

論高等植物双精和 多精入卵問題

B.A.包特杜布納婭-阿尔諾基

科 学 出 版 社

論高等植物双精和多精入卵問題

(奧巴林院士推荐)

B. A. 包特杜布納婭-阿尔諾基 著
姚 景 俠 譯

科 学 出 版 社

1956年8月

內 容 提 要

本書刊載在“蘇聯科學院院報”(生物學部分)1951年第1期上的一篇
文章，書中分析了高等植物不同部門關於受精作用的細胞胚胎學資料，提
出雙精和多精入卵對植物的各種作用，是一本研究植物受精問題的良好參
考書，原文發表時，曾由奧巴林院士推薦。

論高等植物雙精和多精入卵問題

К ВОПРОСУ О ДИ И ПОЛИСПЕРМИИ У
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

原著者 (蘇) 包特杜布納婭-阿爾諾塞
(В. А. Подпубная Арнольди)

翻譯者 姚 景 俠
出版者 科 學 出 版 社

北京朝陽門大街117號
北京市書刊出版業營業登記證 京出字第061號

原 文 蘇 聯 科 學 院 出 版 社
出版者

印刷者 北 京 新 華 印 刷 廠

總經售 新 華 書 店

1956年8月第一版

1956年8月第一次印刷

(京)0001-6-325

書號：0501 印張：1又

開本：787 × 1092 毫

字數：26,000

定價：(10) 0.20 元

近來很多研究者(薩拉莫夫, Саламов, 1947; 阿瓦克揚和亞斯特立布, Авакян и Ястреб, 1948; 庫恰良, Кочарян, 1948; 杜尔宾和包格达諾娃, Турбин и Богданова, 1948, 1949; 飛根松, Фейгисон, 1948; 切尔-阿瓦涅祥, Тер-Аване-сян, 1949 等)指出, 当用若干个品种的混合花粉來授粉时, 在玉米、小麥、番茄、甘藍、棉花和其他植物的雜种后代中, 具有双父本和多父本的类型特征的發育可能性。这些資料促使我們以新的观点來理解受精过程。因此, 進一步开展不同植物在不同受粉的情况下, 尤其是在混合花粉和充分受粉的情况下对受精过程更廣泛的研究具有重大的積極意义。除必須在受精作用上進行新的細胞胚胎学的研究, 以便闡述一般高等植物, 尤其是被子植物双精和多精入卵的分佈与作用外, 我們觉得还应该从高等植物各个部門双精和多精入卵現象存在可能性的观点出發, 來重審过去的關於受精作用文献, 並总结我們現在对这个問題的了解, 这對於我們不是沒有益处的。从此观点出發, 進行对蕨类、蕨类、裸子植物和被子植物關於受精作用細胞胚胎学文献的研究, 能够發現很多有趣的、但是个别的、分散的、沒有經過充分研究的双精和多精入卵的情况。我認为把这些情况統一地收集和在这篇文章中簡單地加以說明, 是有必要的, 同时也

是为了鼓励对高等植物中至今还很少了解的现象，作进一步的研究。

在着手叙述关于高等植物不同部门的代表所存在的双精和多精入卵的现有的资料以前，先应该略谈一谈这个术语。双精和多精入卵这个术语，不同的研究者有着不同的理解。一些人把这个术语理解为两个或更多数量的雄性配子进入到卵细胞中，不管卵细胞是否同一个以上的精核相融合。另外一些人则理解为卵细胞的核同两个或若干个雄性核的融合。第三种人则认为双精和多精入卵存在两种情况，其中一种情况是两个或若干个雄性配子虽然进入到卵细胞中，但它们的核不同卵细胞核融合；而另外一种情况，当两个或若干个雄性配子进入到卵细胞时，它们的核同卵细胞核融合。除此之外，在被子植物中两个或若干个精子进入到胚囊的中央细胞中，不管卵细胞的核是否同一个以上的精核相融合，都应视为双精和多精入卵的现象。

