

· 综 述 ·

多胚性柑桔的胚胎发育

周 碧 英 王 元 裕

(浙江省农业科学院园艺所)

柑桔亚科(Aurantioidae)植物中枳(Poncirus)、金柑(Fortunella)、柑桔(Citrus)及澳洲百蕊桔(Clymenia)等四属普遍存在珠心多胚现象。这种现象的存在虽然有利于无性繁殖、营养系选种及无病毒苗的繁育,但是也引起了合子胚早期败育,严重妨碍杂交育种工作。为此有许多研究工作者曾从多方面进行观察研究,积累了较为丰富的材料。本文根据有关文献报道就多胚性柑桔的胚胎发育过程及成因综述如下:

一、胚珠的组织结构及发育过程

柑桔花期的子房内,胎座上有不到一毫米长的卵状颗粒,这就是倒生胚珠。它通过胎柄和胎座相联。珠被分内外二层,里面是珠心,胎囊就在其中发育。珠孔由内外珠被形成,与珠孔相向的一端是胚珠基部与珠被连合的部位称合点。子房内维管囊由胎座通过珠柄进入胚珠,贯通至合点向胚珠输送营养(图1、A)。

珠心内有一胚囊母细胞,经二次染色体减数分裂形成四个细胞,因染色体数减半而成为单倍体细胞。四个细胞中有三个渐渐退化,留下一个细胞经三次分裂形成8个细胞。其中一个卵细胞、二个助细胞位于珠孔一端;二个极核细胞在胚囊中央;三个反足细胞在合点处,从而形成了完整的胚囊(图1.B)。

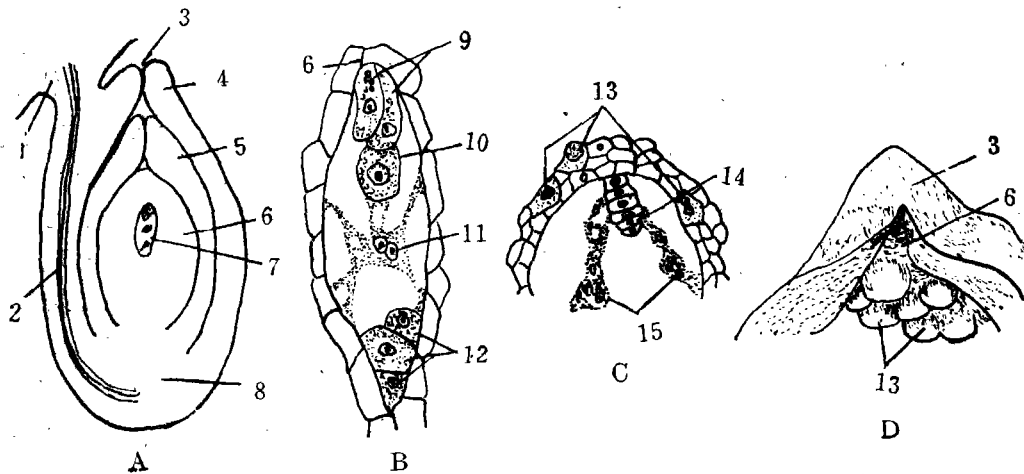


图1 柑桔雌性器官及珠心胚的形成

A. 胚珠, B. 胚囊, C. 受精胚、珠心胚分裂, D. 群集于珠孔处的珠心胚。

- 1. 胎座 2. 输导组织 3. 珠孔 4. 外珠皮 5. 内珠皮 6. 珠心 7. 胚囊 8. 合点 9. 助细胞
- 10. 卵细胞 11. 极核 12. 反足细胞 13. 珠心胚 14. 受精胚 15. 胚乳

