

杏花粉和花药壁发育的胚胎学特征

张超越, 郭绍芬, 孙 晴, 张桂芝, 许俊杰*, 刘 林*

(临沂大学药学院, 山东临沂 276005)

摘 要: 为了解杏花药和花粉发育的主要特征及发育进程与花芽冬眠的关系, 对不同发育阶段的花药和花粉进行了显微观察。结果表明, 花药壁形成于 11 月上旬, 由 5 层细胞构成, 包括表皮、药室内壁、中层 (含 2 层细胞) 和绒毡层 (分泌型)。小孢子母细胞形成于 11 月上旬, 减数分裂完成于 2 月上旬, 即小孢子发生过程历时约 3 个月。减数分裂开始时小孢子母细胞积累大量脂滴, 减数分裂产生的 4 个小孢子在四分体内排列成四面体形。小孢子阶段约 1 个月, 2 - 细胞花粉阶段约 0.5 个月, 即雄配子体发育历时约 1.5 个月。3 月初花蕾与芽鳞等长时小孢子发生有丝分裂产生 2 - 细胞花粉。成熟花粉为 2 - 细胞型, 含脂滴而不含淀粉, 属脂质花粉。小孢子母细胞形成时花芽开始冬眠, 减数分裂完成时花芽结束冬眠, 即小孢子发生与花芽冬眠同步。杏花粉发育历时 4.5 个月, 其特征包括小孢子母细胞减数分裂时积累脂滴, 小孢子发生与花芽冬眠同步, 花蕾与芽鳞等长是雄配子体发生第一次有丝分裂的形态学标志。

关键词: 杏; 花粉; 花药壁; 胚胎学

中图分类号: S 662.2

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2018) 12-2427-10

Embryological Characterization of Apricot Pollen and Anther Wall Development

ZHANG Chaoyue, GUO Shaofen, SUN Qing, ZHANG Guizhi, XU Junjie*, and LIU Lin*

(College of Pharmacy, Linyi University, Linyi, Shandong 276005, China)

Abstract: In order to understand the embryological features of the pollen and anther wall of apricot, anthers of different ages were examined by means of light microscopy. The cell layers of anther wall were established in early November, including epidermis, endothecium, middle layers, and tapetum. The tapetum belonged to secretory type. The process of microsporogenesis lasted about 3 months. Microspore mother cells were formed in early November, and underwent meiosis during the period from late January to early February the next year. The microspore mother cell accumulated a large number of lipid droplets as meiosis began. The 4 meiotic nuclei were separated by simultaneous cytokinesis to form four microspores that were joined together in a tetrad. The four microspores in the tetrad were in a tetrahedral arrangement. The microspore was present for about one month before it underwent mitotic division to a 2-celled pollen grain. The 2-celled pollen stage lasted 2 - 3 weeks till anthesis. The mature pollen belonged to lipidic type, for it accumulated lipid droplets rather than starch. As the structure of anther

收稿日期: 2018 - 07 - 02; **修回日期:** 2018 - 12 - 11

基金项目: 国家大学生创新创业训练计划项目 (201810452137); 国家自然科学基金项目 (31700238); 山东省自然科学基金项目 (ZR2017LC001)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: liulinlyu163@163.com, xujunjie@lyu.edu.cn)

walls was established, the scaly buds started winter dormancy, i.e., they stopped elongation temporarily. When the meiosis of the microspore mother cell was completed, the winter dormancy was broken, i.e., the scaly buds resumed elongation. Apparently, there was a coincidence between the microsporogenesis in the anther and the winter dormancy of the scaly buds. The microspore underwent mitotic division at the time when the flower bud reached the length of the scale. In summary, the process of apricot pollen development lasted 4.5 months, and the exclusive features included the coincidence between the microsporogenesis and the winter dormancy of the scaly buds, the accumulation of lipid droplets in the microspore mother cell, and that the first mitotic division of male gametophyte was marked by the growth of the flower bud to the length of the scale.

Keywords: apricot; pollen; anther wall; embryology

花粉发育过程高度保守 (Scott et al., 2004; Pacini, 2010), 受到严格遗传调控 (Chang et al., 2011)。花粉发育各阶段历时长短、小孢子母细胞减数分裂的胞质分裂方式、四分体中小孢子的排列方式、开花时花粉发育的程度以及营养细胞积累贮藏物质的类型等因植物种类而异 (Brewbaker, 1967; Pacini, 1996), 代表不同植物或植物类群花粉发育的特征 (Borg et al., 2009; Wilson & Zhang, 2009)。

花粉在花药的药室中发育, 药室由花药壁包围而成。花药壁由 4 ~ 6 层细胞构成, 由外向内依次为表皮、药室内壁、中层和绒毡层。中层变化大, 通常有 1 ~ 3 层细胞, 其他各 1 层细胞 (胡适宜, 1982; Pacini et al., 1986)。绒毡层为花粉发育提供营养 (Winiarczyk & Gebura, 2017), 其发育方式以及花药壁的细胞层数因植物种类而变化, 是花药壁发育的重要特征 (Pacini et al., 1986)。

