

高等植物珠被绒毡层的研究

李晶, 郑彩霞*

北京林业大学生物科学与技术学院, 北京100083

摘要: 绒毡层是植物孢子体向配子体世代转换的“哺乳组织”, 其研究对于揭示植物配子体发育的调控机制具有重要意义。对花药绒毡层的发育过程已有一些研究, 而对珠被绒毡层的研究积累相对较薄弱。对菊科(Compositae)、柴胡(*Bupleurum*)、大车前(*Plantago major*)、柱花草(*Stylosanthes*)等草本植物的研究表明, 因珠被发育过程和结构复杂, 珠被绒毡层结构也较花药绒毡层复杂, 其发育模式因植物不同而异, 有单珠被绒毡层和双珠被绒毡层两种类型; 珠被绒毡层异常生长会导致胚珠败育。木本植物珠被绒毡层, 特别是裸子植物的珠被绒毡层在国内外的研究报道不多。

关键词: 高等植物; 珠被绒毡层; 裸子植物; 胚珠发育

Research on Integument Tapetum of Higher Plants

LI Jing, ZHENG Cai-Xia*

College of Biological Science and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: There is a great significance for revealing the plant gametophytic development regulation mechanism to carry out the research on the tapetum, which is recognized as the “nursing organization” of sporophyte generation turning to the gametophyte generation. There are some researches on the development process of the anther tapetum, whereas the research on the integument tapetum is relatively insufficient. The relevant researches in Compositae, *Bupleurum*, *Plantago major* and *Stylosanthes* indicate that the structure of integument tapetum is more complex than anther's one because of its complex development process and structure. The developmental patterns of the integument tapetum are different in various plants. There are two types of integument tapetums include single integument tapetum and bitegmic tapetum; the abnormal growth of the integument tapetum will lead to the ovule abortion. The research of integument tapetum for woody plants is lags behind, and the one for gymnosperm is few in the domestic and foreign reports.

Key words: higher plant; integument tapetum; gymnosperms; ovule development

绒毡层(tapetum)一般是指维管植物幼孢子囊最内侧的细胞层, 普遍存在于陆生植物, 主要为性母细胞或配子体提供营养, 在花药中的称为花药绒毡层, 在胚珠中的称为珠被绒毡层。

陈祖铿(1990)指出花药绒毡层是所有陆生植物孢子囊或花药中的一种特化组织, 是花粉营养、特别是孢粉素先质的主要来源。在植物成熟花药中, 绒毡层是指药壁最内层紧密排列的一层细胞, 如图1所示, 被认为是花粉发育的“哺乳组织”(高鸿善等1992; Wu等2008), 在小孢子发育过程中提供营养(Mascarenhas 1989)和结构物质(Bedinger 1992; Piffanelli等1998), 具有分泌胼胝质酶和提供识别蛋白(Papini等1999)的重要作用。发育后期的绒毡层仍与花粉壁保持联系的即为分泌绒毡层; 或者其细胞融合形成合胞体并侵入药室将发育的小孢子包裹起来即为变形绒毡层(张英涛等1996;

翁裕佳1988; Pacini等1985)。花药绒毡层中的特异表达基因调控着绒毡层细胞的分化和发育(Schrauwen等1996; Zhang等2007), 对其研究为人工构建植物雄性不育奠定了基础(Stockmeyer和Kempken 2006)。

相对于花药绒毡层, 珠被绒毡层的研究报道较少。早期研究表明, 在大约65%的植物中, 多数植物的珠心组织在胚囊成熟前就已退化(Takhtajan 1991), 因此胚囊紧邻内珠被, 在这种情况下, 珠被的最内层细胞分化为特殊的珠被绒毡层(Reiser和Fischer 1993), 其细胞特征明显区别于周围细胞, 细胞质丰富, 贮藏淀粉和脂肪, 具有较大的核及较浓的原生