从孟德尔-摩尔根观点出发，仅仅在两个或若干个精核同卵细胞核相融合的情况下，才能算是双精和多精入卵的现象。因为孟德尔-摩尔根分子把受精过程视为雄性配子和雌性配子核的纯粹地机械结合。但是，受精过程不能归结为配偶子的一种结合。这个过程是非常复杂而多样的，在米丘林受精作用的原理中清楚地显示了这一点。米丘林写道：“必须了解：奠定未来植物类型的胚是有性过程的产物，但是与有性过程并列的还明显地进行着另外一种过程，另外一种雄性有机体与雌性有机体的微粒(gemmulae)的结合。这种结合直接反映在母本有机体上。”

从把受精过程看作建立在新陈代谢基础上的生理过程的米丘林-李森科的学说观点出发，不仅把那些两个或若干

个雄性配子核与某一个卵細胞核發生融合的情况算作双精和多精入卵的現象,而且把那些情况:两个或若干个雄性配子進入卵細胞,但它的核並沒有与卵細胞的核相融合,而被同化在卵細胞的細胞質中的情况,也算作双精和多精入卵現象。因为,如同 С. Г. 达維道夫(Давыдов)和 М. П. 李比堯夫(Либизов)(1946)所指出的一样,“如果假設,在核物質的融合中,只有一个精子直接参与,那么,毫無疑义,多精子進入到卵細胞中,無論對於受精过程 或者對於胚的以后的發育,不可能不發生絲毫的影响。”

两个或更多的雄性配子進入到某一个卵細胞中,虽然它們核沒有融合,很明顯,这不僅不会对植株帶來惡果,因为这时接合子正常的分裂,胚正常的發育,而且还促使卵細胞具有更大的活躍性。多精入卵的这种类型,如我們在下面將要看到的一样,是不止一次的發現过,而且其分佈要比現在我們所了解的更廣泛。因此,必須尽可能廣泛和深入地進行進一步的研究。

特別顯明,進入到卵細胞的雄性細胞不能不对具有卵細胞的頸卵器和胚囊的物理化学状态 發生影响,並且它們的数目愈多,这种影响就愈顯著,也不管当时它們的核是否同卵細胞的核融合,或者它們只被卵細胞的原生質所同化。改变頸卵器、胚囊和卵細胞的物理化学状态不能不顯示出对正在形成的胚的以后發育和其遺傳本性的影响。在一些農業家畜受精作用所產生的物理化学过程的研究,这些研究主要是苏維埃的学者[В. К. 米洛瓦諾夫(Милованов), И. И. 索科罗夫斯卡婭(Соколовская), М. Я. 索罗娃(Солова), Х. Ф. 庫施涅尔(Кушнер), С. Г. 达維道夫, М. П. 李比堯夫]所進行的。已經証明:進入卵細胞的精子数量的多少对这

个过程的經過和結果 不是完全沒有区别的,一些研究者确定,在若干精子進入到卵細胞的情況下,或多或少地加强了膠体的分散性,改变了它的滯性,或多或少地提高了卵細胞对一系列化学物質的滲透性,增加在其中所發生的氧化-还原过程的速度以及其他等等。如 M. Я. 索罗娃(1945)在用正常的和失去生殖力的雄性动物(самец)受精的母兔的生殖道的組織切片的比較研究中發現了。若干个精子進入到某一个卵細胞中,並得到这样的結果:被它們所帶入的生物化学物質的增加,影响到受精过程的活躍性。增加了其經過的速度,而同时也影响到胚的發育过程。

