则由向根冠柱倾斜排列的细胞组成(图版II,19)。

根端下部还有部分胚柄残余物。

### 3 小结

(1) 金钱松雌、雄球花的发育, 大、小孢子和雌、雄配子体的形成, 开花, 传粉, 受精, 胚胎发育至种子形成均在同一年内完成。

(2) 关于珠被唇的结构和生理功能, A.S.福斯特曾于1973年报道, Doyle对松属研究的观点之一是:“胚珠珠被的分离顶端被认为有柱头的或接受的功能”<sup>[4]</sup>。作者同意此观点, 并在5月上旬的胚珠组织切片中观察到, 金钱松珠被唇的顶部和珠孔沟的侧壁表皮均为乳头状细胞组成, 并认为这是增加表面粗糙性的一种受粉适应结构。

(3) 关于花粉管萌发问题, 在组织切片和人工培养材料的观察中, 证明花粉管均由花粉粒侧壁伸出, 而不是由二气囊中的远极面生出。

(4) 金钱松原胚发育时细胞数目比较恒定, 排列整齐, 有4细胞、8细胞、16细胞期。在16细胞期, 明显排列成4层, 胚柄层细胞来源于初生胚柄层分裂后的上层。这些特征与松属的相同, 故金钱松原胚为松型原胚。

(5) 金钱松颈卵器4~6个, 每个颈卵器最终只有1个幼胚发育, 故为简单多胚, 这与D. A. Johenson (1950)报道一致<sup>[5]</sup>。

(6) 成熟胚包括4部分: 苗端、子叶、胚轴和根端。这里特别提出苗端已分化, 中央为生长锥, 生长锥下面已有2~3个叶原基和幼叶原始体形成。

#### 参 考 文 献

- [1] 谷澍芳等, 1984, 金钱松雄球花形态构造及小孢子和雄配子体形成, 浙江林学院科技通讯, (1): 13~20。  
 [2] 谷澍芳, 1991, 金钱松雌球花形态构造及大孢子和雌配子体形成, 浙江林学院学报, (2): 10~15。  
 [3] 中国科学院植物研究所形态细胞研究室比较形态组, 1978, 松树形态结构与发育, 北京科学出版社, 107~113。  
 [4] [美] A. S. 福斯特等, 1974(李正理等译, 1983), 维管植物比较形态学, 北京科学出版社, 419。  
 [5] Johansen, D. A., 1950, Plant Embryology Waltham: The Chronica Botanica Company, 24.

