

文章编号: 1000-5692(2006)01-0056-05

# 山核桃雄蕊发育的解剖学研究

黄有军<sup>1</sup>, 王正加<sup>1</sup>, 郑炳松<sup>1</sup>, 黄晓敏<sup>2</sup>, 黄坚钦<sup>1</sup>

(1. 浙江林学院 林业与生物技术学院, 浙江 临安 311300; 2. 浙江省慈溪市胜山初级中学, 浙江 慈溪 315323)

**摘要:** 利用石蜡制片技术从显微水平上跟踪了山核桃 *Carya cathayensis* 雄蕊发育过程, 以掌握山核桃的生殖发育规律。研究表明: ①3月下旬在雄花原基顶部形成雄蕊原基, 4月中旬形成雄蕊并进一步分化。②4月下旬, 花药内形成花粉囊, 花粉母细胞减数分裂形成四分体, 四分体解体产生单胞花粉粒, 中层和绒毡层在花粉发育过程中逐渐消失。③5月上旬形成2-胞花粉粒, 花粉散出, 花序凋谢。④建立了山核桃雄蕊发育外部形态与解剖构造之间的对应关系。图1表2参18

**关键词:** 植物学; 山核桃; 花芽分化; 雄蕊发育

**中图分类号:** S718.3; Q944.58

**文献标识码:** A

山核桃 *Carya cathayensis* 为胡桃科 Juglandaceae 山核桃属 *Carya* 乔木, 是我国特有的优质干果和木本油料树种<sup>[1]</sup>。山核桃主要分布于浙皖交界的天目山区, 地理位置位于 29°~31°N, 118°~120°E, 主要包括浙江省的临安、淳安、安吉、建德以及安徽省的宁国、歙县、绩溪、旌德等县(市)<sup>[1~3]</sup>, 生于海拔 200~1 200 m 的山麓林中或山谷, 喜冬暖夏凉, 雨水充沛, 空气湿润, 光照温和, 土层深厚的山区环境<sup>[1,2]</sup>。山核桃核仁营养丰富, 风味独特, 富含人体所必需的钾、钙、镁、钠等矿质元素及不饱和脂肪酸<sup>[4]</sup>, 具润肺滋补功效, 可降低血脂, 预防冠心病等高危疾病。山核桃树体通直, 木材坚硬, 纹理美观, 抗腐抗韧强, 在军工、船舶和建筑等行业有广泛用途<sup>[5]</sup>。山核桃越来越受到人们的青睐, 产品供不应求。长期以来山核桃一直处于野生半野生状态, 存在林内分化明显, 种质不纯, 经营管理粗放, 落花落果现象严重, 产量低, 大小年现象突出等问题, 严重制约了山核桃的发展<sup>[6]</sup>。针对这些实际问题, 科研工作者做了不少研究<sup>[7~12]</sup>, 主要侧重于应用性研究。在基础研究方面, 黎章矩等<sup>[13]</sup>对山核桃的经济价值和生物学特性进行了初步研究; 此后, 黎章矩<sup>[14~17]</sup>、谷澍芳<sup>[18]</sup>先后对山核桃生长发育年周期, 雌雄花芽的分化和发育, 花芽分化与开花习性, 芽、梢发育状况与结果关系等进行了研究。但在山核桃胚胎学领域(包括雌雄蕊发育、雌雄配子体的形成和发育、双受精过程、胚和胚乳的发育以及种子和果实的发育等)尚未有一全面系统的研究。为此, 作者开展了山核桃的雄蕊发育研究, 现报道如下。

## 1 材料与方法

实验材料于 2004 年取自浙江省临安市太湖源镇白沙村 1 株 30 年生的山核桃孤立木。

收稿日期: 2005-03-18; 修回日期: 2005-10-29

基金项目: 浙江省自然科学基金重大项目(ZA0208)

作者简介: 黄有军, 讲师, 博士研究生, 从事林木遗传育种研究。通讯作者: 黄坚钦, 教授, 博士, 从事发育植物学研究。E-mail: huangjq@zjfc.edu.cn

取芽(后期是花序)时间依次是 3 月 16 日、3 月 26 日、4 月 2 日、4 月 6 日、4 月 10 日、4 月 14 日、4 月 17 日、4 月 22 日、4 月 25 日、4 月 28 日、5 月 2 日、5 月 5 日和 5 月 13 日。取芽(花序)部位固定在短果枝形态学下端的第 1 个芽(花序)。材料用于石蜡制片,BH-2 型 Olympus 显微镜镜检和拍摄。

