

濒危植物马蹄参的小孢子发生 和雄配子体发育

王 丽,杜夏瑾,文 志,孙名皓,沈 昱,黎啸峰

(中南大学 生命科学学院,长沙 410013)

摘要:采用常规石蜡切片法观察马蹄参小孢子形成和雄配子体发育的过程,探讨其濒危机制与雄性生殖发育的关系,为马蹄参的保护与繁殖提供基础资料。结果表明:(1)花药具4个花粉囊,花药壁由表皮、药室内壁、中层、绒毡层4层构成,花药壁的发育类型为基本型;(2)小孢子母细胞减数分裂时胞质分裂为同时型,四分体排列方式为四面体型;(3)成熟花粉为2细胞型;(4)扫描电镜观察发现马蹄参成熟花粉极面观呈钝三角形,赤道面观呈长球形,具3个萌发孔。研究认为,马蹄参不存在雄性生殖结构与发育过程异常。

关键词:马蹄参;小孢子发生;雄配子体形成;濒危物种

中图分类号:Q944.58

文献标志码:A

Microsporogenesis and Development of Male Gametophyte in Endangered Species *Diplopanax stachyanthus* Hand.-Mazz.

WANG Li, DU Xiajin, WEN Zhi, SUN Minghao, SHEN Yu, LI Xiaofeng

(School of Life Sciences, Central South University, Changsha 410013, China)

Abstract: Here we characterize microsporogenesis and development of male gametophytes by using paraffin sections to study the relationship between the endangered mechanism and the male reproductive development. In addition, the study provides a basic information for the protection and propagation of *Diplopanax stachyanthus* Hand.-Mazz. The results are as follows: (1) anthers are tetrasporangiate, and the microsporangium wall is composed of epidermis, endothecium, middle layers and tapetum. The development type of anther wall is of basic type; (2) cytokinesis during meiosis of microspore mother cells (MMCs) is simultaneous, and the tetrad is tetrahedral; (3) the nature pollen is two-celled; (4) scanning electron microscope observation shows that it is obtuse-triangular in pole view and oblong-globose in equatorial view, with three apertures. The study suggests that there is no abnormal development of male reproductive structure of *D. stachyanthus* Hand.-Mazz. .

Key words: *Diplopanax stachyanthus* Hand.-Mazz. ; microspore; male gametophyte; endangered species

马蹄参(*Diplopanax stachyanthus* Hand.-Mazz.)隶属于五加科(Araliaceae),常绿乔木,高15~25 m,主要分布在中国广东、湖南、贵州、云南及越南北部,一般生长在海拔600~2 300 m的阴坡、沟谷溪旁等地方^[1]。该种1928年首次被秦仁昌教授发现,由意大利植物分类学家 Handel-Mazzetti

鉴定并命名^[2]。马蹄参一名来源于其胚弯曲,横切面呈马蹄型^[3]。马蹄参为第四纪冰川幸存的古老孑遗植物之一^[2],由于生存环境遭到破坏,现存数量有限,在原有文献记载的很多地方都未见其分布,已被列为国家Ⅱ级重点保护植物和活化石植物^[2,4-5]。

近年来,人们对马蹄参的起源分布^[6]、形态解剖

学特征^[3,7]、化学成分^[8-9]以及古植物学^[10-11]进行了研究,但关于其有性生殖过程尚未见详细报道。本实验对马蹄参的小孢子发生和雄配子体发育过程进行观察研究,探讨其濒危机制与雄性生殖发育的关系,为马蹄参的保护与繁殖提供基础资料;另一方面,马蹄参原属五加科,现有学者建议将其纳入山茱萸科(Cornaceae)^[1-3,6-7],而有性生殖过程的研究可以为其系统分类学提供依据。

1 材料和方法

马蹄参的花序采自湖南莽山国家自然保护区和广东南岭国家自然保护区,分别于2009~2013年4~8月采样,在开花年份隔天采样,并用改良FAA固定液(50%乙醇:冰醋酸:甲醛=90:6:4)固定。

石蜡切片法制片^[12-13],将材料切成厚7~10 μm的薄片,铁矾-苏木精或番红-固绿染色,Nikon 80i显微镜观察并照相。

将固定过的花药用酒精逐级脱水后,置于乙酸异戊酯系列中脱水,每级10~20 min,第2天经CO₂临界点干燥,把样品粘于金属台上,再用镊子捣碎花药药壁,在离子溅射仪上喷金、镀膜,用日立S-3000N扫描电镜观察并拍照^[14]。

