

老芒麦(*Elymus sibiricus* L.)种子发育过程的形态解剖学特征

贺晓 闫洁 李青丰 吕梅

(内蒙古农业大学 生态环境学院,呼和浩特 010019)

摘要 应用解剖学及组织化学方法对老芒麦种子发育过程进行了观察研究。结果显示,其种子发育过程的形态变化具有禾本科植物的典型特征:胚胎发育为禾本型,胚乳为核型胚乳,其最外一层细胞发育为糊粉层,籽实皮由内珠被及子房内表皮发育而成;但有其特性:合子未显示出极性,中贮藏有丰富的淀粉粒,第1次分裂为横分裂,偶有斜向分裂,之后顶细胞纵分裂,基细胞横分裂;宿存助细胞可保留到椭圆形原胚时期,与丝状器都有PAS正反应,显示了宿存助细胞及丝状器与营养物质的转运有关;少数种子有胚发育迟缓的现象;不同种子发育的早期原胚之间存在淀粉粒含量的差异;约有1%的成熟种子中缺胚或胚极小。

关键词 老芒麦;种子;发育;解剖学研究

中图分类号 Q 944.46

文章编号 1007-4333(2004)06-0009-06

文献标识码 A

Observations on seed development of *Elymus sibiricus* L.

He Xiao, Yan Jie, Li Qingfeng, Lü Mei

(College of Ecological and Environmental Science, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China)

Abstract The seed development of the *Elymus sibiricus* L. was of character in typical graminaceous plants. The embryogeny developed to Gramineous type. Endosperm was of nuclear type. Its outer layer cells developed to aleurone layer. Seed coat was developed from both inner integument and the inner epidermis of ovary. However, it had its own characters. The zygote was round-shaped, appeared no polarity and filled with starch grains. The first division was transverse, occasionally oblique, and then produced apical and basal cells. The vertical division of the apical and the transverse division of the basal formed 4-cells proembryo. The persistent synergid existed during ellipsoidal embryo formation, and had a strong PAS reaction which was similar as filiform apparatus. The embryo development was found retarded in some seeds. The number of starch grain was different among the early proembryos. About 1% of the matured seeds did not contain embryos.

Key words *Elymus sibiricus* L.; seed; development; anatomical observation

以往人们对牧草种子的发育多注重其生理过程,而对其形态结构的建成过程缺乏足够的了解。事实上,植物器官的生理生化过程与其形态结构有密切关系。就牧草种子而言,其发育过程中的生理生化变化是种子形态结构建成的基础,而种子形态结构的变化则反映了其生理变化的特点,因此了解牧草种子的发育可为种子生产提供理论基础。在禾本科植物中,对农作物种子发育过程的形态结构变化特别是胚胎发育了解得比较多,如小麦、水稻、大麦、谷子、玉米等^[1~3],牧草类了解得较详细的有早

熟禾和黑麦草^[3,4],对裸燕麦和冰草有胚胎学方面的研究报道^[5,6],其他种类少有报道。已有的研究显示,禾本科植物种子发育过程基本相似,形态变化遵循基本相同的规律,但不同物种间亦存在差别,如胚发育早期细胞分裂的方式、胚分化时间等。

老芒麦(*Elymus sibiricus* L.)是禾本科披碱草属中的优良牧草,为人工草地建设及退化草场恢复的重要草种,近年对其种子的需求量剧增,而与种子生产有关的基础研究相对较少,不能为生产提供有力依据。为此笔者对老芒麦种子发育过程进行了解

收稿日期:2004-06-27

基金项目:中国科学院知识创新工程专题资助项目(KSCXF08-03-07)

作者简介:贺晓,副教授,博士,主要从事植物学及牧草种子学的研究。

剖学及组织化学的研究,以了解老芒麦牧草种子发育过程中的形态结构及多糖动态变化,为进一步研究其种子发育与种子生产的关系提供参考。

1 材料与方法

1) 试验地概况。

试验地设在内蒙古农业大学牧草试验地,位于呼和浩特市,为典型的温带大陆性气候。年平均温度 8℃,无霜期 130~140 d。土壤为沙壤土,肥力中等,pH 7.0~7.5,具备灌溉条件。

