

葱兰大小孢子发生和雌雄配子体发育及其系统学意义

王璐赞, 卢梅, 陈春燕, 敖成齐*

(温州大学 生命与环境科学学院, 浙江温州 325035)

摘要: 采用常规石蜡切片技术, 对石蒜科葱兰的花药壁发育、大小孢子的发生和雌雄配子体的发生过程进行了研究, 并对葱兰属、石蒜科、百合科以及鸢尾科的胚胎学特征进行比较讨论。结果表明: (1) 葱兰花药四室, 药壁由表皮、药室内壁、中层和绒毡层组成; 药壁发育类型为单子叶型, 绒毡层的类型为分泌型; 花粉成熟时药室内壁径向加长并纤维状加厚, 表皮宿存; 小孢子母细胞在减数分裂过程中胞质分裂为连续型, 小孢子四分体排列方式主要为四面体型, 还有少数一些为左右对称型, 成熟花粉为 2-细胞型。(2) 葱兰的雌蕊 3 心皮合生, 子房下位, 中轴胎座, 3 室, 每室具 2 列倒生胚珠; 胚珠双珠被, 厚珠心, 具蓼型胚囊。(3) 葱兰属的胚胎学特征与石蒜科的其他种类存在较大的差异, 如葱兰属花药壁发育为单子叶型, 而石蒜科花药壁发育主要为双子叶型, 但葱兰属的这些胚胎学特征却和百合科较为相似。

关键词: 葱兰; 花药壁; 孢子发生; 配子体发生; 系统学意义

中图分类号: Q944.58

文献标志码: A

Sporogenesis, Gametogenesis in *Zephyranthes candida* and Their Systematic Significances

WANG Luyun, LU Mei, CHEN Chunyan, AO Chengqi*

(School of Life and Environmental Sciences, Wenzhou University, Wenzhou 325035, China)

Abstract: Using conventional paraffin section technique, we studied anther wall formation, sporogenesis and gametogenesis in *Zephyranthes candida*. The main results are as follows: (1) Anthers are tetrasporangiate. Anther wall comprises epidermis, endothecium, one middle layer and tapetum and the development of anther wall is of the Monocotyledonous type. The tapetum belongs to the secretory type. The endothecium and epidermis persist, but the cells in endothecium develop and become elongated and fibrously thickened. The cytokinesis in the microsporocyte meiosis is successive. Most of the microspore tetrads are tetrahedral and there are a few other types, such as Bisymmetric. Mature pollen grains are 2-celled. (2) The gynoecium is tricarpeal and syncarpous. The ovary is inferior with axile placentation and trilocular with two rows of anatropous ovules in each locule. The ovule is bitegmatic and crassinucellate. The embryo sac development follows the *Polygonum* type. (3) The embryological characters of *Zephyranthes* are quite different from those of Amaryllidaceae. For example, the development of anther wall is of the Monocotyledonous type in *Zephyranthes* but of the Dicotyledonous type in Amaryllidaceae. However, these characters of *Zephyranthes* are similar to those of Liliaceae.

收稿日期: 2014-11-12; 修改稿收到日期: 2015-03-15

基金项目: 温州大学生态学浙江省重点学科开放项目

作者简介: 王璐赞(1991—), 女, 本科生。E-mail: 1294964649@qq.com

* 通信作者: 敖成齐, 副教授, 博士, 主要从事植物分类学和胚胎学研究。E-mail: aocq@wzu.edu.cn

Key words: *Zephyranthes candida*; anther wall; sporogenesis; gametogenesis; systematic implications

葱兰(*Zephyranthes candida*)为石蒜科葱兰属的多年生草本植物。原产南美洲及西印度群岛,在中国江南、黄淮地区均广泛栽培,具有易管理、繁殖力强等优点,因此在园林绿化方面得到较广泛的应用。葱兰全草含多种生物碱,包括石蒜碱、多花水仙碱、尼润碱等,能平肝熄风,具有一定的药用价值。

