

# 春砂仁 (*Amomum villosum* Lour) 大孢母细胞的减数分裂和胚囊发育的研究

于志忱 韩德聪 黄庆昌\*

(生物学系)

春砂仁属于姜科豆蔻属多年生常绿草本植物。叶、花、果、种子入药,以果实为主。其煎剂能加强胃肠的收缩活动,具有温脾、健胃、消食、安胎的作用。是一种疗效较好的常用南药。在一般新栽培区,由于缺乏授粉昆虫,春砂仁的自然结果率只有1—12%。采用人工授粉后,结果率可达40—80%以上。我们对春砂仁花的主要性器官进行了胚胎学的研究,从细胞水平反映其本质特性,为授粉、受精、育种等工作提供理论根据。

## 材料和 方法

我们自1975—1977年间,所观察的材料均取自栽培在中山大学校园中的春砂仁。一般根据花芽发育的状态,采集大小不同的子房作为对大孢母细胞的减数分裂和胚胎发育的观察材料。材料的固定分别用纳瓦兴、FAA、波恩固定液固定,其中以纳瓦兴固定液较好。材料经固定后用石蜡切片法制成14微米左右的连续切片,用海氏苏木精染色,并将观察的完整图象用显微摄影拍照。

## 观察结果

### 一、春砂仁大孢母细胞的减数分裂

春砂仁的子房一般有40—60个胚珠,多的达80个左右。大孢母细胞是从珠心中央细胞所分化的大孢原母细胞发育成的<sup>(8)</sup>。大孢原母细胞一般只有一个(图1),但在个别的珠心中也可具有两个或三个(图2)。这种多个原母细胞中仅有一个细胞继续发育完成减数分裂的全部过程,其余的细胞在减数分裂第一次分裂的前期逐渐退化消失。当大孢母细胞产生细微的染色质线时,即为减数分裂的开始。春砂

• 吕雪莲同志参加工作。

仁大孢母细胞的减数分裂与通常情况一样,包括两次连续的分裂——第一次分裂和第二次分裂。这两次分裂各分为前、中、后、末期。我们都得到了比较完整的图象。

### (一)减数分裂的第一次分裂

1、前期:经历的时间长,变化复杂,可分为5个时期:细线期、偶线期、粗线期、双线期和终变期。

(1)细线期:球形的大孢原母细胞比周围珠心细胞约大3—4倍,有1—3个核仁,大而显著,之后核液中开始出现细微的染色质线(图3),有极化排列的趋势,其一端彼此靠近并聚集在核膜的一侧,而远端在核腔内散开形成“花束”的形式,幼小胚珠的长度为150微米左右。珠心和内珠被均已分化成两层细胞,而多层细胞的外珠被,其高度矮于内珠被和珠心,致使球形的珠心突出于内、外珠被之上。此时珠被为直立状态<sup>(1)</sup>。

(2)偶线期:同源染色体有规律地进行配对,各自并成一对染色体线——双倍体配对(图4)。此时胚珠处在急剧地发育变化之中。由于一侧外珠被的迅速增长,整个胚珠随之发生倾斜。球形的珠心发育为长卵形,珠心顶部仍保持着两层细胞,其基部已发育为多层细胞。内珠被的高度与珠心近等齐。外珠被稍低于内珠被。胚珠的大小其长度约为170微米。

(3)粗线期:配对的染色体线纵向缩短变粗,松散地分布在核腔中。这时每一条染色体线已纵裂为二,各自形成两条染色单体(姊妹染色单体),即每对染色体都是由4条染色单体组成(图5)。这是减数分裂中染色体唯一的分裂。此时,胚珠的大小与偶线期基本近似,珠被、珠心已初具雏形。

(4)双线期:染色体进一步缩短变粗。原来配对而纵裂的同源染色体开始互相排斥而分离,但是由于同源染色体之间发生过局部交叉的地方,分离的不够完全,因而有些染色体形成交叉形象。核仁仍存在(图6)。

