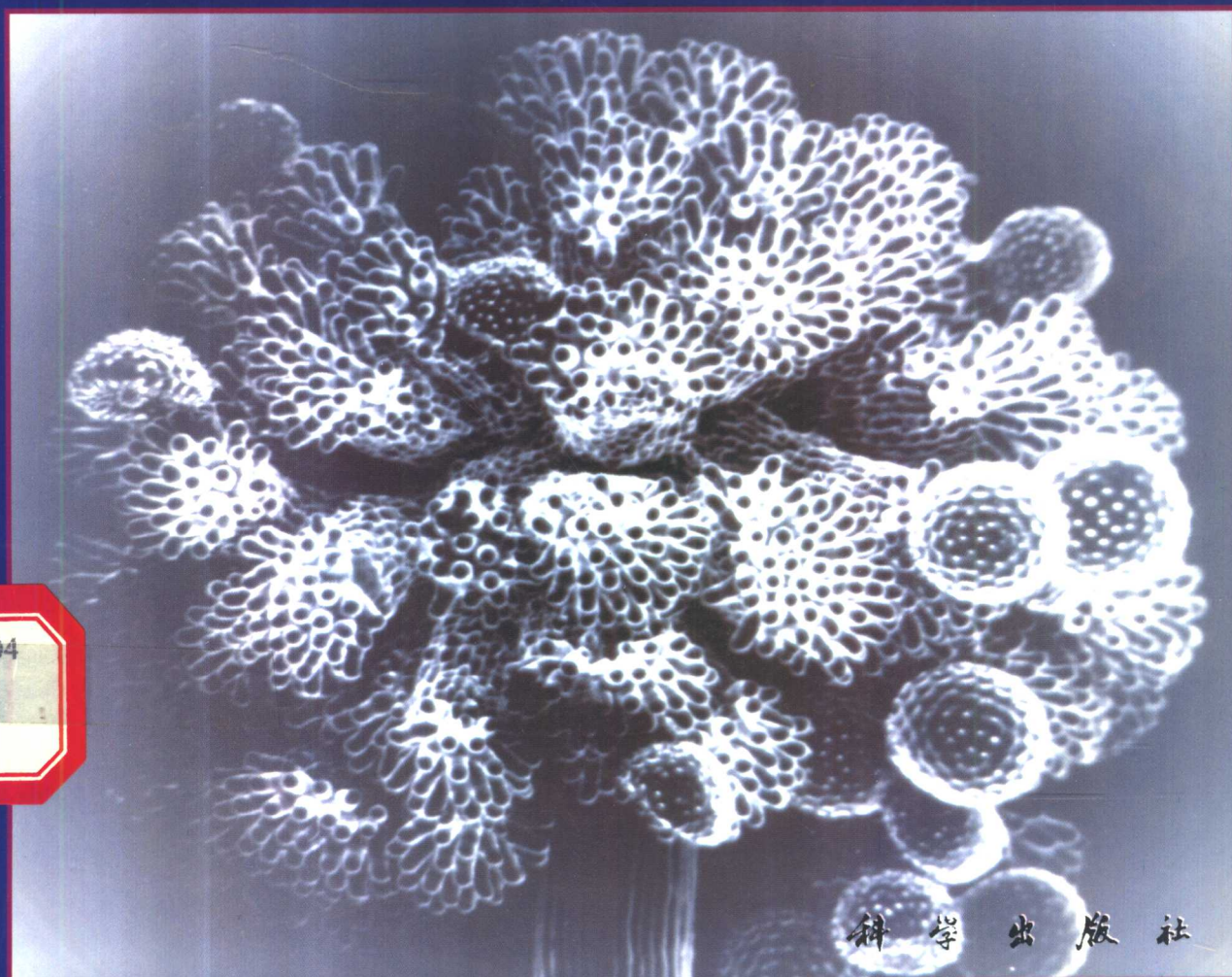


被子植物有性生殖图谱

*Atlas of Sexual Reproduction
in Angiosperms*

胡适宜 朱 澍 著



49. 704
75
00
1

科学出版社

内 容 简 介

本书是以透射电镜照片为主,配合少数光镜和扫描电镜照片,阐述被子植物有性生殖发育中各重要时期的超微结构。全书共106图版,内容包括了花药和花粉的发育,雌蕊、胚珠和胚囊的发育,受精,胚和胚乳的形成。书中还有文字叙述的部分,简述被子植物有性生殖的一般过程、形态结构的基本特点及与功能的关系。

本书可作为大专院校学生和研究生学习被子植物胚胎学课程的补充教材和参考书;也可供从事植物胚胎学与植物生殖生物学研究工作者及农林育种工作者的参考。

图书在版编目(CIP)数据

被子植物有性生殖图谱/胡适宜,朱澍著. -北京:科学出版社,2000.2
ISBN 7-03-007428-9

I. 被… II. ①胡… ②朱… III. 被子植物-有性生殖-图谱
IV. Q949.705-64

中国版本图书馆CIP数据核字(1999)第07270号

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号
邮政编码:100717

中国科学院印刷厂 印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

2000年2月第 一 版	开本: 787×1092 1/16
2000年2月第一次印刷	印张: 1 3/4 插页: 56
印数: 1—1 300	字数: 194 000

定价: 85.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈科印〉)

前 言

植物胚胎学的研究对象是有性生殖及胚胎发生的过程。60年代以来,这一学科发展迅速,由于与现代生物学中相邻学科,尤其是细胞生物学与分子生物学的结合,使学科的性质逐渐超越原来的形态学格局,演进为一门交叉性、综合性的学科——植物生殖生物学。

