

目 录

译者的话	iii
中译本序	iv
前言	v
缩写字	vi
第一章 试验的植物胚胎发生：问题与展望	1

第一部分 从卵到胚

第二章 卵、合子和胚的结构与组织	4
第三章 胚胎发生的生物化学	31
第四章 胚生长的相关性	54
第五章 胚胎发生的营养问题——形态学研究	66
第六章 胚胎发生的营养问题——生理学研究	82
第七章 胚培养	99
第八章 子房、胚珠和种子培养中的胚胎发生	125
第九章 培养胚的营养与代谢	136
第十章 胚器官发生的激素与细胞制的控制	157
第十一章 胚胎发生的胞外控制	172
第十二章 胚胎发生中的生物化学变化	192
第十三章 胚胎培养的应用问题	196

第二部分 不定胚的发生

第十四章 不定胚的发生：二倍体胚状体的诱导	212
第十五章 不定胚的发生：单倍体胚状体的诱导	235

第三部分 从种子到实生苗

第十六章 种子休眠：胚的发育障碍	252
第十七章 种子萌发：胚生长过程的发端	264
附录	281
参考文献	287
拉汉植物名称索引	376
人名索引	385

第一章 试验的植物胚胎发生:问题与展望

种子萌发预示植物活跃生命活动的来临。当土壤中具备适当的水分和无机盐,正常的大气组成,适宜的温度和太阳能时,种子将形成实生苗,由实生苗再发展到成熟,为了繁殖后代最终要开花、结籽,所有这些都可以预言的进程。如果我们按照时间顺序追溯成熟植物的历史,我们可以看到:从种子中发生的主宰单位是胚。因此,胚代表新孢子体世代的开始。甚至在未成熟的种子中,胚已充分发育,并具未来植物营养体器官的形态上已分化的原基,即胚根和上胚轴或胚茎,在许多情况下,后者已经有第一对子叶原基。萌发过程是休眠胚各部分固有生长能力的显而易见的证据,这种能力决定于细胞控制机理的敏锐变化。我们之中大多数都知道或者已经看到,从种子种在苗床中直到实生苗出土的明显过程。肉眼看不见、然而极为重要的是一些激素物质,它奇异地相互作用、控制和指导着从胚开始到植株的器官生长。这一综合的证据是枚不胜举的,而且某些关键性的证据是植物生理学文献中的里程碑。

当植物生理学家和发育植物学家在很大程度上能够阐明控制植物各部分调节生长的成因时,在没受到干扰的正常发育情况下,我们对胚器官生长中起决定因素的知识,是惊人地贫乏和初步的。在植物和动物中,受精卵或合子是基本的结构单位,通过一系列精巧而复杂的影响,逐渐产生充分发育的胚。在合子和由它发育来的胚之间,有极其悬殊的不同。最合适地评价合子,应该说它是一个内在不稳定的统一体:在一段短暂的时间内,合子看来在表面上保持简单的结构,以后再分裂成大量的小细胞。这些细胞群集成一小团组织,它们以后依次分化成器官。因此,从看来是一个简单的细胞,经过一系列在时间与空间上密切协调的发育之后,产生复杂的胚,并赋予一些明显的部分,这些胚具有在成熟时注定有特殊功能的各部分。也许在植物中没有其他器官,在生长、分化和组织形成上,有象胚中那样,在一个相对短暂的时间内发生显著的变化。

生物学家往往寻找回答这个问题:什么东西使得单细胞的合子细致地、一代接一代地产生复杂的多细胞模型,这些细胞在生化和结构上,本身又是如此不同? 尽管事实是这样:相当一部分当代生物学上的努力,是致力于这类性质的问题,如果不沉迷于哲学概念之中,对这些问题要提供答案是不容易的。虽然过于简单但合理的设想是,在合子中构成的遗传信息决定着细胞的特殊模型,这些细胞从合子连续产生。因为单细胞合子分裂形成的所有细胞,得到同样的遗传蓝图,因此保存亲本细胞的特征和潜力。我们可以进一步提问,没有人能够回答的问题:什么因素指挥并刺激某些细胞的一种生长类型,而什么因素指挥并刺激同一器官其他细胞的另一种生长类型?

这本书并不宣称能够回答这些问题,也许还有许多其他同等重大的问题,那些问题现在有时在生物学家中,已引起广泛而普遍的关注。集中过去和现在的维管植物试验胚胎发生文献中的研究结果(包括蕨类植物、裸子植物和被子植物),并怀着促进这类研究的热切心情,希望在未来能够回答这些问题,这正是我的目的。

试验植物胚胎发生是什么?迄今植物胚胎学的最大努力是,根据雌雄配子体和不同阶

段胚的组织学制片的精确观察,对孢子发生和配子发生进行描述,并列举从合子到充分成熟胚的各个阶段。这个工作在某些经典著作(Coulter 和 Chamberlain, 1917; Campbell, 1930; Schnarf, 1929、1931; Bower, 1935; Eames, 1936; Johansen, 1950; Maheshwari, 1950) 和许多科学论文中有描述,并被世界上许多试验室的研究者所推进;作为主要目标,人们对结构原理有一个认识,根据这些原理而形成各种配子和胚的类型。这些研究为维管植物的配子体和胚胎发育及其组织变化的幅度,提供了一个有用的骨架,并创造了深为牢固的思想:认为每种植物中在某些方面,都根据每个种的特征性蓝图而遵循一种典型的模型。

对许多种的孢子发生、配子发生和胚胎形成方式,有关种所积累资料的评价不同,导致在植物胚胎中也有各种观点的分歧。利用胚胎学资料说明有花植物某一科、属和种的系统亲缘关系,是这种分歧的直接结果(Maheshwari, 1950、1964; Johri, 1963b)。描述植物不同种的配子体发育和胚胎发生,以及运用这些资料来解决系统发育和分类亲缘关系的论文,确是很多而且有其一定价值。

从1930年以来,植物生理学、生物化学和遗传学的进展,以及在无菌条件下植物器官和组织培养的改进,对近代植物胚胎学的现状和动向有很大的影响。这里已经产生试验胚胎学这个比较新的学科,包括控制传粉和受精,操作花药、花粉、胚珠、子房和胚,并加以切除和培养,用化学、激素和外科手术处理,以及用选择光照长度和温度条件,研究影响它们形态与结构的控制机制,我们希望获得具有规律性的知识;控制植物生殖器官形态与结构的发展,我们可以得到新的线索去控制它们,使沿着对我们有利的方向发展。这样,试验胚胎学就能改变观察和推论的时代,从而进入试验和推论的时代,即试图揭露涉及胚胎形态演化的那些过程,它们之间的关系是怎样的,以及如何控制它们。

