

颈卵器植物颈细胞结构与功能的研究进展

王 頔^{1,2}, 王 莉^{1*}

(1 扬州大学 园艺与植物保护学院, 江苏扬州 225009; 2 扬州大学 生物科学与技术学院, 江苏扬州 225009)

摘 要: 颈卵器是苔藓、蕨类、裸子植物的雌性生殖器官, 由卵细胞、腹沟细胞和颈细胞(颈沟细胞)构成。其中, 颈细胞是这类植物雄配子进入颈卵器并完成受精作用的唯一通道, 在颈卵器的发育和受精过程中发挥着重要作用。该文就近年来国内外有关对颈细胞的发生和发育、结构特点和功能等进行较为系统全面的分析和总结, 并对未来的研究方向进行展望。

关键词: 颈卵器植物; 结构; 受精; 功能; 颈细胞

中图分类号: Q944.57

文献标志码: A

Structure and Function of Neck Cells in Archegoniate

WANG Di^{1,2}, WANG Li^{1*}

(1 College of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China; 2 College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China)

Abstract: Archegonium, the female reproductive organ in bryophytes, pteridophytes and gymnosperms, consists of an egg cell, a ventral canal cell and one to several neck cells (neck canal cells). Among them, neck cells are the only effective structure for male gametes to enter the archegonia and accomplish fertilization, and therefore, play essential roles during the archegonial development and fertilization. Here, we review the research progress on the formation process, development and structural characteristic of neck cells, in particular about the function during fertilization. In addition, we point out the remaining problems in current research and give an outlook to the future research on neck cells.

Key words: archegoniate; structure; fertilization; function; neck cell

颈卵器植物是指在有性世代的雌性生殖器中出现颈卵器结构的植物类群的总称, 包括苔藓植物门(Bryophyta)和蕨类植物门(Pteridophyta)下各科以及裸子植物门(Gymnospermae)的大部分植物。根据受精时期雄配子进入颈卵器的方式, 可将颈卵器植物分为 2 种类型: 第一种为游动精受精植物, 这种类型植物受精时, 通常在颈卵器周围充满液体, 精子释放在颈卵器外, 带有鞭毛, 通过游动进入颈卵器。游动精受精植物包括苔藓、蕨类和少数裸子植

物^[1-2]。第二种为粉管受精植物, 受精时花粉管进入颈卵器, 将精细胞释放入卵细胞中。大部分裸子植物属于粉管受精植物^[3]。

成熟的颈卵器结构包括一个卵细胞、一个腹沟细胞(有些植物中退化)和一至数个颈沟细胞(苔藓和蕨类植物)或颈细胞(裸子植物)^[2,4]。其中, 颈细胞与卵细胞或腹沟细胞毗邻, 是这类植物雄配子进入颈卵器的唯一通道。自 20 世纪初至今, 国内外许多学者对颈卵器的结构进行了较为广泛的报道, 尽

收稿日期: 2013-12-12; 修改稿收到日期: 2014-04-03

基金项目: 国家自然科学基金(31200145); 江苏省自然科学基金(BK2011444)

作者简介: 王 頔(1984—), 女, 在读博士研究生, 主要从事银杏生殖生物学研究工作。E-mail: wangdi06060@163.com

* 通信作者: 王 莉, 博士, 讲师, 主要从事裸子植物传粉生物学及生殖生物学研究工作。E-mail: wli@ibcas.ac.cn

管由于实验方法的制约,使得有些观察结果不尽详实,但他们取得的成果为后续研究积累了大量宝贵资料。从已发表的有关颈卵器植物雌配子体的文献可以看出,对于颈细胞的位置、结构、数目和排列方式已有了清楚的认识,并对其功能进行了合理的推断。本文综合前人的研究成果,对颈细胞的发生、发育、结构特点和功能等方面分别进行概述,以期为进一步深入研究颈细胞在植物有性生殖过程中发挥的作用提供参考。

1 颈细胞的发生和发育

苔藓植物和蕨类植物的颈卵器结构较为相似,可分为颈部和腹部两部分。颈沟细胞由来源于雌配子体表层的颈卵器原始细胞分化形成^[5-6]。与其它细胞相比,颈卵器原始细胞的细胞核较大,细胞质浓厚。该细胞进行一至数次细胞分裂形成初生细胞和数个颈卵器壁细胞。其中,初生细胞通过一次不均等分裂,形成1个较大的中央细胞和1个较小的颈沟细胞。随后,中央细胞再进行一次不均等分裂形成位于颈卵器基部的卵细胞和其上的腹沟细胞。颈沟细胞进行数次分裂形成直线排列的数个颈沟细胞^[6],或者在一些蕨类植物中,颈沟细胞仅进行一次核分裂,形成双核的颈沟细胞^[7]。此外,苔藓和蕨类植物的颈卵器周围通常有1层壁细胞包围,这些细胞也由颈卵器原始细胞分裂而来^[6,8](图1,A)。

