

双蝴蝶大、小孢子发生及雌雄配子体发育

陈世龙 何廷农 刘建全

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

洪德元

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放实验室, 北京, 100093)

摘 要

本文首次报道了双蝴蝶属宽翅组的大、小孢子发生及雌雄配子体的发育过程, 并以此讨论双蝴蝶属宽翅组和双蝴蝶组的分类等级和系统演化关系。双蝴蝶花药 4 室; 药壁发育为双子叶型; 绒毡层单型起源, 细胞具单核, 药隔处的绒毡层细胞径向延长或经一次平周分裂而向药室内突入, 细胞原位退化, 属腺质型; 中层细胞两层; 药壁表皮层减退, 而药室内壁纤维状加厚。小孢子母细胞减数分裂为同时型, 四分体的排列主要为四面体形; 成熟花粉为 3-细胞型。子房为 2 心皮, 1 室, 典型的侧膜胎座。胚珠 8 列。薄珠心, 单珠被, 倒生胚珠。大孢子母细胞减数分裂形成的 4 个大孢子呈直列式排列, 合点端的大孢子具功能。胚囊发育为蓇葖型。极核在受精前融合为次生核, 反足细胞 3 个、多宿存。比较双蝴蝶属两个组的胚胎学特征表明建立宽翅组和双蝴蝶组是合适的, 在系统位置上宽翅组可能比双蝴蝶组原始。

关键词: 双蝴蝶; 双蝴蝶属; 龙胆科; 胚胎学

双蝴蝶 (*Tripterispermum chinense*) 隶属龙胆科 (Gentianaceae) 双蝴蝶属 (*Tripterispermum*) 宽翅组 (Sect. *Platyspermum*), 该组是由吴庆如 (1984) 根据果实为蒴果而建立的, 同时她将果实为浆果的类群又建立另一个组, 为双蝴蝶组 (Sect. *Tripterispermum*)。由于两个组在果实成熟之前是很难区分, 因此 Murata (1989) 不同意宽翅组的模式种双蝴蝶, 并认为该种是果实为浆果的玉山双蝴蝶 (*T. lanceolatum*) 的异名, 故他重新以果实为蒴果的 *T. distylum* 为模式种建立一新组 Sect. *capsulifera*。何廷农 (1988) 确认双蝴蝶的果实为蒴果。因此, Murata 的处理是不合法的。关于两组的系统演化关系仅见 Smith (1965) 从外部形态特征方面加以讨论。至于双蝴蝶属的胚胎学研究至今尚未报道, 本文首次报道了双蝴蝶的大、小孢子发生及雌雄配子体的发育过程, 旨在探讨双蝴蝶属两组的系统演化关系及为两组的确立提供证据, 同时也为双蝴蝶属在龙胆

• 中国科学院重点项目 (KZ952-S1-123) 和生物分类区系学科发展特别支持费资助课题。
本文于 1997 年 9 月 15 日收到。

科中系统位置的阐明提供资料。

材料和方法

研究材料主要采自安徽黄山(凭证标本:张定成 95001),存于安徽师范大学生物系标本馆(ANUB)。在不同的时间,取不同发育时期的花蕾、小花及开花后的子房,于FAA固定液中固定并保存。爱氏苏木精整体染色和番红-固绿对染。常规石蜡法制片。切片厚度根据发育阶段而异,厚度一般8~12 μm 。中性树胶封片。Olympus BH-2型光学显微镜下观察并照相。

观察结果

1. 花药壁的发育和小孢子发生

双蝴蝶的花为两性花,雄蕊先熟,雄蕊5枚,花药4室。发育早期在其横切面的4个角隅处的表皮下分化出4组孢原细胞(图版I-1),孢原细胞的细胞质浓厚,细胞核相对较大。孢原细胞经平周分裂形成初生壁细胞和初生造孢细胞。初生壁细胞经1次平周分裂和多次垂周分裂形成内外两层次生壁细胞(图版I-2),其内层细胞再经1次平周分裂和多次垂周分裂发育成中层和绒毡层细胞(图版I-4),故绒毡层起源属单型起源;而外层细胞再进行1次平周分裂和多次垂周分裂,靠外侧的1层细胞发育成药室内壁,内侧细胞发育成中层(图版I-3)。此时,花药壁共为5层结构:最外为表皮,其次为药室内壁、中层2层和绒毡层(图版I-5,6)。药室内壁和中层来源于初生壁细胞,故药壁发育属双子叶型(Davis, 1966)。

