

# 黄顶菊小孢子发生与雄配子体发育的研究

郑书馨, 古松\*, 江莎\*, 任艳萍, 王永周, 赵娜, 高玉葆

(南开大学生命科学学院, 天津 300071)

**摘要:**利用常规石蜡切片技术,观察了黄顶菊小孢子发生及雄配子体发育过程。结果表明:(1)花药具4个花粉囊,花药壁发育为基本型,由4层细胞构成—表皮、药室内壁、中层和绒毡层,绒毡层属于变形型,其细胞为双核;(2)从孢原细胞出现到二细胞花粉粒形成,同一花药四个花粉囊的发育不同步;(3)孢原细胞为单孢原起源;小孢子母细胞减数分裂为连续型,形成的四分体为四面体型排列;(4)成熟花粉粒为二细胞型,三个萌发孔,花粉外壁具有明显的刺,偶尔观察到巨大花粉;(5)小孢子母细胞时期,花药壁中层毗邻绒毡层的一面产生外绒毡层膜,包被绒毡层和小孢子母细胞。

**关键词:**黄顶菊;发育;小孢子发生;雄配子体

中图分类号:Q944.4

文献标识码:A

文章编号:1005-3395(2009)04-0321-07

## Studies on Microsporogenesis and Male Gametophyte Development of *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze

ZHENG Shu-xin, GU Song\*, JIANG Sha\*, REN Yan-ping,

WANG Yong-zhou, ZHAO Na, GAO Yu-bao

(College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071, China)

**Abstract:** Microsporogenesis and male gametophyte development of *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze were observed by using method of traditional paraffin sections. The results showed that anther was tetrasporangiate, and the development of anther wall was the Basic type, which included an epidermis, an endothelium, a middle layer and a tapetum. The tapetum belonged to amoeboid type and its cells were binucleate. From appearance of archesporial cells to 2-celled pollen stage, the development of tetrasporangiate was asynchronous. The archesporial cells differentiated from single archesporium, the meiosis of microspore mother cells were continuous type and tetrads were tetrahedral. Mature pollen grains were 2-celled with 3 aperture, and obvious spines on thick extine. Huge pollens were observed occasionally. At the MMC stage, the tapetum membrane was formed from the middle layer neighboring tapetal cells, which surrounded tapetum and MMC.

**Key words:** *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze; Development; Microsporogenesis; Male gametophyte

黄顶菊 [*Flaveria bidentis* (L.) Kuntze] 隶属菊科堆心菊族黄菊属,起源于南美洲,是一种外来入侵种<sup>[1]</sup>。黄顶菊是一种喜光、喜湿、嗜盐、生长迅速、结实量极大的杂草。在自然植物群落中,黄顶菊具有很强的生存竞争能力,尤其偏爱干扰后的生

境<sup>[2]</sup>。据统计,目前河北省黄顶菊的受灾面积达 20 000 hm<sup>2</sup><sup>[3]</sup>。因此,其入侵性不可低估,一旦入侵成功,对入侵地尤其是宜林地、幼林地农田、牧场、苗圃地、花卉用地等造成严重的威胁。

目前,对黄顶菊的研究主要集中在描述其分布

收稿日期:2008-08-04 接受日期:2009-01-07

基金项目:天津市自然科学基金项目(07JCYBJC12400,07JCYBJC12500);南开大学科研启动基金项目;教育部留学回国人员科研启动基金项目;国家重点基础研究发展计划项目(2007CB106802);国家林业局 948 项目(2006-4-2)资助

\* 通讯作者 Corresponding author

及外部形态特征<sup>[1-2]</sup>、生理生化特性<sup>[4]</sup>、药物提取及鉴定<sup>[5]</sup>、染色体核型<sup>[6]</sup>和化学分类、遗传、转基因研究等方面<sup>[7-12]</sup>,而有关黄顶菊胚胎学的研究还未见报道。为此,本文对黄顶菊小孢子的发生及雄配子体的发育进行了观察,为黄顶菊生殖生物学和发育生物学研究提供基础资料,也为控制黄顶菊的快速蔓延、制定有效防控措施提供理论依据。