(5)终变期:其染色体为短棒状,疏散地分布在核腔中,但以分布在核膜周围的较多。常形成x形和v形交叉形象。核仁已消失(图7)。若在珠心中具有两个大孢母细胞时,其中只有一个继续正常发育,另一个大孢母细胞不再发育而退化消失,胚珠的大小和形态与双线期基本相似。

2、中期I:染色体成对地排列在赤道板上,纺锤体轴与珠心长轴平行(图8)。还在个别的中期中观察到核仁碎粒走向纺锤体两极的图象<sup>(2)</sup>(图9)。此时胚珠约为230微米。原来分化较慢的那一侧外珠被,已与内珠被等齐或超越。

3、后期I:由于纺锤丝的牵动,排列在赤道板上的那些相对的配对成双染色体,分成相等的两群,而每个染色体却含有两个染色体单体。这两群染色体分别向相对的一极移动。被拉向两极的两个子染色体群各具有单倍体数。染色体的减半行为是在此时发生的(图10)。

4、末期I:后期I染色体移向两极以后,即进入末期。在两极形成两个子核,细胞质分割,形成细胞的横隔壁。大孢母细胞减数分裂第一次分裂的结果产生

两个子细胞(图11)。

### (二) 减数分裂的第二次分裂

减数分裂Ⅱ实际上是一种有丝分裂,是染色单体彼此分开,形成子核的过程。

1、前期:两个子细胞第二次分裂不是同步的。近珠孔端的那个细胞分裂较慢,而靠合点端的那个细胞分裂较早。由于合点端的那个细胞,有丝分裂基本正常,染色单体早在第一次分裂时已经备好,其染色体开始明显收缩变粗,所以第二次分裂的前期出现较快,跟着核膜消失,染色体排于赤道板上,纺锤体出现即进入中期。珠孔端的细胞还没有发生分裂现象,只呈现一团染色体(图12、13)。

2、中期:近合点端的细胞处在中期Ⅱ。细胞发育较大,近似椭圆形,染色体排列在赤道板上,纺锤体轴与胚囊长轴平行(图13)。偶尔可见到核仁碎粒出现在赤道板的一侧。靠珠孔端的细胞较小,呈半月形,细胞核才处于前期,由此可见,大孢母细胞减数分裂Ⅱ与小孢子母细胞减数分裂Ⅱ是不同的,前者是不同步的,而后者是同步的。

3、后期:近合点端的细胞处在后期Ⅱ,染色体的两群姊妹染色单体互相分开,各向相应的一极移动,但尚未达到极顶。靠珠孔端的细胞才处在正常或不正常的中期,就不正常的中期而言,例如图14,其染色体粒散乱在细胞的中部,不形成赤道板,亦无纺锤体出现。

4、末期:靠合点端的细胞,两群姊妹染色单体,达到极顶后,形成两个子核,子核中染色体数为单倍体数(N),由于它们的姊妹染色单体在减数分裂Ⅰ的粗线期已将每个原染色体分裂成两条染色单体,所以在末期Ⅱ的两群姊妹染色单体,各为N数,因此由它们形成的子核,亦为N数。两个核形成后,由于细胞质分割不对称,形成两个不同形的细胞,靠合点端的那个子细胞呈梯形或三角形,与其相对应的那个细胞呈梯形、方形或偏方形(图15,16,17)。此刻,这两个细胞经过减数分裂全部过程,二者都是“四分体”之一。但前者成为大孢子,后者逐渐消退。在大孢母细胞第一次分裂之后,形成两个子细胞,当它们进行第二次分裂时,它们所处的位置、步骤和分裂方式是不同的,现将靠珠孔端那个细胞的第二次分裂略说明如下:它的分裂方式颇不正规,是一种退化的征象。在其第二次分裂中期也显示出颇不一致的分裂方式,我们观察到以下三种分裂方式:(1)第二次分裂的中期不正常如前所述,染色体堆聚在细胞中部,不产生纺锤体(图14),当然核不会分裂。(2)第二次分裂的中期也不正常,没有纺锤体,染色体散乱在整个细胞质中(图16),也不会完成有丝分裂的全部过程。(3)第二次分裂的中期还保存其正常形象,染色体排裂于赤道板上,出现明显的纺锤体及纺锤丝,但其纺锤体轴不一定与珠心长轴平行,而是与其呈斜交方向(图15)或与珠心长轴呈平行(图17)及直角交叉方向等。这种具备纺锤体的第二次分裂的细胞,还能继续进入后期和末期。分裂成两个子核。但是我们没有见到细胞质的分割,不产生细胞壁,以后可能二核相融合,因此减数分裂第二次分裂末期的结果只形成三个细胞(三个细胞四个核)(图17),其排列方式多为

