

# 黄顶菊的大孢子发生、雌配子体与胚胎发育

江莎\*, 郑书馨, 刘龙会, 赵娜, 高玉葆, 古松\*

(南开大学生命科学学院, 天津 300071)

**摘要:** 用常规石蜡制片对黄顶菊(*Flaveria bidentis* (L.) Kuntze)大孢子发生、雌配子体和胚胎的发育过程进行了观察。黄顶菊雌蕊柱头二裂, 2心皮, 1室, 单胚珠, 基生胎座, 单珠被, 薄珠心, 倒生胚珠, 具发达的珠被绒毡层。珠心表皮下分化出孢原细胞, 孢原细胞直接发育为大孢子母细胞, 大孢子母细胞减数分裂形成直列四分体, 珠孔端的1个大孢子发育为功能大孢子, 其余3个退化, 胚囊发育为单孢型。单核胚囊经过3次连续有丝分裂, 形成八核胚囊, 成熟胚囊珠孔端有2个助细胞和1个卵细胞, 胚囊中央有1个双核中央细胞, 合点端3个反足细胞。胚胎发育过程分为球形胚、心形胚、鱼雷胚和成熟胚4个阶段。胚乳发育为细胞型, 胚胎发育属紫菀型。在成熟种子中存在胚乳外套层。在种皮、苞片、胎座中观察到分泌结构和分泌物。

**关键词:** 黄顶菊; 大孢子; 雌配子体; 胚胎; 分泌结构

中图分类号: Q944.4

文献标识码: A

文章编号 1005-3395(2011)01-0026-07

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.01.003

## Megasporogenesis, Development of Megagametophyte and Embryo in *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze

JIANG Sha\*, ZHENG Shu-xin, LIU Long-hui, ZHAO Na, GAO Yu-bao, GU Song\*

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

**Abstract:** The megasporogenesis, megagametophyte and embryo development in *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze were observed by using paraffin section method. The results showed that the stigma had 2 split, ovary was unilocular with bicarpellate, one ovule, basal placenta, unitegmic, tenuinucellate, anatropous ovule, and developed integumentary tapetum. Archisporial cell differentiated below the nucellar epidermis developed into megaspore mother cell, which formed a linear tetrad by meiotic division, one megaspore at micropylar end developed into a functional megaspore, and the others degraded. The development of embryo sac was Monosporic Type. The mononucleate embryo sac underwent three successive mitosis to form mature embryo sac with seven cells, egg cell and two synergids near the micropyle, a central cell in the center of embryo sac, three antipodal cells in the chalazal. The embryo development could be divided into four stages, such as globular embryo, heart-shaped embryo, torpedo embryo and mature cotyledon embryo. The development of the endosperm was Cell Type, and that of embryo belonged to Asterad Type. The mature seed had an endosperm jacket layer, and the secretory structure and secretions were observed in seed capsule, placenta and bract.

**Key words:** *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze; Megaspore; Megagametophyte; Embryo; Secretory structure

黄顶菊; *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze] 隶属菊科 (Compositae) 堆心菊族黄菊属, 原产于南美洲, 是一

种外来入侵的杂草<sup>[1]</sup>, 它喜光喜湿、嗜盐, 且生长迅速、结实量极大, 具有很强的生存竞争能力, 尤其偏

收稿日期: 2010-03-09

接受日期: 2010-07-04

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(31070433); 天津市自然科学基金项目(07JCYBJC12400, 07JCYBJC12500); 国家重点基础研究发展计划项目(2007CB106802); 国家林业局 948 项目(2006-4-02)资助

**作者简介:** 江莎, 女, 博士, 副教授, 研究方向为结构植物学

\* 通讯作者 Corresponding authores, email: jiangsha@nankai.edu.cn, songgu@nankai.edu.cn

爱干扰后的生境<sup>[2]</sup>。自2001年在我国首次发现以来,已在河北、天津、山东、河南扩散蔓延,造成大面积危害,对我国粮食生产及生态环境构成严重威胁<sup>[3]</sup>。