裸子植物的颈卵器来源于珠心深处的功能大孢

子^[9]。功能大孢子形成后随即分裂,并经过游离核期、细胞化期和颈卵器发育3个阶段,最终形成成熟的雌配子体^[4]。颈细胞由位于雌配子体一端的颈卵器原始细胞发育而来,颈卵器原始细胞经过一次不均等分裂,形成1个较大的中央细胞和1个较小的初生颈细胞。其中,中央细胞在发育后期进行一次不均等分裂形成1个卵细胞和1个腹沟细胞(或腹沟核),后者形成不久即解体消失。初生颈细胞进行一次或多次分裂,形成按一定方式排列的多个颈细胞^[10-12]。裸子植物的颈卵器位于雌配子体边缘,周围由一层套细胞包裹,随着颈卵器的发育,其周围的雌配子体原叶细胞不断增殖,而颈卵器深深陷入雌配子体中。同时颈卵器壁不断增厚,尽管在有些部位发生壁凹陷,使其可从套细胞中吸收营养^[13-14],但颈卵器最重要的细胞——中央细胞(后来发育成卵细胞)还是被层层包围,仅余下一至数层颈细胞构成相对薄弱的部位(图1,B)。

植物颈细胞的数目千差万别,但不同植物种属都有特定的颈细胞数目。苔藓植物中,地钱(*Marchantia polymorpha* L.)成熟的颈卵器具有4个颈沟细胞^[6]。蕨类植物中,蜈蚣草(*Pteris vittata* L.)的颈沟细胞为2个^[15];水蕨[*Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn.]和阔鳞瘤蕨[*Phymatosorus hainanensis* (Noot.) S. G. Lu]只有1个颈沟细胞,但有2个颈沟细胞核^[7,16]。在裸子植物中,银杏(*Ginkgo biloba* L.)和苏铁类(*Cycads*)植物受精前颈细胞数目为4个^[10,17];松杉类植物中,除了罗汉松属(*Podocarpus*)颈卵器的颈细胞数目比较多(2~6个)^[18],其它植物颈细胞数目从2至4不等^[4];麻黄属(*Ephedra*)的颈细胞可多达40个^[4]。通常颈细胞成熟后不再进行增殖,但无论在蕨类植物、苔藓类植物,还是裸子植物中,若颈细胞的分裂过程尚未完成,一旦颈卵器中的中央细胞(卵细胞)解体退化,颈细胞也将失去持续分裂的能力^[19]。

颈细胞的排列方式也因植物种类而呈现出一定差别。苔藓和蕨类植物的颈沟细胞位于腹沟细胞上方,排成一行,四周由单层的颈部壁细胞包围^[6,8,20-21]。裸子植物中,泽米属苏铁(*Zamia*)^[10]和白云杉[*Picea glauca* (Moench) Voss]^[22]的颈细胞呈单层排列。银杏成熟的颈细胞呈双层覆瓦状排列^[23]。罗汉松(*Podocarpus totara* G. Benn. ex D. Don)的颈卵器也具有2层颈细胞,但排列整齐^[24]。

从颈卵器植物生殖器官的演化来看,颈卵器的发育趋势总体上是随进化而退化,越进化的种,其颈

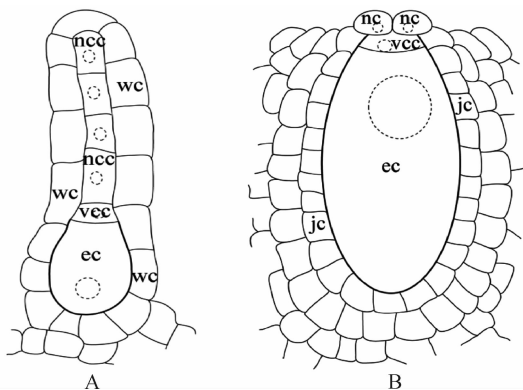


图1 颈卵器结构示意图

A. 苔藓、蕨类植物颈卵器示意图;B. 裸子植物颈卵器示意图。

图中虚线表示细胞核。ec. 卵细胞;jc. 套细胞;nc. 颈细胞;
ncc. 颈沟细胞;vcc. 腹沟细胞;wc. 壁细胞

Fig. 1 Model for structure of archegonia

A. Model for structure of archegonia in bryophytes and pteridophytes;

B. Model for structure of archegonia in gymnosperm. Dotted lines

show the nuclei. ec. Egg cell;jc. Jacket cell;nc. Neck cell;

ncc. Neck canal cell;vcc. Ventral canal cell;wc. Wall cell

卵器的颈部结构越简化,颈细胞的数目也向由少至多的方向演化^[25]。

2 颈细胞的结构特点

2.1 成熟颈细胞的结构特征

苔藓植物和蕨类植物的颈沟细胞通常在受精前即解体消失,因此,在观察这些植物颈卵器结构特点时,往往更为关注卵细胞,而颈沟细胞的结构特点则常被忽视。目前,仅知道颈沟细胞多呈长圆柱状,细胞核明显,部分植物的颈沟细胞具有双核,纵向排列。颈细胞在发育过程中纵向伸长,细胞内囊泡、高尔基体、内质网十分丰富^[16,26]。解体前,颈沟细胞之间、颈沟细胞与腹沟细胞间存在发达的胞间连丝,而颈沟细胞与周围颈部壁细胞之间几乎无胞间连丝^[26-27]。