直线形。据我们所观察的结果无论上述的那种分裂方式都是形成三个细胞，这三个细胞只有靠合点端那个“四分体”之一的细胞发育增大，出现液胞并逐渐占据了整个胚囊腔，这就是唯一的大孢子，其余两个细胞逐渐退化消失，其遗迹还可以存留一个短的时期(图18,20)。

## 二、春砂仁胚囊的发育

大孢子形成后即转入胚囊发育的阶段。大孢子开始有丝分裂即进入配子体发育阶段，经三次有丝分裂形成八核胚囊，由此确定春砂仁的胚囊为蓇葖型。

### (一) 雌配子体的第一次分裂

在大孢子核的第一次分裂的初期，靠珠孔端的两个细胞逐渐消退，合点端的那个细胞体积增大，并占据胚囊腔的中部。核的周围围绕着浓厚的细胞质，核仁明显，核中开始出现细微的染色质线(图19)。此时由于一侧的外珠被迅速增长并进一步倾斜，使整个胚珠向生长缓慢的一侧扭转约90度(对珠柄而言)，从而将原为直立状态的胚珠扭转成横生状态，其大小为270微米左右。

以后雌配子体的核膜及核仁消失，或破碎成碎粒散在细胞质中，进入中期，染色体排列在赤道板上，形成纺锤体，纺锤体轴与胚囊长轴平行(图20)。

排列在赤道板上的染色体，开始分裂为两群子染色体分别向两极移动，达到纺锤体两极，子染色体群各自紧缩一团(图21)之后形成两个子核，此期为雌配子体核第一次分裂的末期。

### (二) 雌配子体的第二次分裂

胚囊中的二核再经一次有丝分裂，它的分裂前期，二核在胚囊两端，核内形成染色质线，核仁清晰可见(图22)，从单核发育成双核，由于胚囊的扩大，珠心内皮层细胞逐渐溶解消失。胚囊急剧地增大，此时胚珠已增长为310微米左右，内外珠被向内生长并向珠孔方向靠拢。

以后核膜及核仁消失，进入中期，染色体排列在赤道板上，产生纺锤体，以图23来看，由于液胞增大及胚囊急剧扩大向长度延伸很快，往往将核推向胚囊的边缘，二核处在胚囊的两端，它们中期的纺锤体轴与胚囊长轴成交叉方向，因此，进一步分裂成子核时，双双并列，居于胚囊的两端。这可能是四核最常见的分布形象，其各自二核彼此靠近，可能是短暂的现象。核的周围被以浓厚的细胞质，核仁染色质线清楚，为雌配子体第二次分裂的末期(图24)。四核在胚囊中的分布也不尽一致，有的胚囊中四核都分布于胚囊的中部，或者一核在胚囊的后端，另三个核在胚囊的中部。

### (三) 雌配子体的第三次分裂

大孢子经过雌配子体三次有丝分裂，形成八个核。第一次分裂形成的二子核，分别移到胚囊的两极后，各自再分裂两次形成八核胚囊<sup>[7]</sup>。以图25来看，是个尚未配置好的八核胚囊，八核大致可分成三组：在胚囊中前部的呈品字形排列的三核是

