

# 栽培大豆、半野生大豆、野生大豆 比较胚胎学研究\*

申家恒 田国伟 李玉芬 李慧荣  
王晓燕 张淑玲\* 张艳馥\*

(哈尔滨师范大学生物系)

## 摘 要

通过对栽培大豆、半野生大豆和野生大豆比较胚胎学研究,指出了三种类型大豆具有相同的胚胎学发育特征,这些特征如下:1. 雄性孢原为表皮下多细胞;小孢子母细胞减数分裂的胞质分裂为同时型;四分孢子主要为正四面体形,少数为左右对称形;成熟花粉粒为二细胞型;花药壁的发育属基本型;绒毡层细胞单核,属分泌型绒毡层。2. 单室子房;弯生胚珠,双珠被,厚珠心;胚珠亚表皮下多孢原;多数大孢子四分体线形排列;少数为“T”字形排列,合点端大孢子有功能;胚囊发育为蓼型,反足细胞短命。3. 大孢子发生较小孢子发生稍晚,但发育速度较快,后期雌、雄配子体同步成熟。4. 自花授粉;受精过程属有丝分裂前配子融合类型。5. 胚的发育属柳叶菜型;核型胚乳,胚乳发育中后期胚囊合点端存在胚乳吸器;胚珠合点端具承珠盘结构。

**关键词** 栽培大豆;半野生大豆;野生大豆;比较胚胎学

大豆原产于我国,而东北地区存在着极为丰富的大豆种质资源。多年来,对栽培大豆、半野生大豆和野生大豆的分类学、细胞学、遗传学及育种学等各领域均进行了大量的研究工作<sup>[1,2,4,8,12-14,16]</sup>,旨将三种类型大豆的进化关系有所揭示,以便充分利用现有的大豆种质资源。本文从胚胎学角度探讨栽培大豆、半野生大豆及野生大豆的异同,从而为研究大豆的进化关系提供基础资料。

\* 张淑玲、张艳馥均在克山师范专科学校生物科工作

本文于1991年3月21日收到。

This paper was received on March 21, 1991.

## 材料和方法

实验材料取自哈尔滨师范大学生物园内种植的栽培大豆(*Glycine max*)“黑农 26 号”、半野生大豆(*Glycine gracilis*)“龙 79—5102”,野生大豆(*Glycine soja*)“龙 79—0601”。取大小不等的花蕾和豆荚,固定于卡诺和 F. A. A 固定液中。埃氏苏木精整体染色。常规石蜡法制片。切片厚度为 8—12 微米。部分切片为孚尔根和 PAS 反应染色。

## 观察结果

通过对栽培大豆、半野生大豆和野生大豆的比较胚胎学研究,发现这三种类型大豆均具有相同的胚胎学发育特征,其观察结果如下。

### 一、小孢子发生与雄配子体发育

幼嫩花药在横切面四个角隅处的表皮下分化出多个孢原细胞。孢原细胞经一次平周分裂形成初生壁细胞和初生造孢细胞,后者经多次分裂形成次生造孢细胞。次生造孢细胞直接发育成小孢子母细胞。小孢子母细胞经减数分裂形成四分体。绝大多数四分体为正四面体形(图版 I, 1),少数为左右对称形。胞质分裂为同时型。同时,初生壁细胞经一次平周分裂形成两层次生壁细胞,两层次生壁细胞又分别进行一次平周分裂及多次垂周分裂形成四层细胞,由外至内依次为药室内壁、两层细胞的中层和最内层的绒毡层。按 Davis<sup>[17]</sup>划分标准,花药壁的发育属基本型。绒毡层细胞为单核,在小孢子母细胞时期,其细胞得到充分发育。

