

宝华玉兰大小孢子发生和雌雄配子体发育过程中解剖结构的变化

王 珊^{1a,1b,1c,2}, 沈永宝^{1a,1b,1c,①}, 鲍华鹏², 何洪宇²

(1. 南京林业大学: a. 林学院, b. 南方现代林业协同创新中心, c. 国家林业和草原局南方林木种子检验中心, 江苏 南京 210037;
2. 江苏农林职业技术学院 江苏现代园艺工程技术中心, 江苏 镇江 212400)

摘要: 采用石蜡切片技术对宝华玉兰 [*Yulania zenii* (W. C. Cheng) D. L. Fu] 大小孢子发生和雌雄配子体发育过程中的解剖结构进行观察。结果显示: 宝华玉兰的小孢子发生和雄配子体发育从 8 月上旬开始, 至翌年 3 月上旬结束; 其大孢子发生和雌配子体发育从 12 月中下旬开始, 至翌年 4 月上旬结束, 雌配子体成熟时间比雄配子体晚约 30 d。宝华玉兰有雄蕊 64~72 个, 离生, 由下至上螺旋状排列, 每个成熟花药具 4 个花粉囊; 从孢原细胞开始, 在经历了“孢原细胞分化期、小孢子母细胞形成期、单核绒毡层形成期、双核绒毡层形成期、小孢子发育期、二分体期、四分体期、单核居中期、单核靠边期、单核花粉期、双核花粉期”等过程后形成成熟花药。其成熟花粉为二细胞型; 同一个花药中花粉囊发育不同步且小孢子四分体的排列方式不同; 其雄配子体发育异常现象主要出现在四分体小孢子释放后, 即在单核居中期前出现发育停滞现象, 最终成熟花粉的败育率达 61.3%。宝华玉兰的雌蕊由 146~150 个浅紫色离生心皮组成, 由下至上螺旋状排列; 每个心皮含 2 个胚珠, 倒生、双珠被、厚珠心、边缘胎座; 从胚珠原基开始, 在经历了“胚珠发育初期、孢原细胞形成期、大孢子母细胞形成期、功能大孢子形成期、单核胚囊期、二核胚囊期、四核胚囊期、八核胚囊期”等过程后形成成熟胚囊。其大孢子为单孢子发生型, 四分体直线型排列, 合点端为功能大孢子, 成熟胚囊为 7 胞 8 核蓼型胚囊; 其雌配子体发育异常现象主要出现在二核胚囊期至八核胚囊期, 最终成熟胚囊的卵细胞败育率达 79.5%。研究结果表明: 在宝华玉兰大小孢子发生和雌雄配子体发育过程中均出现发育异常现象, 导致大部分的花药和卵细胞败育, 这是宝华玉兰结实率低的重要致因之一。

关键词: 宝华玉兰; 大孢子; 小孢子; 雌配子体; 雄配子体; 解剖结构

中图分类号: Q944.58; S685.15 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2021)03-0046-08

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2021.03.06

Change of anatomical structure in the process of mega- and microsporogenesis and female and male gametophyte development of *Yulania zenii* WANG Shan^{1a,1b,1c,2}, SHEN Yongbao^{1a,1b,1c,①}, BAO Huapeng², HE Hongyu² (1. Nanjing Forestry University: a. College of Forestry, b. Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, c. Southern Tree Seed Inspection Center, National Forestry and Grassland Administration, Nanjing 210037, China; 2. Jiangsu Engineering and Technology Center for Modern Horticulture, Jiangsu Vocational College of Agriculture and Forestry, Zhenjiang 212400, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2021, 30(3): 46-53

Abstract: Anatomical structure in the process of mega- and microsporogenesis and female and male gametophyte development of *Yulania zenii* (W. C. Cheng) D. L. Fu were observed by using paraffin section technology. The results show that microsporogenesis and male gametophyte development of *Y. zenii*

收稿日期: 2021-03-02

基金项目: 江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD); 江苏省高等学校自然科学研究面上项目(20KJB220002); 江苏农林职业技术学院科技项目(2019kj040)

作者简介: 王 珊(1985—), 女, 安徽宿州人, 博士研究生, 主要从事林木种苗应用的研究。

①通信作者 E-mail: ybshen@njfu.edu.cn

引用格式: 王 珊, 沈永宝, 鲍华鹏, 等. 宝华玉兰大小孢子发生和雌雄配子体发育过程中解剖结构的变化[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(3): 46-53.

