

重楼属两种植物种子及其附属结构的发育

梁汉兴 张香兰

(中国科学院昆明植物研究所, 昆明)

摘要 重楼属两种植物 (五指莲 *Paris axialis* 和滇重楼 *Paris polyphylla* var. *yunnanensis*) 种子发育的过程基本一致。双受精发生于授粉后10—15天。胚乳为沼生目型。种子发育延续的时间约为150—170天。胚胎发育终止于球形或稍有分化的阶段。种子具二层种皮。

二种重楼种子成熟时的外部形态显著不同。五指莲 *Paris axialis* 的种子呈浅棕黄色, 长椭圆形, 部分为绿白色海绵质假种皮所包裹。假种皮由珠柄发育而来, 呈楔形。滇重楼 *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* 的种子鲜红色, 不规则圆形, 外种皮肉质多浆。无假种皮。珠柄橙黄色, 短而纤细。

关键词 重楼属; 种子发育; 假种皮

重楼属种子的结构特征, 假种皮的有无及形态是该属植物系统分类的重要依据之一。据新近报道^[1], 重楼属种子可明显地划分为三种类型: 1. 假种皮全包种子, 种子白色, 假种皮可为橙黄色 (如海南重楼 *Paris dunniana*), 红色 (如凌云重楼 *P. cronquistii*, 南重楼 *P. vietnamensis*, 金线重楼 *P. delavayi*, 多叶重楼 *P. polyphylla* 毛重楼 *P. mairei*, 球药隔重楼 *P. fargesii*, 禄劝花叶重楼 *P. luquanensis* 等)。这一类包括了侧膜亚属除黑籽组 (Sect. *Thibetica*) 以外的全部种类; 2. 假种皮部分至1/2外包种子, 按其形态特征又可分为两类: (1) 种子黑色, 假种皮红色肉质多浆 (如黑籽重楼 *P. thibetica*), (2) 种子浅棕黄色或白色, 黄红色, 假种皮为绿白色海绵质 (如中轴亚属的五指莲 *P. axialis* 等); 3. 全无假种皮 (如日本重楼 *P. japonica*, 北重楼 *P. verticullata* 等)。但对于第一类假种皮的认识存在分歧, 汪发缙、唐进 (1978) ^[2] 和 Hara (1969) 等^[3] 与李恒 (1986) ^[1] 持不同观点, 认为是红色多汁的外种皮。

本工作选择五指莲 (*P. axialis* H. Li) 和滇重楼 (*P. polyphylla* var. *yunnanensis* (Franch) Hand-Mazz) 为研究材料, 分别代表中轴亚属 (Subgenus *Paris* H. Li) 和侧膜亚属 (Subgenus *Daiswa* (Raf) H. Li)。对其种子及假种皮的发育进行了详细的比较观察。同时参照了侧膜亚属蚤体组 Sect. *Euthyra* (salisb) Franch), 黑籽组 (Sect. *Thibetica* H. Li) 的几个种成熟种子的解剖结构, 重点研究了重楼属

植物假种皮的来源、发育程度、结构特征以及侧膜亚属中无假种皮类型普遍存在的问题。

材料及方法

五指莲 (*Paris axialis* H. Li) 取材于滇东北彝良县, 滇重楼 (*Paris polyphylla* Smith var. *yunnanensis* (Fr.) Hand-Mazz.) 取材于滇东南罗平县, 以上两种材料均引种至昆明植物园荫棚内。开花时进行人工授粉, 滇重楼从授粉到种子成熟共取样25次, 五指莲共取样14次。分别将子房或剥离出的幼小胚珠和种子固定于FAA中, 石蜡切片厚10微米, 铁矾苏木精染色, 桔红G复染。黑籽重楼 (*Paris tibetica* Franch) 产于滇中大姚县, 毛重楼 (*Paris mairei* Lévl.) 产于云南省丽江, 七叶一枝花 (*Paris polyphylla* var. *chinesis* (Franch) Hara) 产于江西, 大萼重楼 (*Paris polyphylla* Smith var. *Pseudotibetica* H. Li f. *macrosepala* H. Li) 产于彝良。它们的成熟种子也取自昆明植物园荫棚栽培植株, 制片方法同上。切片在OLYMPUS万能显微镜下观察并照相。

