

黑边假龙胆的胚胎学研究*

刘建全 何廷农

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要 系统报道黑边假龙胆(*Gentianella azurea* (Bunge) Holub)的胚胎发育过程,用以讨论假龙胆属长期存在争议的分类和系统发育问题。黑边假龙胆花药4室;药壁发育属双子叶型;绒毡层单型起源,细胞单核,属腺质绒毡层;花药壁表皮层宿存,药室内壁减缩。小孢子母细胞减数分裂为同时型,四分体的排列为四面体型;成熟花粉3-细胞型。子房为2心皮,1室,减缩的侧膜胎座,胚珠4列。薄珠心,单珠被,横生胚珠,大孢子母细胞减数分裂形成的4个大孢呈直列式排列,其中合点端的大孢子具功能。胚囊发育为蓼型。珠心冠原存在。极核在受精前融合为次生核,反足细胞宿存、分裂为8~12个、每个细胞均多核和异常膨大,反足细胞形成的吸器明显。雄蕊先熟。异花传粉,珠孔受精。花粉管进入胚囊时不破坏助细胞,助细胞宿存;一个精核和次生核的融合几乎发生在另一个精核和卵细胞核融合的同时。受精作用属于有丝分裂前配子体融合类型。胚乳为核型,胚乳核分裂同步,每核含2~3个核仁。胚胎发育为茄型酸浆I变型。成熟种子中胚只发育至球形胚阶段。反足细胞在合子分裂之后才开始退化;在胚的发育过程中反足细胞在胚乳层之外形成一层染色深类似“外胚乳”的结构。和龙胆属比较,假龙胆属具有如下不同的特征:绒毡层单型起源,典型的腺质绒毡层,无“类胎座”和“横格”,单层;减缩侧膜胎座,胚珠4列,横生胚珠;珠心冠原存在;反足细胞异常膨大,形成内多倍体和多核,并在胚乳核之外形成一层类似“外胚乳”的结构;花粉管进入胚囊时不破坏助细胞;胚胎发育为茄型酸浆I变型等。胚胎学研究结果表明假龙胆与龙胆属的亲缘关系较远,分类等级上作为一独立的属较合适,在系统位置上它与龙胆属可能不在同一条进化线上。

关键词 黑边假龙胆, 胚胎学, 分类, 系统学

EMBRYOLOGICAL STUDIES OF GENTIANELLA AZUREA

LIU Jian-Quan, HE Ting-Nong

(Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001)

Abstract This paper reports systematically the embryology of *Gentianella azurea*(Bunge.) Holub. The results are used to discuss the systematic position of *Gentianella*. Anthers are tetrasporangiate. The development of anther walls conforms to the dicotyledonous type. All the tapetum cells origin from the primary parietal cells and the tapetum is single-originated. Tapetal cells are uninucleate and conform to secretory type. The epidermis persists but the endothecium reduces. Cytokinesis in the microsporocyte meiosis is simultaneous type and microspore tetrads are tetrahedral. Pollen grains are 3-celled. The ovary is bicarpellum, unilocular with 4-seriate ovules on reduced parietal

·国家自然科学基金资助项目

1995-04-20 收稿, 1995-09-07 修回

placentae. The ovule unitegmic tenuinucellar and hemianatropous. The embryo sac originates from the single-archesporial cell. The chalazal megaspore in linear tetrad is the functional megaspore. The development of embryo sac is of the *Polygonum* type. Epistase is found. Before fertilization, two polar nuclei fuse into a secondary nucleus. Three antipodal cells persist and divide to form 8~12 cells and contain more than 3 nuclei. The size of the antipodal cell is enlarged several times than that of the normal cell. The haustorium formed by antipodal cells is distinct. Flowers are protandrous. Fertilization is porogamy. The pollen tube does not break any synergid and two synergids persist during fertilization. Two sperms almost simultaneously fuse with the egg cell and secondary nucleus to form the zygote and the primary endosperm nucleus respectively. The fertilization corresponds to premitotic syngamy type. The development of the endosperm is of Nuclear type. The endosperm nuclei divide simultaneously and each nucleus contains 2~3 nucleoli. The embryogeny corresponds to the Soland type *Physalis* I variation type. The antipodal cells form a layer like "out endosperm" just out of the endosperm nuclei layer and the degeneration starts from the division of the zygote. *Gentianella* differs from *Gentiana* in following embryological characters: single-originated and secretory tapetum without placentoids and trabeculae; the persistent epidermis but reduced endothecium; typical secretory type of the tapetum; 3-celled pollen when shed; 4-seriate ovules on reduced parietal placentae; hemianatropous ovules; distinct epistase; 8~12 persistent multiple multinucleate highly enlarged and haustorial antipodal cells; the pollen tube not breaking any synergid and two synergids persisting during fertilization; having the embryogeny of the Soland type *Physalis* I variation type; each endosperm nucleus with 2~3 nucleoli; the antipodal cells forming a layer like "out endosperm" just out of the endosperm nucleus layer and degenerating after the division of the zygote. Embryological research indicates that *Gentianella* has a distant relationship to *Gentiana* and it should be treated as a separated genus. Two genera may be at different evolutionary lines.

Key words *Gentianella azurea*, Embryology, Taxonomy, Systematics

假龙胆属 (*Gentianella* Moench) 曾被置于龙胆属 (*Gentiana* L.) 中, 该属的成立与否以及系统位置长期存在争议 (Ho 等, 1990; 何廷农, 1988; Zuev, 1990, 1985; Pringle, 1978; Philipson, 1972; Gillet, 1957)。关于该属的胚胎学, 除 Shamrov (1988) 报道了 *Gentianella campestris* (L.) Borner 成熟胚囊的结构以外, 其余胚胎学特征均无记载。我们这里较详细地报道了藏药黑边假龙胆 (*Gentianella azurea* (Bge.) Holub) 有性生殖全过程, 对以往该属胚胎学资料给予补充, 试图以此为据来讨论该属和龙胆属之间的亲缘关系, 同时也为藏药黑边假龙胆的开发利用及引种栽培提供基础资料。