裸子植物的颈细胞发育成熟后,具有明显的结构特征,包括:细胞核明显,细胞质中含有丰富的内质网、高尔基体、线粒体、质体等^[11-12,19];细胞具有极性^[12];朝向颈卵器腔一侧具有较厚的原始细胞壁,富含纤维^[19,28]。颈细胞还具有明显的分泌细胞特征,在成熟时期细胞质膜往往向内弯曲^[29];细胞间隙大,细胞质膜与细胞壁之间的空间含有许多分泌物,有时在细胞间隙以及朝向颈卵器腔的细胞壁表面也可以观察到许多分泌物积累^[11-12]。此外, Ma 等^[19]在花旗松 [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco] 和一种落叶松 (*Larix × eurolepis* A. Henry) 的颈细胞中观察到一些多泡体结构,并推测这些结构与胞吞胞吐作用有关:颈细胞一方面可通过胞吐作用向细胞外分泌物质;另一方面又通过胞吞作用向周围细胞吸取营养,以作为胞吐作用的补偿。颈细胞的结构特点表明这类细胞是代谢十分活跃的细胞,并具有分泌特征,能够向细胞外分泌一些物质,但这些分泌物的成分、功能还不清楚。

2.2 颈细胞的解体现象

在颈卵器植物的受精过程中,颈细胞的结构是否保持完整尚无定论,这可能与植物种类有关。苔藓和蕨类植物的颈沟细胞通常在受精前即解体,解体产物或被卵细胞吸收或仍停留在其解体产生的通道内^[7,16]。裸子植物中的崖柏属 (*Thuja*)、短叶红豆杉 (*Taxus brevifolia* Nutt.) 和云杉 (*Picea glauca* × *Picea engelmannii* Parry ex Engelm.), 其颈细胞在花粉管进入颈卵器前也自行解体^[28,30]。金松 [*Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Siebold et Zucc.] 和南洋杉属 (*Araucaria*) 植物的花粉管在进入颈卵器时,一般

从颈细胞的细胞间隙中通过,并不会损伤颈细胞^[31-32],这种不破坏颈细胞而进入颈卵器的方式被认为是较为古老的特征^[32]。麻黄属植物 *Ephedra trifurca* Torr. ex S. Watson 和罗汉松的花粉管则有时破坏颈细胞,有时不会破坏颈细胞^[24,33]。此外,还有些种类,如云南油杉 (*Keteleeria evelyniana* Mast.)^[34]、红豆杉 (*Taxus baccata* L.)^[35]、花旗松^[36] 和太平洋银枞 [温哥华冷杉 *Abies amabilis* (Douglas) Douglas ex J. Forbes]^[37] 等,花粉管与颈细胞接触后,是通过强行冲过颈部进入颈卵器的,在此过程中,颈细胞被挤在一旁,受到不可恢复的损伤,颈细胞随即解体,解体产物多为花粉管或卵细胞吸收。Singh^[4] 认为在进入颈卵器的过程中,花粉管主动破坏颈细胞的现象更倾向于发生在那些颈卵器相对独立的植物种类中。

颈细胞开始解体的时间因种类呈现差异。地钱的颈沟细胞在完成分裂后,需继续发育一段时间^[38],曹建国等^[26]认为颈沟细胞的发育可能是为了保证颈部的伸长,从而使颈部能够伸出蒴苞完成受精作用。大多数蕨类植物颈沟细胞的解体时间也显得有些滞后,直到卵细胞完全成熟才开始^[15,27]。裸子植物中,崖柏属植物的颈细胞几乎在形成后即开始解体,其解体产物几乎全部为中央细胞吸收^[30];短叶红豆杉和云杉颈细胞的细胞质在花粉管到达前便开始逐渐消融^[28];而花旗松的颈细胞直到在与花粉管接触时才表现出降解趋势^[11]。有人认为受精前颈细胞解体是一种细胞程序化死亡过程^[39],但这种说法目前尚无有力的证据支撑。

3 颈细胞的功能

由于苔藓植物和蕨类植物的颈沟细胞在受精时常解体消失,对其功能的报道相对较少,因此对于这类细胞功能的研究多数集中在裸子植物的颈细胞中。

3.1 作为雄配子进入颈卵器的通道

迄今为止,绝大多数已报道的颈卵器植物的雄配子都是从颈细胞处进入颈卵器、并最终完成受精作用的。苔藓和蕨类植物的颈沟细胞在受精前即开始解体,在精子到达时已完全消失,其周围的颈部壁细胞结构仍保持完整,形成一条通向卵细胞的通道。受精时期顶端的颈部壁细胞开裂,通道内充满液体,游动精子便经此通道进入颈卵器^[15,26,40]。

裸子植物中的游动精受精植物一般分类学地位较低,如攀枝花苏铁 (*Cycas panzhihuaensis* L. Zhou et

S. Y. Yang)^[13]、银杏^[41]、华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii* Mayr)^[42]及侧柏[*Platycladus orientalis* (L.) Franco]^[43]等。其中,苏铁在受精前颈卵器上部会产生液体,使颈细胞膨压增大,同时由于卵细胞内压力增大,顶部向外突出,最终导致颈细胞彼此相互分离,为游动精子提供通道^[10,44]。

粉管受精多发生在分类学地方较高的裸子植物中,如白皮松(*Pinus bungeana* Zucc. ex Endl.)^[9,45]、油松(*Pinus tabulaeformis* Carrière)^[45]和樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv.)^[46]等植物的精细胞进入颈卵器的方式均属于此种类型。粉管受精植物的花粉管进入颈卵器的方式可根据是否破坏颈细胞分为两种情况。多数植物的颈细胞具有较厚的细胞壁,细胞间隙也较大,在受精之前或与花粉管接触后即解体,体积减小,同时在胞间层处分开,为花粉管进入颈卵器提供道路^[11,28,36]。其它植物的颈细胞在与花粉管接触后并不呈现解体趋势,花粉管到达颈细胞处,将颈细胞冲挤在一旁^[34],或破坏并穿过颈细胞^[35,37,47-49],自行进入颈卵器开辟道路,颈细胞在此过程中受到损伤。

