

文章编号: 1000-4025-(2001)03-0520-06

款冬的胚胎学*

刘建全

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘 要: 系统报道了中藏药款冬大小孢子的发生、雌雄配子体发育和胚胎的发育过程。药壁发育双子叶型; 绒毡层发育接近菊科中的“*The Cam os bip innatus*”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 4 孢子型, 接近五福花(*A doxa*) 型胚囊。受精作用属于有丝分裂前配子体融合类型。胚乳发育为核型。胚胎发育为紫菀型千里光变型。讨论了该种胚胎学特征的生态学及系统学意义。

关键词: 款冬; 胚胎学; 中藏药

中图分类号: Q 944 46 **文献标识码:** A

Embryology of *Tussilago farfara* (Asteraceae: Senecioneae)

L U Jian-quan

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

Abstract: The present firstly reports the development of microsporangium, male gametophyte, megasporogenesis, female gametophyte and embryogeny in *Tussilago farfara*, a famous Chinese and Tibetan medicine. The anther is tetraporangiate and its wall development conforms to the dicotyledonous type. The tapetum is similar to “*The Cam os bip innatus*” type of the Asteraceae. 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 *A doxa* variation. Fertilization is of premitotic syngamy type. The development of endosperm conforms to the nuclear type and the embryogeny corresponds to the *Senecio* variation of the *Aster* type. The ecological and systematic significance of the embryological

* 收稿日期: 1999-10-18; 修改稿收到日期: 2000-03-14

基金项目: 国家自然科学基金(39670059)和中国科学院生物分类区系特别支持费(9922)资助项目。

作者简介: 刘建全(1969-), 男(汉族), 副研究员, 博士。

characteristics in this species is also discussed

Key words: *Tussilago farfara*; embryology; Chinese and Tibetan medicine

款冬(*Tussilago farfara* L.), 又名款冬花、冬花、九尽花等, 是菊科千里光族中单种属款冬属的唯一种类^[1]。款冬在中藏药上采集花蕾入药, 花蕾含款冬二醇、款冬甙等化学物质, 有润肺下气、化痰止咳之功效, 主治咳逆喘息、风寒哮喘、慢性支气管炎等疾病^[2]。款冬属在菊科千里光族的系统位置也较为特殊, 关键是该属为早春开花的植物, 与该族中绝大部分植物在夏秋开花存在明显的生殖隔离^[3]。胚胎学特征在探讨菊科的系统学方面具有重要的参考价值, 如 Pullaiah (1984)^[4]和 Pacini (1996)^[5]的讨论和总结。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^[6,7], 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。本研究观察了款冬的胚胎发育过程, 旨在为开发与利用款冬提供有性生殖过程方面的基础资料, 同时也为探讨该属的系统位置及其与其它植物的生殖隔离提供胚胎学方面的证据。

1 材料与方法

材料取材于海拔为 2 200 m 的西宁地区, 凭证标本(款冬, 刘建全 354)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(冰醋酸-酒精)中。常规石蜡切片, 厚度 5~10 μm , 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 小孢子体发生与雄配子体发育

花药为 4 个药室。小孢子的孢原细胞(图版 I, 1)起源于花药原基的下表皮细胞。孢原细胞经平周分裂形成初生壁细胞和初生小孢子母细胞。初生壁细胞平周分裂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(图版 I, 2)。成熟的花药壁细胞由 4 层结构组成: 表皮、药室内壁、中层和绒毡层(图版 I, 3~5)。药室内壁和中层均来源于初生壁细胞, 药壁发育属双子叶型^[8]。

绒毡层细胞在小孢子母细胞前期分裂成 2 核或不分裂(图版 I, 3), 在小孢子从四分体分离时期开始退化(图版 I, 6), 在单核小孢子发育的后期才突入药室腔(图版 I, 8)。绒毡层细胞均保持单个细胞, 未发现绒毡层细胞的融合, 药室腔明显, 从整个被子植物的绒毡层类型来看, 应是腺质型绒毡层; 从 Pacini (1994)^[4]对菊科绒毡层类型的划分来看, 应接近于“*The Cosmos bipinnatus* type”绒毡层类型, 不同之处在于绒毡层细胞突入药室腔的时间较晚(图版 I, 8), 在单核小孢子发育的晚期, 即单核靠边期。