在传统的描述胚胎学的基础上,现代生殖生物学在研究生殖发育中的结构方面,已发展到主要应用电子显微镜作为研究手段,同时也引入了其它各种细胞生物学方法,如免疫荧光定位及细胞化学技术。已积累的超微结构的研究成果,使对生殖系统的结构及在发育过程中的形态变化的规律的认识提高到一个新的水平,从现象到本质,从知其然到知其所以然迈出了一大步。

1983年国内出版的《被子植物胚胎学》(胡适宜著)和1984年国外出版的《Embryology of Angiosperms》(B. M. Johri 主编)是国内常用的植物胚胎学教材或参考书。这两本书虽已包含了不少生殖过程超微结构的内容,但时过十几年,对增加的许多新资料及在大量超微结构基础上建立的一些结构与功能关系的新概念,需要进一步系统地加以总结。1992年出版的《Atlas of Sexual Reproduction in Flowering Plants》(C. Cresti 等编著)可认为是及时的。该书用图谱的形式,系统地介绍了有花植物生殖过程的超微结构。鉴于生殖系统的结构是植物胚胎学与植物生殖生物学中重要的内容,同时考虑到应用细胞生物学及分子生物学方法研究植物生殖生物学问题时,对有关的超微结构的了解也日益显示它的重要性,而国内尚缺少这方面内容的著作。因此,我们整理了自己的研究资料编著了这一本图谱。读者可通过图版直观地了解生殖过程中的超微结构。本书除所有的图片都有文字说明外,还有简述被子植物生殖过程的基本规律的文字部分,以帮助读者全面掌握本学科的基本知识,更易于理解超微结构的内容。本图谱所用照片的有关文献,列于相应的文字叙述部分,便于读者进一步查阅和参考。

本图谱的资料主要是我们研究室20多年来在被子植物有性生殖方面的研究成果。包括我们历届博士和硕士研究生:于宏实、王毅、国凤利、蔡雪、罗玉英、胡赞民、刘兴梁、袁宗飞、李春贵和高明庚的学位论文的研究工作。他们为本图谱作出了自己的贡献。在我们多年的电镜研究和指导研究生的实验工作中,徐丽云同志承担了大量的工作,对她所付出的辛勤劳动及对本书作出的贡献,在此致以衷心的感谢。此外,徐是雄、叶秀麟、尤瑞麟、田国伟和申家恒教授为本书提供了很好的照片,丰富了本图谱的内容,对他们所给予的热情支持和帮助谨致深切的敬意。

中国科学院出版基金委员会对本书出版给予资助,在此表示衷心的感谢。

阅读本图谱时,建议参考下列几本著作:

胡适宜著. 1982. 被子植物胚胎学. 北京: 高等教育出版社

Cresti, M., Blackmore, S. van Went, J. L. 1992. Atlas of Sexual Reproduction in Flowering Plants. Springer-Verlag, Berlin

Johri, B. M. (ed). 1984. Embryology of Angiosperms. Springer. Berlin-Heidelberg-New York-Tokyo

Russell, S. D., Dumas, C. 1992: Sexual Reproduction in Flowering Plants. Int. Rev. Cytol. 140, Academic Press, Inc.

胡适宜 朱 澍

1998年12月

目 录

前 言

第一部分 概 论

第一章 花药和花粉的发育(图版 1~40)	(3)
第二章 雌蕊、胚珠和胚囊的发育(图版 41~72)	(9)
第三章 受精(图版 73~96)	(13)
第四章 胚和胚乳的发育(图版 97~106)	(18)
拉汉植物名称索引	(20)

第二部分 图 版

名词缩写表

图版 1~3 小孢子囊
图版 4~6 小孢子母细胞减数分裂
图版 7~8 小孢子四分体
图版 9~10 小孢子
图版 11~13 生殖细胞的形成
图版 14~17 生殖细胞的发育
图版 18~20 2-细胞型花粉
图版 21~22 复合花粉
图版 23~27 3-细胞型花粉
图版 28 质体双亲和单亲父系遗传型植物的生殖细胞和精细胞中的细胞质 DNA
图版 29~33 变形绒毡层及其与小孢子/花粉的关系
图版 34~36 腺质绒毡层及绒毡层膜
图版 37~40 花粉壁及萌发孔
图版 41~44 干型和湿型柱头
图版 45~53 实心型与空心型花柱
图版 54 珠被绒毡层
图版 55~56 胚囊发育过程中的微管骨架
图版 57 分离的生活胚囊
图版 58~70 胚囊的雌性生殖单位
图版 71~72 胚囊的反足细胞
图版 73~74 花粉在柱头上萌发
图版 75~77 花粉水合及萌发
图版 78~79 花粉管生长及通过花柱的道路

- 图版 80~82 花粉管及其中生殖细胞的结构
- 图版 83 花粉管中的微丝骨架
- 图版 84~86 生殖细胞分裂过程中的微管骨架
- 图版 87~88 初形成的一对精细胞
- 图版 89~93 花粉管中的雄性生殖单位
- 图版 94 花粉管进入胚囊的助细胞
- 图版 95~96 受精时精核与卵核的融合
- 图版 97~98 合子
- 图版 99~100 2-细胞原胚
- 图版 101~103 胚乳的发育
- 图版 104~105 胚柄的传递细胞
- 图版 106 小麦胚的发育形态