成年杏树于夏秋形成花芽 (Julian et al., 2011), 花芽经历冬眠, 翌年打破休眠再继续生长、开花、传粉。杏花粉发育在花芽冬眠期间是否停滞, 小孢子母细胞形成于花芽冬眠开始前还是冬眠期间, 减数分裂发生于花芽冬眠期间还是冬眠结束后, 即小孢子发生与花芽冬眠是什么关系, 减数分裂的小孢子母细胞对低温胁迫有何细胞水平上的反应, 雄配子体的有丝分裂何时发生, 有无判断雄配子体发生有丝分裂的形态学标志, 这些问题需要通过胚胎学研究来回答。此外, 花药壁的细胞层数、绒毡层的活动方式、小孢子在四分体中的排列方式、花粉成熟时雄配子体发育的程度以及成熟花粉贮藏物质的类型等基本胚胎学特征鲜有报道。

作者对杏花药和花粉发育进行了连续 4 年的显微观察, 期望揭示其发育的主要特征以及花粉发育与花芽冬眠的关系, 为杏树栽培学提供胚胎学参考。

1 材料与方法

1.1 材料

供试杏 (*Prunus armeniaca*) 品种为 ‘金太阳’, 栽培于山东省临沂大学实验教学基地 (35°23'N, 116°18'E)。每年 8 月开始每周取样 1 次, 11 月上旬、翌年 1 月下旬至 2 月上旬增加取样次数至每 3 d 取样 1 次, 每次取 50 个花芽。

1.2 组织切片技术

以 Litwin (1985) 的方法为基础, 从花芽中取出花药, 置于 2% 戊二醛溶液 (50 mmol · L⁻¹ 磷

酸缓冲液配制, pH 6.8) 于 4 °C 固定 12 ~ 24 h, 再用 1% 四氧化锇溶液 (50 mmol · L⁻¹ 磷酸缓冲液配制, pH 6.8) 于室温下固定 4 ~ 12 h, 在浓度梯度 10% 的系列乙醇中脱水, Epon812 树脂包埋, 60 °C 下聚合。用玻璃刀切 2 μm 厚半薄切片, 甲苯胺蓝染色, 显微镜下观察照相。

1.3 组织化学技术

脂滴观察: 将花药进行简易压片, 用苏丹Ⅲ的乙醇溶液染色, 显微镜下观察, 脂滴与苏丹Ⅲ反应产生黄色至红色产物 (王心钗, 1986)。用四氧化锇处理花药, 树脂包埋后切片, 显微镜下观察, 不饱和脂类与四氧化锇反应产生棕色产物 (Jones, 2002); 将这样的切片用甲苯胺蓝染色, 既可观察到棕色脂滴又可清晰地观察到细胞结构 (Liu, 2013; 公颜慧和刘林, 2015)。

淀粉和蛋白质观察: 将花药进行简易压片, 用碘化钾—碘液染色, 显微镜下观察。淀粉与碘反应产生蓝色产物, 蛋白质与碘反应产生黄色产物 (王心钗, 1986)。

2 结果与分析

2.1 花芽表观变化

杏花芽为鳞芽, 大量鳞叶构成芽鳞, 芽鳞内产生花蕾, 花蕾由花冠、雄蕊和雌蕊等构成。经 4 年的观察发现: 11 月上旬杏芽鳞长 4.0 mm, 花蕾 1.5 mm; 之后芽鳞停止伸长, 冬眠开始, 在长达 3 个月的时间里芽鳞和花蕾长度一直保持不变; 翌年 2 月上旬芽鳞重新开始伸长, 冬眠结束; 至 3 月上旬, 芽鳞达到最大长度 4.5 mm, 花蕾继续伸长, 开花前达 8 mm 长 (表 1)。

表 1 花芽生长和花粉发育进程
Table 1 Bud growth and timing of pollen development

时间 Time	芽鳞/mm Scaly bud	花蕾/mm Flower bud	药壁发育进程 Anther development	花粉发育进程 Pollen development
10 月上旬 Early Oct.	3.0 ± 0.1	0.5 ± 0.1	花药壁在发育 Anther wall is developing	造孢阶段 Sporogenous stage
11 月上旬 Early Nov.	4.0 ± 0.2	1.4 ± 0.3	花药壁已形成 Formation of anther wall	母细胞形成 Microspore mother cells form
1 月下旬 Late Jan.	4.0 ± 0.1	1.5 ± 0.1	绒毡层达发育高峰 Tapetum achieves full development	减数分裂开始 Onset of meiosis
2 月上旬 Early Feb.	4.0 ± 0.1	1.5 ± 0.1	绒毡层开始退化 Onset of tapetum degeneration	减数分裂结束 Completion of meiosis
3 月上旬 Early Mar.	4.5 ± 0.2	4.5 ± 0.3	绒毡层解体 Tapetal cells collapse	小孢子有丝分裂 Mitosis of microspore
3 月下旬 Late Mar.	4.5 ± 0.2	8.0 ± 0.3	绒毡层消失 Tapetum is disappeared	花粉成熟 Maturation of pollen grains

2.2 小孢子发生

花粉发育进程及其与花芽变化之间的关系如表 1, 10 月上旬, 芽鳞长约 3 mm, 花蕾长约 0.5 mm, 此时花药中出现多数造孢细胞, 造孢细胞比周围药壁细胞略大 (图 1, A)。

11 月上旬, 芽鳞长度增至 4 mm, 花蕾长度增至 1.5 mm (表 1); 造孢细胞分化成小孢子母细胞, 主要特征是细胞体积大, 细胞核大, 与花药壁细胞形成明显对比 (图 1, B)。花芽进入冬眠期, 小孢子母细胞继续增大 (图 1, C ~ E)。