卵器,靠合点端着色较深的三核是反足细胞核,在胚囊中后部的是双极核,双极核紧紧靠在一起。随着胚囊的发育,卵器向胚囊珠孔方向移动,达到胚囊珠孔端的边际呈一字或品字形排列。双极核移至胚囊中部(图26)。据一般情况来看,胚囊两端各具有四核,各端中的一核向胚囊中部移动,成为双极核。随后双极核彼此靠近,以致触合成次生核。近珠孔端三个核被细胞质分割开形成三个细胞的卵器,排列多为品字形,居中较大的一个是卵细胞(雌配子),两侧的是助细胞。紧靠胚囊的后端有三个反足细胞比其他细胞小得多,常排列成品字或一字形(图27)。其生活力不强,一般在受精前后,细胞逐渐变小,或开始退化。胚囊单核经上述三次分裂,增长和分化后已形成成熟的胚囊。成熟胚囊的前端阔圆形,从中部到后端由宽变窄形成胆囊状胚囊。随着胚囊的增大,珠心内皮层细胞也不断地破坏,先是珠心前端的内层细胞消失,到胚囊成熟时珠心前端仅剩下一层作栅状排列的细胞,在切片的平面观,呈展开的摺扇形,覆盖于胚囊之前端,呈帽状,称为“珠心帽”。这种形成单层栅状的组织结构,较多层结构更有利于花粉管进入胚囊。靠近胚囊两侧的珠心内皮层细胞也有部分消退,结果在胚囊的前端和两侧都留有珠心细胞消退后的痕迹。但在珠心基部仍留有多层细胞,因而春砂仁的胚珠属厚珠心类型。在胚囊成熟时,胚珠已由横生状态扭转成斜生状态,待胚囊双受精后,有的胚珠也可以将胚珠扭转近于 $180^\circ$ ,以致形成倒生胚珠<sup>[10]</sup>。总之在春砂仁胚囊成熟时,胚珠的扭转度通常呈不同程度的斜生以及近于倒生的状态。(图版附后)

## 讨论和小结

一、春砂仁大孢母细胞经减数分裂后,只有靠合点端的一个大孢子进一步发育,经过三次有丝分裂,形成八核蓼型胚囊。珠孔端的三个核发育成卵器,合点端的三个反足细胞较小,且生活力不强,一般在受精前后已退化消失。两个极核移到胚囊中部后,很快就触合成次生极核。

二、我国对五福花型<sup>[2]</sup>、葱型<sup>[8]</sup>和蓼型胚囊<sup>[4]</sup>作了不少工作。我们对蓼型胚囊的观察与B.Г. Александров,<sup>[5]</sup>(1954)以及M.П. Солнуева, Н. В. Дребуазе(1974)对蓼型胚囊的描述有所不同,他们认为大孢母细胞减数分裂后,一般产生四个四分体,其中下面体积较大的一个发育,上面三个退化消失。但从我们的观察结果来看,春砂仁大孢母细胞减数分裂第二次分裂时,由于近珠孔端细胞的中期不正常,有的不产生纺锤体,核不分裂,只形成一个细胞,以及靠合点端的两个四分体共形成三个细胞。少数大孢母细胞减数分裂后,虽可以完成两次分裂形成四核,但珠孔端的那个细胞其细胞质不分割,还只是一个细胞,因此只产生三个‘四分体’,其中只有合点端的细胞发育为大孢子,其余两个消失退化,这就反映出大孢母细胞减数分裂最后结果的多样性。