药隔处的绒毡层细胞经多次平周分裂形成2至多层的绒毡层细胞而向药室内突入,并堆成“类胎座”(图版II-1)。小孢子母细胞时期,绒毡层细胞的体积增至最大,绒毡层细胞的核不分裂,细胞始终为单核。小孢子母细胞晚期,绒毡层细胞的细胞壁难以区分(图版II-2),绒毡层细胞呈原位解体的迹象(图版II-3,4)。小孢子单核靠边期时,绒毡层细胞已彻底解体,绒毡层细胞就近为小孢子母细胞及花粉的发育提供营养,故双蝴蝶的绒毡层为腺质型绒毡层。

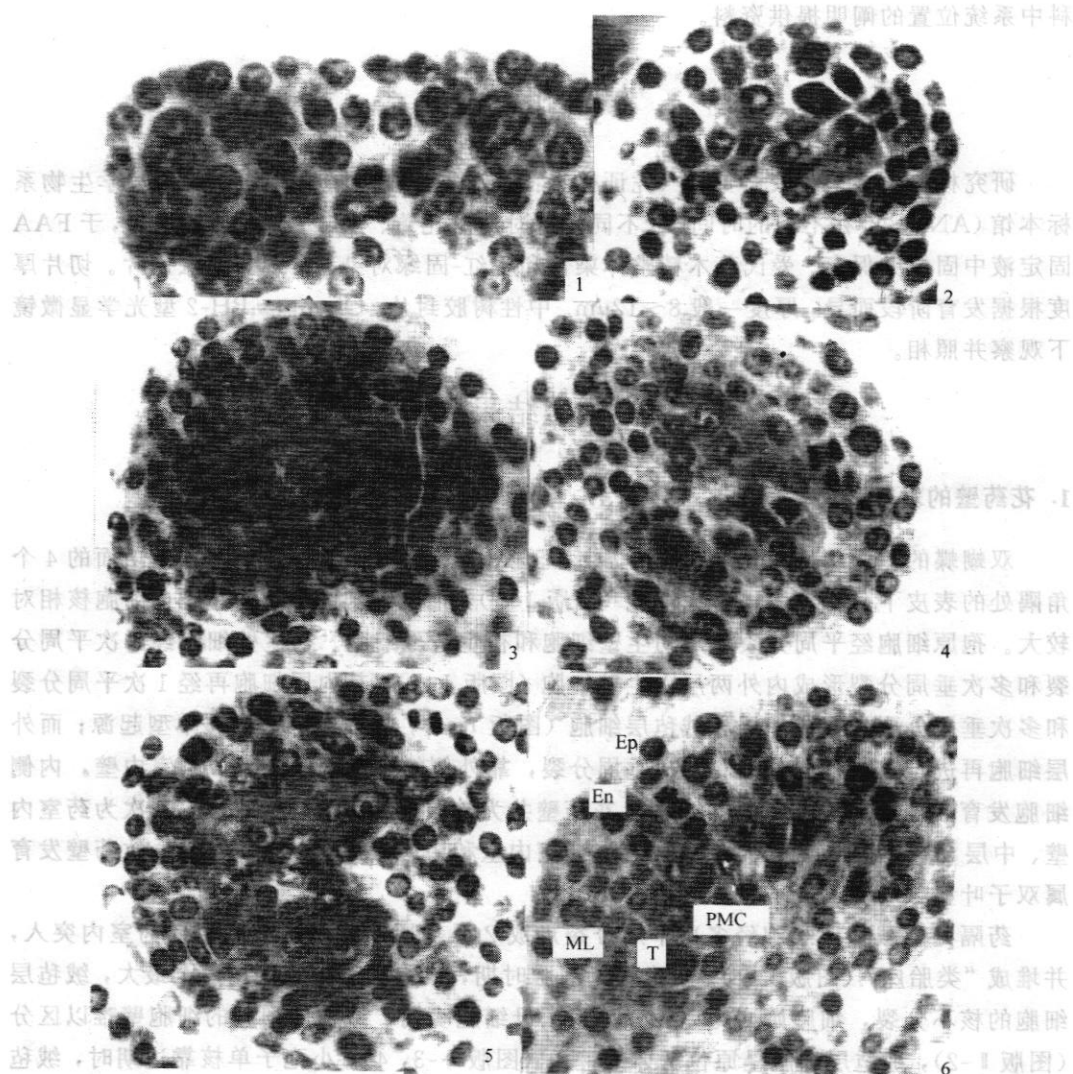
中层短命,在小孢子母细胞减数分裂时期即退化(图版II-3)。

在花粉成熟时,药室内壁纤维状加厚且柱状伸长,花药表皮细胞减缩退化(图版II-7)。

花药壁形成的同时,初生造孢细胞进行多次有丝分裂形成次生造孢细胞,次生造孢细胞进而发育成为小孢子母细胞。小孢子母细胞进行正常的减数分裂,第1次减数分裂不伴随胞质分裂;第2次减数分裂后同时进行胞质分裂(图版II-4),形成小孢子四分体,故小孢减数分裂为同时型。小孢子四分体的排列主要为四面体型(图版II-5)。