2 结果与分析

马蹄参为总状圆锥花序(图版I,1),花为两性花,花萼5,花瓣5,雄蕊10枚,排成2轮。花期一般为6~7月,花药由4个花粉囊构成,呈左右对称排列,中间通过药隔相连(图版I,2)。花粉囊是由外层的囊壁和内生的花粉粒组成。早期花蕾中,花托上产生雄蕊原基,进而形成花药原始体。花药原始体是由1层表皮细胞包裹着一群活跃的幼嫩细胞组成(图版I,3)。4月底,原始体表皮下观察到四个角隅快速分裂的细胞即孢原细胞(图版I,4)。

2.1 小孢子囊壁发育

孢原细胞经第一次有丝分裂形成初生壁细胞和初生造孢细胞(图版I,5),分裂方式为平周分裂。5月初,初生壁细胞平周分裂形成2层次生壁细胞(图版I,6),外层的次生壁细胞进一步分裂形成药室内壁和1层中层,内层的次生壁细胞分裂形成1层中层和绒毡层,此时次生壁基本形成,从外到内依次为表皮层、药室内壁、2层中层和1~2层绒毡层(图版I,7),根据花药壁形成方式的划分^[15],马蹄参花药壁的发育类型属于基本型。小孢子母细胞形成期,花药壁完全分化,并通过不断的垂周分裂适应小孢

子囊内部组织的增长。表皮细胞核大,呈方形,排列松散;药室内壁细胞呈扁平形,单核延长,径向壁延长,以适应小孢子囊内部组织的变化,并开始木质化;中层细胞被表皮细胞和绒毡层细胞挤压,呈矩形,细胞狭长,核小,细胞质稀少;绒毡层细胞发育达到高峰,细胞逐渐变大,细胞质变浓,以单核或双核形态存在(图版I,8)。小孢子母细胞减数分裂期中层细胞开始解体;绒毡层细胞的径向壁和内切向壁逐渐消失解体,细胞原生质向内收缩。质膜部分与细胞质相连,部分分离(图版I,9)。四分体形成期药室内壁细胞木质化程度加大;中层细胞进一步解体,变成一薄层;绒毡层细胞开始解体,细胞中出现液泡,细胞质较浅(图版I,10)。游离小孢子期中层细胞完全消失,绒毡层细胞进一步解体,细胞内切向壁消失,但内膜仍存在,使其营养物质通过内膜释放到小孢子囊内(图版I,11)。花粉成熟期小孢子囊壁只剩表皮层和纤维化的药室内壁(图版I,12)。

2.2 小孢子发生

5月中旬,初生造孢细胞经多次分裂,形成小孢子母细胞(图版I,7)。随着小孢子母细胞的进一步发育,细胞核增大,细胞质变浓,细胞壁与质膜间出现胼胝质壁(图版I,8)。小孢子母细胞发育到一定阶段,开始准备进行减数分裂,此时的细胞质浓稠,细胞核大(图版I,9)。第一次细胞核分裂完成后不形成细胞壁,直接进入第二次细胞核分裂(图版I,13),形成4个核,在4个核之间会产生细胞壁,同时分隔形成4个细胞,即四分体,四分体为共同的胼胝质包围,4个小孢子之间也为明显的胼胝质体所分开(图版I,14)。从小孢子母细胞整个分裂过程可知,其减数分裂的类型为同时型。四分体的主要排列方式为四面体型(图版I,10),四分体发育到后期胼胝质体逐渐消失,小孢子细胞壁形成、加厚,彼此分离,发育成游离小孢子。

2.3 雄配子体形成

游离小孢子最初体积较小,呈椭圆形,核大,位于细胞中央(图版I,15)。随着小孢子体积的增大,细胞壁加厚,细胞核向细胞边缘移动,进入单核靠边期(图版I,16)。随后,小孢子细胞核靠近细胞壁处进行有丝分裂,形成一大一小2个核,较大的为营养核,较小的为生殖核(图版I,17)。二核细胞进一步发育,细胞内液泡消失,花粉壁加厚,花粉粒发育成熟,以二核形态进行传粉(图版I,18)。通过扫描电镜观察,成熟花粉粒极面观钝三角形,赤道面观长球形,具3个萌发沟,延伸至两极,沟区明显,表面纹饰

