

# 玉簪大小孢子发生及雌雄配子体发育

王金子

北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083

**摘要** 以玉簪(*Hosta plantaginea* Aschers)为试材,采用石蜡切片法研究其大小孢子的发生及雌雄配子体的发育,比较了花蕾长度与雌雄配子体发育的对应关系,为进一步研究重瓣玉簪的形成原因和分子机制奠定胚胎学基础。结果表明:玉簪胚囊发育为贝母型;花药为四室,腺质绒毡层;花粉母细胞减数分裂为连续型;四分体呈四面体型;成熟花粉为三细胞结构,有2个较小的精细胞和1个较大的营养细胞。

**关键词** 玉簪; 大小孢子发生; 雌雄配子体发育; 石蜡切片法

**中图分类号** Q 944.42; Q 944.45; Q 944.58 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2011)03-0295-05

玉簪(*Hosta plantaginea* Aschers)为百合科玉簪属植物,是多年生草本花卉<sup>[1]</sup>,花白色、气味芳香,分布于四川、湖北、湖南、江苏、安徽、浙江、福建、广东等地。国内对百合科植物的形态解剖学、胚胎学、组织培养、细胞学及分类学等方面的研究有过一些报道<sup>[2-7]</sup>,但对玉簪的胚胎学研究较少<sup>[8]</sup>。同时,发现存在重瓣玉簪及其他品种玉簪<sup>[9]</sup>,本研究探讨单瓣玉簪大小孢子发生以及雌雄配子发育的过程,并比较花蕾长度与雌雄配子体发育的对应关系,以积累有关玉簪胚胎学研究的资料,为进一步研究重瓣玉簪的形成原因和分子机制奠定胚胎学基础。

## 1 材料与方法

采集北京林业大学校园内的单瓣玉簪,取不同大小的顶芽(长度分别为2、4、6、8、10、15、20、25、30、35、40、50、60、80、110 mm)的花蕾,用FAA固定液固定保存。在Leica M165 C型体式显微镜下解剖、观察、拍照并记录。成熟花粉在Hitachi S-3400N扫描电子显微镜下观察其超微结构。采用常规石蜡制片法<sup>[10]</sup>制成石蜡连续切片,切片厚度10  $\mu\text{m}$ ,以1%番红-0.2%固绿双重染色,在Leica DM60000 B全自动光学显微镜下观察不同时期的切片,并拍照记录。

## 2 结果与分析

### 2.1 玉簪花器官的形态学特征

玉簪花期为7—9月,果期为8—9月,圆柱形蒴果。花被片6枚、深绿色;花瓣6枚、白色(图1-A、B);雄蕊6枚,每个花药含4个花粉囊,花粉粒大,表面有网纹纹饰(图1-C);雌蕊1枚,花柱超出花冠,柱头有浓密且成黄绿色的柱头毛(图1-D)。子房上位,子房外壁有蜡状物质(图1-E)。3心皮3室,3心皮彼此联合成合生雌蕊,胚珠着生在每个心皮的内侧边缘上,为中轴胎座。胚珠多数、倒生、内外两层珠被、薄珠心(图1-F)。

