

77-86, 121 中版2页

第21卷 第1期
1993年1月西北农业大学学报
Acta Univ. Agric. Boreali-occidentalisVol.21 No.1
Jan. 1993

薯蓣零余子发育与形态学本质探讨

谢德铨 杨培君 曹祥志 张培源

(汉中师范学院生物系, 陕西汉中·723000)

摘 要 薯蓣零余子的原基起源于叶腋表层 1~3 层细胞。初期, 原基细胞团分化为内外两部分组织: 外侧为薄壁组织及紧邻其内的囊状初生加厚分生组织, 内侧为薄壁组织。初生加厚分生组织主要向内衍生细胞, 它们分化为薄壁组织和散生其中的有限外韧维管束。零余子的外形多样, 常呈块状, 无节, 基部有 1~3 个不定芽。从零余子原基外起源、幼期与叶芽间存在过渡型、有限外韧维管束和散生中柱等特点分析, 表明其形态本质为茎; 从零余子的芽为内起源、无顶端分生组织, 主要靠初生加厚分生组织增大体积分析, 则它又属于一种特殊的变态茎。

关键词 薯蓣; 形态发生; 变态; 形态学 / 零余子

中图分类号 S632.101

薯蓣(*Dioscorea opposita* Thunb.)又名山药, 是薯蓣科一年生缠绕草本植物。零余子是薯蓣地上茎叶腋中生长出的块状、肉质变态器官, 常用于繁殖、更新种苗^[1,2]。通常认为零余子是腋芽形成的地上变态茎, 故有“小块茎”、“珠芽”之称^[2,3]; 斋藤隆认为, 珠芽是腋芽变态, 茎蔓最下部节上的珠芽形成新块茎, 两者着生部位很相近, 故称为“地上块茎”^[4]。但是, 对于零余子的发生、发育和内部结构, 尚未见报道, 对其形态本质存在着不同看法。本文对此作一初步探讨。

1 材料与方法

研究材料产于陕西留坝县庙台子山坡(海拔 1 300 m)的野生种, 移植于汉中师院生物园内。分期采摘不同发育时期的零余子用以观察其发育过程。FAA 固定。石蜡法制作纵横切片, 切片厚度 8~14 μm , 番红-固绿染色。

2 观察结果

2.1 外部形态

零余子是地上茎叶腋中长出的一种变态器官。外形呈块状、球状、柱状等, 也有呈倒“人”字形, 通常大如小指, 肉质。基部具一个与叶腋相连的细短柄, 柄附近有 1~3 个芽。表面无节、叶、腋芽, 但可见多数呈螺旋状均匀分布, 尖端向上的不定根及其生长点。长成的零余子中下部的不定根可长达 3 mm, 但其两端的较短, 仅可见其生长点。已长出的不定根因木质化而失去生长能力, 只有未伸出的经休眠后可继续生长。其表面覆盖叠生木栓(图版 I-1; II-15, 16)。

收稿日期 1991-12-17

* 本系 86 级学生, 曾参加了部分工作, 参加工作的还有牛文红、文湘昀同学。

2.2 内部结构

长成的零余子由表皮、薄壁组织、初生加厚分生组织、内生薄壁组织和散生在其中的有限外韧维管束组成。表皮细胞略呈方形,切向稍扁,具有茎表皮细胞的特征。表皮下 1~10 余层(各部层数极不相同)为多角形的薄壁组织细胞,细胞中不含淀粉粒,其内侧为初生加厚分生组织,中央为薄壁组织和散生维管束。薄壁组织细胞呈等径多角形,含有大量的淀粉粒(图版 I -11, 12); 维管束为有限外韧型(图版 II -17)、弯曲,多数呈纵向分布。

2.3 发生与发育

零余子生于叶腋内,由腋芽外侧的叶腋部分细胞形成的原基发展而来。其腋芽为叶芽,结构正常(图版 I -2)。当零余子发育时,此芽通常不再生长。腋芽长至 0.2~2.5 mm 时,外侧叶腋部分表层细胞(1~3 层)分裂形成零余子原基(图版 I -3)。此后,原基表皮细胞行垂周分裂,增加表皮面积;而表皮下的细胞主要行平周分裂,增加细胞层数,这些细胞通常呈径向排列(图版 I -4),随后分化成多角形的薄壁组织细胞,并形成直径约 0.5 mm,呈圆形、椭圆形、长方形等的细胞团。以后,其中央细胞内积累淀粉粒,有些细胞陆续分化出原形成层束;而表皮下的 10 余层细胞则分化为不含淀粉粒的薄壁组织细胞。当原基的直径达 0.5~1 mm 时,在外部的薄壁组织内侧出现初生加厚分生组织(图版 I -5, 11, 12)。