为拟网状,有分布均匀的孔穴(图版 I ,19、20)。

3 讨 论

3.1 马蹄参的胚胎学特征

本研究通过对马蹄参小孢子发生和雄配子体发育过程的研究发现:雄蕊 10 枚,排成 2 轮,内轮和外轮均发育正常,而非《中国植物志》中所描述的 5 个常不育^[16]。雄蕊花药具有 4 个孢子囊,两侧孢子囊间药隔较窄;花药壁发育类型为基本型,由四部分构成,由外到内依次是表皮、药室内壁、中层(1~2 层)和绒毡层(1~2 层)。绒毡层在退化过程中,细胞内切向壁消失,但是内膜仍存在,使得其营养物质通过内膜释放到小孢子囊内,属于腺质型;小孢子母细胞的胞质分裂为同时型,同一药室内的小孢子母细胞减数分裂基本同步,同一花药不同药室的减数分裂也基本同步,但同一朵花中不同花药之间的减数分裂不一定完全同步,相差 1~2 个时期,是植物适应环境的一种进化表现,对种群繁殖具有重要意义;小孢子四分体排列方式为四面体型;成熟的花粉粒为 2-细胞型。根据资料显示,本实验首次揭示了马蹄参的小孢子发生和雄配子体发育过程。

3.2 马蹄参濒危的生殖生物学原因

植物有性生殖过程十分关键,任何一个环节出现问题都可能导致生殖失败,进而引起植物濒危^[17-18]。故通过对马蹄参胚胎发育过程的研究,有助于揭示其濒危原因,并进一步提出保护措施。通过对小孢子发生和雄配子体发育过程的观察,未见有败育及其它异常现象。关于濒危植物南川升麻^[19]、木根麦冬^[20]、鹅掌楸^[21]、高山红景天^[22-23]等研究表明,引起植物濒危的内因包括:花粉母细胞不能进行正常减数分裂;异株授粉导致花粉限制;4 个孢子大小不等;花粉表面光滑,降低受精的可能性以及绒毡层提前发育、过早解体、肥大生长以及延迟退化等。其中绒毡层与花粉发育有密切关系^[24-25],而马蹄参的花药壁发育过程中并未出现绒毡层异常。另外,马蹄参雄性可育,败育花粉粒所占比例可以忽略。综上所述,马蹄参不存在雄性生殖结构与发育过程异常等因素,可以从大孢子发生和雌配子体发育过程、受精过程、种子萌发、种子活力以及幼苗生

长情况等方面寻找其濒危原因。

引起植物濒危的因素很多,生殖力、存活力、适应力低下等内在因素是其走向濒危的根本原因,种群生活史多个脆弱环节叠加作用,也可导致个体生长发育不良和早衰^[26],此外,外部因素包括自然因素、历史因素和人为因素等^[27-28]是植物濒危的主要推动力。研究认为马蹄参处于比较原始的演化水平^[3];在群落优势种种群径级分布上,马蹄参表现为衰退型,该树种的幼苗在林下更新状况不良,随着群落的进展演替,该种将会被取代^[29];马蹄参枝的性状变异大,即受外界条件特别是温度、坡度和土壤等环境因子的影响较大,表明马蹄参对外界环境条件的反应不够敏感,环境适应能力低下,生存力较弱,这也可能是其濒危的主要原因之一^[30]。

3.3 马蹄参胚胎发育的系统学意义

关于马蹄参系统位置前人已做了大量工作,争论主要集中在五加科(Araliaceae)和山茱萸科(Cornaceae)上:马蹄参属的花部特征与五加科植物相近,奥地利植物分类学家根据其具花标本将其归为五加科^[2];曾沧江^[31]将马蹄参与古植物 *Tectocarya rhenana* F. Kirchh. 进行比较,正式将其置于山茱萸科;Eyde 等^[11]将马蹄参的果实与单室山茱萸类 *Mastixioides* 的果实化石进行比较,发现二者的种子室均为马蹄形,有一槽型内果皮突入子房室,认为马蹄参应划分到 *Mastixicarpum* 中;朱伟华等^[3]通过对马蹄参的解剖学特征进行观察,发现其叶表面、花瓣及花萼上着生单细胞的二叉毛,不具分泌道,子房一室一胚珠等特征与五加科特征不一致;另外,李耀利等^[32]对单室山茱萸属 27 个类群的 *rbcL* 进行分析,认为将马蹄参归为山茱萸科较为合适。

