

弥勒魔芋珠芽发育过程的形态学和解剖学研究

余璇, 钟琳, 刘二喜, 杨朝柱, 刁英, 胡中立*

(武汉大学 生命科学院, 湖北 武汉 430072)

摘要: 珠芽是弥勒魔芋的一种重要营养繁殖器官。以弥勒魔芋为材料,通过形态学观察以及解剖学研究,揭示了弥勒魔芋珠芽形成过程中的一系列特征。结果显示:弥勒魔芋珠芽生长于植株叶柄分叉以及裂叶分叉处,由主干茎或主干叶柄表皮下的薄壁细胞重新获得分裂能力后分化而来。珠芽的发育过程可分为珠芽原基启动形成期,珠芽膨大期和珠芽成熟期。珠芽的生长终止于植株衰老倒伏。研究表明,弥勒魔芋的珠芽生长位点明显区别于其他常见植物,珠芽繁殖是魔芋适应生态环境的一种重要机制。

关键词: 弥勒魔芋;珠芽;结构发育;形态发育

中图分类号: Q945.45

文献标识码: A

文章编号: 2096-3491(2018)05-0456-05

Morphological and anatomical studies on bulbil development of *Amorphophallus muelleri*

SHE Xuan, ZHONG Lin, LIU Erxi, YANG Chaozhu, DIAO Ying, HU Zhongli*

(College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, Hubei, China)

Abstract: Bulbils are the important vegetative propagation organ of *Amorphophallus muelleri*. In this research, morphological and anatomical studies were conducted to reveal the characteristics of bulbil development in *A. muelleri*. The results showed that the buds of *A. muelleri* budded and grew on the bifurcation of plant petiole and the bifurcation of lobules. The primodium of bulbil differentiated from the parenchyma cells of the main stem. The development of bulbil can be divided into 3 stages: bulbil primordium initiation, bulbil swelling and maturity. The growth of bulbil ends with the plant senescence. These results indicate that bulbil propagation must be an important mechanism to adapt to the ecological environment.

Key words: *Amorphophallus muelleri*; bulbil; anatomical development; morphological development

0 引言

魔芋是天南星科(Araceae)魔芋属(*Amorphophallus*)的一种多年生草本植物。魔芋广泛分布于南亚和西非的热带及半热带区域,全球共有160多个种,其中我国拥有20多个种^[1]。部分魔芋属植物,如花魔芋(*Amorphophallus konjac*)、白魔芋(*Amorphophallus albus*)、弥勒魔芋(*Amorphophallus muel-*

leri)的球茎中含有大量的葡甘聚糖,具有抗衰老、降血糖血脂、调节肠道、益生减肥等功效,因此长期以来魔芋一直作为一种重要的中药以及食物资源^[2,3]。目前,在我国大面积栽培的魔芋为花魔芋和白魔芋,主要生长于800米及以上的地区,通过种子或地下球茎进行繁殖。然而,由于低繁殖率和弱抗病性,白魔芋与花魔芋已难以满足日益增长的对葡甘聚糖的需求^[4]。弥勒魔芋属于珠芽魔芋的一种,主要生长

收稿日期: 2018-02-07 修回日期: 2018-04-13

作者简介: 余璇(1992-),男,硕士生,现主要从事植物分子遗传学研究。E-mail: sxuan@whu.edu.cn

* 通讯联系人: 胡中立,教授,研究方向为植物遗传学。E-mail: huzhongli@whu.edu.cn

引用格式: She X, Zhong L, Liu E X, et al. Morphological and anatomical studies on bulbil development of *Amorphophallus muelleri* [J]. Biotic Resources, 2018, 40(5): 456-460.

余璇,钟琳,刘二喜,等. 弥勒魔芋珠芽发育过程的形态学和解剖学研究[J]. 生物资源, 2018, 40(5): 456-460.

