

文章编号: 1000-4025(1999)02-0234-07

线叶龙胆的胚胎学研究

何廷农, 刘建全

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要: 首次报道了龙胆属华丽组的胚胎发育过程, 其代表种线叶龙胆花药四室; 药壁发育为双子叶型; 绒毡层两型起源, 细胞具双核和多核, 绒毡层细胞 1-3 次分裂形成“横格”和“类胎座”; 原位退化, 属非典型的腺质型; 中层细胞两层; 药室内壁纤维状加厚。小孢子母细胞减数分裂为同时型, 四分体的排列主要为四面体形; 成熟花粉为 3-细胞型。子房为 2 心皮, 1 室, 超侧膜胎座。胚珠 10-15 列, 腹维管束彼此靠近, 并在中下部融合。薄珠心, 单珠被, 倒生胚珠。大孢子母细胞减数分裂形成的 4 个大孢子呈直列式排列。胚囊发育为蓼型。成熟胚囊为矩圆形。极核在受精前融合为次生核。雄蕊先熟, 异花传粉, 珠孔受精。受精作用属于有丝分裂前配子融合类型。胚乳发育为核型。胚胎发育为茄型酸浆 II 变型, 当种子散落时胚只发育至球形胚阶段。结合已有的资料, 还总结了龙胆属的胚胎学特征。

关键词: 线叶龙胆; 胚胎学; 龙胆属

中图分类号: Q 944 **文献标识码:** A

Embryology of *Gentiana lawrencei* var. *farreri*

HE Ting-nong, LU Jian-quan

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

Abstract: This paper describes systematically the embryology of *Gentiana lawrencei* var. *farreri*. Anthers are tetrasporangiate. The development of anther walls conforms to the dicotyledonous type. The tapetum cells result from the primary parietal cells and the connective tissue, therefore the origin of tapetum is dual. The development of the tapetum with binucleate and multinucleate cells is more similar to the secretory type than to the periplasmoidal type. The tapetal cells divide, elongate and project into the anther locule to form “trabeculae” and “placentoïds” which separate the anther into several

收稿日期: 1997-09-08

基金项目: 中国科学院重点项目和国家自然科学基金资助。

作者简介: 何廷农(1938—), 女, 研究员。

chambers of varying sizes There are two middle layers The epiderm is persists The cytokinesis in the microsporocyte meiosis is simultaneous type and the microspore tetrads are tetrahedral Pollen grains are 3-celled The ovary is bicarpellum and unilocular The ventral bundles are near to each other at the upper part of the ovary and fuses from the middle part down to base of the ovary. The placentation is of superficial placentae with 10-15 series of ovules The ovule is unitegmic, tenuinucellar and anatropous The embryo sac originates from the single archesporial cell The development of embryo sac is of the *Polygonum* type Before fertilization, two polar nuclei fuse into a secondary nucleus. Flowers are protandrous Fertilization is porogamous The fertilization conforms to the premitotic syngamy type The development of the endosperm is of nuclear type The embryogeny corresponds to the *Soland* type *Physalis* II variation type The present paper discusses some reproductive characters found in *G. lawrencei* var. *farreri* and summarizes the embryological characters common to the genus *Gentiana* from the systematic and evolutionary point

Key words: *Gentiana lawrencei* var. *farreri*; embryology; *Gentiana*

线叶龙胆广泛地分布于青藏高原,是青藏高原高山草甸的优势种。该种植物有性生殖微弱,主要依靠无性繁殖保持群体的延续,是高原植物在特殊生境下适应环境繁殖对策的一种典型代表。线叶龙胆隶属龙胆属华丽组,该组迄今为止未见有胚胎学的报道。本文首次报道了线叶龙胆有性生殖正常发育的过程,试图找出有性生殖的调控因子,为进一步研究高山植物特殊繁殖对策的获得与适应打下基础。线叶龙胆还是一种常用藏药,具有清热解毒等功能,藏药是我国重要的民族药,尽管对中药的胚胎学研究较多(如天麻、杜仲等),但对藏药的胚胎学研究还几乎是空白,本文研究结果可为藏药线叶龙胆的开发与利用提供生殖生物学方面的资料。结合已有的资料,还试图总结龙胆属的胚胎学特征,为进一步研究龙胆属的系统位置与亲缘关系提供证据。