材料和方法

研究材料采自青海湟中县拉鸡山 (见证标本刘建全 009 存于中国科学院西北高原生物研究所标本室)。将不同发育时期的花蕾、开花后的子房以及种子固定于 FAA 固定液中。经爱氏苏木精整体染色和番红-固绿对染。常规石蜡法制片, 切片厚度 7~12 μm 。观察与照相均在 Olympus BH2 型显微镜下进行。

观察结果

小孢子发生及雄配子体发育

小孢子发生 黑边假龙胆的每朵花有 5 个雄蕊。幼小雄蕊横切面呈四方形。在花药 4 个角隅表皮下出现 5~7 列孢原细胞。孢原细胞经平周分裂形成初生壁细胞和初生造胞细胞。少数初生造胞细胞经垂周分裂形成次生造胞细胞, 再发育形成小孢子母细胞; 而绝大多数初生造胞细胞直接发育形成小孢子母细胞(图版 I: 1~3)。小孢子母细胞经减数分裂形成四面体型的四分体(图版 I: 5), 胞质分裂为同时型。同一药室内小孢子的发育基本同步, 同一花药内, 4 个药室间的发育时期略有不同, 而每一朵花的各个花药之间小孢子的发育彼此相差一个时期左右。

雄配子体发育 小孢子从四分体释放后, 成为游离小孢子, 此时小孢子核位于中央, 周围出现小液泡。随着进一步的发育, 小液泡融合形成大液泡, 核靠近壁的一侧(图版 I: 6)。接着进行有丝分裂, 形成营养核和生殖核。生殖核靠近细胞壁, 而营养核则靠近细胞中央。营养细胞和生殖细胞之间的壁在光镜下不清楚。生殖细胞不久脱离细胞壁, 游离于营养细胞中。生殖细胞再进行一次分裂形成两个精子(图版 I: 7); 散粉时, 花粉为 3-细胞。花粉极面近球形, 条状纹饰, 三孔沟。

花药散粉时, 雌配子体只发育至 4 核胚囊和 8 核胚囊时期, 胚囊尚未完全成熟。雄蕊早熟。花粉传粉 2~3 天。

花药壁的发育 孢原细胞经过一次平周分裂形成初生壁细胞和初生造胞细胞。初生壁细胞经过分裂形成外层和内层。内层直接发育成绒毡层, 外层平周分裂一次, 分别形成药室内壁和中层。中层细胞再平周分裂形成 2 层中层细胞。其药室内壁和中层细胞均来源于初生壁细胞外层的平周分裂, 因此, 黑边假龙胆花药壁的发育属双子叶型(Davis, 1966)。绒毡层细胞完全来源于初生壁细胞的内层, 因此是单型起源(图版 I: 1,2)。成熟花药壁由 5 层细胞组成: 表皮层, 药室内壁, 中层 2 层和绒毡层(图版 I: 2,3)。小孢子母细胞减数分裂前期, 中层细胞被挤压成扁平状, 逐渐趋向解体。绒毡层细胞多为单核(图版 I: 3), 极少数情况下形成双核; 在四分体时期开始原位退化(图版 I: 4), 所以绒毡层属腺质型。花粉成熟时, 花药壁表皮层细胞完整, 柱状伸长, 纤维状加厚; 而药室内壁减缩, 纤维状加厚不明显(图版 I: 8)。

大孢子发生和雌配子体发育

子房上位, 2 心皮, 一室。多胚珠、薄珠心、单珠被, 横生胚珠。

胚珠的发育和大孢子发生 雌蕊分化初期, 从幼小的花蕾横切面上可以看到两心皮腹缝线两侧各着生一系列胚珠, 共 4 列; 4 条腹维管束离腹缝线较远, 胚珠离腹缝线较近(图版 IV: 11)。在龙胆科中胚珠列数最少, 这种胎座类型被称为减缩侧膜胎座(Gopal 等, 1962; Eames, 1961; Puri, 1952)。胎座上形成胚珠原基, 原基的前端发育成珠心, 基部发育成珠柄。大孢子母细胞时期, 珠心基部产生珠被原基(图版 II: 1)。珠被原基向上发展, 大孢子母细胞减数分裂结束时, 珠被将珠心包围, 但没形成明显的珠孔。随着胚珠的发育, 至胚囊完全成熟时, 胚珠的长轴与珠柄成近垂直的状态, 成为横生胚珠。此外, 在成熟胚囊的珠孔端还发现珠心冠原, 珠心冠来源于珠心组织, 细胞质浓厚、核较大、壁加厚, 象帽状盖着胚囊的顶端(图版 IV: 10), 这一特殊结构与 Shamuov(1988)报道的结果是一致的。未发现珠被绒毡层。珠被表皮未特化, 但参与种皮的形成。

单一孢原细胞位于珠心表皮之下。孢原细胞直接发育为大孢子母细胞(图版 II: 1), 故黑边假龙胆为薄珠心类型。大孢子母细胞减数分裂形成的四分体呈直列式排列, 珠孔端的 3 个大孢子退化, 合点端大孢子发育为功能大孢子(图版 II: 2)。

雌配子体发育 功能大孢子经单核胚囊, 发育为二核胚囊(图版 II: 3)、四核胚囊(图版 II: 4), 最后形成八核胚囊(图版 II: 5,6); 所以黑边假龙胆的胚囊发育属蓼型。

八核胚囊中合点端和珠孔端各有一核移向胚囊中央,并融合形成次生核(图版 II: 8~11);反足细胞分裂为 8~12 个,每个细胞均异常膨大,为一般细胞的 4~5 倍,细胞内仅核分裂,形成内多倍体,每个核常含 3~4 个核仁(图版 II: 11~13; 图版 III: 1~8)。反足细胞分裂后,从合点端沿胚囊壁逐渐向珠孔端扩展,在胚囊的外面排列成一层十分类似“外胚乳”的结构(图版 III: 1);反足细胞形成的反足吸器明显,并嵌入珠孔端珠心壁(图版 II: 11, 12)。成熟胚囊由 2 助细胞、1 卵细胞、靠近卵的次生核所形成的中央细胞及 8~12 个膨大反足细胞组成(图版 II: 7~13; 图版 III: 1~3)。