在我国云南及东南亚地区,通常以珠芽和种子进行繁殖^[5]。目前,弥勒魔芋是东南亚地区普遍栽培的魔芋种类,不仅在繁殖系数和抗病性品质上远优于花魔芋和白魔芋,而且精粉粘度高,葡甘聚糖含量也较高,开始受到我国魔芋育种工作者的重视。珠芽,又称为零余子,鳞茎,常为球形或卵圆形,一般生长于植物的叶腋部位^[6]。弥勒魔芋的珠芽生长于植株的叶柄分叉处以及裂叶分叉处。弥勒魔芋珠芽在植株生长成型后开始发育,在自然条件下,弥勒魔芋一般能产几个到十几个珠芽不等,也有的能高产达到50多个^[7]。成熟珠芽呈棕褐色,大小不等,视魔芋种类以及生长环境而定,外表包被一层鳞片。目前对魔芋珠芽的研究较少,其生长发育过程仍处于未知状态。因此,本研究通过对弥勒魔芋珠芽的形态学以及解剖学特征的观察,深入了解魔芋珠芽的生长发育过程,为魔芋种质资源的开发利用提供理论支持。

1 材料与方法

研究所用弥勒魔芋(*Amorphophallus muelleri*)球茎采集自印度尼西亚玛琅(112°40'41"E,8°03'31"N),于3月中下旬天气回暖,气温稳定到达10℃以上后种植于武汉大学植物园圃备用。

魔芋球茎从种下至植株达到成熟期一般需要3个月左右。自然条件下,魔芋珠芽一般于7、8月份开始生长发育。因此,本研究从7月开始每周定期观察记录植株的生长状况并对不同时期的魔芋珠芽生长位点,也即叶柄分叉处(约1 cm左右)进行取材。取得的材料经清洗干净后,放入FAA固定液固定24 h以上。随后采用番红固绿染色法进行染色,中性树胶封片。制片完成后置于显微镜下观察记录珠芽各阶段的解剖形态。

2 结果与分析

2.1 魔芋珠芽的形态发育

魔芋球茎在3月下旬到4月初气温回升到15℃后种植于肥沃土壤中。4月到6月球茎萌发长出嫩芽,随后嫩芽出土形成叶片。球茎萌发初期,叶片抽出速度较慢;随着球茎萌发,叶片的抽出展开速度逐渐加快。生长成型后魔芋叶片的展开类型主要可分为T字展开,Y字漏斗展开以及伞状展开3大类。7月中下旬,魔芋生长成型后,叶柄及裂叶分叉处开始出现浅绿色的点状小凸起结构。随着魔芋植株的生长,浅绿色点状凸起结构逐渐膨大,颜色也由浅绿色逐渐转变为深绿色。同时,随着珠芽的生长,其表皮

外部也会逐渐形成一层鳞片状结构。10月份后,魔芋植株进入衰老期,珠芽生长成熟后也开始脱落。珠芽脱落后,在适宜的条件下可萌发形成新的个体。

弥勒魔芋的珠芽生长于植株叶柄分叉以及裂叶分叉处,理论上每个分歧处都可形成1个珠芽,由主干茎或主干叶柄表皮下的多层薄壁细胞重新获得分裂能力后不断分裂分化形成。一株弥勒魔芋可产生几个到十几个珠芽不等,与植株的叶片数量有关。

2.2 魔芋珠芽的结构发育

6—7月魔芋植株逐渐生长成熟,但未能观察到浅绿色点状凸起结构(图1: A-1),对此时期的叶柄分叉处进行横切,观察到横切面是由3个半椭圆组成的Y型结构,其中每个半椭圆的组成相似,都由表皮,皮层及维管束等组织组成(图1: A-2)。3个叶柄的表皮细胞连在一起形成一圈,排列紧密。表皮细胞下紧挨着的是一圈排列规则的维管束,与表皮细胞排列方式不同的是3个叶柄的维管束不仅在表皮下均匀分布,在两个相邻叶柄连接处也均匀分布,表示这两个叶柄共享这些维管束而非交叉形成各个叶柄的维管束组织(图1: A-3)。除此之外,皮层细胞内部也散布着许多维管束组织。此时未能观察到皮层薄壁细胞有任何明显的变化。