現在讓我們轉來叙述下列問題:現在植物胚胎学拥有那些双精和多精入卵的資料。

蘚类受精过程, A. 寿瓦尔切爾(Schowalter, 1926—1928)在屬於蘚綱的 *Pellia Fabbroniana*, *Riccardia pinguis* 和 *Fossombronia anguifosa* 中詳細地記載过。並且在所有这些种中除了單精入卵現象外,都曾發現了双精和多精入卵的情况。被寿瓦尔切爾所研究过的所有种的精子,和其他蘚类一样,具有兩根長的鞭毛和被一層濃厚的原生質所包圍的伸長的核。当進入卵細胞时,精子的原形質和鞭毛,很明顯地被遺拋在卵細胞的原形質中,在那里被同化,而它的核強烈地縮短、变圓、並且逐漸地同卵細胞的核相融合。寿瓦尔切爾在 *Riccardia pinguis* (1926, 1928) 中發現進到頸卵器頸部的精子数量由若干个直到很多个(圖 1. a, 6)。並且大多数的精子在这里能够到达卵細胞,但是通常只有一个,或者有时兩個精子進入到卵細胞中。寿瓦尔切爾在 *Riccardia pinguis* 中虽然也看到了兩個精核同一个卵核相融合(1926, 1928),但是这是少有的情况(圖 1. 8, 2, 9)。根据他的观察,一般只有

一个精核同卵核相融合。按照他的意見，第一个进入到卵細胞的精子在卵細胞中產生物理-化学变化，这些变化阻止了其他的精核进入到卵細胞中，並阻止了一个以上的精子同卵細胞核相融合。当發現在 *R. pinguis* 中有兩個精子进入到卵細胞时，这一对精子或者是同时到达卵細胞，或者是

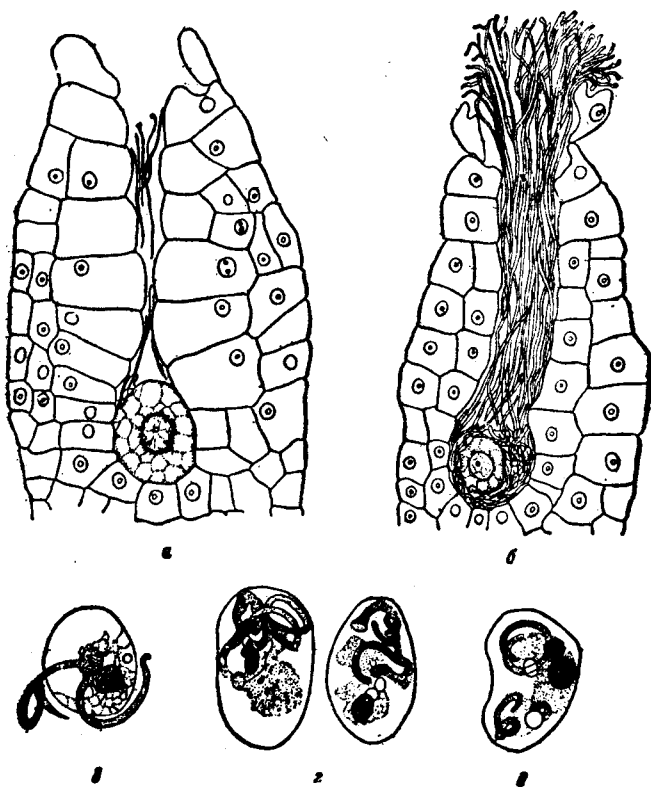


圖1 *Riccardia pinguis* 的受精作用，仿寿瓦尔切爾(1926—1928)。

a, b—類卵器和进入到其中的精子；

c, d, e—双精入卵的情况——卵核同精核融合的不同階段。

在第一个到达卵細胞之后,第二个很快地就進入。在 *Pellis Fabbroniana* 中,寿瓦尔切尔(1927)曾發現到若干个精子進入頸卵器的头部(шейка архегония)而同样地都接近卵細胞,並且同时有一个、两个或更多的精子進入到卵細胞中(圖2. a—d)。同时他指出,多精入卵的类似形式在这些种中常常發現。

