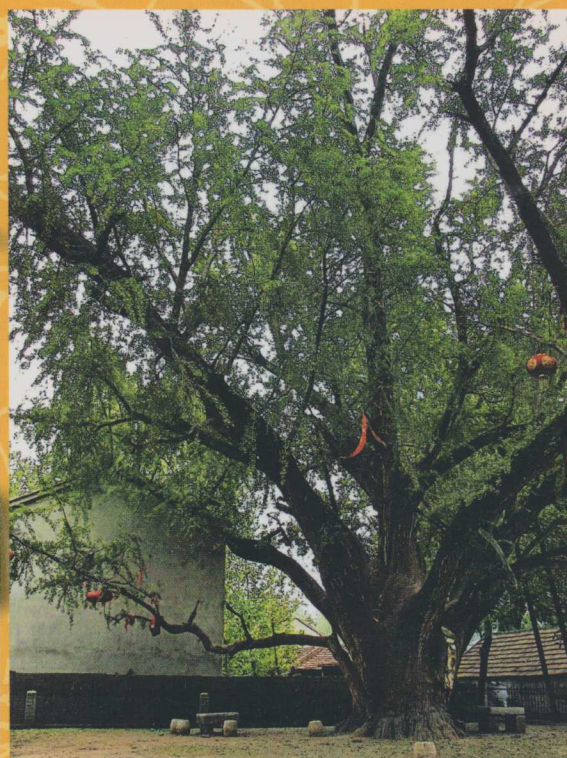




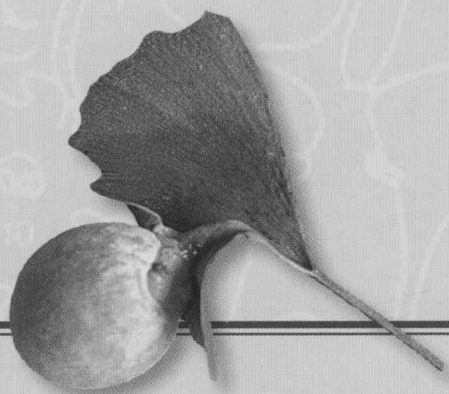
Ginkgo biloba var.
epiphylla Mak. in China

中国叶籽银杏

邢世岩 主编



中国林业出版社
CHINA FORESTRY PUBLISHING HOUSE



中国叶籽银杏

邢世岩 主编

S664.3
197

中国林业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

中国叶籽银杏 / 邢世岩主编. -- 北京 : 中国林业出版社, 2014.10

ISBN 978-7-5038-7648-6

I. ①中… II. ①邢… III. ①银杏—研究—中国 IV. ①S792.95

中国版本图书馆CIP数据核字(2014)第218302号

责任编辑: 何增明 张华

电话: (010) 83229512

出版发行: 中国林业出版社 (100009 北京西城区德内大街刘海胡同7号)

电话: (010) 83224477

<http://lycb.forestry.gov.cn>

制 版: 北京美光设计制版有限公司

印 刷: 北京利丰雅高长城印刷有限公司

版 次: 2014年11月第1版

印 次: 2014年11月第1次

开 本: 635mm×965mm 1/8

印 张: 30

字 数: 562千字

定 价: 180.00元

未经许可, 不得以任何方式复制或抄袭本书之部分或全部内容。

版权所有 侵权必究



中国叶籽银杏



序一

银杏，原产中国，是历史的遗产和活化石，具有独特的食用、药用、材用、观赏、绿化、防护及科研价值。近些年来，得到中国、法国、德国、美国、日本、韩国、印度等 50 余个国家的高度重视。叶籽银杏因“种子”生长在叶子上，被视为极佳的观赏品种；因形态上的原始性，被视为研究银杏起源及系统发育的特色试材；研究叶生胚珠的形态发生对于揭示银杏雌性生殖器官的本质具有重要的系统学意义。叶籽银杏在叶生胚珠、正常胚珠、叶色、叶裂等方面具有多样性，通过叶籽银杏杂交育种及子代测定，对银杏核用、叶用、观赏、材用品种选育有重要意义。叶籽银杏可以产生正常果和叶生果，正常果与普通银杏完全相同。叶籽银杏是盆景制作的优良素材，带叶球果极具观赏价值。