来源于初生造孢细胞的次生造孢细胞(图版 I, 2)直接发育为小孢子母细胞。小孢子

母细胞进行第1次减数分裂,并不伴随胞质分裂;第2次减数分裂(图版I,3)之后进行胞质分裂,胼胝质壁形成;小孢子四分体为四面体形(图版I,5、6),小孢子发育为同时型。从四分体中分离出来的单个小孢子似由胼胝质壁所包围(图版I,7),逐渐发育为单核靠边期,单核再进行有丝分裂形成营养细胞、生殖细胞组成的2细胞花粉,生殖细胞再进行1次分裂,形成2个精子,花粉散粉时为3细胞花粉(图版I,9)。

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。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,成为极为明显的单珠被,倒生胚珠(图版II,1)。直接来源于孢原细胞的大孢子母细胞进行第1次减数分裂,其间并无细胞壁的形成,形成2个大孢子(图版II,2),2个大孢子逐渐移向胚囊合点与珠孔两端(图版II,3),再进行第2次减数分裂(图版II,4),其间也无细胞壁的形成;4个大孢子中,2个在珠孔端,2个在合点端,成2+2的排列(图版II,5),仅经1次分裂即产生8核胚囊(图版II,6、7)。成熟胚囊中有:2个助细胞与卵形成的卵器,两极核形成的次生核,3~8个反足细胞组成。胚囊类型非常接近于4孢子型的五福花(*A. doxa*)变型^[9,10],但不同之处在于3个反足细胞常再次分裂形成多于3个的反足细胞(图版II,9)。反足细胞宿存,在合子开始分裂时开始退化,在4细胞原胚时期基本消失殆尽。

2.3 双受精

传粉时的腺体分泌处于旺盛期,染色较深(图版II,13),珠孔受精,花粉管破坏1个助细胞进入胚囊,在卵细胞与次生核一侧释放精子(图版II,12),配子融合同精核与生核的融合几乎是同时发生。精核首次贴附于卵核核膜上(图版III,1),进而进入卵核,并在精核分散的同时出现小的雄性核仁(图版III,4),雄性核仁逐渐增大(图版III,2),最后,雌雄核仁融合形成合子(图版III,5)。精核与次生核的融合,同精核与卵核的融合进程相似。图版III,4示雄性小核仁的出现,图版III,3示雄性核仁的增大;图版III,5示受精完成后的初生胚乳核。款冬的受精作用属于有丝分裂前类型^[9],与甜叶菊的受精过程相仿^[11]。

2.4 胚及胚乳的发育

初生胚乳核的分裂一般早于合子分裂。初生胚乳核第1次分裂通常情况下是与胚囊的纵轴垂直(图版III,6),形成纵向壁,产生最初的2个胚乳细胞。胚乳细胞的前几次分裂基本是同步的。胚乳发育为细胞型。球形胚阶段,胚乳细胞充满整个胚囊(图版III,11),心形胚时期,胚周围的胚乳细胞开始解体,并呈现被胚吸收的迹象(图版III,12),与此同时,该胚乳外围形成1层排列紧密的胚乳细胞层(图版III,12),最后在双子叶胚时,残留于成熟的瘦果中。

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。基细胞较长,液泡占据细胞大部分体积;顶细胞较小,细胞质浓厚,液泡化程度较低(图版III,7),基细胞与顶细胞

几乎同时进行第 2 次分裂, 基细胞为横裂, 而顶细胞为纵裂, 形成 4 细胞原胚(图版 III, 8), 来自基细胞横裂的上部细胞进行纵裂, 形成顶细胞原胚(图版 III, 9); 来自顶细胞的 2 个细胞再次横裂形成 8 细胞原胚(图版 III, 10), 基细胞横裂的基部 2 细胞形成胚柄, 来自顶细胞与基细胞的 8 细胞原胚的上部细胞经多次纵裂形成胚的主体, 并进一步分化为球形原胚(图版 III, 11)、心形胚(图版 III, 12)和双子叶胚(图版 III, 13)。双子叶胚时期, 胚乳几乎全部吸收, 仅留 1 层胚乳外套层。瘦果横切面上可观察到油脂管道, 每个子叶有 3 个(图版 III, 13), 款冬胚的发育与 *Senecio vulgaris* 相似^[6,7], 为紫菀型千里光变型^[12]。