1 材料和方法

研究材料主要采自青海省门源县中国科学院高寒草甸生态系统开放站(凭证标本刘健全 260,存于中国科学院西北高原生物研究所植物标本室)。在不同的时间,取不同发育时期的花蕾、小花、开花后的子房及蒴果种子,于 FAA 固定液中固定并保存。爱氏苏木精整体染色和番红-固绿对染。常规石蜡法制片。切片厚度根据发育阶段而异,厚度一般 8-12 μm 。中性树胶封片。Olympus BH-2 型光学显微镜下观察并照相。

2 观察结果

2.1 小孢子的发生与雄配子体发育

线叶龙胆每花有 5 个雄蕊。成熟的花药壁由 5 层结构组成,即表皮、药室内壁、两层中层和绒毡层(图版 I, 4)。中层和药室内壁有共同的起源(图版 I, 2, 3),药壁发育为双子叶

型^[1]。绒毡层的起源是二型的,分别来源于初生壁细胞分裂形成的内层和恢复分生能力的药隔细胞(图版 I, 3)。在小孢子母细胞前期,来源于初生壁和药隔组织的绒毡层细胞均进行有丝分裂,其中部分细胞进行 1- 2 次分裂和纵向伸长,形成一系列大小相似的细胞,并嵌在小孢子母细胞之间,将药室分隔成多个小腔,小孢子母细胞就位于绒毡层分隔的小腔内(图版 I, 4); Steffen 等^[2]称这类细胞为横格(Trabeculae)。药室角隅处的绒毡层细胞也进行反复有丝分裂,形成大量的细胞,它们堆积在一起,类似胎座结构(图版 I, 8), Steffen 等^[2]称之为药壁类胎座(Placentoids)。绒毡层细胞通常具双核,而在“横格”中少量形成多核(图版 I, 4)。绒毡层细胞退化时间早,在小孢子母细胞减数分裂时期,细胞壁开始解体(图版 I, 6, 7),但细胞核的解体较迟。药室周围的绒毡层细胞、药室中间包围小孢子的“横格”及“类胎座”绒毡层细胞(图版 I, 6- 9)均保持在原来的位置上逐渐萎缩,原生质并不溢出细胞,未发现细胞融合以及细胞位置在退化过程中的移动等状态。在药室中间见到的呈退化状态的绒毡层细胞(图版 I, 9)是早期有丝分裂进入的,而非退化后的绒毡层细胞通过流动方式进入的。从绒毡层发育后期的形态分析,线叶龙胆的绒毡层类型应为腺质型绒毡层。绒毡层细胞在二核花粉时期全部退化并吸收干净。中层退化较早。药室内壁状纤维状加厚,柱状伸长(图版 I, 10)。

孢原细胞经平周分裂形成外面的初生壁细胞和里面的初生造孢细胞(图版 I, 1)。初生造孢细胞有丝分裂(图版 I, 3)发育为小孢子母细胞(图版 I, 4, 5)。小孢子母细胞的减数分裂为同时型。小孢子四分体的排列主要为四面体形(图版 I, 7)。从四分体分离出的单核小孢子,经单核靠边期(图版 I, 11)、二细胞花粉期(图版 I, 12)发育为成熟的 3-细胞花粉(图版 I, 13)。同一药室中的小孢子发育基本相同,同一花药药室间及同一朵花的各个花药之间小孢子的发育基本同步。