石蒜科的系统学长期存在争议。例如,德国植物学家 Englar 曾根据子房下位这个特征把石蒜科从百合科中分离出来^[1];而 Cronquist 根据植物体外部形态的相似性,包括是否具有地下茎,叶形、花、果实和种子结构的相似性及植物化学方面的资料(是否含有多种生物碱)等角度,认为石蒜科应该放入百合科内,不应单独成立为一个独立的科^[2]。胚胎学是一个涉及花药、胚珠和种子发育的研究领域,并能提供 50 多个性状用来探讨科间或科内关系^[3]。国内对石蒜科的胚胎学研究已有过一些报道^[4-6],但这些零星的胚胎学资料对探讨石蒜科及其相关科属的系统关系还是远远不够的。葱兰靠卵形的鳞茎进行营养繁殖。由于葱兰的鳞茎深埋在土里,而早中期的花芽是夹在鳞茎里生长的,这给取样带来一定的困难,所以长期以来葱兰的胚胎学研究一直是空白。为填补这一空白,本研究对葱兰的花药壁形成、大小孢子的发生和雌雄配子体的发生进行了观察,尽可能多地了解这个过程中的一些细节;将对葱兰属的胚胎学资料作全面总结,并与石蒜科、百合科及葱科的胚胎学特征进行比较。这对系统全面了解葱兰属的胚胎学特征以及利用胚胎学资料探讨石蒜科的系统分类都有重要意义。

1 材料和方法

2011 年 6~9 月在温州大学南校区采集不同发育时期的花或花芽,立即用改良的 FAA(89 mL 50%酒精,6 mL 冰醋酸,5 mL 福尔马林)固定并保存。葱兰花芽的采集,不像其它植物材料,在看到花苞后才开始采集。它的开花时间在 9 月份,而花芽的采集应在 6 月份开始,需要采集植物的地下茎部分,进行解剖才得到幼嫩的花芽。制片时,用广西岑溪市松香厂研制的 T0 型生物制片透明剂代替二甲苯进行透明,常规石蜡包埋,依不同花期切片厚度为 6~11 μm ;铁矾-苏木精染色,固绿或番红复染,用附带 Olympus-DP71 型数码照相机的 Olympus-BX51 型光学显微镜观察、照相。

2 观察结果

葱兰为多年生常绿草本植物,株高为 15~20 cm,叶基生,暗绿色,直立或稍倾斜,茎直立,具鳞茎。花期一般为 6~9 月,花茎从叶基部的一侧抽出,花梗中空,顶生一白花。花 3 基数,包括 6 个花被片,排成 2 轮;6 个雄蕊,排成 2 轮,以及 1 枚 3 心皮雌蕊。从花的横切片中可见,6 个雄蕊不等长:外轮雄蕊较短,横切片中显示花药和花丝,内轮雄蕊较长,横切片中只显示花丝。花药 4 室,蝶形花粉囊(图版 I, 26)。

2.1 花药壁的发育

早期花蕾中,在花药表皮下的孢原细胞(图版 I, 1)进行一次平周分裂后,形成外层的初生壁细胞和内层的造孢细胞,之后初生壁细胞再进行一次平周分裂形成内外两层次生壁细胞,此时,花药壁由 3 层细胞组成(图版 I, 2)。内层的次生壁细胞进一步分化为中层和绒毡层(图版 I, 2),而外层的次生壁细胞则直接发育为药室内壁。药室内壁(1 层)、中层(1 层)、绒毡层(1 层)连同其外面的表皮共 4 层细胞组成完整的花药壁(图版 I, 3)。中层和绒毡层有共同的起源,根据 Davis(1966)的划分,花药壁的发育类型符合单子叶型^[7]。