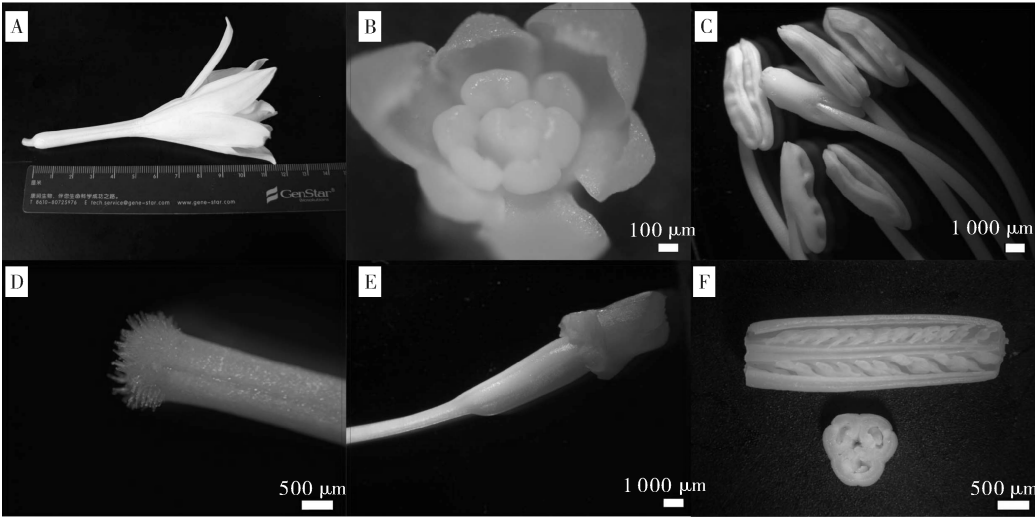
### 2.2 大孢子的发生和雌配子的形成

1)大孢子发生。胚珠发育初期,在心皮内侧沿中轴胎座上产生一团突起,即胚珠原基(图2-A);胚珠原基逐渐增大,最后分化为具有珠被、珠心和珠柄的成熟倒生胚珠。它的珠柄细长,整个胚珠扭转成倒钩状。胚珠发育初期,珠心细胞大小较为一致,在珠被发育的同时,珠心中产生1个孢原细胞(图2-B)。玉簪胚珠属薄珠心类型,孢原细胞不经分裂,直接长大形成胚囊母细胞(或称作大孢子母细胞)。大孢子母细胞(图2-C)细胞核大而明显,细胞质浓,细胞器丰富。此后大孢子母细胞的减数分裂历经2次连续分裂。

收稿日期: 2011-02-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(30901141)

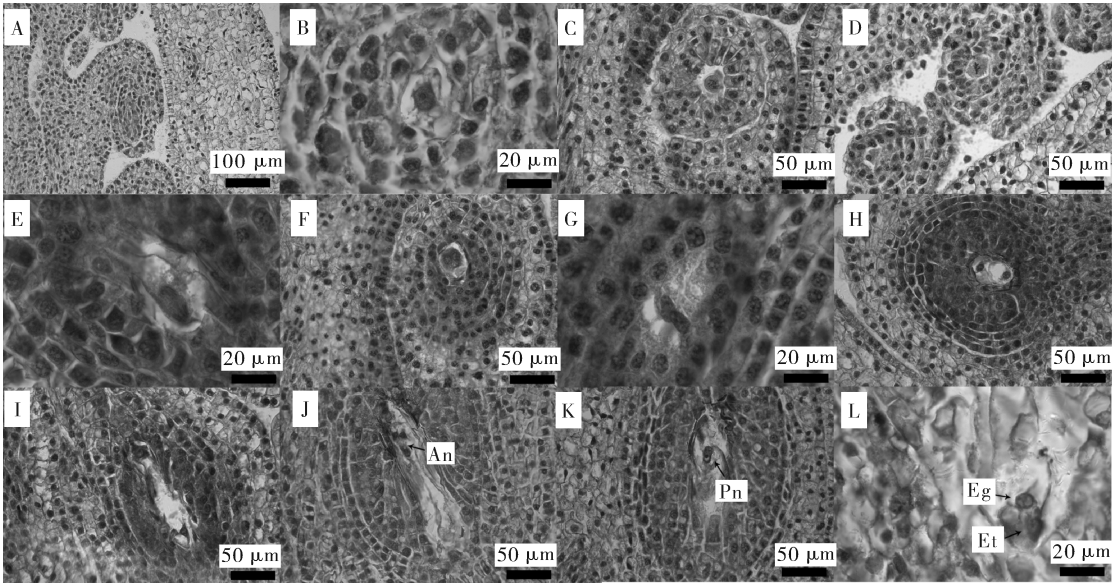
王金子,硕士研究生,研究方向: 植物发育生物学. E-mail: jinzi0126@163.com



A:玉簪花侧面观 Side view of *H. plantaginea* corolla; B:六枚花被片 Six tepals; C:雄蕊 Stamens; D:柱头 Stigma; E:子房外部形态 The external form of the ovary; F:子房横切、纵切 Vertical section and transverse section of the ovary.

图 1 玉簪花器官的形态解剖特征

Fig.1 Morphological observation of *Hosta plantaginea* Aschers



A:倒生胚珠 Anatropous ovule; B:孢原细胞 Archesporial cell; C:大孢子母细胞 Megasporocyte; D:大孢子母细胞第 1 次减数分裂中期 Megasporocyte cells meiosis in the anaphase I; E:大孢子母细胞第 1 次减数分裂后期 Megasporocyte cells meiosis in the meta-phase I; F:二分体大孢子 Dyad of megaspores; G:四分体大孢子 Tetrad of megaspores; H:二核胚囊 Two-nuclear embryo sac; I:四核胚囊 Four-nuclear embryo sac; J:反足细胞 Antipodal cells; K:极核 Pole nucleus; L:卵器 Egg apparatus.