但是只有在稀少的情况下,寿瓦尔切尔在 *P. Fabbroniana* 中看到下列的情况(圖2. e—d),他常把这种情况解釋为两个精子同卵細胞融合的結果。有时寿瓦尔切尔(1927)發現在 *P. Fabbroniana* 中两个精子進入到卵細胞时,其中的一个發生普通的变化,並且它的核同卵細胞核融合。而另外一个以强烈伸長的状态仍留在卵細胞外圍原形質中,然后逐漸地被同化在其中。寿瓦尔切尔推測类似形式的双精子接合子是完全具有生活力的,是正常發育的,由於这样的結果正常的胚也就產生了。根据 X. 里开特(Rickett, 1923)的資料,在 *Sphaerocarpus* 中多精入卵的情况是相当常見的,但是所形成的接合子是無生活力的,是退化的。

在 *Fossombronia angulosa* 同 *F. angulosa* 雜交时甚至同 *Riccardia pinguis* 和 *Sphaerocarpus Donnellii* 雜交时,寿瓦尔切尔(1927)常常發現双精子或更多的精子進入到卵細胞中,但是一个以上的精核同卵核相融合的情况他沒有發現,“附加的”精子(добавочные сперматозоиды)逐漸被同化在接合子的細胞質中,並且它們逐漸的退色,变成难以区別的,但是在胚形成的双細胞階段能够区别開它們(圖3 e)。

在 *F. angulosa* 中多精子的接合子正常分裂,並且是具有生活力的,在 *F. angulosa* 中除正常的頸卵器外,还發現有異常的頸卵器,在这种頸卵器中具有两个或者甚至四个

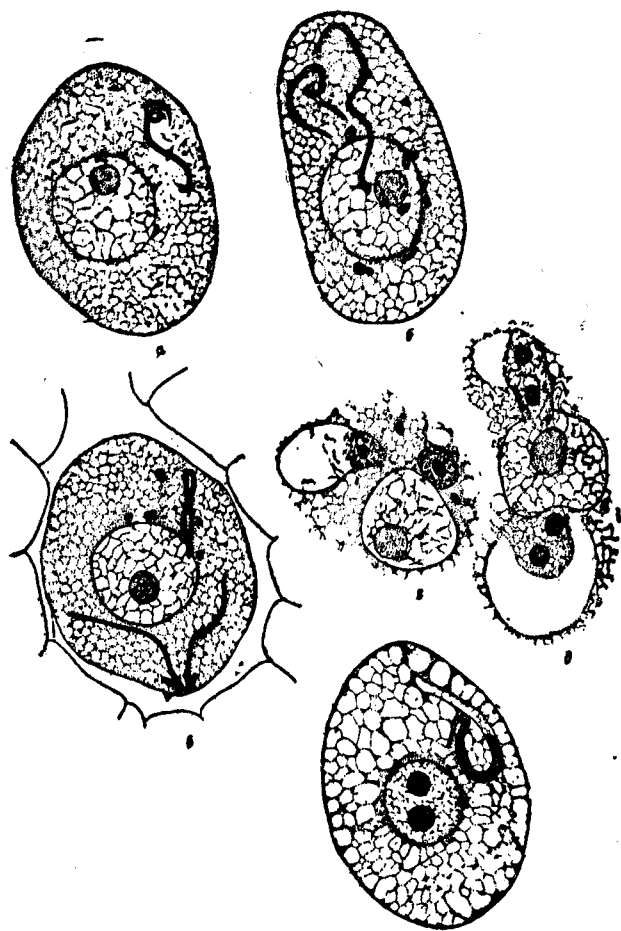


圖2 *Pella fabbroniana* 的受精作用, 仿寿瓦尔切爾(1927)。

a—帶有一個雄核的卵細胞; b—帶有兩個雄核的卵細胞;
c—帶有三個雄核的卵細胞; d—兩個雄核接近卵細胞;
e—兩個雄核與卵細胞相接觸; f—接合子, 在接合子中央
存在有同精核(兩個核仁的存在時說明這點), 融合的卵細胞核, 而附加的精子核在周圍。

