

极度濒危植物西畴含笑的大小孢子发生及雌雄配子体发育*

赵兴峰^{1,2}, 孙卫邦^{1**}, 杨华斌³, 李万成⁴

(1 中国科学院昆明植物研究所昆明植物园, 云南 昆明 650204; 2 中国科学院研究生院, 北京 100049;

3 文山州林业局种苗站, 云南 文山 663000; 4 广西德孚自然保护区, 广西 百色 533000)

摘要: 用石蜡切片法对极度濒危植物西畴含笑 (*Michelia coriacea*) 的大小孢子发生和雌雄配子体发育过程进行观察。西畴含笑的花药为四囊型, 花药壁 5~7 层, 腺质绒毡层; 小孢子形成时胞质分裂方式为修饰性同时型; 四分体排列方式多为四面体型和十字交叉型, 偶为不规则形状; 成熟花粉粒为二细胞型。西畴含笑的胚珠倒生, 双珠被, 厚珠心; 大孢子母细胞减数分裂形成线形四分体, 合点端大孢子为功能大孢子, 胚囊发育类型为蓼型。西畴含笑胚胎学特征与木兰科多数种类一样, 均表现出胚胎发育的原始性。西畴含笑大小孢子发生和雌雄配子体发育过程中存在严重异常发育特征, 这可能是导致其结实率低的重要原因。

关键词: 西畴含笑; 大小孢子发生; 配子体发育; 败育; 极度濒危

中图分类号: Q 944

文献标识码: A

文章编号: 0253-2700 (2008) 05-549-08

Mega- and Microsporogenesis and Development of Female and Male Gametophytes of *Michelia coriacea* (Magnoliaceae), a Globally Critical Endangered Plant in South-East Yunnan of China*

ZHAO Xing-Feng^{1,2}, SUN Wei-Bang^{1**}, YANG Hua-Bin³, LI Wan-Cheng⁴

(1 Kunming Botanical Garden, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China;

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3 The Seedling Station of

Wenshan Forest Bureau, Wenshan 663000, China; 4 Defu Nature Reserve, Baise 533000, China)

Abstract: The mega- and microsporogenesis and development of male and female gametophytes of *Michelia coriacea* were investigated using paraffin section method. The anther of the species was tetrasporangiate and its anther wall was composed of 5-7 layers cells, and the tapetum belonged to glandular type. In the meiosis of microsporocyte, cytokinesis was modified simultaneous type. The tetrads were tetrahedral, decussate and sometimes were anomalous type. Mature pollen grain was two-celled. The ovule was anatropous, bitegmic, and crassinucellar. The megaspore mother cell undergone meiotic divisions and developed into a linear type of tetrads. The chalazal megaspore of the tetrad was functional. The functional megaspore underwent three successively nuclear divisions to give rise to eight-nucleate embryo sac which was Polygonum Type. The high percentage of abortion could be observed in process of megaspore and microspore genesis and the development of gametophytes. The abnormality in the reproductive development of this species might be the main cause of its extremely low seed set.

Key words: *Michelia coriacea*; Mega- and microsporogenesis; Development of gametophytes; Abortion; Critically endangered

对濒危植物生殖生物学特性及影响其生殖有效性的生理、生态因子的研究, 是探讨其濒危危机

制、制定科学保育措施的基础和前提。植物生殖过程中某一环节的异常, 如大小孢子发育不正

* 基金项目: 国际植物园保护联盟 (BGCI) 及野生动植物保护国际 (FFI) 中国木兰科项目 (6206 R4331); 云南省中青年学术与技术带头人项目 (2006PY01-48)

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: wbsun@mail.kib.ac.cn; Tel.: +86 871 5223622; Fax.: +86 871 5223622

收稿日期: 2007-12-13, 2008-04-16 接受发表

作者简介: 赵兴峰 (1981-) 男, 在读硕士研究生, 主要从事保护生物学研究。E-mail: zhaoxingfeng@mail.kib.ac.cn

常、传粉媒介丢失等 (潘跃芝等, 2001; 潘跃芝和龚洵, 2002; Pan 等, 2003; Teng 等, 2006; 王利琳等, 2005; 肖德兴和俞志雄, 2004), 都会影响其生殖的有效性。