图 2 玉簪大孢子发生和雌配子体发育

Fig.2 Megasporogenesis and development of female gametophyte of *Hosta plantaginea* Aschers

2)雌配子的发育。玉簪大孢子减数分裂的全过程包括:①第 1 次减数分裂:大孢子母细胞经过 1 次分裂(图 2-D、E),形成了 2 个单倍体子核,即二分体时期(图 2-F)。②第 2 次减数分裂:二分体再次分裂形成 4 个单倍染色体数目的大孢子(图2-G)。4 个大孢子中的 3 个靠近合点端,1 个大孢子核位于珠孔端。合点端的 3 个大孢子核的纺锤体相互融合形成 1 个三倍体的大纺锤体,此时形成二核胚囊(图 2-H)。

减数分裂后经历 2 次有丝分裂。第 1 次有丝分

裂三倍体的大纺锤体形成 2 个三倍体的大核，一个单倍体小核分裂为 2 个单倍体小核，此时形成四核胚囊(图 2-I)。第 2 次有丝分裂形成雌配子体，其中含 4 个三倍体的大核，即大极核和 3 个反足细胞核；4 个单倍体小核，即小极核和卵器的 3 个细胞核，即八核胚囊。此时，形成了成熟胚囊，由 3 个反足细胞(图 2-J)、2 个极核(图 2-K)和卵器(图 2-L)组成，其中卵器由 1 个洋梨形卵细胞和 2 个长茄形助细胞组成，为雌性生殖单位。

2.3 玉簪小孢子的发生和雄配子的发育

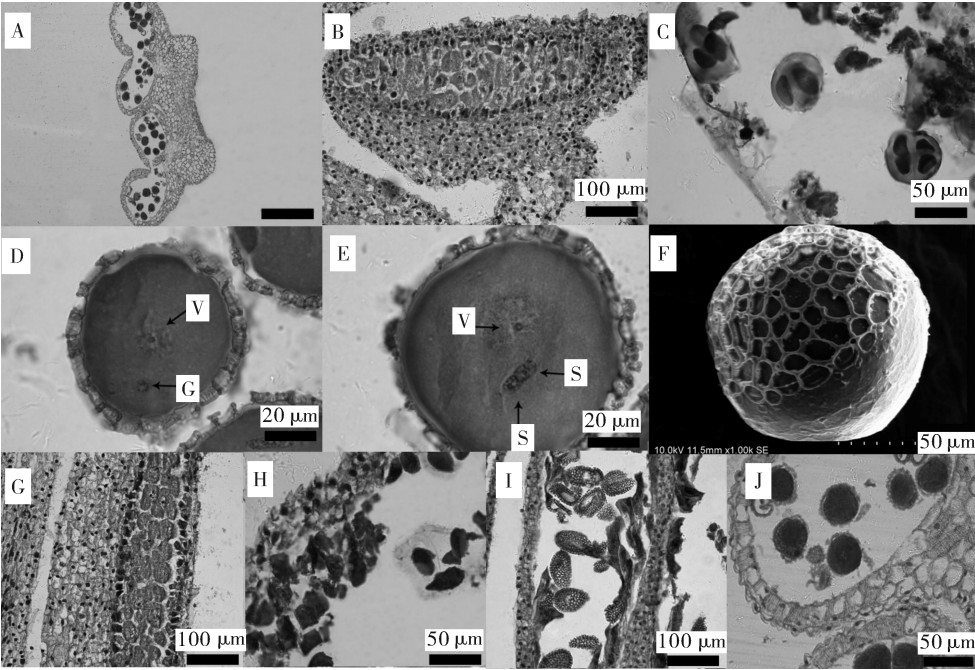
1)玉簪花药结构。花药是雄蕊的重要组成部分，玉簪花药具有 4 个花粉囊(药室)，分为左右两半，中间由药隔相连，由雄蕊原基发育而来。初期幼嫩花药的结构很简单，内部是一团基本分生组织和中央的原形成层，外围由一层原表皮覆盖，花药原基一侧分化出的孢原细胞分裂形成内外 2 层细胞，外层为壁细胞组织，内层为造孢组织。壁细胞继续分裂形成花粉囊的壁，它位于花药表皮之下，分化为 3 层，即纤维层、中层、绒毡层(图 3-A)。

2)小孢子的发生。孢原细胞分裂形成的 2 层细

胞中，内层细胞(即造孢组织)分裂发育为花粉母细胞又称小孢子母细胞(图 3-B)。小孢子母细胞常为多边形，细胞体积大，细胞核明显，细胞质浓厚，无明显液泡。小孢子母细胞之间渐渐分离，经过减数分裂，形成四面体型或十字交叉型四分体(图 3-C)。四分体末期，小孢子彼此分离。

