

# 药用植物胚胎学的研究

李秀凤, 杨志刚, 葛淑俊\*

(河北农业大学农学院, 河北保定 071001)

**摘要:** 植物胚胎学研究在植物的育种、栽培、组织培养、生理学及分类学等方面都具有重要的作用。文章对植物胚胎学研究的方法及药用植物胚胎学研究的内容和研究情况进行综述, 同时讨论了药用植物胚胎学研究方面存在的问题, 为其进一步的研究发展提供了胚胎学依据。

**关键词:** 药用植物; 胚胎学; 分子胚胎学

DOI标识: doi 10.3969/j.issn.1008-0805.2010.12.120

中图分类号: R282.71 文献标识码: A 文章编号: 1008-0805(2010)12-3280-04

## Embryological Study on Medicinal Plants

LIX i-feng YANG Zhì-gang GE Shu-jun\*

(College of Agronomy, Agricultural University of Hebei Baoding, 071001, China)

**Abstract** Embryology Study has important actions in plant breeding cultivation, tissue culture, physiology and taxonomy. This paper summarized the research methods of plant embryology and the research content of medicinal plant embryology. At the same time, the problem was discussed in embryology research of medicinal plant in order to offer the basis of further research and development of embryology.

**Key words** Medical plants; Embryology; Molecule embryology

中国药用植物资源丰富, 有很多特有种属植物, 特别是近年来, 药用植物不再局限于传统的入药治病, 而广泛应用于饮食、保健、化妆品、绿色农药、畜禽业等人类生活的各个方面。但目前, 全国各地很多药材的种植都处在不同种或遗传性差异较大居群的混合栽培水平上, 品质良莠不齐, 整体质量难以提高。因而需加强药用植物生产的基础性研究—胚胎学研究, 以便为药用植物系统发育、物种形成和进化提供资料, 并为资源药用植物的利用和繁殖提供胚胎学依据。

植物胚胎学一方面从个体发育和系统发育的关系上, 为阐明各类群植物间的亲缘关系与演化规律提供依据; 另一方面, 应用各种技术手段探索植物发育过程中的形态发生规律及其控制机理; 此外植物胚胎学与遗传育种有密切的关系, 如为解决花粉不育、受精不亲和、胚胎败育等问题提供理论依据, 还可通过离体培养或其他手段改变发育途径或加速发育进程等。

但胚胎学研究因在方法上耗时多(如需动态地固定材料与实验室工作)、操作繁, 从事这方面工作的人越来越少, 然而, 这一领域的研究目前远远不够, 还有待更多的继续深入。据 Tobe (1989)的估计, 被子植物胚胎学信息对大多数属乃至科级水平而言仍为空缺, 大约 30%的科中有信息的胚胎学数据缺乏或不足, 对此类胚胎学性状缺乏的科进行深入的胚胎学研究, 以及利用新的技术段, 如相差显微技术, Namarsky干涉和荧光显微方法对新鲜或未经切片材料的接观察等, 将是有重要意义的研究工作<sup>[1]</sup>。

### 1 植物胚胎学的研究进展

人们在生产实践过程中对于植物性别的认识和利用可以认为是胚胎学研究的萌芽。自从 1824年, 意大利的 Amici首次发

现了花粉管并揭露了花粉在受精过程中的作用, 拉开了胚胎学研究的序幕<sup>[2]</sup>, 至今植物胚胎学经历了一百多年对有性生殖的研究。

十九世纪时期的胚胎学工作, 纯粹是应用经典的切片染色的方法, 对研究对象作形态的描述。到 20世纪的上半期已形成了一个完整的学科体系, 其中包括了描述胚胎学、比较胚胎学与实验胚胎学。20世纪的初期, 在描述性工作已积累相当丰富的资料的基础上, 胚胎学的研究成果被应用到比较和分析某些植物类群的胚胎学特性, 以阐明植物系统发育的关系。比较胚胎学这一方向的发展, 对于解决分类学上的一些问题是有一定作用的。50年代后期, 实验胚胎学已成为胚胎学研究的重要内容。实验胚胎学方向的形成使胚胎学的研究超越狭窄的形态学范围。自 60年代始, 由于与现代生物学中相邻学科, 尤其是与细胞生物学和分子生物学的结合, 以及研究手段改进, 应用了各种细胞生物学方法, 从而使植物胚胎学超越了传统的形态学范畴, 逐渐演变成为一门交叉性、综合性的学科。

