

文章编号: 1007-7847(1999)02-0155-06

水稻花药绒毡层及乌氏体的超微结构观察

傅建华¹, 陈良碧², 刘志玲¹, 王金祥²

(1. 湖南师范大学 实验中心, 中国湖南 长沙 410081; 2. 湖南省生物研究所, 中国湖南 长沙 410081)

摘要: 在花粉母细胞期, 水稻花药绒毡层细胞原生质浓, 细胞器丰富, 各轴向壁厚度较一致。随着药室腔扩大, 绒毡层细胞体积迅速增大, 且外切向壁增厚, 径切向壁部分区域消失, 细胞间形成原生质桥。在单胞花粉早期, 乌氏前体排列于绒毡层内切向细胞膜内, 随后移向膜外, 且外侧增厚形成乌氏体。在花粉单核靠边期, 绒毡层细胞的细胞器开始解体, 到花粉充实期完全解体, 但乌氏体结构直到花粉成熟保持不变。

关键词: 水稻; 绒毡层; 乌氏体; 超微结构

中图分类号: Q942; S511; Q24 文献标识码: A

Ultrastructure Observation of Tapetal Cell and Ubisch Bodies in the Anther of Rice (*Oryza sativa* L.)

FU Jian-hua¹, CHEN Liang-bi², LIU Zhi-lin¹, WANG Jin-xiang²

(1. Laboratory Center of Hunan Normal University, Changsha 410081, Hunan, China;

2. Hunan Institute of Biology Research, Changsha 410081, Hunan, China)

Abstract: During microspore mother cell stage, the protoplasm of taptum of rice is concentrated and the organelles are abundant; each of radial cell wall is equal in thickness. Along with anther chamber expanding, the volume of cells of tapetum expand rapidly; the outer tangent wall become thicker, the radial tangent wall disappear partly. There are protoplasmic bridges between the cells; the inner tangent wall is not obvious. During the early microspore stage, pro-Ubisch bodies arrange in inner tangent plasma, then they are transferred to plasma gradually. As the appearance surface thickening, they become U-bisch bodies finally. During the later microspore stage, the organelles of tapetum begin degenerating and tapetal cells degerate completely in the pollen plenum stage. However, the structure of Ubisch body hold constant until the pollen maturing stage.

收稿日期: 1998-02-10; 修回日期: 1999-04-09

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39370078)

作者简介: 傅建华(1955-), 男, 湖南长沙市人, 湖南师范大学实验师, 硕士生, 研究方向: 植物发育学; 陈良碧(1956-), 男, 湖南沅陵县人, 湖南师范大学教授, 通讯作者; 刘志玲(1956-), 女, 湖南长沙市人, 湖南师范大学助理实验师; 王金祥(1975-), 男, 在读硕士。

Key words: rice; tapetum; U bisch body; ultrastructure

植物花药绒毡层对花粉的发育起着重要作用,向药室内转运养分,为花粉发育提供营养物质,通过分泌胼胝质酶影响小孢子的发生,释放花粉鞘物质控制花粉壁结构^[1,2]。有关绒毡层的结构与功能以及乌氏体的发育过程已有不少报道^[3,4],但有关禾本科植物花药绒毡层细胞结构和乌氏体结构特点以及在花粉发育过程中的变化规律却报道不多,本文以水稻花药为材料,对其绒毡层及乌氏体的发育过程进行了初步探讨。

1 材料和方法

1.1 材料

水稻(*Oryza sativa*) 品种:安农 S-1. 在可育季节采自湖南师范大生命科学院试验基地。

1.2 方法

1.2.1 透射电镜样品的制备

将各个时期的材料,分别用 0.2 mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.4)配制的 3% 戊二醛固定 2~4 h,再用 0.2 mol/L 磷酸缓冲液冲洗 3~5 次,每次 15 min. 用 1%~2% 的锇酸进行后固定 2~3 h,再用上述缓冲液清洗;酒精或丙酮逐级脱水,用 Epon812 环氧树脂包埋. 经超薄切片后用醋酸铀及柠檬酸铅染色,在日本日立公司 H-600 透射电镜下观察并拍照记录。

1.2.2 扫描电镜样品的制备

样品的前期处理与透射电镜样品基本相同,只是经脱水后的样品须再经醋酸异戊酯过渡,经 CO₂ 临界点干燥,再经粘台、喷金后,用日本日立公司 S-570 扫描电镜观察并拍照记录。