翌年1月下旬,小孢子母细胞开始积累胼胝质,形成胼胝质次生壁,标志着减数分裂开始。胼胝质积累先从细胞角隅开始,后扩展至整个细胞表面。由于细胞角隅胼胝质壁厚,其他区域薄,原生质体渐渐呈现圆滑轮廓(图1, F)。2月上旬,小孢子母细胞完成2次核分裂产生4个染色体减半的细胞核,4个细胞核之间同时形成胼胝质壁(图1, G),产生4个小孢子。在短暂时间内,4个小孢子被共同的胼胝质壁包围而形成四分体,四分体内4个小孢子排列成四面体形(图1, H)。小孢子母细胞减数分裂时期,花药呈乳白色。

2.3 雄配子体形成

四分体的胼胝质壁降解后,小孢子游离于药室内(图2, A、B)。小孢子是雄配子体的第1个细胞,也称单核花粉。小孢子从游离到有丝分裂,历时约1个月。当花粉发育至小孢子阶段,花药开始呈黄色。

3月上旬,芽鳞长度达到最大,4.5 mm。当花蕾也伸长至4.5 mm时,小孢子发生有丝分裂,这是雄配子体的第1次有丝分裂。小孢子有丝分裂是不均等的细胞分裂,产生1个大的营养细胞和1个小的生殖细胞。生殖细胞刚产生时贴着花粉壁(图2, C~E),之后转移到营养细胞内(图2, G、H)。

生殖细胞经历一系列形态变化,贴着花粉壁时呈凸透镜形,转移到营养细胞内部之后逐渐变为球形(图2, G),花粉成熟时又变成梭形(图2, H)。

3月下旬,花粉成熟,杏花开放。成熟花粉粒椭球形,横轴可达38 μm ,长轴可达45 μm 。成熟花粉包含1个营养细胞和1个生殖细胞(图2, H)。生殖细胞悬浮于营养细胞中央,呈梭形。组织化学分析显示,营养细胞积累大量脂滴,不含淀粉粒。

2.4 花药壁发育

花药壁由壁细胞发育而来,包围造孢细胞形成药室。花药壁发育进程及其与花粉发育之间的关系如表1,10月上旬造孢细胞分裂增殖时,壁细胞也分裂增殖,因此花药壁与小孢子母细胞同步形成(图1, A)。11月上旬造孢细胞分化成小孢子母细胞时,花药壁也已基本建成,其包含5层细胞,表皮和由壁细胞衍生的药室内壁、中层和绒毡层,中层为2层细胞(图1, B)。

最初时各层细胞形态相似,但随后各层细胞执行不同的功能,遵循不同的发育途径,表现出不同的形态变化,变化最为明显的是绒毡层和药室内壁。绒毡层位于花药壁的最内层,主要功能是为花粉发育提供营养。绒毡层细胞刚形成时与其他各层细胞一样扁平(图1, B),后来径向生长而渐渐增厚(图1, C~E),当小孢子母细胞开始减数分裂时,绒毡层发育达到顶峰,细胞体积达到最大,细胞径向长度大于平周方向(图1, F)。当小孢子母细胞减数分裂还没有结束时,绒毡层细胞就开始呈现退化现象,表现为细胞质浓缩,四氧化钬染色加深(图1, G、H)。当花粉发育进入小孢子时期,绒毡层细胞进一步退化(图2, A、B)。当花粉发育到小孢子有丝分裂阶段,绒毡层的细胞质消耗殆尽,只剩下染色很深的细胞质残迹(图2, C~E)。花粉成熟前,绒毡层彻底消失(图2, F)。

药室内壁的主要功能是在花粉发育成熟时负责花药开裂、散粉。当花粉发育至生殖细胞呈球形并位于花粉粒中央时,药室内壁发育达到顶峰,表现为细胞体积达到最大,细胞壁发生径向带状加厚(图2, F)。