陈宝樑 (1987) 建立的西畴含笑 (*Michelia coriacea*) 分布于云南省东南部, 是珍贵的园林和经济用材树种 (刘玉壶, 2004)。作为与国际野生动植物保护国际 (Fauna & Flora International) 合作的“中国五种木兰科植物的受威胁评价与保育”的研究内容, 我们在对西畴含笑的种群大小、种群结构、生境状况及人为干扰等进行了全面调查研究的基础上, 首次按 IUCN (2001) 的标准对其全球受威胁等级进行了科学评估 [极度濒危 CR: B2ab (i, ii, iii, v)] (Cicuzza 等, 2007)。野外调查发现, 西畴含笑仅零星分布于云南省文山州西畴县至麻栗坡县的石灰岩山坡、路边等地, 有些植株高达 30 m, 但在群落中很少见到幼苗和幼树。连续 3 年的野外监测表明, 虽然西畴含笑开花繁茂, 但结实率极低。

含笑属植物特产东南亚地区, 我国拥有 80% 左右的种类 (陈涛和张宏达, 1996)。含笑属植物胚胎学方面的研究, 仅见 Hayashi (1964, 1966) 对 *Michelia fuscata* 及 *Michelia figo* 的胚胎发育过程的初步报道。我们对西畴含笑不同发育时期的花药和雌蕊进行观察, 旨在揭示其大小孢子发生及雌雄配子体发育的规律, 探讨该物种致濒的生殖生物学因素。

1 材料与方 法

材料取自文山州林业局种苗站内 15 年生栽培植株。凭证标本存中国科学院昆明植物研究所标本馆 (KUN)。在 2006 年 11 月至 2007 年 4 月上旬, 每两周一次采集不同发育阶段的花器官, 用卡诺 (95% 乙醇 乙酸 = 3 : 1) 固定, 70% 酒精保存。采用常规石蜡切片法制片。雄蕊发育切片厚度 5~7 μm , 雌蕊发育切片厚度 9~12 μm , 铁矾-苏木精染色, Olympus BX-51 光学显微镜镜检并拍照。

2 结果与分析

2.1 雄蕊的发育

2.1.1 小孢子发生 西畴含笑雄蕊多数、离生, 花药为四囊型 (图版 : 1, 2), 从雄蕊原基最初形成的幼小的横切面来看, 外面是一层表皮,

表皮以内是一团分生组织, 随着花药的生长, 11 月上旬花药 4 个角隅处的表皮细胞下分化出孢原细胞, 体积大, 细胞核显著; 11 月下旬孢原细胞平周分裂, 形成外边的初生壁细胞和里面的初生造孢细胞。初生造孢细胞有丝分裂形成次生造孢细胞 (图版 : 3, 4), 其体积大, 核仁大而显著, 多边形, 细胞质浓厚, 直接行使小孢子母细胞的功能, 这一过程持续到 12 月上旬。12 月下旬到 1 月上旬进入减数分裂期, 小孢子母细胞第 1 次减数分裂完成后, 细胞质发生缢裂, 不伴随细胞板的形成 (图版 : 5), 第 2 次减数分裂完成后, 形成 4 个核, 为共同的胼胝质包围, 此后细胞质再次发生缢裂, 形成四分体, 因此小孢子的减数分裂为修饰性同时型。四分体排列方式为四面体型 (图版 : 6) 和十字交叉型 (图版 : 7), 偶尔观察到不规则形状 (图版 : 8)。

2.1.2 雄配子体发育 从四分体刚释放出来的小孢子常呈球状或椭圆形, 细胞质较浓, 细胞核位于中央 (图版 : 11; 图版 : 1)。随后细胞质逐渐变淡, 液泡化现象逐渐明显, 小液泡汇集成一个大液泡, 核及细胞质被挤到细胞的边缘, 成为单核靠边期; 小孢子不断积累细胞物质, 细胞核进行有丝分裂形成 2 个形态完全不同的细胞: 一个是体积较大的营养细胞, 一个是体积较小的凸镜形或圆形的生殖细胞, 两细胞间形成弧形细胞壁, 随着生殖细胞与营养细胞之间的细胞壁逐渐消失, 生殖细胞融入营养细胞的细胞质中 (图版 : 2, 3)。

2.1.3 花药壁的发育 11 月初孢原细胞平周分裂形成初生壁细胞和初生造孢细胞, 初生壁细胞进行平周和垂周分裂形成几层同心圆排列的细胞, 11 月下旬到 12 月上旬小孢子母细胞发育成熟, 此时药室壁发育完全, 从外到里分别为表皮 (1 层)、药室内壁 (1 层)、中层 (2~3 层) 和绒毡层 (1-2 层) (图版 : 9)。

