

文章编号: 1000-4025-(2001)05-0900-05

## 掌裂橐吾的胚胎学\*

刘建全, 杨惠玲, 何亚平

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

**摘要:** 首次报道了掌裂橐吾的胚胎发育过程。药壁发育双子叶型; 绒毡层发育属“*The Cosmos bipinnatus*”型; 成熟花粉为 3 细胞型; 单珠被, 薄珠心, 倒生胚珠; 具发达的珠被绒毡层; 胚囊发育为 4 孢子型, 类似德鲁撒型(*D. rusa*); 胚乳发育为核型, 胚胎发育为紫菀型千里光变型。  
**关键词:** 掌裂橐吾; 胚胎学

中图分类号: Q 944.4      文献标识码: A

## Embryology of *Ligularia przewalskii*

LIU Jian-quan, YANG Hui-ling, HE Ya-ping

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

**Abstract:** Investigated in this paper is the embryology of *Ligularia przewalskii*. The anther is tetraporangiate and its wall development conforms to the dicotyledonous type. The tapetum is similar to “*The Cosmos bipinnatus*” type. Cytokinesis is of the simultaneous type and microspore tetrads are mainly tetrahedral. Pollen grains are mainly 3-celled when shed. The ovule is unitegmic, tenuinucellate and anatropous with a developed endothelium. The development of embryo sac is of the “4-microspore” type, similar to the *D. rusa* variation. Fertilization is of premitotic syngamy type. The development of endospem conforms to the nuclear type and the embryogeny corresponds to the *Senecio* variation of the *Aster* type.

**Key words:** *Ligularia przewalskii*; embryology

Pulliaiah<sup>[1]</sup>全面总结了菊科已有种类的胚胎学, 发现菊科植物胚胎学特征, 在探讨菊科的系统发育上具有潜在的利用价值。Pacini<sup>[2]</sup>着重分析了菊科绒毡层发育的差异, 将其分为 4 种类型, 发现绒毡层发育类型上的区别与各类群所隶系统位置有一定的联系。菊科

\* 收稿日期: 2000-07-06; 修改稿收到日期: 2001-02-15

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(3000012)和中国科学院生物分类与进化特别支持费(9922)资助项目。

作者简介: 刘建全(1969-), 男(汉族), 研究员。

的胚胎学性状常被用于讨论该科的系统位置及科下系统发育<sup>[1,3]</sup>。千里光族的胚胎学记载只有早期对千里光属代表种 *Senecio vulgaris* 胚胎发育过程的研究<sup>[4,5]</sup>, 而对于该族植物大小孢子的发生, 雌雄配子体的发育以及其它属植物的胚胎发育过程记载较少。

掌裂橐吾 (*Ligularia przewalskii*) 是千里光族广义款冬亚族橐吾属的 1 个种, 常用作藏药, 具有治疗喘息、风寒哮喘、慢性支气管炎等疾病之功效, 本研究分析了掌裂橐吾的胚胎发育过程, 主要目的是积累菊科千里光族的胚胎学资料, 为进一步探讨该族的系统发育提供胚胎学方面的依据, 同时也为开发与利用该藏药提供有性生殖过程方面的基础资料。

## 1 材料与方法

掌裂橐吾取材于海拔 2 200 m 的西宁地区, 凭证标本(刘建全 361)存于中国科学院西北高原生物研究所。取不同时期的头状花序固定于卡诺液(冰醛酸 酒精)中。常规石蜡切片, 厚度 5~10  $\mu\text{m}$ , 爱氏苏木精整染与段氏苏木精片染相结合, 固绿复染。光学树胶封片。在 Olympus BH-2 型光学显微镜下观察并照相。

## 2 观察结果

### 2.1 小孢子发生与雄配子体发育

花药为 4 个药室。小孢子母细胞来源于花药原基的下表皮细胞(图版 I, 1)。孢原细胞经平周分裂形成初生壁细胞和初生造孢细胞(图版 I, 2)。初生壁细胞平周分裂形成 2 层: 内层发育为绒毡层细胞, 外层再分裂一次形成药室内壁与中层(图版 I, 3)。成熟的花药壁细胞由表皮、药室内壁、1, 2 层中层和绒毡层细胞组成(图版 I, 4)。中层在发育早期消失, 药室内壁在花粉成熟时纤维状加厚, 表皮层此时退化, 药壁发育属双子叶型。