## 1 材料和方法

实验材料为南开大学校园内生长的黄顶菊 [*Flaveria bidentis* (L.) Kuntze]。2007 年 7 月底至 9 月中旬分别采集不同发育阶段的黄顶菊花序,用 FAA 固定,4℃ 冰箱保存。常规石蜡切片法制片,切片厚度 5~8 μm,铁矾-苏木精染色,番红-固绿对染,中性树脂胶切片,Olympus BX-51 型光学显微镜观察并照相;醋酸洋红压片法观察萌发孔;扫描电镜观察花粉外部形态。

## 2 结果和分析

黄顶菊为蝎尾状聚伞花序,筒状花冠,雄蕊 5 枚,8 月份开花,花药较长,花丝较短,雄蕊略高于花瓣。

### 2.1 花药壁的发育

黄顶菊的花芽分化发生于 7 月下旬,到 8 月上旬时 5 枚雄蕊原基出现(图版 I:1)。雄蕊原基在分化形成雄蕊的过程中,上部分化成花药,下部分化成花丝。

黄顶菊花药发育早期,同一花药 4 个角隅处,孢原细胞的出现具不同步性(图版 I:2),随后的造孢细胞(图版 I:3,4)、初生壁细胞(图版 I:5)、次生壁细胞(图版 I:6,7)、小孢子母细胞(MMC)及其减数分裂(图版 I:8)、二分体,四分体(图版 I:9;图版 II:6)、二细胞花粉(图版 I:10;图版 II:9)的产生也不同步。

幼嫩的雄蕊原基为椭圆形,由表皮及其内侧一群均一的分生组织细胞组成,无组织分化(图版 I:1)。随着雄蕊原基的生长与发育,雄蕊原基变得扁而长,使得雄蕊原基呈现出长的梯形(图版 I:2)。在横切面上可见,分化快的角隅处先分化出 1 个孢原细胞,比其它细胞大,径向延伸并有明显的细胞核(图版 I:3,4)。随后,其它 3 个角隅处也相继分化出孢原细胞。

孢原细胞经 1 次平周分裂产生两个细胞:外面的初生壁细胞和里面的初生造孢细胞(图版 I:5)。

初生壁细胞进行 1 次平周分裂和多次垂周分裂产生内外两层花药壁细胞(图版 I:11,12)。其中,外层细胞继续进行 1 次平周分裂和多次垂周分裂,形成 1 层药室内壁和 1 层中层,内层不再进行平周分裂,直接发育成绒毡层(图版 I:13),至此花药壁分化完全,其花药壁发育为基本型。分化完全的花药壁有 4 层细胞组成,由外至内依次为表皮(1 层),药室内壁(1 层),中层(1 层)和绒毡层(1 层)(图版 I:13)。按照 Davis 的划分,花药壁的发育属于基本型<sup>[13]</sup>。

初期的表皮细胞为方形(图版 I:1),随着小孢子细胞的发育,表皮细胞逐渐沿切向方向延长(图版 I:6~8)。

药室内壁与表皮界限明显,小孢子母细胞减数分裂 I 时,其细胞径向延长并液泡化(图版 I:14)。药室内壁细胞继续发育,细胞壁的内切向壁和横隔壁带状加厚,形成纤维层。花药成熟时,花粉囊壁仅由表皮与纤维层组成(图版 I:15)。

中层细胞发育初期细胞呈长方形(图版 I:13)。小孢子母细胞时期,中层细胞切向壁延长并且扁平化(图版 I:16)。随着小孢子母细胞发育至四分体时,中层已仅剩残迹(图版 I:17),成熟花药中一般不存在中层(图版 I:15;图版 II:3)。

最初形成的绒毡层细胞与其它几层细胞在形态上没有明显差别(图版 I:12),早期绒毡层细胞为单核,初生造孢时期开始增大(图版 I:13)。次生造孢期间,绒毡层细胞体积增大,细胞质变浓,双核,细胞排列整齐(图版 I:18)。在小孢子母细胞减数分裂 I 时,绒毡层细胞彼此分离并液泡化,出现退化迹象(图版 I:14)。四分体小孢子形成过程中,绒毡层细胞逐渐解体,液泡明显(图版 II:1,5)。花粉粒发育早期,绒毡层内切向壁和径向壁溶解,原生质体逸出到花粉囊中,分散在小孢子之间(图版 I:15;图版 II:8~10),直到花粉粒成熟,绒毡层细胞完全解体,此时的花药壁只剩下皱缩的表皮和纤维层(图版 II:3)。因此,黄顶菊绒毡层属于变形绒毡层。花药成熟后,相邻两个花粉囊壁层在唇细胞处裂开,花粉散出(图版 II:3)。

