

羊奶果的大、小孢子发生与雌雄配子体发育

刘育梅¹, 黄维南²

(1. 厦门华侨亚热带植物引种园, 福建 厦门 361002; 2. 福建省亚热带植物研究所, 福建 厦门 361006)

摘 要: 通过对羊奶果的大、小孢子发生和雌雄配子体发育的研究, 结果表明, 大孢子的发生滞后于小孢子, 小孢子母细胞完成减数分裂 I 期时, 大孢子的发生还只处于孢原细胞时期, 授粉后, 大孢子可能受到某种刺激作用而加速发育, 二者的发育进程和谐且都较快, 一般在 7 d 之内完成。绒毡层发育为腺质型, 胞质分裂为同时型, 成熟花粉为 3 细胞型。倒生胚珠, 基底胎座, 厚珠心, 双珠被, 蓼型胚囊, 孢原细胞直接长大成大孢子母细胞、反足细胞退化早。

关键词: 羊奶果; 大孢子; 小孢子; 雌配子体; 雄配子体

中图分类号: Q 944 46

文献标识码: A

Megasporogenesis, microsporogenesis and development of female and male gametophytes of *Elaeagnus conferta* Roxb.

LIU Yur mei¹, HUANG Wei nan²

(1. Xiamen Overseas Chinese Subtropical Plants Introduction Garden, Xiamen, Fujian 361002, China;

2. Fujian Institute of Subtropical Botany, Xiamen, Fujian 361006, China)

Abstract: The megasporogenesis, microsporogenesis and the development of female and male gametophyte of *Elaeagnus conferta* Roxb. were studied. The results showed that the microsporogenesis rate was higher than megasporogenesis rate. The microsporogenesis had completed meiosis I, while the megasporogenesis was still in the archesporial cell stage. The macrospore development quickened after fertilization, and finished within 7d. The mature pollen grains were 3 celled, and the tapetum belonged to the secretory type. The characteristics of the female gametophyte development were: anatropal ovule, basal placenta, thick nucellar, two integument, archesporial cells grown directly into megaspore mother cells, early degeneration of antipodal cell, and the development of the polygynous type embryo sac.

Key words: *Elaeagnus conferta* Roxb.; megaspore, microspore; female gametophyte; male gametophyte

羊奶果 (*Elaeagnus conferta* Roxb.) 又称密花胡颓子、南胡颓子、大果胡颓子, 是胡颓子科 (Elaeagnaceae) 胡颓子属多年生常绿蔓状灌木, 分布于越南、马来西亚、印度等地热带雨林及我国云南南部和广西南部^[1]。羊奶果具有较高的药用价值, 具收敛止泻、镇咳、解毒等功效。现代药理证明, 用羊奶果喂养小鼠, 对慢性支气管炎有一定的疗效^[2]。果实含的有机酸经浓缩后, 内服对肠内细菌有抑制作用。羊奶果根苦平, 祛风利湿, 行瘀止血, 对传染性肝炎、风湿关节炎、小儿疳积、咯血、吐血、便血、崩漏、白带、跌打损伤等有疗效; 叶微苦、平, 止咳平喘, 对支气管炎、咳嗽、哮喘等有疗效; 果甘、酸、平, 消食止痢, 对肠炎、痢疾、食欲不振等有治疗作用。笔者对羊奶果的营养及药用成分、根瘤固氮作用已进行了一些研

究^[3- 5], 本文继续对羊奶果的胚胎发育进行报道, 旨在为羊奶果的开发利用提供科学依据。

1 材料与方法

在羊奶果花期 (厦门地区 11 月中旬至 12 月下旬) 期间, 采集各发育阶段的花 (包括花蕾刚形成至花衰败期), 用 FAA 固定液固定, 固定材料用常规石蜡切片法制片, 厚度 10~ 14 μm , PAS- 苏木精或铁矾苏木精染色^[6- 7], Olympus 光学显微镜观测并照相。