2 观察结果

2.1 花粉母细胞期绒毡层细胞结构特点

图 1 是水稻花粉母细胞时期的花药结构. 此时,几个体积明显大于花药壁细胞的花粉母细胞位于药室中央,药室内没有空腔. 花药壁由表皮层、药室内壁层、中层和绒毡层四层组成. 其中绒毡层细胞较大,原生质浓,各轴向细胞壁厚度无明显差异。

水稻发育到花粉母细胞后期(图 1, 2),药室内出现较大的空间,花粉母细胞位于药室的周边靠近绒毡层. 此时绒毡层细胞体积比表皮细胞、药室内壁细胞、中层细胞都明显要大,且原生质浓,细胞器丰富;而其他几层花药壁细胞中都有一个很大的液泡,原生质被挤压在细胞的周边,在细胞质中有较多的淀粉粒. 表皮层、药室内壁层和中层细胞壁都有不同程度的增厚,绒毡层外切向壁也开始增厚,径切向壁部分区域细胞壁消失,细胞间出现原生质桥。

2.2 花粉发育过程中绒毡层细胞及乌氏体的结构变化

在单胞花粉早期,当花粉发育到刚刚形成双层外壁时,绒毡层细胞中单核或双核的核质浓,细胞器丰富,特别是质体的数量明显增多(图 2, 3). 随着花粉进一步发育至双层外壁轮廓清晰时,趋于解体的中层细胞仅具少量细胞质,但细胞核仍较完整. 绒毡层外切向壁进一步增厚,径向壁上的原生质桥更为明显,细胞核正常,细胞器十分丰富. 管状内质网大多平行排列;许多棒状或椭圆状线粒体较均匀地分布在细胞质中,线粒体的内嵴细密;小液泡单个或几个连在一起随机分布,有些液泡中还含有代谢残留物和同心圆多膜体系. 在靠近绒毡层的内切向壁内,分布着一些电子密度较液泡略深的球形小泡——前乌氏体(图 2, 4).

当花粉发育至单胞花粉中期, 其外表面已沉积有少量孢粉素物质, 此时, 绒毡层细胞原生质极为浓厚; 核大, 核质丰富; 粗面内质网发达, 表现为数根内质网一起弯曲盘绕, 椭圆状线粒体较多, 其内嵴的排列方式多种多样, 游离核糖体丰富. 此时, 大多数前乌氏体已部分暴露于药室腔, 前乌氏体表面开始沉积星状孢粉素物质(图 5), 有的前乌氏体还位于绒毡层细胞内切向面的质膜内, 其上同样也沉积有星状孢粉素物质(图 6).

当花粉发育至单胞花粉晚期, 由于孢粉素物质的逐渐积累而使乌氏体发育成熟. 成熟的乌氏体中央为乌氏体芯, 其上不均匀地沉积孢粉素物质而成为近似球形的结构. 它



图 水稻花药绒毡层及乌氏体的发育

1. 花粉母细胞时期的花药(7 000×), 示花粉母细胞(PM), 表皮层(Ep), 药室内壁(En), 中层(ML), 绒毡层(T).
2. 花粉母细胞后期花药(5 000×)示花粉母细胞(PM), 表皮层(Ep), 药室内壁层(En), 中层(ML), 绒毡层(T), 细胞核(N), 液泡(V), 线粒体(Mt), 内质网(ER), 淀粉粒(S), 原生质桥(PB).
3. 单胞花粉早期绒毡层(3 500×)示绒毡层(T), 细胞核(N), 花粉(Po), 质体(P), 线粒体(Mt), 内质网(ER).
4. 单胞花粉早期绒毡层(3 100×)示绒毡层(T), 中层(ML), 花粉(Po), 核(N), 内质网(ER), 线粒体(Mt), 质体(P), 液泡(V), 前乌氏体(pU).

Fig. 1 Development of tapetum and U-bisch bodies in the anther of rice.