受精作用

黑边假龙胆的雌雄配子体发育不同步,雄蕊先熟,显然为异花传粉。柱头开放时,同一朵花中的花药散粉已基本结束;柱头异花受粉后,花冠也随之不再开放。花粉管通过珠孔进入胚囊,但并不破坏助细胞(图版 III: 6),而是拐到一侧,在胚囊壁和助细胞之间进入胚囊,于卵和次生核的侧面释放二精子(图版 III: 4),因此黑边假龙胆虽为珠孔受精,但明显不同于典型的珠孔受精,后者是通过破坏一助细胞进入胚囊(胡适宜,1980)。黑边假龙胆的这种受精方式也见于龙胆属的东北龙胆(*Gentiana mashurica*),但在东北龙胆中这种方式只是在少数情况下才发生(朱学红等,1989b)。二精子分别与卵和次生核融合(图版 III: 4~8),形成合子和初生胚乳核。二者的融合过程几乎是同时进行。助细胞的退化在双受精过程中开始进行,在双受精结束之后还可见到宿存的助细胞。合子和初生胚乳核均具有很短的休眠时间。

胚的发育

黑边假龙胆胚的发育如图 1 所示。合子第 1 次横裂形成顶细胞和基细胞的二细胞原胚(图版 IV: 1),合子第 1 次横裂的两细胞十分均等。紧接着,顶细胞和基细胞同时进行第 2 次均等的横分裂,形成一直线型排列的 4 细胞原胚(图版 IV: 2),4 细胞依次为 L, L', M, Ci。4 细胞原胚顶端进行第 3 次横裂,形成直线型的 8 细胞(L1, L2, L'1, L'2, M1, M2, Ci1, Ci2)原胚(图版 IV: 3)。8 细胞原胚的顶端 4 个细胞(L1, L2, L'1, L'2)再次横裂,形成 12 个细胞的直线型多细胞原胚。12 个细胞直线型多细胞原胚的顶端 10 个细胞(L1, L2, L'1, L'2, M1, M2)同时纵裂,而基部两细胞(Ci1, Ci2)不分裂(图版 IV: 4~5)。由 L1 和 L2 组成的 4 列细胞横裂和纵裂,最后形成茎尖原基(Pvt)和子叶原基(Pco);L'1 和 L'2 组成的 4 列细胞多次横裂和纵裂形成较长的上下胚轴原基(Phy);M1 横裂和纵裂两次形成根冠层(Co);Ci1 和 Ci2 首先纵裂一次,然后再横裂两次,与横裂两次的 M2 共同组成胚柄(S)(图版 IV: 5; 图 1)。由于在黑边假龙胆胚的发育过程中,基细胞分裂而来的细胞未参与胚的形成,4 细胞原胚顶端的一细胞(L)最终只形成茎尖和子叶原基,第 3 代细胞为 8 细胞直线形排列,因此黑边假龙胆胚的发育应属茄型酸浆 I 型(Johansen, 1950)。

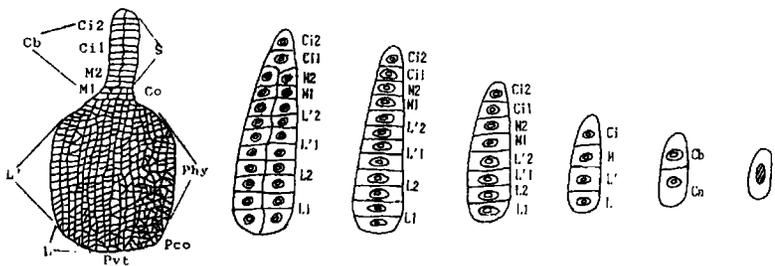


图 1 黑边假龙胆胚的发育

Fig. 1 The embryonic development of *G. azurea*

胚体发育缓慢,细胞体积小,细胞质浓厚,染色较深。当种子从果实内散出时,胚只发育到球形胚阶段(图版 IV: 8)。

胚乳的发育

胚乳发育属核型。初生胚乳核的休眠时间短。初生胚乳核经过多次同步有丝分裂(图版 IV: 6), 形成大量的游离胚乳核。胚乳核沿宿存反足细胞的内部排列为—层(图版 III: 9)。珠孔端和合点端的胚乳核数目相差不大。游离胚乳核是在多细胞原胚之后, 球形胚早期才开始形成细胞壁的; 在 20~30 多细胞原胚时, 胚乳核仍还处于游离状态。细胞壁是从胚囊的周缘以自由壁的方式向内和合点端进行扩展的, 这与龙胆属中东北龙胆和秦艽 (*Gentiana macrophylla* Pall.) 的胚乳核细胞壁形成方式类似(李惠娟等, 1994; 朱学红等, 1989b)。种子成熟时, 种皮细胞只有一层, 种子内含有大量的胚乳细胞, 仅球形胚周围的胚乳细胞被胚所吸收(图版 IV: 8)。大量胚乳细胞的存在为种子的后熟作用及萌发提供了充分的准备。

在合子分裂时, 反足细胞在游离胚乳核之外形成明显的一层染色较深, 类似外胚乳的结构(图版 IV: 1)。之后, 反足细胞从近珠孔端向合点端方向开始退化, 核变得模糊, 核仁不清楚(图版 IV: 2)。至球形胚时还能发现反足细胞及反足吸器的遗迹。随着反足细胞的退化, 胚乳核或胚乳细胞则通过有丝分裂占据其空间。此外, 它们还在合点端嵌入反足细胞之内, 形成一类似吸器的结构(图版 III: 9)。

讨 论

反足细胞在龙胆科中的变化及其进化意义

Davis (1966) 总结龙胆科中胚胎学特征时指出, 龙胆科中绝大多数分类群的反足细胞早逝。Rao 等 (1982) 发现龙胆科中属间反足细胞的变化较大, 从早逝到大量增殖以及形成明显的反足吸器。李惠娟等 (1994) 在龙胆属的秦艽中也发现宿存的反足细胞。黑边假龙胆的反足细胞分裂为 8~12 个, 从合点端沿胚囊壁逐渐向珠孔端扩展, 排列在胚囊的外面, 形成一层十分类似“外胚乳”的结构, 反足细胞分裂后, 每个细胞均异常膨大, 为一般细胞的 4~5 倍, 细胞内核分裂形成内多倍体, 每个核常含 3~4 个核仁; 反足细胞形成的反足吸器明显, 嵌入珠孔端珠心壁; 反足细胞的退化是在 2 细胞原胚以后才进行的。这种情况明显不同于已报道的龙胆科中其余属的反足细胞。因此, 我们认为反足细胞的变化可以作为探讨龙胆科分类与系统演化的标准之一。