2 结果与分析

2.1 羊奶果花的外部形态和结构

花芽生于叶腋, 被包于 4 片芽鳞中, 芽鳞被银白色鳞片; 花两性; 花萼筒状, 上部四裂, 裂片楔

状，下部紧包围子房；雄蕊4枚，着生于萼筒喉部，与裂片互生，花丝极短，花药矩圆形，丁字药，内向，2室纵列；花柱单一，细弱伸长，顶端常弯曲，具星状柔毛（图1-1），花盘较小。雌蕊单心皮，可明显分为子房、花柱、柱头三部分（图1-2），子房椭圆形，一室，基部生一倒生胚珠，从子房横切面可看到，子房壁两边细胞较小，排列整齐紧密，中间由5~6层细胞组成，细胞较大，排列较疏松，同时观察到花萼筒中有8个维管束（图1-3，图1-4）。

2.2 羊奶果花的小孢子发生与雄配子体发育

花药为4个药室（图1-5），发育后期每一侧的两个小孢子囊隔壁消失而连通（图1-6）。孢原细胞经平周分裂形成初生壁细胞和初生造孢细胞。

初生壁细胞进行平周分裂，产生一系列的同心圆排列的细胞层，通常3~4层，连同最外面的表

皮构成花药的壁（图1-7），药壁发育是双子叶型^[8]，表皮是最外层，随着花药的增大，表皮细胞只进行垂周分裂并扩展成长条形。初生壁细胞衍生分化成绒毡层、中间层、药室内壁3层结构。

绒毡层细胞在小孢子母细胞期分裂成2核，偶有3核或核不分裂，细胞小，排列较整齐。在小孢子单核期细胞变大，有大液泡。在单核靠边期，细胞开始退化，突入药室腔（图1-8）。绒毡层细胞从形成到解体的整个过程中，始终保持单个细胞，未发现绒毡层细胞的融合，药室腔明显。这种绒毡层为腺质绒毡层^[8]，在整个发育过程始终维持在原来的位置，通过细胞的内表面分泌各种物质提供给小孢子发育的需要，直至花粉成熟后完全自溶，只有少量残余痕迹。