### 2.2 小孢子的发生及雄配子体的发育

#### 2.2.1 小孢子的发生

初生造孢细胞经有丝分裂形成多边形的次生造孢细胞(图版 I:6)。随着发育,次生造孢细胞逐渐发育成圆形的小孢子母细胞(图版 II:4)。此时,

小孢子母细胞体积明显增大,很快进入减数分裂时期。减数分裂过程中,细胞质的分裂为连续型,即第1次减数分裂后产生分隔壁,将母细胞分裂为两个子细胞,此时可称为二分体(图版Ⅱ:5);接着进行第2次分裂形成4个细胞,即为四分体(图版Ⅱ:6),它们共同包围在胼胝质壁中。

四分体时期,4个细胞的排列方式是四面体形,四分体后期,胼胝质壁消失,随后,细胞彼此分离形成单核小孢子(图版Ⅱ:7)。

通过对不同花药及同一花药不同药室小孢子的发育观察发现,同一朵花不同花药或同一花药的4个花粉囊大小不同,小孢子母细胞发育不同步,可相差1~2个时期。不同药室间,同一花序不同花之间减数分裂也表现为不同步。

### 2.2.2 雄配体的发育

随着胼胝质的逐渐溶解,四分体互相分开成为单核小孢子。小孢子刚从四分体中释放出来时,梭形,细胞壁较薄,核明显,位于中央(图版Ⅱ:7),经过短暂的收缩期,很快变成球形。其细胞壁加厚,液泡明显,核仁向细胞边缘靠近,即单核靠边期(图版Ⅱ:8)。而后小孢子进行不均等的核分裂,形成大的营养核和小的生殖核(图版Ⅱ:9)。刚从花粉囊释放出的小孢子外壁平滑(图版Ⅱ:7),继而外壁有很多小刺突起(图版Ⅱ:10,11)。当花药成熟,药室内壁开裂,二细胞花粉散出,且具3个萌发孔(图版Ⅱ:12)。根据 Wodenhouse's 对菊科花粉的划分,黄顶菊花粉属于有刺型<sup>[14-20]</sup>。

在小孢子母细胞时期,花药壁中层毗邻绒毡层的一面产生外绒毡层膜,包被绒毡层和小孢子母细胞(图版Ⅱ:13)。随着小孢子母细胞的发育,绒毡层膜在单核花粉粒时期开始降解(图版Ⅱ:14),当花粉粒成熟释放时已完全解体(图版Ⅱ:3)。

在实验过程中,在花粉囊中偶尔观察到巨大细胞(图版Ⅱ:15),其体积比正常花粉粒大2~3倍,花粉外壁比较薄,细胞质稀少。

## 3 讨论

黄顶菊花药发育早期,同一花药4个角隅处孢原细胞的出现是不同步的,所以随后的初生造孢细胞、次生造孢细胞、小孢子母细胞及其减数分裂、直至小孢子的产生也是不同步的。同一个花药的不同药室中,小孢子母细胞的减数分裂可相差1~2个时期。这与贺俊英<sup>[21]</sup>等报道的外来入侵种紫茎

泽兰(*Eupatorium adewphorum*)的花药发育相似。植物中这种不同步现象的主要原因有:花粉母细胞之间胞间联丝的有无和多少<sup>[22]</sup>、胼胝质壁的形成不同步<sup>[23]</sup>及绒毡层的发育程度不同<sup>[24]</sup>等。本文在观察中发花粉母细胞减数分裂开始时,绒毡层细胞也开始解体,因此推测很可能与绒毡层的发育有关。不同雄蕊或同一花药不同药室及小孢子母细胞减数分裂普遍的不同步现象都是延长传粉期的一种适应性机制<sup>[25]</sup>。黄顶菊蝎尾状聚伞花序上各头状花序发育不同步,各头状花序中小花的发育也不同步,这也延长了黄顶菊的传粉期。因此,黄顶菊能够产生大量花粉,能形成大量的种子。同时,黄顶菊的种子体积非常小且轻,可以随风和流水传播到很远的地方,传播能力强。黄顶菊以种子进行有性生殖,其极强的繁殖能力是其能够快速扩散和蔓延进而成为入侵种的一个重要原因。