《中国叶籽银杏》一书作者从种质资源角度入手，对国内外叶籽银杏资源及分布、叶籽银杏研究历史、形态、发育、核型、分子标记、DNA甲基化和miRNA表观遗传进行了系统研究，为深入研究叶籽银杏提供了学术基础性资料和创新论点，意义重大。本书统计叶籽银杏分布在中国12个省（自治区），收集调查全国叶籽银杏古树36份，叶籽银杏实生和嫁接子代8份，叶生雄花银杏3份，共计47份。中国叶籽银杏均为单株分布，尚未发现实生群体。研究表明，叶籽银杏形态具多样性，同株有正常和叶生两种种实，叶籽银杏可以通过其正常种子繁育、嫁接稳定遗传。叶生“种子”属于果实性状形态突变，为无性突变体，叶生拟种子由于没有胚，不能正常发芽。核型分析、分子标记、DNA甲基化和miRNA表观遗传研究证明，叶籽银杏有返祖和原始性。

该书融史料性、知识性、科学性于一体，是林业、园林等相关院校和科研院所及银杏爱好者参考用书。

是为序。

中国工程院院士
中国园艺学会常务理事
国家苹果工程技术研究中心主任

東怀瑞

序二

银杏是第四纪冰川之后保存下来的一孑遗物种。目前公认的银杏类化石可以追溯至近2.8亿年以前的石炭纪，银杏属在中生代一度极其繁盛，可靠的银杏属化石最早可以追溯到1.8亿年前的早侏罗纪。孑遗的现代银杏虽为单科单属单种植物，但在其漫长的演化历程中，通过天然杂交和人工选择，其种子和叶片发生了明显的形态变异。叶籽银杏是银杏资源中一个极为奇特的种质，具有重要的观赏和学术价值。

叶籽银杏具有重要的科研价值、观赏价值和应用价值。叶籽银杏的个体发育研究有助于正确认识银杏的系统发育，探究银杏的起源、演化和亲缘关系等，是大自然留给人类的宝贵财富。叶籽银杏研究有助于揭示银杏各器官的形态学本质，尤其是银杏雌性生殖器官的形态学本质。

《中国叶籽银杏》一书较为全面地摸清了中国叶籽银杏种质资源，收集和调查全国叶籽银杏古树36份，叶籽银杏实生和嫁接子代8份，叶生雄花银杏3份，共计47份。该书对叶籽银杏的发现、命名、分类地位和国内外研究现状进行了系统阐述。以作者对叶籽银杏十几年的研究成果为基础，从叶籽银杏的资源分布、叶籽银杏生物学、形态及解剖学、细胞生物学、系统发育及遗传多样性、叶籽银杏表观遗传学、叶籽银杏开发与利用等等多层面、多尺度进行了科学论述。探明我国现有叶籽银杏的研究状况，阐明了叶籽银杏的生物学、细胞生物、形态及解剖学和分子生物学方面的特点，多角度对叶籽银杏的系统发育及遗传多样性进行讨论，提出了叶籽银杏可能的发生机制。展示了当今叶籽银杏科研的最新理论成果和发展前景，集中反映了作者的新观点、新成果。本书内容丰富、系统性强、结构严谨、图文并茂，是一部权威性著作。

《中国叶籽银杏》一书的出版耗费了主编邢世岩教授和参编人员大量心血和精力，也是对叶籽银杏研究工作的全面性总结，必将对从事银杏研究的科技工作者产生有益的影响。有感于此，是为序。

银杏专家
山东农业大学教授

郭善基

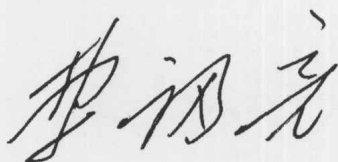
序三

银杏是现存裸子植物中最古老的孑遗植物之一，有“金色活化石”的美誉，是大自然赠与后人的宝贵遗产。1891年，Shirai在日本山梨县发现世界上第一株叶籽银杏，1927年Makino首次把叶籽银杏定为一个变种。叶籽银杏作为银杏家族中的特殊种质，不仅具有较高的观赏价值，而且对银杏起源和演化方面的研究具有重要意义。我国第一株叶籽银杏发现于1962年，位于山东省沂源县大贤山。此后，在广西、福建、山西、陕西、湖北、四川、湖南、广东和甘肃等地相继发现叶籽银杏。至20世纪60年代初在欧洲和美洲均没有发现叶籽银杏的报道。由于叶籽银杏独特的叶片和球果，其观赏价值远超于一般银杏品种。