is from early August to early March next year; megasporogenesis and female gametophyte development is from mid-to-late December to early April next year, and the maturation of female gametophyte is about 30 d later than that of male gametophyte. *Y. zenii* has 64–72 distinct stamens with a bottom-up spiral arrangement, and each mature anther has four pollen sacs; initiating from sporogonium cell, the mature anthers are formed after the process of “sporogenic cell differentiation stage, microspore mother cell formation stage, mononuclear tapetum formation stage, binuclear tapetum formation stage, microspore development stage, dyad stage, tetrad stage, mononuclear middle stage, mononuclear marginal stage, mononuclear pollen stage and binuclear pollen stage” and so on. Its mature pollen is of two-celled type; the development of pollen sacs in the same anther is asynchronous and the arrangement of microspore tetrad is different; the abnormal development of male gametophyte mainly appears after the release of tetrad microspore, namely the stasis of development appears before mononuclear middle stage, and the rate of mature pollen abortion reaches 61.3% finally. *Y. zenii* has 146–150 light purple distinct carpels with a bottom-up spiral arrangement; there are two ovules, which are anatropous, double integument, thick nucellus and marginal placentation; initiating from ovule primordium, the mature embryo sacs are formed after the process of on ventral wall of each carpel “early stage of ovule development, sporogenic cell formation stage, megaspore mother cell formation stage, functional megaspore formation stage, mononuclear embryo sac stage, binuclear embryo sac stage, tetranuclear embryo sac stage and octanuclear embryo sac stage” and so on. Its megaspore is of monosporogenesis type, tetrads are arranged in straight lines, the chalazal end is functional megaspore, and mature embryo sac is 7-cell 8-nuclear polygonum type embryo sac; the abnormal development of its female gametophyte mainly appears from binuclear embryo sac stage to octanuclear embryo sac stage, and the rate of oocyte abortion in mature embryo sac reaches 79.5% finally. It is suggested that abnormal development appears in the process of mega- and microsporogenesis and female and male gametophyte development of *Y. zenii*, and causes abortion of most anthers and egg cells, which may be one of the major cause of low seed-setting rate of *Y. zenii*.

Key words: *Yulania zenii* (W. C. Cheng) D. L. Fu; megaspore; microspore; female gametophyte; male gametophyte; anatomical structure

宝华玉兰 [*Yulania zenii* (W. C. Cheng) D. L. Fu] 为木兰科 (Magnoliaceae) 落叶乔木, 是中国特有植物。宝华玉兰观赏价值极高, 并具有较高的药用价值^[1-2]。宝华玉兰天然种群分布区域狭小, 仅分布于江苏省镇江市句容市宝华山海拔 220 m 的丘陵山地, 加之生境被人为破坏, 其野生植株数量稀少^[3], 为极危种^[4]。

植物有性生殖过程的任一环节都非常重要, 某个环节发生异常, 都可能带来生殖过程的失败, 而生殖受限则直接导致自我更新困难^[5], 最终引发物种濒危。全球木兰科中约 50% 以上的种类受到严重威胁^[6], 越来越多的学者开始关注木兰科植物的分布状况, 并致力于其濒危机制的研究^[7-8]。木兰科植物生殖发育过程中的异常往往是导致其濒危的关键因子之一^[9]。生殖发育异常发生在受精前和受精后, 而木兰科等原始被子植物的生殖异常现象主要集中于受精前生殖细胞的发育异常, 涉及大小孢子发生和雌雄配子体发育过程^[10]。对香木莲 (*Manglietia aromatica* Dandy)^[11]、红花木莲 [*Manglietia insignis*

(Wall.) Blume]^[12] 和鹅掌楸 [*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.]^[13] 的雌雄配子体发育过程以及焕镛木 [*Woonyungia septentrionalis* (Dandy) Y. W. Law]^[14]、深山含笑 (*Michelia maudiae* Dunn)^[15] 和观光木 [*Michelia odora* (Chun) Nootboom et B. L. Chen]^[16] 等木兰科植物的小孢子发生和花药发育过程的研究结果表明: 在雌雄配子体发育过程中, 木兰科多数属的种类存在发育异常现象, 导致各种败育现象的发生, 进而影响木兰科植物生殖的有效性。

对宝华玉兰的研究主要集中于自然分布现状^[17]、濒危状况^[18]、群落分布特征^[19]、遗传多样性^[20] 和药用价值^[21] 等方面。植物致濒是多方面因子综合影响的结果, 需对各因子及其作用机制进行深入研究, 才能找出导致物种濒危的主要因子^[22]。由于生殖过程中任何环节出现问题都会导致生殖失败, 最终导致植物濒危, 因此, 对有性生殖过程进行研究对于揭示濒危植物的濒危机制、缓解其濒危状态和制定保护措施均有重要意义。

作者采用石蜡切片法对宝华玉兰大小孢子发生

及雌雄配子体发育过程中解剖结构进行观察,探究发育异常现象是否存在,并从生殖生物学角度分析其生殖发育特点,探讨宝华玉兰结籽率低的致因,为其濒危机制研究及合理保护措施制定奠定基础。

1 材料和方法

1.1 材料

供试宝华玉兰种植于句容市江苏农林职业技术学院禾木农博园内,地理坐标为东经 119°09′58″、北纬 31°57′50″;属于北亚热带季风气候区,水热充沛,全年降水量 961.0 mm,年平均气温 15.4 ℃;地带性土壤为黄棕壤,土层较厚,适宜亚热带植物生长。

1.2 方法

1.2.1 花芽采集 从2018年8月1日至2019年1月31日,每隔15 d采1次花芽;从2019年2月1日至4月30日,每隔3 d采1次花蕾(雄蕊脱落后采集雌蕊柱)。每次采集10枚,立即用FAA固定液[V(体积分数50%乙醇):V(乙酸):V(体积分数38%甲醛)]=90:5:5]固定,并于4 ℃下保存、备用。