胚胎学和胚胎发生之间的界线看来是有点含糊的。与包括有关小孢子发生、大孢子发生、雌雄配子体发育、受精作用、胚乳和胚形成的整个胚胎学相反,胚胎发生涉及受精后的整个一系列过程,而且被认为是一种连续的过程,它涉及从合子到充分成熟胚的发生、生长和有规律的变化。记住这一限制,我遵循传统的方式,从研究合子形成开始,到胚成熟并具有其全部组织和器官为止,着重于为胚胎发生过程中的生长、发育和形态发生提供解释因果关系的试验研究。虽然植物胚的试验工作是处于开端时期,到目前为止所作的研究,已概括在一些近代的评述中(Narayanaswami 和 Norstog, 1964; Maheshwari 和 Rangaswamy, 1965; Wardlaw, 1965 b; Degivry, 1966; Raghavan, 1966),这些评述提供展开争论的机会,这种机会对植物胚胎学家来说,将占据一段较长的时间。

总之,胚形成的实验研究,它的营养、对外界刺激的反应、和由激素及环境因素引起的生长变化等试验研究,是本书的主要课题。课题的发展可以扼要概括如下:头三章我密切考察了有关维管植物各代表种的卵、合子和胚的结构、生长和组成的现状。因此,导致胚形成过程的背景,作为以后两章关于胚胎发生中营养问题的基础。后六章涉及在胚胎发生的渐进过程和改变营养及代谢的模式时,胚的生长、组织和分化。虽然维管植物提供了主要的讨论骨架,但是在说明更普遍适用的原理时,也强调了来自其他分类类群的重要研究。后几章也叙述了过去几年胚胎培养的应用问题和不定胚试验产物的主要进展。虽然种子贮藏和萌发期间胚的代谢不是本书的范围,但休眠胚的某些生理学问题和萌发的发

育与生化问题,在最后两章也讨论了,就这个范畴而言,它们对理解发育的开端似乎是有用的。由于知识的贫乏,在这本书中,我没能强调许多引人入胜和富有诱惑力的分子水平的分化问题。这种分化确实在胚胎发生中正进行着的。虽然如此,我们还是希望本书在汇集一些分散的发育生理学和胚胎形态发生的文献中将发挥作用,并为维管植物胚胎发生的现代和未来展望提供总的概念。

第一部分 从卵到胚

第二章 卵、合子和胚的结构与组织

一、卵及其周围环境

1. 被子植物
2. 裸子植物
3. 蕨类植物

二、合子

1. 合子的超微结构

2. 合子的极性

三、胚胎发生

1. 被子植物
2. 裸子植物
3. 蕨类植物

四、评论

胚胎发生涉及在形态方面以有限的和引人注目的方式发生广泛变化,和从未分化到分化状态的渐进变化。自合子进行第一次分裂开始,植物体就保持一种连续进行胚胎发生的状态,并在它的整个生活史中不断产生新的细胞、组织和器官。在胚结构的渐进改变期间,这些过程象细胞分裂、细胞扩大、细胞成熟、细胞分化和分生组织形成,是发育变化中所共同的,但是它们所形成的组织学上多样性的器官,其根据的生理和生化变化可能是不同的。每个发育阶段所产生的细胞,是根据植物种和预先确定的图案进行排列,并给予胚以某种平衡,在其生长的整个过程中保持恒定。导致胚大小和形态变化的细胞排列图案的变化,是由细胞分裂方向和细胞分裂频率与细胞延长的速度及方向之间的关系所决定的。细胞分裂方向又是由有丝分裂的纺锤体所确定。在一个很幼小的胚中,所有细胞都参加产生子细胞的新世代;但是,随着胚的发育,包括分化和机能活动开始的整个时期,细胞分裂分离成一定的区域,这些区域以它们在细胞谱系中的位置,产生特殊细胞、组织和器官的细胞系列位置的不同,它们是可以预知的。因此,结果是:如果说不同胚龄细胞活动的不同是重要的话,那么它们的细胞结构和组成的不同是可以认识的。

本章致力于研究卵、合子和正在发育中的胚的结构,并分析被子植物、裸子植物和蕨类植物各代表种胚胎发生的图案。通过这些研究,重点将在于对细胞组成结构的深入探讨,从而促进对其功能的了解。实际上,兴趣的中心已由光学显微镜的研究,转入电镜水平,这特别表明胚胎发生研究的新趋势。植物胚胎发育的研究范围是如此广泛,以致把胚胎发生的详细描述保持到最低限度,作为以后章节中讨论试验工作的一个背景。为了更广泛地论述,应该参阅在各个部分所列举的文献。

一、卵及其周围环境

1. 被子植物

在被子植物中,卵是在雌配子体的特殊位置上形成的,雌配子体本身埋藏在由多层珠

被和珠心覆盖的胚珠中。雌配子体是由大孢子母细胞进行减数分裂，接着进行一系列有丝分裂产生的(图2.1)。根据不同种类，有1、2或4个大孢子可能参加雌配子体的形成。成熟雌配子体或胚囊，普通具有8个遗传上相同的单倍体核，虽然4核、16核和多核胚囊曾经被描述过 (Maheshwari, 1950; Johri, 1963 a)。根据图案特征的不同，这些核在胚囊中可能是裸露的，或者是部分被覆盖的细胞。

胚囊组织是如此复杂的，以致有些术语被用于叙述个别的核或核群。在典型的8核胚囊中，核排列成二组，每组四个核，分别在珠孔端和合点端。珠孔端有一个核，因为带有少量细胞质而变成界线分明，并由它组成卵细胞。根据 Maheshwari (1950)，在白花丹 (*Plumbago*) 和小白花丹 (*Plumbagella*) 型的胚囊中，助细胞是完全不存在的，而在椒草属 (*Peperomia*) 的若干种中，只有一个助细胞。助细胞是梨形的细胞，在