观察结果

1. 成熟胚珠的结构

五指莲和滇重楼成熟胚珠结构基本相似。胚珠倒生, 略呈椭圆形, 具双珠被, 珠柄明显。内外珠被原基发生于珠心基部合点端珠心组织的周围, 珠被发育一直延伸到珠孔部分。受精前胚珠的外珠被较内珠被短, 具有内外两层表皮和4—5层细胞; 内珠被较长, 具2层扁平细胞。在珠孔部位的内、外珠被细胞都扩大并成为囊状, 构成珠孔, 珠柄明显。进入胚珠的维管束终止于合点部分。

胚囊具8核7细胞, 包括二助细胞和一卵细胞构成的卵器, 具上下极核的中央细胞和三个反足细胞, 反足细胞常有退化或融合。

珠心组织较发达, 为厚珠心。合点端珠心组织一端与胚珠维管束的末端连接, 另一端与胚囊合点端连接, 胚囊周围的珠心组织约有6—7层细胞。

2. 受精后胚珠的发育及种子的形成

五指莲开花授粉后约12—15天胚囊受精, 滇重楼约在授粉后10—13天受精, 双受精正常。初生胚乳核在受精后不久即先发育, 胚乳为沼生目型(图版I-7)(详细资料另文发表)。初生胚乳核第一次分裂为横分裂, 形成合点和珠孔二细胞, 由它们分别发育为合点室和珠孔室。合点室为细胞型。珠孔室早期为核型, 游离核直至授粉后约2个月才开始形成细胞壁, 以后则迅速发育充填了整个胚囊并发育成为种子中的胚乳。合点室与珠孔室早期的发育是同时进行的, 后来大约增至几十个细胞以后即停止分裂。合点室的胚乳细胞与珠心组织紧密接触, 细胞核大, 细胞质中具有丰富的液泡系, 有时具多核仁的大核, 这些特征说明它们可能具有胚乳吸器的功能。种子发育接近成熟时, 合点室细胞逐渐解体。

五指莲和滇重楼胚乳发育的形式基本相同，只是滇重楼合点室的细胞可形成一个明显的多细胞的吸器结构，伸入到合点珠心组织内部（图版 I - 8）。五指莲则没有这种结构。

合子的发育较初生胚乳核稍晚，胚的发育进程较慢，并在受精后120天左右即停止在原胚阶段不再增殖，90%的胚为球形，约10%左右的胚稍有分化。幼胚具有较长的胚柄，通过珠心细胞达到珠孔附近。

珠心组织在胚生长停止后开始逐渐解体，其位置最后除合点端种脐部位的珠心组织外，完全消失，而由白色坚实的胚乳组织所占据。

珠被包在珠心组织外面，它的发育是随着胚囊内胚乳和胚胎的发育和胚珠体积的增加而扩大的。在这一过程中细胞的形态和层次变化不显著。尤其是内珠被，从受精前直至种子成熟都是由二层细胞组成，种子发育的三个月左右开始出现退化迹象，细胞变得很扁，细胞核也拉得很长。种子成熟前内珠被除珠孔部分保留着早期的囊状结构外（图版 I - 4、5、6），其余部分成为一层黄褐色干膜质的内种皮（图版 II - 2、5、7）。外珠被的发育则与种子是否具有假种皮的附属物有关。例如五指莲的胚珠受精后珠柄增大发育成为假种皮，其外珠被除了内外表皮外，一直保持着五层细胞的结构，成熟时仍然是一层薄而透明的结构，其种子的黄棕色主要是内种皮的颜色（图版 II - 2）。滇重楼胚珠受精后，珠柄并无明显变化，内珠被一直是二层细胞的结构，成熟时除珠孔部分外为棕黄色干膜质内种皮，外珠被内外表皮细胞较小，排列整齐，内部细胞层次变化不大，但细胞形态及内含物有显著变化。细胞体积膨大，细胞壁薄，内部有一薄层细胞质和一个极大的中央液泡，外种皮肉质多浆，呈鲜红色（图版 II - 4、5）。变化比较大的部位在种脐附近及靠近胚珠维管束的外侧，外珠被的细胞层次有所增加，体积扩大。果实内部种子之间互相挤压成为不规则的圆形，并最后将果壁胀裂，但是十分明确，这是外种皮细胞膨大，高度液泡化致使种皮加厚的结果，从种子的纵横切面上都看不到第三层假种皮的结构（图版 II - 4）。

