

# 水稻(*Oryza sativa* L.)雄蕊发育的亚 显微结构研究

## Ⅱ、花药绒毡层孢粉体的起源和发育

何国藩                      张志宇                      林月婵  
(生物学系)                      (电子显微镜室)                      (生物学系)

### 摘 要

本研究用电子显微镜详细观察了水稻雄蕊绒毡层孢粉体的起源和发育,并将我们的看法与前人的观点做了比较。

### 材 料 和 方 法

用华南籼稻广塘矮做研究材料,用电子显微镜详细记录了绒毡层孢粉体的产生到成熟过程的发育状态,试验方法与前文<sup>(?)</sup>相同。

### 观 察 结 果

在花药发育的早期,由于造孢细胞的迅速分裂,所产生的孢母细胞紧密地挤迫在花药腔中(图1)。其后,花药壁的细胞不断生长,花粉囊长大,花药腔中的细胞之间出现空隙,这时孢母细胞各自分泌胼胝质将自己包裹,进行减数分裂,分别形成四个小孢子。此后胼胝质溶解,所有的小孢子散开在花药腔中。早期的小孢子有一段时间是形状不规则的,常称为第一收缩期。由四层细胞组成的花药壁的最内层——绒毡层,各个细胞之间的分界清楚,特别是内切向面,胞质膜完整,细胞壁很厚;细胞核清晰,各种细胞器健壮丰富(图2、3)。

初生小孢子在花药腔中生长,逐渐变圆长大,它的营养来源是绒毡层。因此,绒毡层细胞不断发生变化,孢粉体就是伴随这一变化而产生和发育的。

小孢子从胼胝质壁里出来后,即开始形成初生外壁。与此同时,可以看到绒毡层的内切向壁之内,在胞质膜的表面分泌出一些圆形小泡,直径约0.02微米(图4箭头),并由小变大,不断破毁,又不断产生。随着小泡数量的增多,绒毡层的内切向细胞壁首先溶解,然后是径向壁,胞质膜也逐步消失。此后一段时期的绒毡层细胞表现为内质网特别发达,高尔基器丰富,核糖体较多,看来是大量合成酶类和脂物质时期。此后质体和线粒体开始变态。

● 1982年6月收到

在自由小孢子早期,即绒毡层细胞质膜溶解开始的时候(图5),可以看到许多膨胀的管状内质网同细胞膜的界面平行排列(图6、7)。绒毡层细胞是从内切向面开始陆续内侵溶解的,因此各种膜细胞器特别是为数众多的泡状和管状内质网,便相继露出在与花药腔接触的界面上。其中一些因为它们的膜还暂时保持完整并膨胀成小球,它比细胞壁未溶解之前的胞质膜分泌的小泡大些,呈椭圆形,其长轴均与内质网平行(图7、8),后来逐渐转变成圆形(图9)。在早期,小球总是埋藏或半埋在没有细胞壁也没有胞质膜的细胞表面。大多数小球的膜在未离开绒毡层表面时便破毁,少数则在刚离开之后破毁。残破的膜碎片及球内物质流散于花药腔中(图5—9),由于它们的电子密度与周围的不同,故去向清楚;以后沉积在小孢子的表面,造成花粉粒的外壁。

随着绒毡层细胞的分解速度越来越快,没有破毁的小球渐渐增多,它们仍附在绒毡层细胞的内切向表面,此时小球的膜上仍没有或只有微少的孢粉素(或前孢粉素)沉积。为了与发育成熟具有一定结构的孢粉体区别,常将这些小球称为前孢粉体。上述的从内质网变成前孢粉体的一系列活动,就是孢粉体的初生过程。

前孢粉体生长到直径约0.1~0.3微米时,它们的膜上开始沉积孢粉素,其过程不但与小孢子外壁的形成极相似,并且是同步的。初始时,前孢粉体的露出绒毡层胞质部分局部沉积高电子密度的物质(图8、9),稍后是全面均匀沉积(图10)。此时孢粉体的膜内充满电子密度较小的物质。随着孢粉素层的逐渐加厚,孢粉体膜内的物质慢慢减少、淡薄,直至中空(图11—14)。这时的孢粉体只有基部与绒毡层胞质相连。孢粉体上沉积的孢粉素层形状,不同的植物有所不同。水稻、玉米、高粱等禾本科植物的孢粉体,纵切面均为星状或多角形,略似朵向日葵花(图13、14)。

