

毛果猴子木的胚胎学观察及山茶属胚胎学特征比较

杨世雄, 彭 华*, 梁汉兴

(中国科学院昆明植物研究所, 云南昆明 650204)

摘要: 首次报道了毛果猴子木(*Camellia yunnanensis* (Pitard ex Diels) Cohen Stuart var. *camellioides* (Hu) Ming) 雌雄配子体的形成和发育过程, 并对业已报道的 8 种山茶属植物的主要胚胎学特征进行了比较。结果显示, 胚胎学性状在山茶属内具有较大的相似性, 腺质绒毡层、同时型小孢子母细胞减数分裂、二细胞成熟花粉、倒生胚珠、双珠被、薄珠心、单孢原、合点端功能大孢子、蒴型胚囊发育等特征为各代表种共有, 主要的不同在于珠被绒毡层的有无、卵器和反足细胞的分化情况。笔者初步推测了这些差异在系统演化上的意义。

关键词: 毛果猴子木; 胚胎学; 山茶属

中图分类号: Q944.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2002)04-0340-05

Embryological observation on *Camellia yunnanensis* var. *camellioides* with a comparison of embryological features in *Camellia*

YANG Shi-xiong, PENG Hua*, LIANG Han-xing

(Kunming Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

Abstract: The development of male and female gametophytes in *Camellia yunnanensis* (Pitard ex Diels) Cohen Stuart var. *camellioides* (Hu) Ming was revealed for the first time. A comparison of main embryological features among eight *Camellia* species was performed. The results show that these species are highly homogeneous in embryology and share quite a number of embryological characters such as anther tetrasporangiate, endothecium fibrous, middle layers ephemeral, tapetum glandular, cytokinesis of the microspore mother cell simultaneous, mature pollen grains two-celled, ovules anatropous, bitegmic and tenuinucellate, archesporium one-celled and developing directly into the megaspore mother cell, *Allium*-type embryo sac, differentiation of hypostase. The main embryological differences among these species lie in the differentiations of the innermost layer of the inner integument, egg apparatus and antipodal cells. The cells of the innermost layer of the inner integument are not characterized in *C. chrysantha*, however, exhibit some radial elongation in *C. sasanqua*, *C. sinensis*, *C. yunnanensis* var. *camellioides*, and further form endothelium in *C. oleifera* and *C. reticulata*. There is obvious difference between egg cell and synergids in these species investigated except *C. oleifera*. The antipodal nuclei of *C.*

收稿日期: 2001-07-16

作者简介: 杨世雄(1963-), 男, 四川成都人, 植物学博士, 主要从事植物分类学和植物地理学研究。*为通讯联系人

基金项目: 中国科学院生物分类与区系特别支持费(1998年度); 云南省应用基础研究基金(97C039Q); 中国科学院“百人计划”(郭勤峰)。

reticulata, *C. sasanqua*, *C. sinensis* and *C. yunnanensis* var. *camellioides* are wrapped up with cell walls, yet these of *C. chrysantha* and *C. oleifera* exist persistently as free nuclei. Embryological features in *Camellia* are of systematic significance to some extent.