小孢子母细胞减数分裂开始时,花药壁的中层便开始退化。到单核花粉时期,中层完全退化,花药壁仅剩 3 层(图版 I, 4)。在花药壁的发育过程中,绒毡层细胞在原位解体,其核与质不进入药室中。从绒毡层解体过程来看,葱兰的绒毡层为分泌型绒毡层(图版 I, 4)。

在花粉粒时期,药室内壁开始径向加长,并出现纤维状加厚,表皮完整(图版 I, 5)。在花粉成熟时,整个药室内壁纤维状加厚明显,表皮有部分萎缩退化现象,但表皮仍宿存(图版 I, 6)。

2.2 小孢子发生与雄配子体发育

由孢原细胞(图版 I, 1)分裂而来的造孢细胞经多次有丝分裂,并在最后一次有丝分裂后,发育形成小孢子母细胞(图版 I, 3)。小孢子母细胞体积较大,核大,细胞质浓厚,渐渐分泌出胼胝质的细胞壁,并开始进行减数分裂。其减数第一次分裂后产生的两个子核之间形成细胞壁,产生二分体(图版 I, 7),之后再行第二次减数分裂形成四分体(图版 I, 8、9),所以胞质分裂为连续型。四分体的排列方式主

要为四面体型(图版 I, 8), 还有左右对称型(图版 I, 9)。小孢子四分体的后期其胼胝质逐渐溶解, 最后, 小孢子四分体彼此分离。此时的小孢子只有 1 个核, 称为单核花粉粒(图版 I, 10), 小孢子长大后进行一次不等的有丝分裂, 形成了大、小核即营养核和生殖核(图版 I, 11), 随后产生细胞壁, 形成大的营养细胞和透镜状的生殖细胞。但很快生殖细胞脱去细胞壁, 变成裸细胞, 进入营养细胞中。在花粉管生长前, 生殖细胞并不分裂成两个精子(精细胞)。所以葱兰成熟花粉为二细胞型(图版 I, 12)。

2.3 大孢子发生与雌配子体发育

葱兰的雌蕊 3 心皮合生, 子房下位, 3 室, 中轴胎座, 每室有 2 列倒生胚珠(图版 I, 13、14)。孢原细胞发生于一层珠心表皮下(图版 I, 17), 经过一次平周分裂形成 1 个壁细胞和 1 个造孢细胞。后者直接充当大孢子母细胞(图版 I, 18)。在大孢子母细胞时期分化出了内外珠被, 珠心壁有 2 层细胞, 即除了 1 层表皮细胞之外, 还有 1 层壁细胞(图版 I, 18)。所以葱兰的胚珠为厚珠心类型。

胚珠发育初期, 在心皮内侧沿中轴胎座上产生一团突起, 即胚珠原基(图版 I, 16); 胚珠原基逐渐增大, 最后分化为具有珠被、珠心和珠柄的成熟倒生胚珠(图版 I, 15)。整个胚珠扭转成倒钩状。

大孢子母细胞历经两次连续分裂, 第一次分裂(图版 I, 19)形成 2 个细胞, 即二分体(图版 I, 20); 第二次分裂形成 4 个大孢子, 呈线型排列, 为线型四分体(图版 I, 21)。此后, 4 个大孢子中靠近珠孔端的 3 个退化, 靠近合点端的 1 个成为功能大孢子, 进一步经过有丝分裂形成 2 核胚囊、4 核胚囊(图版 I, 22)和 8 核胚囊。最后形成的成熟胚囊, 由 3 个反足细胞、2 个极核(图版 I, 23)和卵器组成, 其中卵器由 1 个洋梨形卵细胞(图版 I, 25)和 2 个长茄形助细胞组成。

3 讨论

3.1 葱兰的胚胎学特征

葱兰花药 4 室, 花药壁由 4 层结构组成, 由外至内分别为表皮、药室内壁、中层和绒毡层, 其中各部分均由 1 层细胞组成, 其发育类型属于单子叶型, 绒毡层属于分泌型; 花粉成熟时药室内壁产生明显的纤维状加厚, 表皮宿存。小孢子胞质分裂类型为连续型, 小孢子四分体排列方式主要为四面体型, 少数为左右对称型, 成熟花粉为 2-细胞型花粉。葱兰的雌蕊 3 心皮合生, 子房下位, 中轴胎座, 3 室, 每室具