1.2.2 石蜡切片制作 采用石蜡切片法^[23]制片,取固定处理的花芽或雌蕊柱,横切花芽或雌蕊柱中部,依次用体积分数75%、85%、90%和95%乙醇以及无水乙醇进行梯度脱水;然后依次过V(乙醇):V(二甲苯)=1:1的溶液1次、二甲苯2次进行透明,石蜡浸蜡并包埋,用石蜡切片机对包埋块进行横切,切片厚度5 μm;切片依次经展片、脱蜡、复水等一系列处理后用番红-固绿染色,中性树胶封片。

用Olympus BX43F显微镜(日本Olympus公司)进行观察,并用CaseViewer扫描软件进行图像采集。每个时期制作30个切片,每次观察10个切片,每个切片观察30个视野。

2 结果和分析

2.1 小孢子发生和雄配子体发育过程中解剖结构的变化

宝华玉兰小孢子发生和雄配子体发育过程中解剖结构的变化见图版 I。

2.1.1 雄蕊和花药的结构 观察结果显示:宝华玉兰有雄蕊64~72个,离生,从下至上螺旋状排列(图版 I-1)。每个花药具4个花粉囊,两两排列在花药

两侧,同一个花药中花粉囊发育不同步(图版 I-2)。

2.1.2 小孢子发生和雄配子体发育 观察结果表明:宝华玉兰的小孢子发生和雄配子体发育从8月上旬开始,至翌年3月上旬结束,期间的解剖结构发生如下变化:

8月上旬,为花药发育早期,花药结构简单,最外面为1层表皮,表皮内为1团分生组织(图版 I-3);随着分生组织细胞的不断分化,在花药4个角隅处的表皮下出现孢原细胞,其体积较其他细胞大且具有明显的细胞核,细胞质较浓(图版 I-4)。

9月上旬,孢原细胞完成1次平周分裂,形成2层细胞;外层是初生周缘细胞,内层是体积较大的初生造孢细胞(图版 I-5)。

10月上旬,初生周缘细胞再进行1次平周分裂,形成2层次生周缘细胞;外层细胞逐渐发育为1层药室内壁(即纤维层),内层细胞继续进行平周分裂,形成2或3层中层以及1或2层绒毡层(图版 I-6)。与此同时,初生造孢细胞经过有丝分裂,形成次生造孢细胞(图版 I-7);绒毡层细胞的细胞质浓厚,发育初期多呈单核(图版 I-8)。

11月上旬,进入小孢子母细胞发育早期,小孢子母细胞体积大、核大而圆、细胞质浓厚(图版 I-9);绒毡层细胞也较为活跃,多呈双核(图版 I-10)。

12月下旬,绒毡层细胞边缘不清晰,开始降解,逐渐形成药室。小孢子母细胞经过第1次减数分裂形成二分体(图版 I-11),经过第2次减数分裂形成四分体(图版 I-12),同时观察到四分体小孢子发生不同程度的收缩变形;同一花粉囊中的四分体具有不同的排列方式,包括四面体型、左右对称型和“T”型3类,形成的四分体外部包裹着1层胼胝质(图版 I-13);随着胼胝质壁溶解消失,小孢子释放到药室中,刚释放出来的小孢子呈不规则三角形或肾形(图版 I-14)。

翌年1月下旬,一部分小孢子由收缩状态逐渐扩张,细胞壁慢慢变厚,细胞核游离到细胞壁边并再次进行有丝分裂(图版 I-15);另一部分小孢子没有扩张,出现停止发育的异常现象。正常发育的小孢子逐渐变为球状,细胞核位于细胞中间,进入单核居中期(图版 I-16);随后细胞核逐渐转移到细胞壁边,进入单核靠边期,这2个时期均能观察到很多停止发育的小孢子(图版 I-17)。进入单核花粉期后,绒毡层细胞逐渐解体,细胞质多聚集成团状(图版 I-18);

细胞核继续进行1次有丝分裂,形成1个体积较大的营养核和1个体积较小的生殖核;细胞质则分裂为2个部分,形成2个细胞(图版I-19),其中含少量细胞质的梭状生殖核紧贴于细胞壁(图版I-20)。

翌年2月下旬,随着小孢子继续发育,生殖细胞逐渐脱离花粉内壁,游离于细胞质中间,形成完整的成熟二细胞型花粉。该时期也观察到异常发育的花粉(图版I-21)。

翌年3月上旬,进入开花期,绒毡层和中层消失,药室内壁细胞径向延长并呈带状加厚;相邻的小孢子囊药室壁逐渐打开,花粉散出(图版I-22)。另外,300个花粉囊的统计结果显示:宝华玉兰的花粉败育率达到61.3%。

2.2 大孢子发生和雌配子体发育过程中解剖结构的变化

宝华玉兰大孢子发生和雌配子体发育过程中解剖结构的变化见图版II。

2.2.1 雌蕊的结构 观察结果显示:宝华玉兰雌蕊由146~150个浅紫色离生的心皮组成,由下至上螺旋状排列;雌蕊原基基部卷合,心皮腹面细胞快速分裂,向上产生小突起,形成一团突起的组织,即胚珠原基。每个心皮含胚珠2个,胚珠倒生、双珠被、厚珠心、边缘胎座。成熟期柱头顶端有锯齿状突起,向外弯曲。