Key words: *Camellia yunnanensis* var. *camellioides*; embryology; *Camellia*

毛果猴子木 (*Camellia yunnanensis* (Pitard ex Diels) Cohen Stuart var. *camellioides* (Hu) Ming) 特产我国云南的中部至西部。其株形优美,花和果实大而美丽,具有重要的园艺和观赏价值。由于其形态结构比较特殊(花柱 5 条,离生,果实先端形成不规则小窝),它的系统位置颇多变动。该类群最先由胡先骕先生^[1]在 1938 年描述,放在核果茶属中 (*Pyrenaria camellioides* Hu),以后,胡先骕先生又先后以之建立了空果茶属 (*Kailosocarpus*)^[2]和雕果茶属 (*Glyptocarpa*)^[3]; Sealy^[4]在 1958 年的山茶属专著中,该种被归入猴子木 (*Camellia yunnanensis*),放在离蕊茶组 (sect. *Heterogena*) 中; 闵天禄^[5]在 1999 年将之处理为变种,以果实多少被毛区别于原变种,保留在离蕊茶组中; 张宏达^[7]1981 年的山茶属分类系统中猴子木被置于实果茶组 (sect. *Stereocarpus*); 闵天禄^[5~6]的山茶属分类系统中,毛果猴子木所在的离蕊茶组处在属内两大进化分枝之一——山茶亚属 (Subgenus *Camellia*) 的基部位置,具有重要的系统学意义。山茶属是山茶科中研究得最为深入的一个属,曾有 7 种山茶属植物的胚胎学资料见诸报道^[8~17],但离蕊茶组中不见这方面的研究。本研究的开展旨在为山茶属系统发育的探讨提供新的资料,同时,也为杂交育种方面的工作提供依据。

1 材料和方法

研究材料采自云南楚雄紫溪山,凭证标本(杨世雄 93406, 93500)存中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)。实验材料用改良的 FAA 固定液固定,爱氏苏木精整体染色,乙醇系列脱水,二甲苯透明,常规石蜡包埋、切片,片厚 10~15 μ ,中性树脂封藏, Olympus 光学显微镜下观察。永久制片存中国科学院昆明植物研究所。

2 观察结果

2.1 花粉囊发育

四囊型花药(图 1:A)。药壁发育方式为基本型(图版 I:1;图 1:B),即内次生周缘层和外次生周缘

层形成后,每层再平周分裂 1 次,然后再分别发育成药壁的各个层次。分化完成的花药壁从外向内依次为表皮(1 层细胞)、药室内壁(1 层细胞)、中层(2~3 层细胞)和绒毡层(1 层细胞)(图版 I:2;图 1:C)。药室内壁随花粉的成熟而径向增宽,并出现纤维加厚(图版 I:3);中层随花药的发育逐渐解体;绒毡层初期相似于邻近壁层,单细胞核,以后不断径向加宽,细胞质变浓,出现双细胞核(图版 I:4),小孢子

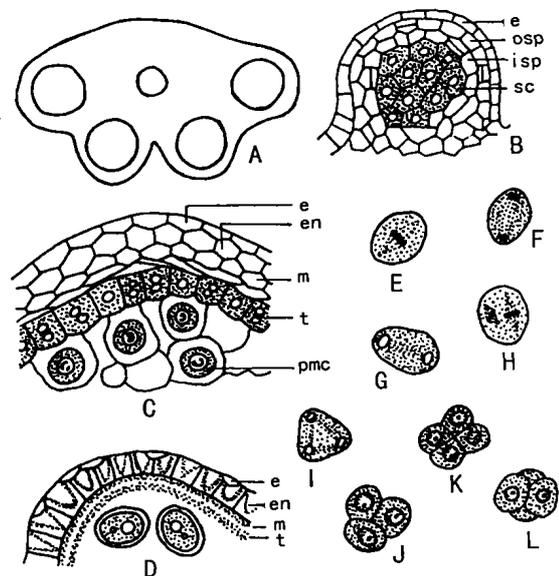


图 1 毛果猴子木雄配子体的形成和发育示意图
Fig. 1 Formation and development of male gametophytes of *Camellia yunnanensis* var. *camellioides*

A. 花药横切, 示四个小孢子囊; B. 早期花药横切, 示造孢细胞(sc)和三层药壁(e:表皮; osp:外次生周缘层; isp:内次生周缘层); C. 花药横切, 示小孢子母细胞(pmc)和五层药壁; D~H. 减数分裂的各个时期; I~K. 小孢子四分体; L. 成熟花药横切, 示二细胞花粉、纤维增厚的药室内壁(en)及崩溃的中层(m)和绒毡层(t)。

A. Transverse section (TS) of an anther, showing sporogenous cells (sc) and the three layers of anther wall (e: epidermis, osp: outer secondary parietal layer; isp: inner secondary parietal layer); C. TS of an anther, showing pollen mother cells (pmc) and the five layers of anther wall; D~H. Meiosis of pollen mother cells; I~K. Microspore tetrads; L. TS of a mature anther, showing two-celled pollen grains, fibrous crassing endothecium (en), and degenerating middle layers (m) and tapetum (t).