随着次生造孢细胞继续分裂发育, 药室壁出现分化, 绒毡层细胞体积逐渐增大, 原生质不断增多, 细胞核也随之增大, 此时绒毡层细胞多为单核 (图版 : 9)。12 月下旬至 1 月上旬小孢子母细胞开始减数分裂, 绒毡层细胞向花粉囊内释放营养物质 (图版 : 7), 绒毡层具有腺质绒毡层的性质。到小孢子释放时期, 二核甚至多核

现象开始增加 (图版 : 10), 但绒毡层的结构依旧完好, 直到单核靠边期, 绒毡层细胞核才逐渐模糊; 至二细胞花粉形成时, 部分绒毡层细胞核仍然没有被完全吸收 (图版 : 10)。花粉成熟时绒毡层彻底解体。

中层细胞退化较早, 小孢子母细胞时期呈扁平状 (图版 : 9); 减数分裂过程中, 贮藏物质被吸收, 内一层细胞逐渐解体; 减数分裂完成后, 内一层细胞几乎全部解体 (图版 : 7); 单核小孢子释放时期, 第二层细胞开始解体 (图版 : 10, 11), 二细胞花粉时期, 中层细胞仅剩残迹 (图版 : 2)。

药室内壁在造孢细胞时期即分化完全, 减数分裂时期开始径向延长, 单核小孢子之后, 体积明显增大, 药室内壁细胞内向壁出现纤维状加厚 (图版 : 2)。2月下旬到3月上旬花药成熟, 相邻两小孢子囊之间裂开, 花粉散出, 花药壁仅剩下一层药室内壁。

表皮细胞形成时间最早, 刚形成时, 细胞排列紧密; 在花药发育过程中, 表皮只进行垂周分裂增加细胞的数目以适应内部组织的迅速增长; 小孢子母细胞时期, 开始液泡化, 不断延长; 单核小孢子时期, 逐渐扩展成扁长形; 2细胞花粉时表皮细胞退化, 最终仅剩波浪状残迹 (图版 : 2)。

2.1.4 雄蕊发育过程中的异常现象 在花药发育过程中, 观察到很多败育现象: 在所统计观察的500个片子中, 约40%的花药小孢子母细胞收缩, 细胞核和细胞质发生粘连 (图版 : 4); 500个片子中约有58%的小孢子在减数分裂过程中出现以下异常现象: 胼胝质不正常积累、小孢子发生粘连、小孢子收缩过度成“骨形” (图版 : 5~7); 小孢子释放时期, 花药壁发育异常, 绒毡层退化迟缓 (图版 : 11); 单核花粉与二细胞花粉时期, 所统计的500个片子中, 每药室内的花粉约60%发生了败育 (图版 : 8, 9)。

2.2 雌蕊的发育

2.2.1 胚珠发育和大孢子发生 西畴含笑的胚珠倒生, 双珠被, 厚珠心 (图版 : 2)。发育早期的胚珠, 在珠心顶端的表皮下分化出孢原细胞, 后经有丝分裂形成周缘细胞和造孢细胞, 周缘细胞经过几次平周和垂周分裂形成珠心细胞,

造孢细胞直接发育为大孢子母细胞, 其细胞质浓, 核大 (图版 : 1)。随着大孢子母细胞的发育, 内外珠被开始发育并逐渐包围珠心, 整个胚珠逐渐倒生 (图版 : 2), 此时大孢子母细胞开始减数分裂 (图版 : 3), 形成二分体 (图版 : 4), 而后进一步分裂成四分体。合点端的大孢子发育为功能大孢子, 其余的逐渐退化 (图版 : 5)。功能大孢子细胞进一步膨大液泡化, 单核悬在中央。

2.2.2 雌配子体的发育 功能大孢子继续发育成为单核胚囊 (图版 : 6), 单核胚囊体积增大, 细胞核进行三次分裂, 依次形成两核胚囊 (图版 : 8)、四核胚囊 (图版 : 9) 和八核胚囊 (图版 : 10)。八核胚囊形成后, 胚囊体积显著增大。紧接着两端各有一个细胞核移向胚囊的中央, 形成极核 (图版 : 10); 合点端三个细胞形成反足细胞; 珠孔端的3个细胞组成卵器, 包括1个卵细胞和2个助细胞 (图版 : 10)。可见, 西畴含笑的胚囊发育类型为单孢发生的蓼型胚囊。