中间层细胞1~2层，在小孢子单核期开始退化，至单核靠边期基本消失。

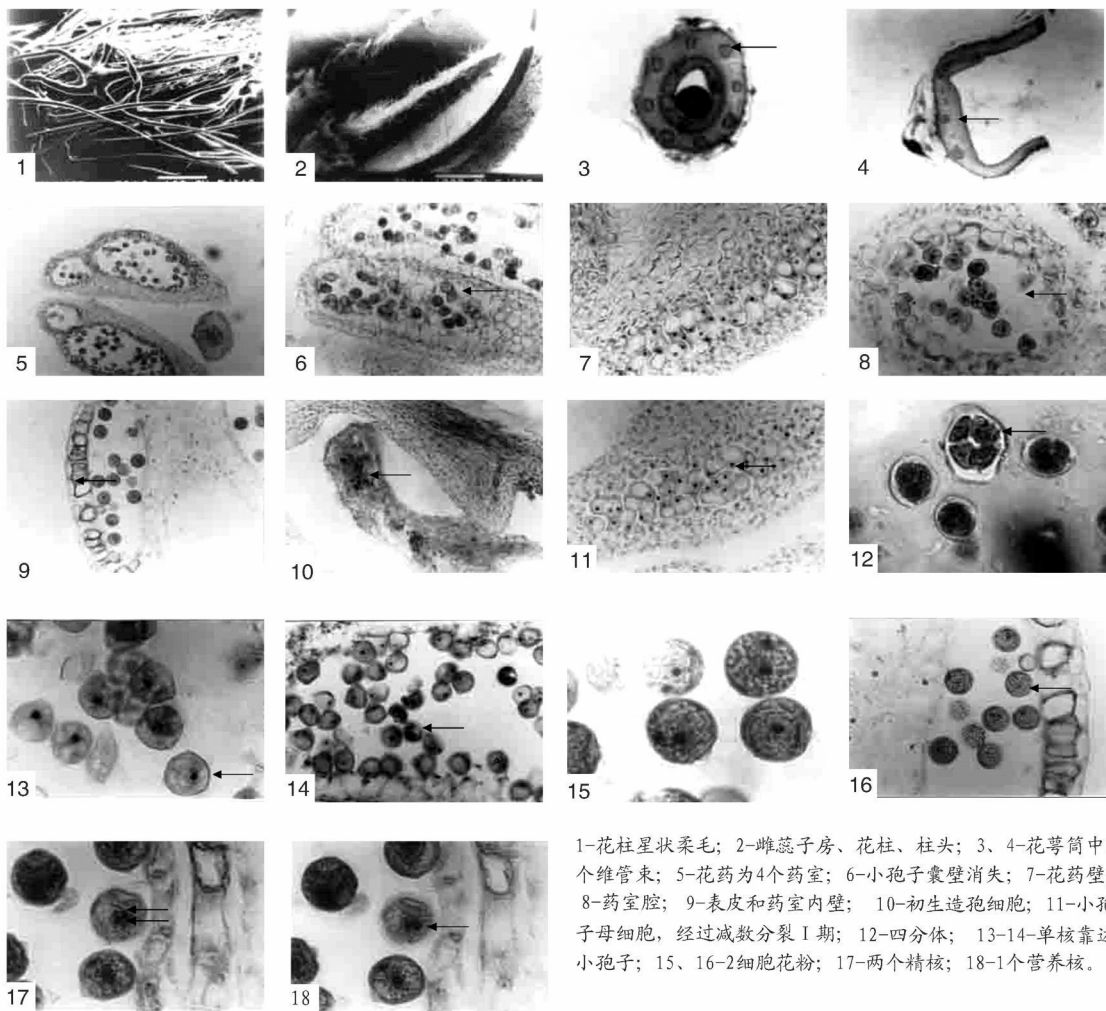


图1 羊奶果的外部形态、小孢子发生及雄配子体发育

Fig 1 Exterior conformation, microsporogenesis and development of male gametophytes of *E. conferta* Roxb

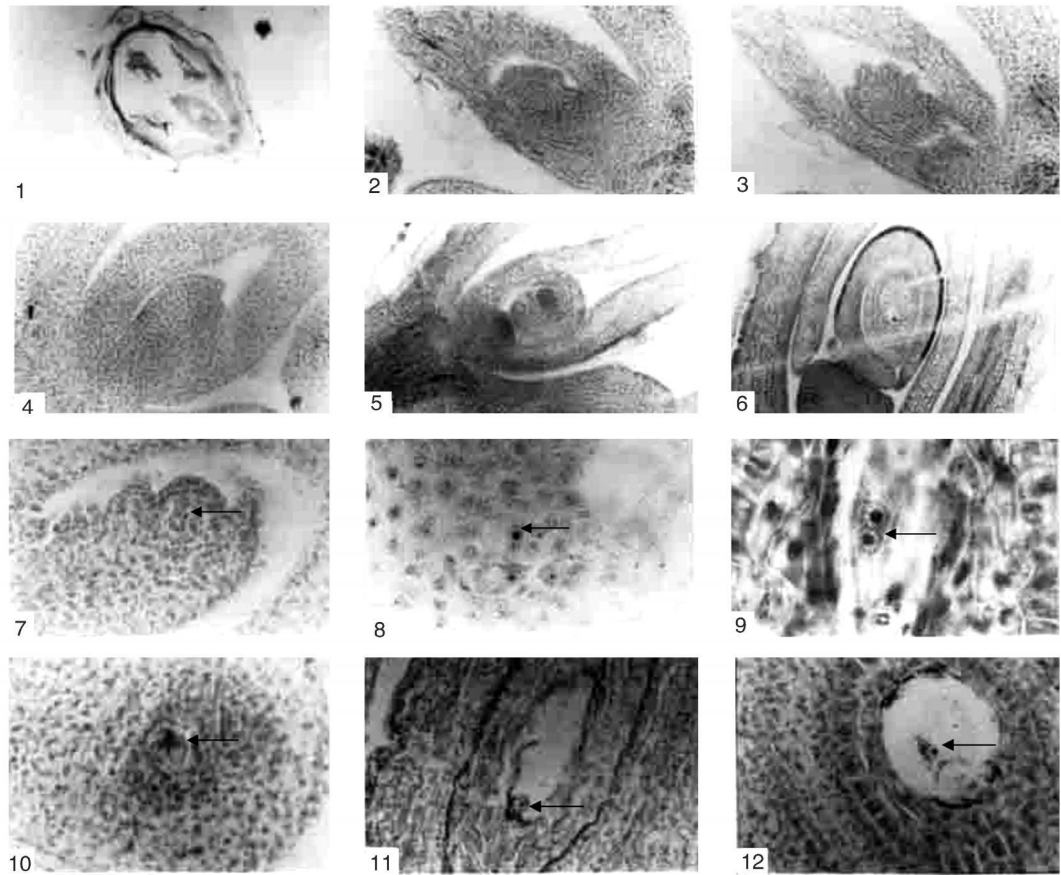
药室内壁在小孢子母细胞期细胞较小，呈长方形，细胞壁较薄。进入单核小孢子期，随着径向壁延长而逐渐变大，呈正方形，并在径向壁上出现次生壁条状加厚。进入花粉成熟期，细胞壁明显加厚转变成成为柱状纤维层。此时，由于中间层和绒毡层相继消失，花药壁由表皮和药室内壁两层结构组成，外层是薄的表皮层，细胞一层，长条形，内层是药室内壁，细胞一层，宽正方形（图 1- 9）。