近二十几年, 随着植物胚胎学向生殖生物学方向演进, 国际上这一学科的发展, 进入植物生殖生物学的发展时期。在这一时期中, 以被子植物为对象开展了多方面的研究。第一, 在结构与功能关系方面, 研究小孢子发生过程中细胞质改组, 雄配子体发育中营养核与生殖细胞的关系; 雄性生殖单位与雌性生殖单位的结构, 细胞质遗传的细胞学机理; 生殖系统中的细胞骨架和传递细胞的结构与分布; 胚珠中细胞衰退与其物质的迁移。第二, 生理活动方面, 研究钙在受精过程中的作用, ATP酶在胚珠物质运输中的参与, 受精过程中与识别作用相关的柱头表膜和精细胞膜蛋白的分离与组分的分析。第三, 与育种相关的胚胎学研究, 包括雄性不育性、无融合生殖及远缘杂交等。在以裸子植物为对象的研究中, 首先是对许多属种的胚胎发育作出详细的描述, 以及为讨论系统位置提供胚胎学佐证。这方面的研究是独具特色的。其次, 在受精作用和精细胞的光镜和电镜的研究也获得了突出的成果<sup>[3]</sup>。

近年来, 高等植物的有性生殖是近几年来植物发育生物学研究的热点, 已确认在花药、柱头、大小孢子、胚囊、花粉及胚胎等的

收稿日期: 2009-11-25 修订日期: 2010-05-22

基金项目: 国家科技重大专项子课题 (No. 2009ZX09308-002);

河北省自然科学基金 (No. 08B024)

作者简介: 李秀凤 (1983-), 女 (汉族), 河北保定人, 现为河北农业大学在读硕士研究生, 硕士学位, 主要从事药用植物育种及种子学研究工作。

\* 通讯作者简介: 葛淑俊 (1970-), 女 (汉族), 河北滦县人, 现任河北农业大学副教授, 博士学位, 主要从事作物遗传育种教学科研工作。

发生、分化和功能的表达过程中涉及了大量的基因及其产物。

## 2 植物胚胎学研究的方法

植物胚胎学是一门基础学科,它研究植物胚胎发生过程的形态发生以及植物的有性生殖。从双受精发现后五十多年以来,被子植物胚胎学的研究主要是通过石蜡切片,应用光学显微镜观察雄性、雌性配子体与雄性、雌性配子及其融合过程<sup>[4-6]</sup>。

观察植物胚胎发育过程通常采用切片法、胚珠水解压片法、整体解剖法、酶分离法和整体透明等几种方法。

石蜡切片法应用于生物学的研究历史已久,至今仍为细胞学、组织学、胚胎学及组织化学等方面广泛应用的研究方法之一。王蔚魁<sup>[7]</sup>在观察小麦和玉米的受精及胚胎发育过程中摸索出制作石蜡切片的整体染色方法,使常规石蜡切片法得到了简化并且效果良好。

与光学显微镜相比,扫描电镜图象清晰逼真,可用来进行更准确细致的观察和分析。张志毅等<sup>[8]</sup>在胡杨花粉扫描电镜图象中发现,绒毡层与花粉壁之间有细丝相连,推测是孢粉素“桥”,并发现绒毡层的内切向壁的乌氏体,不随绒毡层细胞的退化而消失,而是有些散落在药室中,有些转移到花粉外壁上。

荧光显微镜是用短波长的光线照射用荧光素染色过的被检物体,使之受激发后而产生长波长的荧光,然后观察。荧光显微镜广泛应用于生物、医学等领域。赵天荣等<sup>[9]</sup>以萝卜高代自交系为材料,利用荧光显微镜观察其花期和蕾期自花授粉的柱头与花柱,结果发现自交不亲和与自交亲和材料花粉萌发和花粉管伸长状况存在明显差异。