2) 材料与方法。

材料为 1999 年播种的老芒麦(*Elymus sibiricus* L.)栽培种。

试验于 2002 年进行。在盛花期对开花时间一致的约 100 个穗挂牌标记,并从开花的当天开始,每隔 1~3 d 取 2 个穗,将发育程度接近的子房取出,用纳瓦兴固定液固定。石蜡制片法制片,切片厚度 8~10 μm;PAS-铁矾苏木精法染色,其中 PAS 反应可将多糖特异地染成红色。Olympus 显微镜下观察并照相。

2 结果与分析

2.1 胚的发育

开花后一天内卵细胞受精形成合子。合子圆形,无明显大液泡,细胞核大,位于细胞中央,质浓,未显示出有极性(图 1A-1)。花后 2 d 左右合子进行第一次分裂,形成 2 细胞原胚,宿存助细胞的丝状器明显(图 1A-2)。合子的第 1 次分裂多为横向分裂(图 1A-2),也有斜向分裂(图 1A-5)。形成的顶细胞和基细胞体积基本相等,细胞质浓,核大(图 1A-3, 4)。之后顶细胞纵分裂,分裂面并不与第 1 次分裂垂直,而是形成一定的角度,形成 2 个斜向排列的细胞(图 1A-5)。然后基细胞进行横分裂,形成一个“T”形的四细胞原胚,此阶段发生在花后 3 d 左右。此后顶细胞的子细胞进行不同方向的分裂,而基细胞的子细胞中,远离珠孔端的一个细胞再进行一次横分裂,形成 3 个纵向排列的细胞(图 1A-6~8)。这 3 个细胞中远离珠孔端的 2 个细胞进行纵分裂,形成 8~10 细胞原胚(图 1A-9)。原胚细胞进行各方向的分裂,形成椭圆形的 16 细胞左右的原胚,此时,宿存助细胞仍保留(图 1A-10)。胚细胞继续分裂,形成梨形的 32 细胞左右的原胚(图 1B-11)。此阶段大约在花后 5~6 d 左右。从发育过程看,基细

胞的子细胞中靠近合点端的细胞参与胚体的形成,靠近珠孔端的细胞发育成胚柄。从早期胚细胞分裂方式及原胚形态来看,老芒麦的胚发育与小麦相似^[1]。原胚继续进行分裂分化,在花后 7~8 d 左右形成棒状胚,具有明显的胚柄。此时胚已进入分化期,在远离胎座的一侧,胚体的上中部出现了细胞核大、细胞质浓的器官形成区^[2](图 1B-12)。器官形成区及其上部的细胞分裂较快,在此形成了一个凹陷,凹陷的上部将分化出胚芽鞘的上半部分和盾片,凹陷下部即为生长点(图 1B-13)。胚体最初的这种形态上可见的分化大约发生在花后 8~9 d 左右。生长点下部的细胞继续进行不等速的分裂,在生长点下部又形成凹陷,将生长点与胚芽鞘的下半部分分开(图 1B-14)。接着盾片与胚芽鞘分开,盾片迅速生长,而胚芽鞘则向下生长将生长点包围,此时,生长点已分化出第一个叶原基(图 1B-15)。此时大约在花后的 10 d 左右。以后胚器官进一步分化,在花后 15 d 左右依次形成盾片、胚芽鞘、幼叶、胚根、外胚叶、胚根鞘等,胚器官分化基本完成(图 1B-16),18 d 左右时胚体已得到充分的发育,胚柄完全退化(图 1B-17)。

