

# 菠萝的大、小孢子发生和胚囊的发育

郑玉梅 王世旄

(华南农业大学农业生物系, 510642, 广州)

**摘要** 菠萝 (*Ananas comosus* (Linn.) Merr.) 花粉母细胞减数分裂时的胞质分裂为连续型, 四分孢子主要呈左右对称型或交叉型。倒生胚珠、双珠被、厚珠心。胚囊母细胞产生线状四分体。合点端一个大孢子发育, 为功能大孢子。胚囊发育属蓼型。

**关键词** 大孢子; 小孢子; 胚囊; 菠萝

**中图分类号** Q132

菠萝 (*Ananas comosus* (Linn.) Merr.) 又名凤梨, 为凤梨科 (Bromeliaceae), 凤梨属 (*Ananas*) 的多年生草本植物, 是我国南方四大果树之一。菠萝是异花传粉植物, 一般自花不实, 同一品种的花粉传粉也不结籽, 若不同品种进行人工授粉, 每朵花一般可获 2~3 粒种子。有关菠萝胚胎学的研究国内外尚未见报道, 为了从形态上说明菠萝授粉和受精作用, 为育种工作提出依据, 我们进行了胚胎学研究。本文试图阐明菠萝大孢子、小孢子的发生和胚囊发育的形态学过程, 并观察了小孢子母细胞和大孢子母细胞二者在发育步调上的关系。

## 1 材料和方法

供试材料是我校果园栽培的菠萝品种“沙拉越” (*Sarawak*), 自 1980, 1987, 1988 年每年 3~5 月份取适当大小的花序, 分别固定于卡诺氏 (Carnoy's) (95% 酒精: 冰醋酸 3: 1) 和那瓦新氏 (Nawashin's) 固定液中固定 24 h, 用花序中部的花制成连续切片, 切片厚度 10~12  $\mu\text{m}$ , 用海得汉铁凡苏木精 (Heidenhain's iron haematoxylin) 单染, 进行观察。

## 2 观察结果

### 2.1 小孢子的发生过程

菠萝的每朵花为 6 个雄蕊。每一花药有 4 个花粉囊。花药壁由表皮、药室内壁、中层和绒毡层层层构成。绒毡层为腺质绒毡层。小孢子母细胞来源于初生造孢细胞。菠萝小孢子母细胞减数分裂时染色体的行为与一般典型情况是一样的 (胡适宜, 1983; 玛海希瓦里, 1966)。减数分裂 I 的前期比较复杂, 根据染色体的行为和同源染色体的联会等特征, 可分为细线期、偶线期、粗线期、双线期和终变期 (图版 1~5), 减数分裂 I 的末了核仁和核膜消失, 出现了纺锤丝, 减数分裂 I 的中期染色体排列在赤道面上, 减数分裂 I 的后期, 同源染色体分散, 移向两极, 末期时两组子染色体逐渐形成两个子核, 并产生细胞质的分裂, 形成两个细胞 (图版 6), 所以小孢子形成的方式是属于连续型的。减数分裂 II

1993-04-17 收稿

的前期两核膜和核仁消失, 进入减数分裂Ⅱ的中期, 染色体排列在赤道面上, 形成两个赤道板, 这时每个细胞中两个纺锤体互相平行或互相垂直。减数分裂Ⅱ的后期和末期可看到, 4组染色体在一平面上, 经过减数分裂形成四分体, 它们共同包藏在母细胞的胼胝质的壁中。小孢子在四分体中是二轴对称或交互对称式(胡适宜, 1982; 玛海希瓦里, 1966)(图版7)。由于母细胞胼胝质壁溶解, 四孢子彼此分开, 形成4个小孢子, 每个小孢子包含1个具有单倍体的核。