小孢子母细胞的减数分裂在同一药室内基本同步;在同一花药的不同药室之间,小孢子母细胞减数分裂不同步,彼此差一个时期左右。

随着胼胝质壁的解体,四个小孢子散开,其外壁呈收缩状态称为小孢子收缩期(图版 I, 2)。随后小孢子体积明显增大,花粉壁开始加厚,细胞质内无明显的液泡化,细胞核位于小孢子中央,此时为单核花粉时期(图版 I, 3、4)。随着花粉壁明显加厚并出现萌发孔,细胞质中小液泡融合成较大液泡,细胞核移向花粉壁一侧,形成单核靠边期(图版 I, 5)。小孢子核进行不均等有丝分裂,形成较大的营养细胞和较小的生殖细胞(图版 I, 5、6、7、8)。随着二细胞之间细胞壁的消失,生殖细胞变为圆球形,移向营养细胞的细胞质中,并靠近营养核(图版 I, 9、10、11)。

成熟花粉粒为二细胞型,具有三个萌发孔。生殖细胞呈细长梭状,染色较深;营养细胞核为圆球形,染色较浅(图版 I, 12)。

二细胞花粉时期,药室内壁细胞具“U”字形纤维加厚,中层解体,绒毡层细胞解体消失,只留有痕迹,因此绒毡层属分泌型。花粉成熟时,花药壁只余下表皮层和药室内壁。

### 二、大孢子发生与雌配子体发育

单室子房,侧膜胎座,每室内腹缝线处着生 2~4 个胚珠。胚珠弯生,双珠被,厚珠心。

胚囊发育为蓼型。

胚珠亚表皮下分化出多个孢原细胞(图版 I , 13), 其中一个孢原细胞直接发育成为大孢子母细胞。大孢子母细胞经减数分裂形成四个大孢子(图版 I , 14、15、16)。其排列方式多为线形, 个别为“T”字形排列。无论哪种排列方式的四分体均为合点端的大孢子具功能(图版 I , 17), 而其余的三个退化。

功能大孢子径向延长, 体积增大, 出现液泡形成单核胚囊(图版 II , 18)。后经二核胚囊(图版 II , 19), 四核胚囊(图版 II , 20)形成八核胚囊(图版 II , 21、22)。八核胚囊经历的时间极为短暂, 很快分化为细胞。合点端四个核分化出三个反足细胞和一个下极核, 珠孔端四个核分化出卵器和一个上极核(图版 II , 23)。成熟胚囊时期, 卵器由两个助细胞和一个卵细胞组成, 成“品”字形排列。卵细胞近洋梨形(图版 II , 24), 细胞核位于合点端, 核仁明显, 珠孔端为一大液泡, 细胞质内有淀粉粒。两个助细胞相靠, 其核位于珠孔端, 合点端为液泡占据。两极核融合为次生核位于卵细胞下方(图版 II , 24)。中央细胞的细胞质里含有大量的淀粉粒。反足细胞退化并留有痕迹。

雌蕊与雄蕊发育的相互关系列于表 1。

表 1 雌蕊与雄蕊发育的相互关系  
Table 1 Relationship of developing pistil and stamen

| 雌蕊发育时期   | 雄蕊发育时期                 |
|----------|------------------------|
| 未分化出孢原细胞 | 孢原细胞、造孢细胞、小孢子母细胞       |
| 孢原细胞     | 减数分裂期                  |
| 大孢子母细胞   | 减数分裂期、四分体              |
| 减数分裂期    | 四分体、小孢子                |
| 四分体      | 单核靠边期小孢子               |
| 单核胚囊     | 单核靠边期小孢子、小孢子有丝分裂、营养核形成 |
| 二核胚囊     | 营养核形成、生殖细胞向营养细胞内侵入     |
| 四核胚囊     | 营养核形成、生殖细胞向营养细胞内侵入     |
| 八核胚囊     | 二细胞花粉                  |
| 十细胞八核胚囊  | 二细胞花粉                  |
| 成熟胚囊     | 成熟二细胞花粉                |

三、受精作用

三种大豆的花均为蝶形花冠, 花冠尚未完全开张时, 花药均已散粉。花粉在柱头上萌发后长出花粉管。在花粉管中生殖细胞分裂产生两个精子。花粉管通过珠孔进入助细胞中, 释放两个精子于卵细胞与中央细胞之间。随后一个精子与卵细胞融合形成合子, 另一个精子与中央细胞的次生核融合成为初生胚乳核。通常精核与次生核的融合快于精卵核融合。具体过程同以前的报导<sup>[3]</sup>相同。受精作用属于有丝分裂前配子融合类型。