目前,解析外来植物入侵机制及合理防治已成为植物入侵的前沿科学问题<sup>[4]</sup>。与入侵种的入侵性密切相关的生物学特征,尤其是一些生殖生物学特性(如种子数量、体积、物种的生活史、结果期、繁殖方式等)对入侵性的贡献较大<sup>[5]</sup>。因此在研究外来种及防治对策时,其生殖生物学特性的研究是必不可少的环节。通过生殖生物学的研究,可了解其生殖特性,为进一步研究其入侵机制、预测其潜在的分布范围以及综合治理提供理论依据。

目前对黄顶菊的研究主要集中在生理生化特性、遗传学特征和传播扩散途径<sup>[6-8]</sup>及防控蔓延<sup>[9-10]</sup>等方面。近来,关于黄顶菊的花器官发生和发育<sup>[11]</sup>、小孢子的发生和雄配子体形成已有研究报告<sup>[12]</sup>,但其生殖生物学的其他研究尚未见报道。为此,我们就黄顶菊大孢子的发生、雄配子体及胚胎的发育进行了观察,为黄顶菊生殖生物学和发育生物学的研究提供科学依据。

## 1 材料和方法

黄顶菊; *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze]植株(标本经南开大学唐廷贵教授和白玉华教授鉴定)采自南开大学校园内。2007年7月底~9月中旬采集不同发育阶段的花序,FAA固定,4℃冰箱保存。

利用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,中性树脂封片,Olympus BX 51型(Japan)光学显微镜观察并照相。

样品经2 mol/L NaOH、45℃水浴处理2 h后,蒸馏水洗清3次,放入0.1%苯胺蓝溶液(1 mol/L K<sub>3</sub>PO<sub>4</sub>) 4 h。之后,将样品置于载玻片上盖上盖玻片轻轻挤压,置于荧光显微镜(Zeiss Axioskop 40, Germany)下观察并照相。

## 2 结果

### 2.1 花部形态及柱头上花粉萌发

黄顶菊的花序为头状花序聚集而成的蝎尾状聚伞花序,着生于枝顶端。花序黄色,由管状花组成,小花长为2~4 mm。管状花为两性花,5枚雄蕊,1枚雌蕊,柱头二裂。柱头表面有大量乳突,内

表面细胞小,且排列紧密(图版 I: 1)。9月初,柱头伸出花冠之外,成熟花粉粒落到二裂柱头的内表面,并萌发出花粉管(图版 I: 2)。

### 2.2 大孢子发生及雌配子体发育

**大孢子发生** 黄顶菊胚珠原基在子房基部的胎座上形成,刚形成的珠心为直立稍弯曲的乳突状,随后一侧细胞分裂较快,使胚珠向下弯曲将近180°,珠孔端靠近珠柄,形成倒生胚珠。在胚珠分化初期,胚珠基部外侧一些细胞分裂频率加快,分化成珠被原基,并最终形成了由7~8列细胞组成的单珠被。当胚珠弯曲90°时,珠心顶端表皮下一层细胞中分化出单个孢原细胞,该细胞体积较大,细胞质浓,核大,核仁明显(图版 I: 3)。孢原细胞不分裂,体积增大并伸长直接发育为大孢子母细胞(图版 I: 4),其细胞体积比周围细胞大得多,细胞质浓厚,具大而显著的细胞核。

**雌配子体发育** 当胚珠珠被继续下弯曲形成倒生胚珠时,大孢子母细胞经减数第一次细胞分裂后形成二分体,二分体中的两个细胞核明显,细胞质浓厚(图版 I: 5)。二分体中两个细胞核各进行一次细胞分裂形成四分体,四分体的体积明显变大,4个大孢子成线形排列,靠近合点端的3个大孢子在发育过程中依次沿着合点向珠孔端方向逐渐解体,只有珠孔端的大孢子为功能大孢子(图版 I: 6),继续发育成单核胚囊(图版 I: 7)。

单核胚囊的细胞核经过一次有丝分裂,形成2核胚囊,此时其体积没有显著变大,2核位于胚囊中间(图版 I: 8)。2核胚囊中的两个细胞核移向两极,各自进行一次有丝分裂形成4核胚囊,此时胚囊显著伸长(图版 I: 9)。4核胚囊中的4个细胞核继续分裂形成8核胚囊:位于珠孔端的1个卵细胞和2个三角形助细胞组成卵器,合点端3个直线排列的核各自形成3个反足细胞,胚囊中央有2个极核。此时狭长的胚囊为成熟胚囊(图版 I: 10)。