1. A section of anther wall at the pollen cell stage (7 000×): showing microspore mother cell (PM), Epidermis (Ep), endothecium (En), middle layer (ML), Tapetum (T).
2. A section of anther wall at the late microspore mother cells stage (5 000×): showing microspore mother cell (PM), Epidermis (Ep), endothecium (En), middle layer (ML), nucleus (N), vacuole (V), mitochondrial (Mt), endoplasmic reticulum (ER), starch (S), protoplasmic bridge (PB).
3. A section of tapetum at the early microspore stage (3 500×): showing tapetum (T), pollen (Po), nucleus (N), plasmids (P), mitochondrial (Mt), endoplasmic reticulum (ER).
4. A section of tapetum at the early microspore stage (3 100×): showing middle layer (ML), Tapetum (T), pollen (Po), nucleus (N), endoplasmic reticulum (ER), mitochondria (Mt), plasmids (P), vacuole (V), Pro-U-bisch body (pU).

们较为均匀地排列在药室腔内表面上. 绒毡层细胞处于退化过程中, 原生质稀薄, 细胞器数量少且呈降解状(图 , 7).

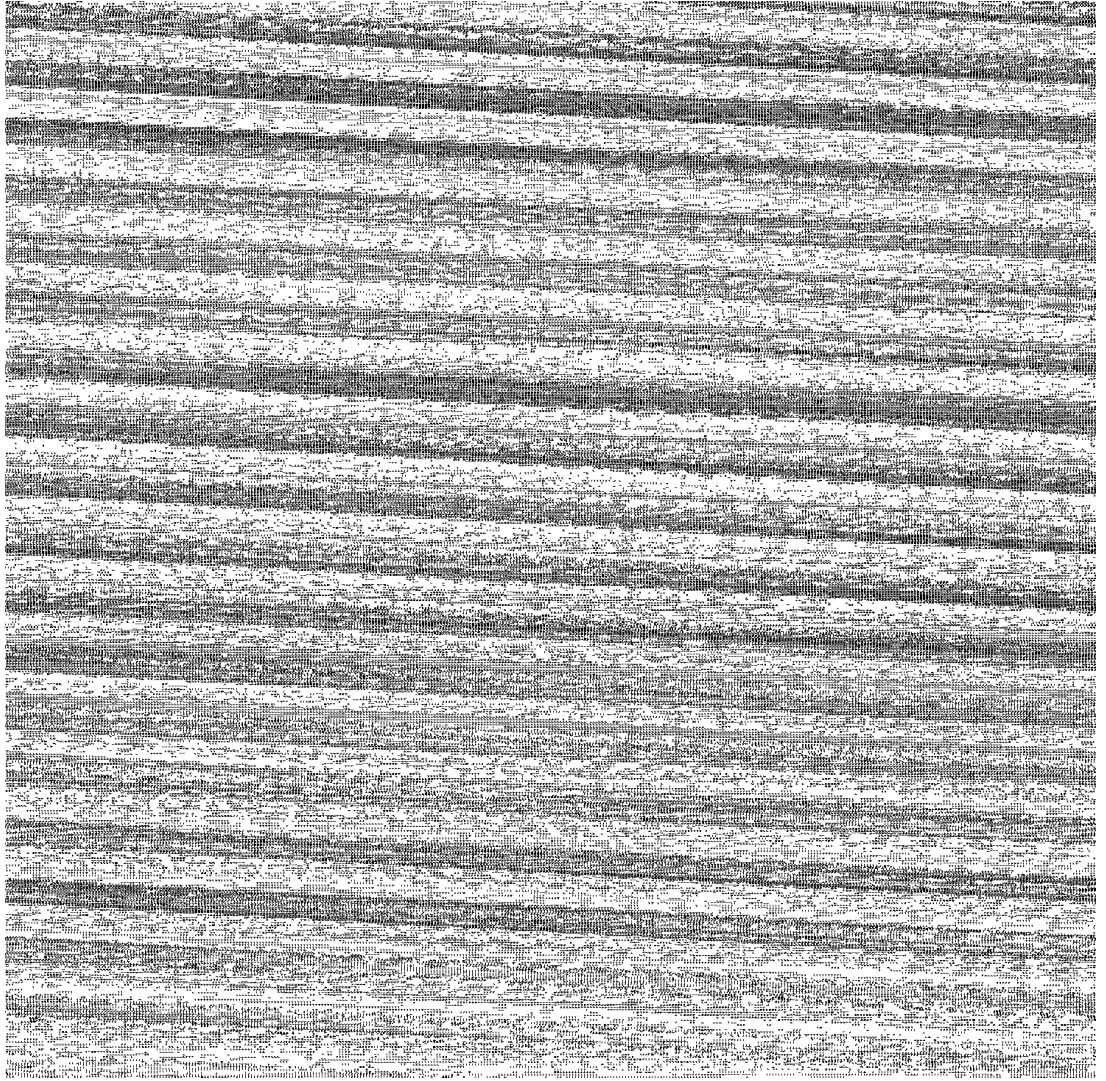


图 水稻花药绒毡层及乌氏体的发育

5. 单胞花粉中期绒毡层(10 000×): 示花粉(Po), 核(N), 粗面内质网(RER), 质体(P), 线粒体(Mt), 脂质小球(L), 游离核糖体(FR), 原生质桥(PB), 前乌氏体(pU).
6. 单胞花粉中期前乌氏体(25 000×): 示花粉(Po), 前乌氏体(pU).

Fig. II Development of tapetum and Ubisch in the anther of rice

5. A section of tapetum at the middle microspore stage (10 000×), showing pollen (Po), nucleus (N), rough surfaced endoplasmic reticulum (RER), plasmids (P), mitochondrial (Mt), lipid globule (L), free ribosome (FR), protoplasmic bridge (PB), pro-Ubisch body (pU).
6. A section of pro-Ubisch body at the middle microspore stage (25 000×): showing pollen (Po), pro-Ubisch body (pU).

图 水稻花药绒毡层及乌氏体的发育

