

巨峰葡萄心皮形态发育的研究

胡建芳¹ 贺海洋² 冷平¹

(¹ 中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100094; ² 乌鲁木齐环境资源开发研究所, 乌鲁木齐 830002)

摘要: 对葡萄心皮融合过程以及雌蕊各部分形成进行了详细观察。在早期发育阶段心皮是分离的, 随着发育心皮原基出现并不断分裂增长, 基部对应两侧初生分生组织向中心靠拢, 靠拢的心皮初生分生组织以远轴背腹面表皮细胞相互连合, 进而细胞再分化变为薄壁细胞, 心皮原基以折叠方式进行融合, 融合细胞向上生长分化花柱和柱头, 向下则构成子房组织, 将子房隔成 2 室。3 心室子房的形成可能有两种方式, 即生殖后融合与特殊区域生殖后融合。

关键词: 葡萄; 心皮; 融合; 发育

中图分类号: S 663.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2004) 02-0155-05

Carpel Morphology in 'Kyoho' Grapevine

Hu Jianfang¹, He Haiyang², and Leng Ping¹

(¹ College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100094, China; ² Urumchi Environmental Resource Development Laboratory, Urumchi 830002, China)

Abstract: The detailed ontogeny of postgenital fusion within the gynoecium systematically investigated with light microscopy in 'Kyoho' grapevine. The result shows that the two carpels are free at the early stage of floral ontogeny. During normal floral development the two carpels primordial initiated. The separate carpels primordial lateral growth continuously upward with opposing distal tips of the two carpels primary meristem approached to each other. The adaxial surfaces of two carpels primordial contacted at upon ovary regions, and the epidermal cells in the contact zone rapid redifferentiation into parenchymatous cells. As a consequence of this epidermal cells redifferentiation the carpel become fused by the infolding, and this region then proceeds to develop into the style, the stigma, and the distal region of the ovaries. After the completely fusion carpel of ovary formed two locules separated by a septum. Furthermore, this paper indicated that the ontogeny of three carpels of ovary with two patterns in grapevine.

Key words: Grapevine; Carpel; Fusion; Development

心皮是植物的繁殖器官, 是孕育胚珠和雌性配子体的场所, 也是划分植物类群和阐明植物演化关系的重要依据^[1]。在早期雌蕊发育阶段心皮融合是一个重要过程^[2]。对果实来讲心皮数不同意味着所产生的种子数也不同, 从而对果实大小和品质构成影响。目前对植物心皮研究的资料还很少, 对心皮形成以及由它衍生而来的组织、器官发育了解的还不全面。因此研究植物的心皮形态发育对揭示雌性各器官的来源、组成以及对果实生长发育都具有重要意义。

葡萄是 2 心皮 4 胚珠植物, 也就是说果粒中最多只有 4 粒种子。但有些品种, 如蓓蕾 - A 葡萄果实中的种子数常常多于 4 粒, 进一步研究发现这一品种在自然状态下 3 心皮果实的比率在 50% 左右。这些具有 3 心皮子房的果粒比 2 心皮子房果粒大, 果实中含有种子数也较多^[3]。巨峰葡萄在自然状态下发生 3 心皮果实的比率较低, 同时落花落果较为严重, 果实中含有种子数也较少^[4]。利用外源化学药剂处理后可以提提高多心皮、多胚珠子房的比率, 有效防止落花落果, 提高有种子果粒率^[5,6]。但目前对于葡萄心皮形态形成过程和多心皮、多胚珠发生模式了解较少, 对雌蕊早期发育过程中各器官组

收稿日期: 2003-06-18; 修回日期: 2003-09-17

基金项目: 北京市自然科学基金资助项目 (6033021)

组织的来源、组成、演化也所知不多。因此本研究通过详细观察早期葡萄雌蕊发育,旨在明确心皮形态发育过程以及各器官组织的形成;同时揭示 3 心皮子房产生的可能方式,为实现多心皮大果粒葡萄育种提供依据。

1 材料与方 法

试验于 2000~2001 年在北京东北旺农场进行。以巨峰葡萄为试验材料,试材的栽培条件保持一致。在花蕾形成期和开花期分别从不同花序中采取小花 200~300 粒,FAA 固定。制备石蜡切片,切片厚 10 μm (连续纵、横切片),铁矾苏木精染色后观察雌蕊形成。