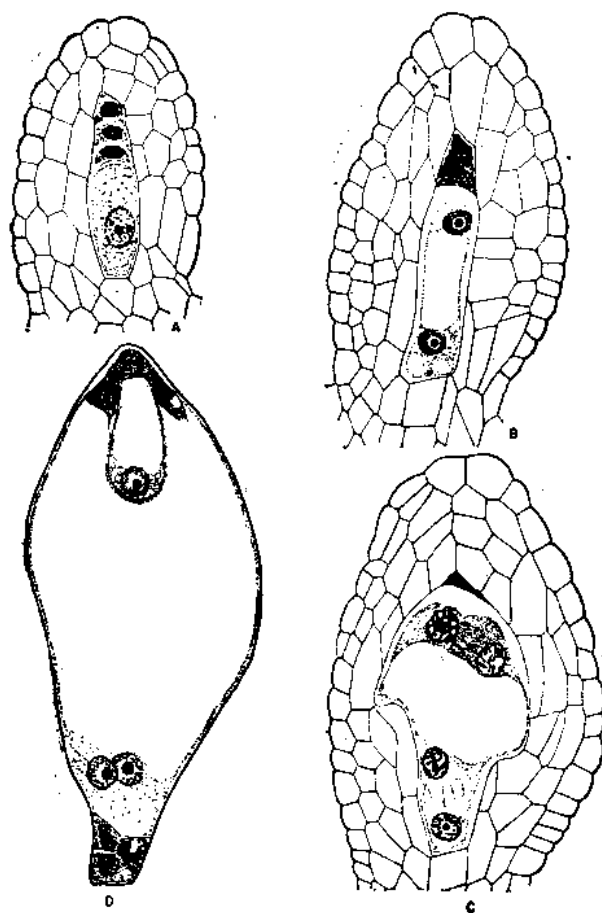


图2.1 黑藻 (*Hydrilla verticillata*) 典型8核胚囊发育的说明图。 A. 减数分裂后的大孢子四分体；配子体是由大的合点端大孢子形成的。 B. 第一次有丝分裂形成2个单倍体核。 C. 第二次有丝分裂后的4核胚囊。 D. 第三次有丝分裂后的8核胚囊。
(自 Maheshwari, 1950)

合点端具液泡，而核处于珠孔端。在助细胞的珠孔端，也有精巧的壁物质的增生，就是通常所说的丝状器，它作为小的指状突起而延伸到细胞质中。在胚胎学的文献中，卵细胞和

助细胞集合一起称为卵器。在胚囊的合点端, 3 个核分化成为反足细胞。在配子发生中, 2 个极核从相对的二组 (4 个一组) 中移到胚囊的中央位置, 并融合形成二倍体融合核。在卵器和反足细胞形成之后, 剩下的胚囊部分称为中央细胞。这个细胞为单核或双核的,

要根据极核是否融合在一起或是游离而决定。不管雌配子体起源的多样性, 在大部分已经检查过的植物中, 卵器的组成存在着很一致的图象, 而在基本图案中只有少许变异曾被报告过。

卵

合子进入孢子体生长的潜能性, 可能反映在卵的细胞质构成上。尽管它是重要的, 但是卵结构的知识还是比较零碎的, 而且只有最近几年才有一些详情出现, 这应该感谢电子显微镜的分辨力。记载这方面进展的主要贡献是 Jensen 集体 (Jensen, 1964、1965c、1968a,b; Schulz 和 Jensen, 1968c; Cocucci 和 Jensen, 1969a), Vazart 集体 (Vazart, B. 和 Vazart, J., 1965b、1966; Vazart, J., 1969) 和 Diboll 集体 (Diboll, 1968; Diboll 和 Larson, 1966)。这些研究的意义, 只有若干细节的不同, 现总结如下。由于被子植物极其多种多样性, 为了构成一张普遍适用的连贯图, 卵制片中所要大量观察和记录的, 比至今已力图得到的要多得多。

正如陆地棉 (*Gossypium hirsutum*) (Jensen, 1964、1965c、1968a, b) 和荠菜

(*Capsella bursa-pastoris*) (Schulz 和 Jensen, 1968c) 中所观察的那样, 卵是具液泡的, 围着液泡为一薄层细胞质。质体、线粒体、核糖体、分散高尔基体和内质网是随机而稀疏地分布在细胞质中; 而卵核一般是局限于卵细胞基部或一旁 (图2.2)。在亚麻 (*Linum usitatissimum*) (Vazart, B. 和 Vazart, J., 1956b、1966) 和泻亚麻 (*L.*



图 2.2 陆地棉卵的正中切面, 显示 1 个大的中央液泡和一薄层细胞质包围着液泡。核在右上方角上。

(自 Jensen, 1968b: Jensen 的照相)

catharticum) (D'Alascio-Deschamps, 1973) 的卵细胞中, 质体、内质网和油脂小滴集中在核周围, 核糖体充满着包围液泡的薄层细胞质中。核缺乏典型的染色体, 但含有不同数量的染色质状的丝状物质。在向日葵 (*Helianthus annuus*) (Newcomb, 1973a)、窄叶还阳参 (*Crepis tectorum*) (Godineau, 1973) 和矮牵牛 (*Petunia hybrida*) (van Went, 1970b), 由于核处于偏心位置, 而细胞质的主要部分是朝向合点端, 卵具极轴的形迹。根据 Cocucci 和 Jensen (1969a), *Epidendrum scutella* 的卵有一位位于中央并被许多小液泡包围的核, 但在细胞器组成上, 它显然缺乏分散高尔基体(图 2.3)。玉米 (*Zea mays*) 卵细胞更象 *E. scutella*, 没有中央液泡; 但不象树兰, 它具有许多分散高尔基体 (Diboll 和 Larson, 1966)。在老鼠尾巴 (*Myosurus minimus*) 的卵中, 类似质体、核糖体和螺旋状多核糖体的杯形细胞器是存在的 (Woodcock 和 Bell, 1968 b)。虽然描绘不甚完整, 但正如电子显微镜所揭露的, 被子植物卵的主要特征是内质网和分散高尔基体稀少, 多核糖体的数目也较少。这是细胞降低了代谢和合成活动的明显特征。

