

兰花蕉的胚胎学研究

温颖群 廖景平

(中国科学院华南植物研究所, 广东广州 510650)

摘要: 兰花蕉 (*Orchidantha chinensis* T. L. Wu) 的胚珠倒生, 具厚珠心和双珠被。内外珠被形成珠孔。假种皮从外珠被的顶端发生。造孢时期, 胚珠具有一层周缘细胞。造孢细胞发育成大孢子母细胞, 大孢子母细胞减数分裂形成大孢子的线形四分体, 少数三分体, 合点大孢子具功能。胚囊发育属蓼型。成熟胚囊的合点端狭长。胚珠具有珠心冠原和承珠盘, 反足细胞寿命长, 胚珠维管束属于合点后多维管束类型。胚乳发育属核型。种子脱落时, 胚尚未分化出胚芽和胚根。

关键词: 兰花蕉; 大孢子发生; 雌配子体发育; 胚乳发育

中图分类号: Q944.46

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2001)04-0301-05

EMBRYOLOGICAL STUDY ON *ORCHIDANTHA CHINENSIS* (LOWIACEAE)

WEN Ying-qun LIAO Jing-ping

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

Abstract: Embryological features of threatened *Orchidantha chinensis* were studied with the help of a Leitz microscope. Living specimens were collected from the South China Botanic Garden at Guangzhou. Special emphasis is given to the ovule development, megasporogenesis, megagametogenesis and the development of endosperm. The ovules of *O. chinensis* are anatropous, crassinucellate and bitegmic. Micropyle is formed by inner and outer integuments. Aril originates from top end of outer integument. The ovule has a layer of parietal cells at the sporogenous stage. Sporogenous cell develops into a megaspore mother cell, and then divides meiotically into a linear megaspore tetrad, and sometimes triad. Chalazal megaspore is functional. The development of the embryo sac is of Polygonum type. Chalazal end of mature embryo sac is narrow and elongated. The ovule has epistase and hypostase structures. Antipodal cells are longevous. The type of vascular bundle in the ovule belongs to postchalazal multibundles. The development of endosperm is of nuclear type. Plumule and radicle are not differentiated when the seeds fall. We recognize that the elongated part of the ovary in Lowiaceae is functional for continuous development of pollen. Main characteristic differences among 8 families in Zingiberales, and the reproductive biology of Lowiaceae are discussed.

Key words: *Orchidantha chinensis*; Megasporogenesis; Megagametogenesis; Development of endosperm

兰花蕉科(Lowiaceae)仅 1 属 10 种^[1], 主要分布于热带亚洲。兰花蕉科在姜目中的系统位置一

收稿日期: 2001-05-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(39870087); 中国科学院系统与进化生物学特别支持项目资助。

直存在争议:Tomlinson (1962)把兰花蕉科放在第四组(Group 4)并认为它直接由姜目的祖先单独进化而来^[1];Dahlgren (1985)则把兰花蕉科放在姜目八科之首,并认为它不是单独起源的,而是由姜目的祖先衍生出三个分支,其中一个分支衍生出兰花蕉科和旅人蕉科^[2]。兰花蕉科在姜目中的系统位置之所以有争议,主要原因之一是人们尚未完全了解兰花蕉科特殊的生殖生物学特性,而且迄今为止姜目8个科中唯有兰花蕉科的胚胎学研究仍属空白^[4-12]。我国兰花蕉科仅有兰花蕉(*Orchidantha chinensis* T. L. Wu)和海南兰花蕉(*O. insularis* T. L. Wu)两种,且兰花蕉还是国家三级濒危植物。本文通过胚胎学的研究,首次报道了兰花蕉胚珠发育、大孢子发生、雌配子体和胚乳的发育,为进一步研究姜目的系统演化和胚胎学提供资料,亦为探讨兰花蕉濒危的原因及其开发利用提供栽培和育种的基础理论。

1 材料和方法

研究材料采自华南植物园姜园。在兰花蕉花蕾和开花期(2-5月),采集不同发育阶段的子房,FAA固定液固定,铁矾-苏木精整体染色,常规石蜡切片法制片,切片厚度15-20 μm,Leitz显微镜观察并摄影

2 观察结果

2.1 胚珠的发育

花蕾长5 cm左右时,子房胎座表皮下的细胞局部平周分裂,产生指状突起(图版I:1),其前端发育成珠心,基部发育成珠柄。以后珠心与珠柄之间的细胞一侧发育快,另一侧发育慢,产生弯曲,从而形成倒生胚珠(图版I:5,6)。在孢原细胞分裂时期,珠心基部发生一环状的突起,后发育为内珠被(图版I:2)。接着在紧靠内珠被的基部外侧又产生一个环状突起发育成外珠被(图版I:3)。外珠被较内珠被长,内外珠被形成珠孔(图版I:5-8)。珠被与珠心合并处为合点。胎座的维管束延伸到珠柄。