7. 单胞花粉晚期花药(3 000×): 示表皮层(Ep), 药室内壁(En), 中层(ML), 绒毡层(T), 液泡(V), 核(N), 线粒体(Mt), 萌发孔(GA), 乌氏体(U).
8. 花粉充实期花药(27 000×): 示药室内壁(En), 中层(ML), 绒毡层(T), 核(N), 叶绿体(ch), 乌氏体(U), 花粉外壁(ex), 花粉内壁(in), 淀粉粒(S).
9. 成熟花粉期花药壁(6 000×): 示退化绒毡层痕迹(T), 表皮层(Ep), 药室内壁(En), 淀粉粒(S), 花粉内壁(in), 花粉外壁(ex), 乌氏体(U).
10. 成熟花粉期药室内表面(6 000×, SEM): 示药室内表面乌氏体(U).

Fig Development of tapetum and Ubisch in the anther of rice

7. A section of anther wall at the later microspore stage (3 000×): showing epidermis (Ep), endothecium (En), middle layer (ML), Tapetum (T), vacuole (V), nucleus (N), mitochondrial (Mt), germ aperture (GA), Ubisch body (U).
8. A section of anther wall at the pollen plenum stage (27 000×): showing endothecium (En), middle layer (ML), tapetum (T), nucleus (N), chloroplast (ch), exhymenine (ex), endhymenine (en), starch (S).
9. A section of anther wall at the pollen maturing stage (6 000×): showing tapetum (T), epidermis (Ep), endothecium (En), starch (S), echymenine (ex), endhymenine (en), Ubisch bodies (U).
10. Ubisch bodies of anther chamber (under SEM, 6 000×): showing Ubisch bodies (U).

2.3 成熟花粉期花药壁及乌氏体结构特点

花粉发育至花粉充实期,花粉外壁及内壁基本发育成熟,外壁外层表面由于孢粉素物质的不均匀沉积而显得参差不齐.绒毡层细胞径向厚度变薄,细胞核消失,细胞器降解,整个绒毡层细胞几乎成透明状.而此期的药室内壁层细胞还可见到较为完整的核和叶绿体(图 ,8).当花粉完全成熟时,绒毡层细胞已完成其使命而完全退化解体,仅留一条小而窄的带状痕迹,中层细胞也已完全解体,药室内壁层细胞仍未完全解体,还残存着一些细胞器.表皮层细胞原生质虽然也已完全降解,但仍然保持较大体积(图 ,9).在扫描电镜下尚可看到仍有大量的乌氏体较均匀地分布在药室腔表面.绝大多数乌氏体以单个的形式存在,也有的2~3个聚在一起,大体上较均匀地分布于整个药室腔的表面(图 ,10)

水稻成熟的乌氏体近似球形,其表面由于孢粉素物质的不均匀沉积而形成各种不规则的小疣突,其典型结构是:中央为来源于前乌氏体的乌氏体芯,外被厚薄不匀的高电子密度的孢粉素物质(图 ,9,10).与白头翁、甜菊等的乌氏体不同,水稻乌氏体上的孢粉素在药室腔一侧积累较厚,在靠绒毡层一侧积累较薄而成为一不对称的结构.