自叶籽银杏发现以来，国内外学者先后对其分类地位从变种到品种进行了描述。但是，已有研究报道大多集中于简单的形态学观察和描述，对于叶生胚珠形态发生、发育及结构的研究较少。《中国叶籽银杏》一书从叶籽银杏发现、命名、分类到分布，从形态学、细胞学、系统发育学及分子生物学研究到叶籽银杏的开发与利用等，对叶籽银杏进行了全面、系统的研究。特别是对叶生雌性生殖器官个体发生和结构的研究成果，对于银杏的系统发育、起源、演化及亲缘关系的研究意义重大。表观遗传变异的研究成果，将有助于理解叶籽银杏叶生雌性生殖器官的发生过程中许多不能用经典遗传规律解释的可遗传变异，以便在林木改良中得到更有效的利用。

山东农业大学邢世岩教授20多年来一直致力于银杏研究，基础雄厚，2013年出版的《中国银杏种质资源》一书图文并茂，体系完整，是广大科研工作者和银杏爱好者的福音，获得业内外一致好评。《中国叶籽银杏》的出版，锦上添花，使我们对“国宝”的了解更为深刻。该书汇集了国内外叶籽银杏资料和作者最新的研究成果，条理明确、逻辑性强、图表丰富、内容翔实，是国内外叶籽银杏研究的权威论著，为银杏的发展积累了宝贵资料，更是让银杏这一珍贵树种为促进现代林木资源的发展做出更多贡献。

南京林业大学校长、教授、博导
中国林学会银杏分会主任委员
(中国银杏研究会会长)



前言

银杏 (*Ginkgo biloba* L.) 是现存的古化石植物中的一个, 最初, 在1911年出版的一本书名为 *Links with the Past in the Plant World* 中被提及, 随后1935年10月在 *Science Progress* 杂志上发表了题为 *Selections from the Study of Plant Migrations Reveals by Fossil* 《选择的研究揭露植物迁徙的化石》的文章。1936年的3月, 在《泰晤士报》上的几篇报道, 银杏作为联系现在和遥远的过去的纽带, 引起了人们对于银杏非凡的历史和它的独特地位的重视。1937年5月1日, Stockholm(斯德哥尔摩)的Florin博士和Reading的Harris教授在 *Nature* 上发表的一篇文章, 唤起了人们对于银杏科植物的地质历史研究的关注。

银杏是第四纪冰川之后保存下来的一孑遗物种。目前公认可靠的银杏类化石可以追溯至近2.8亿年以前的石炭纪, 银杏属在中生代一度极其繁盛, 可靠的银杏属化石最早可以追溯到1.8亿年前的早侏罗纪 (Tralau, 1967; 周志炎, 2003)。根据化石资料, 侏罗纪至白垩纪时期的银杏类植物至少有20余属150余种, 仅在我国发现的就有10多个属100多个种 (曹福亮, 2002)。经侏罗纪至早白垩纪的繁盛期后, 银杏属的种急剧减少, 至上新世以后仅存 *Ginkgo biloba* 一种 (周志炎, 2003; Zhou et al., 2004; 邓胜徽等, 2004)。孑遗的现代银杏虽为单科单属单种植物, 但在其漫长的演化历程中, 通过天然杂交和人工选择, 银杏的种子和叶片发生了明显的形态变异 (邢世岩, 1993)。1891年, 日本人Shirai发现了第一株具有叶生拟胚珠 (种子) 的银杏——叶籽银杏 (*Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak. in China)。翌年, 发现第一株叶生小孢子囊银杏。在日本叶籽银杏被称为天然纪念物 (natural monument), 足以体现叶籽银杏作为活化石植物研究的重要性。叶籽银杏的研究无疑将有助于揭示银杏各器官的形态学本质, 尤其是银杏雌性生殖器官的形