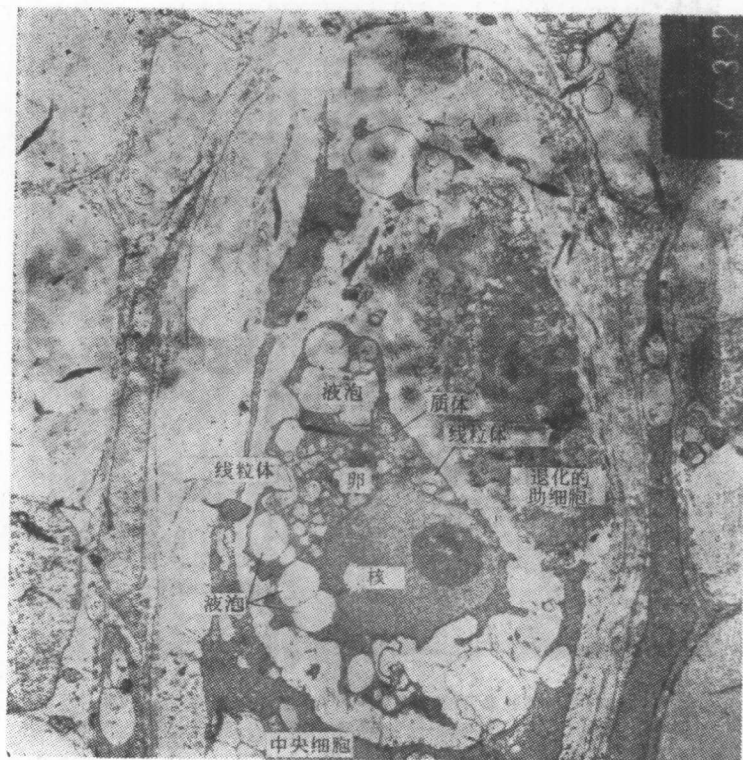


图 2.3 *Epidendrum scutella* 的卵细胞有一中央位置的核, 它被许多细胞质中液泡所包围。部分中央细胞和退化中的助细胞也可看到。
(自 Cocucci 和 Jensen, 1969: Jensen 的照相)

棉花 (Jensen, 1964, 1965c)、蓝猪耳 (*Torenia fournieri*) (Van der Pluijm, 1964)、玉米 (Diboll 和 Larson, 1966) 和矮牵牛属 (*Petunia*) (van Went, 1970b) 成熟卵很有启发性的特点是, 朝合点端的细胞壁消失了。这个细胞学特点看来与受精期间使卵和中央细胞营养物质接触以及精子入卵这两方面是有关系的。但是, 关于它的最

终目的是什么,还须持进一步研究的态度才是明智的。

卵的周围环境

胚囊及其组成细胞的某些特点,特别是有关它们功能的特点,在这里应该强调一下。无疑,中央细胞的主要功能是,维持卵的生化活动到受精时所必须的最低发育阶段,而它的各种内部结构和捷径,可望能够提供一种增加营养效率的能力。管状延长和吸器的向外生长,是光学显微镜下看到的胚囊比较明显的形态特点;这种特征使它们能利用正常范围之外的食物来源 (Masand 和 Kapil, 1966)。在电子显微镜下,某些植物的中央细胞有发达的膜衬里的胞壁突起 (Vazart, B. 和 Vazart, J., 1966; Godineau, 1971; Newcomb, 1973a; Newcomb 和 Steeves, 1971; Newcomb 和 Fowke, 1973; Berger 和 Erdelska, 1973), 它非常类似于已描述的植物各部位的“传递细胞” (Gunning 和 Pate, 1969)。这些细胞可将珠心和珠被附近的代谢物吸收并运输到胚囊中去提供 这样一种有效的手段 (图2.4)。



图 2.4 示向日葵胚囊壁的壁突起的发育。中央细胞的细胞质使外层助细胞壁和向内生长的壁分开。箭头表示由外层助细胞壁弯曲形成的助细胞钩。(自 Newcomb, 1973a; Newcomb 的照相)

中央细胞也包含有淀粉粒、蛋白质体和油脂等形式的贮藏食物,它们堆积在细胞质中 (Vazart, B. 和 Vazart, J., 1965b; Jensen, 1965c; Diboll, 1968; Diboll 和 Larson, 1966; Kuran 和 Marciniak, 1969; Newcomb, 1973a; Schulz 和 Jensen, 1973)。电子显微镜观察表明:中央细胞在代谢上是很活跃的,它具有广阔的内质网、许多发育很好的叶绿体和线粒体、分散高尔基体和多核糖体 (Eymé, 1965; Jensen, 1965 c; Diboll, 1968; Diboll 和 Larson, 1966; Mikulska 和 Rodkiewicz, 1967a, b; Cocucci 和 Jensen, 1969a; Vazart, J., 1969; Vazart, B. 和 Vazart. J., 1966;

van Went, 1970b; Newcomb, 1973a; Schulz 和 Jensen, 1973)。通常称为乙醛酸循环体的细胞器, 由它产生乙醛酸循环酶, 在中央细胞中也有这种细胞器 (Newcomb, 1973a; Schulz 和 Jensen, 1973)。这些设想是符合逻辑的, 因为中央细胞的代谢活动是通过提供能量对卵的营养起作用, 这种能量对于营养吸收和贮藏物转化成简单的前体是必须的。

助细胞的生命是有限的, 在许多植物中, 它们没有存活到受精之后, 而在另一些植物中, 在受精之后, 一个或二个助细胞继续保持一段时间作为吸器细胞。在某些植物中, 助细胞具备一种特殊而明确的功能, 它能把代谢物输送到中央细胞中去。因为助细胞的丝状器是一种壁物质的伸长, 它与早期叙述的中央细胞错综的壁的长出物是类似的。在棉花 (Jensen, 1965b)、荠属 (*Capsella*) (Schulz 和 Jensen, 1968b)、树兰属 (*Epidendrum*) (Cocucci 和 Jensen, 1969a)、矮牵牛属 (van Went, 1970a) 和红花楼斗菜 (*Aquilegia formosa*) (Vijayaraghavan 等, 1972), 丝状器的吸收功能被其裂瓣周围的质膜里层所加强。助细胞的胞质细胞器的分布与丝状器很接近, 这也暗示着这些细胞对营养吸收和运输是有关系的 (Vazart, B. 和 Vazart, J., 1966; Vazart, J., 1969; Jensen, 1965b; Godineau, 1966; van Went 和 Linskens, 1967; Diboll, 1967、1968; Diboll 和 Larson, 1966; Rodkiewicz 和 Mikulska, 1967; Schulz 和 Jensen, 1968b; Cocucci 和 Jensen, 1969a; Vijayaraghavan 等, 1972; D'Alascio-Deschamps, 1973)。在蓝茉莉 (*Plumbago capensis*) (Cass, 1972) 和白花丹 (*P. zeylanica*) (Cass 和 Karas, 1974) 中是没有助细胞的, 其卵珠孔端的壁产生一种丝状器状的物体, 它很可能执行同样的功能, 正如助细胞的丝状器一样。若干被子植物受精作用的最近研究表明: 花粉管通过一个助细胞进入胚囊, 而助细胞又通过分泌向药因素以促进这个过程 (van der Pluijm, 1964; van Went 和 Linskens, 1967; Diboll, 1968; Jensen 和 Fisher, 1968; Schulz 和 Jensen, 1968b; Cocucci 和 Jensen, 1969b; Cass 和 Jensen, 1970)。