当零余子原基发育成直径 1~1.5 mm 时,紧邻初生加厚分生组织外侧薄壁组织内产生 1~3 个不定芽原基。此时,已具有零余子的基本形态和结构,可称为幼零余子。不定芽的生长锥有一层原套细胞包围,其内为多数呈多角形、方形的原体细胞(图版 II -13, 14)。不定芽经休眠后方能萌发。幼零余子与叶芽的结构有明显区别,两者间也存在一些过渡类型(图版 I -1, 2, 4-10)。

零余子发育的全过程中,均可从表面下数层新产生的薄壁组织内发生不定根原基(图版 I -9; II -14),有的即可发育成不定根,其内部的细胞分化出维管束,并与零余子的维管束相连。

初生加厚分生组织呈囊状,其细胞主要行平周分裂,向外产生少量的薄壁细胞;而向内则产生大量的细胞,分化为薄壁组织和有限外韧维管束(图版 I -11, 12; II -15)。零余子各部分的初生加厚分生组织细胞分裂频率不相同,从而衍生细胞数量不一,成各种形状。通常高频率分裂的细胞集中在一个狭窄的区域,成为类似“顶端分生组织”的分生区(图版 II -16)、形成新的“顶端”(非形态学顶端),成长柱状;若其两侧各有一个“顶端分生组织”则成倒“人”字形;若分裂频率从基部向上渐高则呈球形。在生长后期,温度、营养等不足,则初生加厚分生组织衍生的细胞减少(图版 II -15)。

当零余子的直径达 2~2.5 mm 时,初生加厚分生组织外侧的数层细胞处的一层薄壁细胞经几次平周分裂,其衍生的细胞的细胞壁渐木栓化,形成叠生木栓层。以后,在紧邻老叠生木栓层内侧的薄壁细胞还可以同样的方式形成几层叠生木栓层(图版 II -15)。

3 讨 论

通常认为零余子是由腋芽发育而来,是一种地上变态茎,也称为珠芽^(2,3)。斋藤

隆则认为珠芽是腋芽的变态, 茎蔓最下部节上的珠芽形成新块茎, 它在茎上的着生部位与地下茎很相近, 故称“地上块茎”⁽⁴⁾。观察结果表明, 零余子无真正的顶端分生组织结构, 主要依靠囊状初生加厚分生组织进行不均匀的生长, 而成各种形状。其生长无明显的向性。而薯蓣的地下茎特有的根尖状结构, 顶端分生组织向前后均产衍生细胞, 从而垂直向地生长, 并呈圆柱状^(1,5,6)。因而, 两者有明显的不同。

通过观察, 零余子发生于叶腋, 属外起源, 其发生时间及形态都与叶芽不同, 但两者间存在一些过渡类型的结构, 它们可能是同质的。此外, 零余子的芽为内起源, 应属于不定芽性质, 发生时间与初生加厚分生组织的发生有一定关系。不定根也是内起源, 其分布比较固定。从以上特点分析又与一般变态茎不同。通常, 植物的维管系统是一种重要而稳定的结构, 零余子具有限外韧维管束和散生中柱, 也表明它的形态学本质是单子叶植物茎^(1,7~11)。从而可以认为, 它是一种适应贮藏、繁殖机能的地上变态茎。由于它的一些重要特征明显不同于常见的变态茎, 因而应属于一种特殊的变态茎。

关于单子叶植物初生加厚分生组织的功能, 长期以来存在着争论。Eckhardt (1941), Ball (1941), Clowes (1961) 和 DeMason (1979) 认为初生加厚分生组织是茎内初生组织的主要来源。DeMason 用 H^3 校记测定在洋葱 (*Allium cepa*) 鳞茎初生加厚生长过程中有丝分裂主要发生在初生加厚分生组织中⁽¹²⁾。而 Zimmermann 和 Tomlinson (1968) 认为初生加厚分生组织与茎轴的加厚无关, 大量的初生加厚实际上是该分生组织下方或内侧的弥散生长。Stevenson 研究龙舌兰科一植物茎加厚生长中, 发现在幼苗阶段, 初生加厚分生组织主要参予皮层的径向生长, 而中柱的扩大主要由于肋状分生组织活动的结果⁽¹³⁾。