绒毡层细胞在小孢子母细胞前期分裂成 2 核或不分裂, 在小孢子从四分体分离时期开始原位退化(图版 I, 5), 在单核小孢子发育的后期才突入药室腔。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, 药室室腔明显, 比较接近于 Pacini<sup>[2]</sup>对菊科绒毡层类型划分的“*The Cosmos bipinnatus* type”型, 不同之处在于绒毡层细胞突入室腔的时间较晚, 是在单核小孢子发育的晚期, 即单核靠边期。

初生造孢细胞直接发育为小孢子母细胞。小孢子母细胞的减数分裂为同时型, 四分体排为四分体型与左右对称型, 具有胼胝质壁, 从四分体中分离(图版 I, 5)出的小孢子经单核靠边期分裂形成 2 细胞花粉(图版 I, 6), 再发育为成熟的 3 细胞花粉(图版 I, 7)。

### 2.2 大孢子发生及雌配子体发育

子房下位, 1 室, 1 胚珠。胚珠原基发育的前端形成珠心。在珠心表皮下分化出 1 个孢原细胞, 同时胚珠基部发生一轮环状突起, 发展成多层细胞的珠被(图版 I, 8)。随后, 珠被组织迅速生长, 完全将珠心包围, 并留下明显的珠孔道, 成为明显的单珠被, 倒生胚珠(图版 I, 9)。孢原细胞(图版 I, 8)直接发育为大孢子母细胞(图版 I, 9), 大孢子母细胞第 1 次减数分裂, 形成 2 个大孢子, 其间并无细胞壁的形成(图版 I, 10), 2 个大孢子逐渐分离, 另一大孢子移向胚囊合点端方向, 但不达到合点端端部(图版 I, 11、12); 2 个大孢子进行第 2 次减数分裂, 形成 4 个大孢子, 也无壁的形成(图版 I, 13、14); 4 个大孢子不久形成 1+3 排列, 即 1 个在珠孔端, 另 3 个靠近合点端, 位于胚囊中部(图版 I, 15、16); 4 个大孢子随后进行有丝分裂(图版 II, 1、2)形成 8 核胚囊, 珠孔端 2 核, 合点端 6 核, 8 核

胚囊中的珠孔端 2 核再进行一次有丝分裂, 形成 10 核胚囊, 随后进行成熟胚囊的分化。掌裂囊吾的胚囊发育类似德鲁撒型 (*D. rusa*)<sup>[6,7]</sup>, 不同之处在于 8 核胚囊的合点端 6 核不进行第 2 次有丝分裂。在德鲁撒型的胚囊发育各个变型中经常发现 8 核胚囊, 合点端 6 个核有的进行而有的不再进行第 2 次分裂, 由此形成成熟胚囊中反足细胞数目从 5~7 不等的情况<sup>[6,7]</sup>。图版 II, 19~21 示 10 核胚囊的分化, 珠孔端的 4 核分化出一极核, 另 3 核分化 2 个助细胞和卵; 合点端的 6 核分化出一极核, 其余 5 核形成 5 个反足细胞, 有时 5 核中有的核再进行一次分裂, 形成多于 5 数的反足细胞; 有时核分裂, 而细胞不分裂, 形成有的反足细胞具有 2~3 个核。反中细胞宿存, 在四细胞原胚时期才开始退化 (图版 II, 36), 至球形胚时期完全被吸收干净。

### 2.3 双受精

珠孔受精, 花粉管通常是通过破坏 1 个助细胞进入胚囊。花粉管逐渐靠近卵与次生核, 最后释放精子于两者之间。配子融合与同精核与次生核的融合一般不同步, 即前者慢于后者。雄性大核仁出现于次生核中时, 精子尚未进入卵核内 (图版 II, 22), 雄性核仁与次生核融合时, 精子才进入卵核。也有受精同步, 融合同时结束的情况。雄性核仁出现于卵核中时, 初生胚孔核已开始第 1 次有丝分裂, 掌裂囊吾的受精作用属于有丝分裂前类型。