关于反足细胞的知识了解得不多, 在受精之前它们已经消失, 很少变成持久性和吸器状的器官 (见第 5 章)。禾本科植物有反足细胞, 这些反足细胞能增殖, 它们的真实数目本身提示着在胚囊营养中的作用。在玉米中, 指状的壁突起物发生在和珠心邻近的反足细胞壁内面, 并沿着增殖的反足细胞团中的某些细胞壁伸延 (Diboll 和 Larson, 1966)。这些壁的长出物, 其功能显然与中央细胞和助细胞壁有同样的特点。在向日葵中, 反足细胞形成后, 它们开始了以增加核酸和胞质细胞器数量为特征的合成阶段 (Newcomb, 1973a)。这些特点, 联系到它们朝着中央细胞端壁上存在的胞间连丝, 表明在反足细胞中合成的物质可能为中央细胞和卵器准备受精开辟道路。现在, 对中央细胞、助细胞和反足细胞功能的解释多少是推测的, 但它们与植物和细胞生理学中的流行概念是一致的。

2. 裸子植物

在大多数已经研究的裸子植物中, 卵的结构图案多少是类似的, 而且和被子植物一样, 它已达到一种高度分化和特化的水平。裸子植物卵是在颈卵器中产生的, 而颈卵器是在雌配子体中发育的。颈卵器在性质上一般是简退的, 在成熟状态, 它含有 1 个或 2 个颈

细胞、1个腹沟细胞和1个卵细胞(图2.5)。在买麻藤目两个高度演化的属,买麻藤属(*Gnetum*)和干岁兰属(*Welwitschia*),颈卵器是不存在的,而一些雌配子体的特化细胞变成有功能的卵(Pearson, 1929; Vasil, 1959; Sanwal, 1962)。裸子植物的卵相对来说比较大,成熟时含有1个巨大的核,如通常维管植物所描述的那样,卵核被许多显而易见的细胞质所包围。在亚显微的精细研究水平上,对了解裸子植物卵结构的许多知识,主要来自松柏目和银杏目若干属的研究。Chesnoy 和 Thomas (1971)近年来着重从超微结构的水平评述裸子植物卵的结构。

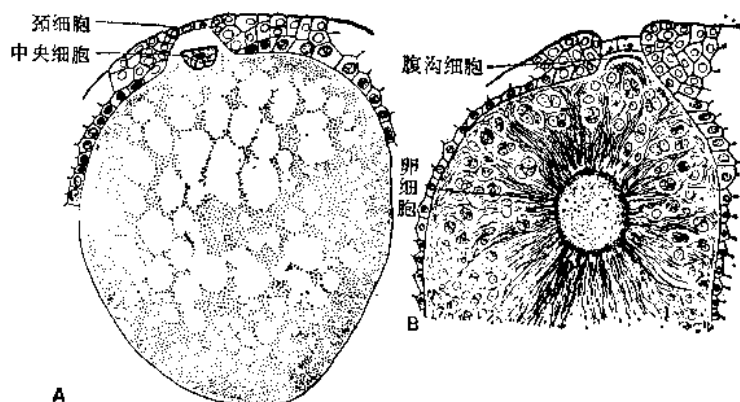


图2.5 乔松 (*Pinus wallichiana*) 颈卵器发育。A. 具有2个颈细胞和1个中央细胞的颈卵器。B. 中央细胞分裂形成卵和腹沟细胞之后的颈卵器。
(自 Konar 和 Ramchandani, 1958)

松科卵的基本模型是个膨大的囊状物,核处于中央位置,核的直接近邻有小的细胞质内含物,而它的周缘有大的内含物(图2.6)。一种广泛流行的错误概念是把这些内含物当作蛋白泡;但是,在电子显微镜下,小内含物基本上是一团富含内质网、线粒体和分散高尔基体的细胞质,它被一层单层膜所束缚,并被一个小液泡所包围。大内含物是由若干电子密集的物质所彼此隔开的小细胞质团组成的。双层膜包围整个内含物及各个细胞质团(Camefort, 1959、1960、1962、1963、1965a、1967b; Chesnoy 和 Thomas, 1969; Thomas 和 Chesnoy, 1969)。在柏科(Chesnoy, 1967、1969a、b、1971)和杉科植物中(Camefort, 1970; Gianordoli, 1973),卵细胞充满浓的液泡状的细胞质小结节,它类似于松科植物的小内含物。银杏的卵细胞质也被分成富含小细胞器的内含物,但没有一个液泡包围它(Camefort, 1965b)。

在奥地利黑松(*Pinus laricio* var. *austriaca*)中,质体和线粒体在形态与结构上,随着卵的成熟表现出某种程度的变化(Camefort, 1962)。在比较幼嫩的卵中,质体呈现一环状形态,它包围着一团含有各种细胞器的细胞质;而在成熟卵中,质体成为充满着细胞质的凹陷。在这种情况下,质体只保持原来结构的痕迹,诸如具两层膜,现在它的功能与正常的质体有显著的不同。在其发育早期,卵包含较少的线粒体,但在卵的进一步生长中,线粒体的数目逐渐增加。由于长度和脊膜数量的增加,许多线粒体变成复杂的,脊膜紧紧地束缚着酶。在准备受精的成熟卵中,长的线粒体消失了,剩下的线粒体由于内部膜结构的消失而发生结构上的退化。在欧洲落叶松(*Larix decidua*) (Camefort, 1967b)和 *Pseudotsuga menziesii* (Chesnoy 和 Thomas, 1969; Thomas 和

Chesnoy, 1969) 的成熟卵中, 当时的线粒体只不过是具简单两层膜的小泡, 这些线粒体围住核形成一个明显的环。既然在成熟卵的质体和线粒体中所观察到的变化, 一般与代谢上不活跃细胞有关联, 那么, 如同被子植物的成熟卵一样, 裸子植物卵在受精时保持一种低的代谢状态。