7月下旬,肉眼可观察到部分植株叶柄分叉处和裂叶分叉处出现浅绿色凸起结构,即珠芽(图1: B-1)。切片观察结果表明:珠芽细胞由3个叶柄共有的维管束组织附近、叶柄分叉处表皮以下10层附近的薄壁细胞重新获得分裂能力不断分裂形成(图1: B-2)。珠芽发育初期,先由叶柄分叉处表皮细胞下的6~10层细胞进行垂周分裂,增加细胞层数,然后进行平周分裂,增加细胞数量形成细胞团——珠芽原基(图1: B-3)。表皮及其下的细胞与其下的薄壁细胞存在明显的区别,随后发育形成表皮衍生结构。相比于周围的薄壁细胞,珠芽原基内的薄壁细胞较小,且紧密排列。

8月,叶柄分叉处的点状凸起慢慢膨大,变成椭球型,颜色也由浅绿色变成绿色再变成灰褐色(图1: C-1)。切片观察发现,随着珠芽原基逐渐发育,其体积不断增大,凸出分叉处,同时内部逐渐形成维管组织(图1: C-2, C-3)。在珠芽发育膨大成熟过程中,珠芽原基外围的数层较大的细胞会分化成鳞片原基,随后鳞片原基快速生长形成包裹着珠芽的外层鳞片结构。此时,由于鳞片的包围,珠芽也成了灰褐色。