### 2.4 胚及胚乳的发育

合子进行第 1 次有丝横分裂, 形成 1 个顶细胞和 1 个基细胞的二细胞原胚 (图版 II, 23)。基细胞首先进行 1 次横裂, 形成三细胞原胚 (图版 II, 24), 顶细胞的分裂有时为斜向纵裂, 有时为正向纵裂, 形成四细胞原胚 (图版 II, 25~27)。四细胞原胚的顶端三细胞再进行 1 次纵向分裂 (图版 II, 28), 形成七细胞原胚 (图版 II, 29)。随后发育为多细胞胚 (图版 II, 30~32) 至前球形胚 (图版 II, 33), 最后发育为双子叶胚 (图版 II, 34), 掌裂囊吾的胚胎发育应属紫菀型千里光变型<sup>[8]</sup>。

胚乳发育为细胞型 (图版 II, 23, 26)。初生胚乳核的第 1 次分裂一般与胚囊的纵轴平行, 形成横向壁, 产生最初的二个胚乳细胞。胚乳细胞于球形胚后期开始解体, 成熟果实中, 除双子叶胚之外, 还存有 2~3 层胚孔外套层。

### 2.5 珠被绒毡层的发育

大孢子母细胞时期, 毗邻珠心的一层珠被内表皮细胞逐渐纵向伸长, 细胞质变得浓厚, 形成珠被绒毡层, 排列整齐而紧密, 但体积大小并无特殊之处; 在减数分裂时期, 这层细胞开始径向伸长, 细胞核增大, 核仁明显; 随珠心的减退, 直接接触胚囊 (图版 I, 12); 珠被绒毡层在胚囊发育, 双受精过程始终存在, 而在合子分裂的过程中似乎达到了顶峰。在 4 细胞原胚时期仍能见到发达的珠被绒毡层 (图版 II, 35)。它的解体是在球形胚以后, 成熟的果实中未发现有珠被绒毡层。

掌裂囊吾的花器官分化始于 4 月下旬, 小孢子发育及雌雄配子体的分化为 5 至 6 月, 7 月初为盛花期, 中下旬开始胚的发育。头状花序在花枝上排列成总状, 最下的头状花序开花与最顶端的花序开花相差有时竟达 30 d。早期发育的头状花序的内部胚胎发育较慢, 而后期的则较快。最顶端最后分化的头状花序大多不育。

合子进行第 1 次有丝横分裂, 形成 1 个顶细胞和 1 个基细胞的二细胞原胚 (图版 II, 23)。基细胞首先进行 1 次横裂, 形成三细胞原胚 (图版 II, 24), 顶细胞的分裂有时为斜向纵裂, 有时为正向纵裂, 形成四细胞原胚 (图版 II, 25~27)。四细胞原胚的顶端三细胞再进行 1 次纵向分裂 (图版 II, 28), 形成七细胞原胚 (图版 II, 29)。随后发育为多细胞胚 (图版

II, 30~ 32) 至前球形胚(图版 II, 33), 最后发育为双子叶胚(图版 II, 34), 掌叶橐吾的胚胎发育应属紫菀型千里光变型<sup>[8]</sup>。

胚乳发育为细胞型(图版 II, 23, 26)。初生胚乳核的第 1 次分裂一般与胚囊的纵轴平行, 形成横向壁, 产生最初的 2 个胚乳细胞。胚乳细胞于球形胚后期开始解体, 成熟果实中, 除双子叶胚之外, 还存有 2~ 3 层胚孔外套层。