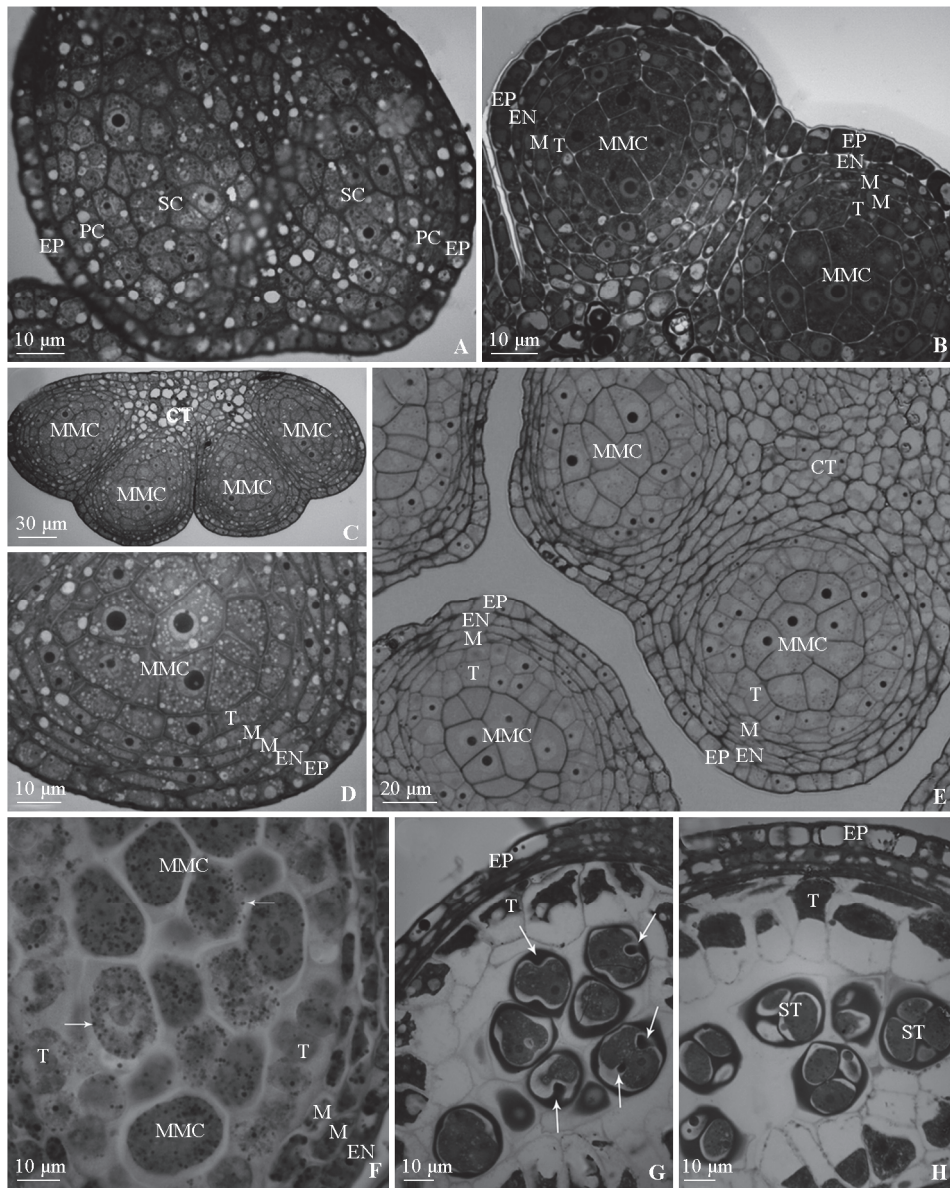


图 1 杏小孢子发生和花药壁发育

A: 10月上旬花药, 示造孢细胞和壁细胞; B: 11月上旬花药, 花药壁和小孢子母细胞已形成; C、D: 12月下旬花药, 示花药壁和小孢子母细胞, 绒毡层细胞径向伸长; E: 1月上旬花药, 示花粉母细胞和花药壁, 绒毡层细胞明显肥大; F: 1月下旬, 小孢子母细胞积累, 含大量脂滴(箭头), 绒毡层细胞达到发育高峰, 含脂滴; G: 2月上旬新的胼胝质壁形成(箭头), 绒毡层细胞的细胞质浓缩; H: 2月上旬小孢子四分体形成, 绒毡层细胞的细胞质浓缩。CT: 药隔组织; EN: 药室内壁; EP: 表皮; M: 中层; MMC: 小孢子母细胞; PC: 壁细胞; SC: 造孢细胞; ST: 小孢子四分体; T: 绒毡层。

Fig. 1 Microsporogenesis and anther wall development of apricot

A: Young anther in early October, showing sporogenous cells and parietal cells; B: Microspore mother cells and anther walls are established in early November; C, D: Microspore mother cells and anther walls with tapetal cells beginning to enlarge in late December; E: Microspore mother cells are rich in cytoplasm and tapetal cells are enlarged in early January; F: Microspore mother cells accumulate callose on their surfaces in late January, and lipid droplets exist in the microspore mother cells and tapetal cells; G: In early February callose walls (arrows) are forming to separate microspores and tapetal cells are degenerating; H: Microspore tetrads are formed and the tapetum is degenerating in early February.

CT: Connective tissue; EN: Endothecium; EP: Epidermis; M: Middle layer; MMC: Microspore mother cell; PC: Parietal cell; SC: Sporogenous cell; ST: Microspore tetrad; T: Tapetum.