尽管颈细胞作为雄配子进入颈卵器的通道作用已被广泛接受,但还有一些学者不断对此提出质疑,尤其是在粉管受精的裸子植物中。Doak^[50]在研究绿干柏(*Cupressus arizonica* Greene)的受精作用时发现了一条花粉管横穿过雌配子体、并与颈卵器一侧的壁接触的现象。Ma等^[19]在体外授精实验中观察到,松属(*Pinus*)植物种外、种内、种间的花粉管均可以从任何部位进入颈卵器,却极少从颈细胞处通过。这样的花粉管对受精过程以及细胞的发育有许多不利影响:首先目前尚无资料证明花粉管具有可以穿过颈卵器壁的酶类,因此花粉管若从这些部位到达颈卵器,进入颈卵器的可能性则会降低。其次,尽管颈卵器壁较厚,但与周围套细胞之间仍存在一些薄弱的地方便于为内部卵细胞发育提供营养,花粉管盘绕在颈卵器周围,会切断周围套细胞对颈卵器的营养供应,不利于受精后胚胎的发育。还必须指出的是,上述所有通过其它部位接受花粉管的颈卵器都未能完成胚胎发育。譬如,有些颈卵器因花粉管先端没能破裂、无法释放精子而未发生受精作用。有些颈卵器接受的花粉管能释放精子完成受精,但因花粉管切断了颈卵器与套细胞之间的联系,受精卵无法吸收足够营养而引起胚胎败育,因此都不能有力的证明颈细胞并非雄配子进入颈卵器的通道。由此可见,只有从颈细胞处进入颈卵器中的雄

配子才能使受精作用顺利完成并发育成新个体。

3.2 引导花粉管的生长

粉管受精的裸子植物从授粉至受精的时间很长,少则几周,多则数月^[51]。花粉在胚珠中萌发后长出花粉管,花粉管穿过珠心组织到达颈卵器。研究发现这类植物的花粉管在生长过程中表现出一些相似特征,如黄杉属(*Pseudotsuga*)和云南油杉的花粉管在珠心组织中总是直接朝向颈卵器上方的大孢子膜生长,冲破大孢子膜后,又向颈细胞的着生位点推进^[34,52];太平洋银桦和云杉的花粉管在冲破大孢子壁后先在大孢子膜表面盘绕,一定时间后再朝着颈细胞延伸^[28,37]。是什么机制保证了花粉管在漫长的生长过程中能够顺利找到深藏于珠心组织中间的颈卵器的?有研究表明,颈细胞在这个过程中发挥了很大作用。成熟的颈细胞具有分泌细胞的特点,在受精发用发生前向细胞外分泌某些物质^[29,36],这些物质紧贴颈细胞,或存在于颈细胞间隙中,或覆盖于颈细胞表面^[12,28],因此,很有可能是这些分泌物质引导了花粉管的生长^[53-54]。

此外,颈细胞分泌的物质还可能与花粉管中精细胞的形成与释放有关。在朝向颈卵器生长时,多数裸子植物花粉管内的精细胞尚未形成,当花粉管蔓延至颈细胞附近或与颈细胞接触后,生殖细胞才开始分裂形成精细胞,并且此时生殖细胞往往恰好位于花粉管中最接近颈细胞的位置,如加拿大红豆杉(*Taxus canadensis* Marshall)、欧洲刺柏(*Juniperus communis* L.)和北美圆柏(*Juniperus virginiana* L.)、罗汉松等^[24,55-56]。红豆杉花粉管先端在刺穿大孢子膜后就开始解体,与颈细胞接触时完全解体^[35]。以上现象表明颈细胞在促进花粉管朝着颈卵器的颈部生长、花粉管内生殖细胞的分裂以及精细胞的释放等过程可能都有作用。

关于颈细胞分泌物成分的报道较少。Owens等^[12]认为这些分泌物为纤维物质以及电子半透明的小球状颗粒。Runions等^[57]发现云杉的卵细胞接近成熟时,颈细胞和周围的套细胞能够积累并分泌大量脂类物质。Takaso等^[58]也报道了受精前花旗松的雌配子体顶端细胞壁中有相似的脂类分泌物。Wolters-Arts等^[59]曾指出脂类对花粉管进入被子植物的柱头有重要作用。因此推测裸子植物颈卵器腔中积累的脂类物质可能是引导花粉管生长的化学信号之一。

目前,裸子植物花粉管受颈细胞调控的机制尚未达到一致认同。有些学者认为颈细胞既不能指导

也不能吸引花粉管向着颈卵器生长。Owens 等^[11]在研究花旗松雌、雄配子体的发育时观察到,花粉管很少直接朝向颈卵器的颈部生长,相反,多数花粉管在珠心组织中朝向与颈卵器着生部位相对的一端生长,与大孢子壁接触后,再沿着大孢子壁朝向颈细胞的方向生长。他们花粉管在颈细胞上方的大孢子壁处穿过,仅仅因为这个部位的大孢子壁较薄。Ma 等^[19]甚至在体外实验观察到松属植物的花粉管可以从任何部位进入颈卵器,而极少从颈细胞中通过。因此在这些植物中,颈细胞被认为与花粉管及其内含物进入颈卵器无关,其分泌产物不是用来吸引花粉管的。颈细胞仅代表了雌配子体顶端一个薄弱的部分,颈细胞的分泌物也可以在细胞间传播,但至于其作用究竟为何,尚不清楚。