2. 雄配子体发育

小孢子从四分体分离形成单核花粉,此时,小孢子具浓厚的细胞质,细胞核位于中央。随后,小孢子的中央出现许多小液泡,小液泡逐渐融合形成大液泡,大液泡将细胞



图版 I 双蝴蝶大小孢子发生及雌雄配子体发育

Plate I Mega-, Microsporogenesis and Femal-, malegametogenesis of *Tripterospermum chinense*

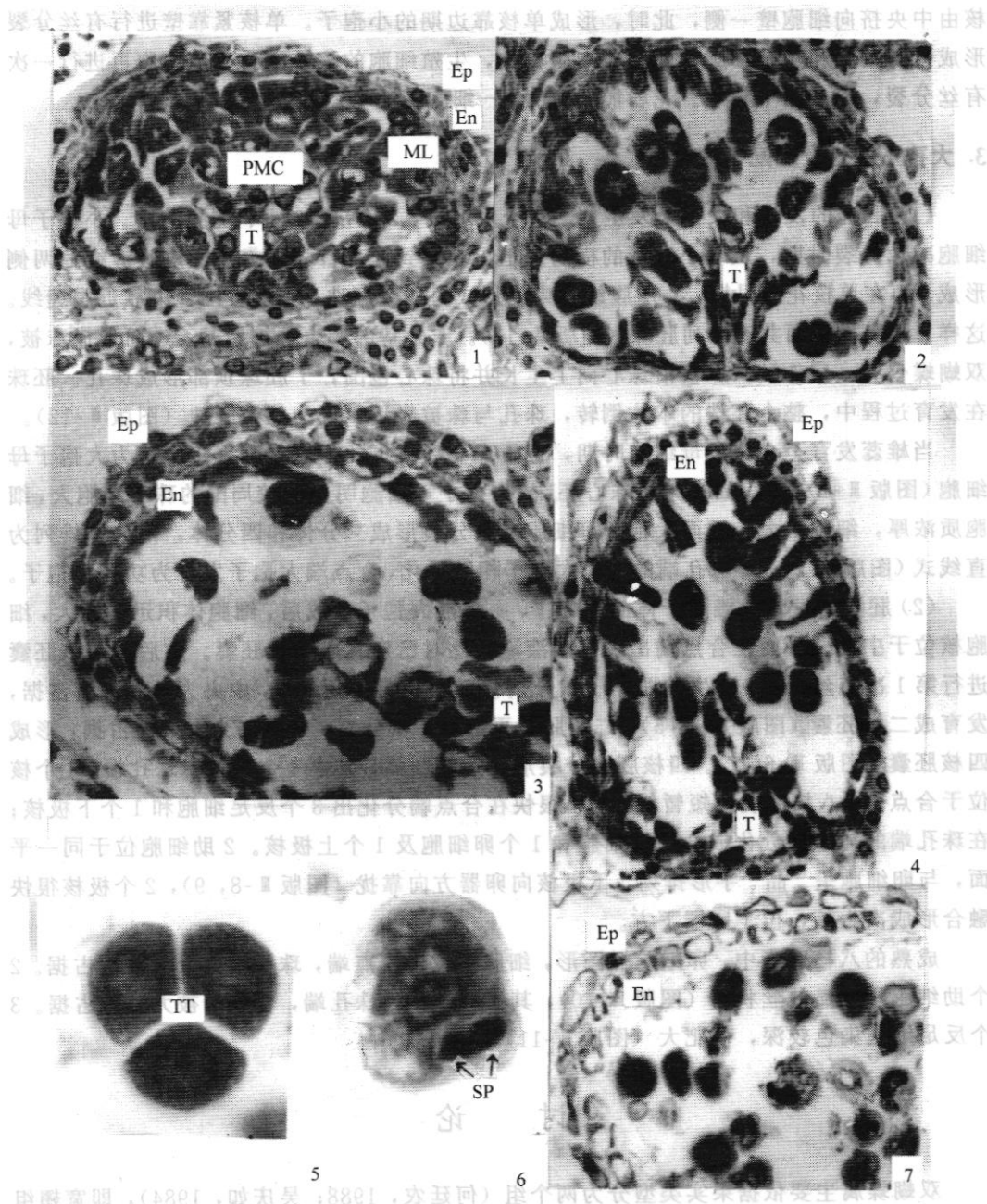
PMC, 小孢子母细胞。Ep, 表皮。En, 药室内壁。ML, 中层。T, 绒毡层。TT, 四面体型四分体。FM, 功能大孢子。DM, 退化大孢子。Nu, 核。Sy, 助细胞。E, 卵。Pn, 极核。SN, 次生核。Ant, 反足细胞。