四、胚的发育

合子经过“休眠期”至分裂前, 其细胞体积大约为卵细胞的一半(图版 II , 25)。合子第一次分裂大多数为横分裂, 产生顶细胞和基细胞(图版 II , 26), 偶尔可见纵分裂。顶细胞与

基细胞各进行一次纵分裂,从而形成“田”字形四细胞原胚(图版Ⅱ,27)。四个细胞各进行一次纵分裂,形成由四个细胞的胚体部分和四个细胞的胚柄部分组成的八细胞原胚。随后,胚体细胞分裂速度明显加快。顶细胞分裂构成胚体,基细胞分裂构成胚柄。基细胞衍生物不参与胚体的建成,故它们的胚胎发育均为柳叶菜型。

球形胚时期,胚体部分可看到原表皮的分化。胚柄细胞为多列,每列为3~6个细胞组成,细胞质液泡减少,细胞质浓厚,胚柄充分发育(图版Ⅱ,28;图版Ⅲ,29)。

心形胚阶段,子叶原基出现,胚柄细胞开始径向延长,其细胞质与细胞核的着色力下降(图版Ⅲ,30、31)。

鱼雷胚时,随着两片子叶的延伸,子叶间的顶端分生组织分化出叶原基和芽原基。胚柄细胞的细胞核不明显,细胞质稀薄(图版Ⅲ,32)。

成熟胚时,整个胚呈弯曲状,占据了整个胚珠的绝大部分空间。成熟胚已分化出胚根、下胚轴、两对子叶原基和芽原基。胚柄呈退化的弯曲纤维状。

### 五、胚乳的发育

胚乳发育均为核型。初生胚乳核(图版Ⅲ,33)的分裂均先于合子。图版Ⅲ,34为合子期时初生胚乳核分裂形成两个胚乳游离核。当合子第一次分裂时,胚乳游离核通常为四至八个。胚乳核不断地以有丝分裂方式增加胚乳游离核的数目。球形胚以前,其分裂具有一定的同步性。球形胚早期时,胚乳游离核数目达百个以上,并沿胚囊壁四周分布,胚囊中央为大液泡所占据。球形胚中期,胚乳游离核之间以自由生长壁的形式进行细胞化(图版Ⅲ,35),其方向是自珠孔端向合点端延伸,从胚囊边缘向中央延伸。有时可将多个核围在其中形成多核的胚乳细胞(图版Ⅲ,36)。而后的胚乳细胞繁殖均以典型的有丝分裂方式进行,并表现为非同步性。胚囊合点端胚乳游离核始终不形成细胞(图版Ⅲ,37),而构成胚乳吸器。胚乳细胞的增加逐渐将胚乳吸器压向承珠盘方向(图版Ⅲ,38)。心形胚时期,随着胚体增大,胚乳细胞自珠孔端向合点端解体。合点端胚乳吸器内的细胞核融合,并逐渐解体(图版Ⅲ,39)。当胚成熟时,胚乳完全解体,只能在成熟胚的周围看到一层解体的胚乳痕迹。

胚和胚乳形成初期,合点端一群珠心细胞特化,细胞壁逐渐加厚,细胞质稀薄,细胞核明显,细胞排列紧密,成为承珠盘结构。在整个胚与胚乳发育阶段,承珠盘均存在(图版Ⅲ,37、40)。当胚即将成熟时,承珠盘才消失。

种皮只来源于外珠被。种子接近成熟时,种皮是由栅栏细胞、滴漏细胞层和受挤压的外珠被薄壁细胞组成。种子成熟时,种皮只余下栅栏细胞构成的表皮层和滴漏细胞层。

## 讨 论

Davis(1966)<sup>[17]</sup>曾对蝶形花亚科植物的胚胎特征进行了总结。三种类型大豆均为蝶形花亚科植物,除了花药壁的发育为基本型而与蝶形花亚科植物花药壁发育为双子叶型的结论不同外,其它胚胎学特征均保持一致。