3.3 防止多精入卵

在有关于植物有性生殖的研究中,多个雄配子进入胚囊的报道并不多见,植物有一套适合自身的防御系统。譬如,在被子植物中,第一个到达胚囊的花粉管成功释放精子并受精后,助细胞的吸引作用即停止,以此达到防止多个花粉管进入胚囊^[60-61]。颈卵器植物中防止多精入卵的机理尚不明确,但有报道指出颈细胞在此过程中发挥作用^[62-63]。Zhang 等^[63]认为银杏的颈细胞在精子进入颈卵器期间形成开口,但精子入卵后,开口即闭合,借此达到避免多精受精的目的。苔藓和蕨类植物的颈沟细胞由于早已解体,所以不可能在此方面发挥作用。这类植物的颈部壁细胞可能通过闭合来完成阻止其他精子进入颈卵器的目的^[40]。

3.4 胚胎选择

裸子植物胚胎形成时期多胚现象时有发生,雌配子体含有多个颈卵器,并且这些颈卵器都发育正常,具有能够完成受精并发育成为完整胚胎的能力,然而最终只有一个胚胎能够发育成种子。据报道,颈细胞是决定多个胚胎中哪一个最终完成发育的重要因素之一^[63]。同一雌配子体中的多个颈卵器的发育进程并不是完全同步的,颈细胞最先成熟的颈卵器中的卵细胞倾向于最先接受精子,形成受精卵,并先于其它颈卵器卵细胞的发育,因此形成成熟胚胎的几率也会大大提高。

3.5 传递物质与信息

苔藓、蕨类植物的颈卵器成熟后,颈沟细胞之

间、颈沟细胞与腹沟细胞之间、腹沟细胞和卵细胞之间都存在发达的胞间连丝,这些细胞和周围的壁细胞之间却少有胞间连丝^[16,26],这表明颈卵器是相对独立的,但构成颈卵器的各细胞之间可能存在着频繁的物质和信息交换。与苔藓和蕨类植物不同,迄今尚未在裸子植物的成熟颈卵器中发现颈细胞与腹沟细胞或卵细胞之间存在胞间连丝,因此,这些细胞间是否存在着物质与信息的交流,若存在,其交流又是通过怎样的方式进行的还不清楚。

4 小结与展望

从颈细胞的发生、结构和功能来看,颈细胞与被子植物胚囊中的助细胞十分相似^[64]。一般认为助细胞有如下几个方面的功能:从珠心吸收代谢物质并运输进胚囊^[65-66];分泌向化性物质引导和调控花粉管的定向生长^[67-68];受精时发生程序性细胞死亡,作为精子释放的场所^[69-70]。此外,还在助细胞中发现一些基因,如 *FER*、*SRN*、*ZMEAL1*、*LORELEI*、*LUREs*^[71-75],这些基因的发现极大地扩展了我们对助细胞功能的认识。

但有关颈卵器植物的颈细胞研究结果却少见报端,究其原因,可能是由于颈卵器植物属于进化程度相对较低的植物种类,没能引起学者的足够重视;另外,不像被子植物的助细胞那样便于观察^[76-77],绝大多数裸子植物的雌配子体被完全包被在珠心组织内部,使得对颈细胞进行直接观察和实验操作很困难;并且裸子植物从授粉到受精的时间较长,受精过程又很短暂,更增大了观察研究的难度。因此,对颈卵器植物的颈细胞发育及在受精过程中功能的研究不够深入,仍存在一些基本问题有待解决,如:(1)颈细胞与卵细胞属同源细胞,但造成它们的结构和功能差别如此之大的原因尚不明确;(2)对于那些颈细胞在雄配子到达前或与雄配子接触即发生降解现象的植物,其颈细胞的解体有无启动信号、解体过程是否属于程序性细胞死亡过程还未经证实;(3)粉管受精植物精细胞的形成和从花粉管末端的释放是否与颈细胞有关还不清楚;(4)目前对颈细胞的研究主要集中于结构观察,应用分子生物学技术对其功能和作用机制的研究几乎没有。未来的研究方向是针对这些难点进行进一步观察,并在分子水平上对颈细胞的结构和功能进行深入探索。

参考文献:

- [1] POORT R J, VISSCHER H, DILCHER D L. Zoidogamy in fossil gymnosperms the centenary of a concept, with special reference to prepolen of late Paleozoic conifers[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1996, **93**(21): 11 713—11 717.
- [2] LOPEZ-SMITH R, RENZAGLIA K. Sperm cell architecture, insemination, and fertilization in the model fern, *Ceratopteris richardii*[J]. *Sexual Plant Reproduction*, 2008, **21**(3): 153—167.
- [3] CHOI J S, FRIEDMAN W E. Development of the pollen tube of *Zamia furfuracea* (Zamiaceae) and its evolutionary implications[J]. *American Journal of Botany*, 1991, **78**(4): 544—560.
- [4] SINGH H. Embryology of gymnosperms[M]. Berlin: Gebruder Borntraeger, 1978.
- [5] SHI L(石磊), LIU N(刘宁), LIU J W(刘建武). A preliminary study on female reproductive organ development in *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn var. *latiusculum* (Desv.) Underw[J]. *Journal of Beijing Normal University* (北京师范大学学报), 2003, **39**(3): 377—381(in Chinese).
- [6] CAO J G(曹建国), WANG G(王戈), WANG Q X(王全喜). Microstructural observations and cytochemical studies on the archegonial development and oogenesis of *Marchantia polymorpha*[J]. *Plant Science Journal* (植物科学学报), 2011, **29**(5): 607—612(in Chinese).
- [7] DAI X F(代小菲), JIANG N(姜楠), CAO J G(曹建国), et al. Primary study on the archegonium formation and oogenesis in the fern *Phymatosorus hainanensis*[J]. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 2010, **30**(4): 411—415(in Chinese).
- [8] CAO J G, YANG N Y, WANG Q X. Ultrastructure of the mature egg and fertilization in the fern *Ceratopteris thalictroides*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2009, **51**(3): 243—250.
- [9] CAO Y F(曹玉芳), XU F(许方), YAO D Y(姚敦义). Development of male and female gametophytes and embryogeny in conifers[J]. *Journal of Laiyang Agricultural College* (莱阳农学院学报), 1995, **12**(3): 206—212(in Chinese).
- [10] NORSTOG K. Role of archegonial neck cells of *Zamia* and other cycads[J]. *Phytomorphology*, 1972, **22**(2): 125—130.
- [11] OWENS J N, MORRIS S J. Cytological basis for cytoplasmic inheritance in *Pseudotsuga menziesii*. I. Pollen tube and archegonial development[J]. *American Journal of Botany*, 1990, **77**(4): 433—445.
- [12] OWENS J N, BRUNS D. Western white pine (*Pinus monticola* Dougl.) reproduction: I. Gametophyte development[J]. *Sexual Plant Reproduction*, 2000, **13**(2): 61—74.
- [13] LI P(李平), LI X F(李旭峰), DU L F(杜林方), et al. Studies on reproductive biology of *Cycas panzhihuaensis* L. ZHOU et S. Y. YANG—Megasporeogenesis and female gametophyte, archegonium on the before of fertilization[J]. *Journal of Sichuan University* (四川大学学报), 1998, **35**(5): 769—775(in Chinese).
- [14] JI CH J(吉成均), ANIWAR M(安尼瓦尔·买买提), FANG J Y(方精云). Anatomical studies on the development of jacket cells in *Ginkgo biloba*[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2002, **22**(4): 780—785(in Chinese).
- [15] LI H(李姮), ZHANG L X(张凌猷), CHENG X Y(程薪宇), et al. Development of sexual organs in *Pteris vittata* L. [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2010, **30**(4): 645—651(in Chinese).
- [16] 杨耐英. 水蕨卵发生和受精作用的研究[D]. 上海: 上海师范大学, 2009.
- [17] LEE C. Fertilization in *Ginkgo biloba*[J]. *Botanical Gazette*, 1955, **117**(2): 79—100.
- [18] COULTER J M, LAND W J G. Gametophytes and embryo of *Torreya taxifolia*[J]. *Botanical Gazette*, 1905, **39**(3): 161—178.
- [19] MA Y, WEBER M, DUMONT-BÉBOUX N, et al. Megagametophytes of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) and hybrid larch (*Larix × eurolepis*) in culture: multiplication of neck cells and the formation of binucleate cells[J]. *Protoplasma*, 1998, **204**(3—4): 219—225.
- [20] CAO J G(曹建国), HUANG W J(黄武杰), WANG Q X(王全喜). Microstructural observation on the development of gametophytes and oogenesis in the fern *Adiantum flabellulatum* L. [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2010, **30**(4): 702—707(in Chinese).
- [21] DAI SH J(戴绍军), LIU H H(刘焕宏), CHEN L Q(陈立群). Studies on the development of gametophytes of *Platyserium*[J]. *Journal of Harbin Normal University* (Nat. Sci. Ed.) (哈尔滨师范大学·自然科学学报), 1998, **14**(1): 71—75(in Chinese).
- [22] OWENS J N, MOLDER M. Sexual reproduction of white spruce (*Picea glauca*) [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1979, **57**(2): 152—169.
- [23] WANG L(王莉), JIN B(金彪), LIN M M(林明明), et al. Studies of the development of female reproductive organs in *Ginkgo biloba* [J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学报), 2009, **44**(6): 673—681(in Chinese).
- [24] WILSON V R, OWENS J N. The reproductive biology of totara (*Podocarpus totara*) (Podocarpaceae) [J]. *Annals of Botany*, 1999, **83**(4): 401—411.
- [25] YU Y F(于永福), FU L G(傅立国). Phylogenetic analysis of the family Taxodiaceae[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 1996, **34**(2): 124—141(in Chinese).
- [26] CAO J G(曹建国), WANG G(王戈), DAI X L(戴锡玲), et al. Ultrastructural observation and cytochemical analysis of oogenesis in *Marchantia polymorpha* L. [J]. *Plant Science Journal* (植物科学学报), 2012, **30**(5): 476—483(in Chinese).
- [27] YANG N Y(杨耐英), CAO J G(曹建国), WANG Q X(王全喜). Formation and development of archegonium in the fern *Ceratopteris*