Legend PMC, Microsporocyte Ep, Epidermis En, Endothecium ML, Middle layer T, Tapetum TT, Tetrahedral tetrad FM, Functional megaspore DM, Degenerating megaspore Nu, Nucleus Sy, Synergid E, Egg Pn, Polar nucleus SN, Secondary nucleus Ant, Antipodal cell.

1. 极幼小的花药横切面, 示孢原。2. 初生壁细胞分裂。3. 次生壁细胞外层细胞分裂。4. 次生壁细胞内层细胞分裂。5. 小孢子母细胞早期。6. 5层花药壁形成: 表皮层, 中层2层, 药室内壁, 绒毡层和小孢子母细胞。(1

×912; 2~6×649)

1. The archesporial cells differentiated under epidermis. 2. The primary parietal cells undergoing periclinal divisions. 3. The outer secondary layers undergoing periclinal divisions. 4. The inner secondary layers undergoing periclinal divisions. 5. Anther wall at early stage of microsporocyte. 6. Five layers of anther wall cells: epidermis, endothecium, two middle layers, and tapetum. (1×912; 2~6×649)



图版 II 双蝴蝶大小孢子发生及雌雄配子体发育

Plate II (Mega-, Microsporogenesis and Femal-, malegametogenesis of *Tripterosperrum chinense*)

1. 小孢子母细胞时期的花药壁。2. 小孢子母细胞晚期的花药壁。3~4. 小孢子母细胞减数分裂时的花药壁。
5. 四面体型的小孢子四分体。6. 三细胞花粉。7. 散粉前的花药壁，示表皮层减缩退化，药室内壁纤维状加厚。
1. Anther wall at the stage of microsporocyte. 2. Ather wall at late stage of microsporocyte. 3~4. Anther wall at meiosis in microsporocyte. 5. Tetrahedral tetrad. 6. 3-celled pollen grains. 7. Showing fibrous thickened endothecium and degenerated epidermis. (1~8×30; 9×74)

核由中央挤向细胞壁一侧，此时，形成单核靠边期的小孢子。单核紧靠壁进行有丝分裂形成营养细胞和生殖细胞，同营养细胞相比，生殖细胞的核较小。生殖细胞再进行一次有丝分裂，形成两个精子。花粉散粉时为3—细胞花粉（图版Ⅱ-6）。