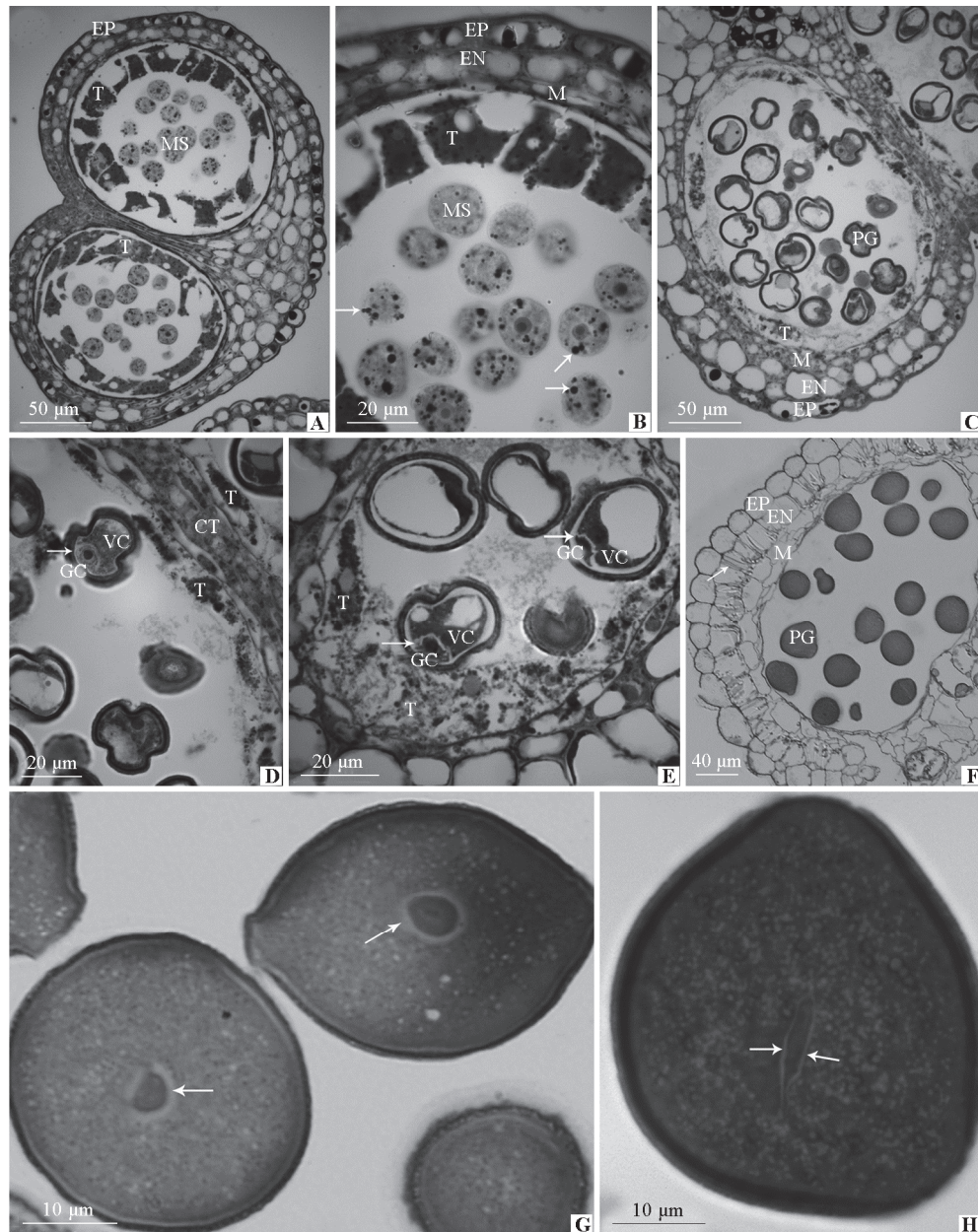


图 2 雄配子体形成和花药壁变化

A、B: 2月中旬, 小孢子含有脂滴 (箭头), 绒毡层细胞质染色深, 药室内壁细胞增大; C~E: 3月上旬, 小孢子完成有丝分裂产生2-细胞花粉, 生殖细胞有壁 (箭头), 绒毡层基本解体, 药室内壁细胞膨大; F: 3月中旬, 药室内壁细胞产生带状加厚 (箭头); G: 3月中旬, 生殖细胞位于营养细胞中央 (箭头); H: 成熟花粉, 生殖细胞呈梭形 (箭头)。CT: 药隔组织; EN: 药室内壁; EP: 表皮; GC: 生殖细胞; M: 中层; MS: 小孢子; PG: 花粉粒; T: 绒毡层; VC: 营养细胞。

Fig. 2 Male gametophyte formation and anther wall dynamics

A, B: Microspores contain lipid droplets (arrows), tapetal cells are densely stained, and endothecium cells are enlarged in mid-February; C - E: In early March the microspore undergoes mitosis to produce a 2-celled pollen grain, the generative cell has its wall (arrows), the tapetum is basically degenerated, and the endothecium cells are enlarged; F: Endothecium cell walls develop striated secondary thickenings in mid-March; G: The generative cell is located in the center of the vegetative cell (arrows) in mid-March; H: The mature pollen grain contains an elongated generative cell (arrows) and a large number of lipid droplets are present. CT: Connective tissue; EN: Endothecium;

EP: Epidermis; GC: Generative cell; M: Middle layer; MS: Microspore;

PG: Pollen grain; T: Tapetum; VC: Vegetative cell.

3 讨论

3.1 杏小孢子发生与花芽冬眠同步

花粉发育过程包括小孢子发生和雄配子体发育, 小孢子发生过程从小孢子母细胞开始, 直到其完成减数分裂 (Hong, 2005; Pacini, 2010)。

杏花芽是鳞芽, 即由芽鳞包裹着花蕾。花芽 11 月上旬停止伸长, 开始冬眠, 此时造孢细胞分化形成小孢子母细胞; 花芽 2 月上旬重新开始伸长, 冬眠结束, 此时小孢子母细胞完成减数分裂。显然, 小孢子母细胞形成与花芽冬眠起始同步, 小孢子母细胞减数分裂结束与冬眠解除同步, 即小孢子发生与花芽冬眠同步。两个过程的同步性表明, 温度的降低引起花芽冬眠, 但没有引起花粉发育过程停滞, 相反, 冬眠过程中小孢子母细胞完成减数分裂, 产生小孢子, 实现了从孢子体世代向雄配子体世代的转变。

花芽需要冬眠的植物, 低温积累对其减数分裂的启动非常重要, 是完成从孢子体向配子体世代过渡的重要环境条件 (de Storme et al., 2012; Bomblies et al., 2015; 陆婷 等, 2017), 在低温积累达到临界值之前, 即使给予适当的温度, 减数分裂也不能启动 (Jansson & Douglas, 2007; de Storme & Geelen, 2014)。低温积累是否为启动减数分裂的充分条件? 本研究所在不同年份的气温并不完全相同, 意味着完成低温积累所需要的天数不可能相同; 如果低温积累是充分条件, 不同年份减数分裂开始的时间就不可能一致, 但不同年份小孢子母细胞减数分裂开始的时间基本一致, 因此认为, 低温积累是减数分裂的必要条件, 但可能不是充分条件。北半球日照长度从‘冬至’日开始逐渐变长, 直到半年后的‘夏至’日达到最长, 杏减数分裂开始于‘冬至’日之后约 1 个月, 即日照时间开始变长后 1 个月, 故不排除日照时间变化与减数分裂启动有关。