2.2 大孢子发生及雌配子体发育

子房上位, 2 心皮, 1 室。幼小的花蕾呈扁平状, 子房横切面呈长椭圆形。两条腹维管束在子房中下部融合成一条(图版 II, 14), 但在上部却保持分离并彼此靠近。胎座最早在腹维管束上方形成, 并逐渐向背维管束方向扩散, 几乎占满了所有心皮内表皮。胚珠随胎座形成和扩展, 最早形成胎座的地方, 胚珠发育相对较早。子房横切面共有胚珠 10- 15 列(图版 II, 14)。这类胎座有明显的腹维管束, 胚珠的营养是来自腹维管束分枝的小维管束, 应归于侧膜胎座; 但心皮上胚珠数目多, 为超侧膜胎座(Superficial placentation)^[3- 6]。多胚珠、薄珠心(图版 II, 15)、单珠被与倒生胚珠(图版 II, 17, 18)。珠心表皮下的单个孢原细胞直接发育成大孢子母细胞(图版 II, 15)。因此, 线叶龙胆的胚珠为薄珠心类型。大孢子母细胞减数分裂形成二分体、四分体, 四分体为直线形排列(图版 II, 16)。四分体中每个大孢子均有发育为功能大孢子的情况发现(图版 II, 17, 18); 而绝大多数情况下, 靠近珠孔端的三个大孢子相继退化, 合点端的大孢子发育为功能大孢子(图版 II, 19)。功能大孢子经单核胚囊(图版 II, 20)、二核胚囊(图版 II, 21)、四核胚囊(图版 II, 22, 23)发育为八核胚囊, 八核胚囊分化形成: 两助细胞和卵组成的卵器、两极核融合形成的次生核和 3 个呈退化状态的反足细胞(图版 II, 24, 25)。线叶龙胆的反足细胞宿存时间不长, 未发现核的分裂, 形成内多倍体和体积膨大等特异性变化。同一子房内大孢子的发育及雌配子体的形成明显不同步, 子房上部的胚珠比子房下部的胚珠发育时期早, 而离腹维管束近的胚囊比远

离腹维管束的胚囊早成熟, 相差一至两个时相。

2.3 双受精作用

线叶龙胆大小孢子发育不同步。雄蕊先于雌蕊成熟。花粉散粉时, 多数雌蕊在四核或八核胚囊早期, 少数已达到八核胚囊分化时期。线叶龙胆为异花授粉。珠孔受精。受精前的次生核与卵的体积相对较大(图版 II, 27)。花粉管进入卵器释放两个精子有两种情况: 一是破坏一助细胞(图版 II, 26), 在破坏后的助细胞释放两个精子(图版 III, 28); 另一种情况是, 尽管我们没有捕捉到花粉管进入卵器的瞬间, 但发现精子已经进入次生核以及精子与卵正在融合过程时, 而此时仍能见到两个助细胞和丝状器(图版 III, 29), 推测在这种情况下花粉管并没有通过破坏一助细胞进入卵器释放精子, 类似的情况在东北龙胆^[7]、黑边假龙胆^[8]中有报道。花粉管释放出的两个精子, 一个与次生核融合; 另一个与卵核融合(图版 III, 29, 30)。

2.4 胚乳和胚发育

胚乳发育属核型(图版 III, 31- 36)。合子第 1 次分裂为横裂, 形成由顶细胞和基细胞组成的二细胞原胚(图版 III, 32)。基细胞和顶细胞同时进行第 2 次横裂形成直线形的四细胞原胚(图版 III, 33)。四细胞原胚第 3 次分裂不是 4 个细胞全部横裂, 而只有来源于顶端细胞的两个细胞进行横裂, 形成六细胞原胚(图版 III, 34, 35)。这一点与龙胆属的秦艽^[9]和东北龙胆^[10]相似, 而与黑边假龙胆^[8]、喉毛花^[11]和湿生扁蕾^[12]不同, 后三种植物的四细胞原胚第 3 次分裂是 4 个细胞全部横裂, 形成八细胞原胚。线叶龙胆的线形六细胞的顶端四细胞同时纵裂为两个细胞, 而基部的两细胞不纵裂, 形成十细胞的多细胞原胚, 此时原胚仍然为六列(图版 III, 36)。六列多细胞原胚的顶端四列细胞多次分裂形成胚的本体, 最下面来自二细胞原胚中基细胞的两个细胞直接发育为胚柄。线叶龙胆在胚的发育过程中, 来自基部的细胞未参与胚本体的形成, 因此, 它胚的发育是茄型。其次, 四细胞原胚顶端的一细胞参与子叶、茎尖原基和下胚轴的形成, 应属于茄型酸浆 II 变型^[13], 略为变异的是来自顶细胞的后代不参与胚柄的形成。

成熟种子的胚只发育至球形胚后期(图版 III, 37)。珠形胚周围的胚乳细胞开始解体, 为胚所吸收。种皮由两层细胞组成, 最外面为一层特化的细胞, 里面的一层细胞则扁长和细小; 其余地方均为丰富的胚乳细胞(图版 III, 38)。种子需要后熟作用。