3 讨论

一般认为^[5],在花药发育早期绒毡层细胞具有转移物质进入药室的功能,并能适时地合成和分泌胼胝质酶.当花药发育至单胞花粉晚期,绒毡层细胞即趋向退化,细胞器衰老、消失,出现液泡.而此时花粉粒的发育尚处于中级阶段,仍需绒毡层供给营养,故绒毡层内含物继续分解,直到没有能被利用的物质时,花粉粒的发育亦已成熟.根据我们的观察,直到花粉充实时期,水稻花药药室内壁细胞的细胞核与叶绿体等细胞器结构完整(图 ,8),仍能继续合成有机物质,这些养料最终仍需通过绒毡层细胞转运至药室腔内供花粉利用,可知此时的绒毡层仍具有转运功能.

关于乌氏体的起源,多数研究者认为^[6,7]起源于内质网,也有人认为起源于线粒体^[8,9].在单胞花粉早期,我们观察到绒毡层细胞内有很多平行排列的管状内质网,根据前乌氏体发生的时期和位置来判断,水稻的前乌氏体也来源于内质网.

在乌氏体发育早期,我们看到有的前乌氏体还在靠近绒毡层细胞内切向面的细胞质中就有孢粉素物质的沉积(图 ,6),这一点与其他报道亦有差别^[10].花粉外壁以及前乌氏体沉积孢粉素物质的时期基本同步,因此可以认为绒毡层乌氏体的形成与花粉外壁乳突状突起的形成有关.在成熟花粉期,我们看到乌氏体表面沉积物电子密度降低,是否由于乌氏体上的某些成分转移至花粉外壁,尚有待进一步研究.

参考文献:

- [1] 刘宁,王伏雄,陈祖铿.麦冬花药绒毡层和乌氏体的细胞结构[J].植物学报,1992,34(1):15-19.
- [2] 周一兵.水稻成熟花药和花粉的结构和组织化学研究[J].热带亚热带植物学报,1993,1(1):39-64.
- [3] 滕俊林,薛庆中,王以秀.水稻亚种间杂种 F₁,花粉和花药壁发育超微结构观察[J].浙江农业大学学报,1996,22(5):467-473.
- [4] POLOWICK P L, SAWHENY V K. Differentiation of the tapetum during microsporogenesis in tomato, with special reference to the tapetum cell wall[J]. Annuals of botany, 1993, 72:595-605.
- [5] 胡适宜.被子植物胚胎学[M].北京:人民教育出版社,1983,20-30.
- [6] HERICH R, LUX A. Lytic activity of U bisch bodies [J]. Cytologia, 1985, 50: 563-569.
- [7] 陈祖铿.知母绒毡层和乌氏体细微结构的研究[J].植物学报,1988,30:1-5.
- [8] HESLOP-HARRISON J, DICKINSON H G. Planta, 1969, 84: 199-214.
- [9] HESLOP-HARRISON J. Nature, 1962, 195: 1069-1071.
- [10] 何国藩,张志宇,林月婵.水稻雄蕊发育的亚显微结构研究 . 花药绒毡层孢粉体的起源和发育[J].中山大学学报,1983,(3):75-81.

简 讯

1999 结构生物学学术会议在张家界成功举行

经国家科技部批准,由中国科学院生物物理所、清华大学、中国科技大学、湖南师范大学等单位主办的 1999 结构生物学学术讨论会于 1999 年 5 月 24 日至 28 日在湖南省张家界市成功举行.湖南省副省长潘贵玉给大会发了贺信,有 130 余位海内外专家学者参加了会议.本次会议以 21 世纪结构生物学为主题,重点交流中华学者(包括大陆、港澳、台湾及海外学者)在结构生物学研究领域所取得的最新结果和成就,介绍该领域的最新研究方法和技术,探讨 21 世纪结构生物学发展方向和应用前景.这是近年我国举行的规模最大的结构生物学会议,会议取得圆满成功.

(梁宋平)