2.2.3 雌蕊发育过程中的异常现象 在西畴含笑的大孢子发生和胚囊发育过程中, 约70%的胚珠延迟发育。在西畴含笑末花期的切片中, 我们统计了500个胚珠切片, 其中25%左右的胚珠停留在大孢子母细胞时期, 约30%的胚珠停留在单核胚囊时期 (图版 : 7), 约有15%的胚珠停留在二核胚囊时期。

3 讨论

3.1 西畴含笑有性生殖过程的原始性特征

Maheshwari (陈机译, 1966) 认为, 在大多数叶状体植物和其它低等植物中, 以溢缩沟进行分裂是常见的, 同时型是比较古老的, 连续型是同时型衍生出来的。西畴含笑的雄蕊具有4个花粉囊, 花药囊壁由表皮、药室内壁、中层和绒毡层组成, 中层和绒毡层分别有多层细胞组成, 腺质绒毡层, 小孢子母细胞减数分裂为同时型。可见, 西畴含笑的小孢子母细胞分裂过程保留了比较原始的特征。一些学者的研究结果 (潘跃芝等, 2001, 2003; 王利琳等, 2005; 肖德兴和俞志雄, 2004) 表明, 一些木兰科植物的小孢子四分体排列方式多为较原始性状的左右对称型和十字

交叉型，但研究中的西畴含笑的小孢子四分体排列方式则出现了较进化的四面体型。这种较进化的四分体类型在木兰科属间系统位置研究上的意义有待于进一步探讨。此外，西畴含笑胚珠为倒生胚珠、边缘胎座、双珠被、厚珠心、胚囊发育类型为单孢发生的蓼型胚囊等特征，这与 Hayashi (1964, 1966) 对 *Michelia fuscata* 和 *Michelia figo* 胚胎发育的研究结果类似，均表现为与其它木兰科植物相似的原始性 (潘跃芝和龚洵, 2002; 秦慧贞和李碧媛, 1996; 唐源江等, 2003; 王利琳等, 2005; Xiao and Yuan, 2006)。因此，本研究结果进一步佐证了木兰科在被子植物系统发育上的原始性。

3.2 西畴含笑致濒的生殖生物学因素

木兰科植物是古热带植物区系的重要成分之一，是原始的被子植物类群 (刘玉壶等, 1995)，具有重要的科学研究价值，同时许多种类是优良的园林树种和用材树种。目前全球木兰科植物 50% 以上的种类受到严重威胁，我国受威胁的种类在 40 种以上 (Cicuzza 等, 2007)，木兰科植物的保育形势严峻。有关研究表明，鹅掌楸 (*Liriodendron chinense*) 小孢子发育过程中存在较严重的败育现象 (秦慧贞和李碧媛, 1996; 尹增芳和樊汝汶, 1997); 红花木莲 (*Manglietia insignis*) 成熟胚囊的卵细胞败育率高达 79.1%，这是造成红花木莲结籽率低的主要原因 (潘跃芝和龚洵, 2002); 香木莲 (*Manglietia aromatica*) 功能大孢子败育率为 27.9%、成熟配囊的卵细胞败育率达到 80%、花粉萌发率低于 0.01%，这些因素造成香木莲结实率低 (Pan 等, 2003); 观光木 (*Tsoongiodendron odorum*) 雌蕊发育过程四分体和成熟胚囊时期出现异常发育现象 (唐源江等, 2003); 凹叶厚朴 (*Magnolia biloba*) 大、小孢子发生和雌、雄配子体发育过程中存在部分败育现象 (王利琳等, 2005)。可见，有性生殖过程的异常在濒危木兰科植物中较为普遍。本研究也表明，西畴含笑的小孢子母细胞收缩，减数分裂过程异常，四分体时期、小孢子释放时期、单核花粉与二细胞花粉时期均出现不同程度的异常发育，特别是在减数分裂过程和四分体时期，异常发育更为严重，大部分小孢子收缩过度而成“骨形”，不能进一步正常发育，这与凹叶厚朴小孢子发育

过程相同 (王利琳等, 2005)。在西畴含笑的大孢子发生和胚囊发育过程中，约有 70% 的胚珠停滞在大孢子母细胞、单核胚囊、二核胚囊时期。无疑，西畴含笑大小孢子发生及雌雄配子体发育中的异常，会影响其有性生殖的有效性。