2 列倒生胚珠。胚珠双珠被, 厚珠心, 具蓼型胚囊, 胚囊发育过程中可观察到直线型四分体。

3.2 葱兰属胚胎学特征的系统学意义

胚胎学特征在植物系统进化过程中是属于十分保守的性状, 因此它是判定不同类群间亲缘关系的重要参考依据之一。关于石蒜科的分类地位前人做过大量的研究工作, 观点并不统一: 德国植物学家 Englar(1964)曾根据子房位置把石蒜科和百合科分开^[1]; 英国植物学家 Hutchinson(1934)则认为从花序的类型角度来区分, 比从子房位置的角度更重要, 因此他把具有伞形花序和由苞片组成总苞的一些植物, 如葱属(*Allium*)划归为石蒜科内^[8]; 而 Cronquist(1985)根据植物体外部形态的相似性, 包括是否具有地下茎, 叶形、花、果实和种子结构的相似性及植物化学方面的资料(是否含有多种生物碱)等角度, 认为石蒜科应该放入百合科内, 不应单独成立为一个独立的科^[2]。

基于以上提到的分类学上的这些分歧, 本研究总结了葱兰属与石蒜科、百合科、葱科目前已有文献的胚胎学特征(表 1)。从表 1 中可以看出, 石蒜科与百合科和葱科的胚胎特征基本相同, 其主要差别体现在花药壁发育类型、花药壁中层细胞层数、子房特征、珠心类型和大孢子四分体形态特征这几方面。从石蒜科与百合科在胚胎学特征上的这些差别上来看, 本研究不支持 Cronquist 的观点。作者认为石蒜科和百合科的亲缘关系虽然较近, 但它们的胚胎学特征有明显差别。如从花药壁发育类型上来看, 石蒜科为双子叶型, 而百合科为单子叶型; 再如石蒜科的成熟花粉类型为 2-细胞型、混合型, 而百合科为 2-细胞型; 还有子房下位与子房上位的区别, 也足以显示两个科之间的差别, 因此更倾向于支持石蒜科独立成科。而针对 Hutchinson 将葱科归为石蒜科内的这一划分, 本研究通过将葱科与百合科及石蒜科胚胎学特征的比较, 发现葱科与石蒜科在胚胎学特征上存在诸多差异, 如花药壁发育类型(单子叶型 vs 双子叶型)、小孢子四分体类型(十字交叉型、四面体型 vs 十字交叉型)、子房位置(子房上位 vs 子房下位), 但这些特征却与百合科较为相似。因此, 本研究不支持 Hutchinson 的观点, 认为应将葱科划归为百合科更合适。

同时, 作者发现葱兰属与石蒜科其他属植物的胚胎学特征存在较大的差异: 葱兰属花药壁发育类型为单子叶型, 成熟花粉为 2-细胞型, 珠心类型为厚珠心, 四分体大孢子为直线型四分体; 而石蒜科花

药壁发育类型主要为双子叶型,花粉类型主要有 2- 葱兰属的胚胎学特征反而跟百合科较为相似,但是
细胞型和混合型两种类型,珠心类型一般为薄珠心, 否可以此作为依据将葱兰属划归于百合科内,还有
大孢子四分体常见的为 T 型四分体。从比较来看, 待于进一步的深入研究。

表 1 葱兰属与石蒜科、百合科和葱科胚胎学特征的比较

Table 1 Comparison of embryological characters among *Zephyranthes*, Amaryllidaceae, Liliaceae and Alliaceae