2.2.2 大孢子发生和雌配子体发育 观察结果表明:宝华玉兰的大孢子发生和雌配子体发育均晚于其小孢子和雄蕊,从12月中下旬开始,至翌年4月上旬结束,期间的解剖结构发生如下变化:

12月中下旬,花芽的胚珠原基开始突起(图版II-1)。

翌年1月中下旬,胚珠原基继续突出呈指形(图版II-2),但同一朵花不同雌蕊以及同一子房内的胚珠发育不同步(图版II-3)。

翌年2月上旬,在胚珠珠孔端的表皮下分化出孢原细胞,经过数次垂周和平周分裂形成2~4层细胞;随孢原细胞的发育,内外珠被开始发育并逐渐包围珠心,整个胚珠倒生;每个胚珠原基内的珠心组织中间产生1个大孢子母细胞(图版II-4)。

翌年3月上旬,进入盛花期,能观察到少量具刚发育出内外珠被的胚珠,大部分呈指形突起(图版II-5)。

翌年3月中旬,花瓣与雄蕊脱落,能观察到较多

的具内外珠被的胚珠且内外珠被尚未发育完全,此时大孢子母细胞具有明显的细胞核,生理活动旺盛。此时的胚珠内外珠被明显,大孢子母细胞减数分裂1次后形成了二分体;二分体细胞继续进行减数分裂,形成直线型大孢子四分体(图版II-6);其中3个大孢子退化消失,只有合点端的大孢子继续发育,最终发育为功能大孢子(图版II-7)。

翌年3月下旬,功能大孢子细胞的体积逐渐膨大并液泡化(图版II-8),中央出现细胞核,此时为单核胚囊期(图版II-9);单核胚囊的体积进一步增大,细胞核进行第1次有丝分裂,形成2个游离细胞核;2个细胞核分别转移到胚囊的两端,即进入二核胚囊期(图版II-10);此后再进行1次有丝分裂,进入四核胚囊期(图版II-11);接着进行第3次有丝分裂,形成8个游离细胞核,进入八核胚囊期,其中4个在合点端,4个在珠孔端。此后胚囊体积显著变大,随之两端各有1个细胞核移向胚囊的中间,形成极核;而合点端的3个细胞形成反足细胞,珠孔端形成1个卵细胞和2个助细胞(图版II-12)。

翌年4月上旬(即花后约30d),胚囊发育完全,形成典型的单孢发生的蓼型胚囊。成熟胚囊中卵细胞多数败育,大孢子液泡化后,多数胚囊停留在单核或双核时期,核质浓缩,胚囊后期一般不再继续发育(图版II-13~16)。在观察的200个胚珠中,仅观察到41个完整的7胞8核胚囊,多数助细胞消失,仅留下发育不完全的卵细胞,成熟胚囊的卵细胞败育率高达79.5%。

3 讨论和结论

宝华玉兰小孢子母细胞的分裂过程表现出比较原始的特征。与木兰科其他种类^[16]类似,宝华玉兰有雄蕊64~72个,离生,从下至上螺旋状排列,其雄蕊具有4个花粉囊,在经历了“孢原细胞分化期、小孢子母细胞形成期、单核绒毡层形成期、双核绒毡层形成期、小孢子发育期、二分体期、四分体期、单核居中期、单核靠边期、单核花粉期、双核花粉期”等过程后形成成熟花药,其成熟花粉粒为二细胞型,花药壁由1层表皮、1层药室内壁、2或3层中层以及1或2层腺质绒毡层组成。同一个花药中花粉囊发育不同步且小孢子四分体的排列方式不同,可分为四面体型、左右对称型和“T”型3类。宝华玉兰的雌蕊由146~

150个浅紫色离生心皮组成,由下至上螺旋状排列,每个心皮的腹面壁上着生2枚胚珠,倒生、双珠被、厚珠心、边缘胎座。从胚珠原基开始,在经历了“胚珠发育初期、孢原细胞形成期、大孢子母细胞形成期、功能大孢子形成期、单核胚囊期、二核胚囊期、四核胚囊期、八核胚囊期”等过程后形成成熟胚囊,其大孢子为单孢子发生型,四分体直线型排列,合点端为功能大孢子,成熟胚囊为7胞8核蓼型胚囊。这些特征均与木兰科多数植物的雌蕊特征一致,表现出原始性。

植物的结实率与花粉和胚囊发育异常密切相关。在木兰科的许多种类中均存在花粉和胚囊发育异常的现象,例如,红花木莲和香木莲的四分体小孢子阶段和小孢子刚形成时均出现细胞变形的现象^[24-25];在北美鹅掌楸(*Liriodendron tulipifera* Linn.)小孢子发育过程中均能观察到小孢子收缩变形的现象^[26]。而宝华玉兰的小孢子释放期、单核靠边期、二细胞花粉期也存在异常发育的现象,较为严重的是四分体小孢子释放期,该时期部分小孢子收缩过度并停止发育,直接导致花粉数量减少,最终花粉的败育率达61.3%。但宝华玉兰花粉数量的减少是否能直接导致其结实率降低,尚有待其花粉活力和花粉萌发率等方面研究结果的佐证。