我们观察的三种类型大豆,其绒毡层细胞均为单核,这与有的作者<sup>[20]</sup>认为大豆绒毡

层大多数为单核,少数为双核的结论略有不同,这个结果与另一些作者的观察一致<sup>[17,19]</sup>。

大豆雌性孢原的位置,不同作者观点不一致。有人<sup>[20]</sup>认为是表皮下单孢原,有人<sup>[18]</sup>认为是表皮下多孢原。我们的观察表明这三种类型大豆的雌性孢原,均为亚表皮下多孢原,其中只有一个孢原细胞直接发育成大孢子母细胞,而不象一些作者<sup>[9,18,20]</sup>描述的那样,大孢子母细胞来源于初生造孢细胞。

栽培大豆的起源与进化问题,多年来引起多方面专家的重视。不同学科研究的结果表明,我国 *Soja* 亚属存在三个种,即野生大豆(*Glycine soja*)、半野生大豆(*Glycine gracilis*)和栽培大豆(*Glycine max*)。无论从生态学、分类学、细胞学以及生物化学的研究中<sup>[1,2,5-7,10-15]</sup>,都明显证明野生、半野生和栽培大豆的亲缘关系极为密切,大部分作者<sup>[1,16]</sup>表达为野生大豆经过人工的定向培育选择,逐渐积累变异,经过半野生大豆的过程,逐渐演化成为栽培大豆。通过我们的工作,从胚胎学方面进一步证明:野生、半野生和栽培大豆的胚胎学发育特征是相同的,也进一步表明这三种类型大豆亲缘关系是相近的,从而为进一步探讨大豆的进化提供了基础资料。

## 参 考 文 献

- [1] 王金陵,1976:大豆的分类问题。植物分类学报,14(1):22~30
- [2] 王金陵,1980:黑龙江省野生、半野生大豆的观察研究。中国油料,3:48~53
- [3] 申家恒,1983:大豆受精作用的研究。植物学报,25:213~219
- [4] 申家恒、严国忠,1981:大豆自花授粉时花蕾形态特征的观察。中国油料,3:16~20
- [5] 庄炳昌、徐豹,1987:萌发过程中不同进化类型大豆种子贮藏蛋白的电泳分析。大豆科学,6(3):207~211
- [6] 庄炳昌、徐豹、路琴华,1988:萌发过程中野生大豆(*G. soja*)和栽培大豆(*G. max*)超氧化物歧化酶的变化。大豆科学,7(3):241~244
- [7] 庄无忌、韩华琼等,1984:栽培、野生、半野生大豆脂肪酸组成的初步分析研究。大豆科学,3(3):223~230
- [8] 何孟元,1963:大豆胚胎学研究 I. 胚和胚乳的发育。植物学报,11:318~328
- [9] 何孟元、周雅言等,1979:大豆胚胎学研究 II. 大豆的大小孢子发生。植物学报,21:157~162
- [10] 陈瑞阳、宋文芹等,1989:中国野生大豆类型及其细胞学研究。“中国植物学会五十周年年会学术报告及论文摘要汇编”PP.529
- [11] 李福山、常汝镇等,1986:栽培、野生、半野生大豆蛋白质含量及氨基酸组成的初步分析。大豆科学,5(1):65~73
- [12] 徐香玲、李集临等,1989:栽培大豆(*Glycine max*)与野生大豆(*Glycine soja*)、半野生大豆(*Glycine gracilis*)杂交的杂种 F<sub>1</sub> 代减数分裂行为的研究。大豆科学,8(3):233~245
- [13] 徐香玲、李集临等,1990:野生大豆(*G. soja*)半野生大豆、(*G. gracilis*)和栽培大豆(*G. max*)的核型分析。大豆科学,9(4):292~301
- [14] 徐豹等,1985:中国野生大豆(*G. soja*)种子蛋白质电泳的分析:Ti 和 Spl 各等位基因频率、地理分布与大豆起源地问题。大豆科学,4(1):7~14
- [15] 徐豹、庄炳昌等,1989:不同进化类型大豆种子超氧化物歧化酶的比较。植物学报,31(7):517~522
- [16] Caldxell, B. E., 1973: Soybeans: Improvement, Production, and Uses. American Society of Agronomy, Inc., Publisher. Madison, Wisconsin, USA. pp 75-120
- [17] Davis, G. L., 1966: Systematic Embryology of the Angiosperms. John Wiley and Sons, New York. pp 9~10, 201~203