收稿 2012-10-15 修定 2012-11-26

资助 国家自然科学基金(30671655和31170563)。

* 通讯作者 (E-mail: zhengcx@bjfu.edu.cn; Tel: 010-62337717)。

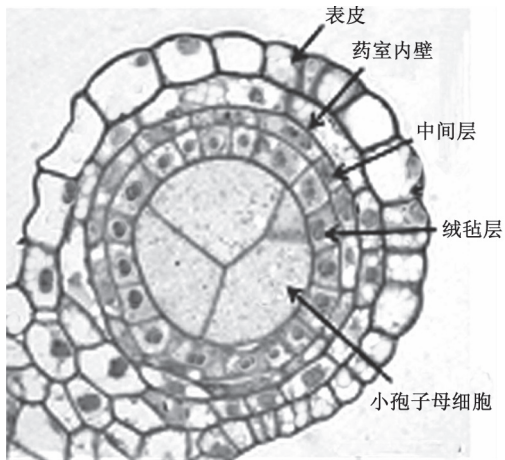


图1 花药绒毡层的结构示意图
Fig.1 The structure diagram of anther tapetum

质,是机能活动较短暂的组织(Valtueña等2011)。

1 珠被绒毡层的结构

1.1 珠被的结构

胚珠是被子植物雌配子的载体,是种子的前身,在被子植物有性生殖过程中起着重要的作用(王自芬和任毅2007)。胚珠由珠被(integument)和珠心(nucellus)组成,有些研究认为珠被和叶是同源组织(Kelley和Gasser 2009)。有些植物是单珠被,有些植物的珠被可明显分为内珠被和外珠被,称为双珠被,如图2所示。不同植物的珠被结构不同,在被子植物中,大多数单子叶植物和离瓣花类双子叶植物的胚珠具双珠被,而大多数合瓣花双子叶植物的胚珠具单珠被。

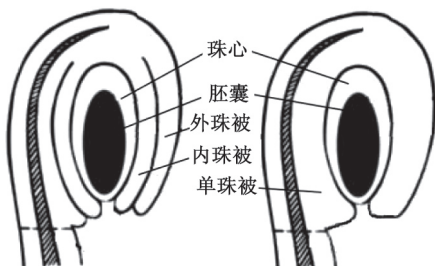


图2 双珠被和单珠被胚珠的结构
Fig.2 The structure of unitegmic and bitegmic ovule
左图为双珠被,右图为单珠被。

裸子植物通常为单珠被(陈树思和唐为萍1998)。被子植物的双珠被有不同的进化起源:内珠被的原基是由珠心基部的原表皮层经平周分裂

而形成,外珠被的原基通常是由下皮层或皮层细胞平周分裂而形成(Bouman 1984; De-Paula和das Graças Sajo 2011)。拟南芥多个突变体的研究表明,其内外珠被生长受不同基因控制(Schneitz等1997; Brown等2010),且内珠被的最内层产生的原花青素凝结成单宁,氧化后将成熟种子染成棕色(Dean等2011),这些研究说明珠被组织虽然简单,但却有着非常复杂和重要的运行机制(Shi和Yang 2011)。

1.2 珠被绒毡层的起源及功能

秦格尔和Цингер(1962)认为单珠被的内层细胞和双珠被的内珠被内层细胞的结构有许多共同特点,双珠被的内珠被内层细胞毗邻珠心表皮,单珠被的内层细胞也与珠心组织毗邻。各种植物胚珠珠心组织结构不同,Endress和Matthews(2006)将其分为厚珠心、稍厚珠心、不完全薄珠心和薄珠心4个类型,并指出其内层细胞的位置如图3所示,这与秦格尔和Цингер(1962)的观点一致。

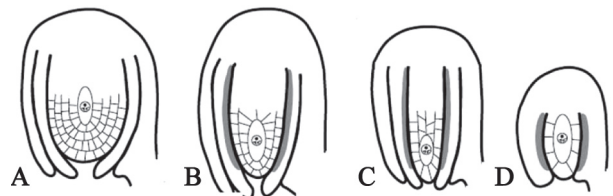


图3 珠心组织类型

Fig.3 Types of nucellus

参照Endress和Matthews(2006)文献修改。A:厚珠心;B:稍厚珠心;C:不完全薄珠心;D:薄珠心。阴影部分示内层细胞。

珠被绒毡层则起源于单珠被的最内层细胞或双珠被中内珠被的最内层细胞。郝建华和柳丽荣(1996)指出,绒毡层多发生在双子叶植物中具单珠被和薄珠心的胚珠中,其发育时间与珠心组织的退化时间有关,但有些裸子植物珠心组织并不退化。