二、受精过程及不亲和现象

受精是精子和卵细胞融合的过程。花粉粒在柱头上发芽形成花粉管,伸入柱头穿过花柱到子房,再由珠孔进入胚囊。花粉管一入胚囊,前端立即开裂,管内细胞质流从小孔喷出,

将二个精细胞带出，而管内又产生胼胝物质阻止其它物质继续由珠孔进入胚囊。其中一个精子和卵细胞融合，另一个精子和二个极核融合，从而完成了受精的全过程。

整个受精的所需时间因所处地理、气候环境、种类、杂交组合的不同而有差异。Toxopeus(1930)发现宽皮桔品种受精过程约需3~4周；Oswa(1912)报导枳的受精过程要2周；Miwa观察到日向夏和柠檬杂交7~8天即行受精。不少人还对此作了更详细的观察，如Hensz(1964)、Ton等(1966)、杨绪壬(1968)曾先后观察到授粉后1天内花粉就在柱头上萌发并伸长进入柱头授粉后3~4天，花粉管已穿入花柱。以色列的Oppenheimer于1948年观察到花粉管穿过花柱需要9天，而杨绪壬却看到日本夏橙自交的花粉管在授粉4天到达自己的子房，8天后进入胚囊受精；日本夏橙需要12天到达温州蜜柑胚囊；温州蜜柑自交的花粉管生长速度较慢，授粉后4天仅达花柱一半处，14天才进入胚囊受精。

柑桔的某些品种存在着自交或互交不亲和而不实的现象。早在1940年Robison曾报导奥兰多、明尼奥拉桔柚自交不育，随后Miwa(1952)、Mustart(1956)、杨绪壬(1968)等人相继报导了日向夏、克里曼丁自交、奥兰多与明尼奥拉的自交或互交、日本夏橙和温州蜜柑的杂交中都有不亲和现象。学者们为此作了观察，Ton和Krezdorn发现所有的花粉粒都能在花柱上发芽，伸长进入柱头。这表明柱头上不存在抑制花粉粒发芽生长的物质，花粉管也没有损伤柱头。但是当不亲和的花粉管进入花柱以后，它的生长速度比亲和的花粉管慢，而且一直未能穿达子房。如自交不亲和的奥兰多本身的花粉管经授粉6天后尚在花柱基部，且不再继续伸长，花柱却在第8天就因产生离层开始脱落或粘附于子房上。又如温州蜜柑的花粉管伸至日本夏橙花柱的1/4处，以后也没能再往下伸展。Soost(1956)曾成功地运用蕾期(开花前3—5天)授粉消除了自交或杂交不亲和现象。因此，不亲和现象的原因虽有待查明，而不亲和的部位已被发现是在花柱和子房处，并初步找到了克服的途径。

三、胚乳的发育

柑桔有性繁殖属双重受精。当一个精子与卵细胞融合，形成合子的同时，另一个精子和胚囊中央的二个极核融合，形成三倍体的初生胚乳。它不需通过相对休眠，就能立即分裂增殖，形成许多无壁的游离核，分布可达几百个，分散于胚囊的薄层细胞质中，此称核形胚乳。以后，由珠孔渐至合点端，游离核先后形成细胞壁，胚乳细胞就此形成并继续分裂充满胚囊。最后，在胚的发育过程中胚乳作为营养逐渐被胚吸收，胚乳细胞慢慢解体消失。

胚乳不仅是一种向胚提供的临时性营养物质，并且因它是二个极核和一个精子互相融合发育而成的三倍体组织，由它产生的植株理论上是不结种子的，因而离体培育胚乳成植株有可能成为培育无核果实的一种新技术。它的关键之一就是要在胚乳细胞形成之后至细胞解体以前才易于诱导、启动分化，逐渐培养成株。为此有必要掌握胚乳细胞的形成期。杨绪壬曾观察到自交的温州蜜柑在授粉10—16天后，它的胚囊中已有几个核形胚乳，与日本夏橙杂交的温州蜜柑在授粉32天内核形胚乳急增。Esen和Soost在椪柑授粉47—61天内观察到的还是核形胚乳。

四、有性胚的发育与败育

卵细胞受精后需经过休眠期，然后合子才开始分裂分化，经球形期、心形期、鱼雷形期、子叶期，最后分化发育为完整的、具有各部分形态特征的成熟胚。

通常，多胚品种受精卵的休眠期约4—5周，如日本夏橙和温州蜜柑受精后4—5周出现4细胞原胚。但是也有例外，枳在受精后2—4周受精卵即行分裂。受精卵分裂分化的速度也因种类不同而各异。日本夏橙的胚授粉后58天达球形期、72天至心形、120天形成完整胚；而温州蜜柑的胚在授粉后63天达球形期，108天分化成完整胚。