2 结 果

2.1 葡萄心皮融合过程

葡萄心皮原基呈新月形突起(图版,1),随后向周围伸展底部加宽,对称两端分化出心皮边缘初生分生组织(图版,2,箭头所示)。在初生分生组织形成的同时雌蕊中心部开始形成突起的圆柱(图版,3,箭头所示);两侧初生分生组织向中心靠拢,在雌蕊上部与中心部突起的圆柱相遇,同时出现胚珠原基(图版,4)。在初生分生组织向中心靠拢的过程中,表皮细胞清晰可见(图版,5)。初生分生组织在雌蕊顶部相遇,此时表皮细胞依然存在(图版,6,箭头所示),两侧心皮初生分生组织在雌蕊顶部融合开始后表皮细胞开始变成薄壁细胞(图版,7,箭头所示)。但两侧心皮初生分生组织向中心靠拢并进行融合的生长速度并不同步(图版,8)。融合完全的心皮将子房分割成两个子室,结合部位的细胞进一步向上生长分化花柱和柱头细胞,向下则构成隔膜细胞,此时胚珠开始分化孢原细胞(图版,9)。有些个体在顶部融合时形成明显的缝合线(图版,10,箭头所示);还有些个体在心皮两侧初生分生组织向中心靠拢时,中心部突起的圆柱还未形成,使两侧初生分生组织以远轴背腹面表皮细胞进行连合,形成明显的缝合线(图版,11,箭头所示)。在部分受精后子房的横隔膜中缝合线依然可见(图版,12,箭头所示)。

2.2 葡萄雌蕊各器官的发生

雌蕊中的花柱组织是在心皮融合完成后由细胞向上分裂形成,最初形成的花柱组织细胞排列紧密比横隔膜细胞要大(图版,9),随细胞的分裂花柱不断伸长(图版,16),发育完全的花柱组织是实心的(图版,13、16),在其中央形成传递组织,这些细胞形成垂直的纵列结构(图版,13、18)。由花柱向上再分化形成柱头组织(图版,18、19、20),柱头细胞继续伸长形成不同长度的乳头细胞(图版,13、16),柱头和传递组织连接在一起,为花粉管的生长提供了一个不间断的通道(图版,13)。

葡萄的子房分为子房壁、心室和横隔膜。胚珠着生在子房壁之内,胚珠着生的地方构成了胎座,葡萄的胎座位于子房中央,为中轴式胎座(图版,10、11)。这种胎座式所形成的心室数与心皮数相等(图版,14、15)。胚珠出现是在心皮还没有完全愈合的状态下(图版,4、5、6),胚珠倒生(图版,18),具厚珠心并在此形成雌配子体(图版,13)。横隔膜组织是由心皮边缘初生分生组织和花中心部突起的分生组织共同形成(图版,4、10、11),连接花柱和胚珠是花粉管伸长的必经之路(图版,13)。子房壁是由两侧对应的心皮边缘初生分生组织演化而来,到开花期时子房壁大多为薄壁细胞(图版,5~13)。

2.3 葡萄 3 心皮的发生

正常两心皮子房的形成是通过两侧对称的心皮边缘初生分生组织向中心靠拢并愈合,形成 2 心室子房,每一心室含有两个胚珠(图版,13、14)。3 心皮子房的形成有以下几种途径;一是随花分生组织中心部突起圆柱的伸长,心皮边缘 3 侧对应初生分生组织向中央部生长而融合形成 3 个心室,每一心室含有两个胚珠,共 6 个胚珠(图版,15、16);二是部分心皮初生分生组织除与中心部突起的

圆柱融合外, 还可能与其它边缘组织融合 (图版, 17、18, 箭头所示), 从而形成多心皮; 三是心皮边缘初生分生组织在融合过程中并没有完全愈合, 而在隔膜中央形成了缝隙, 产生另一心皮 (图版, 19、20, 箭头所示)。