绒毡层的功能问题至今仍未彻底研究清楚。现有的研究结果表明绒毡层是花粉发育所需营养的主要来源<sup>[26]</sup>。一些学者认为它为小孢子母细胞的发育提供营养<sup>[27]</sup>。根据本实验的观察,小孢子母细胞减数分裂时,绒毡层细胞开始出现退化迹象。花粉发育早期,绒毡层的原生质体逸出到花粉囊中,分散在小孢子之间,被小孢子吸收利用。因此推测,黄顶菊绒毡层细胞很可能为小孢子的发育提供营养,在黄顶菊小孢子的发育及最终形成成熟花粉粒的过程中发挥着重要作用,也是黄顶菊花粉量大、种子产量高、入侵性强的结构保障。

1969年, Heslop-Harrison 报道,菊科植物大波斯菊(*Cosmos bipinnatus*)、美洲豚草(*A. artemisiifolia*)和小万寿菊(*Tagetes patula*)<sup>[28]</sup>,当四分体小孢子即将从胼胝体壁释放时,毗邻药壁中层的一面形成了外绒毡层膜,但其功能不清楚。这与本实验的观察结果不一致。黄顶菊小孢子母细胞时期,在毗邻药壁中层的一面已经形成外绒毡层膜,单核花粉时期,绒毡层膜开始解体,花粉粒成熟时完全消失。Heslop-Harrison 根据菊科植物的外绒毡层膜包围发育的小孢子以及十分易变的绒毡层的原生质团,推测此层膜可能是培养囊的作用<sup>[28]</sup>。因此,我们推测绒毡层膜在小孢子发育过程发挥重要作用,对绒毡层和小孢子发育提供保护和营养,确保形成正常的绒毡层和花粉,从而保障黄顶菊的花粉具有强的生命力及有性生殖顺利进行。