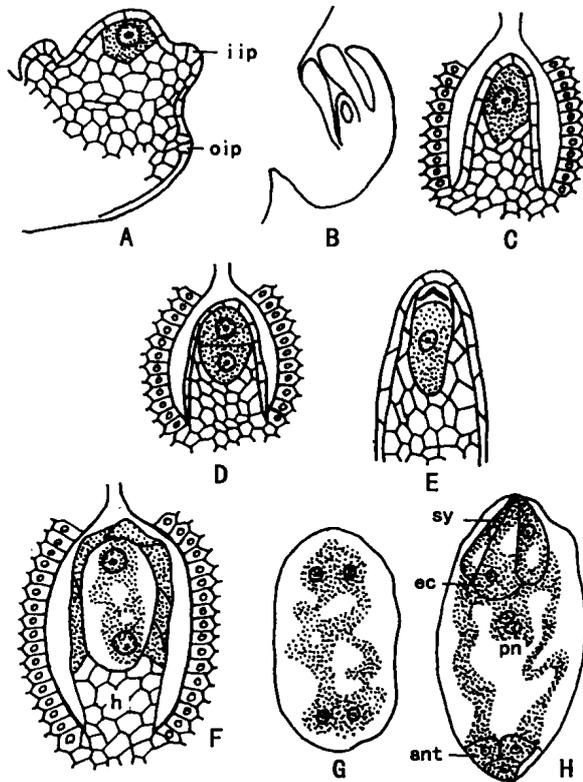


图 2 毛果猴子木雌配子体的形成和发育示意图
Fig. 2 Formation and development of female gametophytes of *Camellia yunnanensis* var. *camellioides*

A. 早期胚珠纵切, 示表皮下起源的单个孢原细胞和珠被原基 (iip: 内珠被原基; oip: 外珠被原基); B. 倒生胚珠, 双珠被; C. 孢原细胞直接转化为大孢子母细胞; D. 二分体; E. 合点端的功能二分体细胞及崩溃的珠孔端二分体细胞; F. 二核胚囊 (hy: 承珠盘); G. 四核胚囊; H. 成熟胚囊 (ec: 卵细胞; sy: 助细胞; pn: 极核; ant: 反足细胞)。

A. Longitudinal section (LS) of a young ovule, showing the hypodermal origin of single archesporium (iip; inner integument promordia; oip; outer integument promordia); B. Anatropous ovule with two layers of integument; C. Archegonium functioning directly as megaspore mother cell; D. Dyad; E. Chalazal functional! dyad cell and degenerating microphyllar dyad cell; F. Two-nucleate embryo sac; G. Four-nucleate embryo sac; H. Mature embryo sac (ec: egg cell; sy: synergid; pn: polar nuclei; ant: antipodal cells).

四分体时其体积达最大, 以后逐渐解体 (图版 I: 4; 图 1: D), 属典型的腺质绒毡层。

2.2 小孢子形成和发育

由初生造孢细胞发育而成的小孢子母细胞早期排列紧密, 呈多角形 (图版 I: 2), 以后, 由于细胞外面胼胝质的大量积累 (李坤季等, 1986) 而逐渐相互分开, 变圆 (图版 I: 4; 图 1: C), 随后进入减数分裂。减数分裂过程中, 细胞质的分裂为同时型 (图版

I: 5~6; 图 1: E~I), 小孢子四分体多为四面体形 (图版 I: 7; 图 1: J), 偶见左右对称形和交互形 (图 1: K~L)。花粉成熟时为二细胞 (图版 I: 8; 图 1: D)。