Stevenson *et al.* 在研究 *Cordyline terminalis* 的初生和次生加厚生长之间的关系中指出, 初生加厚分生组织是次生加厚分生组织分化的必须前提, 二者在轴器官中存在一中断区, 前者主要进行伸长生长, 而后者进行轴的加粗生长⁽¹⁴⁾。从上述观察结果反映, 零余子体积的增大主要依靠初生加厚分生组织的细胞分裂和衍生细胞的生长。这一结果与 Ball 和 DeMason 等的观点一致⁽¹²⁾。

DeMason 对洋葱鳞茎的解剖观察发现, 在纵切面上, 初生加厚分生组织的形状与茎的外周轮廓平行, 幼苗阶段横切面呈双凸形, 而在成长阶段则变成心形⁽¹⁵⁾。零余子各部分的初生加厚分生组织不同的分裂频率使它具有不同的形状。此种观察结果又与 DeMason 的观察类同⁽¹²⁾。从而说明初生加厚分生组织各处分裂频率不尽相同, 可能与此种器官的形态发生有关, 其生物学意义尚有待进一步探讨。

参 考 文 献

- 1 谢德铭. 薯蓣贮藏器官形态学本质的探讨. 汉中师院学报(自然科学版), 1990(2): 61~66
- 2 李家文等著. 蔬菜栽培学各论(北方本). 北京: 农业出版社, 1980: 286~290
- 3 赵荣琛著. 蔬菜栽培学. 北京: 高等教育出版社, 1959: 456
- 4 斋藤隆. 块茎类与块根类的形成与肥大. 见: 蔬菜译丛(二). 北京: 农业出版社, 1983: 25~26
- 5 谢德铭. 薯蓣根—茎顶端分生组织的解剖学研究. 汉中师院学报(自然科学版), 1990(1): 64~68

- 6 谢德懿, 杨培君. 薯蓣根-茎异常次生结构的解剖学研究. 汉中师院学报(自然科学版), 1991(2): 64~67
- 7 李正理, 张新英著. 植物解剖学. 北京: 高等教育出版社, 1984: 245
- 8 亚历山大罗夫 B Γ 著; 王凯基等译. 植物解剖学. 下册. 北京: 人民教育出版社, 1964: 21~24
- 9 伊稍 K 著, 李正理译. 种子植物解剖学. 第二版. 上海: 上海科技出版社, 1976: 190~191
- 10 Esau K. Plant anatomy. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons, 1965: 370~373
- 11 Fahn A. Plant anatomy. 3rd ed. Oxford: Pergamon Press, 1982. 183~188, 377~379
- 12 DeMason D A. Histochemistry of the primary thickening meristem in the vegetative stem of *Allium cepa*. *Amer J Bot*, 1979; 66: 347~450
- 13 Stevenson D W. Radial growth in *Beaucarnea recurvata*. *Amer J Bot*, 1980; 67: 476~489
- 14 Stevenson D W, Fisher J B. The developmental relationship between primary and secondary thickening growth in *Cordyline* (Agavaceae). *Bot Gaz*, 1980; 141(3): 264~268
- 15 DeMason D A. Function and development of the primary thickening meristem in the monocotyledon, *Allium cepa* *Bot Gaz*, 1979; 140: 51~66

Discussion on the Development and Morphological Nature of Bulbil of *Dioscorea opposita* Thunb.

Xie Derong Yang Peijun Cao Xiangzhi Zhang Peiyuan

(Dept. of Biology, Hanzhong Teachers' College, Hanzhong, Shaanxi, China, 723000)

Abstract A bulbil primordium of *Dioscorea opposita* originates from about 1 to 3 layers of outermost cells in the axillar. In the early stage, the cellular group of the primordium will differentiate into both of interior and exterior tissues, namely, exterior parenchyma and the saccular primary thickening meristem (PTM) adjacent to the inside as well as interior parenchyma. The PTM produces cells towards inside mostly, the derivatives differentiate into parenchymas and closed collateral vascular bundles which scatter in the parenchyma. The outer morphology of the bulbil of *Dioscorea opposita* is diversified, appearing to be massive without nodes. There are 1 to 3 adventitious buds at its base. From analysing those including in exogenous to bulbil primordium, various transition types between the young bulbil and leaf buds as well as closed collateral bundles and atactostele, it is clear that its morphological nature may be stem; but from endogeneous to buds is bulbil, no apical structure in bulbil, and increasing in size mainly depending on the activity of PTM, thus, it is considered that bulbil is a special metamorphic stem.

Key words *Dioscorea opposita*; morphogenesis; metamorphosis; morphology / bulbil