在从合子到胚器官分化的发育过程中,经历着淀粉消长的变化。合子时期,细胞质内有大量的淀粉粒,分布于细胞核周围(图 1A-1),在第 1 次分裂时被等量地分配到 2 个子细胞中(图 1A-2, 4)。在胚进一步的发育中,有些胚中的淀粉明显减少(图 1A-7, 9),有些胚中淀粉甚至有所增加(图 1A-6, 8)。到 16~32 细胞原胚时期,胚细胞中一直保持有淀粉,其中胚柄部分细胞中淀粉粒明显较多。到棒状胚时期,胚柄开始积累大量的淀粉粒,而胚体上部的分生组织中则少有淀粉粒(图 1B-12~14)。随着胚的进一步分化发育,淀粉主要在胚柄和盾片部分积累。细胞分裂分化旺盛的部分淀粉粒很少见到(图 1B-16)。在成熟的胚中,淀粉粒主要分布于盾片中,胚根鞘和胚芽鞘中也有分布,胚芽、胚根和胚轴中未见有淀粉粒(图 1B-17)。

2.2 胚乳的发育

受精后初生胚乳核即进行核分裂,形成游离核。最初游离核沿胚囊壁分布,而且分裂是同步的。此阶段胚乳发育迅速,胚囊体积增长很快。胚乳的细胞化首先从珠孔端胚周围及胎座附近开始,逐渐沿胚囊壁向合点端进行。当胚进入初分化时期(花后 7~8 d 左右),胚乳细胞充满胚囊,胚乳的细胞化基

本完成。糊粉层分化开始于胚的初分化时期,约开花后7~8d左右。最早从胚周围开始,沿着胚囊壁的1~2层胚乳细胞径向延长,细胞质变得浓厚,淀粉粒逐渐减少,外切向壁和径向壁增厚,最终发育为糊粉层(图1B-14,18)。

受精时期的胚囊有少量小颗粒状的淀粉粒,随着胚乳游离核的形成和胚囊的增大,淀粉粒的数量有所减少。随着胚乳的细胞化,淀粉粒开始从胎座附近的胚乳细胞中积累,逐渐充满整个胚乳组织(图1B-18)。在盾片开始分化并进一步发育直到成熟这一阶段,紧靠盾片的几层胚乳细胞一直保持液泡化程度较高的薄壁细胞状态,细胞质内淀粉粒明显稀少(图1B-13)。胚发育成熟后,盾片周围的胚乳细胞内积累了大量的淀粉粒(图1B-17)。这一变化过程表明,至少在胚分化期后,胚的发育是由胚乳提供营养物质的。

2.3 珠心、珠被、子房壁的变化及籽实皮的形成

合子胚时期的珠心组织细胞核大,质浓,胞内无淀粉粒。但合点及胎座附近的珠心组织有强的PAS正反应,表明这些区域的细胞中可溶性多糖含量较高。随着胚囊的发育,珠心组织逐渐解体。珠心表皮一直保留到胚分化期(图1B-12~14)。当颖果成熟时,此层细胞原生质消失,留下细胞壁的残迹(图1B-18)。

老芒麦有2层珠被,各有2层细胞(图1A-1)。外珠被在受精后很快解体。内珠被保留。在梨形原胚时期内层细胞开始积累后含物,颜色逐渐变深,细胞壁加厚(图1B-11)。外层细胞细胞壁加厚,并形成角质层,细胞质变得稀薄(图1B-12~14)。当胚成熟时,这两层细胞的细胞质也解体,残留的细胞壁与珠心表皮细胞壁挤压在一起,形成一厚壁层,覆于糊粉层之外,构成以纤维素为主要成分、外被有角质层的种皮(图1B-18)。

合子时期的子房壁约有6~16层细胞,除内、外表皮细胞中无淀粉粒外,其他薄壁细胞中含有丰富的淀粉粒。随着种子的发育,子房壁的薄壁组织逐渐解体被吸收,而内表皮则开始积累淀粉。到胚分化期,仅剩内表皮和外表皮。此时外表皮细胞质变得稀薄,细胞核明显。内表皮细胞含丰富的淀粉粒,细胞壁较厚。当颖果成熟时,内表皮细胞结构清楚,细胞质透明,无淀粉粒,细胞核明显。外表皮原生质解体,其细胞壁与子房壁中其他细胞解体后留下的