第一部分 概 论

第一章 花药和花粉的发育

雄蕊包括花药和花丝两部分，花药通常具 4 个小孢子囊或花粉囊。在小孢子发生时期，花粉囊分化出花药壁和造孢组织两部分。花药壁含四种组织：即药室外壁（表皮）、药室内壁、中层和绒毡层。花粉囊中央是造孢组织，从造孢细胞发育为小孢子母细胞。小孢子母细胞经减数分裂产生四个单倍性的小孢子，它们被共同的胼胝质壁包围，称为四分体。小孢子是雄配子体的第一个细胞，当从胼胝质壁释放后，经两次有丝分裂发育为雄配子体。第一次分裂产生一个大的营养细胞和一个小的生殖细胞；第二次仅生殖细胞分裂，形成两个雄配子，即精细胞。被子植物中约 30% 的科的植物两次分裂是在花粉粒中完成，其余的 70% 科的植物生殖细胞的分裂发生在花粉萌发后，即在花粉管中形成精细胞。因此，成熟花粉有含 3-细胞的和 2-细胞的两种类型。有些植物，小孢子形成后始终保留在四分体里，直至发育成熟，这种称为复合花粉。

小孢子母细胞减数分裂 性母细胞（包括雄性和雌性）减数分裂是有性生殖的重要环节，减数分裂不仅导致配子体成为单倍性，而且是孢子体向配子体发育的遗传信息转变的关键步骤。小孢子母细胞随减数分裂过程发生细胞器的脱分化和再分化的周期性变化以及细胞质核糖体的消长。

减数分裂前的小孢子母细胞显示活跃的生理状态。核大，核中染色质分散，除一个大的核仁外还有小的额外核仁（supernumerary nucleoli）。细胞质中核糖体密集分布，质体和线粒体丰富和具正常的结构形态。当进入减数分裂 I 前期，核糖体减少，质体和线粒体表现为结构简单，并呈衰退的状态。中期 I 以后，细胞质中的核糖体及其它细胞器逐渐回复到正常状态。这种变化最早在麝香百合（*Lilium longiflorum*）中描述，并称之为细胞质改组或细胞质重建（cytoplasm reorganization）。小孢子母细胞在减数分裂时期处于孤立的状态，它被胼胝质包围，切断了与绒毡层的联系。电子显微镜的观察，发现了在前期 I 有部分细胞质被内质网或同心圆的双膜包被的现象，推测是一种保护细胞质中部分核糖体免遭降解的机理。细胞质中大部分核糖体的降解可能是细胞质中由内质网产生的一种具溶酶体功能的小泡的作用。细胞质中存在的核糖体密集的小体——胞质类核仁（cytoplasmic nucleoloid）与核糖体密度的恢复相关。类核仁来源于细胞核，在减数分裂 I 中期及其后的时期数量增多，它们分散成为细胞质中新的核糖体。

减数分裂过程中发生的细胞器脱分化和再分化的意义，已公认为是消除孢子体时期存留在细胞质中的遗传信息，重建配子体发育所需的另一套信息，从而转向配子体的发育。

小孢子母细胞进行减数分裂时期，各个母细胞被胼胝质壁包围，但它们之间存在胞质通道维持共质体的关系，这与减数分裂同步地进行相关。减数分裂的结果形成四个单倍体核，通过胞质分裂，伴随细胞板的形成，产生四个小孢子。在连续型胞质分裂中，在减数分裂的第一次和第二次分裂后形成细胞板，因此有明显的二分体时期，而在同时型胞质分裂中，细胞板仅在第二次分裂后形成。当细胞板形成时，还发生附加的胼胝质

的沉积, 结果在厚的胼胝质壁中的四个小孢子彼此之间也有胼胝质壁分隔。

小孢子有丝分裂及雄配子体的形成 当小孢子从胼胝质壁释放出来后, 伴随强烈的液泡化, 小孢子增大。在具一个大液泡时期的小孢子, 核位于一极, 在这里进行第一次有丝分裂和接着发生胞质分裂。不对称分裂的结果, 形成了一个小的透镜形的生殖细胞和一个大的营养细胞。小孢子在分裂的末期, 在新形成的两核之间出现密集的微管, 它们呈扇形排列, 其后逐渐形成细胞板。高尔基体产生的被膜小泡 (coated vesicle) 参与细胞板的形成。刚形成的分隔生殖细胞与营养细胞的壁呈半球形, 壁含胼胝质和其它的多糖类物质。生殖细胞早期存在暂时的胼胝质壁, 一般认为保证了它和营养细胞在一个封闭的系统中沿不同途径发育。

营养细胞接受了原来小孢子的大部分细胞质和细胞器, 而生殖细胞的细胞器较少。许多植物在小孢子临近分裂前质体变为极性分布, 即集中分布在形成生殖细胞相对的一端, 结果在形成的生殖细胞及由它产生的精细胞中不含质体, 导致了父系质体不传递至后代, 这是质体遗传方式中母系质体遗传的一种机理。

营养细胞和生殖细胞的发育 营养细胞与生殖细胞形成后进入了雄配子体的发育阶段, 这两个细胞分化明显。营养细胞合成和贮藏大量营养物质和 mRNA, 供花粉的进一步发育和花粉管生长的需要。成熟花粉粒的营养细胞中存在大量的细胞器, 有的植物有发达的叠堆或其它形式的内质网。另有一些种含大量的高尔基体和由它衍生的小泡。成熟的花粉粒有富含淀粉和富含脂滴两种类型。这些贮藏的营养物质为花粉管最初的生长提供能量。