值得注意的是, Julian 等 (2011) 对生长在西班牙东北部萨拉戈萨 (41°44'N, 0°47'W) 的杏树花芽冬眠过程进行过观察, 花芽冬眠开始于 11 月初, 结束于 1 月底, 冬眠时间较短, 花芽冬眠结束与小孢子母细胞减数分裂开始恰好一致, 即花芽冬眠期内小孢子母细胞未完成减数分裂, 冬眠结束后才实现从孢子体世代向雄配子体世代的转变, 我们的观察结果与之明显不一致。观察结果的不同可能与两地的日照长度、温度等环境条件有关, 或者与品种不同有关。

3.2 杏小孢子母细胞在减数分裂开始阶段积累脂滴

本研究结果表明, 杏的小孢子母细胞在减数分裂开始阶段积累大量脂滴, 减数分裂进行到胞质分裂阶段, 脂滴又消失。小孢子母细胞在减数分裂开始阶段积累脂滴的现象非常稳定, 这一现象鲜见报道, 可能是杏花粉发育所独有的一个特征。

脂滴是由磷脂单分子层包围甘油三酯而形成的细胞器, 植物脂滴在种子和油质果实中作为贮藏物质积累 (Murphy, 2012; 公颜慧和刘林, 2015), 但也在其他组织中出现, 参与不同生物学过程 (葛姝君 等, 2016; Pyc et al., 2017), 例如, 脂滴出现在某些植物茎顶端分生组织, 参与分生组织的发育 (van der Schoot & Rinne, 2011); 出现在豆科植物多年生根瘤内, 参与根瘤的越冬 (Gurusamy et al., 2000)。杏小孢子母细胞减数分裂发生在寒冷冬季, 减数分裂时细胞活动旺盛, 对环境条件敏感, 小孢子母细胞积累脂滴可能是细胞与环境相互作用的结果, 参与细胞对低温胁迫的抵御, 以保证减数分裂活动顺利启动。

3.3 杏花粉和绒毡层

杏花粉体积小、数量多，为传粉昆虫提供较多采集机会，有利于授粉。成熟花粉在营养细胞内积累大量营养物质，为花粉萌发和花粉管生长提供营养（Feng & Dickinson, 2007; Dickinson & Grant-Downton, 2009）。成熟花粉中的贮藏物质有不同的类型，主要是脂滴和淀粉（胡适宜, 1982），如油橄榄（Rodríguez-García et al., 2007）和西瓜（刘林等, 2007; Liu, 2012）花粉含脂滴，南瓜（张涛等, 2013）和紫花地丁（王镛等, 2017）花粉含淀粉，番茄花粉中先积累脂滴、后积累淀粉，成熟花粉中积累大量淀粉和脂滴（朱云和田慧桥, 2015），仅发现玉凤花属的某些植物花粉既不含淀粉也不含脂滴（Liu, 2015, 2016），这样的花粉积累大量小泡，可能小泡内积累可溶性营养物质。杏的成熟花粉只含有脂滴，属于脂质花粉或无淀粉花粉。杏花粉体积小，在有限的空间内积累脂滴比积累淀粉能贮藏更丰富的能量。

绒毡层在花粉发育过程中起重要作用（Pacini, 2010; Chang et al., 2011），为花粉发育提供营养物质，因而与花粉发育密切相关（Gómez et al., 2015; Winiarczyk & Gebura, 2017）。依据活动方式，绒毡层可分为两种类型，一种是分泌绒毡层，在整个发育过程中始终维持在原来的位置，通过细胞的内表面为花粉发育分泌营养物质，花粉成熟后绒毡层完全自溶，如西瓜（刘林和白华举, 2003）和甘蓝（Murgia et al., 1991）的绒毡层是这种类型；另一种类型是周原质团绒毡层，在小孢子母细胞减数分裂后期发生细胞壁解体，原生质体脱离花药壁转移到药室中，相互融合形成周原质团，随着花粉发育，周原质团被花粉吸收，如意大利魔芋（Pacini & Junipe, 1983）的绒毡层就是这种类型。杏的绒毡层细胞始终保持在原来的位置，直至解体，因此属于分泌绒毡层。杏绒毡层解体的主要显微特征是四氧化钼染色加深，表明细胞解体过程伴随产生大量脂滴，脂滴可能参与从绒毡层到花粉粒的营养物质运输。

3.4 杏小孢子有丝分裂的形态学标志

在多数植物中，雄配子体有丝分裂没有明显的宏观形态学标志，需要通过显微观察才能确定。杏芽鳞与花蕾的相对长度可以作为判断雄配子体发生第一次有丝分裂的参考。

‘金太阳’杏芽鳞的极限长度约 4.5 mm，当花蕾长度也达到 4.5 mm 时，小孢子发生有丝分裂，即雄配子体的第一次有丝分裂。同期对‘凯特’杏花粉发育的观察结果（数据略）与‘金太阳’杏一致。因此，杏花蕾与芽鳞等长是雄配子体发生第一次有丝分裂的形态学标志，可作为杏树栽培管理过程中判断花粉发育进程的参考。