三、实验观察表明,春砂仁花粉管进入胚囊的经路是沿着柱头及花柱的通道经

过珠孔, 然后穿过‘珠心帽’而进入胚囊的。我们认为在胚囊成熟时, 珠心顶部胚囊前端的细胞由两层退变成单层, 细胞栅状排列组成帽形的结构较有利于花粉管进入胚囊。有些作者认为, 在受精时‘珠心帽’的细胞分泌含有多醣黏液, 并充满于细胞腔, 这为卵细胞的发育创造良好的条件, 同时对于花粉管进入胚囊起着重要作用<sup>(9)</sup>。

### 参 考 文 献

- [1] 严楚江, 胚珠的类型, 花粉形态学, 9(1964), 18—21.  
 [2] 胡适宜, 紫萼多胚现象的研究, 植物学报, 9(1960), 2, 147—152.  
 [3] 曹慧娟, 油茶胚胎学的观察, 植物学报, 13(1965), 1, 44—60.  
 [4] 何孟元、周雅言等, 大豆雌雄配子体的发生, 植物学会年会论文摘要, 1978.  
 [5] 亚历山大罗夫, 参加受精作用的细胞的形成, 植物解剖学, 1954, 106—120.  
 [6] 于志忱 (Yu Chih-chen), *Recherches sur quelques problemes de la Caryocinese des Angiospermes*, Hermann, Paris, 1938.  
 [7] М. П. Солнуева, Н. В. Дгебуадзе, К эмбриологии пекана *Carya illinoensis* (Wangenheim) к. кося (juglandaceae), Бот. ж., 59(1974), 12, 1794—1804.  
 [8] Э. С. Терехин, М. С. Яковлев, Э. И. Никитачева, Развитие микроспорангия, пыльцевых зерен, семяпочки и зародышевого мешка у *Synopogon songaricum* Rupr. (Synopogiaceae), Бот. ж., 60(1975), 2, 153—162.  
 [9] И. А. Чабан и М. С. Яковлев, Эмбриология *Reseda lutea* L. 1. мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка, Бот. ж., 59(1974), 1, 24—37.  
 [10] М. И. Савченко и Л. Р. Петрова, Морфология семяпочки ячменя *Hordeum vulgare* L. и некоторые особенности ее развития, Бот. ж., 48(1963), 11, 1623—1638.

### 更 正

本刊第二期“流控检测平板间气流流动的分析”一文的勘误:

页	行	误	正
20	例 3 (8) 式中	$U = \frac{1}{2\mu} \dots\dots$	$U = \frac{-1}{2\mu} \dots\dots$
21	7 (11) 式中	$U = \frac{3Q}{\pi d^3} \dots\dots$	$U = \frac{-3Q}{\pi d^3} \dots\dots$