关于珠被绒毡层的功能一直存在争议。早在1941年就有人提出珠被绒毡层有双重功能:(1)受精前直接供给胚囊营养;(2)受精后从珠被组织中吸收营养,然后提供给胚乳(Srinivasan 1941)。Kapil和Tiwari(1978)也曾指出珠被绒毡层细胞有几个特点:(1)协调胚珠各部分生长;(2)可分泌酶类分解外围组织;(3)可转变为厚壁保护组织。随着

组织化学技术与超微结构观测技术的发展, 有些研究(Johri 1984)发现, 早期胚胎发育阶段胚乳自身需要营养物质进行自建, 尚不能为胚胎提供营养, 故认为珠被绒毡层作为胚囊壁的特定结构, 在胚发育的最初阶段, 起着为发育胚乳转运营养物质的作用(许珂等2009)。王兰和任一龙(1987)观察到大头茶(*Gordonia acuminata*)珠被绒毡层细胞内多糖颗粒的变化及后期内层细胞出现角质化, 推测绒毡层的功能主要是保护而不是营养。还有一些研究者认为珠被绒毡层具有阻止营养物质直接运送到胚囊的作用(Chamberlin等1993)。

珠被绒毡层的生理功能可能与花药绒毡层相似(Bhandari 1984)。大多数植物的花药绒毡层存在着(外)绒毡层膜, 含抗乙酰分解成分, 呈囊状包围内部花粉。杨弘远(1989)指出, 金鱼草开花后胚珠中存在一种抗乙酰分解、抗酶分解、对强氧化剂有一定抗性但不抗二乙醇胺的细胞壁囊状结构, 这种结构是珠被绒毡层的内壁, 称为壁囊, 其与花药绒毡层膜有若干共同特征: 一是都存在于特化的分泌组织的表层; 二是都有抗乙酰解成分, 可由乙酰解处理分离得到; 三是均为囊状构造, 包围内部发育的细胞。

2 珠被绒毡层的类型

因珠被和珠心组织发育和结构的复杂性, 珠被绒毡层结构较花药绒毡层复杂, 其发育模式在各个物种中有较大差异(王艳杰和申家恒2007)。

2.1 单珠被绒毡层

珠被绒毡层分化完成的时间及其存在时间的长短与物种相应发育时期营养需要以及供应情况有直接关系(郭春燕2009)。在珠被绒毡层的研究中, 多集中于单珠被植物, 且各种植物的珠被绒毡层发育各有特色。

早期研究多集中于菊科植物, 认为珠被绒毡层的存在是菊科植物的特点(谭敦炎等1996)。在菊科植物中, 如甜叶菊(*Stevia rebaudiana*)、小蓬草(*Conyza canadensis*)、黄顶菊(*Flaveria bidentis*)和红花(*Carthamus inctorius*)等的珠被绒毡层均出现在胚囊发育、受精以及胚和胚乳的早期阶段, 到球胚时期, 珠被绒毡层解体, 只留残迹。这几种菊科植物, 其珠被绒毡层的发育特征都比较相似, 所不同的是它们各自存留的时期在不同植物中有差