宝华玉兰的大孢子发生和雌配子体发育过程中也存在异常现象,其成熟胚囊中卵细胞多数败育,大孢子细胞液泡化后,多数胚囊停留在单核或双核时期,核质浓缩,胚囊后期一般不再继续发育,仅有少数完整的7胞8核胚囊,多数助细胞消失,仅留下发育不完全的卵细胞,最终卵细胞的败育率达79.5%。在木兰科种类香木莲和落叶木莲(*Manglietia decidua* Q. Y. Zheng)的大孢子发生和雌配子体发育过程中也存在此现象^[27-28]。

宝华玉兰大小孢子发生和雌雄配子体发育中出现的异常现象,导致花粉和卵细胞数量有限,进而可能影响其授粉受精,并降低结实率。而宝华玉兰雌雄配子体发育表现出严重的不同步现象,也是导致其授粉受精失败的一个重要原因,在木兰科种类焕镛木^[14]和深山含笑^[15]中也有该现象。雌雄配子体发育的不同步现象,虽有利于异交结实,但在种群规模较小的情况下,可能会导致结实率降低。

木兰科植物有性生殖过程中出现的异常现象虽然存在种类间的差异,且败育时期也不同,但可以明确的是,这一现象在濒危植物中十分普遍。木兰科植

物濒危的原因除了来自遗传多样性、生殖发育过程、物种交配系统以及种子发育特征等内部因子外,也与不利的气候环境条件等外部因子息息相关^[29]。温度、水分和土壤等环境因子对植物的生长发育都会产生重要作用^[30],因此,关于宝华玉兰结实率低的原因,有待结合外部环境因子的变化,从分子、生理和发育等方面进行综合探讨。

参考文献:

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第三十卷[M]. 北京: 科学出版社, 1996: 133.
- [2] HU M L, LI Y Q, BAI M, et al. Variations in volatile oil yields and compositions of *Magnolia zenii* Cheng flower buds at different growth stages[J]. *Trees*, 2015, 29: 1649-1660.
- [3] 王献溥, 蒋高明. 中国木兰科植物受威胁的状况及其保护措施[J]. 植物资源与环境学报, 2001, 10(4): 43-47.
- [4] 汪松, 解焱. 中国物种红色名录[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 309-468.
- [5] 陈少瑜, 付玉斌, 吴涛, 等. 濒危植物大果木莲种群格局及濒危原因分析[J]. 植物资源与环境学报, 2012, 21(2): 102-106.
- [6] SAKAGUCHI S, NAGASAWA K, UMETSU Y, et al. Phylogenetic origin of *Magnolia pseudokobus* (Magnoliaceae), a rare *Magnolia* extinct in the wild, revealed by chloroplast genome sequencing, genome-wide SNP genotyping and microsatellite analysis[J]. *Journal of Forest Research*, 2020, 25(5): 322-328.
- [7] HERNÁNDEZ M, PALMAROLA A, VELTJEN E, et al. Population structure and genetic diversity of *Magnolia cubensis* subsp. *acunae* (Magnoliaceae): effects of habitat fragmentation and implications for conservation[J]. *Oryx*, 2020, 54(4): 1-9.
- [8] YU D, WEN X, LI C, et al. Integrated conservation for *Parakmeria omeiensis* (Magnoliaceae), a Critically Endangered plant species endemic to south-west China[J]. *Oryx*, 2020, 54(4): 1-6.
- [9] 孟希, 王若涵, 谢磊, 等. 广玉兰开花动态与雌雄异熟机制的研究[J]. 北京林业大学学报, 2011, 33(4): 63-69.
- [10] 李颖婕. 5个木兰科植物杂交后代的生殖生物学研究[D]. 昆明: 云南农业大学园林园艺学院, 2014: 4.
- [11] 潘跃芝, 龚洵, 梁汉兴. 濒危植物香木莲的胚胎学研究[J]. 武汉植物学研究, 2003, 21(1): 1-8.
- [12] 潘跃芝, 龚洵, 梁汉兴. 濒危植物红花木莲小孢子发生及雄配子体发育的研究[J]. 云南植物研究, 2001, 23(1): 85-90.
- [13] 尹增芳, 樊汝汶. 鹅掌楸花粉败育过程的超微结构观察[J]. 植物资源与环境, 1997, 6(2): 1-7.
- [14] 谭金桂, 吴鸿, 李勇, 等. 焕镛木小孢子发生及雄配子体发育研究[J]. 西北植物学报, 2009, 29(5): 867-873.
- [15] 熊海燕, 刘志雄. 深山含笑大、小孢子发生和雌、雄配子体发育研究[J]. 植物研究, 2018, 38(2): 212-217.
- [16] 付琳, 徐凤霞, 曾庆文. 观光木的小孢子发生及雄配子体发育的研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2009, 17(5): 419-426.
- [17] 徐惠强, 郝日明, 姚志刚, 等. 珍稀树种小叶银缕梅和宝华玉