References

- Bomblies K, Higgins J D, Yant L. 2015. Meiosis evolves: adaptation to external and internal environments. *New Phytologist*, 208: 306 - 323.
- Borg M, Brownfield L, Twell D. 2009. Male gametophyte development: a molecular perspective. *J Exp Bot*, 60: 1465 - 1478.
- Brewbaker J L. 1967. The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms. *Am J Bot*, 54: 1069 - 1083.
- Chang F, Wang Y, Wang S, Ma H. 2011. Molecular control of microsporogenesis in *Arabidopsis*. *Curr Opin Plant Biol*, 14: 66 - 73.
- de Storme N, Copenhaver G P, Geelen D. 2012. Production of diploid male gametes in *Arabidopsis* by cold-induced destabilization of postmeiotic radial microtubule arrays. *Plant Physiol*, 160: 1808 - 1826.
- de Storme N, Geelen D. 2014. The impact of environment stress on male reproductive development in plants: biological processes and molecular mechanisms. *Plant Cell Environ*, 37: 1 - 18.
- Dickinson H G, Grant-Downton R. 2009. Bridging the generation gap: flowering plant gametophytes and animal germlines reveal unexpected

- similarities. *Biological Reviews*, 84: 589 - 615.
- Feng X Q, Dickinson H G. 2007. Packaging the male germline in plants. *Trends Genet*, 23: 503 - 510.
- Ge Shu-jun, Zhao Dan, Zhou Xue, Sun Qing, Liu Lin. 2016. Cucumber leaf senescence causes in-situ and vacuolar degradation of lipid droplets. *Acta Horticulturae Sinica*, 43 (10): 2021 - 2028. (in Chinese)
- 葛殊君, 赵 丹, 周 雪, 孙 晴, 刘 林. 2016. 黄瓜叶片衰老过程中脂滴的原位降解和液泡内降解. *园艺学报*, 43 (10): 2021 - 2028.
- Gómez J F, Talle B, Wilson Z A. 2015. Anther and pollen development: a conserved developmental pathway. *J Integr Plant Biol*, 57: 876 - 891.
- Gong Yan-hui, Liu Lin. 2015. Microchemical and ultramicroscopic observation on dynamics of storage reserves in chili pepper fruits during ripening. *Acta Horticulturae Sinica*, 42 (10): 1944 - 1952. (in Chinese)
- 公颜慧, 刘 林. 2015. 辣椒成熟过程中贮藏物质变化的显微化学与电镜观察. *园艺学报*, 42 (10): 1944 - 1952.
- Gurusamy C, Davis P J, Bal A K. 2000. Seasonal changes in perennial nodules of beach pea (*Lathyrus maritimus* [L.] Bigel.) with special reference to oleosomes. *Int J Plant Sci*, 161: 631 - 638.
- Hong M. 2005. Molecular genetic analyses of microsporogenesis and microgametogenesis in flowering plants. *Annu Rev Plant Biol*, 56: 393 - 434.
- Hu Shi-yi. 1982. Embryology of the angiosperms. Beijing: Higher Education Press: 20 - 36. (in Chinese)
- 胡适宜. 1982. 被子植物胚胎学. 北京: 高等教育出版社: 20 - 36.
- Jansson S, Douglas C J. 2007. Populus: a model system for plant biology. *Annu Rev Plant Biol*, 58: 435 - 458.
- Jones M L. 2002. Lipids/Bancroft J D, Gamble M. Theory and practice of histological and techniques. London: Churchill Livingstone: 564 - 565.
- Julian C, Rodrigo J, Herrero M. 2011. Stamen development and winter dormancy in apricot (*Prunus armeniaca*). *Ann Bot*, 108: 617 - 625.
- Litwin J A. 1985. Light microscopic histochemistry on plastic sections. *Prog Histochem Cyto*, 16: 1 - 84.
- Liu L. 2012. Ultrastructural study on dynamics of plastids and mitochondria during microgametogenesis in watermelon. *Micron*, 43: 412 - 417.
- Liu L. 2013. Ultrastructural study on dynamics of lipid bodies and plastids during ripening of chili pepper fruits. *Micron*, 46: 43 - 50.
- Liu L. 2015. Ultramicroscopic examination of mature massulae of *Habenaria arinaria* (Orchidaceae). *Micron*, 74: 1 - 7.
- Liu L. 2016. Ultramicroscopic characterization of mature pollen grains of *Habenaria sagittifer*. *Horticultural Plant Journal*, 2 (1): 50 - 54.
- Liu Lin, Bai Huaju. 2003. Microscopic study on watermelon anther and pollen grains. *China Cucurbits and Vegetables*, 16 (5): 13 - 14. (in Chinese)
- 刘 林, 白华举. 2003. 西瓜花药与花粉显微结构研究. *中国西瓜甜瓜*, 16 (5): 13 - 14.
- Liu Lin, Yuan Dong-mei, Zhang Song-huan, Zheng Hui-min, Wang Ting-liang, Li Chun-qi. 2007. Study on the ultrastructure of mature watermelon pollen grains. *Journal of Fruit Science*, 24 (3): 385 - 388. (in Chinese)
- 刘 林, 员冬梅, 张松焕, 郑慧敏, 王庭梁, 李春琦. 2007. 西瓜成熟花粉的超微结构. *果树学报*, 24 (3): 385 - 388.
- Lu Ting, Wang Yiguang, Luo Yibo, Zhang Chao, Fu Jianxin, Dong Bin, Hu Shaoqing, Zhao Hongbo. 2017. Comparison on flower bud differentiation and development of different seasons in *Osmanthus fragrans* 'Sijigui'. *Acta Horticulturae Sinica*, 44 (6): 1145 - 1156. (in Chinese)
- 陆 婷, 王艺光, 骆义波, 张 超, 付建新, 董 彬, 胡绍庆, 赵宏波. 2017. '四季桂' 不同季节的花芽分化与发育比较. *园艺学报*, 44 (6): 1145 - 1156.
- Murgia M, Charzynska M, Rougier M, Cresti M. 1991. Secretory tapetum of *Brassica oleracea* L.: polarity and ultrastructural features. *Sex Plant Reprod*, 4: 28 - 35.
- Murphy D J. 2012. The dynamic roles of lipid bodies in animals, plants and microorganisms. *Prog Lipid Res*, 40: 43 - 50.
- Pacini E, Bellani L M, Lozzi R. 1986. Pollen, tapetum and anther development in two cultivars of sweet cherry (*Prunus avium*). *Phytomorphology*, 36: 197 - 210.
- Pacini E, Juniper B E. 1983. The ultrastructure of the formation and development of the amoeboid tapetum in *Arum italicum* Miller. *Protoplasma*, 117: 116 - 129.
- Pacini E. 1996. Types and meaning of pollen carbohydrate reserves. *Sex Plant Reprod*, 9: 362 - 366.
- Pacini E. 2010. Relationships between tapetum, loculus, and pollen during development. *Int J Plant Sci*, 171: 1 - 11.
- Pyc M, Cai Y, Greer M S, Yurchenko O, Chapman K D, Dyer J M, Mullen R T. 2017. Turning over a new leaf in lipid droplet biology. *Trends Plant Sci*, 22: 596 - 609.
- Rodríguez-García M I, M'rani-Alaoui M, Fernández M C. 2007. Behavior of storage lipids during development and germination of olive (*Olea*