别, 红花的珠被绒毡层退化较早(申家恒等1989; 江莎等2011; 黄衡宇等2009; 丁惠宾等1998)。欧洲丁香(*Syringa vulgaris*)在受精前珠心组织基本解体, 珠被内层细胞单列排列, 径向伸长, 液泡较小, 细胞质丰富, 细胞核大且着色深, 呈典型的珠被绒毡层; 受精后, 随着胚囊的发育, 珠被绒毡层细胞的形状开始发生变化, 液泡化程度逐渐增强; 球形胚以后, 细胞开始退化; 至胚发育成熟时成为种皮的最内层(苏光瑞等2011)。在木犀科被研究过的7个属中, 除夜花属具有双层珠被绒毡层细胞外, 其他属的珠被绒毡层细胞均为单层(杨琴军等2003), 暴马丁香(*Syringa reticulata*)在二核胚囊阶段, 珠被内表皮层(内层细胞)特化为珠被绒毡层, 其存留时间很长, 直至形成原胚才开始退化, 几乎把整个胚囊包被起来(张秋艳和郑宝江2008)。水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)在单核胚囊阶段珠心表皮细胞开始退化, 成熟胚囊时期珠心表皮细胞完全消失; 珠被内表皮细胞径向延长, 细胞质浓厚, 特化为珠被绒毡层, 在以后的发育中保存很长时间, 直至形成原胚时开始退化(孔冬梅等2008)。桔梗(*Platycodon grandiflorus*)珠被绒毡层的发达时期为受精之后到鱼雷胚之前(韩淼等1997)。刺五加(*Eleutherococcus senticosus*)珠被绒毡层在精卵融合后才分化形成, 在棒形胚时期被挤压, 在球形胚时期解体(刘林德等1998)。核桃楸(*Juglans mandshurica*)在大孢子母细胞时期, 珠心表皮以外的珠被内表皮细胞逐渐径向延长, 体积增大, 细胞核增大, 细胞质浓厚, 形成珠被绒毡层, 到合子分裂后就逐渐退化(孟颖2008)。短柄五加(*Eleutherococcus brachypus*)从32~64个胚乳游离核时开始分化出珠被绒毡层, 球形胚时期解体(王仲礼等1999)。款冬(*Tussilago farfara*)的珠被绒毡层则是在大孢子母细胞减数分裂时开始发育, 到多细胞原胚时开始解体(刘健全2001)。烟草珠被绒毡层由珠被的最内2层细胞分化, 一些不能被胚乳和胚吸收利用的物质, 沉积在绒毡层细胞中, 最后形成了种皮的角质化细胞层(李卫芳等1999)。在狭叶柴胡(*Bupleurum scorzonifolium*)和北柴胡(*Bupleurum chinense*)的胚珠中, 珠被内表皮层细胞分化为珠被绒毡层, 当顶部及两侧上方的珠心细胞解体后, 珠被绒毡层包围着胚囊(陈莹等2007; 豆强红和蔡霞2010)。大

车前(*Plantago major*)成熟雌配子体时期珠被内表皮层细胞分化为珠被绒毡层,其细胞只进行垂周分裂,使之成为单层细胞结构,为胚乳的发育吸收并转运营养物质,子叶胚期逐渐解体(申家恒等2010)。颠茄(*Atropa belladonna*)是薄珠心,在二核胚囊时期,珠被绒毡层从珠被最内层分化出来,到胚囊成熟时,其细胞放射性伸长、液泡化(Yurukova-Grancharova等2011)。

2.2 双珠被绒毡层

植物胚珠中的双珠被结构,内珠被一般都比外珠被厚,这种结构是一种特别的现象(Endress和Igersheim 1999),锦葵目、酢浆草目、金虎尾目和卫矛目都是双珠被结构,他们的共同特点是,受精时内珠被总是厚于外珠被(Endress和Matthews 2006)。虎眼万年青(*Ornithogalum caudatum*)内珠被的最内层形成珠被绒毡层,其细胞较大,多数径向伸长,包围胚囊。靠近珠孔端的珠被绒毡层细胞较大,且发育较早,靠近合点端的珠被绒毡层细胞排列紧密,较小。珠被绒毡层含有较多的贮藏物质,在胚囊发育过程中,可不断释放到胚囊中供其生长(曲波等2004)。柱花草(*Stylosanthes scabra*) (罗丽娟等2003)珠被绒毡层在受精后由内珠被的内表皮细胞发育形成,原胚时期,珠被绒毡层外侧的内珠被细胞退化,球形胚时期,珠被绒毡层退化,其作用可能是分泌酶类消化其外侧的内珠被细胞,并将营养物质导入胚囊,当外侧细胞被消耗以后,珠被绒毡层即自行解体。大多数豆科植物的胚珠内珠被一般由2层细胞组成(Chehregani等2011),矮生菜豆的珠被绒毡层由一层排列整齐的长方形或方形细胞组成,胚乳细胞发达的内突壁将珠被绒毡层的营养物质转运到胚,供胚生长(国凤利和邵宗泽1991)。厚皮香科中的厚皮香属珠被的细胞层数较多,外珠被达5~6层,内珠被也有4~5层。在第2次核分裂时,合点端的内珠被最内层细胞开始伸长,后向珠孔端分化形成珠被绒毡层,在胚囊发育后期被吸收而消解(徐涛等2005)。玉米(*Zea mays*)在授粉后10 d时,内珠被与胚乳相连部位的细胞颜色较深,呈明显的黑色分界线。授粉后15 d时,内珠被的内表皮细胞已发育成颜色较深的类似珠被绒毡层的黑色层。授粉20 d时,种植密度低的玉米珠被绒毡层比种植密度高的要完整,但至25 d时,