2.5 珠被绒毡层的发育

大孢子母细胞时期, 珠被已将珠心包围, 毗邻珠心的 1 层珠被内表皮细胞, 排列整齐而紧密, 但体积大小并无特殊之处(图版 II, 1), 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(图版 II, 2, 3), 随减数分裂的进行, 珠被绒毡层已完全发育成熟, 且包围胚囊的珠心细胞全部解体, 珠被绒毡层直接包围胚囊(图版 II, 5), 珠被绒毡层多细胞原胚时开始解体(图版 II, 9, 10), 球形胚时, 已完全解体, 只能看到残痕。成熟果实中, 未发现有珠被绒毡层。

3 讨 论

(1) 款冬的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一致^[4,13]。Pullaiah (1984)^[4]指出: 菊科具有重要系统学意义的胚胎性状主要有绒毡层类型、胚囊发育方式和紫菀型胚胎发育中的各种变型等方面的变化。款冬的绒毡层发育属菊科的“*The Camos bipinnatus type*”型, 这一类型目前仅在向日葵族(Heliantheae)和金盏花族(Calenduleae)中有记载^[5]。胚囊发育形式在菊科变异较大, 同一族的植物常具有单孢、双孢与 4 孢型, 同时还具有三大类型之内的各种变型, 如在紫菀族^[4]。千里光族植物的胚囊发育研究目前还较少, 目前还不能确定该性状在该族中的系统学意义。

(2) 款冬在西宁地区为 4 月初开花, 4 月下旬结束, 先花后叶, 大小孢子发育及雌雄配子体的发育主要在头一年的地下完成。根据我们的观察, 8 月下旬, 挖掘地下根茎已有花蕾形成, 此时一般为小孢子发育的四分体之前的时期与大孢子发育的减数分裂之前的时期。9 月上旬, 大部分花蕾进入小孢子发育的四分体至单核小孢子时期, 大孢子进入 8 核胚囊时期, 随后进入休眠时期, 第二年 4 月初, 花蕾破土时, 小孢子进行 2 细胞花粉及 3 细胞花粉的发育, 而 8 核胚囊则进一步进行成熟胚囊的分化。由于款冬根茎花蕾的发育具有连续性, 同一根茎上花蕾的发育时期有所不同, 但进入休眠期之前, 如果花的小孢子及大孢子未完成减数分裂, 第二年此花蕾则不能正常的开花结果。款冬在开花的前一年的秋季就已经完成大、小孢子及雌、雄配子体的发育, 再经过冬季漫长的休眠期, 第二年春天再

完成剩余的生殖过程。这种生殖机制对于早春开花的植物具有重要的生态适应价值,但休眠期的生理、生化及分子机制仍不清楚。款冬的药用部位主要为花蕾,其采收季节传统上是在冬至前后(11~12月)。我们的研究发现,在8月下旬,花蕾开始发育,9月下旬,花蕾进入冬眠期,而冬至前后挖掘的花蕾常发现早期发育的花蕾有腐烂现象。花蕾发育时期以及花蕾在地下多埋藏两月是否会有有用化学物质的改变?如果没有变化,提前采收将会对产量有所增加。

参考文献:

- [1] 陈艺林 中国植物志, 77(1): 菊科-千里光族[M]. 北京: 科学出版社, 1999
- [2] 郭本兆 青海经济植物志[M]. 青海: 青海人民科学出版社, 1987
- [3] JEFFREY C, CHEN Y L. Taxonomic studies on the tribe Senecioneae (Compositae) eastern Asia[J]. *Kew Bull*, 1984, 39: 205-446
- [4] PULLAIAH T. Embryology of Compositae International Bioscience series [M]. New Delhi: Today's and Tomorrow's Printers and Publishers, 1984
- [5] PACNIE. Tapetum type in the Compositae: forms and functions [A]. In: Hind DJN, Beebtje H J, eds Compositae: Systematics Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, (Hind DJN Editor in Chief) [C]. Kew: Royle Botanic Gardens, 1996, 1: 21-28
- [6] SOULEGES R. Embryogenie des composees Les derniers stades du developpement de l'embryon chez le *Senecio vulgaris* L. [J] *C R Acad Sci Paris*, 1920, 171: 356-357.
- [7] SOULEGES R. Embryogenie des composees Les premiers stades du developpement de l'embryon chez le *Senecio vulgaris* L. [J] *C R Acad Sci Paris*, 1920, 171: 254-256
- [8] DAVIS GL. Systematic Embryology of the Angiosperms [M]. New York: John Wiley & Sons, Inc., 1966
- [9] 胡适宜 被子植物胚胎学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1982
- [10] MAHESHWARI P. An Introduction to the Embryology of Angiosperms [M]. McGraw-Hill Book Co. Inc New York, 1950
- [11] 申家恒, 殷华, 连永权, 等. 甜叶菊的受精作用及胚和胚乳的早期发育[J]. 植物学报, 1989, 31(3): 165-170
- [12] JOHANSEN D A. Plant embryology [M]. Massachusetts: Waltham Press, 1950
- [13] 丁惠宾, 周向军, 张梅平, 等. 红花胚珠和雌配子体发育[J]. 西北植物学报, 1998, 18(3): 352-355