2.2 胚珠结构

珠心 珠心顶端的表皮下有1个体积大,细胞质浓,细胞核大的为孢原细胞,孢原细胞进行平周分裂,产生一个造孢细胞和一个周缘细胞(图版I:2)。周缘细胞垂周分裂形成一层周缘组织细胞(图版I:3)。珠孔端的周缘细胞不进行平周分裂,在二核胚囊时期逐渐消失。造孢细胞两侧的珠心细胞和周缘细胞,以及后部的珠心细胞进行有丝分裂增加珠心细胞,大孢子母细胞被包藏在发达的珠心组织中。兰花蕉胚珠属厚珠心型。随着胚囊的发育,胚囊周围的珠心细胞从二核胚囊开始逐渐被消耗。受精后,胚和内胚乳的发育继续消耗珠心细胞,最后仅剩少部分发育成外胚乳。

珠心冠原和承珠盘 珠孔端珠心表皮细胞从大孢子母细胞时期开始逐渐径向伸长(图版I:4),细胞壁渐渐加厚。胚囊成熟时,长形的表皮细胞排列成扇形的珠心冠原(图版I:8),这种结构有利花粉管进入胚囊;此外,盲囊周围的细胞呈长形,体积大,细胞质少,壁加厚,此结构为承珠盘(图版I:9)

珠被与假种皮 胚珠成熟时,内珠被基部4层细胞,顶端9层细胞,呈棒状。外珠被13-16层细胞。外珠被的内表皮细胞呈正方形,细胞核大,圆形,染色深,以后发育成种子的一层内种皮^[13]。

大孢子母细胞减数分裂时期,外珠被顶端局部内侧细胞分裂较外侧快,使外珠被顶端局部向外弯生,继而发育成3-4条粗毛状裂片的假种皮(图版 I:6,7)。

珠孔 大孢子母细胞时期内珠被渐渐靠拢,减数分裂时期合拢,但仍留有孔隙,形成内珠孔。同时外珠被逐渐超过内珠被,也向中间靠拢形成外珠孔(图版 I:5-8)。

合点 大孢子母细胞时期,合点区的珠心细胞小,核染色深,不断分裂增加新的细胞(图版 I:5)。胚囊成熟时,这些等径的薄壁细胞已有12-15层,形成弧状长条形。种子成熟时,这些薄壁细胞发育成合点区厚壁细胞群^[1]。

维管束 胎座的维管束通过珠柄进入胚珠的合点,在合点区分支,形成8-10条维管束。兰花蕉胚珠维管束属合点后多维管束。

2.3 大孢子的发生

孢原细胞平周分裂产生两个细胞,其下面一个为造孢细胞(图版 I:2,3),造孢细胞直接发育成大孢子母细胞。当花蕾长到11 cm长时,花开放,花药成熟散花粉,此时的胚珠即是大孢子母细胞时期。大孢子母细胞呈长圆形,细胞核大,圆形,细胞质浓(图版 I:4)。

大孢子母细胞继续发育增大。开花7 d后,开始减数分裂,第一次分裂产生2个核,中间形成横的分隔壁,即为二分体(图版 II:13,14)。二分体以同样的方式分裂,形成直线形的四分体(图版 II:15,16),形成4个大孢子。有时也会出现三分体(图版 II:18),这是因为二分体时,其中有一个细胞不再分裂,从而形成三分体。以后,珠孔端的3个大孢子逐渐退化消失,合点端的大孢子继续发育增大,最后占据整个胚囊腔,成为功能大孢子(图版 II:17)。

2.4 雌配子体的发育与结构

开花后12 d,功能大孢子发生连续3次核的分裂。第一次分裂产生二核,它们分别移向两极,不形成壁(图版 II:19)。二核再一次分裂产生四核,在两极各有二核(图版 II:20)。四核又各分裂一次形成八核,珠孔端四核,合点端四核,均没有细胞壁,形成八核胚囊(图版 II:21)。随着核的分裂,胚囊随之扩大。

随后珠孔端和合点端各有一核移向胚囊中央,这两个极核融合,形成中央细胞。珠孔端三核之间产生细胞壁形成三细胞,即一个卵细胞(图版 II:23)和两个助细胞(图版 II:24),两个助细胞紧靠着,与卵细胞排成品字形的卵器。受精后助细胞退化消失,但有个别的助细胞可宿存到游离核形成。幼期卵细胞充满细胞质,随发育产生液泡。合点端是三个反足细胞,染色较深(图版 I:9,10)。反足细胞存活时间较长,在胚乳的游离核形成时,它们仍然存在。