3. 大孢子发生及雌配子体发育

(1) 胚珠的发育和大孢子发生：子房上位，2心皮、1室、侧膜胎座。小孢子母细胞减数分裂时期，从幼小花蕾的横切片上可观察到胚珠首先在靠近心皮腹缝线的两侧形成。而在单核花粉早期，心皮腹维管束处形成另4个胚珠，心皮腹维管束靠近腹缝线。这样，子房横切面共有8列胚珠（图版Ⅲ-13）。珠心基部产生珠被原基，进而形成珠被，双蝴蝶仅有一层珠被。珠被沿珠心向上生长并将珠心包围，于胚珠顶部形成珠孔。胚珠在发育过程中，整个胚珠的本体倒转，珠孔与珠被靠近，成为倒生胚珠（图版Ⅲ-12）。

当雄蕊发育至小孢子母细胞时期，位于珠心表皮下的孢原细胞直接发育为大孢子母细胞（图版Ⅲ-1），故双蝴蝶为薄珠心胚珠。大孢子母细胞明显的较周围的珠心细胞大，细胞质浓厚，细胞核大。继而大孢子母细胞减数分裂形成二分体和四分体，四分体排列为直线式（图版Ⅲ-2, 3）。珠孔端的3个大孢子相继退化，合点端大孢子发育为功能大孢子。

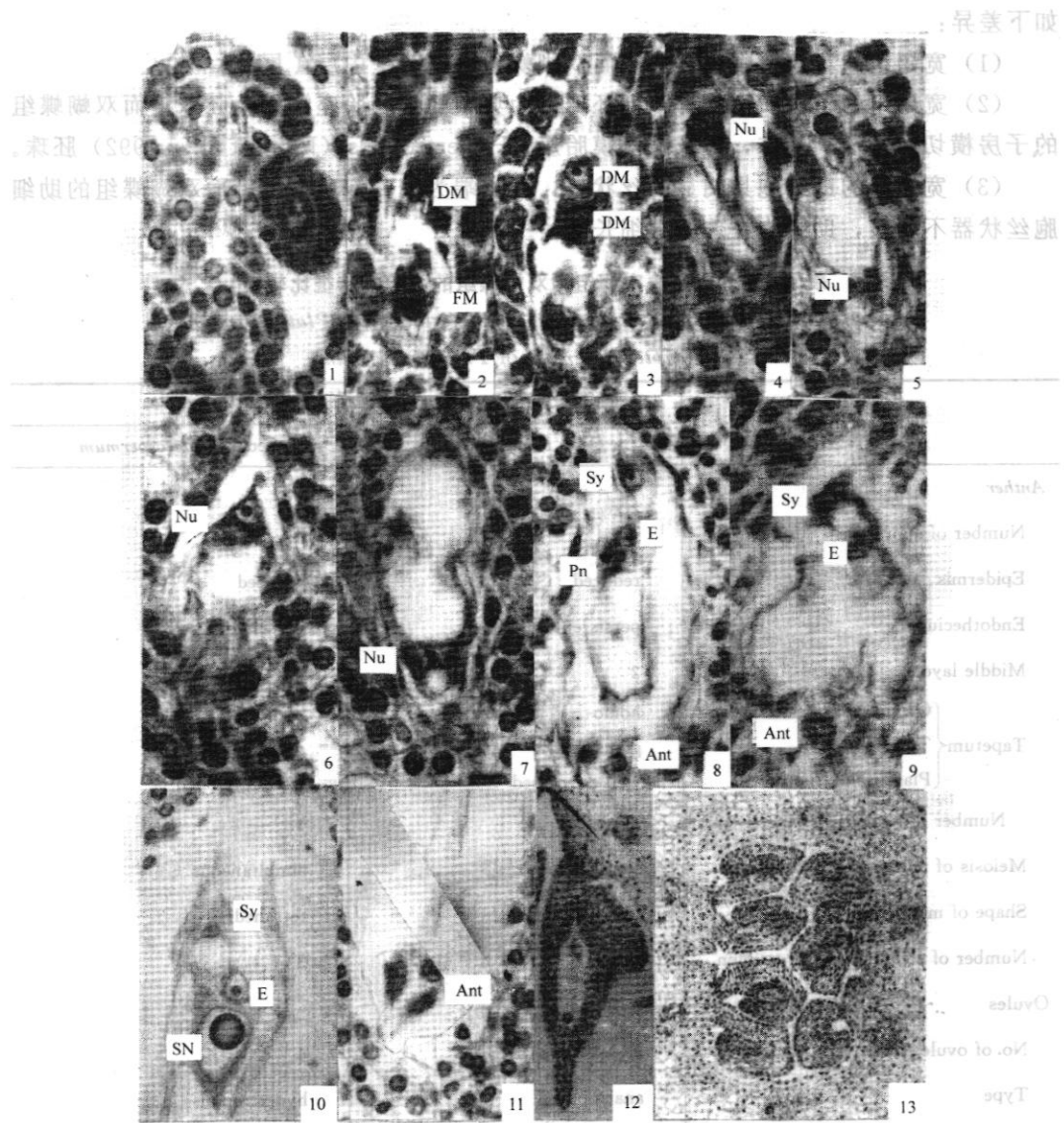
(2) 胚囊的发育及雌配子体的形成：功能大孢子形成后，细胞体积迅速增大，细胞核位于中央。进而在合点端出现许多液泡，此时已发育成单核胚囊。随后，单核胚囊进行第1次有丝分裂，产生的两个子核分别移至珠孔端和合点端，中央为大液泡所占据，发育成二核胚囊（图版Ⅲ-4, 5）。二核胚囊再进行1次分裂，中央仍为大液泡占据，形成四核胚囊（图版Ⅲ-6, 7）。四核胚囊分裂形成八核胚囊，其中4个核位于珠孔端，4个核位于合点端。八核胚囊经短暂的停留，很快在合点端分化出3个反足细胞和1个下极核；在珠孔端的4个核分化成2个助细胞和1个卵细胞及1个上极核。2助细胞位于同一平面，与卵细胞呈“品”字形排列，下极核向卵器方向靠拢（图版Ⅲ-8, 9），2个极核很快融合形成次生核，位于卵器下方。