综上所述,黄顶菊小孢子发育过程中许多自身

的结构特点有助于其成功入侵。本研究为黄顶菊的生殖生物学提供了资料,为综合控制黄顶菊的蔓延和危害找出可能的途径。

## 参考文献

- [1] Gao X M(高贤明), Tang T G(唐廷贵), Liang Y(梁宇), et al. An alert regarding biological invasion by a new exotic plant, *Flaveria bidentis* and strategies for its control [J]. Biodiv Sci(生物多样性), 2004, 12(2): 274-279.(in Chinese)
- [2] Powell A M. Systematics of *Flaveria* (Flaveriinae, Asteraceae) [J]. Ann Miss Bot Gard, 1978, 65: 590-636.
- [3] 郑云翔, 郑博颖. 黄顶菊的传播及对生态环境的影响 [J]. 杂草科学, 2007(2): 30-31.
- [4] McKown A D, Moncalvo J M, Dengler N G. Phylogeny of *Flaveria* (Asteraceae) and inference of  $C_4$ -photosynthesis evolution [J]. Amer J Bot, 2005, 92: 1911-1928.
- [5] Agnese A M, Montoya S N, Espinar L A, et al. Chemotaxonomic features in Argentinian species of *Flaveria* (Compositae) [J]. Biochem Syst Ecol, 1999, 27: 739-742.
- [6] Shi L R(时丽冉), Gao R Y(高汝勇), Lu Z G(芦站根), et al. The chromosome number and karyotype analysis of *Flaveria bidentis* [J]. Acta Agri Sin(草地科学), 2006, 14(4): 387-389. (in Chinese)
- [7] Ananvoranich S, Varin L, Gulick P, et al. Cloning and regulation of flavonol 3-sulfotransferase in cell-suspension cultures of *Flaveria bidentis* [J]. Plant Physiol, 1994, 106: 485-491.
- [8] Broussalis A M, Ferraro G E, Martino V, et al. Argentine plants as potential source of insecticidal compounds [J]. J Ethnopharmacol, 1999, 67: 219-223.
- [9] Cavallaro A, Ludwig M, Burnell J. The nucleotide sequence of a complementary DNA encoding *Flaveria bidentis* carbonic anhydrase [J]. FEBS Letters, 1994, 350: 216-218.
- [10] Chitty J A, Rurbank R T, Marshall J S, et al. Genetic transformation of the plant, *Flaveria bidentis* [J]. Plant J, 1994, 6 (6): 949-956.
- [11] Guglielmo H A, Agnese A M, Montoya N S C, et al. Anticoagulant effect and action mechanism of sulphated flavonoids from *Flaveria bidentis* [J]. Thrombosis Res, 2002, 105: 183-188.
- [12] Kubient D S, von Caemmerer S, Furbank R T. et al.  $C_4$  photosynthesis at low temperature: A study using transgenic plants with reduced amounts of rubisco [J]. Plant Physiol, 2003, 132: 1577-1585.
- [13] Davis G L. Systematic Embryology of the Angiosperms [M]. New York: John Wiley and Sons Inc, 1966: 6-27.
- [14] Wodehouse R P. Pollen grain morphology in the classification of the Anthemideae [J]. Bull Torrey Bot Club, 1926, 53: 479-485.
- [15] Wodehouse R P. Pollen grain in the identification and classification of plants I. The Ambrosiaceae [J]. Bull Torrey Bot Club, 1928, 55: 181-198.
- [16] Wodehouse R P. Pollen grains in the identification and classification of plants II. Barnadesia [J]. Bull Torrey Bot Club, 1928, 55: 449-462.
- [17] Wodehouse R P. The phylogenetic value of pollen grain characters [J]. Ann Bot, 1928, 42: 891-934.
- [18] Wodehouse R P. Pollen grains in the identification and classification of plants. V. Haplopappus and other Astereae: The origin of their furrow configurations [J]. Bull Torrey Bot Club, 1930, 57: 21-46.
- [19] Wodehouse R P. The origin of the six-furrowed configuration of *Dahlia* pollen grains [J]. Bull Torrey Bot Club, 1931, 57: 371-380.
- [20] Wodehouse R P. Pollen Grains [M]. New York: McGraw-Hill, 1935: 319-320.
- [21] He J Y(贺俊英), Qiang S(强胜). Study of floral organ differentiation and embryology in *Eupatorium adenophorum* — An exotic plant [J]. Chin Bull Bot(植物学通报), 2005, 22(4): 419-425.(in Chinese)
- [22] Moataoni M E I, Pichot C. Microsporogenesis in the endangered species *Cupressus dupreziana* A. Camus: Evidence for meiotic defects yielding unreduced and abortive pollen [J]. Planta, 2001, 213: 543-549.
- [23] Ranganath R M, Nagashree N R. Selective cell elimination during microsporogenesis in sedges [J]. Sex Plant Reprod, 2000, 13(1): 53-60.
- [24] Rowley J R, Skvarla J J, Walles B. Microsporogenesis in *Pinus sylvestris* VII. Exine expansion and tapetal development [J]. Taiwan, 1999, 44: 325-344.
- [25] Dong M F(董美芳), Wang Z D(王正德), Shang F D(尚富德). Microsporogenesis and male gametophyte development in the *Thuja sutchuanensis* [J]. Acta Bot Boreal-Occid Sin(西北植物学报), 2006, 26(5): 964-969.(in Chinese)
- [26] 张英涛, 杨海东. 绒毡层研究进展 [J]. 生物学通报, 1996, 13(4): 6-13.
- [27] Li P(李鹏), Huang H Y(黄衡宇). The genesis of microspore and the formation of male gametophyte in *Swertia davii* Franch [J]. Bull Bot Res(植物研究), 2006, 26 (4): 452-459.(in Chinese)
- [28] 胡适宜, 被子植物胚胎学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1982: 28-29.

## 图版说明

Ac: 孢原细胞 Archesporial cell; Ep: 表皮 Eplidermis; En: 药室内壁 Endothecium; GC: 生殖细胞 Generative cell; GP: 萌发孔 Germ pore; HP: 巨大细胞 Huge pollen; ML: 中层 Middle layer; MMC: 小孢子母细胞 Microspore mother cell; PS: 初生造孢细胞 Primary sporogenous cell; PP: 初生壁细胞 Primary parietal cell; SS: 次生造孢细胞 Secondary sporogenous cell; Ta: 绒毡层 Tapetum; TM: 绒毡层膜 Tapetum membrane; Tr: 四分体 Tetrad; VC: 营养细胞 Vegetative cell.