2.3 胚珠的发育

倒生胚珠具有两层珠被 (图 2: B), 内珠被的发育较外珠被早 (图 2: A), 内珠被的最内层细胞呈放射状, 但不见细胞质变浓和细胞纵向增大, 珠孔由内珠被围成。薄珠心, 合点端珠心组织形成承珠盘, 其它部位的珠心组织随胚囊的发育逐渐崩溃 (图 2: F)。

2.4 大孢子发生和胚囊形成

紧贴珠心表皮分化出来的孢原细胞直接转化为大孢子母细胞 (图版 I: 9; 图 2: A, C), 二分体形成后 (图版 I: 10), 珠孔端二分体细胞逐渐退化 (图 2: E), 合点端二分体细胞经过 3 次连续的分裂先后形成二核、四核 (图版 I: 11~12; 图 2: F~G) 和八核胚囊, 这是典型的葱型胚囊发育过程。成熟胚囊具有通常的结构 (图 2: H), 构成卵器的卵细胞和助细胞区分明显, 前者的核位于合点端, 液泡位于珠孔端, 后者反之, 2 个极核靠近卵器, 3 个反足核有细胞壁包裹, 形成反足细胞。

当成熟胚囊形成时, 雄配子体的发育尚处在小孢子四分体时期, 即雄配子体的发育滞后于雌配子体的发育。

3 结论和讨论

表 1 汇总了毛果猴子木以及其它 7 种业已报道的山茶属植物的主要胚胎学特征, 从外部形态上看, 这几种植物具有明显的差异, 在山茶属内处于不同的演化水平而被置于不同的组中^[5~7], 但胚胎学性状表现出较大的一致性, 腺质绒毡层、同时型小孢子母细胞减数分裂、二细胞成熟花粉、倒生胚珠、双珠被、薄珠心、单孢原、合点端功能大孢子和葱型胚囊发育等特征为所有代表种共有。山茶属通常被认为是山茶科中的原始代表^[18~19], 但我们已经报道的邻近的核果茶属的胚胎学特征^[20]相比较, 山茶属的葱型胚囊在演化上要高于后者的蓼型胚囊。我们的细胞分类学研究也得到了类似的结果^[21]。

珠被绒毡层是否形成、卵器的分化情况和反足细胞形成与否是山茶属内胚胎学性状的主要不同

点,从演化的角度看,内珠被的最内层特化乃至形成珠被绒毡层和卵器的明显分化应该代表相对较高的演化水平。至于反足核是以自由核形式存在,还是有细胞壁包裹而形成反足细胞,这一性状的演化意义虽未见论述,但考虑到从现有资料来看在山茶属内不形成反足细胞的情况较少,似可认为是一种特化现象。如果再考虑到被子植物雌雄配子体形成过程不断简化的总体趋势,不形成反足细胞正好是这一趋势的具体体现。

从上面推测的演化观点看,胚胎学性状进化的

不同步在山茶属内有比较突出的表现,而且,胚胎学性状的进化与外部形态特征的进化也不同步。这一现象的形成很可能是由于在不同的阶段多次不同步地进化而造成。仅凭现有的资料从胚胎学上难以对山茶属内各组的演化水平和系统关系作出判断。