激光扫描共聚焦显微镜是20世纪80年代发展起来的药理学图像分析仪器,现已成为细胞生物学、生理学、病理学及药理学等研究领域很重要的技术,其性能是普通光学显微镜的一个飞跃,是电子显微镜的一个补充。利用共聚焦扫描显微镜观察水稻胚囊具有如下显著优点:程序简单,仅需固定、脱水、透明三步即可完成;勿需过程复杂、工作量大、费时费力的传统切片;利用发育中胚囊产生的自发荧光,无需荧光染料染色;快速省时。利用共聚焦扫描显微镜观察水稻胚囊发育过程及胚囊败育,也有其不足之处。在CLSM下,胚囊各细胞的核仁显示明亮的荧光,易于观察和分辨;但胚囊各细胞及细胞核的结构轮廓不够清晰,较难分辨,卵细胞、助细胞、反足细胞仅能从核和已认识的结构作出判断。若从观察胚囊内部结构细节的清晰度考虑,该方法不如传统切片的效果,因此不适用于研究胚囊发育的结构细微变化<sup>[10]</sup>。黄群策等<sup>[11]</sup>利用激光扫描共聚焦显微技术对同源四倍体水稻与假稻杂交给籽的特殊生殖现象进行了研究。

## 3 药用植物胚胎学研究的内容

植物胚胎学方面的研究多集中在园艺观赏性植物上,如茉莉花、华山新麦草、牡丹以及铃兰等,对于农作物也有过不少报道,如番茄、大蒜、杂交燕麦和红小豆等,但对于药用植物的研究与报道就不多见,主要研究过的药用植物有刺五加、紫草、紫薇等。植物胚胎学的研究主要通过石蜡切片技术,应用显微技术来观察大、小孢子的发生、雌、雄配子的发生、胚和胚乳的发育,无融合生殖、多胚现象。

3.1 大孢子的发生和雌配子体的发育 胚珠的珠心原是由薄壁组织的细胞所组成,以后在位于珠孔端下方的珠心表皮下,出现一个体积较大,原生质浓厚,具大细胞核的孢原细胞;在一些植物种类里,孢原细胞可以直接起到大孢子母细胞(即胚囊母细胞)的作用。由大孢子母细胞进一步发育为大孢子。当大孢子长大到相当程度的时候,进行3次分裂,形成8核7细胞的胚囊。在7细胞组成的胚囊(也就是被子植物的配子体)中,卵细胞是最为重要的,它是雌配子,是有性生殖的直接参与者。

陈晓静等<sup>[12]</sup>采用石蜡切片法探明了番木瓜大孢子发生和胚囊发育状况(大孢子发育属于蓼型,成熟的胚囊是五核的,由近

珠孔端的卵细胞和2个助细胞以及2个中央极核组成),充实了番木瓜生殖学基础,也为探索番木瓜部分种子无胚的成因提供了一定的参考。

王艳杰等<sup>[13]</sup>运用石蜡切片技术对柴胡进行了研究,其大孢子母细胞常为一个雌性孢原直接发育而成,大孢子四分体呈线型或T型排列,多数情况为合点端一个大孢子分化为功能大孢子,由功能大孢子发育为蓼型成熟胚囊。大孢子母细胞减数分裂期间,与大孢子母细胞相邻的珠心细胞大多染色很深,呈现退化状态,推测减数分裂期间的营养应该来源于与大孢子母细胞相邻的珠心细胞。胚囊发育阶段,珠被绒毡层开始分化,并且,其外侧的珠心细胞以及包围胚囊的珠心表皮细胞退化;此外还可以发现,合点端下方的珠心细胞染色深。

吉成均等<sup>[14]</sup>采用石蜡切片技术研究银杏的胚胎学特征,其功能大孢子经10多次游离核分裂,并初步计数统计游离核的数目约为2000个。且1个雌配子体中的2个颈卵器很少在雌配子体的长轴上,而多是偏离长轴。雌配子体中的2个颈卵器在发育的初期多不同步,随着雌配子体的发育,2个颈卵器的发育变得接近同步,到了中央细胞分裂时,两者则多成同步。认为银杏的雌配子体及颈卵器在进化程度上可能比苏铁的更原始。

3.2 小孢子的发生和雄配子的发育 在小孢子发育过程中,绒毡层与花粉发育有密切关系,为其提供营养。绒毡层细胞的提前发育、过早解体、肥大生长或延迟退化等,都可能导致花粉败育,从而失去生殖作用。从小孢子发育至成熟的雄配子体需经过两次分裂,第1次小孢子分化为营养细胞和生殖细胞,第2次生殖细胞分裂为两个精子。