生殖细胞的发育首先表现在位移活动。初期的生殖细胞贴着花粉的内壁, 彼此是分不开的。在发育中它逐渐与内壁脱离, 变为游离在营养细胞质中。生殖细胞在脱离花粉壁的过程中发生形状的变化, 从透镜形至半球形, 当游离至营养细胞质中时从球形又变为纺锤形。与此同时, 生殖细胞的壁也发生变化。当脱离时, 生殖细胞在与内壁联结的部位向内扩展形成自己的壁。在与营养细胞分隔的壁, 胼胝质消失, 壁变薄, 这与其形状的变化相适应。细胞的变形运动似造成向心的拉力, 有助于实现它自己脱离花粉的壁。生殖细胞脱离花粉壁的机理尚不很清楚, 推测细胞骨架参与这一活动。在麝香百合中, 当生殖细胞脱离时有许多微管围着悬挂生殖细胞网状壁系统, 推测微管在脱离运动中起作用。

生殖细胞在刚形成时和/或在以后的发育时期, 常被脂体包围。围绕生殖细胞的脂体可能与生殖细胞壁的发育有关。在麝香百合中, 证明了由脂体衍生的多糖颗粒 (polysaccharide particles) 与生殖细胞的壁融合。游离在营养细胞中的生殖细胞具有薄而成分简单的壁甚至缺少壁。这种特点被解释为适应于它与营养细胞之间物质的交换。

在花粉成熟时期, 包围生殖细胞的两层质膜, 即自己的质膜和营养细胞的内质膜常呈波浪状。生殖细胞的细胞质含一般细胞器, 但被子植物中大多数种, 生殖细胞缺少质体, 不含质体的原因除了上述的在小孢子分裂时被排除外, 还可以由于分配到生殖细胞中的少量质体在发育中衰退而消失。不过, 有少数植物生殖细胞具含 DNA 的质体。生殖细胞中有发达的微管, 通常分布靠近质膜, 并常与细胞的长轴平行分布。微管在维持生殖细胞的形状和变形运动中起作用。当花粉水合和萌发时, 生殖细胞的形状与微管分布格局的关系, 在电镜和免疫荧光的研究中已提供许多的证据。生殖细胞中是否存在微

丝尚有不同的意见,大多数学者倾向于不存在微丝。

精细胞及其与营养核的空间关系——雄性生殖单位 (male germ unit) 具 3-细胞型花粉的植物,生殖细胞在花粉粒中分裂产生一对精细胞。精细胞缺少细胞壁,被自己的质膜和营养细胞的内质膜包围,在两质膜的空间常存在一些小泡、嗜锇小滴和横梁 (trabaculae) 等结构。大多数植物的精细胞与生殖细胞相似,细胞质含一般的细胞器,同样,精细胞常缺少质体和微管分布,而少数植物含质体。精细胞具质体是细胞质遗传中双亲或父系遗传的细胞学基础。在一些植物中,精细胞在发育中一端的细胞质扩展,使细胞呈具“尾”的外形,例如小麦精细胞的一端延伸成尾状。电子显微镜的观察,特别是应用连续超薄切片的三维重构的技术,在许多植物中揭露了两个精细胞之间及其中一个精细胞与营养核之间紧密联结,例如白花丹 (*Plumbago zeylanica*)、菠菜 (*Spinacia oleracea*) 及芸苔属 (*Brassica*) 的种。这种空间关系是恒定的,并维持至进入花粉管后及在花粉管生长的整个过程。精细胞之间及与营养核之间构成一个联合体,称为雄性生殖单位。这一术语包括了两个精细胞与营养核在生殖过程中在功能上是作为一个统一的传送单位,以及所有雄性核和细胞质的遗传物质 DNA 是包容在一起作为一个功能单位的含意。三维重构和定量细胞学分析的研究在白花丹、油菜、甘蓝、玉米等植物中证明一对姊妹精细胞之间有分化,即具异形性 (heteromorphism), 或二形性 (dimorphism), 表现在细胞的形状和大小以及所含遗传性的细胞器,包括线粒体和质体的数量存在差异。2-细胞型花粉植物,在花粉管中形成的两个精细胞彼此之间及与营养核之间同样维持紧密的联结。事实上在成熟花粉粒中,生殖细胞与营养核已建立的联结关系,也被称为雄性生殖单位。

绒毡层 绒毡层是花药壁最内的细胞层,与小孢子/花粉的发育有密切的关系。在被子植物中,绒毡层一般由单层细胞组成,但在少数植物中是双层的,如木兰属。

绒毡层有两种基本类型,即腺质绒毡层或分泌绒毡层 (glandular tapetum, secretory tapetum) 和变形绒毡层或称周原质团绒毡层 (amoeboid tapetum, periplasmodial tapetum)。腺质绒毡层细胞在花粉发育过程中保持在原位,它分泌营养物质和结构物质提供小孢子/花粉的发育需要。变形绒毡层细胞在花粉发育的一定时期,原生质体侵入药室腔中,并围绕着小孢子/花粉,为花粉的发育提供营养和结构物质。在这两种基本类型之间还有各种变异。

绒毡层作为孢子体组织为小孢子/花粉提供营养和结构物质是通过非共质体运输,细胞在结构上表现了许多与功能相适应的特点,虽然在不同的植物中有许多的变化,但存在许多共同的特点。绒毡层细胞壁的径向面和向中层的切向面上存在许多胞间联丝或胞质通道,使它们能通过维管束和花药壁细胞的共质体运输获得营养和水分,而且绒毡层细胞常形成合胞体,控制小孢子/花粉整个群体发育的同步性。