细胞壁挤压在一起,覆于颖果的最外层,与子房内表皮、种皮一起构成籽实皮(图1B-18)。

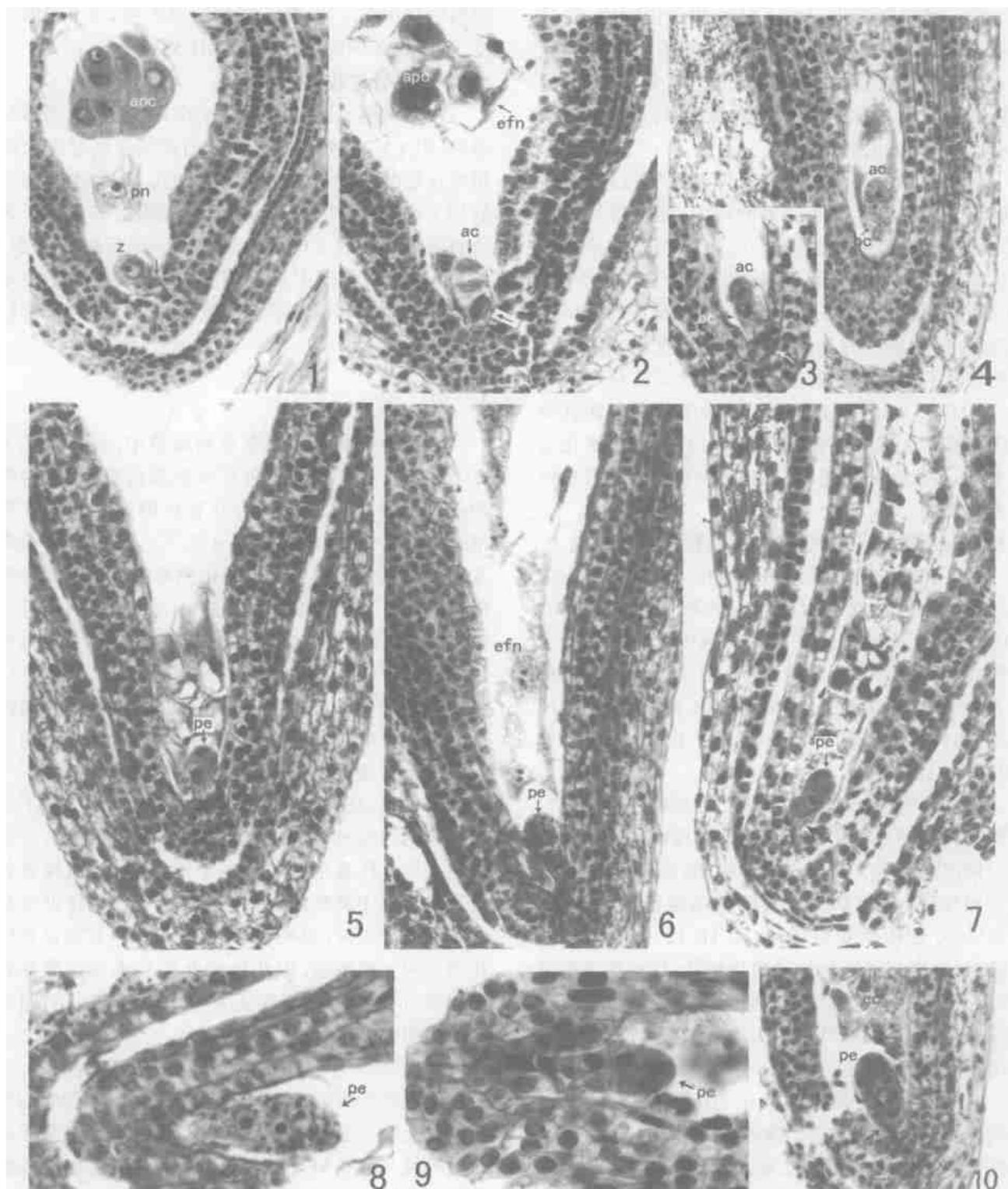
2.4 胚发育过程的异常现象

在多细胞原胚阶段少数种子中有胚发育迟缓的现象(图1A-7),而且不同种子的原胚之间显示出淀粉粒含量的明显差异(图1A-8,9)。分化胚时期少数种子中无胚,此时胚乳已完全细胞化,并积累了大量的淀粉粒。对3000粒成熟种子进行解剖观察,发现有1%的种子中无胚或胚极小,这些无胚种子从外观上看与其他种子无明显区别,胚乳正常,籽粒饱满。