3)雄配子的形成。经过进一步分化，小孢子体积明显增大，变成长圆形的单核花粉粒。单核花粉粒进行有丝分裂，形成 2 个大小不等的营养细胞和生殖细胞。营养细胞核较大，生殖细胞核较小，生殖细胞核逐渐由花粉内壁交界处向内不断推移直至整个生殖细胞完全脱离了花粉壁，游离在营养细胞的细胞质中((图 3-D))。此后，生殖细胞分裂形成 2 个精细胞(图 3-E)。因此，成熟的花粉为三细胞，包括 1 个营养细胞和 2 个精细胞。完全成熟花粉表面具有纹理(图 3-F)。当花药开裂传粉时，绒毡层消失，仅存其痕迹，花药内残存极少数花粉。

4)花药壁的发育。花药壁由表皮、药室内壁、中层和绒毡层组成，绒毡层的变化是花药壁发育的重要表现。玉簪的绒毡层类型为腺质绒毡层。在小孢



A:花药横切 Anther in the cross section; B:小孢子母细胞 Microspore mother cell; C:四面体形的四分体 Tetrahedral microspore tetrad; D:双细胞花粉 Two-celled pollen; E:三细胞花粉 Three-celled pollen; F:成熟花粉的花粉壁 Pollen wall ultrastructures; G:小孢子母细胞初期绒毡层 Tapetum of microspore mother cell in juvenile stage; H:小孢子母细胞减数分裂时期的绒毡层 The radial extension tapetal cell during the meiotic process of microspore mother cell; I:绒毡层细胞开始原位解体 Tapetal cells are disintegrated *in situ*; J:绒毡层原位消失 Tapetal cells degenerate completely.

图 3 玉簪小孢子发生和雄配子体发育

Fig. 3 Microsporogenesis and development of male gametophyte of *Hosta plantaginea* Aschers



子母细胞形成初期,绒毡层较薄(图 3-G)。在减数分裂过程中绒毡层细胞核进行有丝分裂,形成多核细胞,细胞核大,细胞质浓,呈不规则排列(图 3-H)。在减数分裂的后期绒毡层细胞开始在原来的位置降解(图 3-I)。到花粉发育成熟时,绒毡层原位消失,只余栓化的纤维层(图 3-J),纤维层充分干燥后,花药开裂。

### 2.4 花蕾长度与雌雄配子发育的对应关系

在度量花蕾长度并与其显微图片对比后发现:在小于 2 mm 花芽中雌蕊和雄蕊原基发育。当花蕾

长度在 2~4 mm 时,胚珠和小孢子母细胞发育。当花蕾长度达到 4~6 mm 时开始小孢子母细胞减数分裂。雌蕊中胚珠发育经历的时间较长,直至花蕾达到 6~8 mm 时才产生大孢子母细胞,此时雄蕊产生单核花粉粒。

随着花蕾长度的增加,大孢子母细胞与单核花粉粒分别经历减数分裂,并逐步发育为成熟胚囊和成熟花粉。胚囊发育成熟的时间要早于花粉成熟的时间。花蕾长度与雌雄配子发育的具体对应关系见表 1。

表 1 花蕾长度与雌雄配子个体发育的对应关系

Table 1 The relationship between the developmental stage of pistil and stamen and the size of the bud		
花蕾长度/mm Length of buds	雄蕊发育 Development of stamen	雌蕊发育 Development of gynoecium
<2	雄蕊原基 Stamen primordium	雌蕊原基 Gynoecium primordium
2~4	小孢子母细胞 Archesporial cell-microspore mother cell	胚珠发育 Vule development
4~6	小孢子母细胞减数分裂 Microspore mother cell meiosis-tetrad	
6~8	单核花粉粒 Mononuclear microspore	大孢子母细胞 Archesporial cell-megasporocyte
10~15	第 1 次减数分裂 First mitotic division	
15~20		大孢子母细胞减数分裂 Megasporocyte meiosis
40~50	第 2 次减数分裂 Second mitotic division	二核胚囊,四核胚囊 Dionuclear embryo sac,quadrinucleate embryo sac
50~80		成熟胚囊 Mature embryo sac
80~110	成熟花粉 Mature pollen	

## 3 讨 论

### 3.1 玉簪胚囊的类型

玉簪的大孢子发生与雌配子体发育是典型的贝母型胚囊类型。4 个大孢子核以 1+3 的形式排列。珠孔端核正常分裂,合点端 3 个纺锤体融合成一共同纺锤体,形成 1 个三倍体核。之后分别有丝分裂,因此,合点端 2 个为三倍体核,珠孔端 2 个为单倍体核。它们各自再分裂 1 次而形成八核胚囊。贝母型八核胚囊的核倍性与蓼型胚囊不同,前者的极核与反足细胞为三倍体,后者为单倍体。