大约在花粉外壁发育完毕时,孢粉体亦发育完成,此后它的形态基本上没有多少变化。这时期的绒毡层细胞特征是:所有细胞器逐步衰老、消失;核糖体少;出现液泡,变大。这时候的花粉粒发育尚处于中期阶段,约在第二收缩期复圆之后,花粉粒内部的物质正在激烈改造,仍需绒毡层大量供给营养,故绒毡层细胞的内含物继续彻底分解,从各种贮藏物质(如淀粉粒等)到各种细胞器,包括质体、线粒体及其它,均先后变态或完全解体(图12和13),最后,绒毡层仅剩下一束像纤维层的构造(图13)。到没有能够利用的物质时,花粉粒的发育亦已成熟,花药开裂撒粉。

比较一下花粉粒外壁和孢粉体的孢粉素沉积层,可见二者的构造和质地是一样的。有趣的是孢粉体也具有发达的辐射向小沟(图13黑箭头),从腔内通向外边,好像是腔内物质的外流通道。小沟的出口都是孢粉层凸起角之间的凹下部位,很可能是腔内的流出物质将原来在孢粉体表面均匀沉积的孢粉素(或前孢粉素)部分溶掉,从而形成孢粉体特殊的多角形,并使孢粉体腔内变空。原孢粉体的膜有的仍紧贴在孢粉层内,有的则已分离(图11—14)。所以,成熟孢粉体中心看到的残膜(图13白箭头),即前孢粉体的膜,也可以说,它的本源是绒毡层细胞的内质网。

## 讨 论

最早研究孢粉体的学者Ubisch和Kosmath(1927)、Schnarf(1923)和Clausen(1927)的实验<sup>[1-4]</sup>,为后来孢粉体的研究打下了基础。

Rowley在1963年详细报告了对早熟禾(*Poa annua*)孢粉体发育的电镜观察<sup>[5,6]</sup>。文中的描述和我们的实验结果比较,在孢粉体的发育时间方面,后期相同而前期稍异。对孢粉体的起源,他认为“Ubisch body 通常紧贴着绒毡层细胞,但不能证明pro-Ubisch body来自绒毡层细胞内”;关于孢粉体的机能,Rowley在他1962年发表的论文中可看到图9是专门示意绒毡层、孢粉体和花粉外壁三者之关系的<sup>[8]</sup>,意味着孢粉体是中间转运站;此外,他还认为通过孢粉体到雄配子体的运输线,可以影响花粉外壁雕纹的模式,小孢子提供一个吸收表面以积聚孢粉素。上述几种观点,与我们的不同。我们在本文和前文<sup>[7]</sup>中已详细论述了,而Rowley在他后来研究杨和柳的孢壁(1967)时,观点已有所改变,他认为:“孢粉体不参与花粉外壁的形成,并且有可能是绒毡层消化系统中使用酸性水解酶的伴生物”<sup>[9]</sup>。这一论点与我们的相似。

Christinsen(1972)曾深入地研究过高粱(*Sorghum bicolor*)的孢粉体(文中称为圆球体“Orbicules”)<sup>[10]</sup>。他注意到密集的圆球体连成一片,称之为球状壁(Orbicular wall);并且非常强调花粉外壁和球状壁同步发育。他认为孢原组织和绒毡层是同源的,故球状壁的形成是绒毡层发育不全的表现。此外,他比较注重观察球状体的后期发育,没有明确陈述争论最多的产生过程。

我们认为,孢粉体是绒毡层细胞的内质网发展来的。直接的证据来自电镜观察到的一系列发育过程;其次,初期的前孢粉体呈椭圆形,方向与膨大的管状内质网排列一致。此外,前孢粉体破毁前后的内含物与内质网内的物质电子密度是相同的。当前孢粉体暴露在花药腔时,与小孢子处于同样的环境中,因而同样作为沉积孢粉素的“基地”。绒毡层的任何表面,只要是与花药腔接触的界面,都会沉积孢粉素,所以在分离的绒毡层细胞的径向壁上,也长有孢粉体。Christinsen 所谓的球状壁,是生物化学反应的结果,而不是“系统发育的重现”。至于花粉外壁与孢粉体的并行发育,这是必然的现象,因为二者的孢粉素是在同一时间同一环境中沉积的。然而,它们的机能意义各不相同;绒毡层细胞是提供孢粉素的仓库,供小孢子营造外壁之用,由于输送孢粉素(或前孢粉素)必须通过花药腔,因此不可避免地浪费一部分沉积在其他的界面上,因而形成了孢粉体。已经知道不少植物是没有孢粉体的,可能就是因为花药腔中缺乏沉积基地,或者是孢粉素的合成或运输具有不同的机制。