- thalictroides(L.) Brongn[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 2009, **27**(6): 569—573(in Chinese).
- [28] RUNIONS C J, OWENS J N. Sexual reproduction of interior spruce(Pinaceae). II. Fertilization to early embryo formation[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 1999, **160**(4): 641—652.
- [29] RAFIŃSKA K, BEDNARSKA E. Localisation pattern of homogalacturonan and arabinogalactan proteins in developing ovules of the gymnosperm plant *Larix decidua* Mill. [J]. *Sexual Plant Reproduction*, 2011, **24**(1): 75—87.
- [30] TIAN CH Y(田成玉), ZHAO CH J(赵春建), LI CH Y(李春英), *et al.* The emergence of macrospore and the formation of female gametophyte in *Pinus sylvestris* var. *mongolica*[J]. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 2006, **26**(6): 672—675(in Chinese).
- [31] LAWSON A A. The gametophytes and embryo of *Sciadopitys verticillata*[J]. *Annals of Botany*, 1910, **24**(2): 403—421.
- [32] BURLINGAME L L. The morphology of *Araucaria brasiliensis*. III. Fertilization, the embryo, and the seed[J]. *Botanical Gazette*, 1915, **59**(1): 1—39.
- [33] LAND W J G. Fertilization and embryogeny in *Ephedra trifurca*[J]. *Botanical Gazette*, 1907, **44**(4): 273—292.
- [34] WANG F X. Life history of *Keteleeria*. I. Strobili, development of the gametophytes and fertilization in *Keteleeria evelyniana*[J]. *American Journal of Botany*, 1948, **35**(1): 21—27.
- [35] PENNELL R, BELL P. Insemination of the archegonium and fertilization in *Taxus baccata* L. [J]. *Journal of Cell Science*, 1988, **89**(4): 551—559.
- [36] OWENS J N, MORRIS S J. Cytological basis for cytoplasmic inheritance in *Pseudotsuga menziesii*. II. Fertilization and proembryo development[J]. *American Journal of Botany*, 1991, **78**(11): 1 515—1 527.
- [37] OWENS J N, MORRIS S J. Factors affecting seed and cone development in Pacific silver fir(*Abies amabilis*) [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, **28**(8): 1 146—1 163.
- [38] CAO J G, WANG Q X, BAO W M. Formation of the fertilization pore during oogenesis of the fern *Ceratopteris thalictroides*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2010, **52**(6): 518—527.
- [39] LI J(李 杰), ZHU B Y(朱碧岩), ZHANG M G(张铭光). Developmental programmed cell death in plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 2005, **22**(S1): 22—28(in Chinese).
- [40] MYLES D. The fine structure of fertilization in the fern *Marsilea vestita*[J]. *Journal of Cell Science*, 1978, **30**(1): 265—281.
- [41] JI CH J(吉成均), ANIWAR M(安尼瓦尔·买买提), FANG J Y(方精云). Current status on female gametophyte and fertilization in *Ginkgo biloba*[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2003, **23**(1): 158—163(in Chinese).
- [42] JIA G X(贾桂霞), LI F L(李凤兰), SHEN X H(沈熙环). Development of male and female gametophytes and of embryo in *Larix principis-rupprechtii* Mayr. [J]. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 1994, **16**(2): 10—14(in Chinese).
- [43] TAKASO T, KIMOTO Y, OWENS J N, *et al.* Secretions from the female gametophyte and their role in spermatozoid induction in *Cycas revoluta*[J]. *Plant Reproduction*, 2013, **26**(1): 17—23.
- [44] CAO Y F(曹玉芳), YAO D Y(姚敦义), XU F(许 方), *et al.* Studies on the microsporogenesis and the formation of the male gametophyte in *Platycladus orientalis*[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 1997, **17**(2): 163—169(in Chinese).
- [45] ZHANG H X(张华新), LI F L(李凤兰), SHEN X H(沈熙环), *et al.* Fornation of male and female gametophytes and development of embryo in *Pinus tabulaeformis* Carr. [J]. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 1997, **19**(3): 1—7(in Chinese).
- [46] CAO J F(曹积服), WANG H M(王红梅), CAO ZH Y(曹志勇), *et al.* The emergence of microspore and the formation of microgametophyte for *Pinus sylvestris* var. *mongolica*[J]. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2003, **31**(5): 13—14(in Chinese).
- [47] CHEN Z K(陈祖铿), WANG F X(王伏雄). The gametophytes and fertilization in *Pseudotsaxus*[J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1979, **21**(1): 19—31(in Chinese).
- [48] LI Y(李 莹), WANG F X(王伏雄), CHEN Z K(陈祖铿). An embryological investigation and systematic position of *Cephalotaxus oliveri* Mast. [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 1986, **24**(6): 411—422(in Chinese).
- [49] OWENS J N, CATALANO G L, MORRIS S J, *et al.* The reproductive biology of kauri(*Agathis australis*). II. Male gametes, fertilization, and cytoplasmic inheritance[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 1995, **156**(4): 404—416.
- [50] DOAK C C. Multiple male cells in *Cupressus arizonica*[J]. *Botanical Gazette*, 1932, **94**(1): 168—182.
- [51] HU SH Y(胡适宜), ZHU CH(朱 澈). The fusion of male and female nuclei on fertilization of higher plants[J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1979, **21**(1): 1—10(in Chinese).
- [52] ALLEN G S. Embryogeny and development of the apical meristems of *Pseudotsuga*. I. Fertilization and early embryogeny[J]. *American Journal of Botany*, 1946, **33**(8): 666—677.
- [53] TAKASO T, OWENS J N. Effects of ovular secretions on pollen in *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1994, **81**(4): 504—513.
- [54] TAKASO T, VON ADERKAS P, OWENS J N. Prefertilization events in ovules of *Pseudotsuga*: ovular secretion and its influence on pollen tubes[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1996, **74**(8): 1 214—1 219.