### 3.2 玉簪花药发育的特点

文献中描述花药的孢原细胞是在花药原基的 4 个角隅处分化形成<sup>[11]</sup>,花药的中央部位是药隔。本研究中发现 4 个花粉囊从花药原基的同一侧分化,成熟时呈一字排列(如图 3-A)。谢成章等<sup>[12]</sup>认为原始雄蕊的 4 个孢子囊在孢子叶的一面,孢子囊的位置在衍生的过程中发生变化。可见,玉簪花粉囊在发育过程中具有某些原始性状。

苏丽娟<sup>[13]</sup>在研究百合科植物花粉形态及花粉发育中发现朝鲜玉簪和北重楼等其他百合科植物花粉为二细胞花粉。本研究中玉簪却是三细胞型花粉(如图 3-F),因此玉簪在花粉的类型上表现出某些进化的特征。

### 3.3 单、重瓣玉簪的发育比较

自然界中还存在重瓣玉簪,重瓣玉簪雄蕊退化,仅由数轮花被片和异化的雌蕊组成。初步研究表明,重瓣玉簪的雌蕊发育初期与普通单瓣玉簪相同,大孢子母细胞减数分裂后与普通单瓣玉簪有所不同。此外,单、重瓣玉簪雌蕊发育时间上并不同步,重瓣玉簪明显滞后。有关重瓣玉簪雌雄蕊发育的机制,有待进一步研究。

## 参 考 文 献

- [1] 吴征镒,路安民,汤彦承,等. 中国被子植物科属综论[M]. 北京:科学出版社,2003:31-33.
- [2] 孙晓梅,宏光,李智辉,等. 东方百合杂交种胚囊发育与双受精过程细胞学观察[J]. 沈阳农业大学学报,2008,39(2):165-168.



[3] HU S Y. Development of plant embryology in China [J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(9): 1022-1042.

[4] 李晓艳, 陈莉, 辛海波, 等. 百合鳞片薄层细胞培养高效再生体系的建立[J]. 华中农业大学学报, 2009, 28(3): 351-355.

[5] WANG C S, WALLING L, ECKARD K J, et al. Immunological characterization of a tapetal protein in developing anthers of *Lilium longiflorum* [J]. Plant Physiol, 1992, 99: 822-829.

[6] WANG C S, WALLING L, ECKARD K J, et al. Patterns of protein accumulation in developing anthers of *Lilium longiflorum* correlate with histological events[J]. Amer J Bot, 1992, 79(2): 118-127.

[7] 汤彦承, 梁松筠. 中国百合科的系统梗概及对今后研究的一些意见[J]. 植物研究, 1983, 3(2): 56-73.

[8] 赵桦, 杨培君. 玉簪小孢子发生及雄配子体形成[J]. 汉中师范学院学报: 自然科学版, 2002, 20(2): 77-81.

[9] 李钱鱼, 夏宜平. 花叶玉簪优新品种及其繁殖技术[J]. 中国花卉园艺, 2003(19): 31-33.

[10] 郑国昌. 生物显微技术[M]. 北京: 人民教育出版社, 1978: 92-96.

[11] 赵桦. 百合花药壁层的发育及组织化学研究[J]. 西北植物学报, 1994, 14(3): 183-188.

[12] 谢成章. 被子植物形态学[M]. 武汉: 湖北科学技术出版社, 1984: 132-143.

[13] 苏丽娟. 百合科植物花粉形态及花粉发育的研究[D]. 北京: 首都师范大学图书馆, 2006: 37-44.

The mega-/micro-sporogenesis and female-/male-gametogenesis of *Hosta plantaginea* Aschers

WANG Jin-zi

College of Biological Sciences and Biotechnology,  
Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

**Abstract** Paraffin sectioning and microscopic technique are used to reveal the mega-/micro-sporogenesis and female-/male-gametogenesis of *Hosta plantaginea* Aschers. The relationship between the developmental stage of pistil and stamen and the size of bud were analysed to further study the molecular mechanisms of the double flower. The results showed that the form of host megaspore development was fritillaria typed embryonic. The anthers of the fertile line had four microsporangiates and the tapetum was belonged to the glandular type. Consecutive cytokinesis in microspore mother cell accompanies meiosis to produce tetrahedral tetrad. The mature pollen is 3-cellular type with two small sperms and one big vegetative cell.

**Key words** *Hosta plantaginea* Aschers; mega-/micro-sporogenesis; female-/male-gametophyte; paraffin sectioning

(责任编辑: 张志钰)