## 2.5 珠被绒毡层的发育

大孢子母细胞时期, 毗邻珠心的 1 层珠被内表皮细胞逐渐纵向伸长, 细胞质变得浓厚, 形成珠被绒毡层, 排列整齐而紧密, 但体积大小并无特殊之处; 在减数分裂时期, 这层细胞开始径向伸长, 细胞核增大, 核仁明显; 随珠心的减退, 直接接触胚囊(图版 I, 12); 珠被绒毡层在胚囊发育, 双受精过程始终存在, 而在合子分裂的过程中似乎达到了顶峰。在四细胞原胚时期仍能见到发达的珠被绒毡层(图版 II, 35), 它的解体是在球形胚以后, 成熟的果实中未发现有珠被绒毡层。

掌叶橐吾的花器官分化始于 4 月下旬, 小孢子发育及雌雄配子体的分化为 5~ 6 月, 7 月初为盛花期, 中下旬开始胚的发育。头状花序在花枝上排列成总状, 最下的头状花序开花与最顶端的花序开花相差有时竟达 3 d。早期发育的头状花序的内部胚胎发育较慢, 而后期的则较快。最顶端最后分化的头状花序大多不育。

## 3 讨 论

掌裂橐吾其余重要的胚胎学特征包括, 花药壁发育属双子叶型, 成熟花粉为 3 细胞型; 单珠被, 薄珠心, 倒生胚珠, 具发达的珠被绒毡层, 胚乳发育为细胞型, 胚胎发育为紫菀型; 与绝大多数已报道的菊科植物胚胎学特征基本一致<sup>[1, 11]</sup>。

掌裂橐吾的胚囊发育方式为四孢型, 与四孢型中的德鲁撒型相似, 胚囊发育形式在菊科中变异较大, 同一族的植物常具有单孢、双孢与四孢型以及 3 大类型中的各种变型, 如春黄菊族(A nthem ideae)<sup>[11]</sup>, 有时甚至在同 1 种植物中也能发现 2 种以上的胚囊发育形式<sup>[7]</sup>; 但是, 胚囊发育形式在界定的分类范围内仍具有一定的系统学意义, 如 Zhang & Bremer<sup>[9]</sup>在对紫菀族(A stereae)进行分支分析时发现不同的胚囊发育方式与其余形态学性状具有一定的相关性。由于千里光族植物的胚囊发育研究还较少, 目前还不能比较与确定该性状在千里光族中的系统学意义。根据 Pacini<sup>[2]</sup>对菊科绒毡层类型的划分, 掌裂橐吾的绒毡层发育属菊科的“*The Cam os bip innatus type*”型, 这一类型在金盏花族(Calenduleae)中也有记载<sup>[2]</sup>。Bremer<sup>[10]</sup>认为千里光族与紫菀族、春黄菊族、Gnaphalieae 族和金盏花族组成一单系群。绒毡层类型的相似性从另一方面提供了千里光族与金盏花族有一定联系的线索, 遗憾的是上面所提及的其余 3 族尚无此方面的研究, 还不能依据该性状来确定千里光族的系统位置。

## 参考文献:

- [1] PULLA IAH T. Embryology of compositae International bioscience series [M]. New Delhi Today's and Tomorrow's Printers and Publishers, 1984
- [2] PACINI E. Tapetum type in the compositae: forms and functions[A]. In: HIND D J, BEEBTJE H j, eds Compositae: systematics Proceedings of the International Compositae Conference[C]. Kew: Royle Botanic Gardens, 1996, 1: 21-28

- [3] 林有润 中国菊科植物的系统分类与区系的初步研究[J]. 植物研究, 1997, 17(1): 6-27.
- [4] SOULEGES R. Embryogenie des composees Les derniers stades du developement de l'embryon chez le *Senecio vulgaris* L. [J]. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1920, 171: 356-357.
- [5] SOULEGES R. Embryogenie des composees Les premiers stades du developement de l'embryon chez le *Senecio vulgaris* L. [J]. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1920, 171: 254-256.
- [6] 胡适宜 被子植物胚胎学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1982.
- [7] MAHESHWARI P. An introduction to the embryology of angiosperms[M]. New York: McGraw-Hill Book Co. Inc., 1950.
- [8] JOHANSEN D. A. Plant embryology[M]. Massachusetts: Waltham Press, 1950.
- [9] ZHANG X. P., BREMER K. A. Cladistic analysis of the tribe Asteraceae (Asteraceae) with notes on their evolution and subtribal classification[J]. *Plant System. Evol.*, 1992, 184: 259-283.
- [10] BREMER K. Asteraceae cladistics and classification[M]. Portland: Timber Press, 1994.
- [11] Davis G. L. Systematic embryology of the angiosperms[M]. New York: John Wiley & Sons, 1966.