Heslop-Harrison(1969)在他的研究中曾认为,孢粉壁能提供一个非湿润的表面,以便花粉更容易地散出<sup>[11]</sup>。但在我们的电镜图片中,看到的结论则相反,因为花粉外壁和孢粉体的凸起部分经常是相互嵌合的(图13),说它有助于把花粉固定在花粉囊的一定位置上,似乎更合理些。

Echlin和Godwin(1968)曾详细探讨过嚏根草(*Helleborus foetidus*)绒毡层和孢粉体(他称为Ubisch bodies)的发育<sup>[12]</sup>。他的观察结果和我们是一致的。但他把绒毡层细胞内具有同样电子密度的圆形体当作前孢粉体,从而出现一些无法解释的现象:(1)细胞内的这些“前孢粉体”是怎样到达胞质膜表面的?(2)细胞内的“前孢粉体”直径约0.5~1.0微米,为什么比成熟的孢粉体(直径0.3微米左右)还大?(3)孢粉体在花药发育的中期已基本形成,但绒毡层细胞内从造孢期直到花粉发育晚期都存在那些所谓的前孢粉体。Heslop-Harrison(1962,1969)看到了大蔓樱草(*Silene*

pendula)的孢粉体与线粒体的大小相近,于是认为它起源于绒毡层细胞的线粒体<sup>[11,14]</sup>。看来,他同Echlin一样,产生了类似的误会。

Risueno等(1969)认为洋葱(*Allium cepa*)的孢粉体前身起源于绒毡层细胞的内质网<sup>[15]</sup>,这点与我们的看法相同。但他提出前孢粉体是在绒毡层细胞中一些膜的包裹下慢慢长大的,当孢粉体发育成熟,便通过内质网起源的小沟(channels),横越细胞质而进入花药腔;并且沉积在花粉粒上而形成花粉外壁。这些观点与我们的不同。从Risueno发表的图片看来,成熟前、后的孢粉体都没有中腔,像颗脂滴,没有示出它的发育过程。原文图6示孢粉体参与外壁的形成,而图中的花粉外壁早已发育完毕。洋葱与水稻不同科,亲缘较远;绒毡层的类型也不同,二者在孢粉体的发育过程和机能上存在差异是可能的。

Steer (1977)研究燕麦(*Avena*)绒毡层时,极力反对前孢粉体(他称为pro-orbicules)的绒毡层细胞内形成和由细胞器转变而来的观点<sup>[16]</sup>。他提出在减数分裂Ⅰ时,绒毡层细胞质膜表面产生一连串50nm深、100nm阔的杯形下陷,以后积累脂滴而形成前孢粉体,生长到150nm时便形成孢粉体的类脂核心,其后在表面积聚一层约200nm厚的孢粉素,孢粉体遂发育完成。强调前孢粉体的发育是同步的,这些看法与我们的结论不同。