成熟的八核胚囊中，卵细胞椭圆形，细胞核位于合点端，珠孔端为1大液泡占据。2个助细胞具明显的丝状器（图版Ⅲ-10），其细胞核位于珠孔端，合点端被大液泡占据。3个反足细胞染色较深，偶肥大（图版Ⅲ-11）。

讨 论

双蝴蝶属主要依据果实类型分为两个组（何廷农，1988；吴庆如，1984），即宽翅组（Sect. *Platyspermum*）和双蝴蝶组（Sect. *Tripterospermum*）。这两组仅在果实成熟时才能分开，花期时无法鉴别。从胚胎学特征上看，宽翅组的双蝴蝶和双蝴蝶组的峨嵋双蝴蝶（待发表）¹⁾的胚胎学特征基本相同（表1）。主要表现在：花药4室；药壁发育为双子叶型；绒毡层单型起源，属腺质型绒毡层；花粉成熟时，药室内壁纤维状加厚且柱状伸长，花药表皮细胞减缩退化；小孢子母细胞减数分裂为同时型；小孢子四分体主要为四面体型；花粉为3—细胞，三孔沟；薄珠心，单珠被；胚囊发育属蓼型。但两个组也存在

1) 陈世龙等，1999，峨嵋双蝴蝶的胚胎学研究，云南植物研究。



图版 II 双蝴蝶大小孢子发生及雌雄配子体发育

Plate II Mega-, Microsporogenesis and Female-, malegametogenesis of *Tripterispermum chinense*

1. 大孢子母细胞及单层珠被。2~3. 为连续切片,合点端大孢子发育为功能大孢子,珠孔端3个大孢子退化,单核胚囊及退化的大孢子。4~5. 为连续切片,二核胚囊。6~7. 为连续切片,示四核胚囊。8~9. 八核胚囊开始分化,二极核形成。10~11. 为连续切片,八核胚囊,示卵、二助细胞、次生核和反足细胞。12. 倒生胚珠。13. 示8列胚珠。(1×513; 2~11×565; 12~13×74)