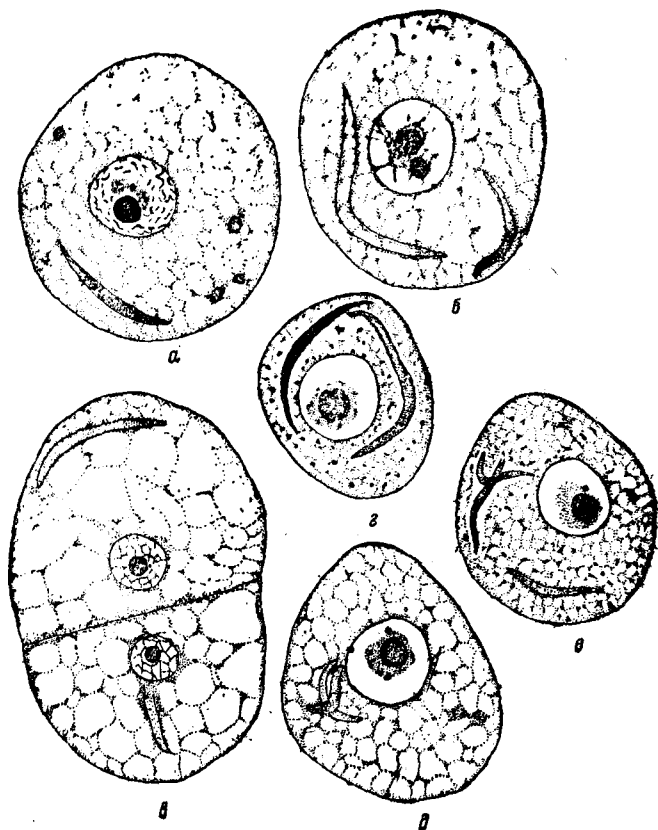
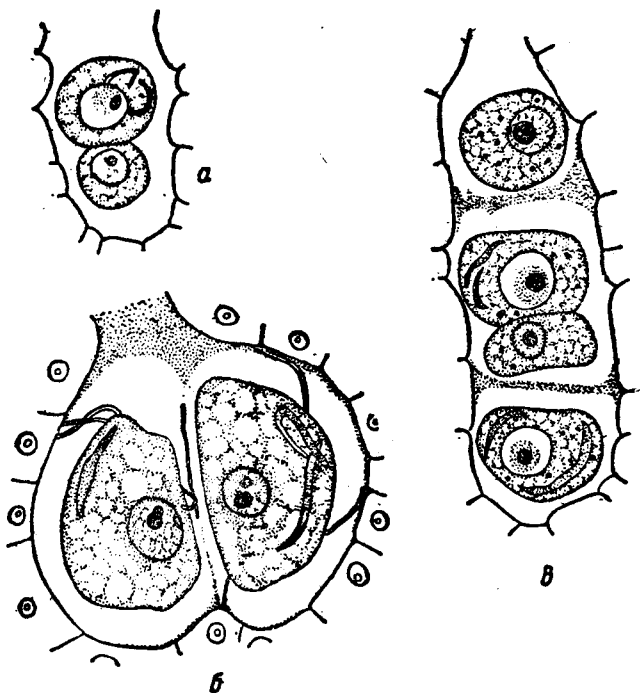


圖3 *Fossombronia angulosa* 的受精作用, 仿寿瓦尔切爾(1927)。

a—卵核和精核融合后的接合子(在核中央还可以看到后者的染色質)和“附加的”精核; b—卵核同精核融合后的接合子(双核仁的存在就証明了此点)和两个“附加的”精核; c—帶有附加精核的双細胞胚; d—*F. angulosa* 卵細胞帶有兩個 *Riccardia pinguis* 的雄核; e—帶有兩個 *Sphaerocarpos Domellii* 雄核的 *F. angulosa* 的卵細胞; f—帶有三个 *Sphaerocarpos Domellii* 雄核的 *F. angulosa* 卵細胞。

卵細胞，而不是一個卵細胞（圖 4 . a—e），在這種異常的鰓卵器的卵細胞中同樣發現有兩個甚至三個精子進入。根據壽瓦爾切爾的說法（1927），在 *F. angulosa* 多精入卵與其說是例外，不如說是常規。