态学本质。叶籽银杏的个体发育研究有助于正确认识银杏的系统发育, 探究银杏的起源、演化和亲缘关系等。

《中国叶籽银杏》一书从种质资源角度入手, 对国内外叶籽银杏资源及分布, 叶籽银杏研究历史, 叶籽银杏生物学、细胞生物学、分子系统学及表观遗传学等角度对其形态、发育、核型、分子标记、DNA甲基化和miRNA表观遗传进行了系统研究, 主要内容包括: 叶籽银杏的发现及相关术语、国外叶籽银杏、叶籽银杏研究、叶籽银杏资源及分布、叶籽银杏生物学、叶籽银杏形态及解剖学、叶籽银杏细胞生物学、叶籽银杏系统发育及遗传多样性、叶籽银杏表观遗传学、叶籽银杏开发与利用。本书统计叶籽银杏分布在中国12个省 (自治区), 收集调查全国叶籽银杏古树36份, 叶籽银杏实生和嫁接子代8份, 叶生雄花银杏3份, 共计47份, 中国叶籽银杏均为单株分布, 尚未发现实生群体。研究表明, 叶籽银杏形态具多样性, 同株有正常和叶生两种种实, 叶籽银杏可以通过其正常种子繁育、嫁接稳定遗传。叶生“种子”属于果实性状形态突变, 为无性突变体, 叶生拟种子由于没有胚, 不能正常发芽。核型分析、分子标记、DNA甲基化和miRNA表观遗传研究证明, 叶籽银杏有返祖和原始性。尽管如此, 叶籽银杏仍有许多有待研究的问题, 诸如叶生拟胚珠的起源等等。

《中国叶籽银杏》系作者团队十余年研究结果的全面概括和总结, 凝聚了作者大量心血和精力, 必将对银杏研究的科技工作产生有益的影响。由于时间及条件限制, 本书仍有许多不足之处, 敬请各位专家和同仁提出宝贵意见。

2013年12月20日于泰安: 山东农业大学

目录

序一	/ 006
序二	/ 007
序三	/ 008
前言	/ 009

第一章	叶籽银杏的发现及相关术语	001
第一节	叶籽银杏的发现过程	002
第二节	叶籽银杏命名及分类地位	003
第三节	银杏及叶籽银杏胚珠及成熟种实相关术语	003
第二章	国外叶籽银杏	005
第三章	叶籽银杏研究	009
第一节	叶籽银杏的研究简史	010
第二节	叶籽银杏的叶特性	011
第三节	银杏胚珠发育过程的研究	013
第四节	叶籽银杏的正常胚珠变异	014
第五节	叶籽银杏叶生拟胚珠生物学特性	015
第六节	叶籽银杏表观遗传学的研究	024
第七节	银杏雌性生殖器官的形态学本质	027
第八节	叶籽银杏的亲缘关系比较	027
第九节	叶籽银杏的发生机理	028
第十节	研究最新进展	030
第四章	叶籽银杏资源及分布	037
第一节	叶籽银杏分布	038
第二节	叶籽银杏古树生物学	038
第三节	叶籽银杏资源综合描述	039

第五章	叶籽银杏生物学	049
第一节	叶籽银杏的物候期	050
第二节	叶生拟胚珠发生率	050
第三节	叶籽银杏的叶子特性	052
第四节	叶籽银杏胚珠及种实	057
第五节	叶籽银杏种实脱落特性	071
第六节	叶籽银杏子代无性系叶生拟胚珠表达——兼论其遗传稳定性	077
第七节	叶生雄花银杏的发现及生物学特性	080
第六章	叶籽银杏形态及解剖学	089
第一节	银杏与叶籽银杏胚珠发育过程	090
第二节	叶籽银杏叶子解剖特性	095
第三节	叶籽银杏叶生拟胚珠解剖学	098
第四节	银杏和叶籽银杏胚珠发育的PCD过程	105
第五节	叶籽银杏的种皮微形态变异	110
第七章	叶籽银杏细胞生物学	115
第一节	叶籽银杏的染色体核型分析	116
第二节	叶籽银杏胚乳淀粉粒扫描电镜观察及系统学意义	122
第三节	叶籽银杏组织化学研究	126
第八章	叶籽银杏系统发育及遗传多样性	135
第一节	叶籽银杏 $matK$ 序列分析及系统发育研究	136
第二节	叶籽银杏 ITS 序列分析及系统发育	145
第三节	叶籽银杏 $trnS-trnG$ 序列分析及系统发育	150
第四节	叶籽银杏叶生拟胚珠发育相关基因的克隆与序列分析	157
第五节	叶籽银杏AFLP多态性分析	167