由于植物生殖生物学特征较少受环境变化的影响而在系统进化过程中十分保守,历来在系统学及分类学上是重要的研究内容,故可以作为判定种群亲缘关系的重要依据^[33]。研究结果表明,马蹄参的许多生殖生物学特征与山茱萸科一致,如:4 个花粉囊、2-细胞花粉、分泌型绒毡层、小孢子母细胞减数分裂时的胞质分裂为同时型、花粉具 3 个萌发沟并具有网状纹饰,但是能否将这些特征作为依据将马蹄参划分到山茱萸科,还有待于进一步研究。

参考文献:

- [1] 王 丽,游章平,徐 翊,等. 濒危植物马蹄参的研究现状和濒危原因分析[J]. 植物研究,2010,30(3):344-348.
WANG L, YOU Z P, XU Y, et al. Research status and endangered causes of *Diplopanax stachyanthus*[J]. *Bulletin of Bot-*

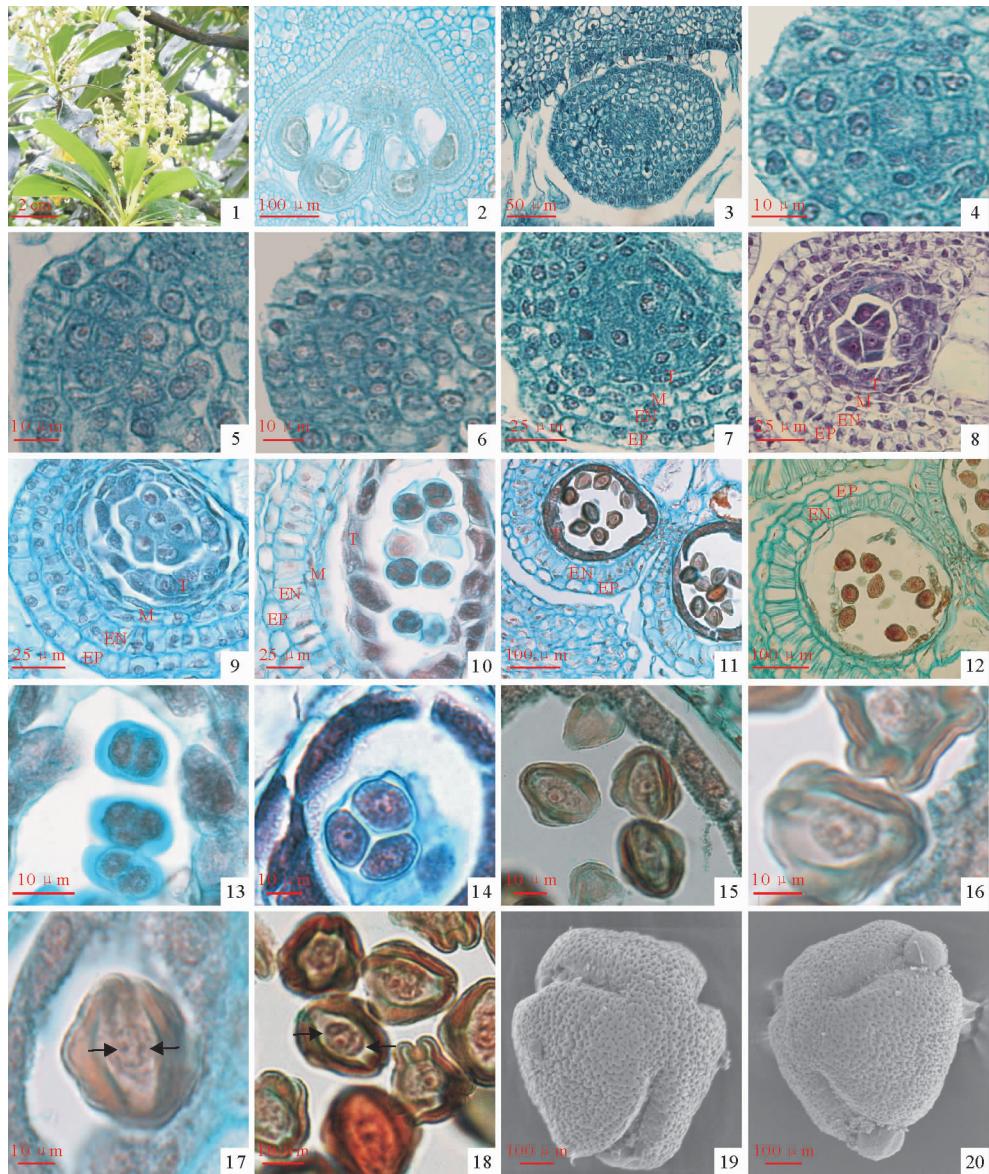
anical Research, 2010,30(3):344-348.