低密度的玉米珠被绒毡层已消失,高密度的珠被绒毡层仍清晰可见,而两者的胚乳细胞中淀粉粒体积和数量也变为低密度的大且多于高密度的,故珠被绒毡层解体消失的快慢可能与胚乳细胞中淀粉粒的发育密切相关,珠被绒毡层降解的越快越有利于胚乳淀粉粒的积累(王庆成等2008)。

3 珠被绒毡层与胚珠育性的关系

Rosellini等(1998)在对生育率较低的紫花苜蓿变异株B17的研究中发现其胚珠具有胼胝化现象,胼胝质早期主要出现在发育的胚囊壁或珠被绒毡层中,胼胝质沉积的胚珠表现为不育,故认为胚珠的不育与珠被绒毡层的胼胝化有关。在短命植物蝎尾菊(*Koelpinia linearis*)的极少数胚珠中,由于珠被绒毡层的异常生长、机械挤压及绒毡层细胞的退化,胚囊出现败育,原因是由于珠被绒毡层的异常生长,胚囊中的细胞全部崩溃解体,形成胶质状物质填充在整个胚囊中;还有一种情况是在胚囊成熟过程中,由于珠被绒毡层全部或局部解体,胚囊中的卵器和中央细胞也随之解体(谭敦炎等1996)。

4 裸子植物的珠被绒毡层

被子植物中,大孢子绒毡层起源于单珠被的最内层细胞或双珠被中内珠被的最内层细胞,珠心组织大多退化,使胚囊直接毗邻绒毡层细胞。而裸子植物通常为单珠被,且大多为厚珠心,珠心组织不退化,雌配子体始终是在珠心组织内发育的,其大孢子绒毡层的起源、位置发育及作用尚未形成统一而明确的认识。有些研究认为松属败育球果的绒毡层形态可能与被子植物和其他裸子植物球果的绒毡层功能及退化相似(Wilson和Owens 2003)。我们在油松胚珠发育的解剖结构研究中初步观察到珠被内层细胞有向珠被绒毡层转化的倾向。随着胚珠的发育,珠被中靠近珠心组织的几层细胞开始增大,纵向伸长,细胞染色较浅,在珠心组织周围形成明显的纵向延长的大细胞层,而且这种结构不直接接触雌配子体和后期的胚囊,如果该层细胞发育为绒毡层,则离胚囊的距离较远(杨远媛2008)。Rafińska和Bednarska (2010)在研究落叶松的胚珠发育时指出,绒毡层位于珠心组织的最内层,并且紧邻胚囊,如图4所示,这一点符合绒毡层紧邻胚囊的观点,但是与绒毡层起源于

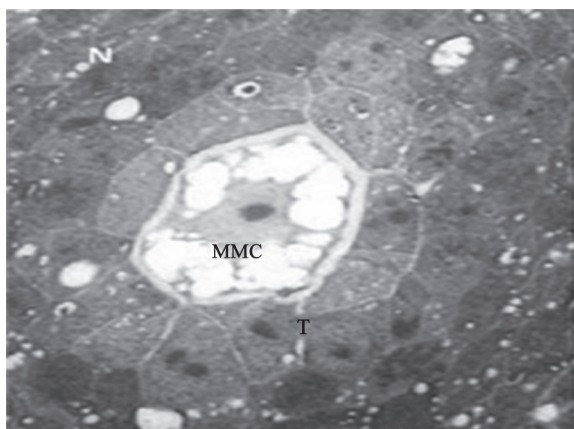


图4 欧洲落叶松的胚珠大孢子母细胞阶段的结构
Fig.4 Structure of the ovule of *Larix decidua* in the stages of megaspore mother cell

参照Rafińska和Bednarska (2010)文献修改。MMC: 大孢子母细胞; N: 珠心组织; T: 绒毡层细胞。

珠被内层细胞的大部分观点相悖。裸子植物中大孢子绒毡层起源于或出现在珠被组织内层还是在珠心组织内层, 是否存在与被子植物不同的结构特性, 目前由于相关研究资料不多尚不能解释, 这方面的研究还有待深入。