滇重楼的成熟种子为红色，外种皮肉质多浆，种子与胎座之间有橙黄色纤细而短小的珠柄相连。五指莲珠柄细胞增殖，整个珠柄体积扩大成为楔形，内部组织很像叶肉的海绵组织，细胞间具有很发达的细胞间隙（图版 II - 3）。为淡绿白色具有弹性的假种皮，中间一束维管束直接通向胚珠的合点附近，假种皮的发育是很有限的，在胚珠的合点及珠孔之间仅略为向外突出生长，所以种子的大部分仍然裸露在外（图版 II - 1）。

3. 其它几种重楼种子结构比较

毛重楼、七叶一枝花、大萼重楼和多叶重楼的成熟种子的解剖结构与滇重楼极为相似（见表1），仅外种皮加厚的程度略有差异。

黑籽重楼的种子结构在重楼属中是一种比较特殊的类型。具有鲜红色，肉质多浆的假种皮，其组织和细胞结构特点类似滇重楼的外种皮（图版 II - 6），但其发生上是来源于珠柄上部细胞的外突生长。假种皮仅局部包围种子。黑籽重楼种子的内种皮与其它重楼相似，外种皮的厚度与五指莲近似，但成熟时最外一层细胞的细胞壁上孔纹状加厚，整个外种皮的细胞壁上都沉积了一层黑色的物质（图版 I - 5，II - 6、7），这在其它组的重楼中是没有的。

表 1 重楼属两种植物种子及其附属结构比较

Table 1 Comparison of the structure of seed and aril between two species of *Paris* L.

	五指莲 <i>P. axialis</i>	滇重楼 <i>P. polyphylla</i> var. <i>yunnanensis</i>	
胚 embryo	90%为球形原胚 90% spherical proembryo	同左 do	
胚乳 endosperm	沼生目型, 无明显吸器 Helobial type, chalazal haustorium absent	沼生目型, 有明显合点吸器 Helobial type, chalazal haustorium present	
种皮 seed coat	内种皮 tegmen	成熟时干膜质棕黄色 membranaceous, brown-yellow- coloured	同左 do
	外种皮 outer coat	薄, 透明无色 thin, colourless	肉质多浆, 鲜红色 fleshy, bright redcoloured
假种皮 aril	仅在胚珠基部包围种子 spongy, surrounding the seed only at the base of ovule	无 absent	
种子颜色 colour of seed	浅棕黄色 light brown-yellow-coloured	鲜红色 bright red-coloured	
珠柄 funicle	肥大并形成假种皮, 淡绿白色 preliferated, becoming to aril, light green-white-coloured	短而纤细, 橙黄色 short, thin, orange	

从黑籽重楼与滇重楼种子结构的比较来看，可以清楚地说明它们种子外部红色肉质的部分是属于发生和来源上不同的两种结构，前者是受精后由珠柄发育而来，后者是外珠被的延续；另一方面黑籽重楼种子黑色部分与滇重楼种子的红色部分却是来源相同的外种皮。紧贴着它们的内部都有一层棕黄色膜质的内种皮，二层种皮包裹着白色的胚乳。

讨 论

1. 假种皮一般是指除了种皮之外的一种附属物，系胚珠受精后由珠柄或胎座发育而来的，并包在种皮外面的结构，有时它似浆果状如同某些种子的外种皮那样〔4, 5, 6〕。而种皮则是由珠被发育而来，通常由内外珠被发育成相应的内外种皮。如前所述，滇重楼种子外面红色包被，就其来源的本质应属外珠被发育来的肉质多浆外种皮。洗去外种皮可见棕色膜质内种皮，其内就是白色的胚乳。五指莲和黑籽重楼的假种皮均来自珠柄，但它们和细胞组织结构特点有很大差异。

Hara〔3〕曾认为不带假种皮的日本重楼是重楼中十分原始的类型。结合外种皮的特化及附属结构的产生等对种子传播的作用，再联系胎座类型的演化趋势〔7, 8, 9〕，认为前者是较原始，而后者是次生的这种说法也不无道理。