反足细胞超微结构研究发现, 反足细胞富含线粒体、质粒、多潴泡的高尔基体、蛋白质、过氧化物酶、细胞色素氧化酶、抗坏血酸、硫化化合物和淀粉, RNA 含量较少; 与珠心细胞相连的细胞壁有类似丝状器的壁内突, 有传递细胞 (Transfer cell) 的特点; 反足细胞的这些特点表明它们是很高合成活性的细胞, 与其它营养组织如花药绒毡层、珠被绒毡层等结构一样, 通过多核、内多倍体的形成, 对胚囊和胚的发育起能量和营养物质的贮存与转运作用 (Kapil 等, 1981)。黑边假龙胆反足细胞的研究表明, 反足细胞退化是在 2 细胞原胚以后才进行的, 并且其退化是从珠孔端向合点端进行的; 在反足细胞退化之前, 胚乳核未发现任何退化的痕迹, 而且游离胚乳核还嵌入合点端反足细胞之内形成吸器的结构, 因此, 我们认为黑边假龙胆的反足细胞在胚和胚囊的发育过程中, 早期通过反足吸器吸收珠心营养, 然后在胚胎的发育中一方面直接分解供给胚胎的发育, 另一方面通过胚乳将营养转移并储存于胚乳中。龙胆科反足细胞变异是与其功能的适应性相关的; 从适应反足细胞功能的完善性推测, 反足细胞早逝是较为原始的类型, 而反足细胞宿存、膨大、多核以及吸器的产生是衍生的类型。

假龙胆属的系统位置

假龙胆属曾长期置于龙胆属中, Gillet (1957) 详细论述了该属成立的理由及分类历史。Pringle (1978), Ho 等 (1990, 1988) 均先后赞成该属的成立, 并认为它与龙胆属的关系较远。而一些作者 (Philipson, 1972; Wagenitz, 1964; Hutchinson, 1959) 仍将该属置于龙胆属中。我们这里首次报道了黑边龙胆的胚胎发育过程。黑边假龙胆成熟胚囊的结构与 Shamrov (1988) 报道的 *G. campestris* 成熟胚囊的结构基本一致: 胚珠横生; 具珠心冠原; 反足细胞宿存、分裂为多个、体积膨大、多数形成内多倍体。假龙胆属和龙胆属 (李惠娟等, 1994; 朱学红等, 1989a, 1989b) 相比较, 二者具有如下不同的胚胎学特征:

(1) 假龙胆属的绒毡层为单型起源, 全部来源于初生壁细胞; 而龙胆属的绒毡层来源于初生壁细胞和药隔分生组织, 为二型起源。假龙胆属的绒毡层细胞不平周分裂, 不形成多层绒毡层细胞, 有不形成“类胎座”和“横格”的结构; 而龙胆属的绒毡层多次平周分裂, 形成 2~ 多层绒毡层细胞, 并在一些地方堆成“类胎座”(placentoides; Eames, 1961), 还有一些细胞进入药室, 形成“横格”(trabeculate; Eames, 1961) 似的不育组织。假龙胆属为典型的腺质形绒毡层, 而龙胆属为非典型的腺质绒毡层或被认为是变型绒毡层(李惠娟等, 1994)。

(2) 假龙胆属子房横切面胚珠 4 列, 为减缩侧膜胎座(Puri, 1952)。而龙胆属子房横切面有 10~ 30 列胚珠(Bouman 等, 1979; Gopal 等, 1962), 为超侧膜胎座(Puri, 1952)。假龙胆属胚珠横生, 而龙胆属胚珠倒生。假龙胆属珠心冠原存在; 在龙胆属中未发现珠心冠原。

(3) 假龙胆属花粉管进入胚囊时并不破坏一助细胞, 助细胞宿存; 而龙胆属花粉管进入胚囊时多是破坏一助细胞, 只有极少数的情况下, 两助细胞保持完整(李惠娟等, 1994; 朱学红等, 1989b)。

(4) 假龙胆属胚胎发育过程中, 顶细胞并不参与胚柄的形成, 8 细胞原胚、12 细胞原胚均为直线型排列, 胚胎发育为茄型中的酸浆 I 变型; 而龙胆属的顶细胞参与胚柄的形成, 直线型 6 细胞原胚就开始纵裂, 胚胎发育为茄型中的酸浆 II 变型(朱学红等, 1989b)。

(5) 假龙胆属反足细胞增殖为 8~ 12 个, 异常膨大, 形成内多倍体和多核, 并在胚乳核之外形成一层类似外胚乳的结构, 退化时间晚, 对胚胎的早期发育起着营养供给的作用; 尽管龙胆属的反足细胞宿存, 但只有少数情况下才增殖为 4 个, 偶肥大, 在合子分裂前退化干净; 对胚胎的早期发育无影响。

上述胚胎学特征差异表明假龙胆与龙胆属的亲缘关系较远, 在分类等级上将其作为一独立的属理应得到支持。Ho 等(1990), Gille(1957) 从形态上分析, 假龙胆属腺体位于花冠基部, 而龙胆属腺体位于子房基部; 因而假龙胆属与喉毛花属、扁蕾属、肋柱花属以及獐牙菜属等腺体位于花冠上的类群形成了一自然群, 它们之间的亲缘关系较近, 而与龙胆属的关系则相对较远; 二者是位于两条不同的进化线上。从上述的比较来看, 假龙胆属和龙胆属胚胎学特征不仅差异较大, 而且假龙胆属和龙胆属各拥有一些原始和进化的特征; 二者的进化高低单从胚胎学上较难确定, 同时也暗示二者很有可能象腺体位置所展示的一样, 是位于两条不同的进化线上; 因而在胚胎学特征上存在平行进化和趋同演化。由于其余各属的胚胎学特征记载较少, 这上推论还有待进一步的比较与验证。

致谢 本文承陈祖铨教授指导和审阅。

参 考 文 献

朱学红, 申家恒, 1989a. 东北龙胆大、小孢子发生及雌雄配子体发育(I). 哈尔滨师范大学自然科学学报, 5(3): 63

朱学红, 申家恒, 1989b. 东北龙胆的受精作用及其胚和胚乳的发育(II). 哈尔滨师范大学自然科学学报, 5(4): 58

李惠娟, 王耀芝, 1994. 秦艽的胚胎学研究. 西北植物学报, 14(4): 243

何廷农, 1988. 中国植物志第62卷. 北京: 科学出版社.