5 展望

依据珠被的结构, 将珠被绒毡层分为单珠被和双珠被绒毡层, 这在高等植物中属首次提出。珠被绒毡层是胚珠发育过程中至关重要的组织, 胚珠的形态解剖结构研究及雌配子体发育过程研究已有详尽报道, 而对珠被绒毡层的实质性研究还很少, 对于裸子植物的珠被绒毡层研究则几乎为空白。利用植物细胞学、组织化学、免疫化学及蛋白质组学等技术, 结合透射电镜及激光扫描共聚焦荧光显微技术观测, 系统分析植物胚囊发育过程中珠被和珠心组织细胞结构及多糖、脂肪、蛋白质等生物大分子及小分子营养成分的变化规律, 确定珠被绒毡层在胚珠中的确切位置和结构特点, 明确珠被绒毡层细胞结构和营养物质变化与胚囊发育的相关性, 对于揭示高等植物珠被绒毡层的发育特性及功能具有重要的科学意义。

参考文献

陈树思, 唐为萍(1998). 珠被及其发育. 生物学通报, 33 (6): 4~5
陈莹, 蔡霞, 胡正海, 谭玲玲(2007). 北柴胡大小孢子发生和雌雄配子体发育的研究. 西北植物学报, 27 (6): 1134~1140

陈祖铿(1990). 绒毡层的结构、功能和系统演化. 植物杂志, 17 (3): 4~6
丁惠宾, 周向军, 张梅平, 王耀芝(1998). 红花胚珠和雌配子体发育. 西北植物学报, 18 (3): 352~355
豆强红, 蔡霞(2010). 狭叶柴胡大小孢子发生和雌雄配子体发育的研究. 广西植物, 30 (1): 45~50
高鸿善, 柳家荣, 屠礼传(1992). 核不育芝麻小孢子败育机理的细胞学研究. 作物学报, 18 (6): 425~431
郭春燕(2009). 蒙古莜生殖生物学研究[学位论文]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学
国风利, 邵宗泽(1991). 矮生菜豆胚乳细胞形成时的超微结构研究. 实验生物学报, 24 (1): 1~13
韩森, 田国伟, 申家恒(1997). 桔梗胚乳吸器结构研究. 西北植物学报, 17 (2): 147~151
郝建华, 柳雨荣(1996). 金针菜珠心、珠被的发育研究. 甘肃科技, 12 (6): 11~13
黄衡宇, 龙华, 李鹞(2009). 小蓬草的胚胎学研究. 武汉植物学研究, 27 (3): 233~241
江莎, 郑书馨, 刘龙会, 赵娜, 高玉葆, 古松(2011). 黄顶菊的大孢子发生、雌配子体与胚胎发育. 热带亚热带植物学报, 19 (1): 26~32
孔冬梅, 沈海龙, 吕晋慧(2008). 水曲柳雌花发育、大孢子发生及胚胎发育的解剖学观察. 植物研究, 28 (4): 387~392
李卫芳, 张明农, 陈刚, 王忠, 顾蕴洁(1999). 烟草种子种皮及表面花纹的形成过程研究. 烟草科技, (1): 32~35
刘建全(2001). 款冬的胚胎学. 西北植物学报, 21 (3): 520~525
刘林德, 王仲礼, 田国伟, 申家恒(1998). 刺五加胚和胚乳发育的研究. 植物分类学报, 36 (4): 298~304
罗丽娟, 葛皓, 邱德勃(2003). 柱花草内珠被、胚柄及胚乳细胞的程序性死亡. 热带作物学报, 24 (1): 59~62
孟颖(2008). 核桃楸(*Juglans mandshurica* Maxim.)胚胎学研究[硕士学位论文]. 哈尔滨: 东北林业大学
秦格尔, Цингер НВ (1962). 种子及其发育和生理学特性. 北京: 科学出版社, 230~319
曲波, 许玉凤, 邵美妮, 翟强, 张春宇, 李冬华(2004). 虎眼万年青胚珠及胚囊发育的研究. 沈阳农业大学学报, 35 (1): 7~9
申家恒, 李伟, 于春光, 李冉俐, 房宇, 樊庆颖, 孔艳辉(2010). 大车前胚乳与胚发育的细胞胚胎学研究. 园艺学报, 37 (11): 1818~1828
申家恒, 殷华, 连永权, 陈绍裘(1989). 甜叶菊的受精作用及胚和胚乳的早期发育. 植物学报, 31 (3): 165~170
苏光瑞, 高洪晓, 刘建斌(2011). 欧洲丁香杂交胚和胚乳发育过程的形态研究. 北京农学院学报, 26 (2): 41~46
谭敦炎, 于喜凤, 田允温(1996). 短命植物蝎尾菊的胚胎学研究I: 大孢子发生、雌配子体发育及多糖动态. 新疆农业大学学报, 19 (1): 8~15
王兰, 任一龙(1987). 大头茶的大小孢子发生及雌雄配子体发育. 西南师范大学学报, (4): 127~134
王庆成, 刘霞, 李宗新, 刘开昌(2008). 种植密度对玉米种皮形态建成及胚乳淀粉粒发育的影响. 中国农业科学, 41 (8): 2506~2512
王艳杰, 申家恒(2007). 柴胡大、小孢子发生及雌、雄配子体发育. 植物学通报, 24 (3): 425~432
王仲礼, 刘林德, 田国伟, 申家恒(1999). 短柄五加胚和胚乳发育的