### 2.3 胚胎发育

花粉粒落到柱头上萌发产生花粉管,花粉管进入胚囊后释放出两个精细胞。其中1个精细胞与卵细胞受精形成合子,另1个精细胞与极核结合形成受精极核即初生胚乳核。初生胚乳核的细胞分裂早于合子分裂。当合子形成时,胚囊在珠孔端的体积显著变大(图版 I: 11)。合子进行1次横分裂形成顶细胞和基细胞(图版 I: 12),接着基细胞横分

裂一次,形成三细胞原胚(图版 II: 13),而后顶细胞不断分裂形成多细胞胚(图版 II: 14)至球形胚(图版 II: 15)。其中球形胚的胚柄部分固着在胚囊的珠孔端,从母体中吸收养分供自身发育(图版 II: 15)。随着球形胚细胞的进一步分裂,分化出子叶原基而发育成心形胚(图版 II: 16,17);由于心形胚两角处的细胞分裂速度比胚其他部位细胞的分裂速度快,进而发育形成了鱼雷胚(图版 II: 18)。鱼雷胚进一步分裂分化发育形成成熟的双子叶胚。双子叶胚时期,可见明显的茎端生长点(图版 II: 19)。胚胎发育属于紫菀型。

#### 2.4 胚乳的发育

黄顶菊的受精极核形成胚乳,其发育方式为细胞型(图版 II: 20)。胚乳的发育早于胚的发育。球形胚时期,胚乳细胞充满整个胚囊(图版 II: 21)。在胚发育的整个阶段,胚体周围和胚囊壁附近有很多呈离散状态解体退化的胚乳细胞,这些胚乳细胞的降解物为胚发育提供营养。至果实成熟,胚周围的胚乳细胞被降解形成空腔,但外围的胚乳细胞没有降解,形成胚乳外套层(图版 II: 19)。

#### 2.5 珠被绒毡层的发育

大孢子二分体时期,毗邻珠心的一层珠被内表皮细胞逐渐径向伸长,排列整齐而紧密,体积较大,细胞质变得浓厚,形成珠被绒毡层(图版 I: 8)。随着珠心细胞的退化,珠被绒毡层开始直接接触胚囊。双受精完成后仍可见发达的珠被绒毡层(图版 I: 11),它的解体发生在球形胚以后(图版 II: 21),成熟果实中未发现珠被绒毡层(图版 II: 19)的存在。

#### 2.6 分泌结构和分泌物

黄顶菊成熟胚阶段,在种皮、胎座和苞片内均观察到分泌囊和囊中的分泌物(图版 II: 22~24)。

### 3 讨论

黄顶菊胚胎学特征基本符合 Davis 对菊科胚胎学特征的描述<sup>[13]</sup>,单珠被,薄珠心,倒生胚珠,具发达的珠被绒毡层,单孢型胚囊,细胞型胚乳。

黄顶菊在直列四分体形成以后,4个大孢子中有3个相继降解,珠孔端1个大孢子能够继续发育形成胚囊,成为功能大孢子。通常四分体合点端的大孢子为功能大孢子,能够继续发育形成单核胚囊,如小麦(*Triticum aestivum*)、水稻(*Oryza sativa*)、羊草(*Leymus chinensis*)<sup>[13-14]</sup>等;只有极少数植物的

四分体珠孔端的大孢子是有功能的,能够继续发育形成胚囊,而其余3个大孢子则沿着合点向珠孔端方向相继解体,如柳叶菜科(*Onagraceae*)的大部分植物<sup>[13]</sup>。本研究中,黄顶菊四分体中的功能大孢子位于珠孔端,而不是位于合点端,这种现象在菊科的小蓬草(*Conyza Canadensis*)中也存在<sup>[15]</sup>。

滕年军等<sup>[14]</sup>报道菊花脑(*Dendranthema nankingense*)合点端的大孢子为功能大孢子,胚囊的发育类型是单孢子待宵草型。普通菊蒿(*Tanacetum vulgare*)的胚囊发育基本上是德鲁撒型,而金光菊属(*Rudbeckia*)和天人菊属(*Gaillardia*)的一些植物胚囊发育属于贝母型<sup>[13]</sup>。可见,菊科植物的胚囊发育类型多样。