胡适宜, 1980. 被子植物胚胎学. 北京: 人民出版社.

Bouman F, Schier S, 1979. Ovule ontogeny and seed coat development in *Gentiana*. *Acta Bot Neerl*, 28: 467

Davis G L, 1966. *Systematic Embryology of the Angiosperms*. John Wiley & Sons Inc., New York.

Eames A J, 1961. *Morphology of the angiosperms*. McGraw-Hill Book Company Inc., New York.

Gillet J M, 1957. A revision of the north American species of *Gentianella* Monch. *Ann Missouri Bot Gard*, 44: 195

Gopal G, Puri V, 1962. Morphology of the flower of some Gentianaceae with special reference to placentation. *Bot Gaz*, 124: 43

- Ho T N, Liu S W, 1990. The infrageneric classification of *Gentiana* (*Gentianaceae*). *Bull Br Mus Bot*, **20**: 169
- Hutchinson J, 1959. The families of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledons, 2d ed. Clarendon Press, Oxford.
- Johansen D A, 1950. Plant Embryology. Waltham Massachusetts.
- Kapil R N, Bhatnagar A K, 1981. Ultrastructure and biology of female gametophyte in flowering plants. *Int Rev Cyt*, **70**: 291
- Lindsey A A, 1940. Floral anatomy in the *Gentianaceae*. *Amer J Bot*, **27**: 640
- Philipson W R, 1972. The generic status of the Southern hemisphere gentians. *Adv Pl Morph*, **1972**: 417
- Pringle J S, 1978. Sectional and subgeneric names in *Gentiana* (*Gentianaceae*). *Sida*, **7**: 232
- Puri V, 1952. Placentation in angiosperms. *Bot Rev*, **18**: 603
- Rao K S, Nagaraj C C, 1983. Studies in *Gentianaceae*: Microsporangium and pollen. *Can J Bot*, **61**: 324
- Shamrov I I, 1988. Ovule development and embryo sac structure characteristics in some *Gentianaceae* species. *Bot Zhurn*, **73**(1): 203
- Wagenitz G, 1964. Gentianales. In Melchio H (ed.), *Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*, ed.12, **2**: 405 Berlin.
- Zuev V V, 1985. On the systematics of the representatives Siberian genus *Gentiana* S. L. (*Gentianaceae*). *Bot Zhurn*, **70**(7): 916
- Zuev V V, 1990. On the systematics of the *Gentianaceae* family in Siberia. *Bot Zhurn*, **75**(9): 1296

图版说明

图版 I. 1~7 示花药壁及小孢子的发育。1. 花药横切面, 示小孢子母细胞; 2. 绒毡层(T)和花粉母细胞(PMC)的形成; 3. 小孢子母细胞(PMC)减数分裂前期, 中层已开始退化, 5 层花药壁细胞: 表皮层(Ep), 药室内壁(En), 两层中层(ML)和绒毡层(T); 4. 四面体型的小孢子四分体(TT), 绒毡层开始原位(T)退化, 药室内壁(En)退化以及表皮层(Ep)的特化; 5. 四面体型的小孢子四分体(TT); 6. 小孢子单核靠边期; 7. 示生殖细胞分裂形成两个精子(箭头所示); 8. 散粉前的花药壁 (3~4, 7~8, $\times 740$, 1~2, 5~6, $\times 1400$)

图版 II. 1~13. 示大孢子的发育与胚囊的分化。1. 大孢子母细胞(MMC)及单层珠被; 2. 合点端大孢子发育为功能大孢子(FM), 珠孔端 3 个大孢子退化(DM); 3. 二核胚囊(Nu)及退化的大孢子(DM); 4. 四核胚囊(Nu); 5~6. 为连续切片, 八核胚囊(Nu); 7~8. 为连续切片, 示开始分化的胚囊, 二极核(Pn)形成; 9~10. 为连续切片, 示开始分化的胚囊、二极核(Pn)形成和分裂的反足细胞(Ant); 11. 正融合的极核; 12~13. 已融合形成的次生核(SN)、卵(Eg)、助细胞(Sy)和反足细胞(Ant)。(1, 4~13, $\times 740$, 2~3, $\times 1400$)

图版 III. 1~8. 示双受精; 9. 示核型胚乳。1~3. 为连续切片, 成熟胚囊; 示卵(Eg)、二助细胞(Sy)、次生核(SN)和反足细胞(Ant); 4~5. 为连续切片; 示释放在胚囊中的二精子(Sp), 宿存完整的二助细胞(Sy); 反足细胞(Ant), 分裂为多核仁, 膨大; 6. 示二精核(Sy)靠近次生核(SN)和卵, 反足细胞(Ant)的变化及宿存的两个助细胞(Sy); 7~8. 为连续切片; 示一精核(Sp)靠近卵(Eg); 另一精核已与极核融合形成初生胚乳核(PE), 反足细胞(Ant)的膨大和一退化的助细胞(Sy); 9. 示合子(Z), 游离的核型胚乳(Fe), 宿存的反足细胞(Ant)以及核型胚乳在反足细胞间形成的类似吸器的结构。(1~9, $\times 740$)

图版 IV. 1~10. 示胚和胚乳的发育。1. 二细胞原胚, 示横裂形成的顶细胞(Ca)和基细胞(Cb), 示核型胚乳(Fe)和反足细胞(Ant); 2. 直线形 4 细胞原胚, 示核型胚乳和反足细胞; 3. 直线形 8 细胞原胚; 4~5. 16 细胞原胚; 6. 示胚乳核同步有丝分裂; 7~8. 多细胞原胚(E), 2~3 列胚柄细胞; 9. 蒴果开裂, 种子散落时的胚(E)只发育至球形胚期; 10. 示珠心冠原(Ep); 11. 4 列胚珠及腹缝线(V)。(2, 9, 10, $\times 370$; 1, 3~6, 8, $\times 740$; 11 $\times 200$)