图版说明:

图版 I 1. 小孢子孢原细胞, $\times 1000$ 2. 初生壁细胞平周分裂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, $\times 1000$ 3. 绒毡层细胞及小孢子母细胞减数分裂, $\times 1000$ 4. 成熟花药壁细胞及小孢子母细胞, $\times 1000$ 5. 成熟花药壁细胞及小孢子四分体, $\times 1000$ 6. 小孢子四分体及绒毡层细胞, $\times 1000$ 7. 刚从小孢子四分体中释放出的小孢子, $\times 1000$ 8. 绒毡层细胞(箭头)在小孢子单核前期进入药室腔, $\times 1000$ 9. 成熟的三细胞花粉: v 示营养细胞; s 示两个精子。 $\times 1500$

图版 II 1. 大孢子母细胞, $\times 400$ 2. 大孢子母细胞减数分裂 I 后期, $\times 400$ 3. 第一次减数分裂形成的 2 个大孢子。

×400 4 大孢子母细胞减数分裂 II 中期。×400 5 4 个大孢子。×400 6, 7 八核胚囊的连续切片。×400 8 两极核融合的次生核与卵。×400 9, 10 连续切片, 示多个反足细胞 (ANT) 和两极核融合为次生核, 卵。×400 11 示成熟胚囊中的助细胞 (Sy) 和卵 (E)。×400 12 花粉管破坏—助细胞进入胚囊。×400 13 腺体。×25