第九章	叶籽银杏表观遗传学	175
第一节	叶籽银杏的甲基化研究	176
第二节	不同产地叶籽银杏DNA甲基化差异分析	197
第三节	叶籽银杏 microRNA的鉴定及差异表达研究	202
第十章	叶籽银杏开发与利用	217
第一节	叶籽银杏和叶生小孢子囊银杏杂交育种	218
第二节	盆景制作	218
参考文献 / 223		
后记 / 228		



第1章

叶籽银杏 的发现及相关术语

第一节 叶籽银杏的发现过程

1891年白井光太郎 (Shirai, M. 银杏の奇樹. Bot. Mag. Tokyo. 1891, 5:341-342) 在日本的山梨县身延镇的上泽寺发现日本第一株叶籽银杏。当年10月藤井健次郎前去调查, 但该树的户主不让查。1892年4月17日, 藤井健次郎 (Fujii) 进行了深入调查, 又在上泽寺附近的本国寺找到了另一株叶籽银杏的雌株, 在身延镇上八木泽的宫前神社Fuji河的另一岸发现了叶籽银杏的雄株, 藤井健次郎 (Fujii K. On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of Ginkgo. The Botanical Magazine, 1896, 10 (108):7-8, 10(109):13-15, 10(118):95-103, 104-110) 在1896年以论文的形式发表, 并被后人引用 (Soma, 2003)。1927~1929年东京帝国大学的Sakisaka M. (向坂道治) 又对叶籽银杏进行了翔实的形态报道。1927年日本植物分类学家Makino (牧野富太郎) 首次把叶籽银杏定为变种: *Ginkgo biloba* L. var. *epiphylla* Mak., 并被后人引用 (吉冈金市, 1967; 郭善基等, 1984; 彭日三, 1995)。1967吉冈金市在书中对叶籽银杏进行了系统总结 (吉冈金市. 果樹の接木交雑による新種・新品種育成の理論と實際: 第1卷. 东京: 新科学文献刊行会, 1967: 143-228)。1932年松田孫治 (Matsuda, M.) 报道了日本秋田县的叶籽银杏 (松田孫治. 秋田縣ニ在ル御葉つきいちよう. 植物研究雜誌, 1932, 8(3):149-450, Matsuda, M. *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* in the Akita Prefecture. Journ. Jap. Bot. 8(3):149-150.)。1941年Yatoh, K. 报道了在日本伊势国 (Ise)、志摩国 (Shima)、大和国 (Yamato) 先后发现叶籽银杏 (Yatoh, K. *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* found in Ise, Shima and Yamato province. Bot. Zool. (Takyo), 1941, 1:603-605)。1996~2003年, Soma (相马早苗) (文教大学教育学部) 从1996年9月3日到了本国寺, 并在地上捡到了叶籽银杏, 并对其进行再研究, 先后在1997~2003年发表7篇关于叶生胚珠银杏和叶生小孢子囊银杏的论文。

董春耀在给作者的信中写道 (2013): 我是1960年春天分配到沂源县国营织女洞林场的, 任技术员, 织女洞林场有古银杏树两棵, 1962年10月在织女洞林区工作时, 到银杏树下拾银杏果, 先拾大型果, 再拾小型果, 发现小型果有些着生在叶片上, 我觉得奇怪, 又找了不少着生在叶片上的银杏果, 有桃形、茄形、卵形等。叶籽果去掉肉质皮, 核皮不太硬, 一旁较硬, 另一旁极软。内部有胚乳无胚芽, 以后集中称重800~1000粒/kg。向老同学侯九寰说了此事, 他亲自来看过一次, 并写了短文 (未发表)。1980年我向县科委主任段允平汇报了叶籽银杏, 他很重视, 并拨了2000元, 保护好