毛果猴子木的雌雄配子体异熟,说明它是异花授粉或以异花授粉为主的植物。毛果猴子木雌雄配子体的形成和发育过程比较正常和典型,是比较稳定的天然种源。

表 1 山茶属 8 个代表种主要胚胎学特征比较

Table 1 Main embryological characters of eight *Camellia* species

特征 Characters	毛果猴子木 <i>C. yunnanensis</i> var. <i>camellioides</i>	金花茶 <i>C. chrysantha</i>	茶 <i>C. sinensis</i>	油茶 <i>C. oleifera</i>	茶梅 <i>C. sasanqua</i>	滇山茶 <i>C. reticulata</i>	细叶山茶 <i>C. tenuifolia</i> ¹⁾	恒春山茶 <i>C. hengchunensis</i>
药壁发育	基本型	—	基本型	—	—	基本型	—	基本型
药壁层数	5 层	5 层	5~6 层	—	—	5 层	5 层	5 层
药室内壁	纤维加厚	纤维加厚	纤维加厚	—	—	纤维加厚	—	纤维加厚
中层	2~3 层	1~2 层	2~3 层	—	—	2 层	—	2 层
花药 绒毡层	腺质	腺质	腺质	—	—	腺质	腺质	腺质
小孢子胞质分裂	同时型	同时型	同时型	—	—	—	—	—
四分体形状	四面体形,偶左右对称或交互形	四面体形	四面体形,偶左右对称形	—	—	四面体形	—	四面体形
成熟花粉	2 细胞	2 细胞	2 细胞	2 细胞	2 细胞	2 细胞	2 细胞	2 细胞
每子房室胚珠数	5 个	3~5 个	2~3 个	3~10 个	—	—	—	—
胚珠类型	倒生胚珠	倒生胚珠	倒生胚珠	倒生胚珠	倒生胚珠	倒生胚珠	倒生胚珠	倒生胚珠
珠被	双珠被	双珠被	双珠被	双珠被	双珠被	双珠被	双珠被	双珠被
珠孔	内珠被围成	内珠被围成	内珠被围成	内珠被围成	内珠被围成	内珠被围成	内珠被围成	内珠被围成
内珠被最内层	放射状伸长	无特化	—	形成珠被绒毡层	放射状伸长	—	形成珠被绒毡层	—
胚珠 珠心	薄珠心	薄珠心	薄珠心	薄珠心	薄珠心	薄珠心	薄珠心	薄珠心
孢原细胞	单孢原	单孢原	单孢原,偶 2~3 个	单孢原	单孢原	单孢原	单孢原	单孢原
功能大孢子	合点端	合点端	合点端	合点端	合点端	合点端	合点端	合点端
胚囊类型	蒴型	蒴型	蒴型	蒴型	蒴型	蒴型	蒴型	蒴型
卵器分化情况	分化明显	分化明显	分化明显	分化不明显	分化明显	分化明显	分化明显	分化明显
反足细胞	形成	不形成	形成	不形成	形成	形成	形成	形成
资料来源	本研究	李天庆等 1986, 曹慧娟等 1986, 李坤季等 1986	Kapil <i>et al.</i> 1963	曹慧娟 1965	Mathew 1978	刘成运等 1983	Tsou 1997	Tsou 1997

“—”:没有资料;¹⁾该种的正确名称应该是 *C. tenuiflora* (闵天禄, 2000)。

致谢:承蒙云南大学徐正尧教授在实验过程中提供指导和条件。

参考文献:

- [1] 胡先骕. 中国西南部茶科植物数新种[J]. 静生生物调查所汇报, 1938, 8: 134—141.
[2] 胡先骕. 空果茶与拟匹克茶, 云南山茶科两新属[J].

中国科学, 1957, 1957, 170.

- [3] 胡先骕. 雕果茶属——山茶科一新属[J]. 植物分类学报, 1965, 10(1): 25—26.
[4] Sealy J R. A revision of the genus *Camellia*[M]. London: The Royal Horticultural Society, 1958.
[5] 闵天禄. 山茶属的系统大纲[J]. 云南植物研究, 1999, 21(2): 145—159.