- [55] OTTLEY A M. The development of the gametophytes and fertilization in *Juniperus communis* and *Juniperus virginiana* [J]. *Botanical Gazette*, 1909, **48**(1): 31—46.
- [56] DUPLER A W. The gametophytes of *Taxus canadensis* Marsh [J]. *Botanical Gazette*, 1917, **64**(2): 115—136.
- [57] RUNIONS C J, OWENS J N. Sexual reproduction of interior spruce (pinaceae). I. pollen germination to archegonial maturation [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 1999, **160**(4): 631—640.
- [58] TAKASO T, OWENS J N. Ovulate cone, pollination drop, and pollen capture in *Sequoiadendron* (Taxodiaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 1996, **83**(9): 1 175—1 180.
- [59] WOLTERS-ARTS M, LUSH W M, MARIANI C. Lipids are required for directional pollen-tube growth [J]. *Nature*, 1998, 392(6678): 818—821.
- [60] BEALE K M, LEYDON A R, JOHNSON M A. Gamete fusion is required to block multiple pollen tubes from entering an *Arabidopsis* ovule [J]. *Current Biology*, 2012, **22**(12): 1 090—1 094.
- [61] KASAHARA R D, MARUYAMA D, HAMAMURA Y, *et al.* Fertilization recovery after defective sperm cell release in *Arabidopsis* [J]. *Current Biology*, 2012, **22**(12): 1 084—1 089.
- [62] STEYN E M, STRYDOM W F, BOTHA A. Fertilization and rejection of spermatozooids by egg cells in artificially pollinated ovules of *Encephalartos* (Zamiaceae) [J]. *Sexual Plant Reproduction*, 1996, **9**(3): 175—185.
- [63] ZHANG Z M, CLAYTON S C, CUI K M. Developmental synchronization of male and female gametophytes in *Ginkgo biloba* and its neck mother cell division prior to fertilization [J]. *Physiologia Plantarum*, 2012, **147**(4): 541—552.
- [64] RUDALL P J. How many nuclei make an embryo sac in flowering plants? [J]. *Bio. Essays*, 2006, **28**(11): 1 067—1 071.
- [65] WILLEMSE M T M, VAN WENT J L. The female gametophyte [M] // JOHRI B M. Embryology of angiosperms. Berlin: Springer-Verlag, 1984: 159—196.
- [66] HUANG B Q, RUSSELL S D. Female germ unit: organization, isolation and function [J]. *International Review of Cytology*, 1992: 233—293.
- [67] HIGASHIYAMA T, KUROIWA H, KAWANO S, *et al.* Guidance *in vitro* of the pollen tube to the naked embryo sac of *Torenia fournieri* [J]. *The Plant Cell*, 1998, **10**(12): 2 019—2 032.
- [68] HIGASHIYAMA T, KUROIWA H, KUROIWA T. Pollen-tube guidance: beacons from the female gametophyte [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, **6**(1): 36—41.
- [69] RUSSELL S D. Double fertilization [J]. *International Review of Cytology*, 1992: 357—388.
- [70] DREWS G N, YADEGARI R. Development and function of the angiosperm female gametophyte [J]. *Annual Review of Genetics*, 2002, **36**(1): 99—124.
- [71] HUCK N, MOORE J M, FEDERER M, *et al.* The *Arabidopsis* mutant *Feronia* disrupts the female gametophytic control of pollen tube reception [J]. *Development*, 2003, **130**(10): 2 149—2 159.
- [72] MARTON M L, CORDTS S, BROADHVEST J, *et al.* Micropylar pollen tube guidance by egg apparatus 1 of maize [J]. *Science*, 2005, **307**(5 709): 573—576.
- [73] CAPRON A, GOURGUES M, NEIVA L S, *et al.* Maternal control of male—gamete delivery in *Arabidopsis* involves a putative GPI—anchored protein encoded by the *LORELEI* gene [J]. *The Plant Cell*, 2008, **20**(11): 3 038—3 049.
- [74] ROTMAN N, GOURGUES M, GUITTON A E, *et al.* A dialogue between the *Sirène* pathway in synergids and the fertilization independent seed pathway in the central cell controls male gamete release during double fertilization in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2008, **1**(4): 659—666.
- [75] OKUDA S, TSUTSUI H, SHIINA K, *et al.* Defensin-like polypeptide *LUREs* are pollen tube attractants secreted from synergid cells [J]. *Nature*, 2009, **458**(7 236): 357—361.
- [76] HIGASHIYAMA T. The synergid cell: attractor and acceptor of the pollen tube for double fertilization [J]. *Journal of Plant Research*, 2002, **115**(2): 149—160.
- [77] CHEN S H (陈素红), TIAN H Q (田惠桥), LIAO J P (廖景平). Advance in studies on fertilization of *Torenia fournieri* (Scrophulariaceae) [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 2006, **14**(6): 532—538 (in Chinese).