植物有性生殖任何一个环节出现障碍，都可能导致生殖的失败，进而引起该物种的濒危 (高润梅, 2002; 王利琳等, 2005)。西畴含笑的致濒因素可能是多方面的，但其大小孢子发生和雌雄配子体发育中出现异常的生殖障碍，应是其致濒的一个重要因素。

致谢 文山州林业局种苗站在植株开花物候观察和实验材料采集等方面提供便利，薛春迎博士及顾志建研究员在实验过程中给予指导和帮助。

【参 考 文 献】

- 陈机译 (Maheshwari P, 1960), 1966. 被子植物胚胎学引论 (An introduction to the Embryology of Angiosperms) [M]. 北京: 科技出版社, 43
- 刘玉壶, 2004. 中国木兰 [M]. 北京: 科学技术出版社, 238—239
- Cicuzza D, Newton A, Oldfield S, 2007. The Red List of Magnoliaceae [M]. Cambridge: The Lavenham Press, 17—43
- IUCN, 2001. IUCN Red List of Categories and Criteria (Version 3.1) [M]. Oxford: Information Press
- Chen BL (陈宝樑), 1987. Four new species of *Michelia* from Yunnan [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni* (中山大学学报), (3): 86—91
- Chen T (陈涛), Zhang HD (张宏达), 1996. A phytogeographical analysis of Magnoliaceae [J]. *J Wuhan Bot Res* (武汉植物学研究), 14 (2): 141—146
- Gao RM (高润梅), 2002. Study and improvement on embryology of rare and endangered plants [J]. *J Shanxi Agric Univ* (山西农业大学学报), 22 (3): 239—245
- Hayashi Y, 1964. The embryology of the family Magnoliaceae sens. Lat. . Megasporogenesis, female gametophyte and embryology of *Magnolia liliiflora* Desrousseaux and *Michelia fuscata* Blume [J]. *Sci Rep Tohoku Univ Series IV (Biology)*, 30: 89—98
- Hayashi Y, 1966. Embryology of the family Magnoliaceae sens. Lat. . Megasporogenesis and development of the male gametophyte in *Michelia figo* Spreng [J]. *Sci Rep Tohoku Univ Series IV (Biology)*, 32: 111—118
- Liu YH (刘玉壶), Xia NH (夏念和), Yang HQ (杨惠秋), 1995. The origin, evolution and phytogeography of Magnoliaceae [J]. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), 3 (4): 1—12
- Pan YZ (潘跃芝), Gong X (龚洵), Liang HX (梁汉兴), 2001.

Studies on the Formation of Microspores and Development of Male Gametes in *Manglietia insignis* [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **23** (1): 85—90

Pan YZ (潘跃芝), Gong X (龚洵), 2002. Megasporegenesis, development of female gametophyte of *Manglietia insignis* (Magnoliaceae) [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin* (西北植物学报), **22** (5): 1209—1214

Pan YZ (潘跃芝), Gong X (龚洵), Liang HX (梁汉兴), 2003. A study on the embryology of endangered plant *Manglietia aromatica* [J]. *J Wuhan Bot Res* (武汉植物学研究), **21** (1): 1—8

Pan YZ, Liang HX, Gong X, 2003. Studies on the reproductive biology and endangerment mechanism of the endangered plant *Manglietia aromatica* [J]. *Acta Bot Sin*, **45** (3): 311—316

Qin HZ (秦慧贞), Li BY (李碧媛), 1996. Effects of female gametophyte abortion on reproduction of *Liriodendron chinense* populations [J]. *J Plant Res Environ* (植物资源与环境), **5** (3): 1—5

Tang YJ (唐源江), Ye XL (叶秀麟), Zeng QW (曾庆文) *et al.*, 2003. Studies on Megasporegenesis and development of female gametophyte in *Tsoongiodendron odorum* [J]. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物报), **11** (1): 20—22

Teng NJ, Chen T, Jin B *et al.*, 2006. Abnormalities in pistil development result in low seed set in *Leymus chinensis* (Poaceae) [J]. *Flora*, **201**: 658—667

Wang LL (王利琳), Hu JQ (胡江琴), Pang JL (庞基良) *et al.*, 2005. Studies on the megasporegenesis and male gametophyte in *Magnolia biloba* [J]. *Acta Biol Exp Sin* (试验生物学报), **38** (6): 490—500