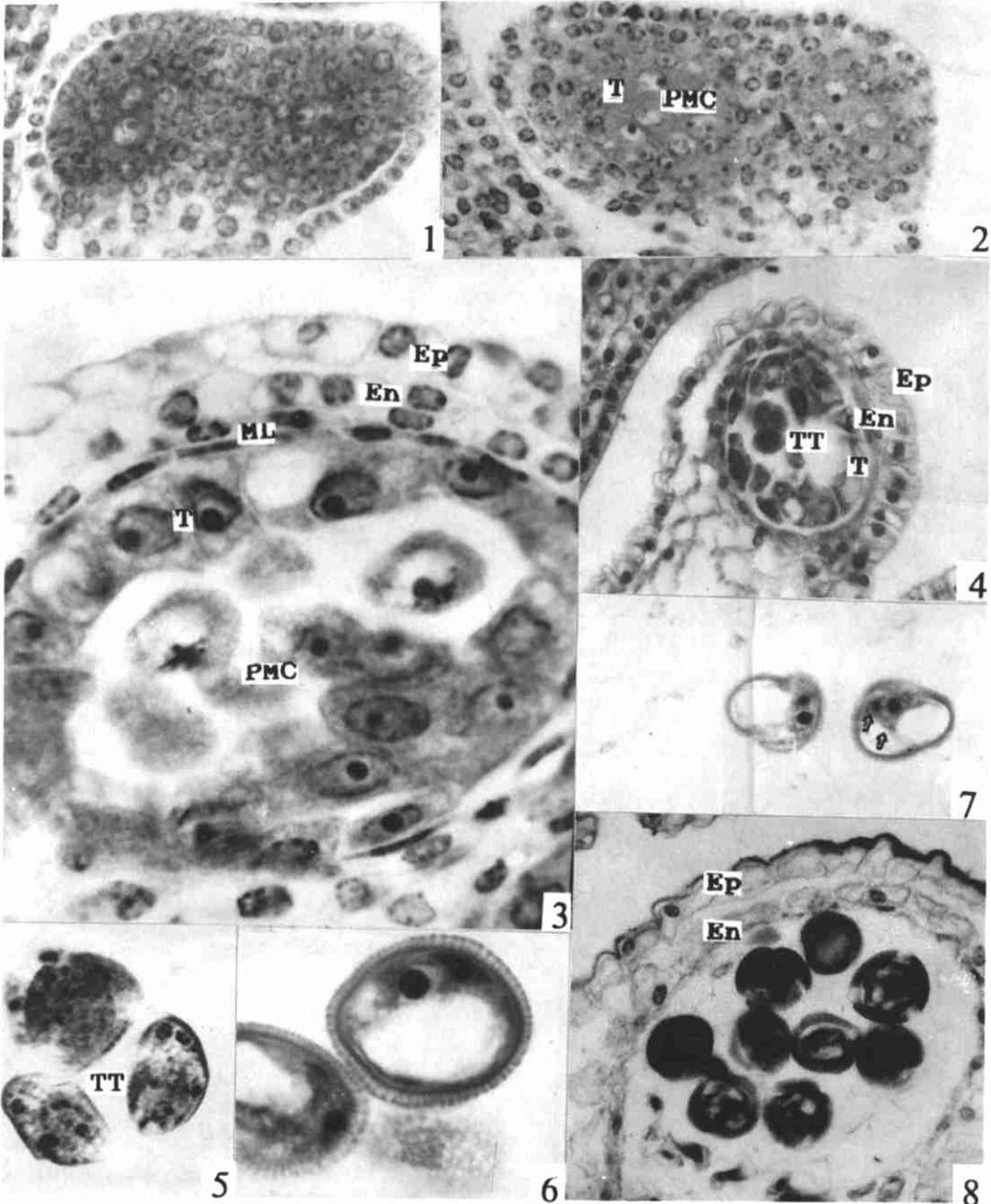
Explanation of Plates

Plate I. 1~7. Anther and microsporogenesis, TS of anther 1. Differentiated PMC under epidermis. 2. Originating of Tapetum. 3. PI of PMC meiosis. Also note 5 layers anther wall cells: epidermis (Ep), endothecium (En), 2 middle layers (ML) and Tapetum (T). 4. Tetrahedral tetrad (TT), also showing tapetum (T) degenerating. 5. Tetrahedral tetrad. 6. Singlenucleate pollen grain before first pollen mitosis, showing a large vacuolate occupying the middle and the nucleate near to the wall. 7. Showing the reproductive cell dividing to form two sperms (arrows). 8. Enlargely and fibrously developed epidermis (Ep) and degenerated endothecium (En). (3~4, 7~8 \times 740, 1~2, 5~6 \times 1400)

