

鹅掌楸雌配子体败育对生殖的影响

秦慧贞 李碧媛

(江苏省植物研究所, 南京 210014)
中国科学院

摘要 胚珠和雌配子体败育是限制鹅掌楸生殖成功的一个重要因素。中国东部和西部鹅掌楸种群在雌配子体发育的各阶段上的败育程度有差异, 以西部种群的发育较好。西部分布区较合适的生境促进了胚囊的发育, 一定温度和湿度的环境可以活化珠心细胞输送营养物质供给雌配子体发育, 提高受精和结籽的能力。

关键词 生殖; 败育; 雌配子体; 鹅掌楸

Effects of female gametophyte abortion on the reproduction of *Liriodendron chinense* populations Qin Hui-Zhen and Li Bi-Yuan, (Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014), *J. Plant Resour. & Environ.* 1996, 5(3): 1~5

The abortion of ovule and female gametophyte is one of the important factors to restrict reproduction success of *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg. The abortive situation of embryo sac in eastern populations is different from that in western populations. It is considered that suitable habitat including temperature and humidity may promote the development of nuclei of embryo sac and activate the nucellus cells to transport nutritional materials to female gametophyte, which results in increased fertilization and seeding capacity.

Key words reproduction; abortion; female gametophyte; *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.

中国鹅掌楸(*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.)是濒危物种, 其生殖生物学上出现的一些障碍, 例如单花花期不遇、雌蕊迟熟、花粉生活力低、可授期短、花粉管败育、胚和胚乳发育不协调等, 导致结籽率低而致濒的现象, 已见文献报道^[3,4]。但过去的研究一般未以天然种群作对象, 致濒因素也未结合地理分布和生境对生殖的影响进行分析。据研究报道, 鹅掌楸在我国有东、西部二个分布亚区, 二个分布亚区在纬度、海拔、气温、种群规模上有较大差别^[2], 由于分布区的相隔, 使东西种群长期处于生殖隔离状态。因此, 应该考虑到胚胎学上的致濒障碍与种群的分布型式、生态环境有密切的关系。本文着重研究二个分布亚区代表种群的胚珠和雌配子体的败育及其细胞学特征, 以有助于深入综合分析讨论中国鹅掌楸濒危的原因。

1. 材料和方法

• 国家自然科学基金资助项目
实验材料承本课题种群生态组同志协助采集, 谨表谢意。
收稿日期 1996-04-02

5月上旬~6月中旬,陆续采集开花的和子房壁未木化的雌蕊群,根据雌蕊的成熟度和在花托上不同的(上、中、下)生长部位,分别取材固定,常规石蜡连续切片法进行纵切片,切片厚度12~18 μm ,苏木精-固绿染色,在Zeiss Jena NfpK₂光学研究显微镜下观察和显微照相。

材料来源:贵州黎平、四川叙永玉皇观(代表我国西部种群);浙江安吉龙王山、安徽舒城小涧冲(代表我国东部种群);南京中山植物园栽培植株(引自江西庐山种群)。凭证玻片标本存江苏省植物研究所分类室。

2. 观察结果

2.1 单胚珠现象 鹅掌楸1个心皮含2个倒生胚珠,但是往往不是2个胚珠都能发育的,早期败育的胚珠尚未被2层珠被完全包围、功能大孢子尚未形成即呈退化,如浙江安吉种群;另一种比较普遍的是胚囊已逐步成熟,但只见1枚胚珠,(图版I 1),而且随着胚囊的成熟,单胚珠出现的频率上升(表1)。

表1 鹅掌楸不同采集地胚囊的不同发育阶段单胚珠出现的频率(%)^{*}

Tab 1 The percentage of single ovule occurrence at different development stage of embryo sac in different locality of *Liriodendron chinense* (%)

采集地 Locality	时间 Date	发育阶段 Development stage		
		大孢子发生前 Before megaspore formation	2~4核期 2~4 nucleate stage	8核期 8-nucleate stage
贵州黎平 Liping, Guizhou	1993-05~06	20~25	25~50	25~65
四川叙永 Xuyong, Sichuan	1993-06		30~55	26~60
浙江安吉 Anji, Zhejiang	1993-05			74~82
	1994-05	75~80	75~86	
安徽舒城 Shucheng, Anhui	1995-06			75~90
江苏南京 Nanjing, Jiangsu	1993-05	16~33	25~50	60~83

* 每种群取5朵花,观察花托上不同发育阶段各10个纵切面。5 flowers/population are observed, 10 longitudinal sections for each development stage