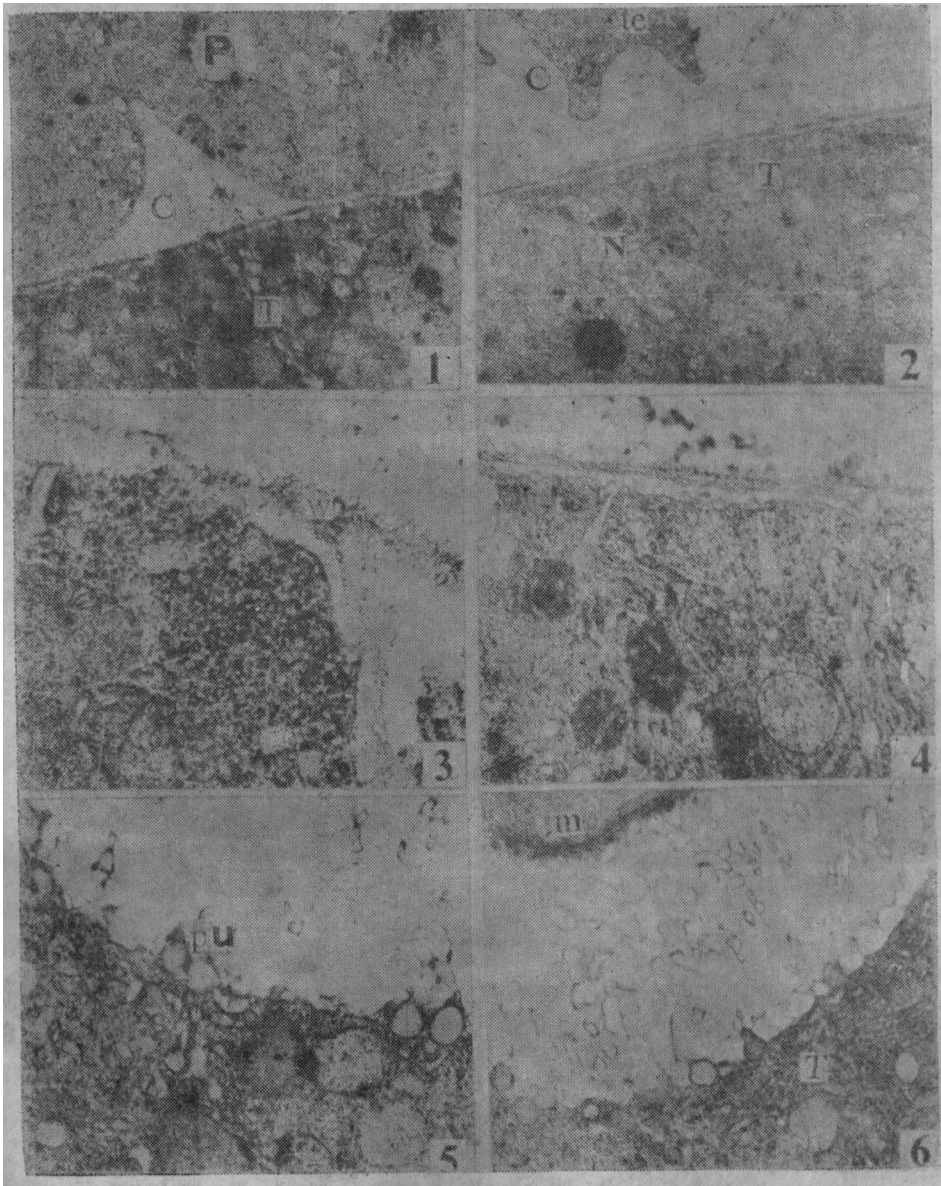
Skvarla和Larson(1966)在报导玉米花粉外壁的个体发生时<sup>[17]</sup>,尽管承认孢粉体(Ubisch body)的起源仍然未明,但由于观察到花药腔内悬浮有许多破碎小孢子的细胞器和细胞质膜,遂认为这些碎膜积聚在绒毡层的表面后,于上面沉积孢粉素而形成孢粉体。这种见解,首先是在他的文章中没有他所说的孢粉体个体发生的任何形态学依据。其次是无法解释孢粉体形态结构的一致性。Skvarla看到的所谓膜碎片,很可能就是绒毡层细胞内侵分解时产生的碎片。这个问题我们在前文<sup>[7]</sup>已经讨论过。

### 参 考 文 献

- [1] Ubisch, G.V., *Planta*, 3 (1927), 490-495.
- [2] Schnarf, K., *Osterr. Bot. Z.*, 72 (1923), 242-245.
- [3] Kosmath, L., *Osterr. Bot. Z.*, 76(1927), 235-247.
- [4] Clausen, P., *Bot. Archiv.*, 18 (1927), 1-25.
- [5] Banerjee, U.G., *Grana Palynologica*, 7(1967), 365-377.
- [6] Rowley, J.R., *Grana Palynologica*, 4(1963), 1, 25-35.
- [7] 林月嫔等, 中山大学学报(自然科学版), 1979, 3, 82-90.
- [8] Rowley, J.R., *Grana Palynologica*, 3(1962), 3, 3-16.
- [9] Rowley, J.R., and G.Erdtman, *Grana Palynologica*, 7 (1967), 517-56.
- [10] Christensen, J.E. and others, *Amer. J.Bot.*, 59(1972), 1, 43-58.
- [11] Heslop-Harrison, J. and H.G.Dickinson, *Planta*, 84(1969), 199-214.
- [12] De Vries, A.P. and T.S.Ie, *Euphytica*, 19(1970), 103-120.
- [13] Echlin, P. and H.Godwin, *J.Cell Sci.*, 3(1968), 161-174.
- [14] Heslop-Harrison, J., *Nature*, 195(1962), 1069-1071.
- [15] Risueno, M.C. and others, *Protoplasma*, 67 (1969), 361-374.
- [16] Steer, M.W., *J. Cell Sci.*, 25(1977), 125-138.
- [17] Skvarla, J.J. and D.A.Larson, *Amer. J.Bot.*, 53(1966), 1112-1125.