3 讨论

1) 胚的败育。在黑麦草和𧄸草中,很多情况下合子的不正常有丝分裂可导致胚珠的败育,有时受精卵或受精极核进行几次分裂后即死亡^[7]。这种情况甚至可发生于受精21d后^[8]。此种早期败育发生于自花授粉的子房中的比例要远远高于异花授粉的子房^[9]。对于发育中的种子败育有些学者认为生理方面的因素,如激素的抑制或同化物的竞争是导致发育中的种子败育的原因^[10];Marshall^[11]认为大部分种子败育是由于得不到生长所需同化物的供应。李青丰等^[12]在𧄸草中的观察也显示同化物供应不足是导致发育中的种子败育的原因之一。在老芒麦中,胚发育过程的淀粉动态也显示出不同种子之间的差异,表明不同的胚在同化物供给方面存在差异。胚囊中缺胚的现象有报道^[6],而像老芒麦成熟种子中缺胚的现象还未见报道。由于此类种子胚乳发育正常,表明在胚珠这一水平上不存在同化物供应方面的问题,因此推测此类胚本身可能存在细胞学方面的缺陷不能正常发育^[9]。这一问题还需深入研究。

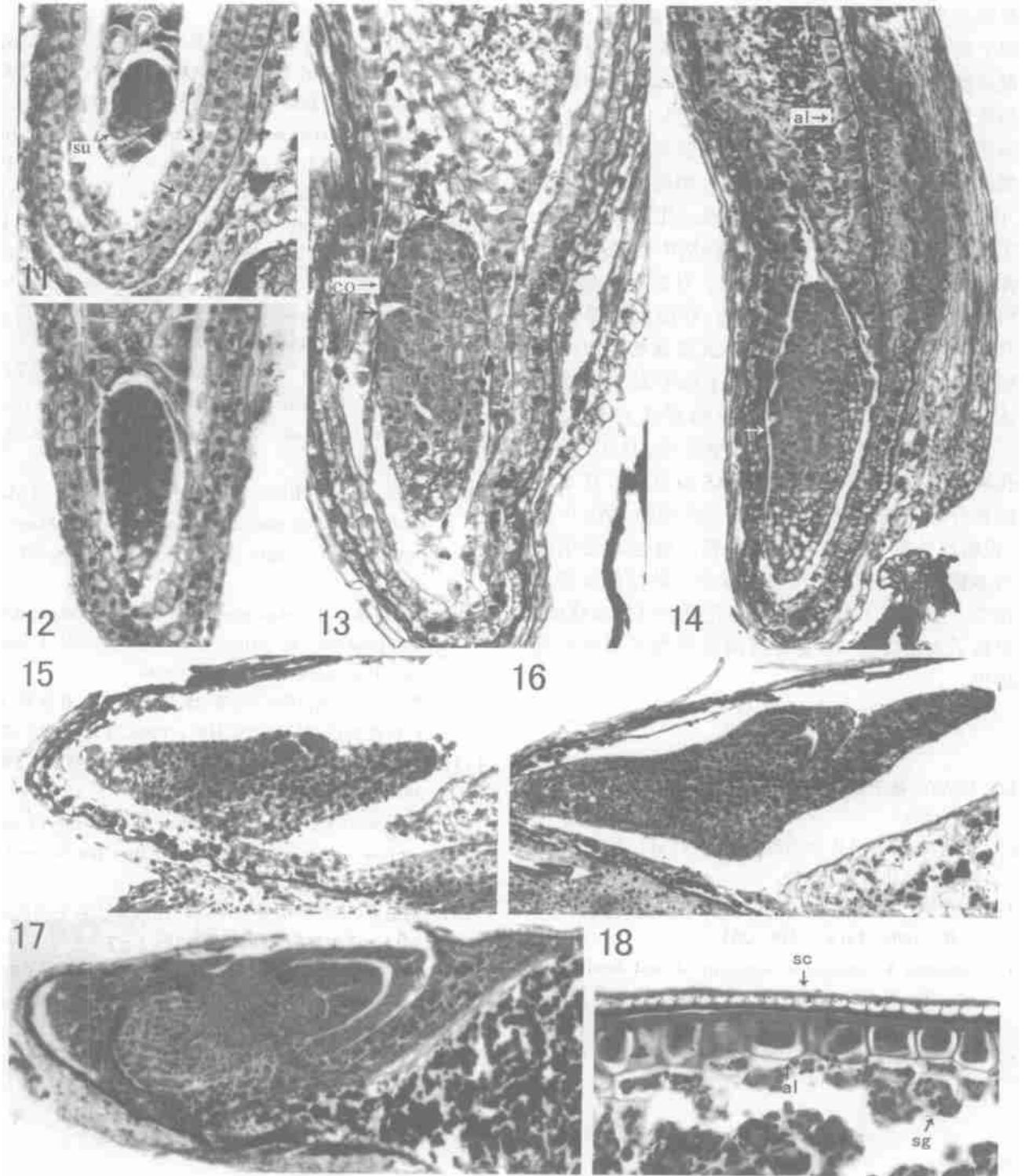
2) 助细胞与丝状器。老芒麦的胚囊受精后,一个接受过花粉管的助细胞退化成一团染色深的物质附于珠孔端。另一个助细胞宿存,一直到椭圆形胚时仍可见。有些研究认为,宿存的助细胞在胚乳细胞化以前,有向原胚转运营养物质的作用^[6,13,14]。老芒麦中,合子时期宿存助细胞的多糖反应不明显,到2细胞原胚时期,助细胞和丝状器出现强烈的PAS正反应,表明此处有大量的可溶性多糖,并且一直保留到椭圆形原胚时期。此结果支持上述论点,即宿存助细胞对早期原胚有营养作用。