成熟的魔芋珠芽为椭球型(图1: D-1, D-2),直径在0.5~4 cm左右,多数质量在8~25 g之间。成熟的珠芽细胞中含有大量的蛋白质、淀粉等营养物

质(图1, C-3, D-3)。成熟的珠芽掉落或播种到土壤遇到适宜条件可萌发成为一个新的个体。

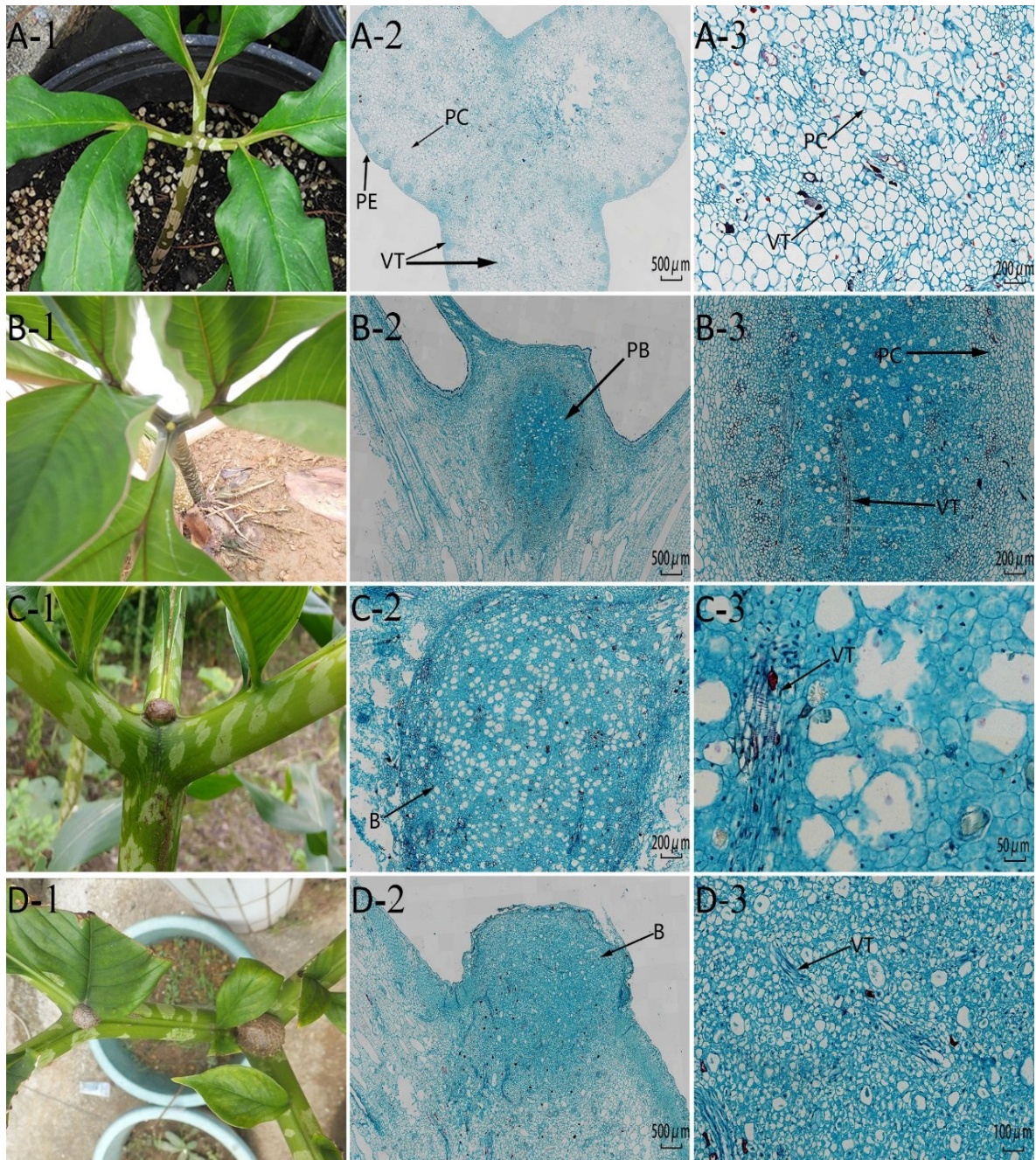


图1 弥勒魔芋的珠芽发育过程

Fig. 1 Development of bulbil in *Amorphophallus muelleri*

注: A-1~A-3, 未开始生长珠芽的弥勒魔芋叶柄分歧处; A-1, 植株外部形态; A-2, 叶柄分歧处的横切图; A-3, 叶柄分歧处的横切图。B-1~B-3, 珠芽刚开始发育时期的叶柄分歧处; B-1, 植株外部形态; B-2, 叶柄分歧处纵切图; B-3, 叶柄分歧处纵切图。C-1~C-3: 处于膨大期的珠芽; C-1, 植株外部形态; C-2, 叶柄分歧处的横切图; C-3, 叶柄分歧处的横切图。D-1~D-3: 膨大期至成熟期的珠芽; D-1, 植株外部形态; D-2, 叶柄分歧处的纵切图; D-3, 叶柄分歧处的纵切图; PE, 表皮; PC, 薄壁细胞; VT, 维管束组织; PB, 珠芽原基; B, 珠芽

Note: A-1~A-3, bifurcation of plant petiole before bulbil growing; A-1, plant appearance; A-2 and A-3, cross section of the bifurcation; B-1~B-3, bulbil primordium initiation; B-1, plant appearance; B-2 and B-3, longitudinal section of the bifurcation; C-1~C-3, bulbil swelling; C-1, plant appearance; C-2 and C-3, cross section of the bifurcation; D-1~D-4, bulbil near mature; D-1, plant appearance; D-2 and D-3, longitudinal section of the bifurcation. PE, petiole epidermis; PC, parenchyma cell; VT, vascular tissue; PB, bulbil primordium; B, bulbil