Xiao DX (肖德兴), Yu ZX (俞志雄), 2004. Anther development in *Sinomanglietia glauca* (Magnoliaceae) [J]. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), **12** (4): 309—312

Xiao DX, Yuan Z, 2006. Embryogenesis and seed development in *Sinomanglietia glauca* (Magnoliaceae) [J]. *J Plant Res*, **119**: 163—166

Yin ZF (尹增芳), Fan RW (樊汝汶), 1997. The ultrastructure observation on the abortion of *Liriodendron chinense* pollen [J]. *J Plant Res Environ* (植物资源与环境), **6** (2): 1—7

11. 刚从四分体散出的小孢子。(标尺: 1, 2: 100 μm ; 3~8: 50 μm ; 9~11: 10 μm)

图版 : 1. 示小孢子放大; 2. 示二细胞花粉时期药室壁结构; 3. 示营养细胞和生殖细胞; 4. 小孢子母细胞的异常发育; 5~7. 示减数分裂过程异常现象; 8~9. 示小孢子释放时期败育的小孢子; 10. 示二细胞花粉时期绒毡层未完全退化。(标尺: 10 μm)

图版 : 1. 大孢子母细胞 (mms); 2. 逐渐倒生的胚珠、双珠被、厚珠心; 3. 正在减数分裂的大孢子母细胞; 4. 二分体时期, 箭头示大孢子母细胞分裂形成两个大孢子; 5. 四分体时期, 示位于核点端的功能大孢子 (fm) 和位于珠孔端退化的大孢子 (dm); 6. 单核胚囊时期, 图示明显核的功能大孢子 (fm) 和小的液泡; 7. 停止发育的单核胚囊; 8. 二核胚囊时期; 9. 四核胚囊时期; 10. 八核胚囊时期, 图示位于珠孔端得由一个卵细胞 (ec) 和两个助细胞 (sy) 组成的卵器、位于中央的两个极核 (pn) 和位于核点端的三个反助细胞 (ant)。(标尺: 10 μm)

Explanation of Plates

ep: epidermis; fl: fibrous layer; ml: middle layer; ta: tapetum; mmc: microspore mother cell; ms: microspore; vc: vegetative cell; gc: generative cell; mms: megaspore mother cell; dm: degenerate megaspore; fm: functional megaspore; nu: nucleate; pn: polar nuclei; ant: antipodal cell; ec: egg cell; sy: synergid

Plate : 1-2. The structures of anthers at microspore mother cells stage and two-cell pollen stage; 3-4. The structure of secondary sporogenous cells or microspore mother cells; 5. Meiotic prophase- of microspore mother cells; 6. Tetrahedral microspore tetrads; 7. Decussate microspore tetrads; 8. Anomalous microspore tetrads; 9. The structure of anther wall at microspore mother cells; 10. Tapetum and degenerate middle cell at release microspore stage; 11. Microspore released from tetrads. (Bars: 1, 2: 100 μm ; 3-8: 50 μm ; 9-11: 10 μm)

Plate : 1. Magnify of microspore; 2. Structures of anther wall at two-cell pollen stage; 3. Generative cell and vegetative cell; 4. Abnormal development of microspore mother cell; 5-7. Abnormality of meiotic prophase-stage; 8-9. Aborted microspores at microspore release stage; 10. Not completely degraded tapetum at two-cell pollen stage. (Bars: 10 μm)

Plate : 1. Megaspore mother cell; 2. Anatroous ovule, bitegmic and crassinucellar; 3. Meiosis of megaspore mother cell (black arrow); 4. At the dyad stage, megaspore mother cell dividing into two megaspores (black arrow); 5. At the tetrad stage, the functional megaspore (fm) near the chalazal end persists and the degenerate megaspores (dm) near the micropylar; 6. The uni-nucleate embryo sac processes a prominent nucleus and a small vacuole; 7. The uni-nucleate embryo stops developing (black arrow); 8. At the stage of bi-nucleate embryo sac; 9. The tetra-nucleate embryo sac stage of development; 10. At the stage of octa-nucleate embryo sac, the egg apparatus consists of an egg cell and two synergids at the micropylar end, two polar nucleus at central and three antipodal cells near the chalazal end. (Bars: 10 μm)