- [18] George, G. P., R. A. George, and J. M. Herr, Jr., 1979. A comparative study of ovule and megagametophyte development in field-grown and greenhouse-grown plants of *Glycine max* and *Phaseolus aureus* (Papilionaceae). *Amer J Bot*, 66: 1033~1043.
- [19] Marc, C. A. and R. G. Palmer., 1979; A comparative light—and electron—microscope study of microsporogenesis in male sterile (ms) and male fertile soybean (*Glycine max* (L) Merr.) *Amer J Bot*, 66: 253~265.
- [20] Prakash, N., and Y. Y. Chan, 1976; Embryology of *Glycine max*. *Phytomorphology*, 26: 302~309.

STUDIES ON COMPARATIVE EMBRYOLOGY IN  
*GLYCINE MAX*, *G. GRACILIS* AND *G. SOJA*

Shen Jiaheng Tian Guowei Li Yufen Li Hueirong  
Wang Xiaoyan Zhang Shuling Zhang Yanfu

(Department of Biology, Harbin Normal University, Harbin 150080)

Abstract

Embryological features in *Glycine max*, *G. gracilis* and *G. soja* are similar, and these features are as follows: 1. Hypodermal male multicelled archesporium; simultaneous cytokinesis of microporocytes; predominant tetrahedral and a few isobilateral tetrads; two-celled pollen grain; basic type of wall development; granular tapetum with uninucleate cells. 2. Uniovary; occurrence of campylotropous, bitegminous, crassinucellate ovules; subhypodermal female multicelled archesporium; predominant linear and a few "T"—shaped megaspore tetrads with chalazal functional one; Polygonum type of female gametophyte; ephemeral antipodals. 3. The time of the microsporogenesis is later than that of the megasporogenesis, but the development speed of the female gametophyte is faster than that of the male gametophyte, and consequently the male and female gametophytes mature at the same time. 4. Self-pollination; premitotic type of syngamy in fertilization. 5. Onagrad type of embryogeny; nuclear type of endosperm with a chalazal haustorium; ovule with a hypostase at chalaza.

Key words *Glycine max*; *G. gracilis*; *G. soja*; Comparative embryology

## 图 版 说 明

图版 I : (1—12.  $\times 1200$ ; 13—16.  $\times 600$ )

1. 小孢子四分体。2. 收缩期小孢子。3、4. 带有加厚壁的小孢子。5—7. 小孢子有丝分裂的前期、中期和后期。8. 生殖细胞与营养细胞, 二者之间存在细胞壁。9. 二细胞花粉, 生殖细胞与营养细胞之间细胞壁逐渐消失。10、11. 二细胞花粉, 圆球形生殖细胞浸入营养细胞质中。12. 成熟花粉粒, 生殖细胞呈梭状。13. 亚表皮下多细胞孢原, 此切片只能看到一个孢原细胞。14. 大孢子母细胞, 示减数分裂中期 I。15. 二分体时期。16. 大孢子四分体。

图版 II : (17—28.  $\times 600$ )

17. 功能大孢子。18. 单核胚囊。19. 二核胚囊。20. 四核胚囊, 珠孔端一个核在另一相邻切片上。21、22. 同一胚珠的两个相邻切片, 示合点端三个反足细胞, 靠在一起的两个极核及珠孔端尚未分化的三个核。23. 七细胞八核胚囊, 可见两个反足细胞、一个卵细胞、一个助细胞和带有两个极核的中央细胞。24. 成熟胚囊, 可见带有一个次生核的中央细胞、一个高度液泡化的卵细胞。25. 合子。26. 二细胞原胚。27. 四细胞原胚。28. 棒状胚。