这棵叶籽银杏树。1982年10月, 我带着叶籽银杏果标本, 到山东农业大学林学系, 找龙庄如老师, 他又介绍我找郭善基教授。我把带去的叶籽果标本交给了郭教授。交代我继续观察, 第二年郭教授和县林业局周传田局长去调查。第三年郭教授又去调查, 并且发表了论文。这才引起学术界的重视。据郭善基等 (1984) 记载: 1983年10月6日, 银杏球果成熟期, 我们对这一情况进行了第一次调查, 1984年4月28日, 银杏花期, 我们约请山东省果树研究所王凤才同志进行了第二次调查 (郭善基, 李健. 叶籽银杏. 中国果树. 1984, 4:29-30, 36; 郭善基, 李健. 沂源县织女洞的叶籽银杏. 山东林业科技. 1984, 2:24-25)。1985年, 郭善基等写了“沂源叶籽银杏”。主要内容: 引言、生长地点概况、叶籽银杏的生长状况、独特的球花、奇异的球果、不寻常的种核、关于叶籽银杏的评价等, 共计14页 (郭善基, 王守廷, 李健, 董春耀, 沂源叶籽银杏. 沂源县科学技术协会, 沂源县林业局, 内部资料, 1985) (图1-1)。1986年10月10日, 董春耀写了《叶籽银杏》介绍了沂源先后发现4株叶籽银杏, 并对织女洞叶籽银杏的物候期及生长指标进行了描述。此后, 在我国的广西、福建、山西、陕西、湖北、四川、湖南、广东和甘肃等地相继发现叶籽银杏 (邓荫伟, 1989; 彭日三, 1995; 吴圣地, 1999; 周良才等, 1996; 邢世岩, 2004)。我国目前已报道47株叶籽银杏, 树龄为36~1000余年不等 (邢世岩, 1993;

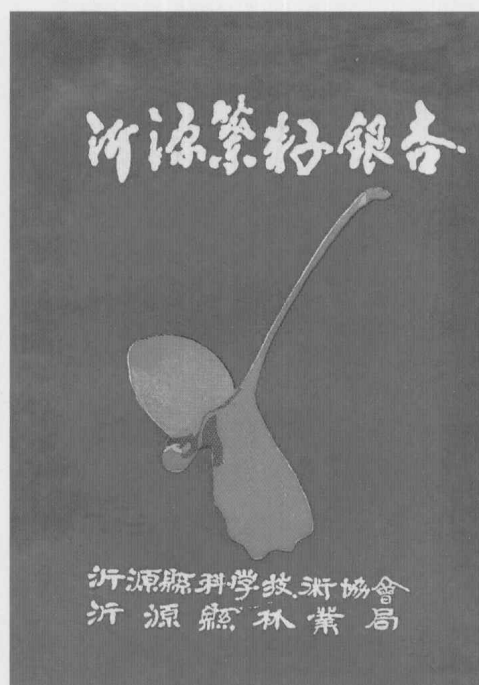


图1-1 沂源叶籽银杏

(郭善基, 王守廷, 李健, 董春耀. 沂源县科学技术协会, 沂源县林业局, 1985, 内部资料)

1997; 2004)。在日本叶籽银杏被称为天然纪念物 (natural monument), 足以体现叶籽银杏作为活化石植物研究的重要性。叶籽银杏的研究无疑将有助于揭示银杏各器官的形态学本质, 尤其是银杏雌性生殖器官的形态学本质。叶籽银杏的个体发育研究有助于正确认识银杏的系统发育, 探究银杏的起源、演化和亲缘关系等。然而, 直到20世纪60年代

初在欧洲和美洲均没有发现叶籽银杏的报道 (Li, 1961)。1961年, 美国从日本引种叶籽银杏, 栽植在宾夕法尼亚州的Longwood公园 (邢世岩, 2004)。1998年山东省林科院从法国蒙特利埃 (Montpellier) Pépinières Adeline苗圃引进了原产日本的叶籽银杏 (Ohatsuki)。