舒志明等<sup>[15]</sup>在显微水平上对丹参小孢子发生和雄配子体的发育过程及其与不同发育阶段花蕾的外部形态的相关性进行了研究。丹参有2枚雄蕊,每个花药具2个花粉囊,小孢子母细胞减数分裂属同时型,小孢子在四分体中的排列属四面体型。在小孢子发生和雄配子体发育过程中,有无核的小孢子母细胞出现,产生的花粉粒有一定数目的畸形现象。

韩莉等与2000年采用石蜡切片技术对牡丹进行光学显微观察,牡丹的花药壁发育为基本型。花花粉母细胞减数分裂为同时型,小孢子四分体为正四面体型。同时还发现牡丹花药除多数为四室外,还有少数为六室<sup>[16]</sup>。2003年采用石蜡切片技术对牡丹进行光学显微观察,牡丹小孢子母细胞在减数分裂前期I出现核液泡,认为核液泡是核被膜参与构建的一种暂时性结构,有类似胞液液泡的特性,具有消化和转移细胞核中降解产物的功能,是细胞发育过程中出现的正常结构。通过对牡丹小孢子发生和雄配子体形成过程超微结构的观察发现,细胞器发生了有规律的变化<sup>[17]</sup>。

3.3 受精过程 被子植物受精过程:一个精子和卵融合,产生胚,另一个精子与两个极核融合,产生胚乳。一般进到胚囊中的只有一个花粉管,但也有多个花粉管进入一个胚囊,发生多精入胚囊,多精入卵和多胚现象。

目前受精作用的研究大致有两个方面:一是利用蝴蝶草属(*Torenia*)和拟南芥属(*Arabidopsis*)等几个模式植物探讨受精作用的机理<sup>[18,19]</sup>;二是不同植物受精作用过程的研究。尽管受精作用是被子植物所共有的现象,但相关资料并不多。这方面的研究将为遗传育种及相关的生殖生物学研究提供依据<sup>[20,21]</sup>。

王仲礼<sup>[22]</sup>对柽柳的受精作用进行研究,结果发现自传粉至受精的时间很短。柽柳的传粉主要在开花当日完成,综合结果表明,柽柳为当日传粉,第二天上午大部分胚囊已完成受精过程。合子随后即开始的分裂表明,其休眠期很短,从形态上看也没有休眠期应表现出的体积上的变化(如收缩等)。卵受精和极核受精几乎同步。极核在受精前未融合,大部分精子是和上极核融合并出现核仁。两极核的融合是在其第一次分裂的前期中完成的。

胚囊退化是由于未受精引起的。原因可能是花粉限制和胚珠多数,其中个别胚珠发育迟缓,在传粉后尚未发育成熟,最后不能受精。

3.4 胚和胚乳的发育 胡适宜<sup>[23]</sup>认为胚和胚乳同是双受精的产物,但它们最后的命运不同。在共同发育的过程中,胚乳表现为有限生长,而胚从胚乳吸取营养,最后分化为一个具有幼小器官的孢子体。研究合子胚发育和败育的规律,不仅在发育胚胎生物学上十分重要,而且在提高远缘杂交,早熟品种培育具有十分重要的意义。

王仲礼等<sup>[24]</sup>利用常规石蜡制片技术,对柽柳胚和胚乳的发育过程进行了观察。首次报道了柽柳的基细胞分裂常常早于顶细胞,并且基细胞的分裂一般为纵裂。柽柳胚乳的发育为核型,但和一般的核型胚乳发育有所不同:大多数初生胚乳核的分裂晚于合子的分裂,胚乳核的数目增加远比胚体细胞的增加要慢。胚乳不是胚的发育过程中主要的营养来源,胚柄自身的贮藏物质和吸器作用,使其成为胚体发育的主要营养供给者。