黄顶菊球形胚时期,胚乳细胞充满整个胚囊;心形胚时期,胚周围的胚乳细胞开始解体,被胚吸收,与此同时,胚乳外围形成一层排列紧密的胚乳外套层,并存留在成熟的种子中,该结构在菊科羽芒菊(*Tridax procumbens*)中也存在<sup>[17]</sup>。该结构是否对种子的萌发具有作用及其特征还有待进一步探讨。

珠被绒毡层多为单核或二核,其内充满了浓厚的内容物,其存在是菊科植物的特点<sup>[18]</sup>。甜叶菊(*Stevia rebaudiana*)随着胚的发育珠被绒毡层不断积累营养物质,并做为贮存器官而保存于成熟的种子中<sup>[19]</sup>。黄顶菊的胚珠为薄珠心,珠心在发育早期常常解体,珠被的最内层分化为珠被绒毡层,该层细胞为单列,多为单核。在胚囊发育、受精以及胚和胚乳发育的早期阶段,珠被绒毡层发育正常。球形胚时期,珠被绒毡层开始解体。因而,黄顶菊珠被绒毡层为一层有效的营养层,为胚囊的发育以及胚和胚乳的早期发育提供营养物质。该结构也是黄顶菊种子能够正常发育、生命力强的重要结构保障。

在黄顶菊的种皮、胎座和苞片中观察到分泌囊和分泌物。任艳萍等<sup>[20]</sup>报道黄顶菊的根、茎、叶中分布有较多的分泌结构和分泌物。很多研究表明黄顶菊能分泌化感物质以抑制其它植物生长<sup>[21-27]</sup>。植物的化感物质主要是次生代谢产物,其中酚类和萜类物质较为常见。黄顶菊植物能合成酚类化合物中的硫酸盐类黄酮物质,而类黄酮物质是一类重要的化感物质。陈艳<sup>[21]</sup>等对黄顶菊潜在活性化感物质进行分离,得能抑制小麦幼苗生长的活性化感物质,初步确定为黄酮类物质。我们也从黄顶菊叶

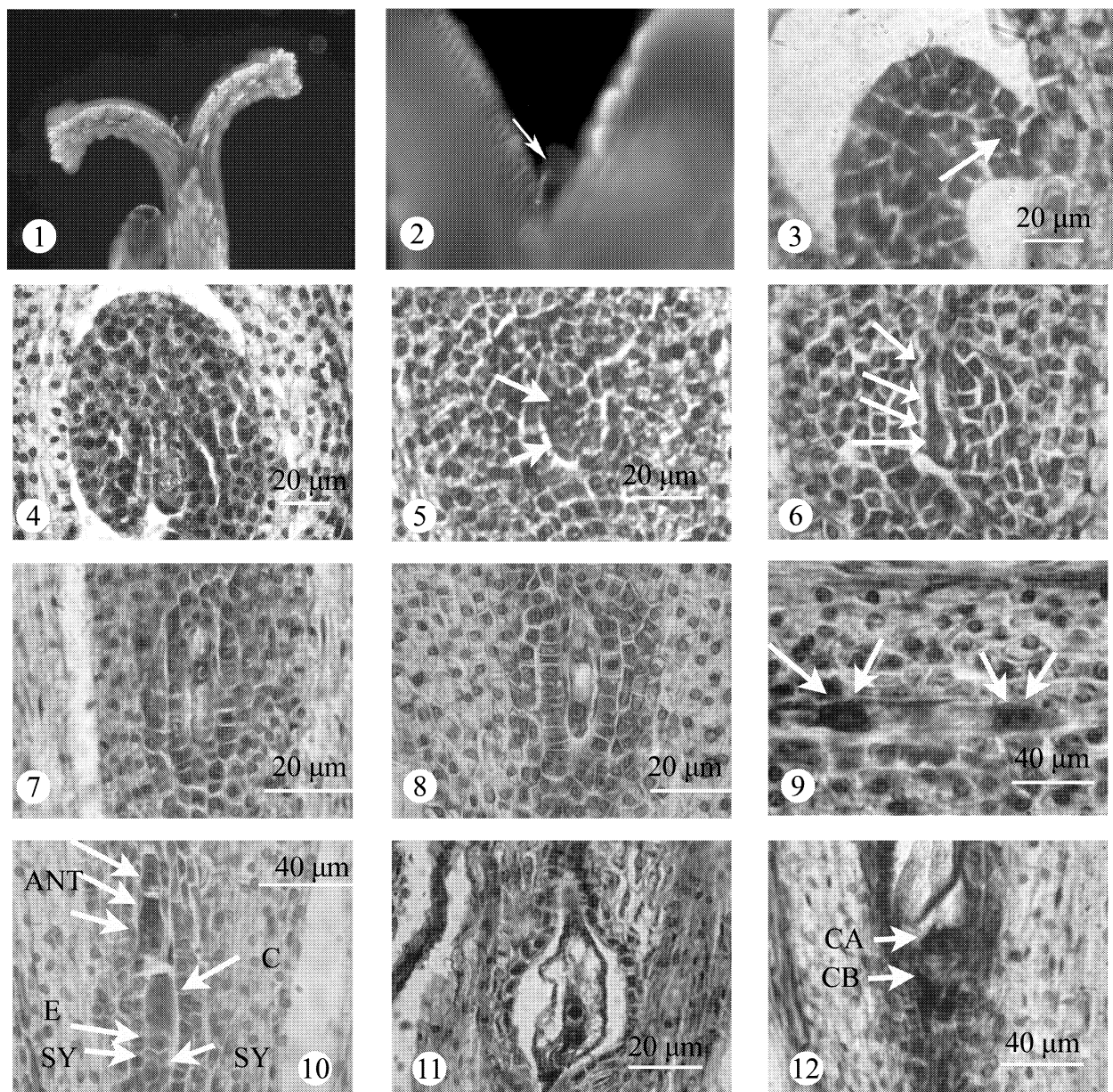
片中提取到黄酮类物质(未发表数据)。因此,分泌结构中的分泌物可能含有化感物质等。