1. A unitegmic ovule and a megasporocyte. 2~3. Consecutive sections of The functional chalazal megaspore, with the other three degenerating. A 1-nucleate embryo sac and showing three degenerated megaspores. 4~5. Consecutive sections of 2-nucleate embryo sac. 6~7. Consecutive sections of 4-nucleate embryo sac. 8~9. Differentiating 8-nucleate embryo sac, two developed polar nuclei. 10~11. Consecutive sections of an 8-nucleate embryo sac showing an egg, two synergids, secongary nucleus and antipodal cells. 12. Anatropous ovule. 13. Showing eight rows of ovule. (1×513; 2~11×565; 12~13×74)

如下差异:

- (1) 宽翅组的花药壁中层 2 层; 而双蝴蝶组的花药壁中层 1 层。
- (2) 宽翅组的子房横切面有 8 列胚珠, 为典型的侧膜胎座, 倒生胚珠; 而双蝴蝶组的子房横切面有 4 列胚珠, 为减缩侧膜胎座, Hypertropous (Johri et al., 1992) 胚珠。
- (3) 宽翅组的助细胞具明显的丝状器, 合点端为大液泡所占据; 而双蝴蝶组的助细胞丝状器不明显, 助细胞在珠孔端细长。

表 1 双蝴蝶属中宽翅组和双蝴蝶组的胚胎学特征比较表
Table 1 Comparison of embryological characters of Sect. *Platyspermum* and Sect. *Tripterospermum* of *Tripterospermum*

Characters	<i>Tripterospermum</i>		
	Sect. <i>Platyspermum</i>	Sect. <i>Tripterospermum</i>	
<i>Anther</i>			
Number of sporangia	4	4	
Epidermis	reduced	reduced	
Endothecium	persistent	persistent	
Middle layers	2	1	
Tapetum {	Origin	homo-	homo-
	Type	glandular	glandular
	Placentoid	well developed	well developed
Number of nuclei in a tapetal cell	1	1	
Meiosis of microspore mother cells	simultaneous	simultaneous	
Shape of microspore	tetrahedral	tetrahedral	
Number of cells in a mature pollen	3	3	
<i>Ovules</i>			
No. of ovule rows	8	4	
Type	anatropous	hypertropous	
Number of integuments	1	1	
No. of Archesperia	1	1	
Nucellus	tenuinucellate	tenuinucellate	
Type of megagametophyte development	polygonum	polygonum	
Filiform apparatus of synergids	present	absent	
Antipodal cells	persistent	persistent	
No. of antipodal cells	3	3	
Character of antipodal cells	not enlarged	not enlarged	

比较上述两组的胚胎学特征表明, 两组在一些重要的胚胎学特征上差异较大。因此, 从胚胎学角度分析, 建立双蝴蝶属的两个组是合适的。

Herr (1984) 认为, 在被子植物的花药壁分化、形成, 大、小孢子和雌雄配子体发生、发育, 以及胚胎发育过程, 有一些性状对于比较胚胎学很重要。从上面的比较分析中发现, 双蝴蝶属的两个组在花药壁的分化、形成和胚珠及胎座类型上发生分异。关于这些胚胎学特征的演化趋势, 已有许多报道 (Johri et al., 1992, 1984; Tobe, 1989)。宽翅组花药壁中层两层、子房横切面有 8 列胚珠、倒生胚珠和典型的侧膜胎座均是原始特征; 而双蝴蝶组花药壁中层一层、子房横切面有 4 列胚珠、Hypertropous 型胚珠和减缩侧膜胎座应是进化的特征。综上所述, 从胚胎学特征上分析, 双蝴蝶属中宽翅组可能较双蝴蝶组原始。这一观点与 Smith (1965) 从形态特征上推测的结果相一致。

参 考 文 献

- 何廷农、刘尚武、吴庆如, 1988, 中国植物志, 第 62 卷, 科学出版社。
吴庆如, 1984, 中国双蝴蝶属和蔓龙胆属新分类群和新组合, 植物研究, 4 (3): 129~139。
Herr J. M., 1984, Embryology and Taxonomy. in: B. M. Johri (ed.), Embryology of angiosperms. Berlin: Springer-Verlag, 649~650。
Johri B. M., 1984, Embryology of Angiosperm. Springer-Verlag, Berlin。
Johri B. M., D. K. Ambegaokar, P. S. Srivastava, 1992, Comparative embryology of Angiosperms. Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg。
Murata J., 1989, A. Synopsis of *Tripterospermum* (*Gentianaceae*). J. Fac. Sci. Univ. Tokyo III, 14: 273~339。
Smith H., 1965, Notes on *Gentianaceae*. Not Bot Gard Edinb, 26 (2): 253。
Tobe H., 1989, The embryology of angiosperms: its broad application to the systematic and evolutionary study. Bot. Mag. (Tokyo), 102: 351~367。