- 研究. 植物研究, 19 (1): 40~47
- 王自芬, 任毅(2007). 被子植物胚珠研究进展. 植物学通报, 24 (1): 49~59
- 翁裕佳(1988). 豆薯(*Pacliyrhizus erosus* (L.) Urban)小孢子发生及雄配子体的形成. 西南农业大学学报, 10 (3): 314~318
- 徐涛, 王跃华, 司马永康, 郭成(2005). 厚皮香大孢子发生与雌配子体形成. 云南大学学报(自然科学版), 27 (3): 261~266
- 许珂, 江莎, 古松, 赵娜, 任艳萍, 郑书馨, 李清河(2009). 金银忍冬 [*Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim]胚和胚乳的发育. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 30 (2): 31~34
- 杨弘远(1989). 金鱼草珠被绒毡层壁囊的分离与鉴定. 植物学报, 31 (11): 817~823
- 杨琴军, 黄燕文, 李和平(2003). 桂花胚和胚乳发育过程的研究. 华中农业大学学报, 22 (2): 175~178
- 杨远媛(2008). 油松雌配子体游离核有丝分裂的细胞学研究[博士论文]. 北京: 北京林业大学
- 张秋艳, 郑宝江(2008). 暴马丁香大孢子发生及雌配子体发育的研究. 佳木斯大学学报(自然科学版), 26 (3): 425~428
- 张英涛, 杨海东, 陈朱希昭(1996). 绒毡层研究进展. 植物学通报, 13 (4): 6~13
- Bedinger P (1992). The remarkable biology of pollen. *Plant Cell*, 4: 879~887
- Bhandari NN (1984). The microsporangium. In: Johri BM (ed). *Embryology of Angiosperms*. Berlin: Springer-Verlag, 53~122
- Bouman F (1984). The ovule. In: Johri BM (ed). *Embryology of Angiosperms*. Berlin: Springer-Verlag, 123~158
- Brown RH, Nickrent DL, Gasser CS (2010). Expression of ovule and integument-associated genes in reduced ovules of Santalales. *Evol Dev*, 12 (2): 231~240
- Chamberlin MA, Horner HT, Palmer RG (1993). Nutrition of ovule, embryo sac, and young embryo in soybean: an anatomical and autoradiographic study. *Can J Bot*, 71 (9): 1153~1168
- Chehregani A, Mohsenzadeh F, Tanaomi N (2011). Comparative study of gametophyte development in the some species of the genus *Onobrychis*: Systematic significance of gametophyte futures. *Biologia*, 66 (2): 229~237
- Dean G, Cao YG, Xiang DQ, Provart NJ, Ramsay L, Ahad A, White R, Selvaraj G, Datla R, Haughn G (2011). Analysis of gene expression patterns during seed coat development in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 4 (6): 1074~1091
- De-Paula OC, das Graças Sajo M (2011). Morphology and development of anthers and ovules in *Croton* and *Astraea* (Euphorbiaceae). *Nord J Bot*, 29: 505~511
- Endress PK, Igersheim A (1999). Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots. *Bot J Linn Soc*, 130: 305~393
- Endress PK, Matthews ML (2006). First steps towards a floral structural characterization of the major rosid subclades. *Plant Syst Evol*, 260: 223~251
- Johri BM (1984). *Embryology of Angiosperms*. Berlin: Springer-Verlag, 319~376
- Kapil RN, Tiwari SC (1978). The integumentary tapetum. *Bot Rev*, 44 (4): 457~490
- Kelley DR, Gasser CS (2009). Ovule development: genetic trends and evolutionary considerations. *Sex Plant Reprod*, 22 (4): 229~234
- Mascarenhas JP (1989). The male gametophyte of flowering plants. *Plant Cell*, 1 (7): 657~664
- Pacini E, Franchi GG, Hesse M (1985). The tapetum: its form, function and possible phylogeny in *Embryophyta*. *Plant Syst Evol*, 149: 155~185