特征 Character	葱兰属 <i>Zephyranthes</i>	石蒜科 ^[4-6,9,10] Amaryllidaceae	百合科 ^[11-17] Liliaceae	葱科 ^[18-19] Alliaceae
雄蕊药室数 No. of sporangia	4	4	4	4
花药壁发育类型 Anther wall development	单子叶型 Monocotyledonous	双子叶型 Dicotyledonous	单子叶型 Monocotyledonous	单子叶型 Monocotyledonous
花药纤维状加厚 Fibrous thickenings in	药室内壁 Endothecium	药室内壁 Endothecium	药室内壁 Endothecium	药室内壁 Endothecium
花药壁中层细胞层数 No. of middle layers	1	2	1-many	1—2
绒毡层类型 Tapetum	分泌型 Secretory	分泌型 Secretory	分泌型 Secretory	分泌型 Secretory
减数分裂类型 Type of meiosis	连续型 Successive	连续型 Successive	连续型 Successive	连续型 Successive
小孢子四分体 Microspore tetrads	四面体型为主 Mainly tetrahedral	十字交叉型 Cruciform	十字交叉、四面体型 Cruciform, tetrahedral	十字交叉、四面体型 Cruciform, tetrahedral
成熟花粉类型 Type of mature pollen	2-细胞型 2-celled	2-细胞型、混合型 2-celled, 2/3-celled	2-细胞型 2-celled	2-细胞型 2-celled
胚珠 Ovule	倒生型 Anatropous	倒生型 Anatropous	倒生型 Anatropous	倒生型、横生型 Anatropous, hemianatropous
珠心类型 Type of nucellus	厚珠心 Crassinucellate	薄珠心 Tenuinucellate	薄珠心 Tenuinucellate	薄珠心 Tenuinucellate
珠被数 No. of integuments	双珠被 Bitegmic	双珠被 Bitegmic	双珠被 Bitegmic	双珠被 Bitegmic
子房位置 Position of ovary	子房下位 Inferior	子房下位 Inferior	子房上位 Superior	子房上位 Superior
大孢子四分体 Megaspore tetrads	直线型 Linear	T 型 T-shaped	—	—

致谢:孙豪、林甲特两位同学参加部分试验工作。

参考文献:

[1] ENGLER A. Sllabus der Pflanzenfamilien, 12thed[M]. Volume2, Gebruder Borntraeger, Berlin, 1964.

[2] CRONQUIST A. An Integrated System of Classification of Flowering Plants[M]. Columbia University Press, 1985.

[3] TOBE H. The embryology of angiosperms: its broad application to the systematic and evolutionary study[J]. *Bot. Mag.* (Tokyo), 1989, 102: 351—367.

[4] CHEN J(陈 静), ZHANG D(张 获), SHEN X H(申晓辉), *et al.* Embryology of *Narcissus tazetta* L. var. *chinensis* and systematic significance[J]. *Journal of Shanghai Jiaotong University* (Agricultural Science) (上海交通大学学报·农业科学版), 2012, **30**(5): 12—18 (in Chinese).

[5] LIU ZH W(柳正葳), XIAO D X(肖德兴), ZHANG L(张 露), *et al.* Microsporogenesis and development of male gametophyte in *Lycoris radiata* Herb[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* (江西农业大学学报), 2006, **28**(2): 234—238 (in Chinese).

[6] QIU SH F(邱淑芬), HE S D(贺苏丹), XIAO D X(肖德兴). Microsporogenesis and development of male gametophyte in *Hymenocallis littoralis* (Jacq.) Rome[J]. *Journal of Zhongkai University of Agriculture and Technology* (仲恺农业技术学院学报), 2008, **21**(4): 7—13 (in Chinese).

[7] DAVIS G L. Systematic Embryology of the Angiosperms[M]. New York: John Wiley and Sons Inc., 1966.

[8] HUTCHINSON J. The Families of Flowering Plant Monocotyledons[M]. New Youk: Oxford University, 1934: 128—135.