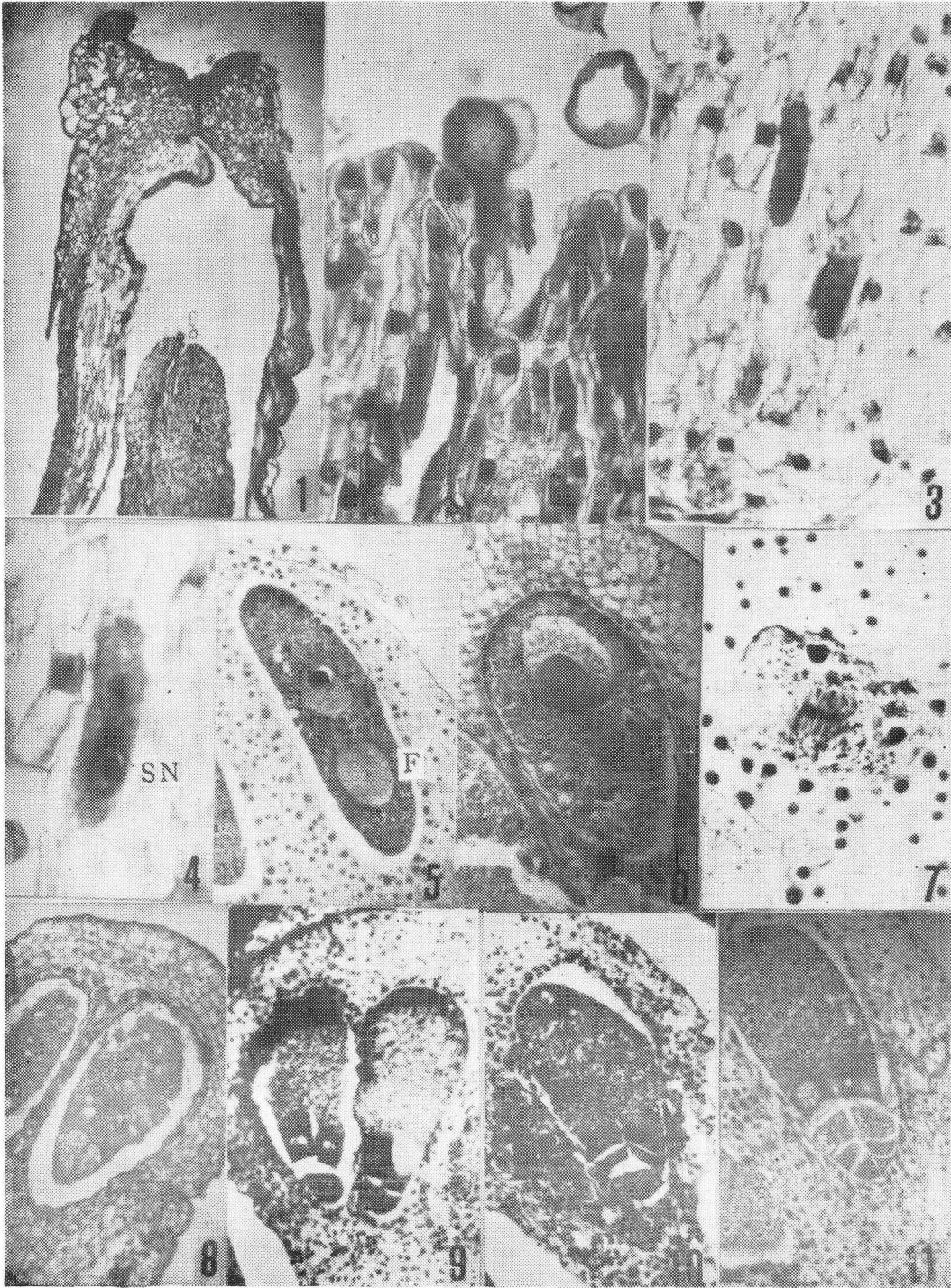
## *The Embryogeny of Pseudolarix kaempferi*

Gu Shufang    Zhang Guodi    Lin Xuehong

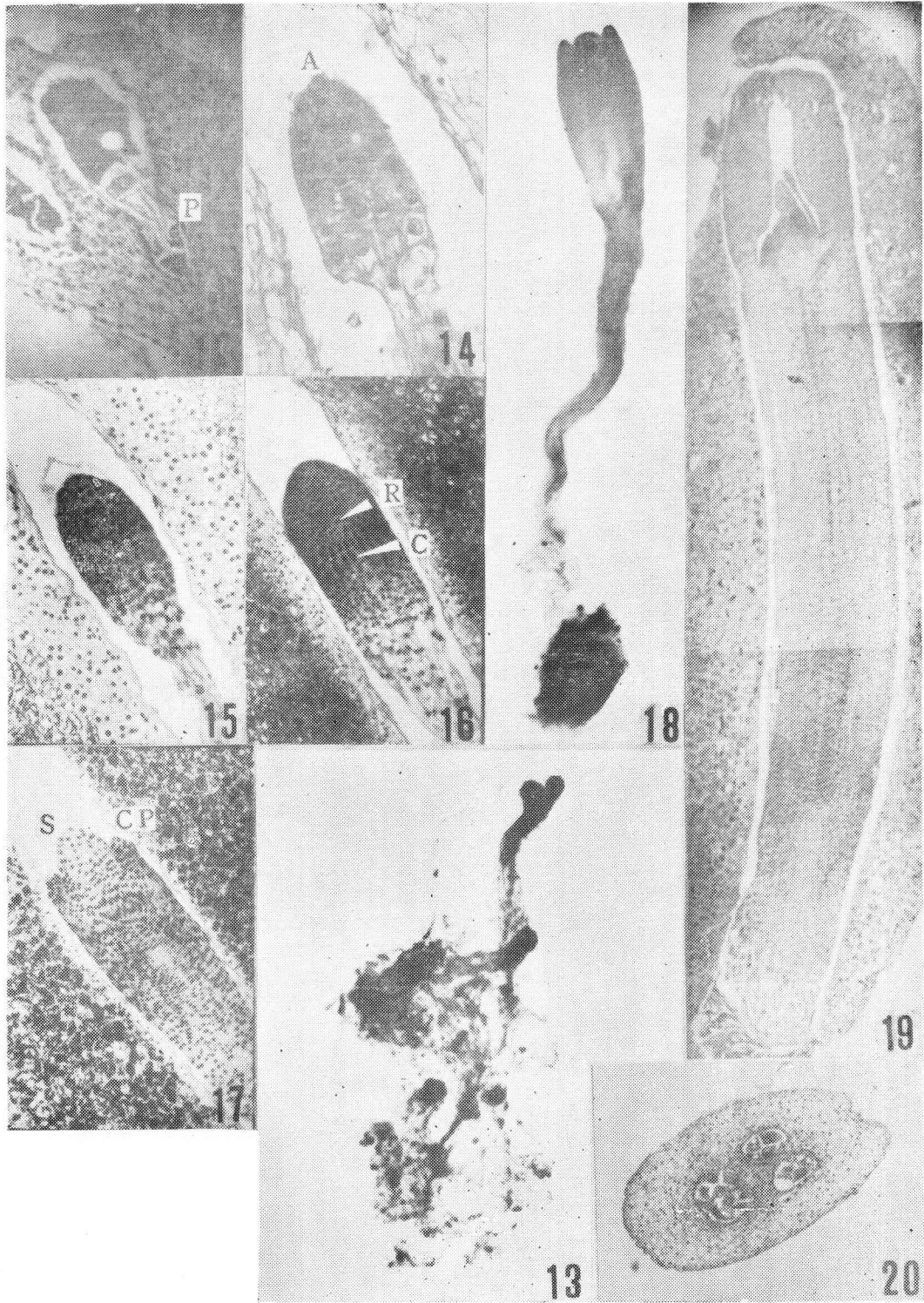
(Zhejiang Forestry College)