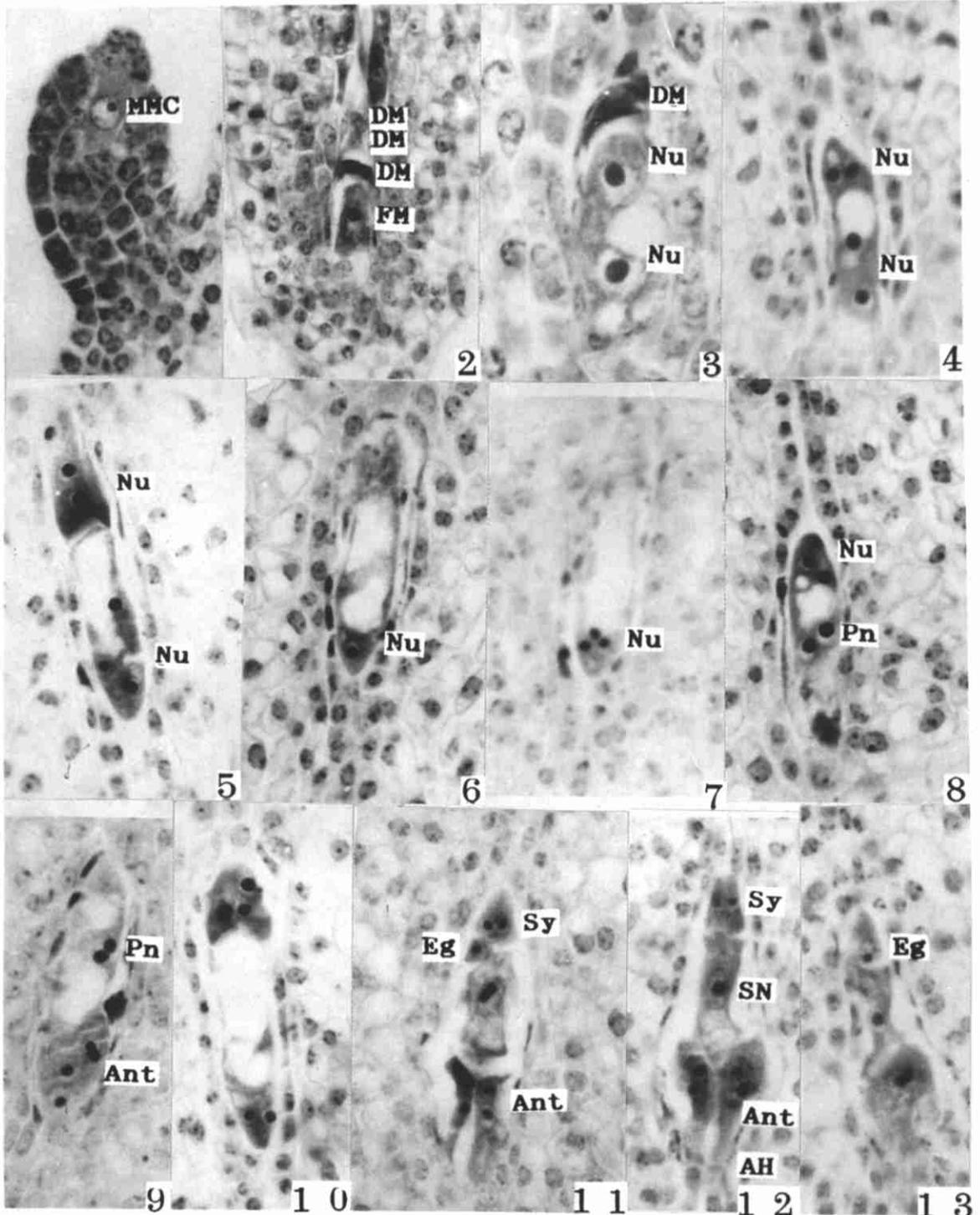
Plate II. 1~13. LS of ovaries. Ovaries, early ontogeny of ovule and development of the embryo sac. 1. A unitegmy ovule and a single megaspore mother cell (MMC). 2. The functional chalazal megaspore (FM), the other three megaspores degenerating (DM) and also showing linear megaspore tetrad. 3. The two-nucleate embryo sac and degenerating megaspores. 4. A four-nucleate embryo sac. 5~6. Successive sections of a eight-nucleate embryo sac. 7~8. Successive sections of a differentiating embryo sac showing two polar nucleus developed and moving near to each other. 9~10. Successive sections of a differentiating embryo sac showing two polar nucleus (Pn) especially showing antipodal cells divided into 5~8 nucleus. 11. The two fusing polar nucleate. 12~13. Successive sections showing the secondary nucleus and antipodal cells and antipodal haustorium having developed. (1, 4~13 \times 740, 2~3 \times 1400)

Plate III. 1~9. LS of ovaries. Fertilization in *Gentianella azurea*. 1~3. Three successive sections showing a mature embryo sac, two synergids (Sy), a egg (Eg) a secondary nucleus (SN) near to the egg and persist antipodal cells (Ant). 4~5. Two successive sections showing two sperms released, persistent multiseriate highly enlarged antipodal cells and two persistent synergids. 6. Two spems (Sp) moving near to the egg, the secondary nucleus and two persistent synergids. 7~8. Successive sections showing a sperm (Sp) in the egg, the primary endosperm (PE) and enlarged antipodal cells. 9. Showing zygote (Z), free nuclear endosperm (Fe) and persist antipodal cells. (1~9 \times 740)