## 图版 I

1. 未分化的雄蕊原基; 2. 花粉囊的 4 个药室开始发育不同步; 3. 示孢原细胞, 孢原细胞出现不同步; 4. 图版 I:3 的放大; 5. 示 1 个角隅的孢原细胞平周分裂产生初生壁细胞和初生造孢细胞, 其它角隅的孢原细胞未分裂; 6. 1 个花粉囊是初生造孢细胞时期, 另 1 个花粉囊是次生造孢细胞时期; 7. 两个花粉囊处于次生造孢时期, 另 1 个花粉囊处于初生造孢时期, 还有 1 个处于早期孢原细胞时期;

8. 1个花粉囊处于小孢子母细胞时期,另1个花粉囊处于小孢子减数分裂时期;9. 二分体和四分体小孢子分别在两个花粉囊中;10. 1个花粉囊花粉处于单核靠边期,另1个花粉囊中花粉已经处于2-细胞花粉时期;11~12. 初生壁细胞经过平周和垂周分裂产生内外两层壁细胞;13. 花药壁分化完全;14. 药室内壁延长,细胞液泡化,绒毡层细胞在减数分裂I时期出现退化迹象;15. 当花粉释放出来时,花药壁只剩表皮和药室内壁;16. 中层细胞扁平化;17. 当四分体形成时,中层细胞仅剩残余;18. 次生造孢时期,绒毡层细胞形成双核。

#### 图版 II

1. 在四分体小孢子时期,绒毡层解体;2. 在花粉的早期阶段,绒毡层仅剩残余;3. 花粉粒从花粉囊中释放出来;4. 小孢子母细胞;5. 二分体阶段小孢子;6. 四分体小孢子;7. 梭形小孢子彼此分开;8. 单核靠边期小孢子;9. 是图 I:10 的放大,二细胞花粉粒,箭头(↑)示营养细胞核和生殖细胞核;10. 花粉壁加厚,有刺状或瘤状结构;11. 扫描电镜下的花粉粒;12. 箭头(↑)示3个萌发孔;13. 在小孢子母细胞时期,花药壁中层毗邻绒毡层的一面产生外绒毡层膜;14. 在单核花粉粒时期,绒毡层膜开始解体;15. 巨大花粉。

