

学校编码: 10384
学号: 200426055

分类号__密级__
UDC__

厦 门 大 学

硕 士 学 位 论 文

宁夏枸杞花药发育过程中钙的分布特征

The Distribution of Calcium in *Lycium Barbarum* L.during
the Development of Anther

杨淑娟

指导教师姓名: 田惠桥 教授

专 业 名 称: 发育生物学

论文提交日期: 2007 年 4 月 12

论文答辩时间: 2007 年 5 月 16

学位授予日期:

答辩委员会主席: 杨盛昌 副教授

评阅人: __

2007 年 4 月

厦门大学学位论文原创性声明

兹提交的学位论文，是本人在导师指导下独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考的其他个人或集体的研究成果，均在文中以明确方式标明。本人依法享有和承担由此论文产生的权利和责任。

声明人（签名）：

年 月 日

厦门大学学位论文著作权使用声明

本人完全了解厦门大学有关保留、使用学位论文的规定。厦门大学有权保留并向国家主管部门或其指定机构送交论文的纸质版和电子版，有权将学位论文用于非赢利目的的少量复制并允许论文进入学校图书馆被查阅，有权将学位论文的内容编入有关数据库进行检索，有权将学位论文的标题和摘要汇编出版。保密的学位论文在解密后适用本规定。

本学位论文属于

1. 保密 ()，在年解密后适用本授权书。
2. 不保密 ()

(请在以上相应括号内打“√”)

作者签名： 日期： 年 月 日

导师签名： 日期： 年 月 日

目 录

中文摘要	1
英文摘要	3
第一章 前言	5
1 花药的发育	6
1.1 花粉发育	6
1.2 绒毡层组织	10
1.3 花粉的形成过程与物质代谢	12
2 植物细胞中的 Ca^{2+}	13
2.1 细胞内 Ca^{2+} 的存在形式	13
2.2 Ca^{2+} 在植物细胞中的分布及转移	14
2.3 细胞内 Ca^{2+} 的研究方法	14
3 Ca^{2+} 与花药的发育	15
3.1 Ca^{2+} 在雄性不育花药中的分布特征	16
3.2 Ca^{2+} 在正常花药发育过程中的分布特征	17
3.3 花药壁发育过程中的程序性死亡与 Ca^{2+} 的关系	17
4 本研究的目的	18
第二章 材料与方法	19
1 实验材料	19
2 实验方法	19
2.1 Ca^{2+} 细胞化学定位操作流程	19
2.2 电镜制样相关药品配置	19
第三章 结果与分析	22
1 花粉母细胞时期花药中的 Ca^{2+} 分布	22
2 四分体时期花药中的 Ca^{2+} 分布	23
3 小孢子发育早期花药中的 Ca^{2+} 分布	23
4 小孢子发育中期花药中的 Ca^{2+} 分布	24

5 小孢子发育晚期花药中的 Ca^{2+} 分布	24
6 二胞花粉时期花药中的 Ca^{2+} 分布	25
7 开花时成熟花药中的 Ca^{2+} 分布	26
图版分析	28
第四章 讨论	41
1 花粉发育过程中 Ca^{2+} 的分布特征	41
2 绒毡层中 Ca^{2+} 的分布特征	42
3 花粉壁的形成过程中 Ca^{2+} 的分布特征	43
4 小孢子大液泡的形成与 Ca^{2+} 的分布	44
5 花粉中物质代谢与 Ca^{2+} 的分布	46
6 小孢子核分裂与 Ca^{2+} 的分布	46
参考文献	48
致 谢	56