- 兰自然现状及其就地保护研究[J]. 江苏林业科技, 2001, 28(5): 19-21.
- [18] 蒋国梅, 孙 国, 张光富, 等. 濒危植物宝华玉兰种内与种间竞争[J]. 生态学杂志, 2010, 29(2): 201-206.
- [19] 王鹏程, 杨国栋, 张晓晨, 等. 宝华玉兰生存群落的自组织特征映射网络排序与分类[J]. 浙江农林大学学报, 2019, 36(2): 255-263.
- [20] LI Y, SYLVESTER S P, LI M, et al. The complete plastid genome of *Magnolia zenii* and genetic comparison to Magnoliaceae species [J]. *Molecules*, 2019, 24(2): 261.
- [21] 宋晓凯, 李 靖. 宝华玉兰树皮挥发性化学成分的 GC-MS 分析[J]. 实用药物与临床, 2012, 15(3): 151-153.
- [22] 贺善安, 郝日明, 汤诗杰. 鹅掌楸致濒的生态因素研究[J]. 植物资源与环境, 1996, 5(1): 1-8.
- [23] 范李节, 陈梦倩, 王宁杭, 等. 3 种木兰属植物花芽分化时期及形态变化[J]. 东北林业大学学报, 2018, 46(1): 27-30, 39.
- [24] 潘跃芝, 龚 洵. 濒危植物红花木莲大孢子发生和雌配子体发育的研究[J]. 西北植物学报, 2002, 22(5): 1209-1214.
- [25] 潘跃芝, 龚 洵, 梁汉兴. 濒危植物香木莲的胚胎学研究[J]. 武汉植物学研究, 2003, 21(1): 1-8.
- [26] 尤录祥, 樊汝汶. 北美鹅掌楸混合芽的发生和分化[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 1993, 17(1): 49-54.
- [27] PAN Y Z, LIANG H X, GONG X. Studies on the reproductive biology and endangerment mechanism of the endangered plant *Manglietia aromatic* [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(3): 311-316.
- [28] XIAO D X, XU F X. Megasporeogenesis and development of female gametophyte in *Manglietia decidua* (Magnoliaceae) [J]. *Annales Botanici Fennici*, 2006, 43: 447-444.
- [29] CALLAGHAN C B, PNG S K. Twenty-six additional new combinations in the *Magnolia* (Magnoliaceae) of China and Vietnam [J]. *PhytoKeys*, 2020, 146: 1-35.
- [30] IRALU V, PAO N T, UPADHAYA K. An assessment of population structure and regeneration status of *Magnolia punduana* Hk. f. & Th. (Magnoliaceae) in fragmented forests of northeast India [J]. *Journal of Forestry Research*, 2020, 31(3): 937-943.

(责任编辑: 郭严冬)

图版说明 Explanation of Plates

图版 I 宝华玉兰小孢子发生和雄配子体发育过程中解剖结构的变化: 1. 花芽横切面; 2. 花药 4 个角隅形成的花粉囊; 3. 花药角隅形成的突起; 4. 孢原细胞形成; 5. 初生周缘细胞和初生造孢细胞形成; 6. 药室内壁、中层和绒毡层形成; 7. 次生造孢细胞形成; 8. 单核绒毡层形成; 9. 小孢子母细胞发育早期; 10. 双核绒毡层形成; 11. 二分体期; 12. 四分体期; 13. 不同类型的四分体; 14. 四分体中释放出的变形小孢子; 15. 小孢子扩张; 16. 单核居中期; 17. 单核靠边期; 18. 单核花粉期; 19. 双核中期; 20. 二细胞花粉期; 21. 成熟的二细胞型花粉; 22. 散粉期。

Plate I Change of anatomical structure in the process of microsporogenesis and male gametophyte development of *Yulania zenii* (W. C. Cheng) D. L. Fu: 1. Flower bud transverse; 2. Pollen sac formed in four corners of anther; 3. Prominence formed in anther corner; 4. Sporogonium cell formation; 5. Primary peripheral cell and primary sporogenous cell formation; 6. Endotheca endothecium, middle layer and tapetum layer formation; 7. Secondary sporogenous cell formation; 8. Mononuclear tapetum formation; 9. Early development of microspore mother cell; 10. Binuclear tapetum formation; 11. Dyad stage; 12. Tetrad stage; 13. Different types of tetrad; 14. Distorting microspores released from tetrad; 15. Microspore dilatation; 16. Mononuclear middle stage; 17. Mononuclear marginal stage; 18. Mononuclear pollen stage; 19. Binuclear metaphase; 20. Two cellular pollen stage; 21. Mature two-celled type pollen; 22. Pollen dispersal stage.