- [6] 闵天禄. 世界山茶属的研究[M]. 昆明: 云南科技出版社, 2000.
- [7] 张宏达. 山茶属植物的系统研究[M]. 广州: 中山大学学报编辑部, 1981.
- [8] Kapil R N, Sethi S B. Development of male and female gametophytes in *Camellia sinensis*(L.) O. Kuntze[J]. *Proc Nat Inst Sci India*, 1963, **29B**: 567—574.
- [9] 曹慧娟. 油茶胚胎学的观察[J]. 植物学报, 1965, **13**(1): 44—53.
- [10] Mathew C J. Development of male and female gametophytes in *Camellia sasanqua*[J]. *Phytomorphology*, 1978, **28**(3): 262—269.
- [11] 刘成运, 张香兰. 云南山茶雌雄配子体的发育[J]. 云南植物研究, 1983, **5**(2): 401—408.
- [12] 李天庆, 曹慧娟. 金花茶小孢子囊、小孢子和雄配子体的发育[J]. 北京林业大学学报, 1986, **2**: 30—35.
- [13] 曹慧娟, 李天庆. 金花茶种子早期发育的胚胎学研究[J]. 北京林业大学学报, 1986, **2**: 43—47.
- [14] 李坤季, 杨貌仙. 金花茶小孢子的发生和雄配子体的形成[J]. 云南大学大学学报, 1986, **8**(3): 302—308.
- [15] Tsou C H. Embryology of Theaceae——anther and ovule development of *Camellia*, *Franklinia*, and *Schima*[J]. *Amer Journ Bot*, 1997, **84**(3): 369—381.
- [16] Davis G L. Systematic embryology of angiosperms [M]. New York: Wiley and Sons, 1966.
- [17] Johri B M, Ambegaokar K B, Srivastava P S. Comparative embryology of angiosperms [M]. 2 vols. New York: Springer-Verlag, 1992.
- [18] 叶创兴. 山茶亚科属间亲缘关系的探讨[J]. 中山大学学报, 1990, **29**(1): 74—81.
- [19] 韦仲新. 山茶科花粉超微结构及其系统学意义[J]. 云南植物研究, 1997, **19**(2): 143—153.
- [20] 杨世雄, 闵天禄. 山茶科核果茶属和石笔木属的胚胎学研究[J]. 云南植物研究, 1995, **17**(1): 67—71.
- [21] Yang S X, Gong X, Peng H, *et al.* A Cytotaxonomic Study on the Genus *Pyrenaria* complex (Theaceae) [J]. *Caryologia*, 2000, **53**(3~4): 245—253.
- [22] Tsou C H. Embryology of Theaceae——anther and ovule development of *Adinandra*, *Cleyera*, and *Eurya* [J]. *Journ Pl Res*, 1995, **108**: 77—86.
- [23] 胡适宜. 被子植物胚胎学[M]. 北京: 人民教育出版社, 1982.

图版说明

图版 I 毛果猴子木的大小孢子和雌雄配子体的形成和发育(图 1~11 \times 6 000; 图 12 \times 3 000)