有研究认为分泌结构能分泌一些与渗透胁迫等相关的代谢调节物质,这些物质可增强植物对水分的吸收利用及抗饥饿能力或具有保水性<sup>[28]</sup>,可维持植物在缺水条件下的渗透势和生命代谢,这可能与黄顶菊对逆境的耐受性有关。许多植物的根、茎、叶中存在分泌结构和分泌物具有广泛的生物学意义。分泌结构是具活性次生产物的积累部位,这些次生产物一方面作为植物生长的调节剂,另一方面可抵御草食动物、病原微生物,以及抑制其它植物的生长<sup>[29-31]</sup>。如喜树(*Camptotheca acuminata*)幼嫩枝叶中的分泌结构产生的喜树碱可能具有化学防御的功能<sup>[32]</sup>;鸭儿芹(*Cryptotaenia japonica*)根中的分泌结构和分泌物可能与根部对外部不良因素的化学防御有关,而叶中分泌的次生代谢产物具有化学防御功能<sup>[33]</sup>。另外,贯叶连翘(*Hypericum perforatum*)含金丝桃素类、黄酮醇类、黄酮类、口山酮类、香豆素类、间苯三酚衍生物等多种药用成分,其中金丝桃素具有抗抑郁、增强免疫功能,尤其是显著的抗DNA、RNA病毒作用,用于艾滋病的治疗<sup>[34]</sup>;风毛菊属(*Saussurea*)的水母雪兔子(*S. medusa*)、鼠曲雪兔子(*S. gnaphalodes*)、红叶雪兔子(*S. paxiana*)体内的分泌物可能与植物抗逆性有关,如抗低温、干旱、强太阳辐射和紫外辐射等<sup>[35]</sup>。