[9] WU J(武 剑), CHEN L J(陈林姣), GU L(谷 力), *et al.* Embryological studies on *Narcissus tazetta* var. *chinensis*[J]. *Journal of Xiamen University* (Nat. Sci. Edi.) (厦门大学学报·自然科学版), 2005, **44**(1): 112—117 (in Chinese).

[10] ZHOU SH B(周守标), YU B Q(余本祺), LUO Q(罗 琦), *et al.* Pollen morphology of *Lycoris* Herb. and its taxonomic significance[J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2005, **32**(5): 914—917 (in Chinese).

[11] GUAN W L(关文灵), LI SH F(李世峰), LEI L P(雷丽萍), *et al.* Study on microsporogenesis and development of male gametophyte in *Cardiocrinum giganteum*[J]. *Subtropical Plant Science* (亚热带植物科学), 2011, **40**(4): 12—15 (in Chinese).

[12] LI Y F(李玉芬), SHEN J H(申家恒). The studies on embryology in *Fritillaria ussuriensis* Maxim[J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1990, **32**(7): 499—504 (in Chinese).

- [13] RAO G Y(饶广远), PAN K Y(潘开玉), HONG D Y(洪德元). Embryological studies on *Convallaria majalis* L. [J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1995, **37**(12): 963—968(in Chinese).
- [14] SHEN J H(申家恒), SHEN Y(申 业), WANG Y J(王艳杰), *et al.* Megasporogenesis, microsporogenesis and development of female and male gametophyte of *Hemerocallis citrine* Baroni [J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2006, **33**(1): 38—45(in Chinese).
- [15] WANG J Z(王金子). The mega-/micro-sporogenesis and female-/ male-gametogenesis of *Hosta plantaginea* Aschers [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University* (华中农业大学学报), 2011, **30**(3): 295—299(in Chinese).
- [16] ZHANG C X(张彩霞), MING J(明 军), LI B SH(李博生). Observation on meiosis of pollen mother cells and development of their male gametophytes in lily [J]. *Bulletin of Biology* (生物学通报), 2009, **44**(10): 53—56(in Chinese).
- [17] ZHAO H(赵 桦). Development and histochemical observations on anther wall layers of *Lilium brownii* F. E. ex Mieliez var. *viridulum* Baker [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 1994, **14**(3): 183—188(in Chinese).
- [18] ZHANG D, ZHUO L H, SHEN X H. Sporogenesis and gametogenesis in *Agapanthus praecox* Willd. *orientalis* (Leighton) Leighton and their systematic implications [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2010, **288**: 1—11.
- [19] ZHANG J, LIU X R, ZHANG F X. Microsporogenesis and development of the male gametophyte in *Allium senescens* L. (Liliaceae) in China [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2012, **298**: 1 619—1 624.

图版说明:

an. 反足细胞; ar. 孢原细胞; eg. 卵细胞; EN. 药室内壁; EP. 表皮; gc. 生殖细胞; ii. 内珠被; M. 中层; n. 核; oi. 外珠被; op. 胚珠原基; ov. 胚珠; P. 壁细胞; PMC. 花粉母细胞; pn. 极核; SPL. 次生壁细胞; st. 雄蕊; sty. 花柱; T. 绒毡层; vc. 营养细胞