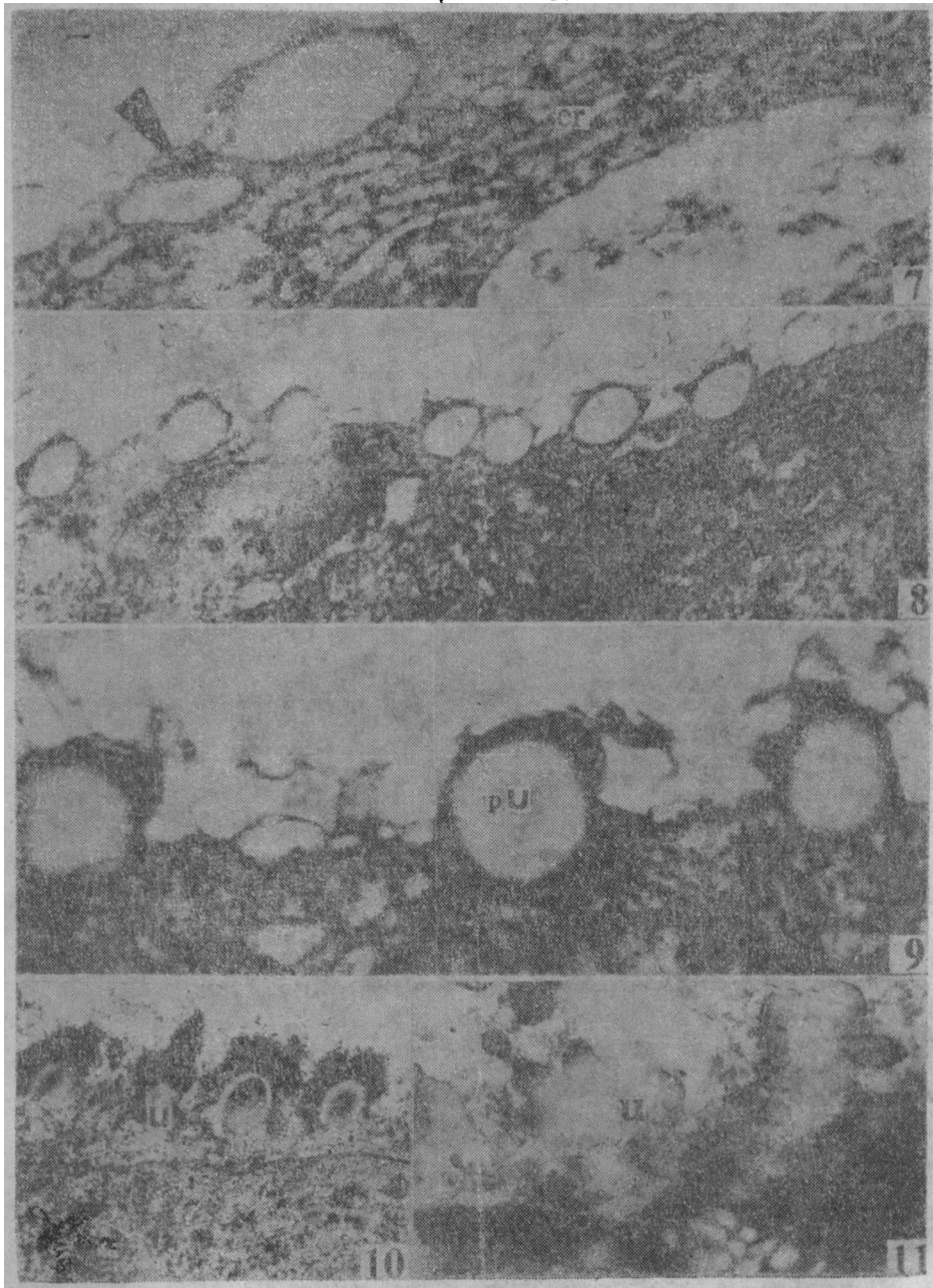
图 片 符 号

C—胼胝质壁    er—内质网    Ex—花粉外壁    M—小孢子    N—细胞核    P—花粉母细胞  
 pU—前孢粉体    T—绒毡层    te—四分分子    U—孢粉体    W—细胞壁