3 讨论

3.1 葡萄心皮形态发育过程

植物雌蕊是由一个或多个包围胚珠的心皮组成, 也就是说心皮是组成雌蕊的基本单位。一朵花可有一个或多个心皮。多心皮雌蕊根据雌蕊心皮的分离与连合状况可分为离心皮雌蕊和合心皮雌蕊。对于合心皮雌蕊, 心皮的融合有两种方式, 一是心皮融合呈折叠状态, 形成两室或多室雌蕊; 二是心皮融合呈不折叠或部分折叠状态, 形成一室雌蕊^[7]。从本研究结果来看; 葡萄雌蕊属于合心皮雌蕊, 每一子房由两个心皮 (两心室) 组成。心皮的融合方式是折叠式, 即融合是通过心皮的远轴表皮细胞与远轴表皮细胞相连接愈合 (图版, 5~11), 在这一过程中表皮细胞的再分化强弱关系到愈合的牢固程度。对于愈合细胞进行再分化较弱的个体来说, 可以形成明显的缝合线 (图版, 10、11), 这种缝合线一直可以保持到受精后的子房中 (图版, 12)。缝合线的存在一方面说明心皮初生分生组织的表皮细胞相互之间没有完全融合, 另一方面也预示着子房内部结构可能不很牢固。但大多数个体在心皮融合过程中表皮细胞可以通过相互插入, 并伴随分裂增长进行完全融合, 到发育成熟的个体中几乎看不出缝合线 (图版, 9、13, 大量图片没有在此显示) 形成非常牢固的结构。对于具有缝合线的个体和没有缝合线的个体可能与后期果实发育中裂果的形成有关, 对此还有待于进一步研究。

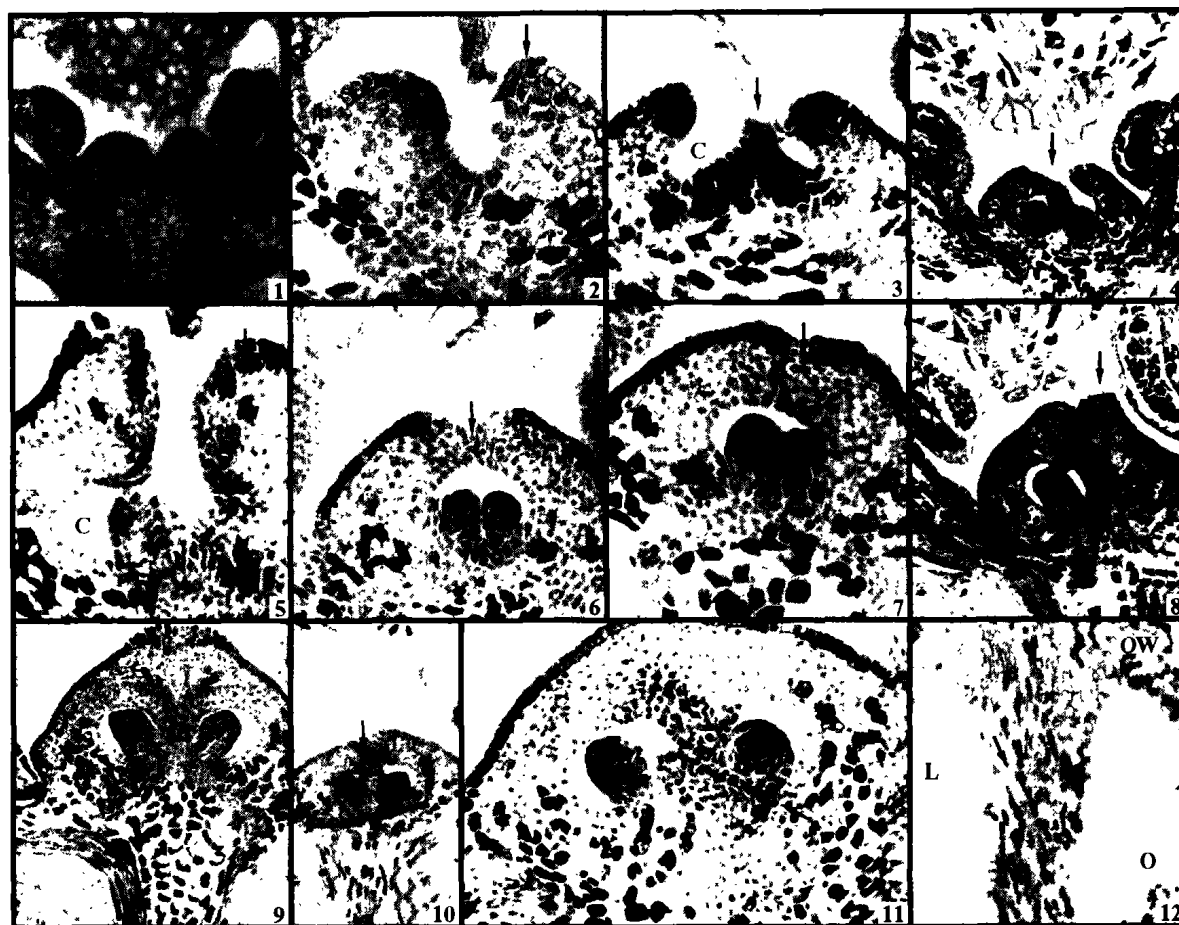
在心皮融合过程中部分个体的两侧初生分生组织向中央部靠拢的速度不相同 (图版, 4、8), 这就使心皮融合组织产生了不均衡, 可能造成一侧边缘初生分生组织可以完全与中心柱融合, 而另一侧则不完全融合形成雌蕊器官的变异。另外由于中央部突起的圆柱发育在个体中存在差异, 造成两侧心皮初生分生组织的融合部位也不同, 有的在雌蕊顶部 (图版, 10), 有的在雌蕊中央 (图版, 11、12) 这些说明在心皮融合过程中个体发育是存在差异的。这种差异可能导致雌蕊在形态方面发生变化, 同时对今后果实的生长发育也可能产生影响。