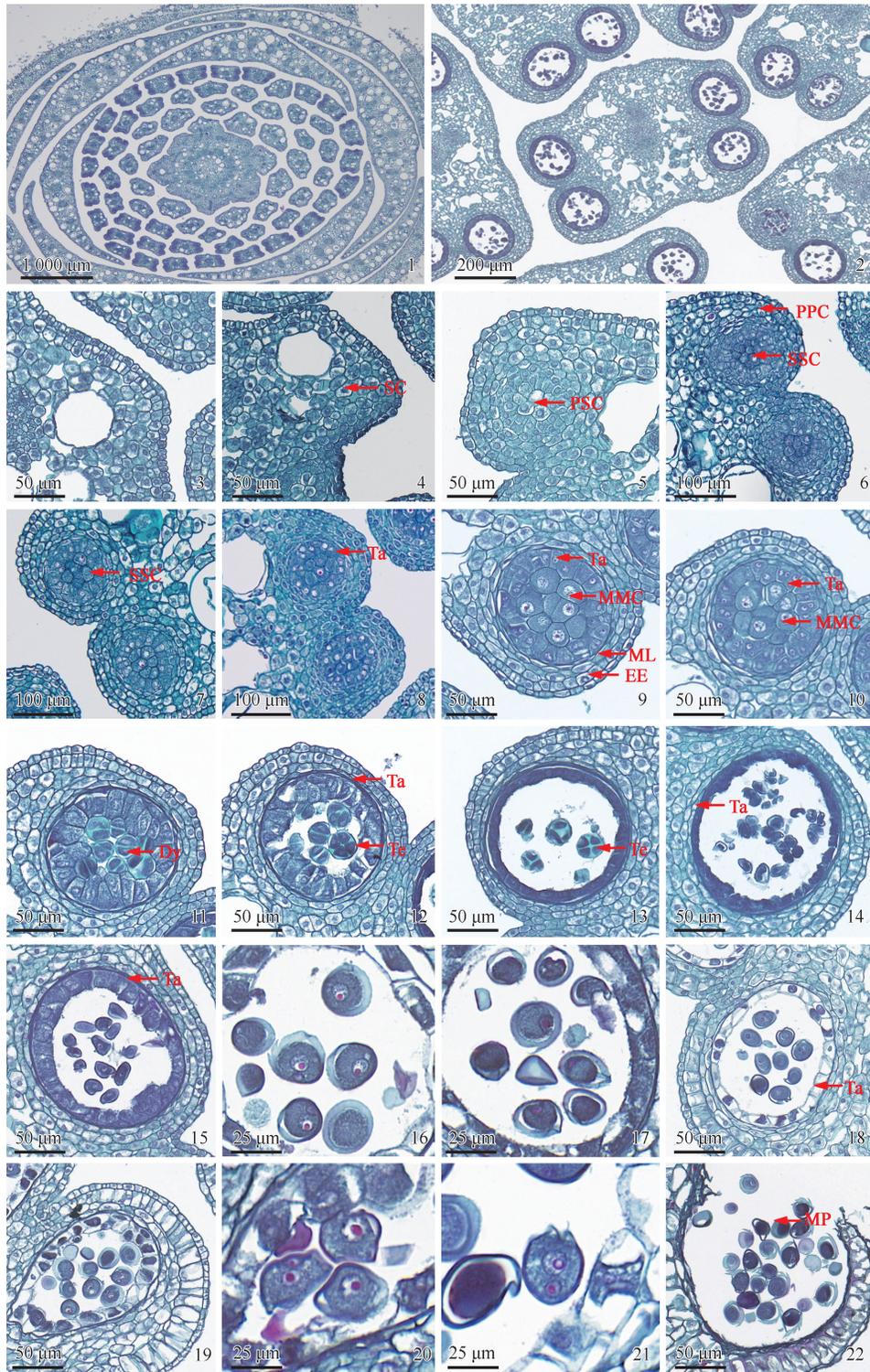
图版 II 宝华玉兰大孢子发生和雌配子体发育过程中解剖结构的变化: 1. 胚珠原基, 箭头示突起; 2. 胚珠原基, 箭头示指形突起; 3. 分化不同步的胚珠, 箭头示内珠被; 4. 倒生胚珠形成, 箭头示圆形珠心; 5. 刚发育出内外珠被的胚珠; 6. 箭头示直线型大孢子四分体; 7. 箭头示功能大孢子; 8. 功能大孢子细胞膨大, 箭头示胚囊中心液泡化; 9. 单核胚囊期; 10. 二核胚囊期; 11. 四核胚囊期; 12. 八核胚囊期; 13. 成熟的蓇葖型胚囊, 箭头示卵细胞; 14-16. 卵细胞败育的成熟胚囊。

Plate II Change of anatomical structure in the process of megasporeogenesis and female gametophyte development of *Yulania zenii* (W. C. Cheng) D. L. Fu: 1. Ovule primordium, arrow shows protuberance; 2. Ovule primordium, arrow shows fingerlike protuberance; 3. Ovule with unsynchronized differentiation, arrow shows inner integument; 4. Inverted ovule formation, arrow shows round ovule nucellus; 5. Newly developed ovules inside and outside the integument; 6. Arrow shows linear megaspore tetrad; 7. Arrow shows functional megaspore; 8. Functional megaspore cells enlarged, arrow shows embryo sac center vacuolization; 9. Mononuclear embryo sac stage; 10. Binuclear embryo sac stage; 11. Tetranuclear embryo sac stage; 12. Octanuclear embryo sac stage; 13. Mature polygon embryo sac, arrow shows egg cell; 14-16. Mature embryo sac with egg cell aborted.