2.2 胚囊的败育

2.2.1 败育的细胞学特征 在正常情况下,大孢子母细胞减数分裂形成有功能大孢子后,扩大并液泡化,核圆形,居于中央,核膜及核仁清楚。在开花期,胚囊处于2~4核阶段,传粉后,胚囊明显延长,进入8核阶段。天然种群的材料,大孢子液泡化以后,不少成为一个长圆形的空腔,追踪不到胚囊核,或者胚囊停留在1~2核时期,核不呈完整的圆形,核仁不清或核质浓缩凝固(图版I 3),这类胚囊一般不继续发育。成熟的胚囊周缘常破裂,卵和助细胞分界不清,或助细胞过早消失,留下发育不良的卵细胞,极核不易察见,雌配子体很少出现数目齐全的胚囊核(图版I 4,5)。因胚囊萎缩不正常,使胚珠失去活力,故即使肉眼可见心皮内有1个形似饱满的胚珠,在显微观察下是只具珠被的空囊。

2.2.2 东、西部不同种群胚囊败育的比较 分布在我国东、西部的鹅掌楸种群,胚囊在发育健全的程度上有差异。以成熟的胚囊作比较,四川叙永、贵州黎平种群的胚囊比较大而完整,周缘不呈破碎状,胚囊核经过染色后比较清晰,核质不呈强烈凝缩状态,而浙江安吉种群的胚囊,

虽亦可见卵核等结构,但以败育状况为多,尤以大别山区舒城种群为甚(表 2)。

表 2 东、西部鹅掌楸代表种群胚囊败育情况

Tab 2 The embryo sac abortion of representative populations at eastern and western area in China of *Liriodendron chinense*

采集地 Locality	海拔(m) Altitude	时间 Date	观察胚珠数 No. of observed ovule	胚囊败育数 No. of abortive embryo sac	败育百分率(%) Abortion
浙江安吉 Anji, Zhejiang	1130	1994	80	38	48
贵州黎平 Liping, Guizhou	460	1993	62	15	24
安徽舒城 Shucheng, Anhui	750	1995	45	40	88

2.2.3 花托不同部位胚囊的发育 鹅掌楸具有圆锥形的花托,螺旋状排列的离心皮雌蕊由基部向顶部发育,除败育者外,花托上各部位的胚囊在 2 核期时,基本上是一致的,但随后的发育,即使在同一部位,发育也不同步(图版 I 2),影响了受精的机遇。对浙江安吉龙王山仙人桥植株的 3 个聚合果随机取材,选择了 60 个外观较饱满的胚珠进行了检查,花托中部 40 个胚珠中,除 18 个胚囊成为空腔者外,12 个胚囊具有卵核,10 个胚囊为 2~4 核阶段;花托基部 10 个胚囊,5 个为空腔,5 个具 2~4 核;花托上部 10 个胚囊,2 个具卵核,其余为空腔;同山区马蜂庵种群的 3 个聚合果选择花托各部位 50 个胚珠,经检查观察后,除有 15 个空腔外,中部的成熟胚囊与 2~4 核胚囊约各居一半,基部胚囊大多为 2 核期,上部以全部败育者为多。

2.3 珠心的败育 当胚囊处于 2~4 核时,珠心增至 6、7 层细胞充填于胚珠中央,在正常情况下,细胞中淀粉和蛋白质的积累是与珠心的发育成正比的,供给胚囊发育所需的营养物质。受精以后,胚乳不断形成,珠心组织则逐渐被吸收。所观察的贵州、四川种群的胚珠,珠心细胞发育较东部种群正常,细胞核较大,细胞液泡化程度不高,含淀粉粒较多,胚囊发育较好(图版 I 8),但是亦有部分胚囊周边的珠心或珠心冠原细胞呈破碎状,珠心与胚囊不密接者,浙江、安徽等地种群珠心细胞解离的现象较为严重,胚囊败育程度很高。

2.4 胚乳的败育 文献报道,对南京地区栽培的鹅掌楸进行人工授粉,发现在胚胎形成早期,原胚和胚乳发育不协调,当胚乳为单列狭条状时,原胚即不存在,或只见原胚而无胚乳,以致成为仅有种皮的空瘪种子或貌似饱满的种子却不能发芽^[3]。天然鹅掌楸种群的成熟胚囊中,极核或次生核出现的频率要少于卵核,常常观察到接合子休眠后,初生胚乳核却不易察见。江西铜鼓的种群有相对适宜的生境,1993 年我们检查了当年采集的 5 个聚合果的 120 个种子,其中含胚乳的种子只占 23%,在含胚乳的种子中,仅 45% 有胚;安徽舒城大别山区种群,1995 年采集的 8 个聚合果,以肉眼可见到胚乳作为饱满种子计算,仅为 7.8%,可见胚和胚乳的发育不一致,空瘪粒(无胚乳)现象很普遍。

3. 讨 论

从鹅掌楸胚囊的败育,分析生殖障碍的几个因素:

(1) 天然种群胚珠和胚囊的正常发育需要合适的生境。据已有的报道,我国东、西部两大分布亚区的鹅掌楸种子饱满率和出苗率是有差异的^[2],过低出苗率显然影响种群的发展。虽然造成生殖障碍的原因是综合性的,而雌性结构中胚珠和胚囊的败育应是主要内在因素之一。明显影响雌配子体发育的外界条件是生境。西部分布亚区纬度偏南、海拔较低、气温较高和湿

度适宜,对胚囊的发育和以后的传粉、受精和种子形成都具较有利的条件,东部亚区的种群大多保存在海拔较高、气温较低的生境中,其胚囊败育的程度和比例就较高,甚至在大孢子刚发育时,心皮内只有1枚胚珠的比例就比西部种群大(见表1)。中国鹅掌楸在物种演化过程中,随着地理的迁移,受到环境的压力,长期的不适生境对其生育力造成很大的影响。

(2) 雌、雄配子体发育不正常,受精不能及时进行。在败育的后期胚囊中,卵核凝缩,次生核解体。虽然鹅掌楸天然种群的柱头能接受一定量花粉,但花粉管进入胚囊并与卵细胞结合则极少。解剖观察了龙王山种群的20个胚珠,仅观察到1个胚囊受精(图版I 6, 7)。卵细胞和次生核若不能及时受精,胚囊就停止发育,形成无胚或无胚乳种子。要达到顺利受精,必须依靠有效传粉,而有效传粉率也是受到环境制约的,低温、过湿、过早,对雌雄配子体的发育均不利。因此,种子发育不健全,影响了天然种群的自然更新。

(3) 珠心组织未能提供足够营养满足雌配子体发育的需要。鹅掌楸胚囊多数发育到4核期时,珠心就开始逐步解体,使胚囊在幼期就因没有合适的体内生理条件,珠心未能活化细胞中的酶来传递信息以继续启动胚囊的正常发育。此外,珠心的正常生长是为花粉管进入胚囊完成受精起重要作用的,实验证明,用鹅掌楸的子房组织(包括胚珠)对花粉看护培养后,显著地促进了花粉管萌发^[1],这说明离体子房(包括胚珠珠心营养成分)对花粉管生长甚至以后进一步受精都可能起到一定的作用。珠心、花粉管、胚囊三者间相互关系是值得进一步研究的。

生殖障碍无疑是中国鹅掌楸物种濒危的内部表现,本文仅讨论到胚囊的败育,除此以外,传粉、雄配子体的发育、受精、胚和胚乳的发育等每一个环节都有败育的关键。在种群的发展过程中,种群大小、人为因素等对物种濒危的影响不容忽视。本项工作在研究观察时是受到条件的影响和限制的,首先在高大乔木上取材就存在困难,天然种群间、种群植株间、聚合果间甚至果实不同部位间本身就存在差异,还会受到不同年份的气温或干旱变化的影响,因而生殖障碍的因素应是综合性的。鹅掌楸成熟果实的木质化果皮和坚硬的种皮增加了显微制片的难度,故本文内容涉及的只是胚囊败育的问题,充分分析各方面的原因以后,才能更深入地认识鹅掌楸致濒的机制。

图版说明 Explanation of plates

图版I 雌配子体败育的细胞学特征:1. 单胚珠现象×33; 2. 花托上胚囊发育不同步×33; 3. 2~4核期的败育胚囊×100; 4. 8核期的败育胚囊×100; 5. 败育的卵细胞×100; 6. 花粉管进入胚囊及解体的卵细胞×200; 7. 受精的胚囊×200; 8. 珠心细胞瓦解×100。

Plate I The cytological characteristics of abortive female gametophyte. 1. Single ovule occurrence × 33; 2. Different development stage of embryo sac at the same part-on the receptacle × 33; 3. The abortive embryo sac at 2~4 nucleate stage × 100; 4. The abortive embryo sac at 8 nucleate stage × 100; 5. The abortive egg × 100; 6. The entrance of pollen tube and the collapsed egg × 200; 7. Fertilization appearance × 200; 8. The collapsed nucellus cells × 100.

参 考 文 献

- 1 周 坚,樊汝汶. 1994;林业科学 30(5):405~411.
- 2 郝日明,贺善安,汤诗杰等. 1995;植物资源与环境 4(1):1~6.
- 3 樊汝汶,尹增芳,尤录祥等. 1990;南京林业大学学报 14(2):26~32.
- 4 樊汝汶,叶建国,尹增芳等. 1992;植物学报 34(6):437~442.

(责任编辑:盛国英)

秦慧贞等:鹅掌楸雌配子体败育对生殖的影响

图版 I