3 讨论

3.1 珠芽是弥勒魔芋的一种克隆繁殖结构

魔芋有性生殖形成种子的过程与常见植物种子的形成过程有明显的差异:魔芋雌雄配子双受精后,胚乳正常发育而胚的发育却呈现出异常现象;胚在进行第一平周分裂后就进入无序分裂状态,细胞增多却始终没有发育出子叶、胚芽、胚根结构,而是形成一个棒槌状的多细胞原胚,随后发育成球茎状胚体结构,并且在珠孔端形成腋芽,顶芽的生长点,最后形成的小球茎播种后萌发成为植株,这与马铃薯块茎和芋艿球茎的发育很相似^[8]。魔芋的这种胚胎发育方式在同为天南星科的半夏属植物中也可观察到^[9],但在其他科目的植物中较为罕见。同这种有性生殖形成的种子相比,魔芋珠芽的形成来源于叶柄分叉或裂叶分叉主干上的维管束周围的薄壁细胞,是已分化的薄壁细胞重新获得分裂能力后分化而来。成熟的魔芋珠芽是一种由鳞片包被着的营养繁殖结构,其内富含淀粉、蛋白质等营养物质。

很多植物都可形成珠芽结构,不同植物的珠芽发生位置具有较大的差异,淡黄花百合(*Lilium sulphureum*)、山药(*Dioscorea opposita*)、半夏(*Pinellia ternata*)等的珠芽形成于叶腋和叶柄下^[9~11]。珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、台闽苣苔(*Titanotrichum oldhamii*)、大刺龙舌兰(*Agave macroacantha*)的珠芽生长于花序的中下部^[6,12]。弥勒魔芋的珠芽发生位置特别,着生于叶柄及裂叶分叉处,由主干表皮下的维管束周围的薄壁细胞发育而来,与半夏珠芽的发育来源较为相似。魔芋珠芽的发育过程也与半夏珠芽较为相似,可分为启动期,膨大期和成熟期。启动期表皮下维管束周围的薄壁细胞恢复分裂能力形成珠芽原基细胞团;膨大期珠芽原基细胞团经过不断地分裂分化凸出主干表皮,发育为气生球茎;成熟期与膨大期无明显的区别,珠芽成长被动地终止于叶片衰老、植株倒伏。

3.2 弥勒魔芋珠芽繁殖的生态适应性

魔芋从播种到自然长出花器进行有性生殖产生种子,需要经过3~4个生活周期(3~4年),不同魔芋品种所需时间略有不同,而且自然条件下魔芋种子休眠期较长,出苗率低(播种出苗率低于30%)^[13]。除了通过有性生殖的种子进行繁殖外,魔芋还能通过地下球茎和地上气生球茎(即珠芽)进行繁殖。虽然弥勒魔芋有多种繁殖方式,但是其有性生殖周期长,萌发率低,不利于魔芋物种的生存与种群的扩大,而地下球茎数量较少,一株植物只有一颗

球茎,虽然可通过人为切块将一个球茎切为多块来扩大繁殖,但是这需要借助人力,自然环境中生长的魔芋无法通过此方式来扩大种群。相比而言,魔芋珠芽数量多,一颗弥勒魔芋植株能产生几个到十几个珠芽,而且萌发率高(70%以上)^[14],生长旺盛,有利于扩大群体和物种生存;而播种后地下球茎一个生长周期就能膨大数倍,使其具有重要的生产应用价值^[14];其次,由于珠芽长在植株顶端,病毒携带率也较低。因此,无论是生产应用,抑或是自然生长扩大种群,珠芽都是很好的繁殖材料,具有重要的生态意义。