2 结果与分析

2.1 雄蕊形成期

时间是3月下旬至4月中旬。3月中旬,花序轴上的每一小花尚处于1个大苞片、2个小苞片和1个雄花原基阶段。到3月下旬,有的雄花原基顶部已变平变宽,有的则出现了2个雄蕊原基(图1-1)。之后,雄蕊原基不断形成并分化(图1-2),于4月中旬雄蕊初步成形(图1-3)。作者还观察到,雄花芽的分化是离基发育的,即从花序轴的基部向顶端逐渐发育成熟。以4月17日为例,当基部小花已经形成1个大苞片、2个小苞片和5~7枚雄蕊的时候,位于顶端的小花尚处于1个大苞片、2个小苞片和1个雄蕊原基的状态。

2.2 花药形成期

时间是4月中旬至5月上旬。雄蕊进一步分化,产生花药。花药形成初期是一团同形的幼嫩的分裂活跃的细胞。接着花药继续分化,形成具有4个花粉囊的花药(图1-4)。此时位于花药表皮下的花粉囊壁已经可以清楚的看到分层,即纤维层、中层和绒毡层。纤维层细胞起初与表皮细胞一样均呈扁长形,但比表皮细胞大(图1-5)。接着纤维层细胞变得径向伸长,其细胞壁除了外切向壁是薄壁之外,其余各壁均带状加厚(图1-6)。中层由2层细胞组成,在花药形成初期它们体积偏小。之后细胞逐渐变大,继而在花粉粒发育过程中被吸收,以致到5月初,该层细胞消失。花药形成初期绒毡层细胞相互排列紧密,之后细胞彼此独立,胞质变浓,细胞体积逐渐变小;至5月初仅留下1条带状残迹(图1-6)。至此,花药基本发育成熟,花粉囊内含有大量花粉粒;而中层和绒毡层已消失,仅留下表皮和完整的纤维层。此后纤维层断裂,花粉囊开裂,花粉散出。

2.3 花粉粒的形成

时间是4月下旬。花粉囊内的造孢组织分裂增殖形成花粉母细胞。花粉母细胞核大胞质浓,细胞之间排列紧密(图1-4)。接着出现四分体,组成四分体的4个细胞排列成四面体结构(图1-5)。继而,四分体的4个细胞彼此分离,形成4个单胞花粉粒。到5月初,花粉囊内已观察不到四分体。

2.4 花粉粒的发育

时间是4月下旬至5月上旬。由四分体彼此分离形成的花粉粒球形,单核,壁薄,质浓,核位于中央。接着,花粉粒的大部分空间被大液泡占据;细胞核因受大液泡挤压而靠近花粉壁(图1-7)。然后,部分花粉粒已进一步发育成为2-胞花粉粒。在花粉粒内存在2个子核:生殖核和营养核。生殖核较小,贴近花粉壁;营养核较大,向着中央大液泡(图1-8)。

2.5 雄蕊外部形态变化及与解剖结构之间的对应关系

对各时期山核桃雄蕊的外部形态做了描述和测定(表1)。

表 1 山核桃雄蕊发育外部形态变化

Table 1 External morphology of stamen development on *Carya cathayensis*

日期/ (月日)	花序长/ cm	叶柄长/ cm	叶长/ cm	外部形态描述	解剖结构
04-10				芽锈黄色	雄蕊原基进一步分化
04-14	0.8			花绽放,暴露出3个花序	雄蕊原基进一步分化
04-17	1.3	3.6	2.4	新叶尚未展开,紫色;雄花序穗状,3个簇生于花序柄上	形成雄蕊,花药尚未分化形成花粉囊
04-22	5.2	7.2	5.6	叶片已完全展开,奇数羽状复叶,互生,小叶具锯齿;雄花无花被,具1个大苞片,2个小苞片	具4个花粉囊的花药(花粉囊壁分层明显)、花粉母细胞减数分裂
04-25	5.7	7.9	7.1	叶片转绿;雌花序伸长;雌花芽小,肉眼不易观察	出现花粉四分体
04-28	7.0	7.7	7.6	少量花粉散出;雌花芽3个凸起明显	单胞花粉粒
05-02	7.8	7.1	10.0	大量花粉散出;雌花的花萼、花冠明显,柱头明显	单胞花粉粒
05-05	7.3	7.6	10.3	花序变黑和脱落	2-胞花粉粒