## 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* (Flaverimae, 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] He J Y(贺俊英), Xie C Q(谢彩琴). Application of the reproductive biology on the research of the invasive alien plant [J]. J Inner Mongolia Norm Univ(内蒙古师范大学学报), 2009, 38(2): 217-221. (in Chinese)
- [5] Ridenour W M, Callaway R M. The relative importance of allelopathy in interference: The effects of an invasive weed on a native bunchgrass [J]. Oecologia, 2001, 126: 444-450.
- [6] McKown A D, Moncao J M, Dengler N G. Phylogeny of *Flaveria* (Asteraceae) and inference of C<sub>4</sub>-photosynthesis evolution [J]. Amer J Bot, 2005, 92: 1911-1928.
- [7] Agnese A M, Montoya S N, Espinar L, et al. Chemotaxonomic features in Argentinian species of *Flaveria* (Compositae) [J]. Biochem Syst Ecol, 1999, 27: 739-742.
- [8] Feng J Y(冯建水), Tao B(陶峭), Pang M H(庞民好). Study on allelopathic substances releasing mode of *Flaveria bidentis* [J]. J Hebei Agri Univ(河北农业大学学报), 2009, 32(1): 72-77. (in Chinese)
- [9] 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.
- [10] Rroussalis A M, Ferraro G E, Martinov V S, et al. Argentine plants as potential source of insecticidal compounds [J]. J Ethnopharmacol, 1999, 67: 219-223.
- [11] Zheng S X(郑书馨), Gu S(古松), Jiang S(江莎). The observation on floral organ differentiation of an alien species, *Flaveria bidentis* (L.) Kuntz [J]. J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报), 2009, 17(1): 17-23. (in Chinese)
- [12] Zheng S X(郑书馨), Gu S(古松), Jiang S(江莎). Studies on microsporogenesis and male gametophyte development of *Flaveria bidentis* (L.) Kuntz [J]. J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报), 2009, 17(4): 321-327. (in Chinese)
- [13] Hu S Y(胡适宜). Plant Reproductive Biology [M]. Beijing: Higher Education Publishers, 2005: 1-37. (in Chinese)
- [14] Batygina T B. Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts. Volume 1: Generative Organs of Flower [M]. Enfield (New Hampshire): Science Publishers, 2002: 1-24.
- [15] Huang H Y(黄衡宇), Long H(龙华), Li P(李鹏). Studies on embryology of *Coryza canadensis* (L.) Cronq [J]. J Wuhan Bot Res(武汉植物学研究), 2009, 3(27): 233-241. (in Chinese)
- [16] Teng N J(滕年军), Chen F L(陈发棣), Ma X(马旭). Investigation on megasporogenesis, megagametogenesis and embryogenesis in *Dendranthema nankingense* [J]. J Nanjing Agri Univ(南京农业大学学报), 2008, 31(4): 32-36. (in Chinese)
- [17] Deshpande P K. Fertilization and development of endosperm, embryo and fruit in *Flaveria repanda* Lag [J]. Ind Bot Soc, 1962, 41: 504-509.
- [18] Davis G L. Systematic Embryology of the Angiosperms [M]. New York: John Wiley and Sons Inc, 1966: 6-27.
- [19] Shen J H(申家恒), Yin H(殷华), Lian Y Q(连永权). The fertilization and early development of embryo and endosperm in *Stevia rebaudiana* Bertani [J]. Acta Bot Sin(植物学报), 1989, 31: 165-170. (in Chinese)
- [20] Ren Y P(任艳萍), Gu S(古松), Jiang S(江莎). Preliminary studies on allelopathy of the aqueous extracts of an alien plant, *Flaveria bidentis* [J]. Plant Prot(植物保护), 2009, 35(3): 36-40. (in Chinese)
- [21] Chen Y(陈艳). Analysis of the allelopathic effects of yellow top-weed (*Flaveria bidentis*) on wheat plant [D]. Chongqing: Southwest University, 2008: 1-43. (in Chinese)
- [22] Zhou W J(周文杰). Preliminary study on wheat seed's allelopathic effects of *Flaveria bidentis* [J]. J Hengshui Univ(衡水学院学报), 2008, 10(1): 59-62. (in Chinese)
- [23] 周文杰, 李建明, 芦站根. 外来植物黄顶菊水浸提液对绿豆种