**Abstract** The characteristics and different developmental stages in the embryogeny of *Pseudolarix kaempferi* (Lindl.) Gord. were investigated based on two previous papers, which are "The morphology and structure of staminate strobilus and the formation of microspore and male gametophyte in *Pseudolarix kaempferi*" and "The morphology and structure of femineus strobilus and the formation of megaspore and female gametophyte in *Pseudolarix kaempferi*". Pollen matures in early to middle April which is the time for pollination and germinates on nucellus in May. Later, two sperm nuclei move into pollen tube and archegonium forms at the same time. The egg cell in archegonium matures gradually. The zygote produces new cytoplasm, and subsequently develops from 4, 8, 16-cell proembryo to spherical one after the fertilization in June. The suspensor prolongs and the embryo proper enlarges in July. The root tip of embryo differentiates first, and then the shoot apex. Young embryo elongates, develops and differentiates further from August to september. The embryo matures in October, which conforms to simple polyembryony. The proembryo of *P. kaempferi* is referred to *Pinus* type.

**Key words** *Pseudolarix kaempferi*; pollination; fertilization; embryogeny



1.胚珠纵切示珠孔闭合, 80×; 2.花粉在珠心上萌发, 800×; 3.珠心纵切示2花粉管及精核, 800×; 4.花粉管及2精核放大, 2000×; 5.卵细胞示受精液泡, 75×; 6.受精卵示新细胞质, 84×; 7.受精卵第1次分裂, 198×; 8.4细胞原胚, 75×; 9.8细胞原胚, 80×; 10.12细胞原胚, 75×; 11.16细胞原胚, 75×(A: 顶细胞; C: 柱状组织; CP: 子叶原基; F: 受精液泡; P: 初生胚柄; R: 根原始细胞; S: 苗端; SN: 精核)。



12. 示初生胚柄延长和胚细胞分裂, 50 $\times$ ; 13. 示扭曲胚柄和球状原胚, 125 $\times$ ; 14. 幼胚示顶细胞, 150 $\times$ ; 15. 幼胚示近轴区和远轴区, 75 $\times$ ; 16. 幼胚示根端分化, 50 $\times$ ; 17. 幼胚示苗端分化和子叶形成, 50 $\times$ ; 18. 5子叶幼胚, 100 $\times$ ; 19. 成熟胚纵切, 80 $\times$ ; 20. 幼胚横切示每层4细胞, 130 $\times$ (图中字母说明同图版 I)。