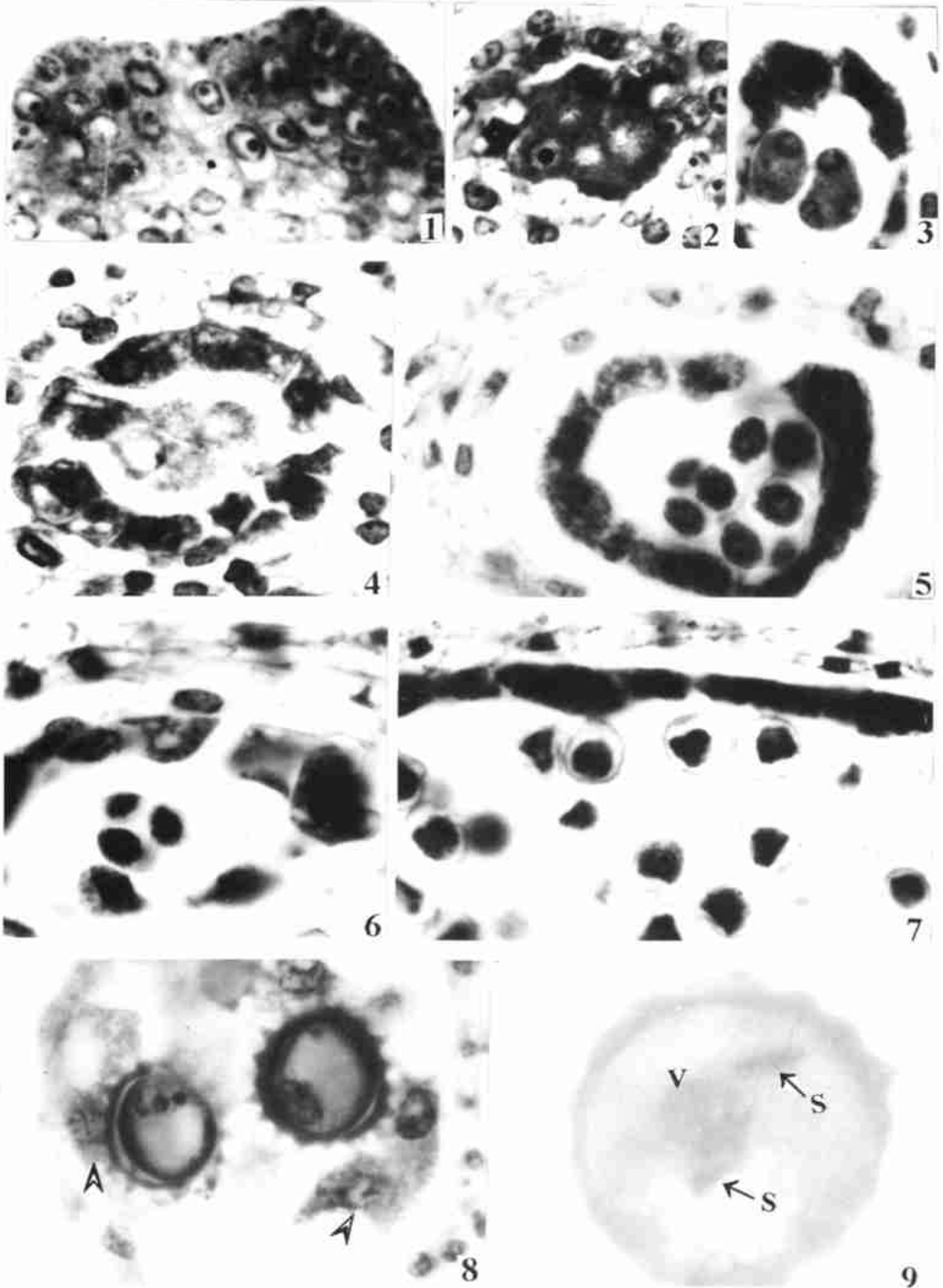
图版 III 1 精核贴附于卵核核膜上。×1 000 2 卵核中出现雄性核仁。×1 000 3 次生核中的雄性核仁。×1 000 4 精核在卵 次生核内的分散。×1 000 5 受精完成后的合子与初生胚乳核。×1 000 6 初生胚乳核的第一次分裂。×1 000 7 二细胞原胚。×400 8 四细胞原胚。×400 9 六细胞原胚。×400 10 八细胞原胚。×400 11 前球形原胚。×400 12 心形胚。×400 13 双子叶。×25 14 成熟果实横切。×25