3 讨 论

3.1 龙胆属的胚胎学特征

经研究, 线叶龙胆与已知的龙胆属绝大多数种类的胚胎学特征相同。迄今, 龙胆属的胚胎学报道计 18 种, 隶属 7 个组, 再加本文及另文的 2 种, 现已知有 20 种 9 组, 占龙胆属总组数的 60%。即华丽组 1 种; 龙胆草组 4 种; 秦艽组 5 种; 龙胆组 2 种; 杯花组 2 种; 欧龙胆组 2 种; 柱果组 1 种及小龙胆组 2 种^[7, 9- 10, 14- 16]。然而, 这些种类中完整做过胚胎学研究的却很少, 仅见于我国学者对东北龙胆^[7, 10]和秦艽^[9]的研究。汇总前人和我们的观察结果, 龙胆属的胚胎学特征, 尤其是与确定该属系统与进化位置有关的胚胎学特征, 可以总结如下: 花药四室; 药壁发育为双子叶型; 绒毡层异型起源, 细胞具双核和多核, 绒毡层细胞多次分裂形成“横格”和“类胎座”, 属非典型的腺质型; 中层细胞两层, 药壁表皮层宿存;

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;成熟花粉为3-细胞型。子房上位,2心皮,1室,超侧膜胎座;胚珠20-30列,腹维管束彼此靠近,并在中下部融合;薄珠心,单珠被,倒生胚珠;大孢子母细胞减数分裂形成的4个大孢子呈直列式排列,每个大孢子都有可能发育为功能大孢子;胚囊发育为蓼型;成熟胚囊为矩圆形;极核在受精前融合为次生核;反足细胞主要为3个,多宿存,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;雄蕊先熟,异花传粉,珠孔受精,花粉管进入胚囊时常破坏或不破坏一助细胞;受精作用属于有丝分裂前配子融合类型;胚乳为核型;胚胎发育为茄型酸浆变型;当种子散落时胚只发育至球形胚阶段;种子含丰富的胚乳。

3.2 龙胆属绒毡层的类型

线叶龙胆的花药绒毡层与东北龙胆^[7]、秦艽^[9]和扁蕾属^[12]的相似,其起源均为二源的,它的细胞一部分来源于初生壁层,另一部分来源于药隔的基本组织。两种来源的绒毡层细胞进行1-2次平周分裂后形成多层结构,并径向伸长和突入花药腔内嵌在小孢子母细胞之间,这样的绒毡层在形态上显得很不规则。Guerin^[14-16]研究欧洲龙胆属10种植物时已观察到这种不规则的绒毡层形态,并认为它们是小孢子母细胞之间的不育造孢组织(sterial tissue)。Steffen & Landmann^[2]研究欧洲秦艽时,进一步称药隔处的堆积为“类胎座”(placentoids),称药室中央的“不育组织”为“横隔”(trabeculae)。关于这类绒毡层的归类,从线叶龙胆的观察表明绒毡层细胞在发育的后期一直维持在原来的位置上解体和退化,不发生原生质体的流动,应属腺质型。然而,这类绒毡层又不同于常规型,因为它的形态有二形性(dimorphism),而常规类型却无二形性,绒毡层细胞仅限于形成花药腔内壁,不突入花药腔形成“横隔”与“类胎座”^[3]。朱学红等^[7]报道东北龙胆为腺质形绒毡层,我们的观察结果与他们的十分相似。然而,Rao等^[17-18]、李惠娟等^[5]研究一些龙胆属植物的胚胎学时,却认为这些植物的花药绒毡层是变形绒毡层(plasmodial);从他们的描述和照片来看,绒毡层仍然应是二形性的腺质型,因为他们在药室中央发现的绒毡层细胞也是在退化之前就已经通过有丝分裂进入室腔了,而不是绒毡层细胞退化后由于细胞流动所形成的。不过这种绒毡层细胞解体过程中,早期分裂进入室腔的绒毡层细胞,退化时分散在花药腔内,似乎围绕着小孢子,在形态上很象变形绒毡层,容易与后者混淆。变形绒毡层的细胞壁破坏较早,致使原生质突出和流入花药腔内,并融合形成周原生质团围绕小孢子。

参考文献:

- [1] DAVIS G L. Systematic embryology of the angiosperms[M]. John Wiley & Sons Inc., New York: 1966
- [2] STEFFEN K, LANDMANN W. Entwicklungsgeschichtliche und cytologische untersuchungen am balken tapetum von gentiana cruciata und impatiens glandulifera[J]. *Planta*, 1958; **50**: 423- 460
- [3] EAMES A J. Morphology of the angiosperms[M]. McGraw-Hill Book Company Inc., New York: 1961
- [4] PURIV. Placentation in angiosperms[J]. *Bot Rev*, 1952; **18**: 603- 651
- [5] LINDSEY A A. Floral anatomy in the Gentianaceae[J]. *Amer J Bot*, 1940; **27**: 640- 651
- [6] GOPAL K G, PURIV. Morphology of the flower of some Gentianaceae with special reference to placentation[J]. *Bot Gaz*, 1962; **124**: 42- 57
- [7] 朱学红, 申家恒. 东北龙胆大、小孢子发生及雌雄配子体发育(I)[J]. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 1989; **5**(3): 63- 73

- [8] 刘建全, 何廷农 黑边假龙胆的胚胎学研究[J]. 云南植物研究, 1996; **18**(2): 151- 158
- [9] 李惠娟, 王耀芝 秦艽的胚胎学研究[J]. 西北植物学报, 1994; **14**(4): 243- 248
- [10] 朱学红, 申家恒 东北龙胆的受精作用及其胚和胚乳的发育(II)[J]. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 1989; **5**(4): 58- 67.
- [11] 刘建全, 何廷农 喉毛花的胚胎学研究[J]. 植物分类学报, 1996; **34**(6): 577- 585
- [12] 刘建全, 何廷农 湿生扁蕾的胚胎学研究[J]. 高原生物学集刊, 1997; **13**: 31- 43
- [13] JOHANSEN D A. Plant embryology[M]. Waltham, Massachusetts, 1950
- [14] GEUR N P. Le developement de l'anthere et du pollen chez gentianacees[C]. C R Hebd Seances Acad Sci, 1924; **179**: 1620- 1622
- [15] GUER N P. L'anthere des Gentianaceae Development du sac pollinique[C]. C R Hebd Seances Acad Sci, 1925; **180**: 852- 854
- [16] GUER N P. Le developement de l'anthere chez les Gentianaceae[J]. Bull Soc Bot Fr., 1926; **73**: 5- 18
- [17] RAO K S, CHINNA PPA C C. Studies in Gentianaceae Microsporangiium and pollen[J]. Can J Bot, 1983; **61**: 324- 336
- [18] RAO K S, NAGARAJ M. Studies in Gentianaceae: embryology of swertia minor[J]. Can J Bot, 1982; **60**: 141- 151.

图版说明:

图版 I 1. 初生造孢细胞; 2. 小孢子母细胞和初生壁细胞; 3. 示小孢子母细胞时期, 药隔组织细胞起源绒毡层细胞(⇒); 4. 药壁细胞: 花药表皮层, 药室内壁, 两层中层和绒毡层(T)以及绒毡层形成的横格(⇒)将花药分为两个小室; 5. 小孢子母细胞时期进入花药腔的绒毡层细胞(⇒); 6. 小孢子母细胞第一次减数分裂及进入花药腔的绒毡层横格细胞(⇒); 7. 四面体型的小孢子四分体和退化过程中的绒毡层细胞(⇒); 8. 类胎座; 9. 示绒毡层细胞(特别是横格绒毡层细胞, ⇒)的原位解体; 10. 示花药表皮层宿存和药室内壁纤维状加厚; 11. 小孢子单核造边期; 12. 单核花粉粒分裂形成一圆形的营养核和一梭形的生殖核; 13. 示 3-细胞花粉, 中央为一圆形的营养核(⇒), 边上为两个精子(∠)。(1- 3, 6 - 10 × 720; 4- 5 × 560; 11- 13 × 950)

图版 II 14. 子房横切面, 示超侧膜胎座和两腹维管束(VV)的融合; 15. 大孢子母细胞; 16. 直线形大孢子四分体; 17- 18. 示单珠被和倒生胚珠, 功能大孢子(), 退化的大孢子(⇒); 19. 示合点端的功能大孢子()及珠孔端退化的大孢子(⇒); 20. 单核胚囊及退化的大孢子(DM); 21. 二核胚囊; 22- 23. 为连续切片, 四核(Nu)胚囊; 24- 25. 连续切片, 成熟胚囊, 示卵(E)、二助细胞(Sy)、次生核(SN)和反足细胞(Ant); 26. 花粉管(⇒)破坏一助胞进入胚囊; 27. 受精前的次生核和卵细胞。(14, 17, 18, 24, 25 × 280; 15 × 400; 16, 19, 20, 23 × 720; 26, 27 × 900)