史刚荣<sup>[25]</sup>对膜荚黄芪进行了胚胎学研究,发现膜荚黄芪胚的发育为柳叶菜型,具发达的胚柄,弯生胚珠,双珠被,厚珠心。蓇葖胚囊,受精作用属有丝分裂前配子融合类型,核型胚乳,具胚乳吸器。大孢子四分体直线排列,合点端第一个大孢子有功能。花药壁的发育属单子叶型,腺质绒毡层,单核。小孢子母细胞减数分裂为同时型,小孢子四分体为四面体型,二细胞花粉。

韩森等<sup>[26]</sup>对桔梗(*Platycodon grandiflorus* A. DC)的胚乳吸器进行了细胞化学研究,明确了胚乳吸器的细胞质,胚乳吸器周围解体的珠心细胞和珠被细胞均呈强 PAS 正反应。随着胚乳吸器的发育,吸器附近的珠心细胞和珠被细胞中贮存的大量淀粉粒逐渐减少和消失。胚乳吸器的细胞质,尤其是与胚乳本体细胞交界处的细胞质富含蛋白质。在球形胚前期,胚乳细胞中已积累大量的蛋白质颗粒。结果表明胚乳吸器起营养物质的吸收和转运作用,向胚乳提供养料。

3.5 花粉的观察和研究 被子植物的花粉粒是一个极简化的雄配子体。成熟的花粉粒具两种结构形式,即有二细胞的和三细胞的类型。二细胞型花粉仅含两个单倍体细胞,即 1 个大的营养细胞和 1 个较小的生殖细胞。当花粉萌发时,营养细胞形成花粉管,而生殖细胞转移至花粉管中并进一步分裂产生两个精细胞。利用植物花粉形态特征的稳定性,可为植物的分类、起源、演化、化石花粉的鉴定以及属种的分类等提供精细而重要的形态学依据,从而提高植物分类水平。同时也有助于解决某些植物在分类系统上的地位问题。

杨德奎等<sup>[27]</sup>利用扫描电子显微镜对刺槐属植物的花粉形态进行了观察和研究。结果显示该属花粉为长球形,具 3 孔沟,外壁具点状坑雕纹和脑纹状雕纹。这些特征种间差异明显,可以作为种间分类的依据。

邵邻相等<sup>[28]</sup>应用扫描电子显微镜对佛手、代代、柚、柑橘和金橘等芸香科植物花粉进行形态观察。发现这几种植物的花粉在形态、大小、外壁纹饰、网孔等方面均有差异,其中 3 个佛手品种的花粉具网状纹饰,白衣秀士佛手和青衣童子佛手的网脊连续,而赤金王子佛手的网脊不连续,其他种芸香科花粉具穴状纹饰,代代和柚的花粉比柑橘和金橘的花粉大,而代代和金橘的花粉表面孔穴密度比柚和柑橘的花粉表面孔穴密度大。这些花粉表面微观形态的差异将为上述品种鉴定提供依据。

周俊英等<sup>[29]</sup>利用扫描电子显微镜首次对苍耳植物的花粉形态进行了观察研究,报道了花粉的形态特征,探讨了花粉形态特征的分类意义。结果表明苍耳属花粉粒形态和表面雕纹可作为分种的依据。

孔红等<sup>[30]</sup>用扫描电镜观察对苞苳草的花粉粒,其形态特征是:花粉粒为椭圆形,具单沟;外壁具明显的网状雕纹,网脊粗糙。

庞丽琴等<sup>[31]</sup>通过扫描电子显微镜,研究了西瓜、甜瓜、黄瓜、西葫芦、丝瓜、冬瓜、栝楼和小葫芦等葫芦科 7 属 9 种 13 个类型植物的花粉,并对其大小、形状、萌发孔式样及外壁纹饰进行了分析比较,旨在为研究瓜类植物的亲缘关系,促进杂交育种提供依据。

王伟等<sup>[32]</sup>对天南星花粉形态进行了研究,其花粉形态为球形,无萌发孔,无覆盖层,具微刺,是一个非常自然的类群。但各个种在花粉粒大小,刺长,刺的形状,刺基部直径,刺的密度和刺间纹饰方面差别较大,可以作为区别种的依据。

成仿云等<sup>[33]</sup>对牡丹花粉进行了细胞形态学研究,发现紫斑牡丹花粉具二型性,异常花粉占 15.7%。正常花粉的发育可划分为单核小孢子早期、单核小孢子晚期、花粉第一次有丝分裂期、2-细胞花粉早期和 2-细胞花粉晚期等 5 个时期;异常花粉在单核小孢子晚期开始分化,其中大部分逐渐停滞发育。