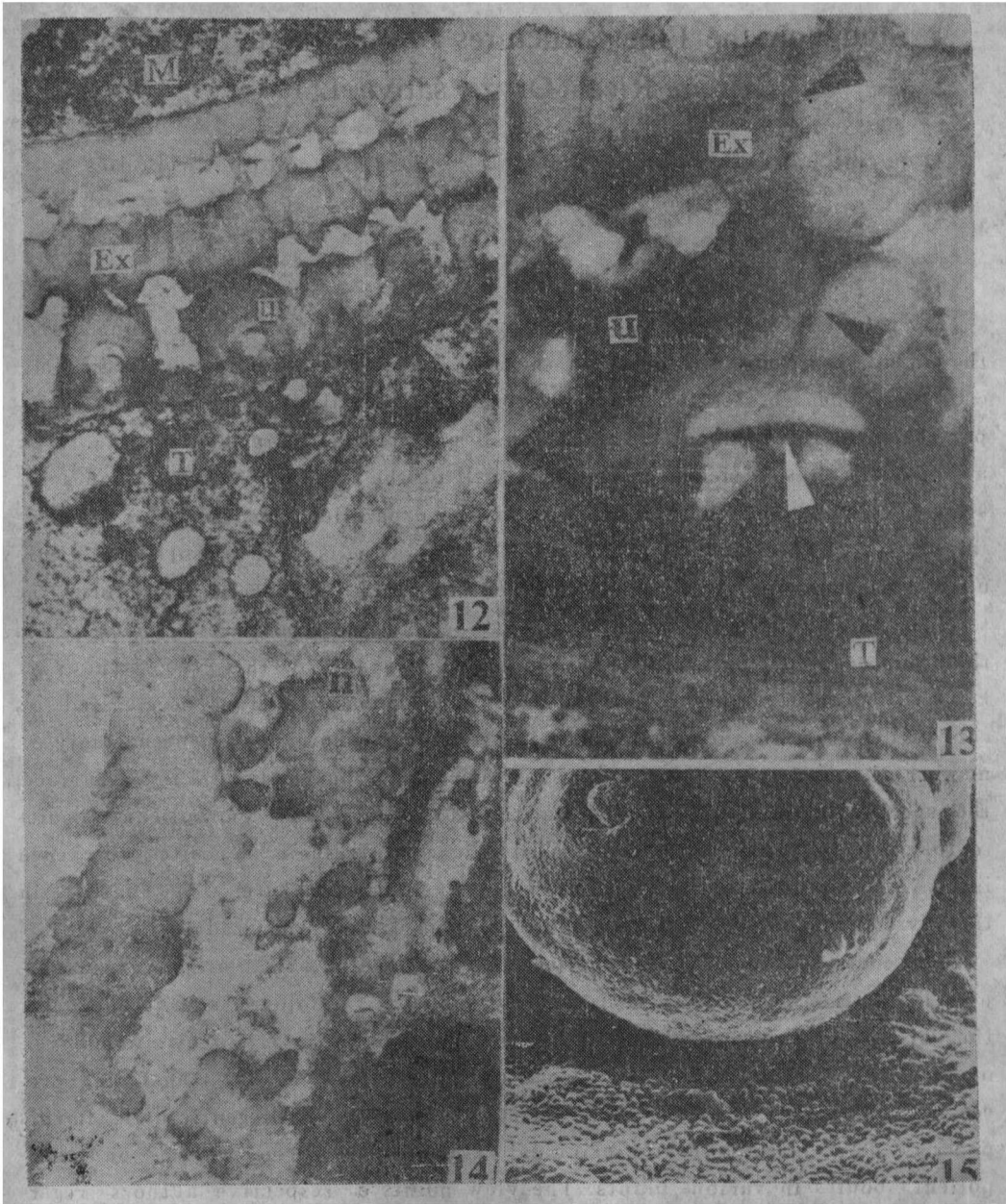
图版 I 前孢粉体的起源

1. 花药发育早期, 示局部孢母细胞紧贴着绒毡层细胞。(×8,000)
2. 局部的四分孢子和绒毡层细胞。(×10,000)
3. 局部发育早期的绒毡层细胞内切向壁和径向壁, 注意胞质膜和细胞壁均完整, 没有孢粉体。(×40,000)
4. 四分孢子晚期的绒毡层细胞内切向面, 胞质膜表面有小泡(箭头), 细胞壁仍完整。(×24,000)
5. 小孢子早期的局部绒毡层细胞内切向面。没有细胞壁, 左半部的胞质膜亦溶解, 开始出现前孢粉体。(×22,500)
6. 比图5稍晚的局部小孢子和绒毡层细胞, 内切向面的细胞壁及胞质膜均消失; 许多前孢粉体已破坏, 内含物流散在花药腔中。(×20,000)



**图版 I** 前孢粉体沉积孢粉素发育成孢粉体

7. 局部绒毡层细胞, 丰富的内质网与细胞的切向面平行排列。细胞质内有两个将近露出的前孢粉体(箭头)。(×70,000)
8. 局部绒毡层细胞的内切向表面, 一排半埋在胞质里的前孢粉体。(×30,000)
9. 局部绒毡层细胞, 半露出在花药腔的前孢粉体开始沉积孢粉素。(×70,000)
10. 局部绒毡层细胞, 前孢粉体的表面已沉积一厚层孢粉素形成孢粉体。(×40,000)
11. 局部绒毡层细胞及其面上的孢粉体。注意孢粉体的孢粉素层出现小沟, 中空变空。绒毡层细胞呈现老化。(×50,000)



**图版 II** 成熟孢粉体与花粉粒的关系

- 12. 单核期的局部小孢子和绒毡层细胞。细胞器均老化或液泡化。(×30,000)
- 13. 局部的花粉外壁和绒毡层细胞。花粉壁和孢粉体壁都有同样的小沟发育(箭头)。绒毡层细胞只剩下纤维层状的构造。(×72,000)
- 14. 二个成熟孢粉体的纵切面。(×50,000)
- 15. 撒粉期的一颗花粉和花药绒毡层的内表面, 示密布的孢粉体。扫描电镜照片。(×3,000)

## A Study on the Fine Structures of Staminate Development in Rice (*Oryza sativa* L.)

### III. Origin and Development of the Tepetal Sporopollenin Bodies

*He Guofan Zhang Zhiyu Lin Yuechan*

#### Abstract

This paper presents a detailed observation of the origin and development of the tapetal sporopollenin bodies in the rice anther with the aid of electron microscope. When the tetrads dissociated the callose wall and the microspores dispersed in the anther locules, they have no pro-sporopollenin bodies yet. After a while, the plasma membrane and cell wall of the tapetum were disappearing slowly, the most part of the ER were arranged parallelly to the inner tangential surface of the tapetum. Because of the tapetal cells were dissolved continuously from their inner surfaces to the interior parts of the cells, therefore, the swelled ER were exposed to the inner surfaces of the tapetal cells, and turned their appearances from elliptical to spherical in shape, at this stage, they are known as pro-sporopollenin bodies. Hereafter, then the tapetum accelerated its rate of dissociation and produced their pro-sporopollenin bodies increasingly in number also, but some of them have not separated from the tapetal inner surface, the sporopollenin then deposited on the surfaces of Pro-Sporopollenin bodies to form the sporopollenin bodies. While the sporopollenin deposits thickened into a layer, several radial channels were developing in there. The contents in the cavities of the sporopollenin bodies become disappeared gradually.

The median section of a sporopollenin body presented a star or polygon in shape. The authors considered that there was not any biologic significance for the pollens development when the sporopollenin bodies were grown and developed, it might be an inevitable expense of sporopollenin in its transferring process. It is regarded that this characteristic was the result of genetic drift. In this paper we have introduced the principal results of the former studies on sporopollenin bodies in various plants. The view points of respective authors regarding the origin and development or function of sporopollenin bodies were discussed and compared with our ideas also.