3.2 葡萄 3 心皮子房发生的两种模式

生殖后融合对于合心皮雌蕊发育过程具有重要地位。它可以将原本分离的心皮通过相互接触并融合形成单一结构^[8]。在早期雌蕊发育过程中, 除了心皮之间发生融合外, 雌蕊还可以与花托、雄蕊、或其它组织融合, 融合是植物产生不同花形态的重要机理^[2]。本研究通过对大量葡萄心皮形态发生过程的详细观察发现巨峰葡萄 3 心皮子房发生的模式可以归纳为两种。其一是在心皮初生分生组织形成时, 由边缘 3 侧对应组织同时向中央部生长而后相遇形成 3 心室子房 (图版, 15、16)。这种 3 心皮子房的发生时期较早, 可能在初生分生组织开始形成之前就已经决定了。植物学上把这种心皮融合方式称为生殖后融合 (Postgenital fusion)^[8], 形成的 3 心皮子房中每个子室都可以形成正常的胚珠 (图版, 15)。其二是在心皮初生分生组织形成之后, 在心皮融合过程中由于心皮初生分生组织融合方向或位置发生改变而形成。包括心皮初生分生组织与花边缘组织的融合 (图版, 17、18) 和心皮边缘初生分生组织的不完全愈合 (图版, 19、20)。这种 3 心皮子房的发生时期较晚, 是在心皮进行融合的过程中形成的。植物学上把这种融合称为特殊区域生殖后融合 (Spatially restricted postgenital fusion)^[8]。形成的 3 心皮子房中每个子室是否可以形成正常的胚珠还有待于进一步研究。这两种变异的心皮融合方式同时存在于早期发育的葡萄雌蕊中, 第一种融合出现的比率低, 只有从大量切片中偶尔才能够获得, 第二种融合出现的比率相对要高, 这可能是由于前者的形态变异发生时期较早, 引起变异的原因可能更多地受到自身内部发育状况的影响, 而后者的形态变异发生时期相对较晚, 引起变异的原因可能更多地受到外界条件的影响所致。