初生造孢细胞(图 1- 10)直接发育成小孢子母细胞，细胞呈多边形，体积大，核大，位于细胞边缘，小孢子母细胞经过减数分裂 I 期后，没有形成细胞壁，所以 1 个细胞中可见 2 个子核，此期的细胞中仍可见较大的液泡，2 核或者在液泡的同侧，或者被液泡分隔在两边(图 1- 11)。随后，细胞进行减数分裂 II 期，2 核再分裂成 4 核，然后形成细胞壁，此时四分体形成，为共同的胼胝质包围。花蕾纵径 1. 6 mm 左右(不包括花梗)时可观察到四分体，排为“十字交叉型”(图 1- 12)，胞质分裂为同时型^[5]。花蕾

1. 6~ 3. 0 mm，是四分体至单核靠边期阶段，刚从四分体中分离出的小孢子体积较小，单层壁，液泡小而多，进一步发育，液泡变大，核移向一边，为单核靠边小孢子(图 1- 13, 图 1- 14)。花蕾 3~ 5 mm 时，花粉由单核靠边期分裂形成 2 细胞花粉(图 1- 15, 图 1- 16)，此时花粉壁为明显的两层，再发育为成熟的 3 细胞花粉时，可看到 2 个精核(图 1- 17)和 1 个营养核(图 1- 18)常不在同一个平面，没有精核的变形。

2 3 羊奶果花的大孢子发生与雌配子体发育

最先，子房壁基部的胚珠原基只是一团分生组织，经细胞分裂形成棒状原生胚珠，其上部的表皮细胞加速切向和纵向分裂，形成珠被组织原，然后进一步分裂成内外两层。内层发育成内珠被，有 3~ 4 层细胞，外层发育成外珠被，约有 6 层细胞。胚珠先为直生(图 2- 1, 图 2- 2)，后来由于两侧外珠被发育不平衡，一侧细胞增殖明显快于另一侧，致使胚珠很快由直生变为弯生直至倒生(图 2- 3~ 6)。



注：1~ 2- 胚珠先为直生；3~ 6- 胚珠由直生变为弯生直至倒生；7~ 8- 孢原细胞；9- 二分体；10- 功能大孢子；11- 卵器；12- 两个极核。

图 2 羊奶果的大孢子发生与雌配子体发育

Fig 2 Megasprogenesis and development of female gametophytes of *E. conferta* Roxb

发育早期, 珠心近球形, 明显突出珠被之外, 随着胚珠发育, 珠被的分化和生长, 珠心内藏。胚珠发育的同时, 内部第四层细胞下 (珠心的中央) 分化出孢原细胞 (图 2- 7, 图 2- 8), 珠心细胞增多, 珠被延长, 整个胚珠向下弯转, 同时孢原细胞长大成为大孢子母细胞, 大孢子母细胞仍然位于珠心中央, 母细胞经减数分裂先形成二分体 (图 2-