## Investigation of Megasporocyte Meiosis and Development of the Embryo-sac in *Amomum villosum* Lour

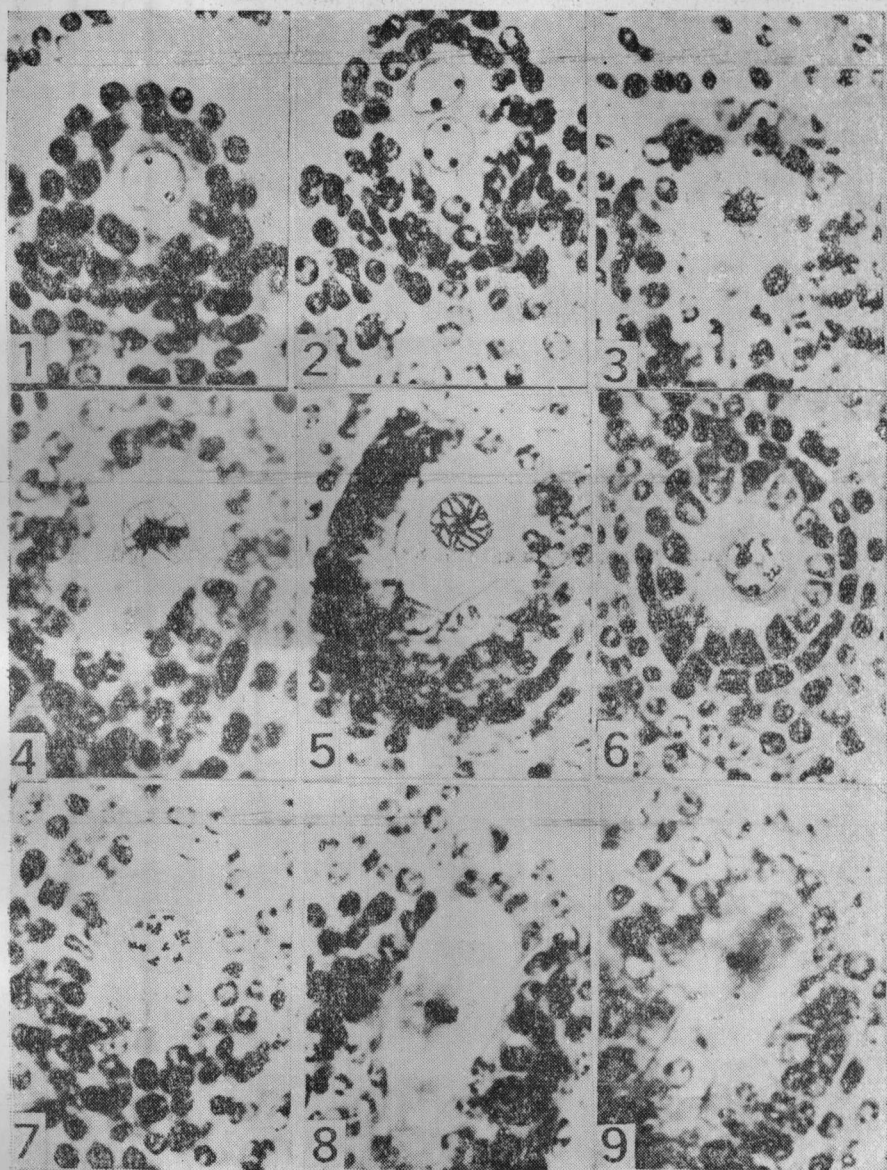
Yu Zhichen (Yu Chih-chen) Han Decong Huang qingchang