- 子萌发及生长的影响 [J]. 江苏农业科学, 2007(4): 72-74.
- [24] 芦站根, 周文杰. 黄顶菊水浸提液对玉米种子的化感作用 [J]. 江苏农业科学, 2008(4): 111-112.
- [25] 李香菊, 张米茹, 李咏军, 等. 黄顶菊水提取液对植物种子发芽及胚根伸长的化感作用研究 [J]. 杂草科学, 2007(4): 15-19.
- [26] 李素静. 黄顶菊化感作用的研究 [J]. 陕西农业科学, 2007(6): 80-81, 113.
- [27] Xu W C(许文超), Xu J(徐娇), Tao B(陶哺), et al. Preliminary study on allelopathic effect of the invasive species *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze [J]. J Hebei Agri Univ(河北农业大学学报), 2007, 30(6): 63-67.(in Chinese)
- [28] Yan L(燕玲), Li H(李红), He X(贺晓), et al. Ecological anatomy of nine priority species in Alasan area [J]. J Inner Mongolia Agri Univ(内蒙古农业大学学报), 2000, 21(3): 65-71.(in Chinese)
- [29] Wagner G J. Secreting glandular trichomes: More than just hairs [J]. Plant Physiol, 1991, 96: 675-679.
- [30] Werker E. Function of essential oil-secreting glandular hairs in aromatic plants of the Lamiaceae: A review [J]. Flavour Fragrance J, 1993, 8: 249-255.
- [31] Duke S O. Commentary on glandular trichomes — A focal point of chemical and structural interactions [J]. Inter J Plant Sci, 1994, 155: 617-620.
- [32] Liu W Z(刘文哲), Wang Z F(王自芬). Accumulation and localization of camptothecin in young shoot of *Camptotheca acuminata* [J]. J Plant Physiol Mol Biol(植物生理与分子生物学学报), 2004, 30(4): 405-412.(in Chinese)
- [33] Mu Y(牟颖), Liu Q X(刘启新). Comparative anatomy on structure and distribution of secretory canals in different organs of *Cryptotaenia japonica* Hassk (Apiaceae) [J]. J Plant Resour Environ(植物资源与环境学报), 2009, 18(2): 1-8.(in Chinese)
- [34] Lü H F(吕洪飞), Hu Z H(胡正海). Studies on the development of secretory structures and their secretory products accumulation of *Hypericum perforatum* [J]. Acta Bot Boreal-Occid Sin(西北植物学报), 2001, 21(2): 287-292.(in Chinese)
- [35] Wang W H(王文和), Yu J J(于建军), Tian Y L(田晔林). Comparative studies on the anatomical structures of leave of 3 species in *Saussurea* [J]. Bull Bot Res(植物研究), 2007, 27(3): 275-278.(in Chinese)