1. 合子时期的胚囊 ($\times 200$, 箭头示丝状器); 2. 合子第 1 次分裂 ($\times 200$, 箭头示丝状器); 3. 二细胞原胚 ($\times 200$, 箭头示强的 PAS 正反应); 4. 合子均等分裂形成的顶细胞与基细胞体积相等 ($\times 200$); 5. 合子的斜向分裂及顶细胞的纵分裂 ($\times 200$); 6. 早期原胚及胚乳游离核 ($\times 200$); 7. 发育迟缓的原胚及正在细胞化的胚乳 ($\times 200$, 箭头示宿存助细胞); 8. 有丰富淀粉粒的早期原胚 ($\times 200$); 9. 无淀粉粒的早期原胚 ($\times 200$); 10. 椭圆形原胚 ($\times 200$, 箭头示宿存助细胞)。apc—反足细胞; pn—初生胚乳核; z—合子; efn—胚乳游离核; ac—顶细胞; bc—基细胞; pe—原胚。

图 1A 老芒麦种子发育过程(1~10)

Fig. 1A Seed development of *Elymus sibiricus* (1~10)



11. 梨形原胚 (×200, 箭头示内珠被的内层细胞正在积累后含物); 12. 棒状胚 (×130); 13. 分化胚 (×200, 箭头示生长点与胚芽鞘和盾片分离); 14. 分化胚 (×130, 箭头示胚芽鞘的下半部分分化形成); 15. 盾片开始生长, 第一叶原基形成 (×130); 16. 胚器官分化完成 (×100); 17. 成熟胚 (×80); 18. 籽实皮及胚乳 (×200). su—胚柄; co—胚芽鞘; al—糊粉层; sc—籽实皮; sg—淀粉粒。

图 1B 老芒麦种子发育过程(11~18)

Fig. 1B Seed development of *Elymus sibiricus* (11~18)