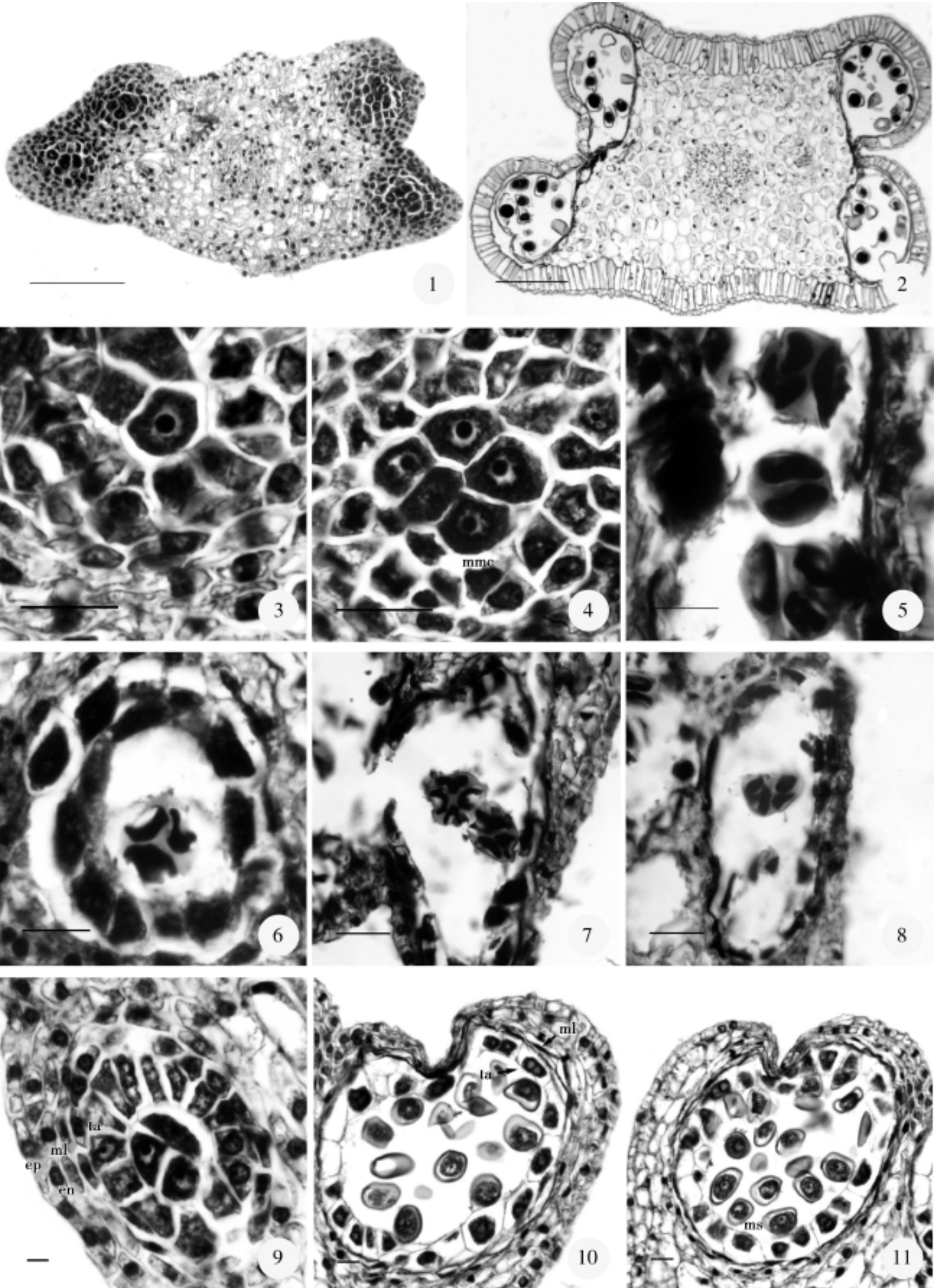
图 版 说 明

ep: 表皮; fl: 纤维层; ml: 中层; ta: 绒毡层; vc: 营养细胞; gc: 生殖细胞; mmc: 小孢子母细胞; ms: 小孢子; mms: 大孢子母细胞; fm: 功能大孢子; dm: 退化的大孢子; nu: 细胞核; ec: 卵细胞; sy: 助细胞; pn: 极核; ant: 反足细胞

图版 : 1~2. 花药横切面, 示小孢子母细胞时期和二细胞花粉时期的花药结构; 3~4. 次生造孢细胞或小孢子母细胞结构; 5. 小孢子母细胞减数分裂 I 期; 6. 四面体型四分体; 7. 十字交叉型四分体; 8. 不规则形状四分体; 9. 小孢子母细胞时期花药壁结构; 10. 小孢子释放时绒毡层的形态和正在退化的中层细胞;