绒毡层细胞发育的早期,细胞质浓厚,有发达的内质网,核糖体、线粒体和高尔基体丰富,表现出细胞有活跃的代谢和合成活动。在发育的旺盛时期,除上述的各种细胞器外,绒毡层细胞还存在质体、含脂质体、小泡和淀粉粒,显示了有大量营养物质的贮存。在发育的后期,细胞常囊泡化或液泡化,可以看到内质网包围局部的细胞质,形成吞噬泡。这涉及绒毡层细胞最后的自溶,为发育的花粉提供必需的物质。小孢子时期的绒毡层细胞常形成含有孢粉素前体的小泡,并分泌到细胞之外,将进一步发育为乌氏体

(Ubisch body)。

绒毡层细胞常含双核或四核，有些植物可通过核内有丝分裂形成多倍体核，有的可达 16 倍体。这种现象可看作是一个细胞内的基因迅速扩增的一种形式，使增加 mRNA 的模板，加强细胞的代谢强度。

绒毡层可以合成自然界难以分解的多聚化合物——孢粉素。绒毡层表面形成的绒毡层膜 (tapetal membrane) 是由绒毡层细胞分泌的孢粉素形成。绒毡层膜表面分布的乌氏体的形成过程已有详细的研究资料。最初在绒毡层细胞中形成膜包围的小球，在这种称为前乌氏体中含有孢粉素的前体。当前乌氏体移至绒毡层细胞的质膜附近，它们与质膜融合，并被排出绒毡层细胞的表面。一般认为孢粉素在绒毡层细胞表面多聚化，形成乌氏体。乌氏体常呈球状，带有疣突，中央区电子透明，周围的孢粉素层有辐射的通道。孢粉素可移动至小孢子/花粉的外壁上，沉积形成花粉壁的雕纹。

绒毡层膜的存在由乙酰解的分离技术和电镜的观察得到证明。这种结构不仅存在腺质绒毡层，也存在变形绒毡层。花药经乙酰解后，可以分离出完整的包含花粉囊中所有的花粉的绒毡层膜囊。电镜观察表明，禾本科植物为代表的绒毡层膜由两层组成。向外的一层（向绒毡层细胞质膜一面）具穿孔的结构，里面的一层（向药室腔一面）由索状系统形成，并分布有密集的乌氏体。整个绒毡质膜像一个网套，包围着小孢子或花粉。绒毡层膜的功能尚不很清楚，有人提出过可能作为“培养囊”的作用或对散布花粉起一定作用。

根据绒毡层细胞的结构特点，一般认为这种组织有多种功能：①为小孢子/花粉的发育提供营养和结构物质；②为花粉贮藏信息物质，即孢子体的识别蛋白，以控制花粉-柱头的识别作用，达到接受（亲和）或拒绝（不亲和）的效果；③绒毡层细胞有启动小孢子/花粉基因活化的功能，涉及花粉发育 mRNA 的程序和蛋白质的合成；④绒毡层分泌物及其残体参与花粉表面花粉鞘和含油层的形成，这在花粉生态学中有重要的意义。此外，绒毡层细胞的发育还与雄性不育有密切的关系，任何因素引起的绒毡层发育不正常都会影响花粉无效或败育。

花粉壁及萌发孔 花粉的壁包含孢粉素的外壁 (exine) 和多糖的内壁 (intine)。在四分体的后期已开始壁的发育。首先是在包围它们的胼胝质壁与小孢子的质膜之间出现纤维素的原外壁 (primexine)，这是其后沉积孢粉素外壁的模板。最初沉积的孢粉素是由小孢子合成，主要是高尔基体和内质网的活动，它们在壁物质的合成和壁前体转移中起决定的作用。当小孢子从胼胝质壁释放后，由绒毡层产生的孢粉素参与构成外壁。内壁是果胶-纤维素性质，通常在外壁建成后发育。在内壁中有花粉细胞质通过的胞质小管。

外壁的内部结构和表面形态有各种变化，有分类群的特征。外壁有两种主要的结构形式，即具覆盖层外壁 (tectate type) 和具基柱外壁 (pilate type) (图 1-1)。禾本科植物花粉具覆盖层外壁型，此种类型的外壁包含覆盖层 (tectum)、基粒棒层 (bacula) 和外壁内层 (nexine) 或称基足层 (foot layer)。覆盖层有孔道，与基粒棒之间的空隙相通。基柱型外壁在基柱 (pilum) 之间的空隙通向外部。这两种形式的花粉外壁通常在表面的腔或间隙中充满花粉覆盖物。这是粘性的物质可使花粉相互粘结成块，有助于传粉媒介携带至柱头的表面。花粉覆盖物也称花粉鞘 (pollenkitt) 和含油层 (tryphine)，含

脂类、胡萝卜素或花青素等物质，是绒毡层细胞分泌的物质。

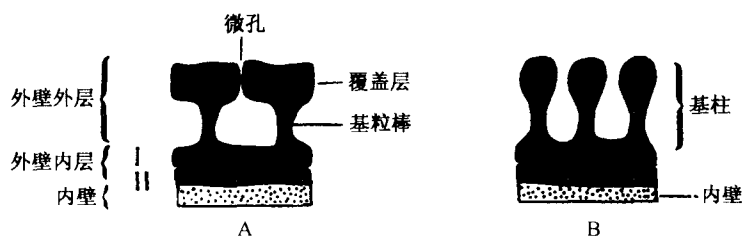


图 1-1 图解示花粉壁的分层

A. 具覆盖层外壁；B. 具基柱外壁。

(引自 Heslop-Harrison, 1968)