### Summary

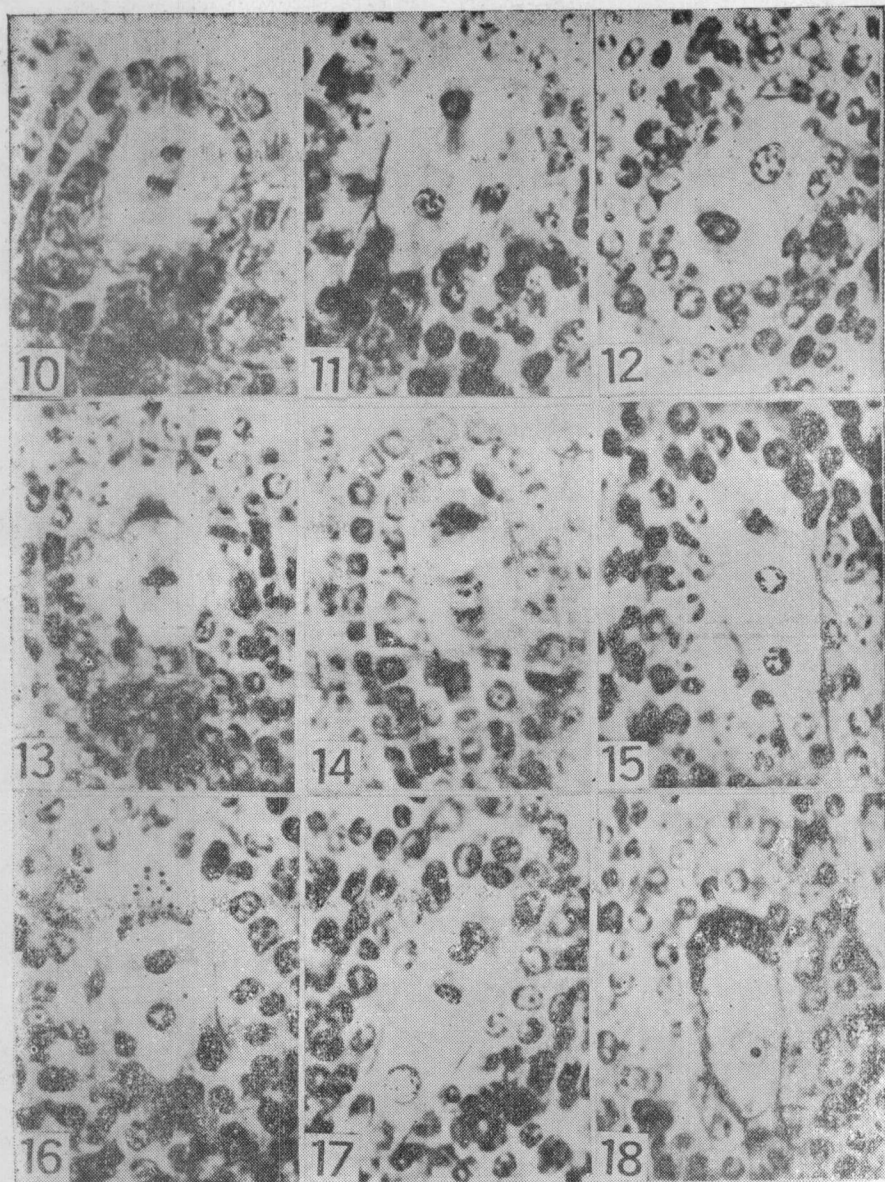
In studying megasporogenesis and the development of the embryo sac in *Amomum villosum* Lour., the FAA fixation and the staining of specimens with iron hematoxylin stains are adopted. The result of megasporogenesis is the formation of a triad. Its basal cell becomes the functioning megaspore, which is the gametocyte of the embryo sac. By three mitotic divisions 8-nuclei embryo sacs are formed.

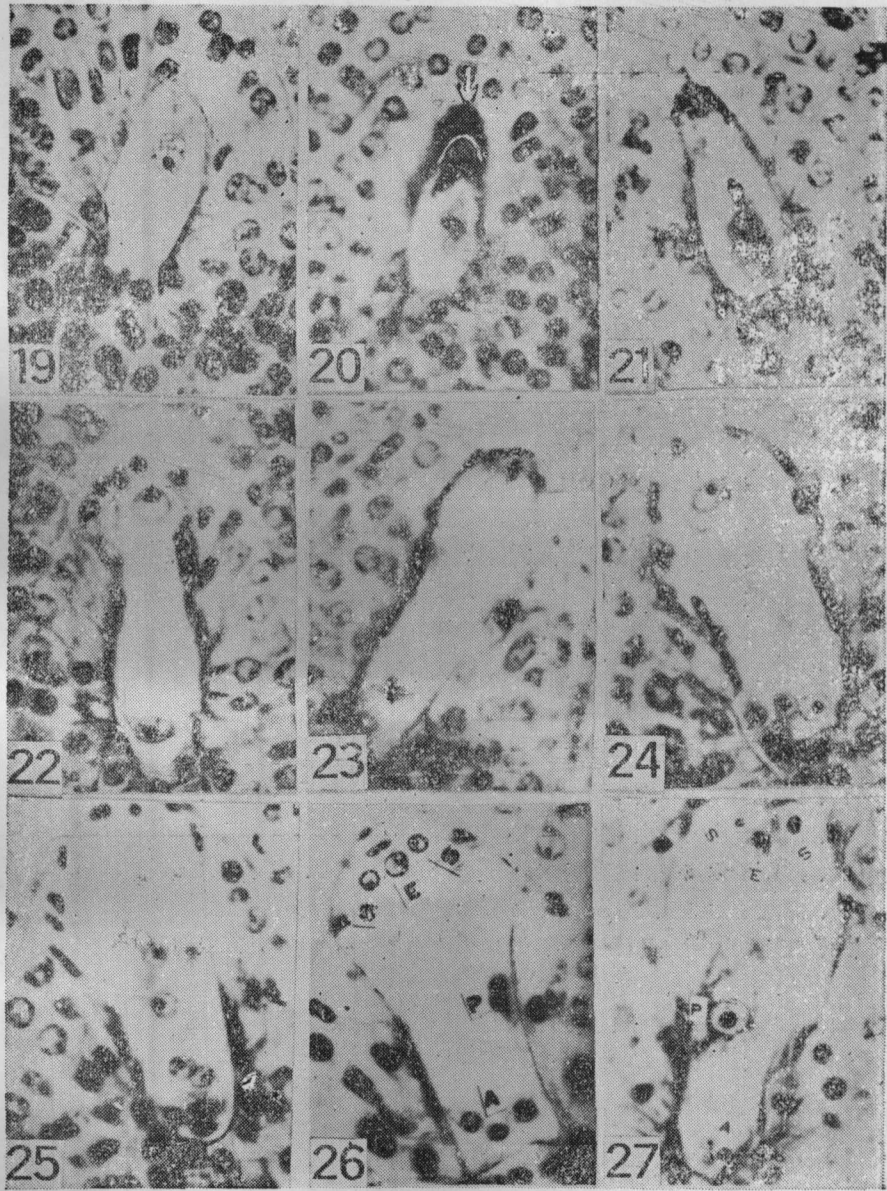
The development of embryo sac of *Amomum villosum* Lour. belongs to *polygonum*-type.