#### 4 分子胚胎学的研究

在过去的几十年间,进行了有关高等植物的发育与生殖的研究,涉及顶端分生组织、开花诱导、花器官的发育以及受精作用和胚胎发生等诸多方面<sup>[34]</sup>。而在最近数年,人们获得了大量的(特别是在拟南芥中)植物胚胎发生的突变体,利用突变体来研究胚胎发生的分子机理已成为当前研究胚胎发生分子生物学的主流,即所谓的遗传剖析法(genetic dissection)<sup>[35]</sup>。分子生物学技术克隆了许多重要的基因,对研究胚胎的发生过程产生了巨大的作用。

正常发育的胚会对胚柄的发育产生抑制作用<sup>[36]</sup>,但当胚体败育或停止发育时胚柄细胞可启动分裂,进而形成正常的胚<sup>[37]</sup>。拟南芥突变体 *W 1 p* 种子的胚柄可产生额外的胚,但并不影响正常胚的发育。这额外的胚具有正常或相反的顶端一基部轴,正常胚和额外胚左右的对称性可能有助于顶端一基部轴的定向<sup>[38]</sup>。突变体 *raspberry* 不能完成由球形胚向心形胚的转变,但其胚柄细胞在基部异常分裂,使胚柄增大,具有胚体和径向组织分化的特征<sup>[39]</sup>。此外,拟南芥菜中突变体 *fls<sup>40</sup>* 无需受精过程即形成胚,突变体 *fls<sup>41</sup>* 无需受精即形成胚乳,这将有助于研究启动原胚及胚乳的分子机理。

Mariani 等把 TA29 与 Bamase 基因相连,得到嵌合基因 TA29-Bamase,再以 Ti 质粒为载体转化烟草和油菜得到转基因植株。结果表明转 Bamase 基因在绒毡层细胞中特异表达,专一性地破坏绒毡层的发育,致使花粉败育<sup>[42]</sup>。同时,绒毡层还分泌胼胝质酶解离四分体,但具有严格的时间限制。worrall 等将经过修饰的  $\beta-1,3$ -葡聚糖酶(胼胝质酶)基因与拟南芥绒毡层特异表达的启动子 A3A9 重组,并通过农杆菌导入烟草中,发现转基因植株在减数分裂时期表达  $\beta-1,3$ -葡聚糖酶,又通过细胞学观察,发现胼胝质在减数分裂的初期即被  $\beta-1,3$ -葡聚糖酶所降解,缺少胼胝质壁的花粉母细胞表面上是正常的,但花粉管的发育则表现出异常,花粉管的形成不是高度有序的沉积模式,而是表现出孢粉素在小孢子表面随机分布,形成畸形的小孢子<sup>[43]</sup>。

#### 5 讨论

近 20 年来,由于现代生物学的技术和理论的渗入,植物胚胎学不仅在基本理论研究方面有了新的进展,还在控制有性过程、创造植物新品种方面作出了重大贡献。植物生殖系统中结构与功能的关系,受精作用,胚状体的诱导,胚、胚珠、子房、胚乳和花药培养,是当代植物胚胎学中最活跃的研究领域。

胚胎学是研究被子植物有性生殖的过程中非常重要的一个环节,不同的植物类群,其有性生殖过程中的变化也是不同的,胚胎学的研究对划分植物类群具有一定的意义。

从双受精发现以来一百余年的研究动态,特别是近 10 年的研究中不难看出探索受精作用的机制已成为主要研究目标,而且取得了较大的进展。今后的研究会在此阶段的基础上继续深入,

同时将推动性细胞工程的研究。植物胚胎学将在发展本学科基本理论研究的基础上,同时控制有性过程,创造更适合人类要求的植物新品种的途径上,作出更大的贡献。

近几年来,胚胎学研究的动态,明显地表现出当代植物胚胎学的发展趋向是应用现代生物学的技术和理论,研究植物生殖细胞的发生、受精作用和胚胎发育的生物学问题。展望未来,植物胚胎学的发展,将在发展本门学科基本理论研究的同时,在控制有性生殖过程,创造更适合于人类要求的植物新品种的途径上,作出更大的贡献。