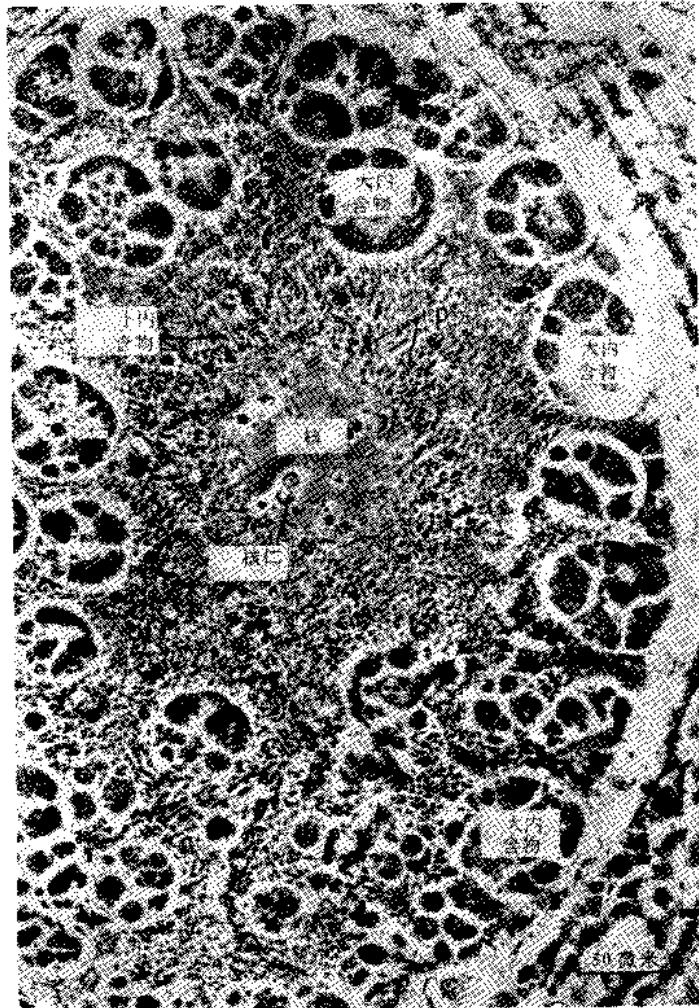


图 2.6 奥地利黑松的卵细胞, 直接与卵核相邻的地方, 有小的细胞质内含物, 而在朝向周缘的地方, 有大的内含物。相差照相。
(自 Camefort, 1962 的照片)

3. 蕨类植物

不象被子植物和裸子植物的配子体那样, 蕨类植物的配子体相对容易在无菌培养基下生长, 而配子体发生、受精作用及其以后胚的生长, 接着可以在控制条件下发育。由于这个缘故, 作为试验系统去研究胚胎发生及其有关问题, 它们提供了广阔的领域。在这一群植物中, 卵一般是隐藏在颈卵器里, 卵在结构上显然是非常一致的。颈卵器是典型的长颈瓶状的, 并由一个颈组成, 颈突出于配子体表面之上, 基部区称为腹, 它沉没于配子体

之中。颈包括一系列颈沟细胞，后者为多层颈细胞所保护。腹在结构上可以再分为卵和腹沟细胞，卵位于颈卵器的基部，而腹沟细胞则在邻接卵的纵轴上（图2.7）。产生卵和腹沟细胞的亲本细胞一般被称为初生腹细胞。整个纵轴上的原始细胞通常称为中央细胞。卵的细胞质富有质体、线粒体、核糖体、内质网和分散高尔基体。在细胞质中，液泡是稀少的，如果存在的话，它的体积是小的。某些蕨类植物卵核的一个特点是没有个体的染色体，在比较复杂的情况下，它作为核物质的片层出现（Tourte, 1968; Bell, 1970, 1974）。

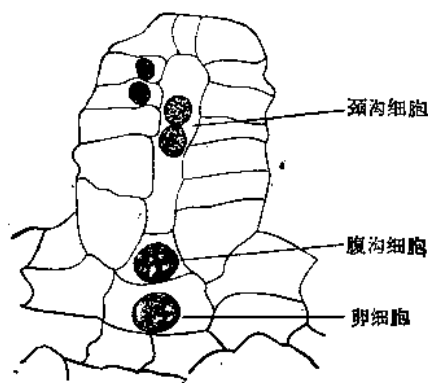


图 2.7 *Toaca barbara* 成熟颈卵器的正中切面，表示双核的颈沟细胞、腹沟细胞和卵细胞。
(自 DeMaggio 重绘, 1961 a)

关于质体和线粒体的重新发生

近年来电子显微镜研究表明，在卵子发生期间，蕨类卵的细胞器曾发现许多有趣的变化。而且对细胞中质体与线粒体的起源，引起强烈的争论。在未成熟的欧洲蕨（*Pteridium aquilinum*）卵中，细胞质含有已鉴定为质体的液泡状物体，它随着卵的成熟而消失。但是，充分成熟的卵，又再生出新质体，它似乎以具有分散片层的变形体出现。在成熟过程中，卵的线粒体群也发生类似的变化。在十分不成熟的卵中，线粒体充其量出现为带有脊膜碎片的膨胀的液泡状体而已。在成熟之前几天，特别在成熟的卵中，有大量各种形态的线粒体随机分布在细胞质中。这时，卵周缘的内质网数量也有大量的增加，在那里它趋于形成同心层（Bell 和 Mühlethaler, 1962b, 1964a; Bell 等, 1966）。这些深刻变化的意义在于，蕨类植物的成熟卵是处于高度代谢状态。

在蕨属（*Pteridium*）成熟卵中，结构变得精致的趋向是核膜的进一步强烈泡状化。根据 Bell 和 Mühlethaler (1964b; Bell, 1972) 的报告，有一些气泡发育成为前质体和线粒体。这些研究证据似乎表明，在卵子发生的早期，质体和线粒体退化了，但是在成熟卵中，它又从核膜上重新形成，而核膜剥落成为细胞质。Tourte (1968) 对这个种的研究也证明了核膜的剥落，但是他认为剥落的核膜碎片是小泡囊的前身，这些物质在细胞质中是丰富存在的。在以后的工作中，Tourte (1970) 对质体和线粒体在卵子发生的特殊阶段消失或退化这个观察持有异议。可见，在两个试验室中，对同样材料所观察到的差异，很难给以令人信服的解释。