图版 I 1. 雄性孢原细胞(↑); 2. 内层的次生壁细胞发育成为中层和绒毡层, 花药壁发育属于单子叶型; 3. 小孢子母细胞时期的 4 层花药壁; 4. 二分体(↑)时期的花药壁: 中层退化, 绒毡层原位退化解体; 5、6. 单核小孢子时期的花药壁, 具有纤维化加厚(↑)的药室内壁和宿存的表皮, 箭头指向退化的中层; 7. 二分体; 8. 四面体型四分体; 9. 左右对称型四分体; 10. 单核花粉; 11. 花粉核有丝分裂后, 形成一个大的营养核和一个小的生殖核; 12. 成熟的二细胞花粉, 包含 1 个营养细胞和 1 个生殖细胞; 13. 子房纵切, 示胚珠纵向整齐排列; 14. 子房横切, 示中轴胎座, 子房 3 室, 每室 2 列胚珠; 15. 倒生胚珠; 16. 胚珠原基。注意内外珠被尚未分化; 17. 雌性孢原细胞出现在珠心表皮下; 18. 大孢子母细胞(箭头)。注意胚珠倒生, 内外珠被已经分化; 珠心壁有 2 层细胞(包括表皮和 1 层壁细胞), 显示厚珠心; 19. 大孢子母细胞减数分裂第一次的末期; 20. 大孢子二分体(箭头); 21. 直线形四分体(箭头); 22. 四核胚囊。第 4 核显示于下一张切片; 23. 成熟胚囊的合点区, 显示反足细胞和中央细胞(包括 2 个极核); 24. 图 23 的放大, 显示 2 个极核的核仁在靠近; 25. 卵细胞; 26. 幼花横切。注意外轮雄蕊显示花药和花丝, 内轮雄蕊只显示花丝(箭头)。

Explanation of plate:

an. Antipodal cell; ar. Archeporal cell; eg. Egg cell; EN. Endothecium; EP. Epidermis; gc. Generative cell; ii. Inner integument; M. Middle layer; n. Nucleus; oi. Outer integument; op. Ovule primordium; ov. Ovule; p. Parietal cell; PMC. Pollen mother cell; pn. Polar nucleus; SPL. Secondary parietal cells; st. Stamen; sty. Style; T. Tapetum; vc. Vegetative cell

Plate I Fig. 1. Male archesporial cell (↑); Fig. 2. The inner secondary parietal cell develops into middle layer and tapetum. The type of anther wall's development is Monocotyledonous type; Fig. 3. Four layers anther wall at the stage of microspore mother cells; Fig. 4. The anther wall in the stage of microspore dyads(↑); the middle layer has degenerated and the tapetum is degenerating in situ; Fig. 5, 6. The fibrously-thickened endothecium (↑) and persistent epidermis at the stage of uninucleate microspore. The arrowheads point to the degenerated middle layer; Fig. 7. Dyads; Fig. 8. Tetrahedral tetrads; Fig. 9. Bisymmetric tetrads; Fig. 10. Uninucleate microspore; Fig. 11. Mitosis of uninucleate microspore gave rise to a large vegetative nucleus and a small generative nucleus; Fig. 12. Mature pollen grain composed of a vegetative cell and a generative cell; Fig. 13. Longitudinal section of the ovary longitudinally arranged ovules; Fig. 14. Transverse section of the ovary showing axile placentation. The ovary has three loculi, each of which has two rows of ovules; Fig. 15. Anatropous ovule; Fig. 16. Ovule primordium. Note that outer and inner integuments are not differentiated; Fig. 17. Female archesporial cell appears beneath the epidermis; Fig. 18. Megasporeocyte (arrowhead). Note that the ovule is anatropous and the inner and outer integuments have been differentiated. The nucellar wall is made up of two layers of cells (epidemis and one layer of parietal cells), indicating that the ovule is crassinucellate; Fig. 19. Telophase I in the meiosis of the megasporeocyte; Fig. 20. Megaspores dyad (arrowheads); Fig. 21. Linear megaspore tetrad (arrowheads); Fig. 22. Tetranucleate embryo sac. The fourth nucleus is shown in the next section; Fig. 23. The chalazal domain of a mature embryo sac comprising antipodal cells and central cell that involves two polar nuclei; Fig. 24. Enlargement of Fig. 23 showing two nucleoli of the polar nuclei are approaching to each other; Fig. 25. Egg cell; Fig. 26. Transverse section of a young flower. Note that both anthers and filaments are shown in the outer whorl of stamens, but only filaments are shown in the inner whorl of stamens (arrowheads).

图版 I Plate I