现在,药用植物的胚胎学研究正处于起步阶段,以上所述的药用植物胚胎学研究基本上采用的是常规石蜡切片方法,仅在花粉形态结构的研究上采用了扫描电镜的方法。但更新的、更先进的科学技术在药用植物胚胎学上还未得到广泛的应用。然而这些初步的研究工作,可以为资源药用植物的利用和繁殖提供胚胎学依据。因此,药用植物胚胎学的研究将是一个很开阔的前景。

## 参考文献:

- [ 1 ] Tobe H. The Embryology of Angiosperms Its Broad Application to the Systematic and Evolutionary Study [ J ]. Bot Mag Tokyo, 1989, 102: 351
- [ 2 ] 胡适宜. 被子植物胚胎学 [ M ]. 北京: 人民教育出版社, 1984
- [ 3 ] 胡适宜. 植物胚胎学在中国的发展 [ J ]. 植物学报, 2002, 44( 9 ): 1022
- [ 4 ] 胡适宜. 被子植物双受精发现 100 年: 回顾与展望 [ J ]. 植物学报, 1998, 40( 1 ): 1.
- [ 5 ] 申家恒, 李慧蓉, 殷华. 甜菜大、小孢子发生与雌雄配子体发育 [ J ]. 作物学报, 1986, 12( 3 ): 205.
- [ 6 ] 孟金陵. 植物生殖遗传学 [ M ]. 北京: 科学出版社, 1995: 36
- [ 7 ] 王蔚魁. 植物胚胎学研究中石蜡切片的几种整体染色法 [ J ]. 遗传, 1981, 3( 5 ): 33.
- [ 8 ] 张志毅, 于雪松. 杨树生殖生物学研究进展 [ J ]. 北京林业大学学报, 2000, 22( 6 ): 69
- [ 9 ] 赵天荣, 龚义勤, 柳李旺, 等. 萝卜自交不亲和特性的荧光快速鉴定 [ J ]. 南京农业大学学报, 2007, 30( 4 ): 30.
- [ 10 ] 任宏, 刘永胜, 孙敬三. 用共聚焦显微镜检术观察水稻胚囊发育 [ J ]. 植物学报, 1998, 40( 9 ): 786
- [ 11 ] 黄群策, 向茂成, 汤国雄. 同源四倍体水稻与假稻杂交结籽的胚胎学机理研究 [ J ]. 作物学报, 2002, 28( 2 ): 286.
- [ 12 ] 陈晓静, 王蔚魁, 卢秉国, 等. 番木瓜的大孢子发生与胚囊发育 [ J ]. 福建农林大学学报, 2005, 34( 4 ): 446.
- [ 13 ] 王艳杰, 申家恒. 柴胡大、小孢子发生及雌、雄配子体发育 [ J ]. 植物学通报, 2007, 24( 3 ): 425
- [ 14 ] 吉成均, 杨雄, 李正理. 银杏雌配子体形成及颈卵器发育的细胞学研究 [ J ]. 北京大学学报, 1999, 35( 4 ): 496.
- [ 15 ] 舒志明, 梁宗锁, 孙群, 等. 丹参小孢子发生和雄配子体发育过程的解剖学研究 [ J ]. 西北植物学报, 2006, 26( 10 ): 1979
- [ 16 ] 韩莉, 孔兰静, 王宗正, 等. 牡丹小孢子发生与雄配子体发育的研究 [ J ]. 山东农业大学学报, 2000, 31( 1 ): 27.
- [ 17 ] 韩莉, 孔兰静. 牡丹小孢子发生与雄配子体发育的超微结构研究 [ J ]. 西北植物学报, 2003, 23( 1 ): 107.
- [ 18 ] Yadegari R, Drews GN. Female Gametophyte Development [ J ]. Plant Cell 2004, 16: 133
- [ 19 ] Weterings K, Russell S D. Experimental Analysis of the Fertilization Process [ J ]. Plant Cell 2004, 16: 107
- [ 20 ] 申家恒, 申业, 王艳杰, 等. 黄花菜受精过程的研究 [ J ]. 园艺学报, 2005, 32( 6 ): 1013
- [ 21 ] 王艳杰, 申家恒. 花粉通道法转基因技术的细胞胚胎学机理探讨 [ J ]. 西北植物学报, 2006, 26( 3 ): 628.
- [ 22 ] 王仲礼, 孔冬瑞, 刘林德. 柞柳受精作用的观察 [ J ]. 电子显微学报, 2006, 25( 6 ): 518
- [ 23 ] 胡适宜. 被子植物胚胎学 [ M ]. 北京: 人民教育出版社, 1982: 190
- [ 24 ] 王仲礼. 柞柳胚和胚乳发育的观察 [ J ]. 植物研究, 2006, 26( 1 ): 63
- [ 25 ] 史刚荣. 膜荚黄芪的胚胎学研究 [ J ]. 淮北师院学报, 2003, 24( 1 ): 27.