参 考 文 献

- 1 李恒. 植物研究 1986; 6, 109—144
- 2 汪发纛, 唐进. 中国植物志第十五卷. 北京: 科学出版社, 1978; 86
- 3 Hara H. *Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo Sec.* 1969; 3, 10, 141—180
- 4 王伏雄, 胡玉焘. 植物学名词解释—形态结构分册. 北京: 科学出版社, 1982; 90
- 5 Little R J, Jones C E. *A Dictionary of Botany.* New York etc VAN NOSTRAND REINHOLD COMPANY, 1980; 38
- 6 Bhojwani S S, Bhatnagar S P. *The Embryology of Angiosperms,* New Delhi VIKAS PUBLISHING HOUSE PVT LTD, 1978; 213
- 7 严楚江. 花果形态学. 福州: 福建人民出版社, 1963; 72
- 8 中山大学生物系, 南京大学生物系. 植物学. 北京: 人民教育出版社, 1979; 190
- 9 Lawrence G H M. *Taxonomy of Vascular Plants.* New York, 1951.

图 版 说 明

(sc—种皮, ar—假种皮, en—胚乳, enh—胚乳吸器, mi—珠孔, ii—内种皮, oi—外种皮, f—珠柄, n珠心)

图版 I

1—3. 重楼属的三种种子。×6 (1. 滇重楼, 2. 黑籽重楼, 3. 五指莲)。4—6. 种子纵切, 示珠孔 ×400 (3. 滇重楼, 4. 黑籽重楼, 5. 五指莲); 7. 五指莲受精胚珠纵切, 示沼生目型胚乳及膨大的珠柄。×400; 8. 滇重楼种子纵切, 示合点吸器。×400。

图版 II

1、4、6. 种子纵切 (1. 五指莲种子合点区, 示假种皮, 二层薄的种皮及胚乳。×160; 6. 黑籽重楼的相同情况。×160; 4. 滇重楼, 无假种皮, 种子由肥大多浆的外种皮包裹。×80); 2、5、7. 种皮的结构 (2. 五指莲种皮。×1050; 5. 滇重楼种皮×800; 7. 黑籽重楼种皮×1050); 3. 五指莲假种皮纵切, 示发达的细胞间隙。×400

DEVELOPMENT OF SEED AND ARIL OF TWO SPECIES OF THE GENUS *PARIS*

Liang Hanxing, Zhang Xinglan

(Kunming Institute of Botany, Academia Sinica, Kunming)

Abstract The process of seed development in *Paris* and *P. polyphylla* var. *yunnanensis* is similar. Fertilization proceeds on the 10th to 15th day after pollination. The process of seed maturation lasts for about 150—170 days. Most of the mature embryos stay at spherical stage or become slightly differentiated. Endosperm is Helobial type. Seed-coat is derived from both integuments. In *P. axialis* the aril arises from the funicle and it surrounds the seed at the base of ovule. The aril is spongy, light green-white-coloured. In *P. polyphylla* var. *yunnanensis*, the aril is absent, while the seed is enclosed by a fleshy, bright red-coloured seed coat.

Key words *Paris*; Development of seed; Aril.

Explanation of Plate

(sc—seed coat, ar—aril, en—endosperm, enh—endosperm haustoria, mi—micropyle, ii—inner integument, oi—outer integument, f—funicle, n—nucellus)

Plate I

1—3. Three kinds of seeds in *Paris* L. × 6 (1. *P. polyphylla* var. *yunnanensis*, 2. *P. tibetica*, 3. *P. axialis*.) 4—6. Longitudinal sections of seeds, showing micropyle. × 400 (4. *P. polyphylla* var. *yunnanensis*, 5. *P. tibetica*, 6. *P. axialis*.) 7. Longitudinal section of fertilized ovule in *P. axialis*, showing the Helobial endosperm and the expanding funicle. × 400. 8. Longitudinal section of seed in *P. polyphylla* var. *yunnanensis*, showing the chalazal haustoria. × 400.

Plate II

1, 4, 6. Longitudinal sections of seeds. (1. chalazal region of seed in *P. axialis*, showing the aril, two layers of thin seed coats and endosperm. × 160, 6. same, in *P. tibetica*. × 160, 4. in *P. polyphylla* var. *yunnanensis*, aril absent, seed enclosed by a thick juicy coat. × 80.) 2, 5, 7. structure of the seed coat (2. *P. axialis*. × 1050, 5. *P. polyphylla* var. *yunnanensis*. × 800, 7. *P. tibetica*. × 1050.) 3. Longitudinal section of aril in *P. axialis*, showing many large intercellular spaces. × 400.