同一个花药内的小孢子母细胞分裂步调开始是比较一致, 其细线期至粗线期为同步的, 但是, 从双线期开始至四分体时期则其分裂先后不同(图版8)。

当小孢子母细胞形成时, 药壁已发育成为具5层细胞的结构(图版9), 这时各层细胞的分化还不很明显。在小孢子母细胞减数分裂过程中, 药壁发生一系列的变化, 最外层的表皮细胞伸长变扁, 但核的形状略长些。表皮内的一层细胞发育成药室内壁, 当减数分裂Ⅰ前期的粗线期, 其细胞开始径向伸长, 到了终变期, 这层细胞壁除外切面外, 其它各面出现木质化的纤维状加厚, 药室内壁之内, 有2~3层中间层, 其细胞和细胞核都伸长为长线状, 到了减数分裂Ⅱ末期则部分退化。最内层的绒毡层细胞最初排列紧齐, 略呈正方形。在小孢子母细胞减数分裂Ⅰ前期的粗线期时, 绒毡层细胞逐渐增大, 排列不规则, 形状也发生变化; 有的呈正方形, 有的略变扁长, 有的呈多角形, 细胞质变浓厚, 着色较深, 细胞核的形状也发生变化。随着花粉母细胞减数分裂的进展, 绒毡层细胞和细胞核的形状都变得越来越不正常。细胞排列疏松, 细胞核有的较大。

## 2.2 大孢子的发生过程

菠萝的子房三室, 每室约含14~20个倒生胚珠分两行排列。随着胚珠的发育, 在珠心先端表皮下第1层珠心细胞中有1个细胞体积增大, 细胞质浓厚, 细胞核也较显著是为孢原细胞。此孢原细胞后来分裂为外方的初生周缘细胞与内方的初生造孢细胞(图版10), 前者最先进行垂周分裂, 后进行平周和垂周分裂而成不同数目的壁层(图版11)结果将大孢子母细胞推入珠心的深层, 形成厚珠心的胚珠。初生造孢细胞逐渐增大, 不经分裂直接发育成大孢子母细胞。与此同时, 内外珠被也开始发育。在大孢子母细胞减数分裂Ⅰ的前期, 胚珠内外珠被从基部逐渐向顶端生长, 随着大孢子母细胞减数分裂过程的进展, 外珠被的发育逐渐超过内珠被。当减数分裂后形成大孢子时外珠被已伸展接近胚珠的顶端。一般胚珠发育到胚囊单核阶段时, 由于一侧的外珠被增长较快, 致使整个胚珠向生长慢的一侧弯曲约45度左右, 从原来斜生状态的胚珠, 形成倒生胚珠。

菠萝大孢子母细胞减数分裂Ⅰ与通常情况一样, 也是前期较复杂(胡适宜, 1982; 玛海希瓦里, 1966)。减数分裂Ⅰ的中期染色体排列在赤道面上, 纺锤体的方位是与珠心的纵轴平行。在减数分裂Ⅰ的后期, 两组染色体分别移向两极。减数分裂Ⅱ时两个细胞的分裂轴与第1次减数分裂一样, 结果形成的4个细胞也是沿着胚珠纵轴呈直线排列(图版12, 13)。珠孔端3个细胞退化, 基部合点端的一个细胞成为能育的大孢子, 它进一步分裂发育成胚囊。

大孢子母细胞的发育迟于小孢子母细胞。从表1可看出, 当小孢子母细胞已发育到四分体时, 大孢子母细胞才开始减数分裂; 而当小孢子母细胞已完成减数分裂产生单核期的小孢子时, 大孢子母细胞才进入减数分裂的细线期或粗线期。

表1 大、小孢子发育的对应关系

观察花数	小孢子发育时期	大孢子发育时期
15	偶线期 粗线期	孢原细胞
11	终变期 四分体	大孢子母细胞
15	四分体	细线期
12	单核期	粗线期
15	单核期	偶线期

### 2.3 胚囊的发育

在菠萝胚囊的发育过程中,近珠孔的3个大孢子已退化。合点端的大孢子体积增大并逐渐移至胚囊的中部(图版14)。核的周围被浓厚的细胞质包围着,核仁显明,此时出现液泡。大孢子经过3次连续进行有丝分裂形成成熟胚囊。第1次分裂形成两个子核,分别移到胚囊的两端以后,各自再分裂两次,因此在胚囊的两端各有4个核,以后两端各有一核移向胚囊中部为极核,此时,形成八核胚囊,近珠孔端由3个细胞组成的卵器(图版15),排成品字形,居中偏上较大的一个卵细胞,两侧两个是助细胞(图版16)。近合点端有3个较小的为反足细胞,常排列成品字形(图版17)。从上述大孢子发育的整个过程来看,菠萝的胚囊的发育属于蓼型(胡适宜,1982;Johri,1984)。成熟胚囊具有各种形式的变异,如:胚囊中没有卵器;反足细胞及中央细胞分化不完全等。