[2] 武素功. 活化石植物——马蹄参[J]. 植物杂志,1997,97(1):23.

[3] 朱伟华,向其柏. 马蹄参属的解剖学特征及其系统学意义[J]. 植物研究,1999,19(3):286-291.

ZHU W H, XIANG Q B. Morphological characters of the genus *Diplopanax* Hand.-Mazz. and it's systematic implication

- [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 1999, **19**(3): 286-291.
- [4] 中国科学院植物研究所,国家环境保护局. 中国珍稀濒危植物保护名录(第1册)[M]. 北京:科学出版社,1987.
- [5] 傅立国. 中国植物红皮书—稀有濒危植物(第1册)[M]. 北京:科学出版社,1991.
- [6] 朱伟华,向其柏. 马蹄参属的起源和地理分布[J]. 南京林业大学学报,2001, **25**(1): 35-38.
- ZHU W H, XIANG Q B. The origin and distribution of genus *Diplopanax* Hand.-Mazz. [J]. *Journal of Nanjing Forestry University*, 2001, **25**(1): 35-38.
- [7] 朱伟华,向其柏,甘习华等. 马蹄参属木材解剖特征及其系统学意义. 四川农业大学学报,1988, **16**(1): 106-109.
- ZHU W H, XIANG Q B, GAN X H, et al. Wood anatomy of *Diplopanax stachyanthus* Hand.-Mazz. and its systematic implication[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 1988, **16**(1): 106-109.
- [8] 朱伟华,向其柏,欧惠英. 马蹄参属种子油脂肪酸的特征及其分类学意义[J]. 植物资源与环境,1998, **7**(1): 27-30.
- ZHU W H, XIANG Q B, OU H Y. Seed oil fatty acids in the *Diplopanax* Hand.-Mazz. and its systematic significance[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 1998, **7**(1): 27-30.
- [9] 严小红,郭跃伟. 马蹄参化学成分的研究[J]. 中草药,2004, **35**(2): 11-13.
- YAN X H, GUO Y W. Studies on chemical constituents from leaves of *Diplopanax stachyanthus* [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2004, **35**(2): 11-13.
- [10] EYDE R H. Fossil record and ecology of *Nyssa* (Cornaceae) [J]. *Botanical Review*, 1997, **63**(2): 97-123.
- [11] EYDE R H, XIANG Q Y. Fossil mastixoid (Cornaceae) alive in eastern Asia[J]. *American Journal of Botany*, 1990, **77**(4): 689-692.
- [12] 李凤英,马姜明,梁士楚,等. 低毒高效的植物石蜡切片方法[J]. 农学学报,2014, **4**(4): 83-85.
- LI F Y, MA J M, LIANG S C, et al. A low-toxicity and high-effectiveness preparation method for plant paraffin section [J]. *Journal of Agriculture*, 2014, **4**(4): 83-85.
- [13] 王静,左幸,黄正文. 常规植物石蜡制片技术的改进及应用[J]. 安徽农学通报,2011, **17**(11): 36-39.
- WANG J, ZUO X, HUANG Z W. Improvement and application of plant paraffin sectioning[J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2011, **17**(11): 36-39.
- [14] 苏晓梅,刘卫东,柳李旺. 茄子花粉形态特征及分类研究[J]. 西北植物学报,2012, **32**(2): 281-287.
- SU X M, LIU W D, LIU L W. Pollen morphology of eggplant and study on its taxonomy [J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2012, **32**(2): 281-287.
- [15] DAVIS G L. Systematic Embryology of the Angiosperms [M]. New York: John Wiley and Sons Inc, 1996.
- [16] 曾建飞. 中国植物志(第54卷)[M]. 北京:科学出版社,1978.
- [17] 高润梅. 珍稀濒危植物的胚胎学研究进展[J]. 山西农业大学学报,2002, **22**(3): 239-245.
- GAO R M. Study and improvement on embryology of rare and endangered plants[J]. *Journal of Shanxi Agricultural University*, 2002, **22**(3): 239-245.
- [18] 梁春莉,刘孟军,赵锦. 植物种子败育研究进展[J]. 分子植物育种,2005, **3**(1): 117-122.
- LIANG C L, LIU M J, ZHAO J. Research progress on plant seeds abortion[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2005, **3**(1): 117-122.
- [19] 奇文清,冯云,陈朱希昭,等. 濒危植物南川升麻生殖特性的研究[J]. 植物学报,1997, **39**(1): 7-10.
- QI W Q, FENG Y, CHEN ZHU X ZH, et al. Studies on the reproductive characteristics of *Cimicifuga nanchuanensis* (Ranunculaceae), an endemic endangered species to China [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1997, **39**(1): 7-10.