花粉的外壁和内壁中存在各种蛋白质，曾测得在外壁中有琥珀酸脱氢酶、细胞色素氧化酶。在内壁中存在核酸酶、酸性磷酸酶。还有几种酶，如变态反应原、磷酸化酶、淀粉酶、 β -呋喃果糖苷酶、 β -1, 4 葡聚糖酶、多聚半乳糖醛酸酶，既存在于内壁也存在于外壁。外壁和内壁中存在起识别作用的蛋白，它们分别来自孢子体和配子体。当花粉在柱头上萌发及花粉管在花柱中生长时，外壁及内壁蛋白与接受的雌蕊组织起识别作用。

花粉粒具一个或多个萌发孔或萌发沟，这是花粉萌发时花粉管突出的部位，这里只有内壁而缺少外壁。禾本科植物的萌发孔区，普遍是外壁退化形成帽状结构，称为盖 (operculum)，围着分离的盖的外壁边缘加厚，其下的内壁加厚呈垫状，称为 Z 层 (Zwischenkörper)。在内壁，特别是 Z 层是干草热抗原主要存在的场所。在小孢子时期萌发孔已经形成，孔的部位更有利于小孢子/花粉吸收从绒毡层分泌的物质。有些植物，如黑麦、金合欢属和天竺葵属的种，在萌发孔区的内壁形成发达的内突，小孢子/花粉可认为是传递细胞 (transfer cell) 的一种类型。发达的壁内突使质膜极大地扩大，加强了小孢子/花粉在发育过程中非共质体吸收营养物质的能力。

参 考 文 献

- 王 毅，胡适宜. 1993. 棉花小孢子发生过程中细胞质的超微结构的变化：着重“细胞质改组”问题. 植物学报, 35: 255~260
- 朱 微，胡适宜，徐丽云，李秀茹，申家恒. 1979. 小麦花粉粒中精细胞的亚显微结构. 中国科学, 10: 1017~1021
- 刘兴梁，胡适宜. 1995. 豌豆生殖细胞的发育——着重论述质体母系遗传的细胞学基础. 植物学报, 37: 749~753
- 刘兴梁，胡适宜，张金忠，龙雅宜. 1998. 王百合及兰州百合细胞质遗传的细胞学研究. 植物学报, 40: 109~114
- 罗玉英，胡适宜. 1995. 玉竹生殖细胞壁在发育中的变化. 植物学报, 37: 7~13
- 国风利，胡适宜. 1996. 杜鹃精细胞的超微结构及 DNA 荧光观察——着重阐明质体双亲遗传的细胞学基础. 植物学报, 38: 548~552
- 胡适宜. 1990. 雄性生殖单位和精子异型性研究的现状. 植物学报, 32: 230~240
- 胡适宜. 1997. 被子植物质体遗传的细胞学研究. 植物学报, 39: 363~371
- 胡适宜，国风利，罗玉英. 1994. 天竺葵质体和线粒体双亲遗传的细胞学机理——雄性和雌性配子超微结构和 DNA 荧光的研究. 植物学报, 36: 245~250
- 胡适宜，高明庚. 1993. 朱顶红萌发花粉和花粉管中生殖细胞微管的超微结构观察. 植物学报, 35: 409~415

- 胡适宜, 袁宗飞, 徐丽云. 1993. 棉花小孢子发育过程中巨大的叠堆粗面内质网及其活动. 植物学报, 35: 573~579
- 胡适宜, 罗玉英. 1997. 玉竹雄配子体的发育——着重阐明质体在生殖细胞和营养细胞中的分布和变化. 植物学报, 39: 1~6
- 胡赞民, 胡适宜. 1995. 牵牛属生殖细胞和精细胞中细胞器 DNA 的研究. 植物学报, 37: 346~350
- 胡赞民, 胡适宜. 1997. 打碗花生殖细胞、精细胞及卵细胞中的细胞质类核. 植物学报, 39: 682~684
- Charzynaka, M., Murgia, M. Cresti, M. 1990. Microspore of *Secale cereale* as a transfer cell type. Protoplasma, 158: 26~32
- Dickinson, H. G. 1981. Cytoplasmic differentiation during microsporogenesis in higher plants. Acta Soc. Bot. Pol., 50: 3~12
- Heslop-Harrison (ed). 1971. Pollen: development and physiology. Butterworths, London
- Hesse, M., Hess, M. W. 1993. Recent trends in tapetum research. A cytological and methodological review. PL. Syst. Evol. (Suppl.), 7: 127~145
- Nakamura, S., Miki-Hirosige, H. 1985. Fine-structural study on the formation of the generative cell wall and intine-3 layer in a growing pollen grain of *Lilium longiflorum*. Amer. J. Bot., 72: 365~375
- Yu H.-S., Russell, S. D. 1992. Male cytoplasmic diminution and male germ unit in young and mature pollen of *Cymbidium goerindii*: a 3-dimensional and quantitative study. Sex Plant Reprod., 5: 169~181