Menke 和 Fricke (1964) 在欧洲鳞毛蕨（*Dryopteris filix-mas*）卵的制片中，

也观察到分离的核的外折。虽然, 这些作者没有搜集从核泡囊形成前质体和线粒体的证据, Bell (1966) 自称也在这个种中观察到细胞器的退化和它们以后由核膜外折而再生。在上节中, Camefort (1962、1963、1965a) 所描述的关于松属卵细胞发育的研究, 指出质体和线粒体的退化和消失, 但是支持它们重新形成的证据是含糊的。正在发育的 *Sphaerocarpus donnellii* (Diers, 1966) 卵细胞的超微结构研究表明, 在卵子发生中质体和线粒体没有退化和消失的迹象。虽然在蕨属中所描述的典型核外折, 在卵子发生过程中出现过, 它们并不涉及胞质细胞器的形成 (Diers, 1964、1965)。至今电子显微镜所检查的被子植物雌配子发生, 也没有伴以任何特殊的核活动 (van der Pluijm, 1964; Diboll 和 Larson, 1966; Schulz 和 Jensen, 1968c)。在小麦 (*Triticum vulgare*) 胚乳组织的超微结构研究中, Buttrose (1963a) 已经指出细胞器重新形成的可能性。就作者所知, 这是唯一的证明, 在此 Bell 和 Mühlethaler 的假设已从另一实验室得到支持。因为对这些解释还持有许多怀疑之处, 上述关于质体和线粒体重新起源的观点, 现在看来还不可能获得普遍的接受, 但是, 只根据有限数量的电镜照相就拒绝或确认它, 将是不公正的。至于要使静态而高分辨率的电镜照相与细胞质中存在的实际变化协调起来, 在此看来是很困难的。

从上述提及的卵细胞中细胞质小泡、质体和线粒体之间的关系来看, 由于小泡可能是胞间起源的, 当然应该引起我们的兴趣 (Tourte, 1968; Bell, 1969)。根据 Bell (1969) 的报告, 蕨属卵细胞的细胞质小泡, 或者是空的带有电子透明的内含物, 或者是不透明的, 带有大量的浓稠物质。在成熟卵中, 空小泡大部分分布在周缘, 而不透明的小泡出现于整个细胞质中, 它常常散布在线粒体和质体之间。从电镜照片看, 显然小泡特别存在于蕨属卵发生的过程中; 它们是否由核膜起泡形成 (Tourte, 1968), 或者由于大液泡增大后分裂, 或者由于质体和线粒体的破裂 (Bell, 1969) 引起, 仍是一个未决的问题。在松属 (*Pinus*) (Camefort, 1962)、银杏属 (*Ginkgo*) (Camefort, 1965b) 和 *Sphaerocarpus* (Diers, 1966) 的卵中, 类似的细胞质小泡已描述过。

蕨属成熟卵的另一特点是, 在质膜和细胞壁之间有一层膜存在 (Bell 和 Mühlethaler, 1962a; Cave 和 Bell, 1974a)。喜铁的膜主要由类脂化合物组成, 它与 *Todea barbara* (DeMaggio, 1961b) 和欧洲鳞毛蕨 (Menke 和 Fricke, 1964) 卵周围所观察到的膜是类似的。在外貌和染色效果上, 膜类似于小泡物质; 联系到随着膜的形成而小泡消失, 这个观察可以想象有其特殊意义, 提示它由老细胞器的遗留物形成的。但是, 在其他种类, 膜的存在仍有待于证实, 即使它普遍存在的事实可被承认, 要精确地看到它起什么功能是困难的。由这个膜所引起注意的是, 它的存在理想地说明标记核苷酸不能扩散到胚中去的报道 (Bell, 1966)。

一个成熟卵的组织代表着形态、生化和超微结构水平上一个生长阶段的结束, 表示它已“准备受精”。这些变化可能远比这里所指出的有限材料要复杂得多, 因为这个缘故, 沿这些方面进一步研究可能是很有兴趣的。

二、合 子

在大多数动物, 和实际上所有藻类, 真菌类和高等隐花植物, 一个充分发育的胚是由

受精卵或合子产生的。在种子植物(裸子植物和被子植物)中,胚起源于合子以外的细胞不是不平常的(见14、15章)。合子是多细胞有机体的单细胞阶段,而且在这个细胞中也发现成熟时产生相互作用的主要性状。在被子植物中,一般来说合子一半附着于珠孔端的胚囊壁上,而合点端是游离的。在胚囊范围内,合子浸泡于液体基质中。这些液体组成胚乳,它所含有的化学成分,至今在大部分植物中还是模糊不清的,它为合子以及正在其中发育的胚提供丰富的营养来源(见第5和6章)。因此,合子几乎是理想地被包藏着,对于养育幼胚来说,为它发育提供适当的保护环境。在开始生长之前,合子看来象任何其他未分化的细胞一样,缺乏特化类型的细胞特征。在棉花和其他锦葵科植物,卵中有明显的珠孔端液泡,受精后合子大小立即发生显著变化,它只有受精之前的一半大小(Pollock 和 Jensen, 1964; Jensen, 1968b; Ashley, 1972)。相反地在曼陀罗(*Datura stramonium*)中,当合子准备第一次分裂时,实际上体积是增加了(Satina 和 Rietsema, 1959)。在荠菜中,几乎是中间情况占优势(Schulz, R. 和 Jensen, 1968c),在这里珠孔端的液泡体积暂时缩小,紧接着又达到不小于原来的体积,合子大小实际上没有任何收缩。受精之后大小发生变化,是否作为合子分裂的起动,我们还不知道。我们也不能确定它是否为一种普遍现象。

虽然细胞壁延展性的变化可导致合子扩大,我们又如何解释它在分裂之前的收缩呢?中央液泡的萎缩可以引起收缩,或者我们必须考虑到细胞壁本身能伸延或吸收?我们应该承认,目前尚不能回答这些问题,但 Jensen (1968b) 提出的某些概念已能帮助陈述许多论点,因此有扼要叙述的价值。根据他的研究,合子体积缩小可能是由于简单渗透而使水分散失到周围胚乳细胞的结果。伴随着体积变化引起液泡体积、质膜面积和液泡膜的减少。电子显微镜的研究已经表明,带有内部膜成分的具微管的复杂内质网,在这个时期大量形成。很可能是这样,质膜和液泡膜的原料可被利用作为内质网的精致结构。膜转变成含微管的内质网的机制,是否与某些膜蛋白结构的变化有关,或者与膜的完整性完全消失有关,或者与某些其他复杂过程有关,这些情况还不清楚。