Those cells of the apical part of the nucellar epidermis form the nucellar cap. The role and the significance of this phenomenon in fertilization is discussed.



I 春砂仁大孢母細胞的減數分裂  $\times 690$





I 春砂仁胚囊的發育 × 600

## 春砂仁大孢母细胞的减数分裂和胚囊发育的研究

### 图 片 说 明

#### 图 版 I

- 1、珠心原基中单个大孢原母细胞
- 2、珠心原基中两个大孢原母细胞
- 3、第一次分裂前期的细线期
- 4、第一次分裂前期的偶线期
- 5、第一次分裂前期的粗线期
- 6、第一次分裂前期双线期的后期
- 7、第一次分裂前期的终变期
- 8、第一次分裂的中期
- 9、第一次分裂的中期，核仁碎粒走向纺锤体的两极
- 10、第一次分裂的后期
- 11、第一次分裂的末期
- 12、第二次分裂的前期
- 13、第二次分裂的中期（靠合点端的细胞为中期，珠孔端的细胞处于前期）
- 14、第二次分裂的后期（靠合点端的细胞为后期，珠孔端细胞中的染色体散乱）
- 15、第二次分裂的末期（靠合点端的细胞为末期，珠孔端细胞处在中期）
- 16、第二次分裂的末期（靠合点端细胞为末期，珠孔端细胞染色体散乱）
- 17、四分体（三个细胞四个核，其中靠珠孔端的细胞质不分割）
- 18、大孢子形成，出现液泡，箭头所指为细胞退化的遗迹

#### 图 版 II

- 19、雌配子体第一次分裂的初期
- 20、雌配子体第一次分裂的中期
- 21、雌配子体第一次分裂的末期
- 22、雌配子体第二次分裂的初期
- 23、雌配子体第二次分裂的中期
- 24、雌配子体第二次分裂的末期
- 25、雌配子体第三次分裂形成八核胚囊（未配置好的八核胚囊）
- 26、胚囊八核所处的位置（E：卵细胞 S：助细胞 P：二极核 A：三个反足细胞）
- 27、胚囊七核二极核融合为次生极核（E：卵细胞 S：助细胞 P：次生极核 A：三个反足细胞）