- europaea* L.) pollen. *Protoplasma*, 221: 237 - 244.
- Scott R J, Spielman M, Dickinson H G. 2004. Stamen structure and function. *Plant Cell*, 16: S46 - S60.
- van der Schoot C, Rinne P L H. 2011. Dormancy cycling at the shoot apical meristem: transitioning between self-organization and self-arrest. *Plant Sci*, 180: 120 - 131.
- Wang Xin-chai. 1986. *Plant microtechnique*. Fuzhou: Fujian Education Press: 178 - 179. (in Chinese)
- 王心钊. 1986. 植物显微技术. 福州: 福建教育出版社: 178 - 179.
- Wang Yong, Li Qiaoxia, Sun Kun, Chen Wen. 2017. The study on dimorphic flower development and the soluble sugar and starch content in *Viola philippica*. *Acta Horticulturae Sinica*, 44 (2): 323 - 329. (in Chinese)
- 王 镛, 李巧峡, 孙 坤, 陈 纹. 2017. 紫花地丁开放花与闭锁花的发育及可溶性糖与淀粉含量的研究. *园艺学报*, 44 (2): 323 - 329.
- Wilson Z A, Zhang D B. 2009. From *Arabidopsis* to rice: pathways in pollen development. *J Exp Bot*, 60: 1479 - 1492.
- Winiarczyk K, Gebura J. 2017. Formation of a unique structure during microsporogenesis in *Tinantia anomala* (Commelinaceae) anthers. *Protoplasma*, 254: 785 - 790.
- Zhang Tao, Dong Wen-cai, Lin Lin. 2013. Anatomical observation of pollen grain development in pumpkin. *China Cucurbits and Vegetables*, 26 (6): 44 - 46. (in Chinese)
- 张 涛, 董文才, 刘 林. 2013. 南瓜花粉发育解剖观察. *中国瓜菜*, 26 (6): 44 - 46.
- Zhu Yun, Tian Hui-qiao. 2015. The distribution features of polysaccharide and lipid drops in the development of tomato anther. *Acta Horticulturae Sinica*, 42 (4): 672 - 678. (in Chinese)
- 朱 云, 田惠桥. 2015. 番茄花药发育中多糖和脂滴的分布特征. *园艺学报*, 42 (4): 672 - 678.

欢迎订阅 2019 年 Journal of Integrative Agriculture (JIA)

《农业科学学报》(Journal of Integrative Agriculture, JIA) 由农业部主管、中国农业科学院与中国农学会共同主办, 是综合性英文学术期刊, 月刊。JIA 前身为 2002 年创刊的《中国农业科学》英文版 (Agricultural Sciences in China, ASC), 2012 年更名为 JIA。JIA 2006 年起与 Elsevier 合作, 全文数据在 ScienceDirect 平台面向世界发行; 2009 年被 SCI 收录, 最新影响因子为 1.042, 位于 JCR 农业综合类 Q2 区前列位次。JIA 是中国科技核心期刊; 连续 5 年获得“中国最具国际影响力学术期刊”称号; 2016 年入选中国科协“中国科技期刊国际影响力提升计划”及“中国科技期刊登峰行动计划”项目, 是我国农业领域领衔学术期刊, 并具有较高国际影响力。

JIA 大 16 开, 每月 20 日出版, 国内外公开发售。每期 180 页, 国内订价 80.00 元, 全年 960.00 元。国内统一连续出版物号: CN 10-1039/S, 国际标准连续出版物号: ISSN 2095-3119, 邮发代号: 2-851, 国外代号: 1591M。全国各地邮局均可订阅, 也可直接向编辑部订购。

邮编: 100081; 地址: 北京中关村南大街 12 号《中国农业科学》编辑部

电话: 010-82109808; 传真: 010-82106247

网址: www.ChinaAgriSci.com; E-mail: zgnykx@caas.cn

联系人: 林鉴非