图版 III 28. 花粉管释放出的两个精子(⇒); 29. 精核(∠)在次生核内, 靠近卵核核膜的精核(∠), 未被破坏并处在退化中的二助细胞具明显的丝状器; 30. 精核(∠)靠近卵核核膜, 精子(∠)在次生核内; 31. 合子和游离的核型胚乳(Fe); 32. 二细胞原胚; 33. 直线形四细胞原胚; 34. 35. 六细胞原胚; 36. 多细胞原胚; 37. 种子散落时, 胚只发育至球形胚早期; 38. 示外层特化(⇒)和内层扁平的种皮细胞(⇒)。(28- 30 × 900; 31 × 720; 32, 36, 38 × 560; 33- 35 × 290; 37 × 460)

Explanation of Plates:

Plate I Anther and microsporogenesis TS of anther Fig. 1. The archesporial cells Fig. 2. Showing the primary pari-

etal cells and the primary sporogenous cells Fig. 3 Showing the connective tissue (\Rightarrow) to restore dividing ability which further develops into tapetum. Fig. 4 Anther wall: epidermis, endothecium, two layers of middle layer, tapetum (T) and especially noting the trabeculae (\Rightarrow) from the tapetum. Fig. 6 Showing the tapetum (T) projecting into the anther locale (\Rightarrow). Fig. 6 Showing the trabeculae tapetum (\Rightarrow) at the time of PMC meiosis Fig. 7. Tetrahedral tetrads and the degenerating tapetum at the original sites Fig. 8 Placencoids (\Rightarrow). Fig. 9. Showing degenerating trabeculae tapetum (\Rightarrow). Fig. 10 Showing the epidermis and the fibrously developed endothelium (En). Fig. 11. A pollen with a single eccentric nucleus Fig. 12. A two-celled pollen with a spherical vegetative cell and a fusiform generative cell Fig. 13. Showing a 3-celled pollen, showing the vegetative cells (\Rightarrow) two sperms (\nearrow). (1- 3, 6- 10 \times 720; 4- 5 \times 560; 11- 13 \times 950)

Plate II Fig. 14 Cross section of an ovary below the middle part, showing 20- 30 series of ovules, ventral vascular bundles (VV) fused and superficial placentation. Fig. 15. A megaspore mother cell Fig. 16. A linear megaspore tetrad. Figs 17- 18. Showing the unitegmic, anatropous ovule, and the functional megaspore () and the degenerating megaspores (\Rightarrow). Fig. 19. The chalazal megaspore is functional (), other three megaspores degenerating (\Rightarrow). Fig. 20. A single-nucleate embryo sac from the first chalazal megaspore and showing other three degenerated megaspores (DM). Fig. 21. The two-nucleate embryo sac. Figs 22- 23. Two successive sections showing four-nucleate embryo sac. Figs 24- 25. Two successive sections showing a mature embryo sac, two synergids (Sy), an egg (E), a secondary nucleus (SN) near to the egg and degenerating antipodal cells (Ant). Fig. 26. The pollen tube (\Rightarrow) entering the egg apparatus. Fig. 27. The egg and the secondary nucleus before fertilizing. (14, 17, 18, 24, 25 \times 280; 15 \times 400; 16, 19, 20, 23 \times 720; 26, 27. \times 900)

Plate III Fig. 28. Two sperms (\nearrow) released from the pollen tube. Fig. 29. a sperm (\nearrow) within SN and the other (\nearrow) close to the egg, also noting two synergids persistent and distinct filiform apparatus. Fig. 30. A sperm (\nearrow) fusing with egg and the other (\nearrow) within the secondary nucleus. Fig. 31. Free nuclear endosperm (FE) and the zygote. Fig. 32. A two-celled proembryo and the free nuclear endosperm. Fig. 33. A linear four-celled proembryo. Figs 34, 35. A linear six-celled proembryo. Fig. 36. A multi-celled proembryo of six layers. Fig. 37. an embryo at the late globular stage when shed from the capsule. Fig. 38. Showing the testa comprising the outer specialized layer (\Rightarrow) and the inner long but reduced layer (\Rightarrow). (28- 30 \times 900; 31. \times 720; 32, 36, 38 \times 560; 33- 35. \times 290; 37. \times 460)