### 图版说明:

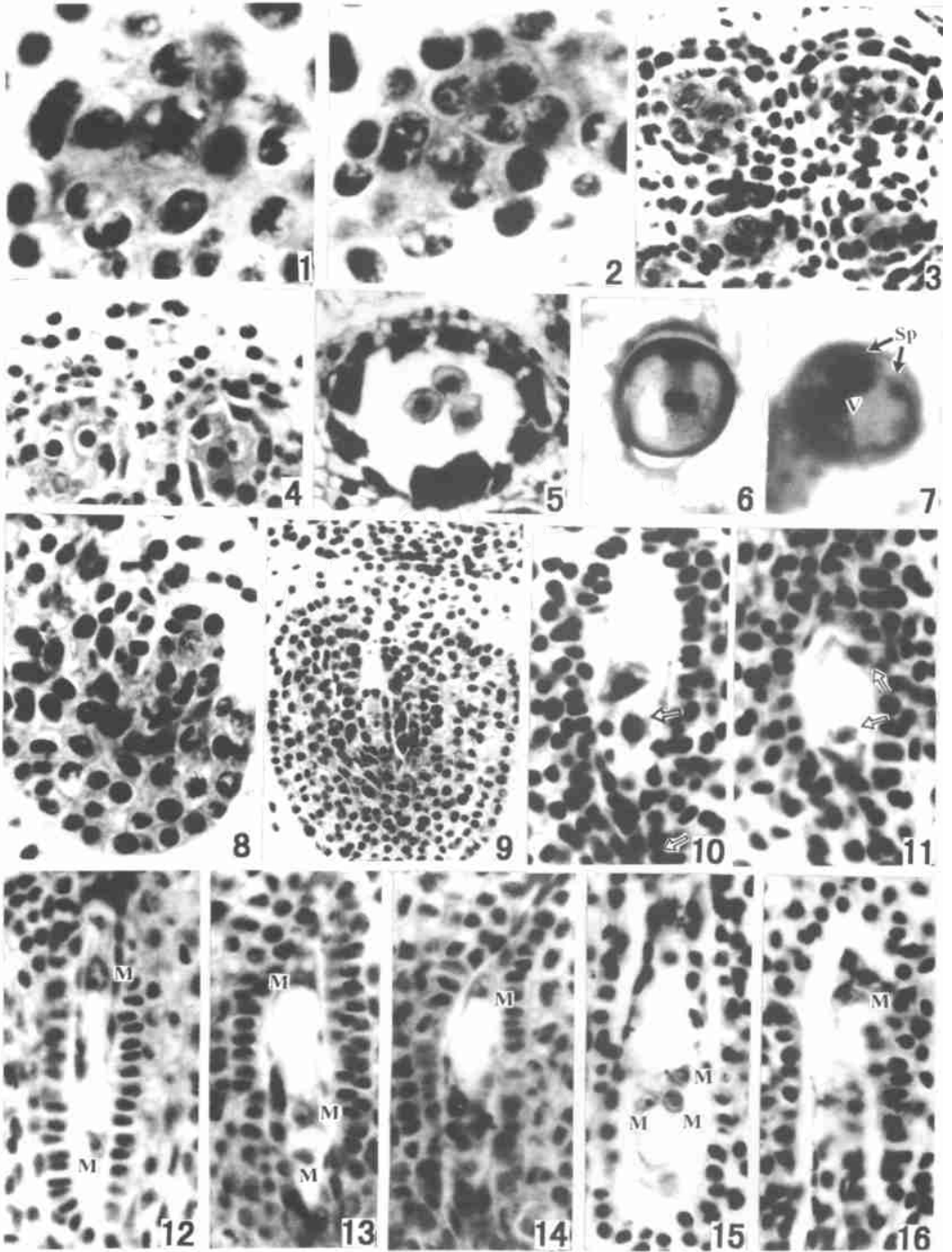
图版 I 1. 小孢子孢原细胞; 2. 初生壁细胞平周分裂; 3. 初生壁细胞形成的内层发育为绒毡层细胞, 而外层再分裂一次形成药室内壁与中层; 4. 成熟花药壁细胞及小孢子母细胞; 5. 刚从四面体型四分体中释放出的小孢子及原位退化的绒毡层; 6. 单核分裂; 7. 成熟的三细胞花粉(箭头示 2 个精子, V 示营养核); 8. 大孢子孢原细胞; 9. 大孢子母细胞(注意珠被绒毡层的形成, 箭头所示); 10. 大孢子母细胞减数分裂 I 后期; 11、12. 第一次减数分裂形成的 2 个大孢子(箭头和 M 所示)移向胚囊两端; 13、14. 连续切片, 4 个大孢子(M); 15、16. 1+3 排列的 4 个大孢子。1、2、6、7.  $\times 1000$ ; 3~5、8~16.  $\times 400$