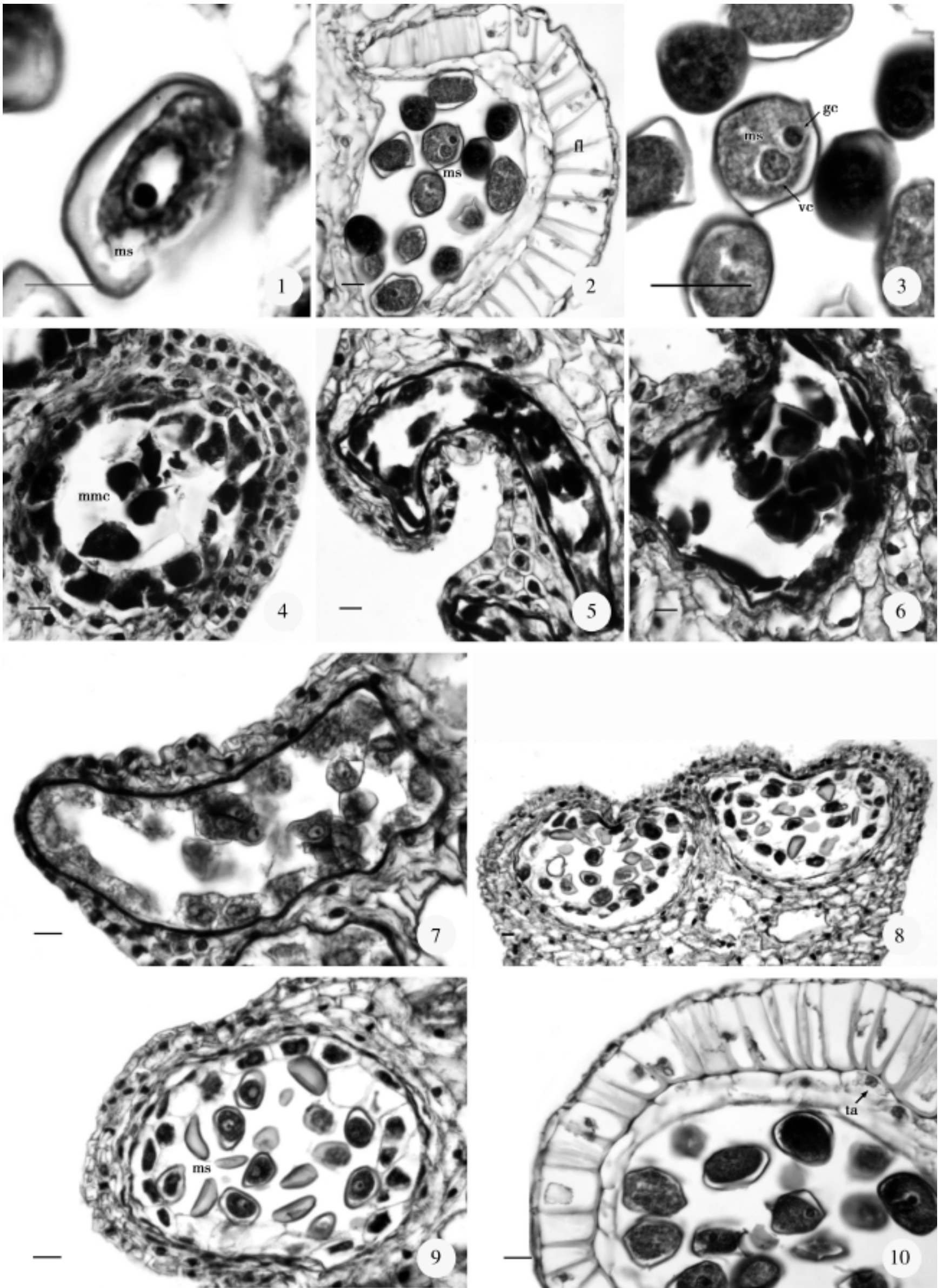
赵兴峰等：图版

ZHAO Xing-Feng *et al.*: Plate



赵兴峰等：图版

ZHAO Xing-Feng *et al.*: Plate



赵兴峰等：图版

ZHAO Xing-Feng *et al.*: Plate