参考文献

- [1] Pang J, Zhang S L, Liu P Y, *et al.* A study on Chinese *Amorphophallus* resources [J]. Resources Science, 2001, 23(5): 87-89.
庞杰, 张盛林, 刘佩瑛, 等. 中国魔芋资源的研究[J]. 资源科学, 2001, 23(5): 87-89.
- [2] Hetterscheid W, Ittenbach S. Everything you always wanted to know about *Amorphophallus*, but were afraid to stick your nose into [J]. Journal of the International Aroid Society, 1996, 19: 7-131.
- [3] Zhong Y, Suo H Y. Konjac glucomannan function and its application in food industry [J]. China Brewing, 2014, 33(8): 6-9.
钟燕, 索化夷. 魔芋葡甘聚糖的功能及在食品领域的应用[J]. 中国酿造, 2014, 33(8): 6-9.
- [4] Zhao J, Zhang D, Zhao J P, *et al.* Morphological and growth characteristics of *Amorphophallus muelleri* Blume—a commercially important konjac species [J]. Acta Horticulturae, 2010, 875(875): 501-508.
- [5] Zhang D, Wang Q, George S S. Mechanism of staggered multiple seedling production from *Amorphophallus bulbifer* and *Amorphophallus muelleri* and its application to cultivation in Southeast Asia [J]. Tropical Agriculture & Development, 2010, 54: 84-90.
- [6] Jiang F X, Huang Y X, Wang L N, *et al.* Explore and analysis of the mystery of plant bulblet [J]. Molecular Plant Breeding, 2017, 15(1): 346-352.
姜福星, 黄远祥, 王丽娜, 等. 探析植物珠芽的奥秘[J]. 分子植物育种, 2017, 15(1): 346-352.
- [7] Zhang D H, Wang Q P. Biology characteristic and prospect of *Amorphophallus muelleri* in plantation of konjac [J]. Journal of ChangJiang Vegetables, 2010, 25(22): 71-73.
张东华, 汪庆平. 珠芽魔芋弥勒种(*Amorphophallus muelleri*)的生物学特性及发展前景[J]. 长江蔬菜, 2010, 25(22): 71-73.

- [8] Zhao L, Liu P Y. The embryological research of *Amorphophallus rivieri* Durieu[J]. Journal of Southwest Agricultural University, 1987, 9(2): 198-203.
赵蕾, 刘佩瑛. 魔芋的胚胎学研究[J]. 西南农业大学学报, 1987, 9(2): 198-203.
- [9] Luo R, Du Y S, Sun Y Y, *et al.* Morphological observation and anatomical study on bulbil development of *Pinenellia ternate* [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(9): 1 776-1 781.
罗睿, 杜禹珊, 孙莹莹, 等. 半夏珠芽发育过程的形态学和解剖学研究[J]. 西北植物学报, 2014, 34(9): 1 776-1 781.
- [10] Li T, Li S Q, Luo R. Morphological observation and anatomical study on bulbil development of *Lilium sulphureum* [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2012, 32(1): 91-95.
李腾, 李少群, 罗睿. 淡黄花百合珠芽发育过程的形态学和解剖学研究[J]. 西北植物学报, 2012, 32(1): 91-95.
- [11] Zhang Y, Yu B S, Chen Y. Anatomical study on the generation of the bulbil of the Chinese yam [J]. Journal of China Agricultural University, 1994, 20 (4) : 413-418.
张仪, 余炳生, 陈琰. 山药珠芽发生的解剖学研究[J]. 北京农业大学学报, 1994, 20(4): 413-418.
- [12] Li Y Z, Shen S D. A preliminary morphological and anatomical investigation in the vegetative and reproductive organs of *polygonum viviparum* [J]. Journal of Qinghai Normal University (Natural Science Edition) , 1996, (1): 34-40.
李有忠, 沈颂东. 珠芽蓼营养及繁殖器官的形态结构研究[J]. 青海师范大学学报(自然科学版), 1996, (1): 34-40.
- [13] Li C. Physiological and biochemical research in the germinating process of *A. albus* seeds [D]. Chongqing: Southwest University, 2006.
李川. 白魔芋种子发芽过程中的生理生化研究[D]. 重庆:西南大学, 2006.
- [14] Zhang D H, Wang Q P. High yielding cultural practices for producing bulbils from *Amorphophallus bulbifer* by dwarfing [J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2017, 37(9): 11-16.
张东华, 汪庆平. 弥勒魔芋叶面球茎的丰产栽培技术[J]. 热带农业科学, 2017, 37(9): 11-16.

□