图版 II 17、18. 4 个大孢子有丝分裂中期; 19~21. 成熟胚囊: 卵(E)、助细胞(Sy)、极核(Pn)和反足细胞(Ant); 22. 雄性大核仁(箭头)出现于次生核中时, 精子(箭头)尚未进入卵核内; 23. 二细胞原胚; 24. 三细胞原胚; 25~27. 四细胞原胚; 28. 四细胞原胚的顶端 3 细胞再进行一次纵向分裂; 29. 七细胞原胚; 30~32. 多细胞原胚; 33. 球形原胚; 34. 双子叶胚; 35. 示四细胞时期的珠被绒毡层; 36. 示四细胞时期的反足细胞。17~21、23~33.  $\times 400$ ; 22.  $\times 1000$ ; 34~36.  $\times 200$

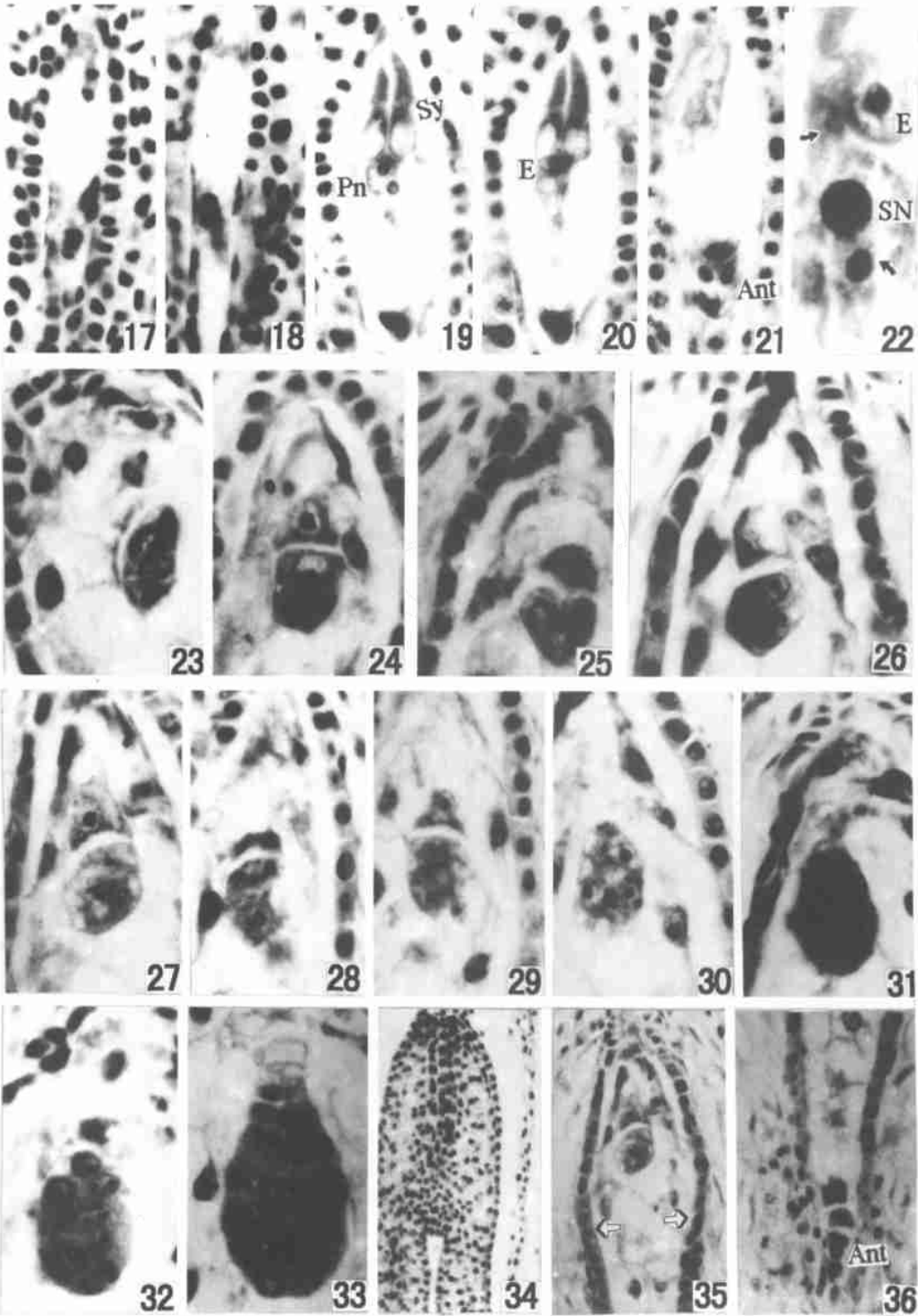
### Explanation of plates:

Plate I Fig. 1. Microspore archesporial cells; Fig. 2. The primary anther wall dividing; Fig. 3. The inner layer from the primary anther wall cells to form the tapetum and the outer layer dividing to form the middle layer and endothecium; Fig. 4. Mature anther wall and sporogenous cells; Fig. 5. Single nucleus microspore released just from the tetrahedral tetrads and the degenerating tapetum at the original sites; Fig. 6. The dividing of the uninucleus; Fig. 7. The tricellular pollen (two arrows indicating two sperms and V indicating the vegetative cell); Fig. 8. Megaspore archesporial cell; Fig. 9. Megaspore mother cell (the arrow indicating the forming of the endothecium); Fig. 10. Anaphase I of meiosis in megasporocyte; Figs. 11, 12. Two megaspores (indicated by arrows and M) moving to two poles; Figs. 13, 14. Two successive sections, showing four megaspores (M); Figs. 15, 16. Consecutive sections, showing four megaspores (M) arranged according to 1+3. 1, 2, 6, 7.  $\times 1000$ ; 3, 5, 8, 16.  $\times 400$

Plate II Figs. 17, 18. Two successive sections, mitosis metaphase of four megaspores; Figs. 19~21. Mature embryo sac: an egg (E), two synergids (Sy), two polar nuclei (Pn), more than 5 antipodal cells (Ant); Fig. 22. The male nucleus (arrow) appeared in the secondary nucleus, but the sperm (arrow) just attaching the egg; Fig. 23. A two-celled proembryo; Fig. 24. A three-celled proembryo; Figs. 25~27. Four-celled proembryos; Fig. 28. The dividing of the apical three cells of a four-cell proembryo; Fig. 29. A seven-celled proembryo; Figs. 30~32. Poly-celled proembryos; Fig. 33. A proembryo approaching the globular stage; Fig. 34. An embryo with two cotyledons; Fig. 35. The endothelium at the four-celled proembryo stage; Fig. 36. The degenerating antipodal cells at the four-celled proembryo stage. 17~21, 23~33.  $\times 400$ ; 22.  $\times 1000$ ; 34~36.  $\times 200$



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text