1. 合子的超微结构

当前我们对受精卵超微结构的知识,是从有限种类的研究结果得来的,因此,在正确概括卵结构变化的真正生物学意义之前,更多的比较研究显然是必要的。关于棉花、荠属和 *Epidendrum sculella* 受精之后,卵的超微结构变化, Jensen 及其共同工作者已加以非常详细地研究(Jensen, 1968b; Schulz, R. 和 Jensen, 1968c; Cocucci 和 Jensen, 1969b)。总之,我们具有下列看法:就棉花而言,在卵中所观察到的给人印象最深刻的变化是,合点端的质体、内质网、线粒体和核糖体是分散的,在那里,它们本身在核周围立刻重新排列成环。这点甚至在受精之后4小时就可看到(图2.8)。什么因素推动这些细胞器在受精之后开始运动,而且达到想象的胚细胞时又促使它们停止还不得其知。在荠属的卵中(Schulz, R. 和 Jensen, 1968c),珠孔端的液泡是小的;而在树兰属的卵中(Cocucci 和 Jensen, 1969b),有许多小的随机分布的液泡,受精前后细胞器分布上的区别是不明显的。

卵受精时的其他变化与胞质细胞器增加复杂性有关。受精卵内质网的改变从前曾描

述过。随着质体集结在核周围,它们当中存在的淀粉粒大小与数量显著增加。在合子中,由于附加脊膜的精致结构,线粒体到达其最高的分化程度。正如已经了解很清楚的,线粒体高度分化的内膜系统是强烈代谢活动的标志。

在受精卵中,核糖体结构的变化是导致新发育潜力的真正的集中表现。棉花 (Jensen, 1968b,c)、荠属 (Schulz, R. 和 Jensen, 1968c)、兰属 (Cocucci 和 Jensen,



图 2.8 在受精后 4 小时,棉花卵中所观察到的最深刻变化是,合点侧核周围群集了胞质细胞器。
(自 Jensen, 1968b; Jensen 的照片)

1969b) 和亚麻 (Deschamps, 1969) 成熟卵中的核糖体,在细胞质中是游离的,但在受精之后,它们强烈集中形成多核糖体 (mRNA——核糖体复合物)。此外,在棉花中,原先存在于卵中的核糖体转变成多核糖体,是随核糖体新世代的出现而产生的,后者聚集

成许多较小的多核糖体。在玉米合子中所观察到的变化是不甚强烈的；受精之后，存在于卵中的螺旋状多核糖体在长度上增加了（Diboll, 1968）。也许应该强调指出，用分子术语来阐明这些观察是有用的观点，受精作用预示着特殊的 mRNA 的产生，它们与核糖体相遇形成有结构的多核糖体。不管它们的联系如何，多核糖体形成的电镜照相对卵的受精作用来说，它并不构成 mRNAs 合成的最后证据，但在这个关键时期，这些研究使我们分子水平有进一步的了解。

在完成合子形成的最后阶段，在珠孔端合成了额外的细胞壁物质，而在合点端则产生了新细胞壁的精致结构。棉花和芥属的卵受精时，合成新细胞壁的标志是所观察到的分散高尔基体的活动增加（Jensen, 1968b; Schulz, R. 和 Jensen, 1968c）。

新近研究过的另一些植物卵，其细胞质细节尽管有所不同，但受精之后却很少变化。在矮牵牛（van Went, 1970c）、亚麻（D'Alascio-Deschamps, 1972）和甘比耳氏栎（*Quercus gambelii*）（Mogensen, 1972; Singh 和 Mogensen, 1976）的卵中，受精之后类脂体增加，这是其他植物中未观察到的特点。

虽然强调某一组超微结构的变化作为典型的受精卵可能是错误的，我们现在有足够的资料可以作为继续开展研究的基础。此外，我们必须知道在受精卵中，就酶、基质或前体来说，是什么因素引起线粒体分裂并精心构成更多的脊膜。我们如何说明在受精后卵的质体中淀粉的贮藏？在受精卵中观察到的变化涉及微管吗？在孤雌生殖的活化卵中，细微结构的变化是什么？这些问题是迷人的，而且面临着必须回答的问题：充分解释在受精后，卵是如何在功能上转变成合子的。

2. 合子的极性

在受精和第一次分裂之间，合子的内含物进行不一致而有规律的分布，以建立起所谓的极性——细胞的一种固有性质，它在顶端和基部之间开始出现不同的性质。在棉花中，核移到合子的合点端。细胞质很好地集中在这一端，而相对的一极稳定地减少。染色反应已经揭示 RNA 分布的类似梯度。我们早已注意到，在电子显微镜下观察，合子细胞质中细胞器分布的密度，显示出一种梯度。在光学显微镜和电子显微镜下都能看到，在近轴的珠孔端有一个大液泡存在，它完成了未分裂合子极性的图案（Jensen, 1964、1968b）。因此，未来胚的器官和组织，似可由细胞组成的分布区所预先充分确定，它进一步发育的可能性集中在合子的上半部。正如我们以后将看到的一样，合子第一次分裂把形成胚本体的上半部与形成胚柄的下半部分开。

在一个受精卵中极性是怎样和在什么时候显示出来的？关于维管植物卵的极性，我们可能知道很少，因为，没有严重损伤它们，就无法进行实验。但是，用便于这种研究的其他材料，来进行所获结果的逻辑推理也是可能的。大量应用墨角藻属（*Fucus*）卵，和在某种程度上应用墨角藻目的其他成员，如鹿角菜属（*Pelvetia*）、囊链藻属（*Cystoseira*）、*Hormosira*、*Ascophyllum*（参见 Jaffe, 1968）、马尾藻属（*Sargassum*）（Nakazawa, 1950）和 *Coccolophora*（Nakazawa, 1951）进行极性研究，长期以来已被公认。象其他植物的卵一样，墨角藻属的卵是一个结构与功能很奥妙的单位，它的优点在于适用于实验工作。卵有一个中央核，它被复杂的生物分子和胞质细胞器的混合物所