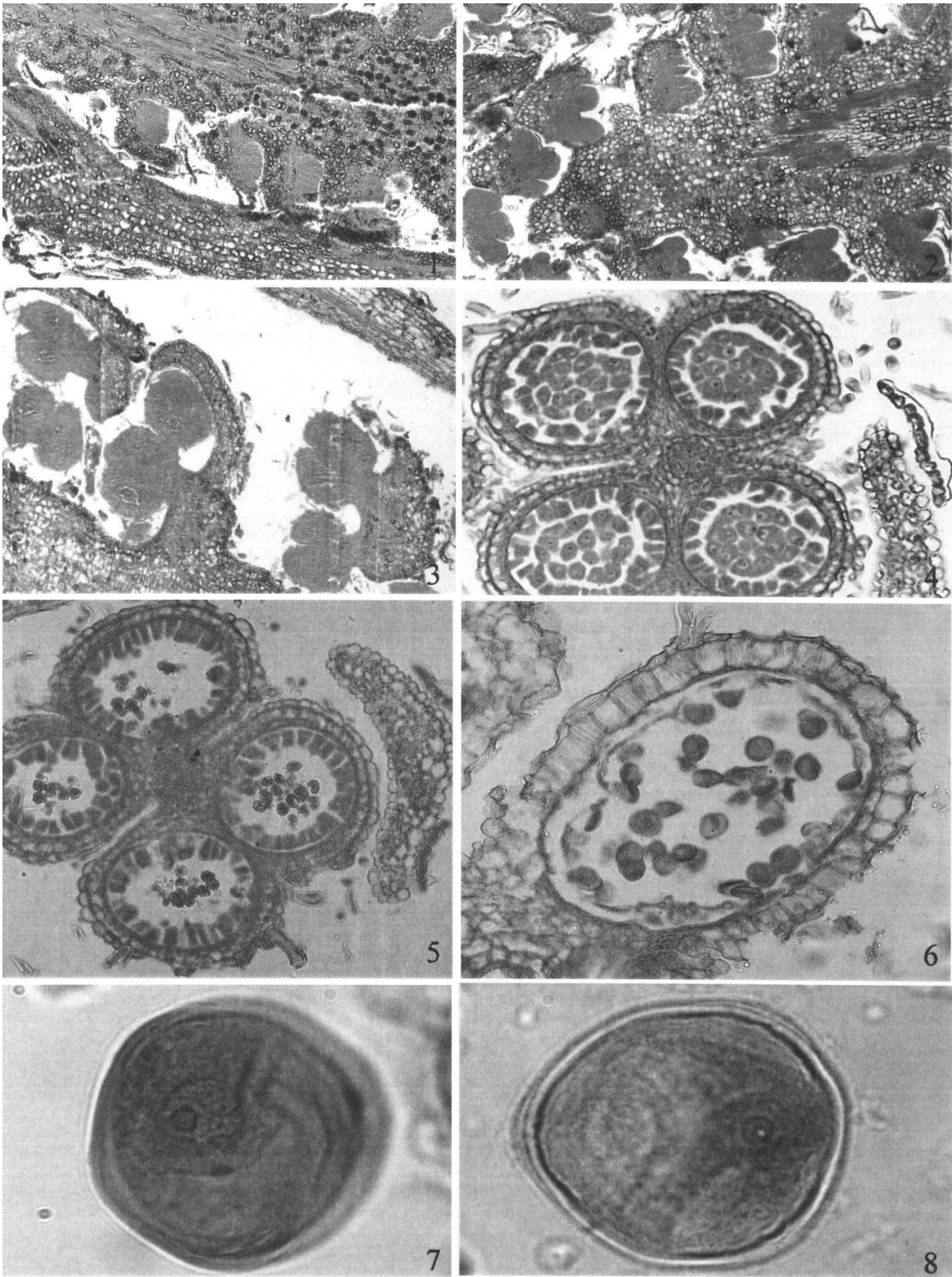


图 1 山核桃雄蕊发育各阶段解剖结构

Figure 1 Anatomic structure of stamen developmental stages of *Carya cathayensis*