壽瓦爾切爾（1926—1928）總結了蘇網植物中雙精和多



在 *Fossombronia angulosa* 受精時壽瓦爾切爾所觀察到的偏差情況。

a—卵細胞和腹腔管狀細胞（брюшная канальцевая клетка），兩個精子進入到其中的第二個細胞中；b—帶有兩個接合子的鰓卵器（在核中雙核仁的存在就說明了這一點），其中一個是有一個雄性核，而另外一個則具有兩個附加的核；e—具有四個卵細胞的鰓卵器，其中兩個（下邊的和中間的）有兩個雄性核。

精入卵的資料，他發現存在有兩種不同的情況。

1. 在 *Riccardia pinguis* 中，很大數量的精子進入到頸卵器中，並能到達卵細胞。但是僅在極稀少的情況下能夠發現其中兩個精子能夠同時進入到某一個卵細胞中，並且兩個精核同卵細胞的核融合。因此，除單精入卵外，在這裏只發現了雙精入卵，而且是在極稀有的情況下。

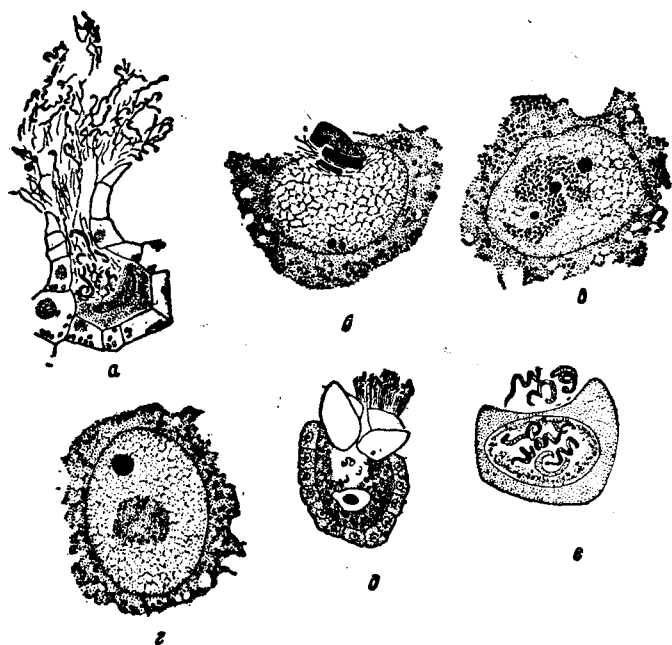


圖 5 *Nephrodium molle* (a-f) (C. 亞馬努施, 1908), *Salvinia natans* (d) (B. M. 阿爾諾基, 1909) 和 *Onoclea struthiopteris* (e) (Y. 烏德堡, 1907) 的受精作用。

a—很多精子進入到頸卵器中；b—若干精子進入到卵細胞中；c—多精子的接合子，它們的核同六個精子融合（在圖中七個雄性核中三組呈斷片狀，這是因為被切片機的手刀切斷的關係），但是在接合子的附近還有三個精核。

2. 在 *Pellia Fabbroniana* 中虽然不像在 *R. pinguis* 中那样,多精子能够进入到頸卵器中。但是在这里它們(精子——譯者)也能进入到卵細胞中,而且能够两个或更多的精子進入某一个卵細胞中。所以不論双精入卵或多精入卵在这里都具有,並且这些現象是常常出現的。但是一个以上的精子同卵核相融合則为例外的事情。

3. 在 *Fossombronia angulosa* 中两个或更多数量的精子進入某一个卵細胞中是一种平常的現象,但是一个以上的精子同卵核相融合則完全沒有發現。同一类型的双精和多精入卵現象里开特 (Рикетт, 1923) 在 *Sphaerocarpos* 中也曾發現过。