9), 后成直列型四分体, 四分体靠近珠孔端的 3 个细胞依次退化, 合点端的 1 个细胞体积增大为功能大孢子 (图 2- 10), 再经过连续的 3 次有丝分裂, 形成具有 7 细胞 8 个核的成熟胚囊, 但很快反足细胞解体, 成熟胚囊只剩下卵器 (图 2- 11) 和 2 个极核 (图 2- 12)。胚囊为蓼型^[5]。

表 1 羊奶果大、小孢子发育和外部形态的相关性
Table 1 Outer morphology and sporogenesis of *E. conferta* Roxb.

花蕾长度	0.5~ 1.0 mm	1.0~ 1.6 mm	1.6~ 3.0 mm	3.0~ 5.0 mm
小孢子发育	孢原细胞	小孢子母细胞至四分体	四分体至单核期	单核靠边期至成熟花粉
大孢子发育	-	孢原细胞	大孢子母细胞至四分体	功能大孢子至成熟胚囊

3 讨 论

3.1 大孢子的发生滞后于小孢子, 小孢子母细胞完成减数分裂 I 期时, 大孢子的发生还只处于孢原细胞时期, 授粉后, 大孢子可能受到某种刺激作用而加速发育, 所以两者的发育进程和谐, 且发育都较快, 一般在 7 d 之内。

3.2 研究过程中发现, 大、小孢子的发育与花的外部形态存在一定的相关性, 从表 1 可见, 花蕾纵径约为 3 mm 时, 小孢子已发育到单核期, 大孢子发育到四分体时期, 花蕾纵径为 0.5~ 3 mm 时花处于含苞阶段, 而花瓣刚打开、柱头呈微黄时, 大、小孢子基本发育成熟。当柱头显黑时, 此时受精的卵细胞已经在进行胚胎发育了。所以要确定内部的发育情况, 可以参考外部形态。

3.3 与马瑞君等^[9]研究的 4 种沙棘即中国沙棘、棱果沙棘、肋果沙棘、西藏沙棘对比, 羊奶果在雌花发育方面和它们既有相似点又有不同点, 共同特征是: 1 个胚珠、倒生、基底胎座、厚珠心、双珠被、孢原细胞直接长大成大孢子母细胞, 蓼形胚囊、反足细胞退化早等, 不同点是: 内外珠被分别形成的珠孔不呈“S”形, 而是近直线形, 有的胚珠, 内珠被发育得很长, 伸出汇合形成内珠孔, 外

珠被包住内珠被, 没有形成外珠孔。这些结果从生殖方面论证了羊奶果和同科不同属的其他种科内的相似性和属间的差异性。

参考文献:

[1] 冯伟业, 王春田, 陈友光. 羊奶果引种试种报告 [J]. 热带植物学报, 1986, 7 (1): 139- 146.
[2] 黄奋良. 药食兼优的水果——羊奶果 [J]. 中国食品, 1989 (9): 8- 9.
[3] 刘育梅, 黄维南. 羊奶果不同发育阶段根瘤的细胞结构及固氮、吸氢活性 [J]. 热带亚热带植物学报, 2003, 11 (1): 23 - 26.
[4] 刘育梅, 黄维南. 正交实验测定羊奶果叶及树皮的单宁含量 [J]. 海峡药学, 2004, 16 (2): 49- 50.
[5] 刘育梅, 黄维南. 羊奶果种子脂肪酸组成和矿质元素分析 [J]. 热带亚热带植物学报, 2007, 15 (3): 253- 255.
[6] 朱浩然. 植物制片技术学: 第 1 版 [M]. 北京: 人民教育出版社, 1960.
[7] 李正理. 植物切片技术: 第 2 版 [M]. 北京: 科学出版社, 1978: 67- 69.
[8] 胡适宜. 被子植物胚胎学: 第 1 版 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1982.
[9] 马瑞君, 李常宝, 廉永善, 等. 四种沙棘雌花形态及发育研究 [J]. 云南植物研究, 1999, 21 (3): 351- 356.

(责任编辑: 林海清)