## 3 讨论

Hindmarsh (1964) 在 *Trifolium pratense* 中发现雌配子体发育可在任何阶段被阻止,孢原不分化,卵细胞极大液泡等,本研究结果支持前人的研究及观点。菠萝成熟胚囊具有各种形式变异;推测各种胚囊的变异导致败育。

Laser 等(1972)提出不育系花粉的败育在双子叶植物多为四分体形成前,单子叶植物多在小孢子后期或双核期。我们曾经观察到菠萝在减数分裂Ⅱ末期前未见到形态变异,我们推测菠萝花粉败育可能发生在小孢子后期或双核期,除了气候、虫害等外界因素的影响外,小孢子发育不正常则很可能是导致结籽率低的根本原因。

本文对大、小孢子发育的相关性作了比较,虽然它们之间相关并非十分准确,但大致上还是具有一定规律的,作为人工授粉和组织培养等工作仍具有一定的参考价值。

### 参 考 文 献

- 胡适宜. 1982. 被子植物胚胎学. 北京: 人民教育出版社, 22~54  
 玛海希瓦里. P. 1966. 被子植物胚胎学引论. 陈 机译. 北京: 科学出版社, 25~143  
 Hindmarsh G J. 1964. Gametophyte development in *Trifolium pratense* L. *Aust J Bot*, 12: 1~14  
 Johri B M. 1984. Embryology of Angiosperms. Berlin: Springer-Verlag, 123~144  
 Laster K D, Larsten N R. 1972. Anatomy and cytology of microsporogenesis in plasmic male sterile angiosperms. *Bot Rev*, 38: 425~454

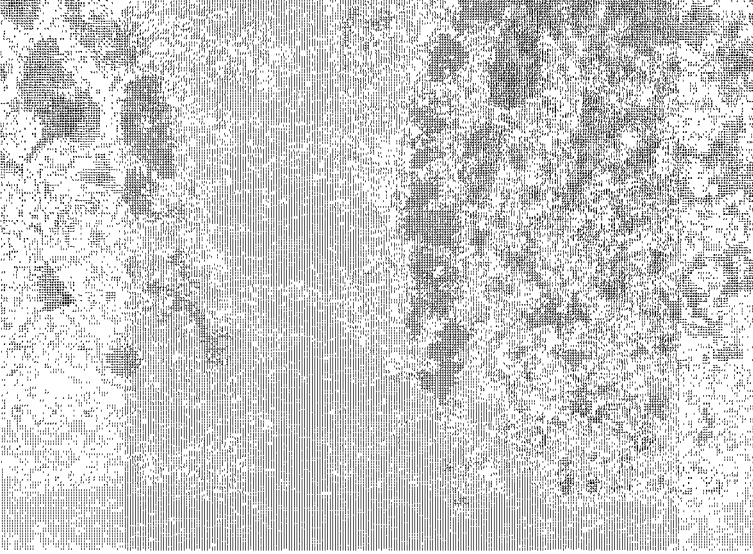
MICROSPOROGENESIS, MEGASPOROGENESIS AND  
EMBRYO SAC DEVELOPMENT OF  
*Ananas comosus* (L.) Merr.

Zheng Yumei    Wang Shimao

(Dept. of Agrobiolgy, South China Agr. Univ. ,510642, Guangzhou)

**Abstract** This paper reports studies on the microsporogenesis, megasporogenesis and embryo sac development of *Ananas comosus*(L.)Merr. The cytokinesis of the microspore mother cell in meiosis was of the successive type. The arrangement of microspores in the tetrads was zygomorphic or decussate. The anatropous ovule was bitegminous and crassinucellate. The megaspore mother cell gave rise to a linear tetrad. The chalazal megaspore became a functional megaspore. The development of the embryo sac conformed the Polygonum type.

**Key words** Megaspore; Microspore; Embryo sac; Pineapple



胎膜是胚胎发育过程中形成的组织，由绒毛膜、羊膜和卵黄囊组成。在妊娠过程中，胎膜起着保护胎儿、防止感染和调节渗透压的作用。胎膜的发育与母体的健康状况密切相关。胎膜的异常可能导致流产、早产或胎儿宫内窘迫等并发症。因此，了解胎膜的发育过程和病理变化对于临床诊断和治疗具有重要意义。