3) 胚发育的营养供应。根据胚发育过程中的淀粉粒动态变化,并结合胚乳及胚囊周围珠心组织、珠被和子房壁的形态及多糖动态变化,推断从合子到早期原胚发育所需的营养主要由合子本身贮藏的营养物质供给,这与在小麦中的观察结果一致,但也不排除通过宿存助细胞和丝状器转运的营养物质。从早期原胚到胚分化前期,胚柄发达,细胞中淀粉粒丰富,而此时胚乳细胞尚未积累淀粉。此阶段胚的发育主要由胚柄供给营养物质,而胚柄中营养物质的来源多数研究认为来自珠心组织。对豇豆和豌豆胚柄和珠孔端珠心组织的研究认为,胚胎发育早期所需营养物质主要来源于胚柄对珠孔端珠心组织中贮藏物的吸收和转运^[15, 16]。对谷子胚胎发育的观察也认为早期胚胎发育所需营养物质来自珠心组织^[3]。对老芒麦胚胎发育的观察显示,合子时期,珠孔端珠心组织无淀粉粒,呈PAS负反应。从2细胞原胚开始,珠孔端珠心组织显示出强的PAS正反应,表明此处有丰富的可溶性多糖。这是珠心组织中的多糖向胚柄转移的形态学标志。此结果支持上述论点。当胚进入分化期后,胚乳组织已初步建成,并积累了大量淀粉,胚发育所需营养物质则由胚乳来提供。

参 考 文 献

- [1] 胡适宜. 被子植物胚胎学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1982
- [2] 李扬汉. 禾本科作物的形态与解剖[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1979
- [3] 张松林, 金芝兰. 谷子胚和胚乳的发育[J]. 西北植物学报, 1994, 14(4): 249~254
- [4] Elgersma A, Sniezko R. Cytology of seed development related to floret position in perennial ryegrass, *Lolium perenne* L. [J]. Euphytica, 1988(S): 59~68
- [5] 屠丽珠, 刘瑞, 孙桂珍. 裸燕麦胚胎发育的初步观察[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 1983, 14(3): 333~336
- [6] 马虹, 王迎春, 屠丽珠. 诺旦冰草(*Agropyron desertorum* cv. nordan) 的胚和胚乳发育[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 1996, 27(5): 717~721
- [7] Hill M J. Temperate pasture grass seed crops: Formative factors[A]. In: Hebblethwaite P D, ed. Seed Production[C]. London: Butterworths, 1980. 137~151
- [8] Hill M J. A study of seed production in "Grasslands Ruanui" perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.), "Grasslands Kahu" timothy (*Phleum pratense* L.) and prairiegrass (*Bromus unioloides* H. B. K.) [D]. diss Massey Univ, Palmerston North, NZ. 1971
- [9] McDonald M B, Copeland L O Jr, Knapp A D, et al. Seed development, germination and quality [A]. In: Bartels J M, ed. Cool-Season Forage Grasses [C]. 1996. 15~70
- [10] Burbridge A, Hebblethwaite P D, Ivins J D. Lodging studies in *Lolium perenne* grown for seed. II. Floret site utilization[J]. J Agric Sci(Cambridge), 1978, 90: 169~274
- [11] Marshall C. Developmental and physiological aspects of seed production in herbage grasses[J]. Journal of Applied Seed Production, 1985, 3: 43~49
- [12] 李青丰, 易津, 房丽宁, 等. 砾苔草生长发育及种子生产特性的研究[J]. 草业科学, 1996, 13(3): 20~22
- [13] 席湘媛. 大葱胚和胚乳的发育[J]. 植物学报, 1987, 29(5): 459~464
- [14] Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* L. after fertilization[J]. Can J Bot, 1973, 51: 879~890
- [15] 胡适宜. 豇豆胚胎发育早期的胚柄及胚乳中的传递细胞[J]. 植物学报, 1983, 25(1): 1~7
- [16] Marinos N G. Embryogenesis of the pea (*Pisum sativum*): An unusual type of plastid in the suspensor cell[J]. Protoplasma, 1970, 71: 227~233