Explanation of plate

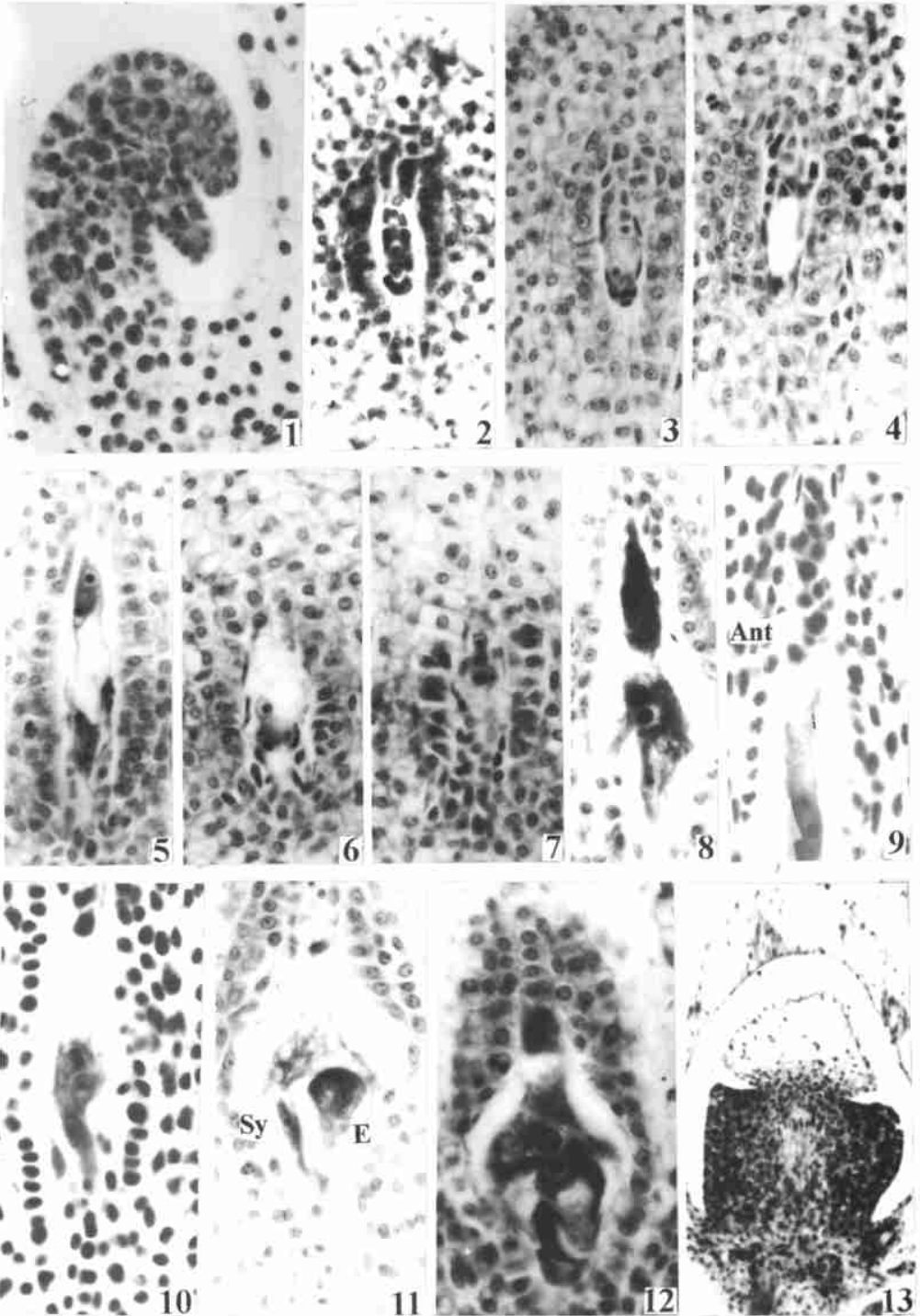
Plate I Fig. 1. M microspore archesporial cells ×1 000 Fig. 2 The inner layer from the primary anther wall cells to form the tapetum and the outer layer dividing to form the middle layer and endothecium. ×1 000 Fig. 3 Tapetum and the meiosis of microsporocytes ×1 000 Fig. 4 Mature anther wall and sporogenous cells ×1 000 Fig. 5 Mature anther wall and microspore tetrads ×1 000 Fig. 6 The tapetum at the tetrad stage ×1 000 Fig. 7. Single nucleus microspore released just from the tetrads and the tapetum. ×1 000 Fig. 8 The tapetum cells (arrows) intruding into the anther wall sac ×1 000 Fig. 9 The tricellular pollen: V representing the vegetative cell and S representing two sperms ×1 500

Plate II Fig. 1. Megaspore mother cell (Noting the forming of the endothelium). ×400 Fig. 2 Anaphasis I of meiosis in megasporocyte ×400 Fig. 3 Two megaspores from the meiosis I. ×400 Fig. 4 Metaphase II of meiosis ×400 Fig. 5 Four megaspores ×400 Figs 6, 7. Consecutive sections of a 8-nucleate sac ×400 Fig. 8 The secondary nucleus and egg ×400 Figs 9, 10 Successive section of a mature embryo sac, indicating more than three antipodal cells (Ant) two polar nuclei and an egg ×400 Fig. 11. Indicating a synergids (Sy) and the egg (E). ×400 Fig. 12 The pollen tube entering the embryo sac through a synergid ×400 Fig. 13 Gland ×25