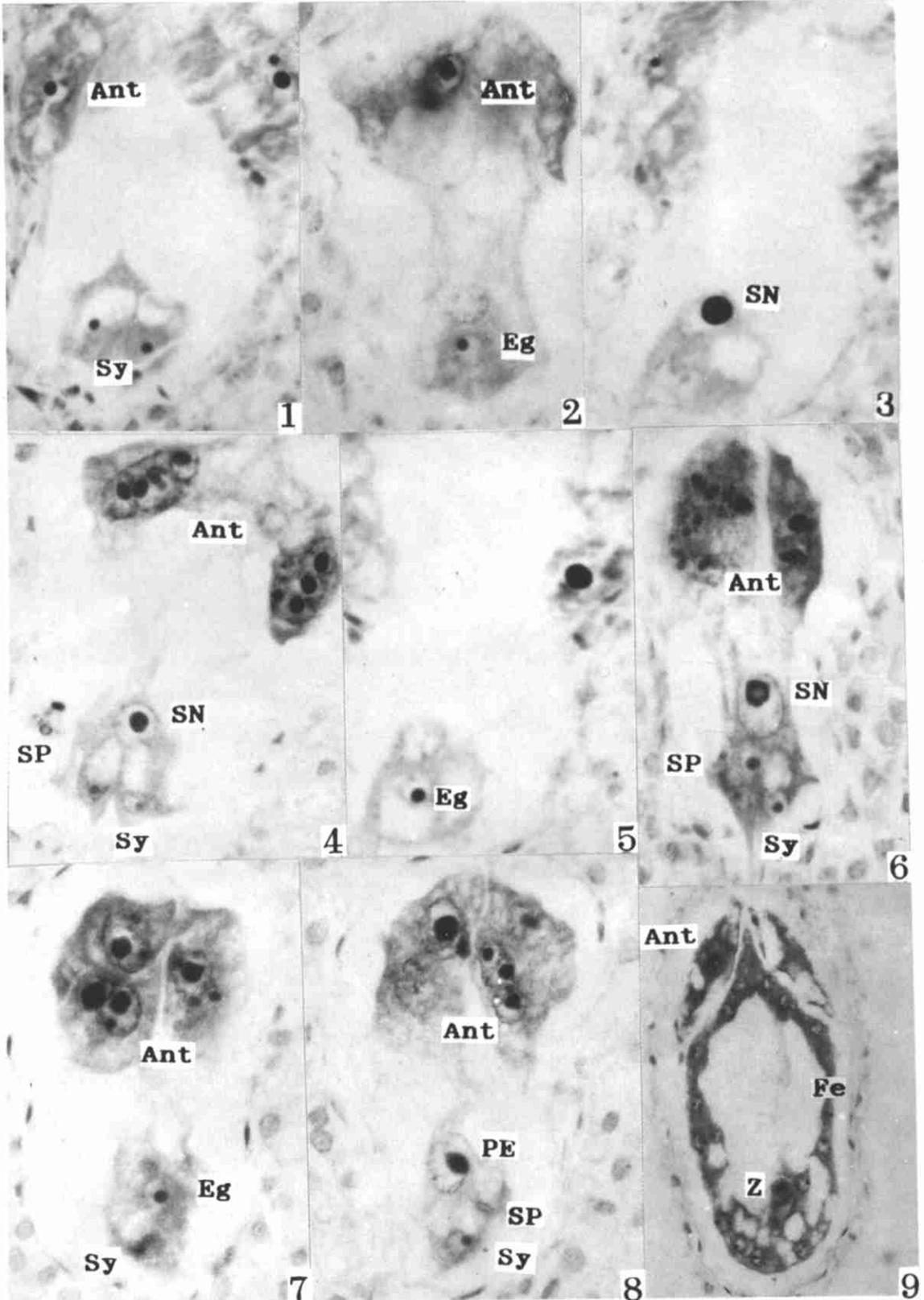
Plate IV. 1~9. Development of the embryo, endosperm and degenerating of antipodal cells, LS of ovaries. 1. A zygote divided transversely into a terminal cell (Ca) and a basal cell (Cb) showing a two-celled proembryo and nuclear endosperm. 2. A linear four-celled proembryo also showing nuclear endosperm and degenerating antipodal cells. 3. A linear eight-celled proembryo. 4~5. A 16-celled proembryo. 6. Simultaneous mitosis in free endosperm nuclei. 7~8. A poly-celled proembryo. 9. Embryo at the late globular stage when seeds released from the capsule. 10. Indicating epitase (Ep). 11. 4 rows ovules and four ventrals(V). (2, 9, 10 \times 370; 1, 3~6, 8 \times 740; 11 \times 200)



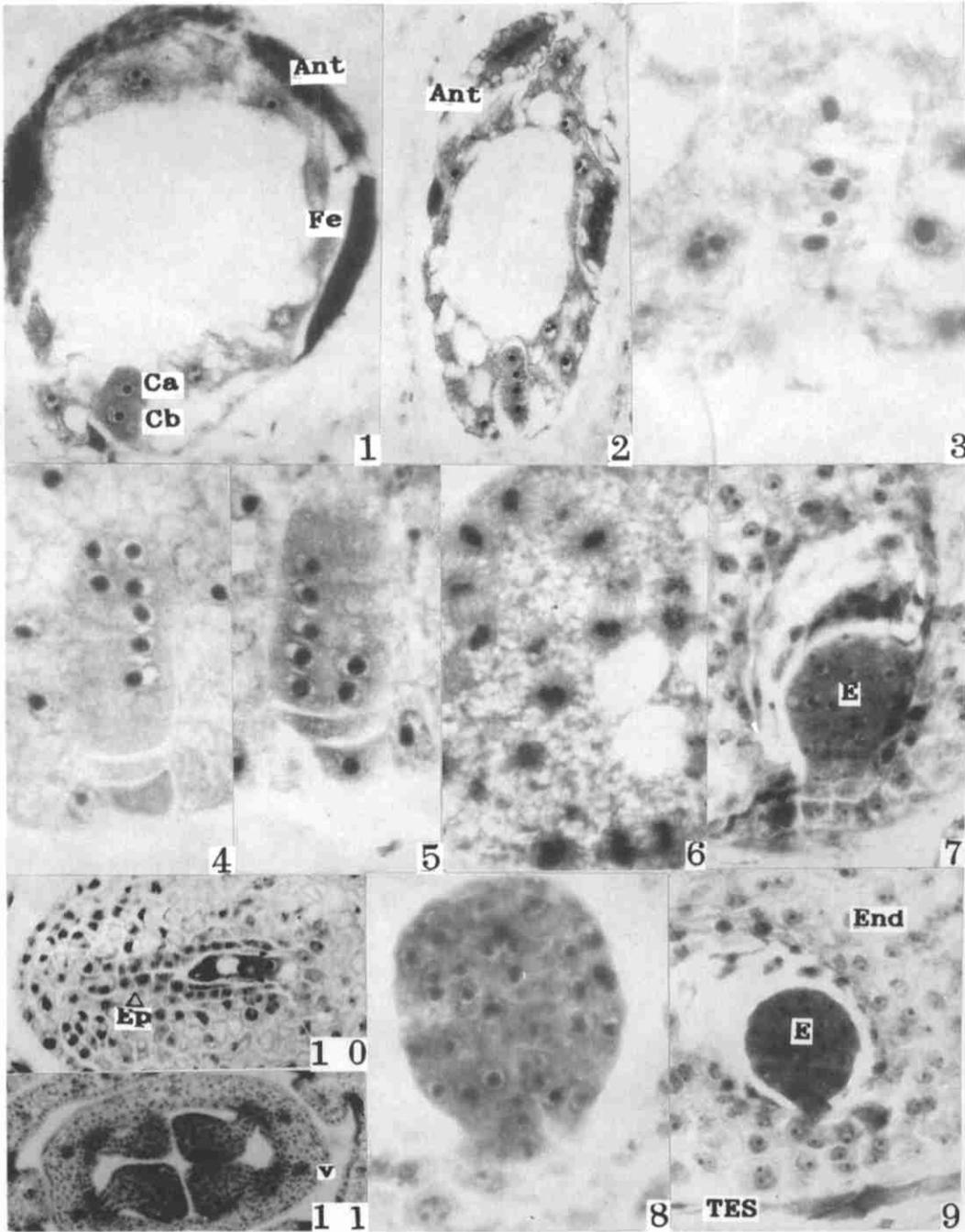
See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text