图版 III : (29—30, 33—36, 40.  $\times 600$ ; 31—32, 37—39.  $\times 300$ )

29. 球形胚。30. 扁球形胚。31. 心形胚。32. 鱼雷形胚时期的胚柄(箭头)。33. 初生胚乳核。34. 两个游离核时期的胚乳。35. 胚乳细胞以“自由生长”壁形式(小箭头)和正常有丝分裂形式(大箭头)形成。37. 胚乳合点端吸器及胚珠中的承珠盘。38. 胚乳吸器逐渐压向承珠盘一侧。39. 心形胚时期的胚乳吸器, 合点端游离核已退化。40. 承珠盘。

## Explanations of Plates

Plate I : (Figs. 1—12.  $\times 1200$ ; Figs. 13—16.  $\times 600$ )

Fig. 1. The tetrad stage of microspore.

Fig. 2. The micropore with a shrunk wall.

Fig. 3, 4. The microspore with a thick wall.

Fig. 5, 6, 7. The prophase, metaphase and anaphase in mitosis of microspore.

Fig. 8. The telophase in mitosis of microspore. The generative cell and vegetative cell formed, and there is a cell wall between the two cells.

Fig. 9. Two-celled pollen with an unclear wall between the generative cell and vegetative cell.

Fig. 10, 11. Two-celled pollen with an elliptical generative cell which has entered the cytoplasm of the vegetative cell.

Fig. 12. Matural pollen grain with a long and thin spindle-shaped generative cell.

Fig. 13. Subhypodermal multicelled archesporium, only seeing one in this section.

Fig. 14. The megasporocyte, showing metaphase I in meiosis.

Fig. 15. The dyad stage.

Fig. 16. The tetrad stage of megaspore.

Plate II (Figs. 17—28.  $\times 600$ )

Fig. 17. The functional megaspore.

Fig. 18. One—nucleate embryo sac.

Fig. 19. Two—nucleate embryo sac.

Fig. 20. Four—nucleate embryo sac, one micropylar nucleus existing in another adjacent section.

Fig. 21, 22. Two adjacent sections from same ovule, showing three close antipodals at the chalazal end, two close polar nuclei and three undifferentiated nuclei at the micropylar end.

Fig. 23. Seven cells and eight—nucleate embryo sac, showing two antipodals, one egg cell, one synergid of two synergids and a central cell with two close polar nuclei in this section.

Fig. 24. Mature embryo sac containing a central cell with a secondary nucleus, a high vacuolar egg cell. Two synergids not existing in this section. Three antipodals have degenerated.

Fig. 25. Zygote

Fig. 26. Two—celled proembryo.

Fig. 27. Four—celled proembryo.

Fig. 28. Stick—shaped proembryo.

Plate ■ (Figs. 29, 30, 33—36, 40.  $\times 600$ ; Figs. 31, 32, 37—39.  $\times 300$ )

Fig. 29. Globular pr. embryo.

Fig. 30. Oblate proembryo.

Fig. 31. Heart—shaped embryo.

Fig. 32. The suspensor in torpedo—shaped embryo stage (arrow).

Fig. 33. The primary endosperm nucleus.

Fig. 34. Two free nuclei stage of endosperm.

Fig. 35. Endosperm cells forming in "free—growth" walls form (smaller arrow) and in normal mitosis form (larger arrow).

Fig. 36. Endosperm cells, showing an endosperm cell contained many nuclei forming in "free—growth" wall form.

Fig. 37. Endosperm haustorium at chalazal end and hapostase in ovule.

Fig. 38. The endosperm haustorium is pressed gradually on the side o hapostase.

Fig. 39. The endosperm haustorium with some degenerative nuclei at chalazal end and some free nuclei at micropylar end during the heart—shaped embryo stage.

Fig. 40. The hapostase.