#### Explanation of plates

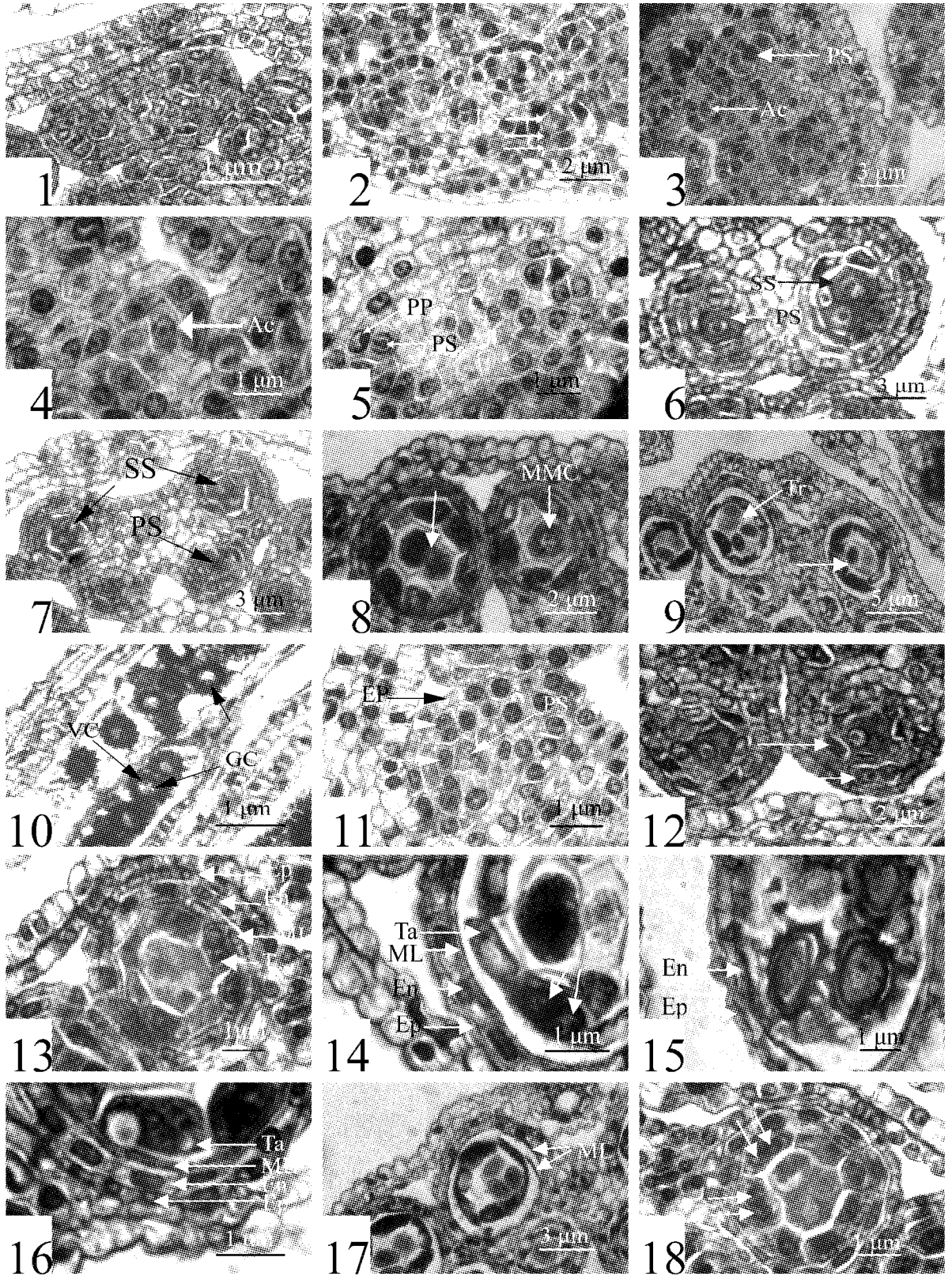
##### Plate I

1. The undifferentiated staminate primordial; 2. Tetrasporangiate of an anther develop asynchronously; 3. The appearance of archesporial cells are asynchronous; 4. The magnification of archesporial cell in Plate I: 3; 5. The archesporial cells in a corner are divided periclinally into primary sporogenous cells and primary parietal cells, but archesporial cells in other corners haven't been divided; 6. There are primary sporogenous cells in one sac, secondary sporogenous cells in other sac;

7. There are two sacs at the stage of secondary sporogenous cell, the other two sacs are at the stages of primary sporogenous cell and early primary sporogenous cell, respectively; 8. One sac is at the stage of MMC, while the other at the meiosis I of MMC; 9. Binuclear microspore and tetranuclear microspore exsist in different sacs; 10. Pollen grains in different sacs are at the stages of mononuclear and two-celled, respectively; 11~12. The primary wall cells produce outer and inner layers wall cell by both anticlinal and periclinal division; 13. The anther wall differentiated completely; 14. The extended endothecium and the vacuolated connective cells, the tapetum cells start to degenerate at the stage of meiosis I of MMC; 15. Epidermis and endothecium remain only when pollen grains shed; 16. Middle layers flatted; 17. The middle layer cells only leave residually; 18. Tapetum cells develop to binuclei at the stage of secondary sporogenous cell.