第二章 雌蕊、胚珠和胚囊的发育

雌蕊是由心皮特化形成，包括柱头、花柱和子房三个部分。柱头接受花粉及为亲合花粉提供萌发的条件。在花柱中敷设花粉管生长至子房的道路。子房内在被称为胎座的特定位置发育胚珠。胚珠原基形成后，在其后的发育中基部可变为细长而形成珠柄，顶部形成胚珠本体并分化珠被和珠心两部分。珠被两层或一层包围珠心，只在顶端留一窄的开孔，即珠孔，这是花粉管进入胚珠的通道。胚珠在发育过程中保持直立或变为一定程度的弯曲，导致形成直生、弯生、横生和曲生等形式的胚珠。当胚珠完全倒转，珠孔变为向着胎座，这种称为倒生胚珠。在被子植物中倒生型胚珠是最普遍的，直生的较少。大孢子母细胞在珠心中形成及产生大孢子。大孢子进一步发育形成雌配子体，即胚囊。

柱头和花柱 成熟雌蕊柱头的形态结构是多种多样的，可分为湿型和干型两种基本形式。前者有明显的渗出物，后者看不到液体的分泌物。

湿型柱头通常具乳突（papilla）的表面，少数无乳突。乳突可以是单细胞或多细胞的，外部形态有很多变异。柱头表面乳突细胞是腺质的，具分泌的功能。覆盖在柱头表面的渗出物的主要成分是多糖和脂类物质，还有一些其它的成分。不同植物渗出物的成分有差别。渗出物为花粉的粘着及为亲合性花粉的萌发提供条件，同时与花粉表面的物质相互作用起识别反应。

干型柱头同样是有具乳突的和无乳突的。柱头表面有一蛋白质薄膜（pellicle）（图2-1）。表面的蛋白质薄膜的亲水性，使能通过其下的角质层的中断处吸水，辅助粘着花粉和使花粉萌发获得必须的水分。蛋白质薄膜也是柱头与花粉识别的场所。

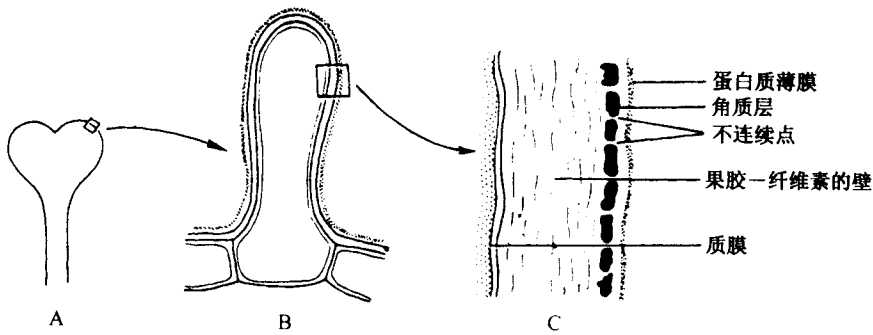


图2-1 A~C. 柱头乳突的结构
(引自 Shivanna, 1982)

花柱的结构也有两种基本形式。一种是花柱中具通道（花柱道），通道周围是一层腺质的表皮，这种称为中空型或开放型花柱；另一种称为实心型或闭合型花柱，无通道，代之是由引导组织构成的柱轴。此外，还有一些变异的形式，例如烟草的花柱上部

是实心的，向下过渡为中空的花柱道和引导组织为花粉管生长至子房通过的道路。

引导组织是典型的分泌组织，中空花柱通道周围的表皮（曾称通道细胞）与柱头表面的细胞同样具分泌的功能，因此现在常统称为引导组织。柱头-花柱引导组织是一连续系统，在引导组织周围是一般的薄壁细胞组成的皮层，其中有维管束分布。

柱头和实心花柱的引导组织有较大的相似性，细胞多为长圆筒形和形成大的细胞间隙，在间隙中充满分泌物。在实心花柱中，引导组织细胞之间的横壁薄和有胞间联丝，纵向壁为厚的初生壁或具厚而疏松的中层。中空型花柱的引导组织细胞分泌面（即向通道的一面）的壁常形成内突，具传递细胞的特征。发达的壁内突使质膜的表面积扩大，显然有利于加速分泌的溶质通过质膜转移至壁及外排至花柱道中。

引导组织细胞的超微结构依种与发育时期不同而异，但一般含丰富的细胞器，如内质网、高尔基体及其衍生的小泡、线粒体、质体或造粉质体。分泌物的合成与转运与高尔基体和内质网有更直接的关系。

花粉管在充满胞间物质或基质的胞间隙或花柱道中生长，渗出物一般是粘质的，含各种的成分，如糖及酶类。

大孢子发生和胚囊的发育 胚珠发育的早期，珠心一个细胞特化为大孢子母细胞。这个细胞体积大，具浓厚的细胞质和含丰富的细胞器。核也较大而区别于其它的珠心细胞。大孢子母细胞进行减数分裂，通常在核分裂后接着胞质分裂，结果形成纵向一系列的四个细胞，即大孢子四分体。有些植物种只在减数分裂 I 后有胞质分裂，这样形成二核的大孢子；还有的完全缺少胞质分裂，结果产生的大孢子具四个单倍体核。大孢子具单核、二核和四核的特征是划分胚囊类型的第一依据，分别称单孢子、双孢子和四孢子胚囊。