- [ 26 ] 韩森, 田国伟, 申家恒. 桔梗胚乳吸器的细胞化学研究 [ J ]. 西北植物学报, 1999, 19( 2 ): 229
- [ 27 ] 杨德奎, 董晓茹, 张冬梅. 刺槐属植物花粉亚显微形态的研究 [ J ]. 山东科学学报, 2007, 20( 2 ): 43
- [ 28 ] 邵邻相, 范晓萍. 几种芸香科植物花粉形态观察 [ J ]. 果树学报, 2003, 20( 2 ): 146
- [ 29 ] 周俊英. 中药苍耳属花粉形态的研究 [ J ]. 山东科学学报, 2007, 15( 4 ): 41
- [ 30 ] 孔红. 对苞萱草的花粉形态研究 [ J ]. 甘肃林业科技, 2002, 17( 1 ): 8
- [ 31 ] 庞丽琴, 付宝春, 康红梅, 等. 瓜类植物花粉形态扫描电镜观察 [ J ]. 山西农业科学, 2006, 34( 4 ): 39
- [ 32 ] 王伟, 赵南先, 胡晓颖. 天南星属植物的花粉形态 [ J ]. 云南植物研究, 2002, 24( 4 ): 497
- [ 33 ] 成仿云. 紫斑牡丹花粉发育的细胞形态学研究 [ J ]. 园艺学报, 1998, 25( 4 ): 367.
- [ 34 ] 许智宏. 植物发育与生殖的研究展望与进展 [ J ]. 植物学报, 1999, 41( 9 ): 909
- [ 35 ] 刘明春, 许智宏. 胚发育的分子遗传分析 [ J ]. 植物发育的分子机理, 1998: 54
- [ 36 ] Marsden M P F, Meinke D W. Abnormal development of the suspensor in an embryo-lethal mutant of *Arabidopsis thaliana* [ J ]. Amer J Bot 1985, 72: 1801
- [ 37 ] Yadegari R, Coldberg R B. Cellular and molecular biology of plant seed development Larkins B V as TK. Advances in Molecular Biology of Plants [ J ]. Dordrecht Kluwer Academic Publishers 1979: 90.
- [ 38 ] Vernon D M, Meinke D W. Embryogenic transformation of the suspensor in twin apolyembryonic mutant of *Arabidopsis* [ J ]. Dev Biol 1994: 165: 566.
- [ 39 ] Goldberg RB, de Paiva G, Yadegari R. Plant embryogenesis zygote to seed [ J ]. Science 1994, 266: 605
- [ 40 ] Chaudhury A M, Ming L, Miller C, et al. Fertilization-independent seed development in *Arabidopsis thaliana* [ J ]. Proc Natl Acad Sci USA, 1997, 94: 4223
- [ 41 ] Ohad N, Magossian L, Hsu Y, et al. A mutation that allows endosperm development without fertilization [ J ]. Proc Natl Acad Sci USA, 1996, 93: 5319
- [ 42 ] Mariani C, Gossele V., Beuckeleer M. D., et al. An chimeric ribonuclease inhibitor gene restores fertility to male sterile plants [ J ]. Nature 1992, 357: 384
- [ 43 ] Womall D, Hird D. L., Hodge R., Paul W., Draper J., Scott R. Premature dissolution of the microspongy cell base wall causes male sterility in transgenic tobacco [ J ]. Plant Cell 1992, 4( 7 ): 759.