- [20] 何田华,饶广远,尤瑞麟. 濒危植物木根麦冬的胚胎学研究[J]. 植物分类学报,1998, **36**(4): 305-309.
- HE T H, RAO G Y, YOU R L. Embryological studies on endangered *Ophiopogon xylorrhizus* (Liliaceae) [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1998, **36**(4): 305-309.
- [21] 尹增芳,樊汝江. 鹅掌楸花粉败育过程的超微观察[J]. 植物资源与环境,1997, **6**(2): 1-7.
- YIN Z F, FAN R W. The ultrastructure observation on the abortion of *Liriodendron chinense* pollen[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 1997, **6**(2): 1-7.
- [22] 祖元刚,唐艳. 高山红景天有性生殖过程及濒危原因的生态学分析[J]. 植物研究,1998, **18**(3): 336-339.
- ZU Y G, TANG Y. Ecological analysis on sexual reproductive produce and endangered reason of *Rhodiola sachalinensis* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 1998, **18**(3): 336-339.
- [23] 张萍,申家恒. 高山红景天胚胎学研究[J]. 植物研究,1998, **18**(1): 38-44.
- ZHANG P, SHEN J H. Embryological studies in *Rhodiola sachalinensis* A. Borei [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 1998, **18**(1): 38-44.
- [24] 张虹,梁婉琪,张大兵. 花药绒毡层细胞程序性死亡研究进展[J]. 上海交通大学学报,2008, **26**(1): 86-90.
- ZHANG H, LIANG W Q, ZHANG D B. Research progress on tapetum programmed cell death[J]. *Journal of Shanghai Jiaotong University*, 2008, **26**(1): 86-90.
- [25] 张鹏飞,宋瑜龙,张改生,等. 小麦雄性不育系绒毡层异常代谢与小孢子败育的关系[J]. 中国农业科学,2014, **47**(9): 1670-1680.
- ZHANG P F, SONG Y L, ZHANG G S, et al. Relationship between microspore abortion of CMS lines associated with nutrient metabolism disorder in tapetal of anther in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, **47**(9): 1670-1680.
- [26] 张文辉,祖元刚,刘国彬. 十种濒危植物的种群生态学特征及致危因素分析[J]. 生态学报,2002, **22**(9): 1512-1520.
- ZHANG W H, ZU Y G, LIU G B. Population ecological characteristics and analysis on endangered cause of ten endangered plant species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(9): 1512-1520.
- [27] 范繁荣,马祥庆,潘标志. 中国濒危植物的保护生物学研究进展[J]. 林业科技开发,2008, **22**(3): 1-5.
- [28] 陈远征,马祥庆. 濒危植物生殖生态学研究进展[J]. 中国生态农业学报,2007, **15**(1): 186-189.
- CHEN Y Z, MA X Q. Research on the reproductive ecology of endangered plant populations[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2007, **15**(1): 186-189.
- [29] 杨泉,袁茂琴,冯邦贤. 榕江月亮山珍稀植物马蹄参群落结构及资源研究[J]. 种子,2013, **32**(12): 55-59.
- YANG Q, YUAN M Q, FENG B X. Study on community structure and resources of rare species *Diplopanax stachyanthus* on the Moon Mountain, Rongjiang[J]. *Seed*, 2013, **32**(12): 55-59.
- [30] 王丽,吴敏,徐翊,等. 濒危植物马蹄参枝叶形态变异与环境因子的相关性分析[J]. 广西植物,2011, **31**(3): 349-356.
- WANG L, WU M, XU Y, et al. Studies on the correlation between the branch and leaf morphological variation of *Diplopanax stachyanthus* and the environmental factors[J]. *Guizhou Botany*, 2011, **31**(3): 349-356.
- [31] 曾沧江. 马蹄参属的系统位置[J]. 植物分类学报,1983, **21**(2): 151-152.
- [32] 李耀利,朱华,杨俊波. 从 *rbcL* 序列探讨单室茱萸属的系统位置[J]. 云南植物研究,2002, **24**(3): 352-358.
- LI Y L, ZHU H, YANG J B. Systematic position of the genus *Mastixia*: evidence from *rbcL* gene sequences[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2002, **24**(3): 352-358.
- [33] THORNE R. Proposed new realignments in the angiosperms [J]. *Nordic Journal of Botany*, 1983, **3**(1): 85-117.