大孢子是雌配子体的第一个细胞。通常四个大孢子中仅合点端较大的一个是有效的，其余的三个退化。这个大孢子与具二核和四核的大孢子一样，进一步发育为胚囊。

胚囊发育有多种方式，最普遍的是单孢子的蓼型（Polygonum type），下面叙述这种胚囊的发育方式。

大孢子发生 大孢子发生与小孢子发生相似，大孢子母细胞及其产生的大孢子为暂时的胼胝质壁包围，使与孢子体组织隔离。当四个大孢子形成后，功能大孢子壁的胼胝质消失，而退化的大孢子仍保存。四个大孢子中功能大孢子的体积较大及其胼胝质降解比其它的大孢子更早，显示了它的预定性。事实上这与大孢子母细胞的极性和细胞分裂时在非赤道的位置形成细胞板相关。大孢子母细胞在减数分裂前，质体和线粒体等许多细胞器从分散分布转变为集中在合点端及在细胞质分裂时是不均等的，预定了大孢子母细胞的大部分细胞质和细胞器分配到的合点端细胞，成为功能大孢子。在大孢子发生过程中，细胞内微管发生变化，微管分布的格局在决定极化中起重要的作用。

胚囊的发育经历了三个阶段。第一阶段形成八核的胚囊。大孢子核有丝分裂及其后的两次分裂都不伴随胞质分裂，这样形成了具二核、四核和八核的胚囊。与此同时形成一个中央大液泡，胚囊体积增大。在二核胚囊时期，核分别处于胚囊的两极；四核和八核胚囊中，核成两组分别位于珠孔端和合点端。核在胚囊中的部位规律性与微管骨架有关，它对核的移动和固定在一定位置上起作用。第二阶段是胚囊从多核形成细胞。当细胞化前，合点端有一核移向胚囊中部或稍偏珠孔端。细胞壁的出现，分别在珠孔区和合

点区形成三个单倍体细胞，而中央是一个大的含两个单倍体核的大细胞，结果形成了由七个细胞组成的胚囊。初形成的胚囊细胞的细胞质成分基本一样，它们由薄的果胶—纤维素的壁分隔。接着的发育进入分化阶段，即第三阶段，在胚囊珠孔端的三个细胞发育为一个卵细胞（雌配子）和两个助细胞，合称为卵器。合点端的三个细胞分化为反足细胞，中部为含二个极核和具一个大液泡的中央细胞。在分化过程中，各类细胞的体积都在一定程度上增大及形成独有的形态和结构，以适应各自执行的功能。

在胚囊发育过程中，主要存在核周和纺锤体的微管。大孢子进行有丝分裂时，微管在纺锤体的形成和胚囊细胞壁的构建中起作用。

除上述的蓼型胚囊发育形式外，还有其它多种形式。不同胚囊发育形式的划分是依据功能大孢子核的数目、有丝分裂的次数、核的位置、核的融合以及最终形成胚囊细胞的数目和位置的变异。最重要的变异是组成胚囊的中央细胞和反足细胞的核不是单倍体而是其它倍数水平，例如百合科所属的贝母型（*Fritillaria* type），合点端的一组四核由于发生核的融合使变为三倍体，导致三个反足细胞是三倍体的，另一核参与形成中央细胞，导致中央细胞含有的两个极核一个为单倍体，另一个为三倍体。在诸多变异中，卵器的细胞核都保持单倍体的水平。

成熟胚囊的结构 组成胚囊的助细胞、卵细胞、中央细胞和反足细胞在不同植物中虽有形态结构的差别，但具相似的基本特征。

助细胞 助细胞涉及在受精作用中将花粉管释放出的雄配子转移至雌配子。通常助细胞表现明显的极性，在细胞的珠孔端的约一半，细胞质丰富，在合点端的约一半具一大液泡或数个小液泡。核位于大液泡之上或一侧的细胞质中。助细胞紧邻珠孔的壁不规则地加厚形成称为丝状器的结构。丝状器的壁内突呈指状或迷宫状，因此可认为是传递细胞的一种类型。丝状器的结构具极大的膜表面积，有利于助细胞的代谢产物迅速地分泌至珠孔区，特别是引导花粉管定向生长的向化性物质的分泌。助细胞的壁从丝状器部位向合点端逐渐变薄，以致在细胞的合点端约一半常缺少细胞壁。助细胞的细胞质含大量细胞器：丰富的核糖体，许多高尔基体、线粒体和扩展的内质网，有的还含质体。在胚囊中，助细胞是代谢最活跃的细胞。

通常在受精前后胚囊中的两个助细胞中一个退化，另一个宿存。当花粉管进入胚囊时总是到达退化的助细胞中，在这里释放花粉管的内含物，包括两个精细胞。

卵细胞 卵细胞同样具明显的极性，但与助细胞相反，通常大部分细胞质及核位于细胞合点端，珠孔端则具一大液泡，也有少数例外。卵细胞的壁也是不完全的，在细胞靠合点端一定的部位无壁，只被质膜包围。卵细胞的细胞质在超微结构上在不同植物中变化较大。通常卵细胞含质体和线粒体，这是细胞质遗传中质体和线粒体单亲母系和双亲遗传的细胞学基础。卵细胞还含核糖体、内质网和高尔基体等细胞器，但数量较胚囊的其它细胞少。一般认为卵细胞生理上不活跃。不过在一些植物中观察到卵细胞的细胞质中也有高密度的核糖体或存在多聚核糖体，具明显内脊的线粒体和有发达的内质网，显示了具高度生理活动的潜力，但与助细胞相比仍是相对不活跃的。

中央细胞 中央细胞占据胚囊的大部分，细胞具一巨大的液泡，在周围是一薄层的细胞质，大量细胞质及其所包含的两个极核或它们融合后形成的次生核（secondary nucleus）位于在中央细胞的靠卵器下方的位置，因此中央细胞也是极性的。通常中央