在分化发育过程中, 合子胚和为数众多的珠心胚相互竞争胚囊腔的空间和营养。但是合子胚所处位置不如群集于胚囊珠孔端的珠心胚有利, 再则合子胚的分化能力也不如珠心胚旺盛, 由于这些不利因素的影响, 合子胚常在早期败育不能成苗(表1), 给育种工作带来困难。目前, 科学工作者主张早期离体培养, 争取在合子胚未败育以前进行试管培养, 以含各种营养成分和激素的培养基取代胚乳, 使合子胚得到充分的营养和空间而正常发育成株, 这项试验正在深入进行。

五、珠心胚的发育

在多胚性的柑桔珠心组织中有些细胞核大, 细胞质稠密, 明显地与其它细胞不同, 这类细胞称珠心原基细胞。它具有分化能力, 经几次分裂形成细胞团突入胚囊, 继续不断分裂分化成球形、心形、鱼雷形、子叶形的珠心胚。原基细胞为数较多, 发育成的珠心胚大大小小充满胚囊, 多时可达几十个。

珠心原基细胞分裂成珠心胚现象仅在多胚性种类中存在, 单胚的珠心内不存在原基细胞及珠心胚。这已由池田和中谷宗一(1979)等的研究所证实。珠心胚常群集于珠心的珠孔端或围绕在胚囊顶部, 但Esen和Soost及杨绪壬还发现在珠孔到珠心的一半处、胚囊边缘第一层、邻接珠被的珠心外表及珠心的合点末端都有少数原基细胞的启动分化, 但其中只有少数能发育为成熟珠心胚(图1.C, D)

珠心胚发育和合子胚发育的关系引起了学者们的研究和争论的兴趣。Webber(1930)和Wright(1937)曾报导不授粉可形成珠心胚产生种子, 但是也有许多学者如Toxopens(1930), Wong(1939), Furusato(1953), Mabashwari和Rangn(1958), Frost(1968), Strasburge(1978)等认为珠心胚需要授粉或受精的刺激才能发育, Oswa(1943), 杨绪壬; Rangn(1969); 还认为受精卵分裂先于珠心原基细胞的启动, 或者是同时的。最近, 不少学者如Button和Borman(1971), Kochba, Spiegel-Roy, Safram(1972), Esen, Soost(1977), 池田、中谷宗一(1979), 先后发现多胚柑桔花芽内, 胚珠已经有了具分生能力的珠心原基细胞存在, 并在未授粉受精或受精卵分裂以前, 珠心原基细胞已经分裂, 分化成球形胚。当胚乳正常发育时球形胚继续正常发育; 当胚乳退化时, 球形珠心胚也就不再继续分化。将未经授粉受精的珠心组织离体培养成珠心胚状体及珠心苗的实例更进一步证实珠心胚的分化发育并不需要授粉受精刺激, 而是需要受精后胚乳正常发育提供珠心胚继续发育所需的营养和激素。

珠心苗是母株的再现, 又由于它是以胚乳为营养、以胚发育起来的, 所以又象是“返老还童”。因此珠心苗起了无性繁殖和复壮的作用。

表1 母本种及品种的合子苗、珠心苗数

母 本	种子数 (粒)	母粒种子平均苗数		总苗数中 珠心苗的 百分率
		总 数	合子苗2) 数	
I、柠 檬				
尤力克	210	1.06	0.71	33
利司本	703	1.05	0.71	32
粗柠檬	819	1.96	0.05	98
II、宽皮柑桔				
旦 西	193	1.37	—	100
柳叶桔	771	1.28	0.18	86
糙 柑	79	1.42	0.02	98
卡拉桔	83	1.71	—	100
王 桔	387	1.01	0.80	21
温州蜜柑	323	1.44	0.14	90
III、甜 橙				
马尔它斯卵形橙	167	1.09	0.66	39
伏令夏橙	106	1.35	0.21	85
华盛顿脐橙	24	1.33	0.04	97
IV、酸 橙	319	1.21	0.18	85
V、宜昌橙1)	11	1.00	1.00	0
VI、枳	228	1.03	0.89	13
VII、香 橙1)	90	1.24	0.41	67

注: 1) 枳为父本 2) 合子苗根据结果树及以枳为父本的后代加以识别的

(下转42页)