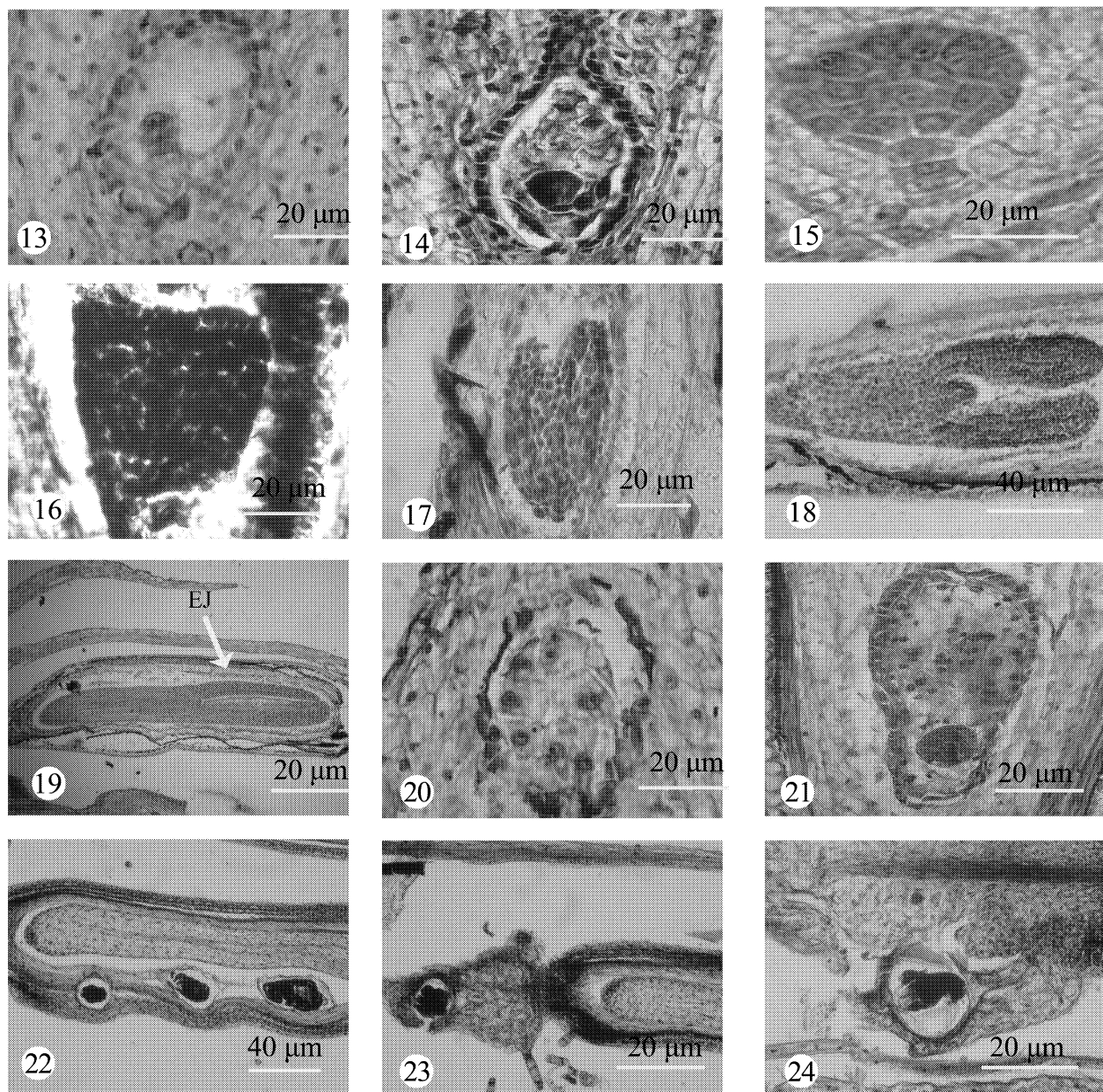
图版 I 黄顶菊的大孢子发生、雌配子体与胚胎发育

Plate I Megasporogenesis, development of megagametophyte and embryo in *Flaveria bidentis*

1. 雌蕊二裂柱头 Pistil with two stigmas; 2. 花粉粒落到柱头上萌发出花粉管 A pollen tube germinated on stigma (arrow); 3. 孢原细胞 Archesporium cell (arrow); 4. 大孢子母细胞 Megasporocyte; 5. 二分体的细胞核 Two nucleus of the dyad (arrows); 6. 四分体阶段, 正在降解的合点端 3 个大孢子, 珠孔端的功能大孢子 At the stage of tetrad, three degenerating megaspores near the chalaza, and the functional megaspore near the micropyle (arrows); 7. 单核胚囊细胞核 Nucleus of the mononucleate embryo sac (arrow); 8. 二核胚囊中 2 个细胞核 Two nucleus of binucleate embryo sac; 9. 四核胚囊 Tetranucleate embryo sac (arrows); 10. 成熟胚囊, 助细胞、卵细胞和反足细胞 Mature embryo sac, showing two synergid, egg cell and antipodal cells (arrows); 11. 合子和受精极核 Zygote and endosperm nucleus; 12. 二细胞原胚, 顶细胞和基细胞 2-cell proembryo, showing apical cell and basal cell (arrows).

ANT: 反足细胞 Antipodal cell; C: 中央细胞 Central cell; CA: 顶细胞 Apical cell; CB: 基细胞 Basal cell; EJ: 胚乳外套层 Endosperm jacket; SY: 助细胞 Synergid.

Bars: 3,4,5,7,8,11 = 20 μm; 6,9,10,12 = 40 μm



图版 II 黄顶菊的大孢子发生、雌配子体与胚胎发育

Plate II Megasporogenesis, development of megagametophyte and embryo in *Flaveria bidentis*

13. 三细胞原胚 3-cell proembryo; 14. 多细胞胚 Multicellular embryo; 15. 球形胚和胚柄细胞 Globular embryo and suspensory cell; 16~17. 心形胚 Heart-shaped embryo; 18. 鱼雷胚 Torpedo embryo; 19. 成熟胚, 示胚乳外套层 Mature embryo, showing endosperm jacket (arrows); 20. 细胞型胚乳 Cellular endosperm; 21. 球形胚时期, 珠被绒毡层有退化迹象 At globular embryo stage, integument tapetum began to degenerate (arrow); 22. 种皮中分泌结构和分泌物 Secretory structure and secretion in seed coat; 23. 胎座中分泌结构和分泌物 Secretory structure and secretion in placenta; 24. 苞片中分泌结构和分泌物 Secretory structure and secretion in bract.