在等孢和不等孢蕨类 (равноспоровые и разноспоровые папоротникообразные) 中,如同在苔蘚类植物中一样。很多精子能進到頸卵器的頸部,並能到达它的卵細胞,例如在等孢蕨类的 *Nephrodium molle* 中就曾發現过 (圖 5. a)。但是 *Nephrodium molle* 中 C. 亞馬努施 (Yamanouchi, 1908) 發現通常只有一个精子沉沒在卵細胞的原形質中,它的核逐漸的同卵核相融合。同时逐漸地消失了自己的結構,变成与卵核沒有区别的东西 (圖 5. 6—e)。在 *Nephrodium molle* 中如同其他的蕨类一样,精子具有被濃厚原形質層所包圍的很長的核和很多数量的長鞭毛。如以 *Adiantum* 和 *Aspidium* 为例來說明,精子的原形質成分不進入到卵核中,而停留在它的原形質中,在那里被同化。

正当在 *N. molle* 中若干个精子一直進入到一个卵細胞中沒有被發現的时候,而在其他的蕨类,也就是在等孢蕨类的 *Onoclea struthiopteris* 和不等孢蕨类的 *Salvinia natans* 中这些現象發現到了。根据 B. M. 阿尔諾基 (Арнольди, 1909) 的

資料,在 *S. natans* 中發現多到五個精子進入到一個卵細胞中(圖5.δ)。在受精時期研究 *O. struthiopteris* 的原始體(зарок)時,У. 烏德寶爾(Woodburn, 1907)發現兩種多精入卵的情況,其中之一被他記載在題目為“蕨類植物多精入卵的值得注意的情況”一論文中,在這裡我們翻印了他的著作的一個圖(圖5.ε),它表示 *O. struthiopteris* 已受精過的頸卵器的卵細胞,在這個卵細胞的核內烏德寶爾(1907)發現有七個精核,其中四個還是完整的具有長的絲狀體,其餘的三個被切片機的小刀子割斷了,因此在圖上只能看到它的斷片。就卵細胞的外貌來說,無論在原形質中,無論是在核中,烏德寶爾當時並未發現有任何不正常的現象,僅只是卵細胞核的染色質網(сеточка)破壞並且不正常地堆積起來,雖然如此,但是在這樣多精核進入到卵細胞時是可能發生的情況。除七個精子進入到 *O. struthiopteris* 卵細胞外,烏德寶爾還發現在距卵細胞不遠的地方存在有三個精子,但是沒有進入到卵細胞中去。可惜烏德寶爾很有意義的資料完全沒有能說明卵細胞核同很多精子融合的情況,雖然這些已被其他的研究這種多精入卵現象的研究者在一些高等植物中說明了。奇怪的是烏德寶爾在發現這樣奇怪的多精入卵的情況之後,無論在 *O. struthiopteris* 中或在其他的蕨類中對這些現象並未進一步的研究,這些資料也沒有被注意。

現在轉到裸子植物方面來,應該指出,兩個甚至若干個雄性配子進入到一個卵細胞中,無論在較原始的裸子植物(примитивные голосеменные)(蘇鐵科和銀杏目)或較高級的裸子植物(松柏科和買麻藤科)都曾發現過。在蘇鐵科中常常發現在一個珠心中存在有若干個甚至很多個花粉管。在 *Cycas revoluta*, *Stangeria paradoxa*, *Ceratozamia*

mexicana, *Dioon edule*, *Bowenia serrulata* 以及其他的植物中, C. 伊开諾 (Ikeno, 1898), K. 米阿开 (Miyake, 1906), Ч. 契姆别尔林 (Chamberlain, 1910, 1912, 1916), A. 拉烏松 (Lowson, 1926) 和其他的研究者發現若干個, 有時甚至很多數量的花粉曾在一個珠心中, 而且兩個或若干個精子進入到某一個卵細胞中 (圖 6, a—e)

在 *Cycas revoluta* 中常有一個到 20 個, 在個別情況下達到 25 個花粉管在一個胚珠中, 而通常是有 5—10 個。在 *Bowenia serrulata* 發現有七個甚至十個花粉管在一個珠心中, 在 *Zamia* 中通常有 4—8 個, 而有的甚至到達 14 個花粉管在一個珠心中。在若干個, 尤其是在很多數量花粉管進入到一個珠心中時, 花粉管像光綫般地分佈着, 因此保證了它的最好的營養條件。