开花后20-30 d胚囊发育成熟为七细胞胚囊。成熟胚囊前端和中间宽,前端圆形,合点端变窄,形成盲囊,反足细胞处在盲囊里面(图版 II:22)。胚囊发育属蓼型^[1]。

2.5 胚乳发育与胚的结构

成熟胚囊进行双受精。花粉管经过珠孔和珠心冠原进入胚囊。一个精子和卵融合形成合子;一个精子与中央细胞次生核融合成为三倍体的初生胚乳核。初生胚乳核经多次分裂,产生大量的核,但不形成壁。这些核是游离状态分布在细胞质中,后因液泡的扩大,被挤到周围(图版 I:11)。发育后期在游离核之间产生细胞壁,变为细胞的胚乳。兰花蕉胚乳的发育属核型胚乳^[1]。

兰花蕉的胚呈圆柱体。种子脱落时,胚乳已充分发育,而胚尚未分化。少数具有胚芽原基和胚根原基的分生组织(图版 I:12)。兰花蕉种子需要经过后熟,胚才能分化出胚芽和胚根

3 讨论

3.1 主要特征与姜目八科的异同

兰花蕉胚珠倒生,厚珠心,双珠被,内外珠被共同构成珠孔。周缘细胞组织仅一层。造孢细胞直接发育成大孢子母细胞。具直线形4分体和少数3分体。胚囊发育属蓼型。成熟胚囊合点端变窄,形成育囊。反足细胞存活时间较长。胚珠具有珠心冠原和承珠盘结构。胚乳发育属核型。种子脱落时,胚尚未分化。以上是兰花蕉胚胎的主要特征。

根据前人的资料和研究,胚珠属厚珠心,双珠被并具珠心冠原结构,胚囊发育主要属蓼型,这是姜目8个科共有的特征^[4-12]。但是在姜科和闭鞘姜科中有个别种的胚囊发育属五福花型^[1]和百合型^[11]。姜目中除竹芋科胚珠弯生^[10]以外,其它7科均是倒生胚珠。姜科和闭鞘姜科胚乳发育属沼生目型^[5,8,12],其它6科胚乳发育属核型^[10,11]。造孢时期,芭蕉科具2-3层周缘细胞^[10],其它7科只有一层周缘细胞^[5,8-12]。兰花蕉科的反足细胞寿命较长,其它7科反足细胞短命^[5-7,10,11]。以上是8科不同之处。

3.2 假种皮的发生

兰花蕉大孢子母细胞减数分裂时期,外珠被顶端局部内侧细胞比外侧细胞分裂快,使外珠被顶端局部向外弯生,弯生的部分发育成假种皮。这与 Sachar 等人报道的姜科假种皮是由外珠被形成的看法一致^[7]。

3.3 兰花蕉的生殖生物学特性

兰花蕉传粉至受精的间隔期大约为20d左右。开花时花药已成熟散花粉,花粉主要是单核花粉,少数为2-细胞花粉^[14]。此时胚珠只是大孢子母细胞时期,开花后20-30d胚囊发育成熟。

兰花蕉花期为1个月,每朵花的花期为5d。兰花蕉开花时柱头已发育成熟,具有单细胞长毛状腺组织,腺组织有许多粘液^[14],在5d单花期中能够接受花粉,萌发的花粉管经过花柱进入子房的延长部,花粉中的单核细胞和2-细胞随之进入延长部。花凋谢后,单核细胞和2-细胞在延长部20d左右,继续发育产生两个精子与成熟胚囊进行双受精。兰花蕉子房延长部除了对子房具有保护作用^[14]外,还成为花粉继续发育的场所,这是首次发现的功能。

参考文献:

- [1] Wu T L, Kress W J. *Lowiaceae* [A]. In: Wu Z Y, Raven P H. *Flora of China* Vol. 24 [M]. Beijing: Science Press and St. Louis Missouri Botanical Garden Press, 2000, 319.
- [2] Tomlinson P B. Phylogeny of the Scitamineae [J]. *Evolution*, 1962, 16: 192-213.
- [3] Dahlgren R, Rasmussen F N. Monocotyledon evolution: characters and phylogenetic estimation [A]. In: Hecht M K, Wallace B, Prance G T. *Evolutionary Biology* [M]. 1983, 16: 255-395.
- [4] Panchaksharappa M G. *Zingiberaceae* [J]. *Indian Natl Sci Acad Bull*, 1970, 41:380-385.
- [5] Panchaksharappa M G. Embryological studies in the family Zingiberaceae 1. *Costus speciosus* Smith [J]. *Phytomorphology*, 1962 12:418-430.