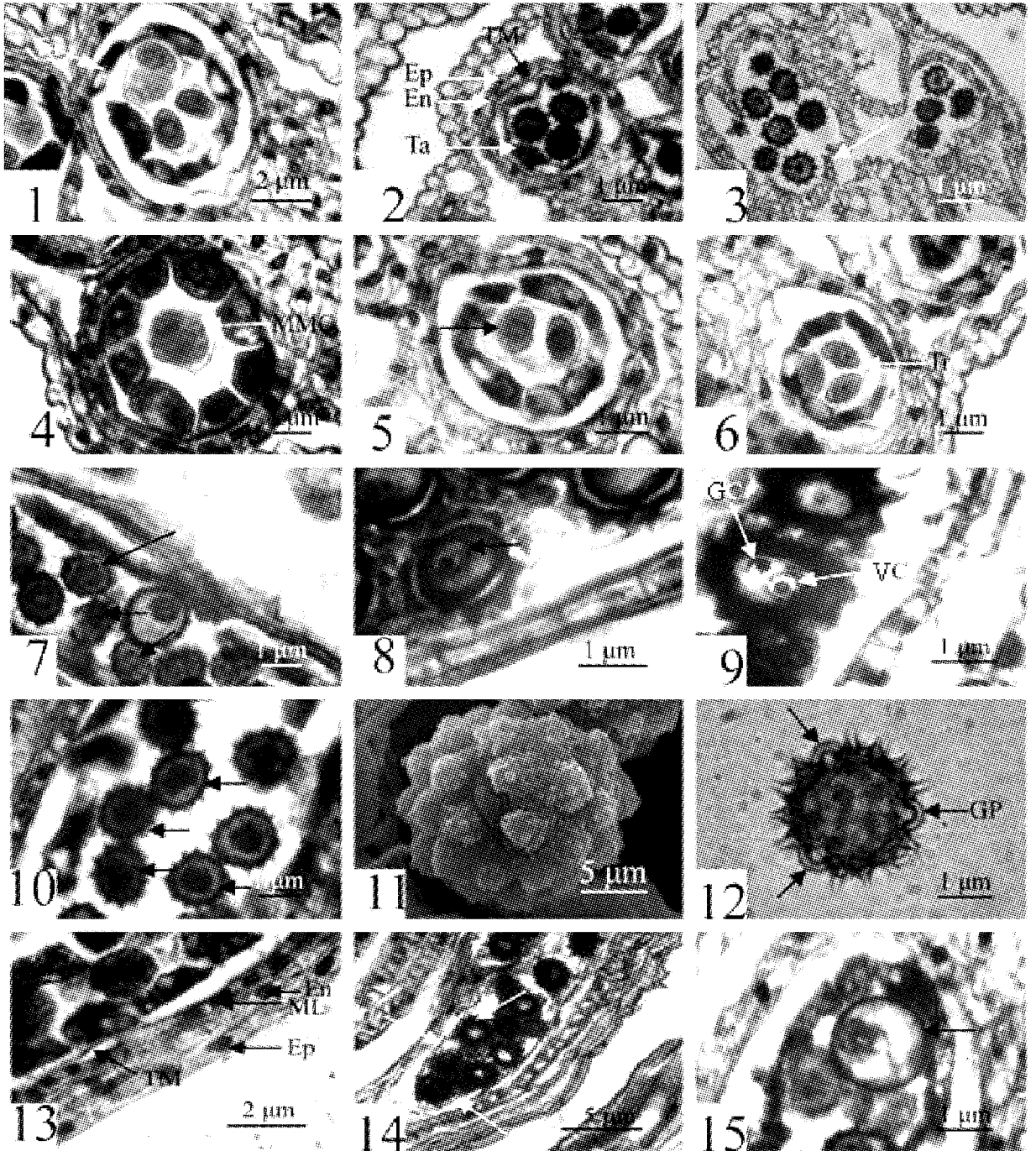
##### Plate II

1. The tapetum degenerated at the stage of tetrad; 2. At the early stage of pollen, tapetum only leave residually; 3. Pollen grains release from anther; 4. MMC; 5. Dyad microspore; 6. Tetrahedral microspore tetrad; 7. Microspores separate each other; 8. The mononuclear stage of microspore; 9. The magnification of Plate I: 10, showing two-celled pollen with a vegetative cell nuclear and a generative cell nuclear (arrows); 10. Pollen wall becomes thick, which ornamented with excrescences or spines; 11. Pollens under SEM; 12. The three apertures of pollen (arrows); 13. At the stage of MMC, the tapetum membrane is formed at one side of middler layer neighboring tapetum; 14. The tapetum membrane begins to degenerate at the stage of uniuclate pollen grains; 15. Huge pollen.



郑书馨等:图版 I

ZHENG Shu-xin, et al.: Plate I



郑书馨等:图版 II

ZHENG Shu-xin, et al.: Plate II