1. 雄蕊原基形成(40×) stamen primodium formation (40×); 2. 雄蕊原基分化(40×) stamen primodium differentiation (40×); 3. 雄蕊初步成形(40×) stamen figuration (40×); 4. 具 4 个花粉囊的花药(200×) anther with 4 pollen sacs (200×); 5. 形成四分体(100×) tetrads (100×); 6. 中层和绒毡层解体(200×) middle layer and tapetum disorganization (200×); 7. 单胞花粉粒(1 000×) sigle-cell pollen (1 000×); 8. 2-胞花粉粒(1 000×) double-cell pollen (1 000×)

3 结论与讨论

雄蕊各阶段的发育时期如表 2。

表 2 雄蕊发育各阶段的发育时期  
Table 2 Periods of stamen development

雄蕊发育阶段		发育时期
雄蕊形成期	3 月下旬至 4 月中旬	3 月中旬——雄花原基阶段
		3 月中旬——雄蕊原基阶段
		4 月中旬——雄蕊成形
花药形成期	4 月中旬至 5 月上旬	
花粉粒的形成	4 月下旬	
花粉粒的发育	4 月下旬至 5 月上旬	

黎章矩<sup>[7]</sup>主要研究了山核桃的雌雄花芽的分化过程，对雄蕊发育也有涉及，指出 3 月下旬雄花原基恢复分化并延续到 4 月上旬，至 4 月中旬初期产生雄蕊原基，4 月中旬后期分化形成花药和花丝。4 月下旬出现花粉母细胞，5 月初减数分裂产生四分体，5 月上旬产生单核花粉粒，5 月中旬散粉。作者的研究与之基本吻合，但自雄蕊原基出现以及以后的各发育阶段时间都比他们所述的时间要稍早一些。这可能与观察地点、遗传差异和气候变暖等不无关系。当然，在他们的研究基础上，作者借助现代先进的显微设备和图像系统专门对雄蕊发育过程(尤其四分体产生、花粉囊壁和花粉粒的发育等)进行了跟踪并作了全面的研究。

山核桃雄花芽的分化是从花序轴的基部向顶端逐渐发育成熟的。

建立了山核桃雄蕊发育的外部形态与解剖结构之间的对应关系，这对从外部形态来判断雄花芽的分化程度，以及确定取材时间具有重要的指导意义。

参考文献：

[ 1 ] 张若蕙, 路安民. 中国山核桃属研究[ J ]. 植物分类学报, 1979, 17 (2): 40—44.

[ 2 ] 匡可红. 中国植物志: 第 21 卷 胡桃科[ M ]. 北京: 科学出版社, 1979: 6—44.

[ 3 ] GRAUKE L J, WOOD B W, PAYNE J A. Genetic resources of *Carya* in Vietnam and China [ J ]. *Annu Rpt N Nut Growers Assn*, 1991, 82: 80—87.

[ 4 ] 王翼平, 李亚南, 马建伟. 山核桃仁中主要营养成分的研究[ J ]. 食品科学, 1998, 19 (4): 44—46.

[ 5 ] 柯病凡, 江泽慧, 王传贵, 等. 珍稀及待开发树种材性及用途的研究[ J ]. 安徽农业大学学报, 1994, 21 (4): 381—428.

[ 6 ] 程晓建, 黄坚钦, 郑炳松, 等. 山核桃研究进展[ J ]. 浙江林业科技, 2002, 22 (3): 19—42.

[ 7 ] 黎章矩, 夏道鸿, 施拱生. 山核桃种间杂交试验研究[ J ]. 浙江林学院科技通讯, 1983 (1): 47—48.

[ 8 ] 黄坚钦, 章滨森, 陆建伟. 山核桃嫁接愈合过程的解剖学观察[ J ]. 浙江林学院学报, 2001, 18 (2): 111—114.

[ 9 ] 朱玉球, 廖望仪, 黄坚钦, 等. 山核桃愈伤组织诱导的初步研究[ J ]. 浙江林学院学报, 2001, 18 (2): 115—118.

[ 10 ] 黎章矩. 关于山核桃大小年的探讨[ J ]. 浙江农业科学, 1964 (8): 446—451.

[ 11 ] 黎章矩. 山核桃保花保果技术研究[ J ]. 林业科学, 1983, 29 (4): 360—365.

[ 12 ] 唐陆法, 鲁学忠, 俞春来, 等. 山核桃虫害防治对策[ J ]. 浙江林业科技, 1998, 18 (5): 54—57.

[ 13 ] 黎章矩. 山核桃经济价值和生物学特性初步研究[ J ]. 天目林学院研究报告, 1964 (2): 2.