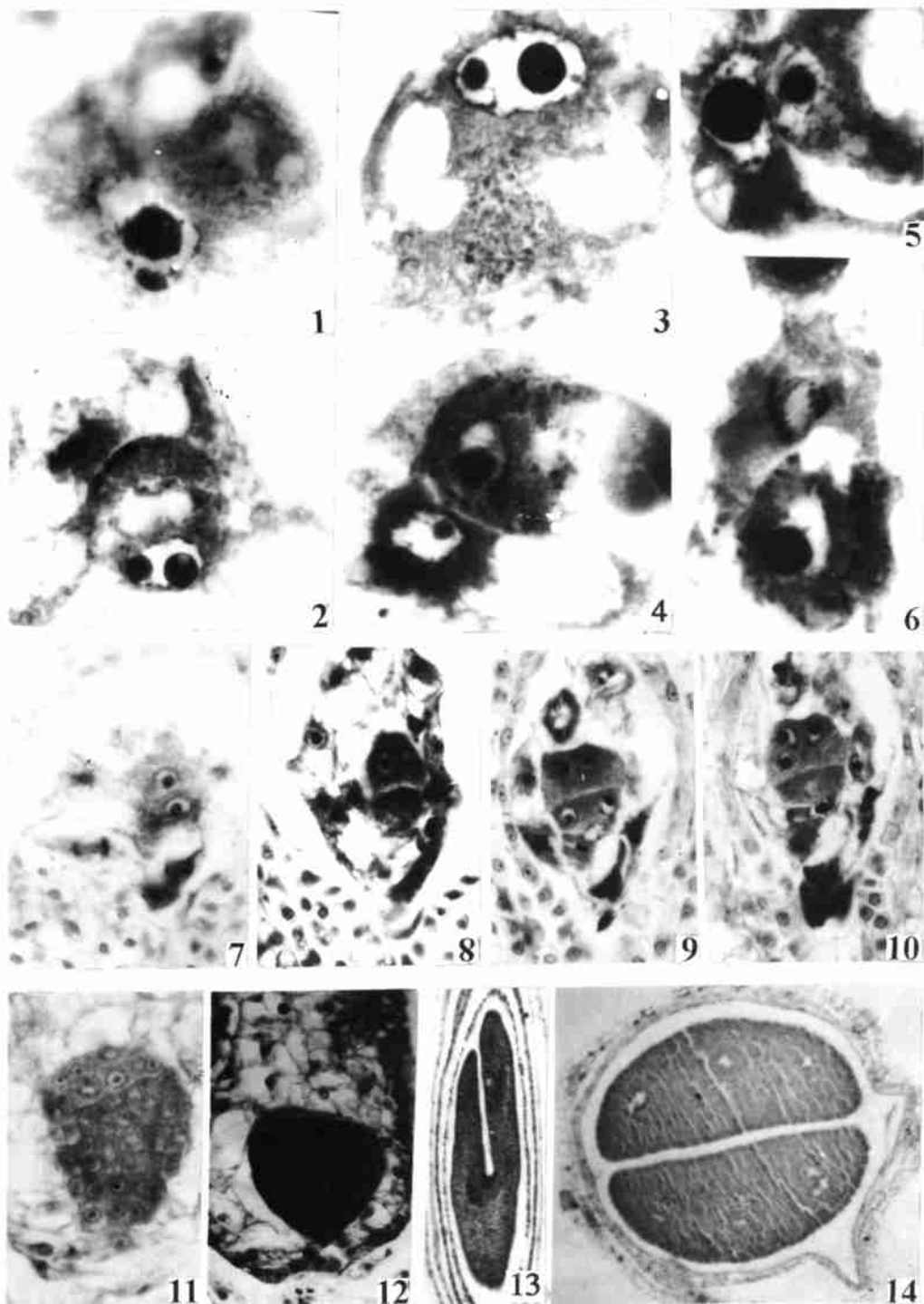
Plate III Fig. 1. One sperm ling on the egg membrane ×1 000 Fig. 2 The male nucleus appeared in the egg nucleus ×1 000 Fig. 3 The male nucleus appeared in the secondary nucleus ×1 000 Fig. 4 The sperm chromatin spreading in the egg nucleus and secondary nucleus ×1 000 Fig. 5 The egg and the primary endosperm nucleus ×1 000 Fig. 6 The first dividing of the primary endosperm nucleus ×1 000 Fig. 7. Two-celled proembryo. ×400 Fig. 8 Four-celled proembryo; 9. Six-celled proembryo. ×400 Fig. 10 Eight-celled proembryo. ×400 Fig. 11 Globular proembryo. ×400 Fig. 12 Cardio-shaped proembryo. ×400 Fig. 13 Embryo with two cotyledons ×25 Fig. 14 Cross section of a mature achene ×25



See explanation at the end of text.



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text