图版 I 马蹄参小孢子发生和雄配子体形成

EP. 表皮细胞; EN. 药室内壁; M. 中层; T. 绒毡层

1. 马蹄参的花序;2. 每个花药具 4 个药室;3. 花药原基;4. 雄性孢原细胞;5. 孢原细胞分裂;6. 初生壁细胞平周分裂;7. 次生壁形成, 同时初生造孢细胞经多次分裂, 形成小孢子母细胞;8. 小孢子母细胞时期;9. 小孢子母细胞减数分裂时期, 中层细胞开始解体;10. 四分体时期, 中层细胞进一步解体, 绒毡层细胞开始解体;11. 游离小孢子时期, 中层细胞完全消失, 绒毡层细胞进一步解体;12. 花粉成熟期, 小孢子囊壁只剩表皮 7 层和纤维化的药室内壁;13. 小孢子母细胞减数第一次分裂后不形成细胞壁;14. 四分体;15. 早期小孢子;16. 游离小孢子单核靠边期;17. 花粉核有丝分裂形成一个营养核和一个生殖核;18. 成熟的二核花粉粒;19. 成熟花粉粒的电镜扫描图(极面观);20. 成熟花粉粒的电镜扫描图(赤道面观)。

Plate I Microsporogenesis and development of male gametophyte in *Diplopanax stachyanthus* Hand.-Mazz.

Ep. Epidermis; EN. Endothecium; M. Middle layer; T. Tapetum

Fig. 1. Inflorescence of *Diplopanax stachyanthus* Hand.-Mazz.; Fig. 2. Anthers with four anther rooms; Fig. 3. Anther primordia; Fig. 4. Male archesporal cells; Fig. 5. Archesporial cells division; Fig. 6. The periclinal division of primary parietal cell; Fig. 7. The anther wall have formed, and the primary sporogenous cell formed the microspore mother cells after division; Fig. 8. Microspore mother cell stage; Fig. 9. Microspore mother cell meiosis, the middle cells were partially degraded; Fig. 10. Tetrad stage, the middle layer became thinner, and the tapetum was degenerated; Fig. 11. Free microspores stage, the middle layer disappeared completely and the tapetal cells continued to change; Fig. 12. The anther wall consists of epidermis and fibrous-thickened endothecium in the stage of mature pollen; Fig. 13. Microsporocyte at I of meiosis, no cell wall formed between two nuclei; Fig. 14. Tetrad; Fig. 15. Early microspore; Fig. 16. Uninucleate microspore with a big vacuole; Fig. 17. Mitosis of uninucleate microspore gave rise to a large vegetative nucleus and a small generative nucleus; Fig. 18. The 2-celled pollen grain; Fig. 19. Pollen grain in polar view; Fig. 20. Pollen grain in equatorial view.

(编辑:潘新社)