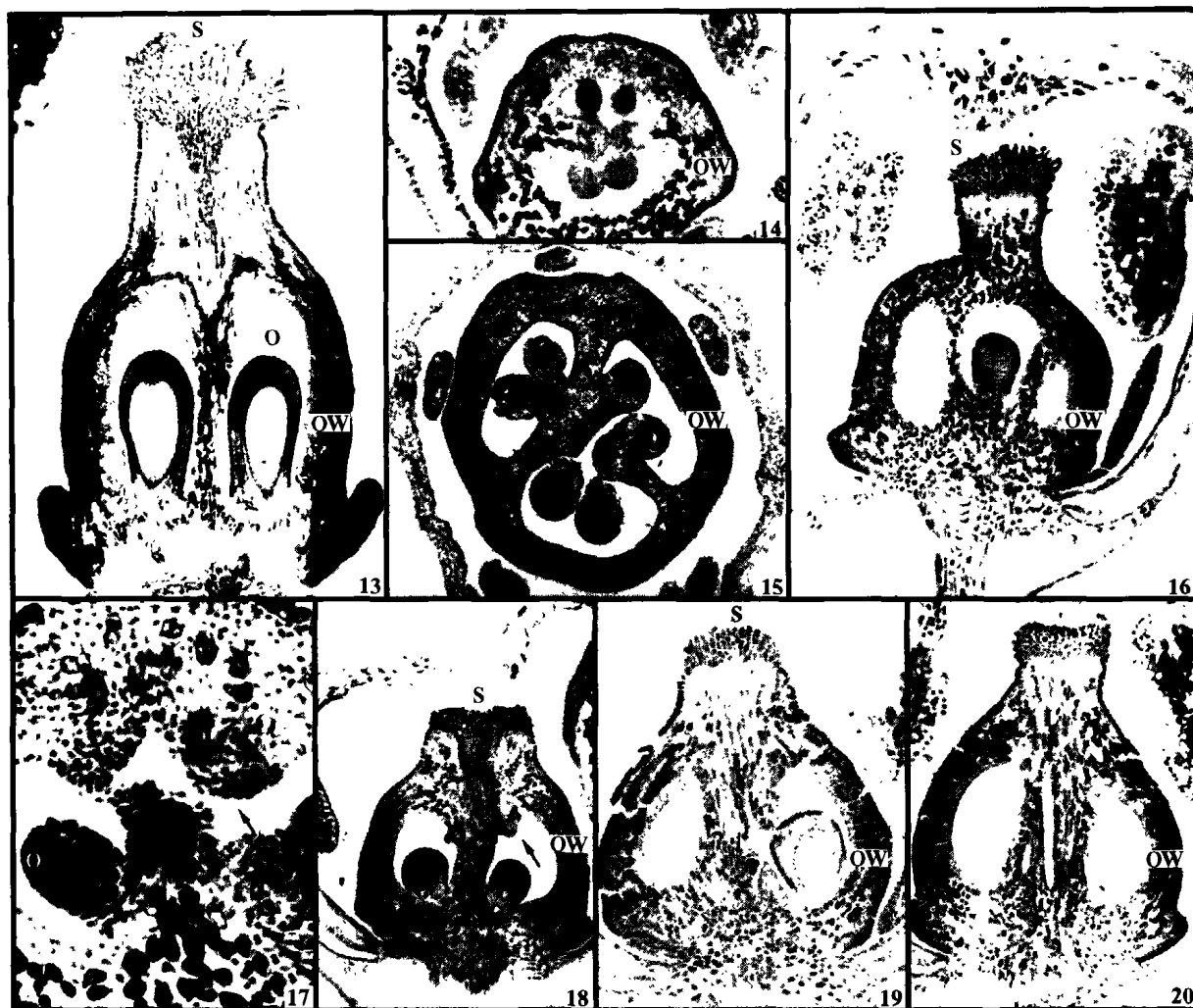
参考文献:

- 1 Vebeke J A. Fusion events during floral morphogenesis. *Annu Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1992, 43: 583 ~ 598
- 2 许智宏, 刘春明. 植物发育的分子机理. 北京: 科学出版社, 1998. 10 ~ 16
- 3 中川昌一, 堀内昭作, 松井弘之. 日本葡萄学. 东京: 养贤堂, 1996. 440 ~ 453
- 4 胡建芳. ブドウ‘巨峰’の花振るい发生机构とその制御に関する研究: [博士論文]. 千葉: 千葉大学, 1999. 13 ~ 42
- 5 Hu Jianfang, Hitoshi Ohare, Eikichi Takahashi, et al. Effect of AVG application on berry set of Kyoho grape. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, 1999, 68 (4): 833 ~ 838
- 6 胡建芳, 贺海洋, 廖 康. 氨基乙氧基乙烯甘氨酸 (AVG) 处理对‘巨峰’葡萄胚珠和种子发育的影响. *园艺学报*, 2001, 28 (5): 445 ~ 447
- 7 李正理, 张新英. 植物解剖学. 北京: 高等教育出版社, 1983. 288 ~ 293
- 8 Walker Dan B. Postgenital carpel fusion in *Catharanthus roseus*. *Amer. J. Bot.*, 1975, 62 (5): 457 ~ 467



图版说明 1. 心皮原基形成, $\times 66$; 2. 心皮原基加宽生长, $\times 66$; 3. 中心柱出现, 两侧初生分生组织相互靠拢, $\times 66$; 4. 胚珠发生, $\times 33$; 5. 愈合前心皮初生分生组织的表皮细胞, $\times 75$; 6. 初生分生组织在雌蕊顶部相遇, $\times 66$; 7. 表皮细胞开始转化为薄壁细胞, 进而心皮融合, $\times 66$; 8. 两侧初生分生组织生长速率不同, $\times 33$; 9. 心皮完全融合, $\times 66$; 10 ~ 12. 心皮融合过程中的缝合线, $\times 33$; $\times 66$; $\times 33$. C. 心皮; L. 心室; O. 胚珠; OW. 子房壁。

Explanation of plates 1. The initiation of early carpel primordium, $\times 66$; 2. The lateral growth of carpel primordium, $\times 66$; 3. The cylinder of carpel was initiated, showing the primary meristem of the carpel approach each other, $\times 66$; 4. The ovule formation, $\times 33$; 5. Showing the epidermal cell, $\times 75$; 6. Carpel primary meristem contact at upon pistil, $\times 66$; 7. The epidermal cell started become parenchymatous cells, $\times 66$; 8. Two carpel primary meristem grow with different rate, $\times 33$; 9. The complete fused carpel, $\times 66$; 10 ~ 12. Showing the seam cell of ovary, $\times 33$; $\times 66$; $\times 33$. C. carpel; L. loculus; O. ovule; OW. ovary wall.



图版说明 13, 14. 葡萄两心皮子房纵切与横切面, $\times 33$; 15, 16. 葡萄三心皮子房横切与纵切面, $\times 33$; 17~20. 特殊区域生殖后融合形成的多心皮, $\times 33$. L. 心室; O. 胚珠; OW. 子房壁; S. 柱头。

Explanation of plates 13, 14. Longitudinal and transverse section of ovary for two carpels, $\times 33$; 15, 16. Transverse and longitudinal section of ovary for three carpels, $\times 33$; 17~20. The initiation of multi-carpel during the spatially restricted postgenital fusion, $\times 33$. L. loculus; O. ovule; OW. ovary wall; S. stigma.

新书推荐

《英汉生物化学及分子生物学词典》

本词典收集生物化学、分子生物学及与其相关的细胞生物学、免疫学、遗传学、微生物学及医药学等方面词条约 21 000 条, 大部分词条附有简明释义。书中还收录一些缩写词和同义词, 供读者查阅文献、翻译文章使用。

定价: 88 元 (含邮费)。

《真核生物转录调控——概念、策略与方法》

本书全面介绍了真核基因转录调控的概念以及研究中所使用的策略和方法, 涉及内容从证明一个基因是否在转录起始水平受到调控到分析激活因子进行联合调控生化机制策略等各个方面, 重点放在进行转录调控分析时所面临的问题, 及分析单一基因和调节该基因的转录因子方面的策略和概念要点, 可供医学、生物化学、分析生物学、生物技术等领域的师生及科研人员参考。定价: 86 元 (含邮费)

购书者请汇款至北京中关村南大街 12 号中国农科院蔬菜花卉所《园艺学报》编辑部
邮编 100081。