MEGA-, MICROSPOROGENESIS AND FEMALE-, MALEGAMETOGENESIS OF *TRIPTEROSPERMUM* *CHINENSE* (GENTIANACEAE)

Chen Shilong He Tingnong Liu Jianquan

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

Hong Deyuan

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany,
The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract

This paper reports the mega-, micro-sporogenesis and femal-, male-gametogenesis of *Tripterospermum chinense* for the first time, with the aim of discussing the systematic position of Sect. *Platyspermum* and Sect. *Tripterospermum* of *Tripterospermum*. Anthers are tetrasporangiate. The development of anther walls conforms to the dicotyledonous type. All tapetum cells origin from the primary parietal cells. The tapetum with uninucleate cells is of secretary type. The connective tapetal cells divide, elongate radially and project into the anther locule. There are two middle layers. The endothecium

persists while epidermis degenerates. Cytokinesis in the microsporocyte meiosis is simultaneous type and the microspore tetrads are tetrahedral. Pollen grains are 3-celled. The ovary is bicarpellum and unilocular. The placentation is of typical placentation with 8 series of ovules. The ovule is unitegmic, tenuinucellar and anatropous. The embryo sac originates from the single-archesporial cell. The one chalazalmegaspore in linear tetrad becomes the functional megaspore. The development of embryo sac is of the Polygonum type. Before fertilization, two polar nuclei fuse into a secondary nucleus. Three antipodal cells persist. Compared with Sect. Platyspermum and Sect. Tripterospermum, two sections are better treated as two distinct sections. Sect. Platyspermum is more primitive than Sect. Tripterospermum according to evolutionary trends of the embryological characters.

Key words: *Tripterospermum chinense*; *Tripterospermum*; Gentianaceae; embryology

何廷英, 刘尚英, 吴天雄. 1988. 中国植物志. 第 22 卷. 科学出版社.
 吴天雄. 1984. 中国双翅植物志. 第 1 卷. 科学出版社.
 Herr J.M. 1984. Embryology and Taxonomy. in: J.M. Herr (ed.). Embryology of Angiosperms. Berlin: Springer-Verlag. 843-850.
 John B.M. 1984. Embryology of Angiosperms. Springer, Berlin.
 John B.M., D.R. Ambekar. 1982. Comparative embryology of Angiosperms. Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
 Murata I. 1959. A Synopsis of *Tripterospermum* (Gentianaceae). J. Fac. Sci. Univ. Tokyo III. 11: 273-280.
 Smith H. 1985. Notes on *Gentianaceae*. Not Bot Gard Edinburgh. 78 (2): 225.
 Tope H. 1989. The embryology of angiosperms: its broad application to the systematic and evolutionary study. Bot. Mag. (Tokyo). 102: 351-367.

MEGA- MICROSPOROGENESIS AND FEMALE-
 MALEGAMETOGENESIS OF TRIPTEROSPERMUM
 CHINENSE (GENTIANACEAE)

Chen Shilong He Tingong Liu Jianshan

(Northern Pattern Institute of Biology, The Chinese Academy of Science, Ximay, 81001)

Hong Deyuan

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany,
 The Chinese Academy of Science, Beijing 10092)

Abstract

This paper reports the mega-, micro-sporogenesis and female-, male-gametogenesis of *Tripterospermum chinense* for the first time, with the aim of discussing the systematic position of Sect. *Platyspermum* and Sect. *Tripterospermum* of *Tripterospermum*. Anthers are tetrasporangiate. The development of anther walls conforms to the dicotyledonous type. All tapetum cells origin from the primary parietal cells. The tapetum with unindented cells is of secretory type. The consecutive parietal cells divide, elongate radially and project into the anther locule. There are two middle layers. The endofolium