現在我們可以設想, 在蘇鐵科的每個花粉管中, 通常形成兩個, 有時形成若干個 (譬如四個), 或者甚至很多 (20 個) 數量的精子, 如同在 *Mycrocycas calocoma* 中一樣。那麼在一個花粉室中存在這樣多數量的精子, 對我們就是很清楚的, 在那里這些精子由於有纖毛器官而自由地浮游, 能個別地或者成集團地游到某一個頸卵器中。在蘇鐵科中同一個珠心中精子的數量變動可由 2 到 7, 通常為 2—4。

蘇鐵科的精子是單細胞, 在細胞中央有被濃厚的細胞質包圍的圓形的核, 精子的上部成螺旋狀地分佈着若干圈, 不很大的但數量很多的纖毛。在蘇鐵科花粉管的里面, 精子的特點就是具有同樣的大小。根據伊开諾 (1898) 的觀察, 在 *Cycas revoluta* 中雖然有若干個精子游到同一個卵細胞的跟前, 但通常僅只有一個進入到其內部, 其餘的仍留在它的表面, 在那里破壞了。但是在稀有的情況下, 在 *C. rev-*

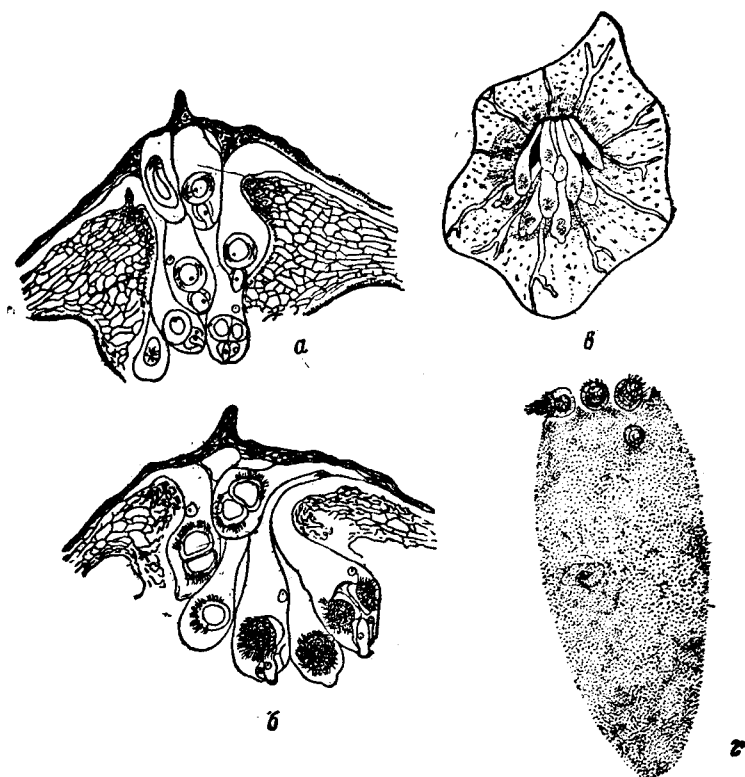


圖 6 *Stangeria paradoxa* (a, b) 仿契姆別爾林 (1916) 和 *Botania serrulata* (c) 仿 A. 拉烏松 (1926) 的受精作用。

a, b, c—帶有花粉管的珠心；v—若干個精子進入到一個卵細胞中，其中一個精子的核同卵核相融合。受精的卵細胞處在第一次分裂的中期。

Isota 中發現兩個精子進入到一個卵細胞中，但是它進一步的命運就沒有成功的觀察到。在 *Stangeria paradoxa* 中通常有一個以上的精子進入到頸卵器中。在一種情況下契姆別爾林發現到七個精子進入到頸卵器的頸部，在另外一種情況下是四個，在若干種情況下是三個，在更多情況下是兩