[ 14 ] 黎章矩. 山核桃生长发育年周期的研究[ J ]. 浙江林学院科技通讯, 1982 (1): 54—56.

[ 15 ] 黎章矩. 山核桃花芽分化与开花习性的初步研究[ J ]. 经济林研究, 1984, 2 (1): 28—37.

[ 16 ] 黎章矩. 山核桃芽、梢发育状况和结果关系的研究[ J ]. 浙江林学院学报, 1985, 2 (2): 27—32.

[ 17 ] 黎章矩. 山核桃花芽分化与开花习性的研究[ J ]. 南京林业大学学报, 1986, 10 (3): 37—43.

[ 18 ] 谷澍芳. 山核桃雌花芽的分化与雌花发育的现象[ J ]. 浙江林学院学报, 1984, 1 (1): 15—20.

Anatomy of stamen development on *Carya cathayensis*

HUANG You-jun<sup>1</sup>, WANG Zheng-jia<sup>1</sup>, ZHENG Bing-song<sup>1</sup>, HUANG Xiao-min<sup>2</sup>, HUANG Jian-qin<sup>1</sup>

(1. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. Shengshan Junior Middle School, Cixi 315323, Zhejiang, China)

**Abstract:** To master the development law of reproduction on *Carya cathayensis*, flower-bud differentiation was studied by paraffin section. The results indicates that: (1) Stamen primordia form from the apex of a male-flower primordium in the last ten days of March next year, then stamens form and further differentiate in the middle ten days of April. (2) In the last ten days of April, 4 pollen sacs form in a stamen, then tetrads emerge in a pollen sac for pollen mother cells' meiosis. Later, tetrads are separated to 4 single-cell pollens. Middle layer and tapetum disappear gradually during the pollen development. (3) 2-cell pollens form and escape from pollen sacs, and then, inflorescences shed in the first ten days of May. (4) Corresponding relationship is established between external forms and anatomical structure. [Ch, 1 fig. 2 tab. 18 ref.]

**Key words:** botany; *Carya cathayensis*; flower-bud differentiation; stamen development

万方数据《中国期刊引证研究报告》2004 年  
浙江版部分科技期刊影响因子

序号	期刊名	总被引 频次	影响 因子	序号	期刊名	总被引 频次	影响 因子
1	中国水稻科学	937	1.224	26	浙江科技学院学报	49	0.232
2	茶叶科学	398	1.027	27	浙江工业大学学报	164	0.224
3	中华急诊医学杂志	1282	0.990	28	浙江林业科技	261	0.217
4	水处理技术	836	0.779	28	丝绸	237	0.217
5	材料科学与工程学报	890	0.764	28	浙江海洋学院学报: 自然科学版	171	0.217
6	浙江林学院学报	523	0.671	31	现代纺织技术	63	0.197
7	高校化学工程学报	525	0.665	32	浙江师范大学学报: 自然科学版	135	0.190
8	环境污染与防治	682	0.556	33	嘉兴学院学报	106	0.172
9	竹子研究汇刊	354	0.546	34	茶叶	146	0.170
10	浙江中医杂志	772	0.489	35	浙江中西医结合杂志	475	0.164
11	浙江大学学报: 工学版	509	0.487	36	杭州电子科技大学学报	92	0.161
12	浙江大学学报: 理学版	387	0.484	37	浙江理工大学学报	84	0.160
13	浙江大学学报: 农业与生命科学版	835	0.483	38	中国计量学院学报	57	0.152
14	浙江大学学报: 医学版	368	0.456	39	温州医学院学报	232	0.143
15	中国肿瘤	696	0.388	40	轻工机械	60	0.134
16	中国现代应用医学	687	0.382	41	宁波大学学报: 理工版	94	0.133
17	肝胆胰外科杂志	480	0.368	42	能源环境保护	111	0.129
18	科技通报	260	0.360	43	浙江水利水电专科学校学报	55	0.120
19	实用肿瘤杂志	591	0.342	44	浙江化工	141	0.112
20	浙江农业科学	270	0.336	45	大坝与安全	51	0.097
21	浙江农业学报	296	0.331	46	浙江电力	66	0.079
21	眼视光学杂志	190	0.331	47	浙江临床医学	272	0.077
23	新型建筑材料	430	0.301	48	深冷技术	39	0.061
24	肿瘤学杂志	213	0.250	49	浙江气象	17	0.051
25	浙江中医学院学报	602	0.244	50	浙江水利科技	45	0.047