第二节 叶籽银杏命名及分类地位

1927年, 日本人Makino最先把叶籽银杏定为一个变种: *Ginkgo biloba* L. var. *epiphylla* Mak.。胡先骕(1954)将银杏分为7个变种: ① ‘塔状银杏’ (*Ginkgo biloba* var. *fastigiata* Mast. (Henry)); ② ‘垂枝银杏’ (*Ginkgo biloba* var. *pendula* Carr.); ③ ‘裂叶银杏’ (*Ginkgo biloba* var. *laciniata* Carr.); ④ ‘斑叶银杏’ (*Ginkgo biloba* var. *variegata* Carr.); ⑤ ‘黄叶银杏’ (*Ginkgo biloba* var. *aurea* Beiss.); ⑥ ‘鸭脚银杏’ (*Ginkgo biloba* var. *stenonuxa* Hu.); ⑦ ‘叶籽银杏’ (*Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak. in China)。这7个变种仅有后两种是从种子上加以分类。1983年,

Santamour将叶籽银杏列为一个品种。然而, 叶籽银杏具有较大的变异性, 将叶籽银杏列为一个品种也引起了诸多的质疑。郭善基 (1993) 曾将叶籽银杏归为长子类。彭日三 (1995) 据叶籽银杏的特殊形态将其命名为 *Ginkgo biloba* L. ‘Yeziyinxing’。吉冈金市 (1967) 认为叶籽银杏应当属于环境型 (f.), 所以将其命名为 *Ginkgo biloba* f. *epiphylla*。由于叶生小孢子囊银杏和叶籽银杏在表现形式和本质上的一致性, 仅仅是一个为雄株, 一个为雌株。因此, 二者应该采用相同的命名, 并具有同等的分类学地位。关于叶籽银杏的分类现今仍存在争议。

第三节 银杏及叶籽银杏胚珠及成熟种实相关术语

银杏雌雄异株, 大、小孢子叶球均为腋生。叶籽银杏也有称叶胚珠 (phyllosporous或phyllospory 或 the ovules on the leaf blade)、叶生种子 (seed-bearing leaves)、叶生果实 (fruit-bearing leaves)、拟胚珠 (ovule-like organ)、叶生种实银杏 (ginkgo tree bearing leaves) (李士美, 邢世岩2007b)。邢世岩等 (2007) 把叶生胚珠称叶生雌性生殖器官 (epiphyllous female reproductive organ, EFRO)。本书统一称为“叶生拟胚珠”及“叶生拟种子”。在日本叶籽银杏称为“Ohatsuki ichon”、“Ohatsuki phenomena”, “Ohatsuki”这一名称被美国育种学家Santamour等 (1983) 引用, 并作为一个重要的观赏品种 (cv.) 在世界各地栽培。本书将含有肉质外种皮的种子称“种实”或“果实”; 去掉外种皮的种子称“种核”; 去掉中种皮的种子称“种仁” (邢世岩等, 1993)。Foster和Gifford (1974) 认为, 胚珠是银杏的雌性生殖器官。Zozeran (1949) 认为, 从短枝上胚珠着生位置来看, 银杏雌花是真正的一种原始球果, 一个成熟的胚珠由珠心、珠被、珠领——王伏雄等 (1983) 称珠托、合点端、珠孔端组成。银杏大孢子囊产生胚珠, 胚珠的珠心经大孢子母细胞→四分体→大孢子→雌配子体。(邢世岩, 1996, 胚胎; Friedman, 1987; 堀辉三, 1996)。雌配子体, 除产生生殖

器官——颈卵器外, 其余大部分雌配子体细胞发育成营养组织——胚乳, 严格意义上讲胚乳仅是雌配子体的一部分 (邢世岩, 1996), 颈卵器内产生中央细胞→卵细胞, 卵细胞与精子结合形成胚。银杏胚乳是由大孢子经减数分裂直接发育而成, 属于单倍体, 而被子植物胚乳为三倍体。银杏内、中、外三层珠被最终发育成膜质的内种皮, 骨质中种皮和肉质外种皮。珠领 (珠托) 发育成种托 (或称蒂盘)、珠柄发育而成种柄 (果柄) (邢世岩, 1993; 邢世岩等, 1996; Friedman, 1987) (图1-2)。

关于叶生拟种子的顶端及珠领。正常种子中种皮和内种皮沿种子纵轴线的赤道面上可见到明显的上下分界线, 种体被分成上、下两部分, 其形态有别 (邢世岩, 1996), 但叶生拟种子, 赤道面横隐线明显上移, 甚至不发育, 种仁几乎被下部的质地脆且不透明、灰白色的内种皮覆盖, 这就暗示人们, 叶生拟种子珠孔端发育不良或退化, 是否与珠心组织发育异常有关, 但仍需继续研究。作者发现, 许多叶生拟种子在种核的上部总有空腔发育, 而合点端的种仁十分饱满, 这从另一方面证明, 叶生胚珠珠孔端珠心组织发育异常或退化也许是造成种子无胚的直接原因。