- Papini A, Mosti S, Brighigna L (1999). Programmed-cell-death events during tapetum development of angiosperms. *Protoplasma*, 207: 213~221
- Piffanelli P, Ross JHE, Murphy DJ (1998). Biogenesis and function of the lipidic structures of pollen grains. *Sex Plant Reprod*, 11 (2): 65~80
- Rafińska K, Bednarska E (2010). Localisation pattern of homogalacturonan and arabinogalactan proteins in developing ovules of the gymnosperm plant *Larix decidua* Mill. *Sex Plant Reprod*, 24 (1): 75~87
- Reiser L, Fischer RL (1993). The ovule and the embryo sac. *Plant Cell*, 5 (10): 1291~1301
- Rosellini D, Lorenzetti F, Bingham ET (1998). Quantitative ovule sterility in *Medicago sativa*. *Theor Appl Genet*, 97 (8): 1289~1295
- Schneitz K, Hülskamp M, Kopczak SD, Pruitt RE (1997). Dissection of sexual organ ontogenesis: a genetic analysis of ovule development in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 124: 1367~1376
- Schrauwen JAM, Mettenmeyer T, Croes AF, Wullems GJ (1996). Tapetum-specific genes: what role do they play in male gametophyte development? *Acta Bot Neerl*, 45 (1): 1~15
- Shi DQ, Yang WC (2011). Ovule development in *Arabidopsis*: progress and challenge. *Plant Biol*, 14: 74~80
- Srinivasan AR (1941). Cyto-morphological features of *Limnanthemum cristatum* Griseb. and *Enicostemma littorale* Blume. *Proceedings: Plant Sci*, 14 (6): 529~542
- Stockmeyer K, Kempken F (2006). Biotechnology: Engineered male sterility in plant hybrid breeding. *Prog Bot*, 67 (2): 178~187
- Takhtajan A (1991). *Evolutionary Trends in Flowering Plants*. New York: Columbia University Press, 241
- Valtueña FJ, Rodríguez-Riaño T, Ortega-Olivencia A (2011). Ephemeral and non-ephemeral structures during seed development in two *Cytisus* species (Papilionoideae, Leguminosae). *Plant Biosyst*, 145 (1): 98~105
- Wilson VR, Owens JN (2003). Histology of sterile male and female cones in *Pinus monticola* (western white pine). *Sex Plant Reprod*, 15 (6): 301~310
- Wu S, O'Leary SJB, Gleddie S, Eudes F, Laroche A, Robert LS (2008). A chalcone synthase-like gene is highly expressed in the tapetum of both wheat (*Triticum aestivum* L.) and triticale (\times *Triticosecale* Wittmack). *Plant Cell Rep*, 27 (9): 1441~1449
- Yurukova-Grancharova P, Yankova-Tsvetkova E, Baldjiev G, Baragan MC (2011). Reproductive biology of *Atropa belladonna*: embryological features, pollen and seed viability. *Phytol Balcan*, 17 (1): 101~112
- Zhang Z, Zhu J, Gao J, Wang C, Li H, Li H, Zhang H, Zhang S, Wang D, Wang Q et al (2007). Transcription factor *AtMYB103* is required for anther development by regulating tapetum development, callose dissolution and exine formation in *Arabidopsis*. *Plant J*, 52: 528~538