- [6] Panchaksharappa M G. Embryological studies in some members of Zingiberaceae 2. *Elettaria cardamomum*, *Hibbertia caulina* and *Zingiber macrostachyum* [J]. *Phytomorphology*, 1966, 16:412-417.
- [7] Sachar R C, Arora U. Some embryological aspects of *Annonum deudbatum* and *Hedycheum acuminatum* [J]. *Bot Gaz*, 1963, 124:353-360.
- [8] Raghavan T S, Venkatasubban K R. A contribution to the morphology and cytology of *Alpinia calcarata* Rose. with special reference to the theory of zingiberous flowering [J]. *Proc Indian Acad Sci B*, 1941, 13:325-344.
- [9] Grootjen C J, Bouman F. Development of the ovule and seed in *Costus cuspidatus* (N. E. Br) Maas (Zingiberaceae), with special reference to the formation of operculum [J]. *Bot J Linn Soc*, 1981, 83:27-39.
- [10] Johri B M, Ambegaokar K B, Srivastava P S. *Comparative Embryology of Angiosperms* [M]. New York: Springer-Verlag, 1992, 982-993
- [11] Mauritzon J. *Samenbau und Embryologie einiger scitamineen* [J]. *Lunds Universitets Arsskrift*, 1936; 31:1-31.
- [12] 钱南芬, 张振珏, 砂仁雌配子体发育与受精过程的观察 [J]. *植物学报*, 1984, 26(4):365-371.
- [13] 温颖群, 廖景平, 吴七根. 兰花蕉种子的解剖学和组织化学研究 [J]. *广西植物*, 1997, 17(3):235-241.
- [14] 温颖群, 廖景平. 兰花蕉花的形态解剖学 [J]. *热带亚热带植物学报*, 1999, 7(4):329-336.
- [15] 胡适宜. *被子植物胚胎学* [M]. 北京: 高等教育出版社, 1982, 67-100.

图版说明

图版 I

1. 每个子房室有两个指状突起, ×102; 2. 孢原细胞分裂成造孢细胞和周缘细胞, 箭头示内珠被的发生, ×256; 3. 造孢时期的胚珠, 示外珠被的发生(白箭头)和一层周缘细胞(黑箭头), ×160; 4. 大孢子母细胞, 示珠孔端珠心表皮细胞径向伸长, ×448; 5. 大孢子母细胞时期的胚珠, 示胚珠的倒生, ×64; 6, 7. 胚珠, 箭头示假种皮由外珠被产生, 6. ×64; 7. ×42; 8. 珠心冠原结构(箭头), ×160; 9. 珠盘结构, ×330; 10. 反足细胞, ×240; 11. 游离核(箭头), ×66; 12. 胚内的胚芽和胚根原基, ×99。

图版 II

13. 大孢子母细胞减数分裂末期 I, ×512; 14. 二分体, ×512; 15. 大孢子母细胞减数分裂末期 II, ×512; 16. 线形四分体, ×384; 17. 线形四分体, 示合点端具功能大孢子和 3 个退化的大孢子, ×384; 18. 三分体, ×512; 19. 二核胚囊, ×384; 20. 四核胚囊, ×256; 21. 八核胚囊, ×384; 22. 成熟胚囊, ×132; 23. 卵, ×204; 24. 助细胞, ×160。

Explanation of plates

Plate I

1. Two fingerlike protuberances in each locule of ovary, ×102; 2. Archisporial cell divides into a sporogenous cell and a parietal cell. Arrow indicates the initiation of inner integument, ×256; 3. Ovule at sporogenous stage showing the initiation of outer integument (white arrow) and a layer of parietal cells (black arrow), ×160; 4. Megaspore mother cell showing nucellar epidermal cells which are radially elongated at micropylar end. ×448; 5. Ovule at megaspore mother cell stage is anatropous, ×64; 6, 7. Ovules showing aril formation (arrows) from outer integument, 6. ×64, 7. ×42; 8. Epistase structure (arrow), ×160; 9. Hypostase structure, ×330; 10. Antipodal cell, ×240; 11. Free nucleus (arrow), ×66; 12. Plumular primordia and radicle in embryo, ×99.

Plate II

13. Meiosis at telophase I in megaspore mother cell, ×512; 14. Dyad, ×512; 15. Meiosis at telophase II in megaspore mother cell, ×512; 16. Linear tetrad, ×384; 17. Linear tetrad showing functional megaspore at chalazal end and three degenerated megaspores, ×384; 18. Triad, ×512; 19. Two-nucleate embryo sac, ×384; 20. Four-nucleate embryo sac, ×256; 21. Eight-nucleate embryo sac, ×384; 22. Mature embryo sac, ×132; 23. Egg, ×204; 24. Synergid, ×160.