SC: 孢原细胞 Sporogonium cell; PSC: 初生造孢细胞 Primary sporogenous cell; PPC: 初生周缘细胞 Primary peripheral cell; SSC: 次生造孢细胞 Secondary sporogenous cell; MMC: 小孢子母细胞 Microspore mother cell; Ta: 绒毡层 Tapetum; ML: 中层 Middle layer; EE: 药室内壁 Endotheca endothecium; Dy: 二分体 Dyad; Te: 四分体 Tetrad; MP: 成熟花粉 Mature pollen.

王 珊, 等: 宝华玉兰大小孢子发生和雌雄配子体发育过程中解剖结构的变化
 WANG Shan, et al: Change of anatomical structure in the process of mega- and microsporogenesis and female and male gametophyte development of *Yulania zenii*

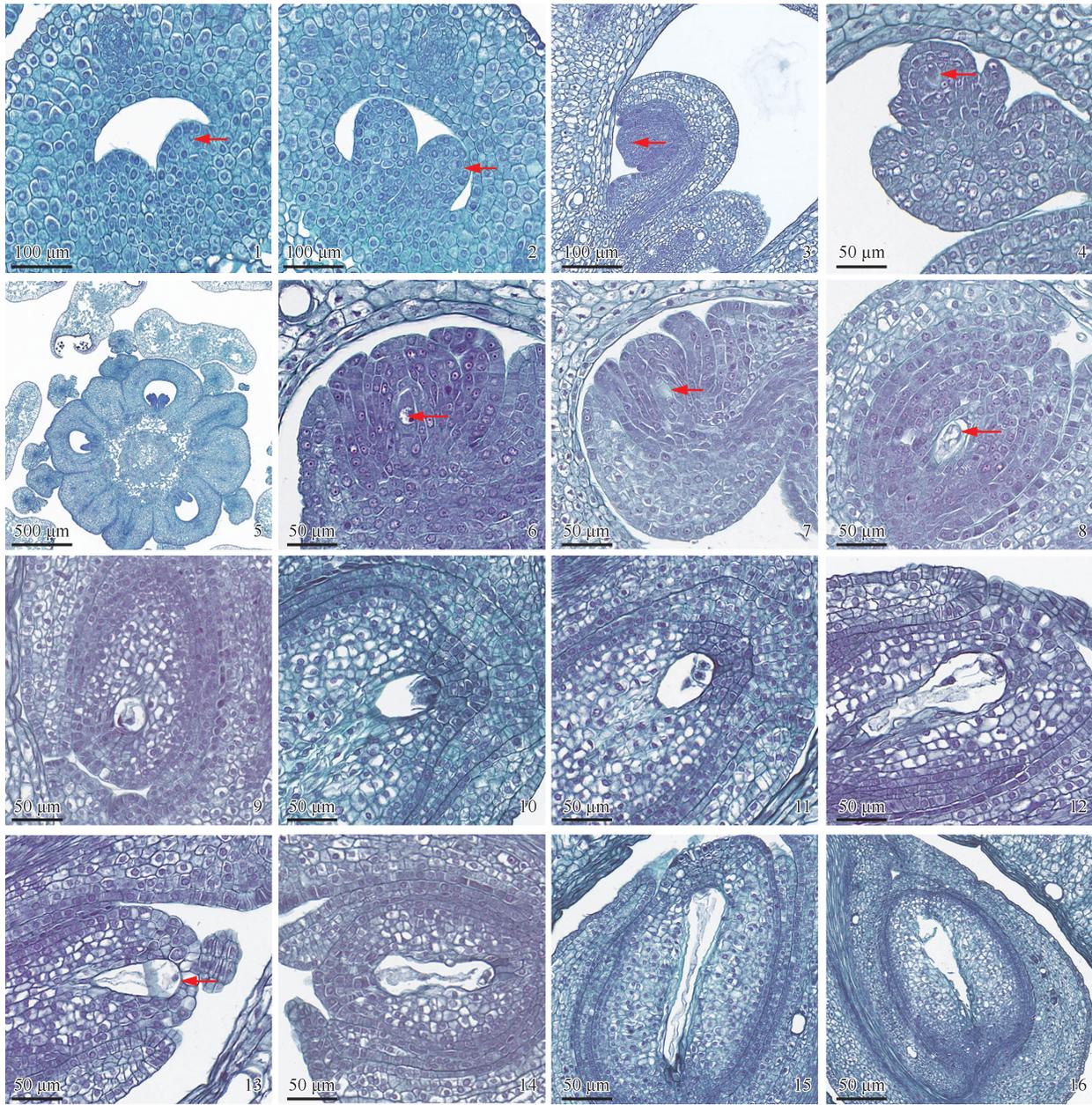
图版 I
 Plate I



See the explanation at the end of the text

王 珊, 等: 宝华玉兰大小孢子发生和雌雄配子体发育过程中解剖结构的变化
WANG Shan, et al: Change of anatomical structure in the process of mega- and
microsporogenesis and female and male gametophyte development of *Yulania zenii*

图版 II
Plate II



See the explanation at the end of the text