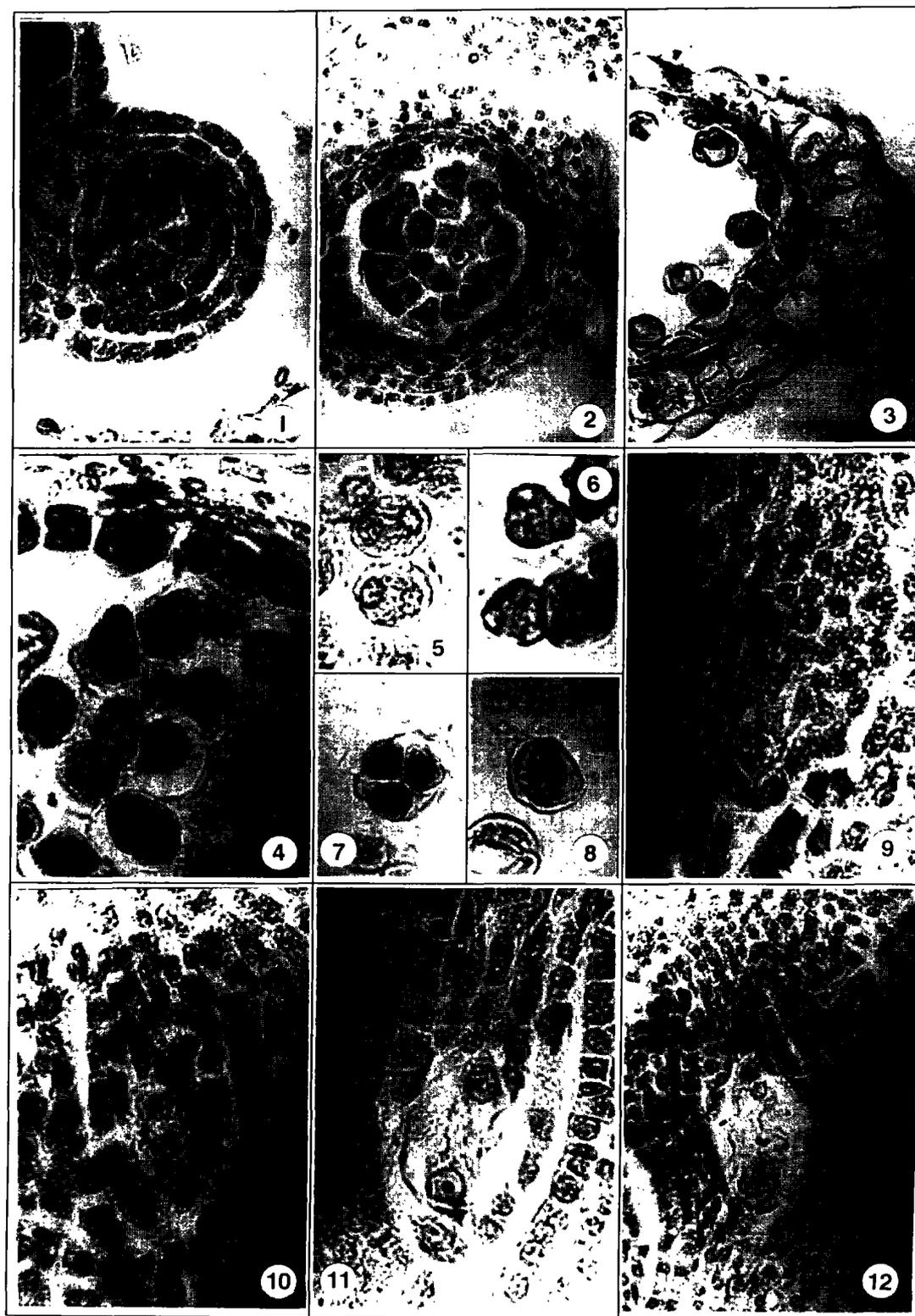
1. 花药横切, 示内、外次生周缘层平周分裂以及造孢细胞; 2. 花药横切, 示早期花粉母细胞和 5~6 层花药壁; 3. 成熟花药横切, 示二细胞成熟花粉粒, 纤维素加厚的药室内壁及崩溃的表皮、中层和绒毡层; 4. 花粉母细胞; 5~6. 花粉母细胞减数分裂; 7. 小孢子四分体; 8. 二细胞成熟花粉; 9. 大孢子母细胞; 10. 大孢子二分体; 11. 二核胚囊及珠孔端退化的二分体细胞; 12. 四核胚囊。

Plate I Formation and development of microspores and megaspores as well as male and female gametophytes of *Camellia yunnanensis* var. */camellioides*(Fig. 1~11 \times 6 000, Fig. 12 \times 3 000).

1. Transverse section (TS) of anther, showing the periclinal division of both secondary parietal layers and sporogenous cells; 2. TS of anther, showing early pollen mother cells and 5~6 layers of anther wall; 3. TS of a mature anther, showing mature two-celled pollen grains, and fibrous crossing endothecium with degenerating epidermis, middle layers and tapetum; 4. Pollen mother cells; 5~6. Meiosis of pollen mother cells; 7. Microspore tetrads; 8. Mature two-celled pollen grains at shedding stage; 9. Megaspore mother cell; 10. Megaspore dyads; 11. 2-nucleate embryo sac with degenerating microphylar megaspore dyad; 12. 4-nucleate embryo sac.

杨世雄,等:毛果猴子木的胚胎学观察及山茶属胚胎学特征比较
YANG Shi-xiong, *et al.*: Embryological observation on *Camellia yunnanensis* var.
camellioides with a comparison of embryological features in *Camellia*

图版 I
Plate I



See explanation at the end of text