珠被的基部有一边缘突起, 即珠领 (collar), 成熟

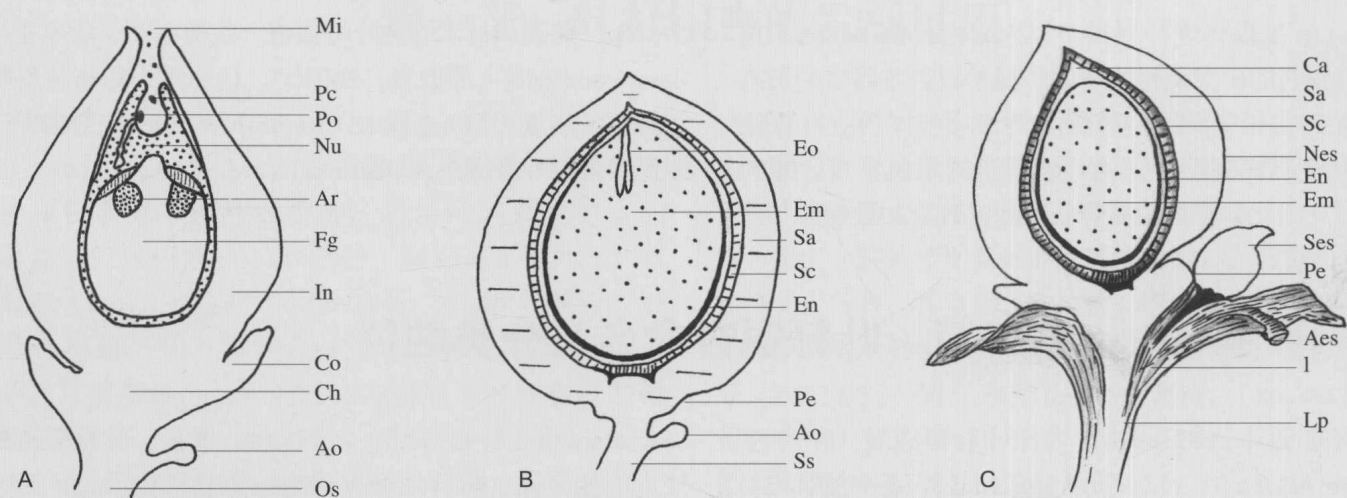


图1-2 银杏胚珠(A)、正常种子(B)和叶生拟种子(C)

注 Mi: 珠孔, Pc: 贮粉室, Po: 花粉及花粉管, Nu: 珠心, Ar: 颈卵器, Fg: 雌配子体, In: 珠被, Co: 珠领, Ch: 合点端, Ao: 败育胚珠, Os: 珠柄, Eo: 胚, Em: 胚乳, Sa: 外种皮, Sc: 中种皮, En: 内种皮, Pe: 果蒂, Ss: 种柄(果柄), Ca: 空腔, Nes: 正常叶生胚珠, Ses: 小叶生胚珠, Aes: 败育叶生胚珠, l: 叶子, Lp: 叶柄

后称蒂盘。珠领已被解释为残存的孢子叶, 但Pankow等(1967)认为珠领并无维管束。Foster等(1974)认为珠领有“叶”的本质是非常可疑的, 但Van Tieghem(1869)认为珠领是残存的假种皮。Douglas等(2007)认为, 珠领是银杏特有的构造, 在珠被和珠心分化后, 靠近胚珠的下皮层细胞进行平周分裂形成的珠领。正常种子的种托是连续的,

而叶生拟种子的种托是间断的突起状, 围着在种子的基部, 这也许与叶片组织的嵌入有关。珠领的形态解剖进行研究, 对于理解银杏的形态学本质有重要意义。Oda等(1998)认为, 银杏种核的壳体以背缝线和腹缝线组成的截面为对称面(法兰面), 种缝线在核体的中上部渐趋明显。这与我们的结论是一致的(邢世岩, 1993)。



第2章

国外叶籽银杏