Catalogue

Chinese Abstract	1
English Abstract	3
Chapter 1 Introduction	5
1 Development of anther	6
1. 1 Development of pollen	6
1. 2 The tapatum tissue	10
1. 3 Accumulation of substance during pollen development	12
2 Calcium in plant cell	12
2. 1 Modes of intracellular Ca^{2+} existence	14
2. 2 Distribution and transfer of Ca^{2+} in plant cell	14
2. 3 Methods of researching Ca^{2+} in cell	15
3 Ca^{2+} and pollen development	16
3. 1 Distribution of Ca^{2+} in the male-sterile plant's anther	17
3. 2 Distribution of Ca^{2+} in normal plant's anther	17
3. 3 Relation between Ca^{2+} and PCD of anther wall	18
4 The purpos of this research	19
Chapter 2 Materials and methods	19
1 Materials	19
2 Methods	19
2. 1 Localization of calcium	19
2. 1 Preparation of material on electron microscope	19
Chapter 3 Results and analysisi	22
1 Distribution of Ca^{2+} at the stage of microspore mother cell	22
2 Distribution of Ca^{2+} at the stage of tetrad	23
3 Distribution of Ca^{2+} at the stage of early microspore	23
4 Distribution of Ca^{2+} at the stage of middle microspore	24
5 Distribution of Ca^{2+} at the stage of late microspore	24

6 Distribution of Ca²⁺ at the stage of bicellular pollen	25
7 Distribution of Ca²⁺ at the stage of mature pollen	26
Plates and plates explanation	28
Chapter 4 Discussion	41
1 Ca²⁺ distribution during pollen development	41
2 Ca²⁺ distribution in the tapatum	42
3 Ca²⁺ distribution in the pollen wall	43
4 Ca²⁺ distribution and the formation of the big vacuole	44
5 Ca²⁺ distribution and substance accumulation in pollen	46
6 Ca²⁺ distribution and the division of microspore nucleus	46
References	48
Acknowledgements	56

摘 要

钙是植物生长发育过程中所必需的,它不仅是一种大量营养元素,而且也是一种转导许多生理过程的胞内信号分子,有很多重要的生理功能。高等植物的有性生殖是一个非常复杂的发育过程,包括一系列连续的发育事态。钙参与植物有性生殖过程中的许多环节,在被子植物有性生殖过程中钙的功能也越来越多地被揭示出,但是早期的实验主要集中在:1.离体条件下钙对花粉萌发和花粉管生长的影响;2.花粉管顶端梯度分布的游离钙与花粉管生长的关系;3.开花前后胚珠中的钙与花粉管定向生长的关系。在雄性生殖系统中,花药的发育和钙的分布特征存在什么关系?这方面的报道还比较缺乏。本实验采用焦锑酸盐沉淀法,以宁夏枸杞 (*Lycium barbarum* L.) 为实验材料,对其花药发育过程中钙的分布特征进行了系统的研究,结果显示一个与花药发育事件相关的分布特征:

孢原细胞时期,花药中基本上没有钙颗粒。到造孢细胞及小孢子母细胞时期,在胼胝质壁的表面积累了大量的钙颗粒,花药中的钙颗粒开始增加。小孢子母细胞准备减数分裂时,钙颗粒不断地进入胼胝质壁及小孢子母细胞中。四分体时期,胼胝质壁中钙颗粒进一步增加。当小孢子从四分体游离出来后,其周围的药室基质中充满了钙颗粒。随着花粉外壁的形成,在花粉外壁及萌发孔部位特异性地聚集了大量钙颗粒。在小孢子液泡化到最后形成大液泡的过程中,小孢子细胞质中的钙颗粒明显减少。很可能是因为 Ca^{2+} 被集中到液泡中并被稀释,不能形成钙颗粒。当小孢子分裂形成二胞花粉后,在二胞花粉的大液泡中又出现了许多钙颗粒。接着大液泡缩小、分解至最后完全消失,在这个过程中花粉细胞质、细胞核及小液泡中的钙颗粒再次增加。同时在萌发孔的外方出现许多钙颗粒。至花粉完全成熟时,细胞质中基本上已看不到钙颗粒。钙在花粉发育过程中显示出时空分布特征与花粉发育中的生物学事件密切相关。

枸杞的花药壁由表皮、药室内壁、中层、绒毡层四层细胞组成。在花药发育过程中,表皮、药室内壁、中层细胞高度液泡化,细胞质中的钙颗粒一直比较少,而绒毡层中分布的钙颗粒变化非常明显。枸杞绒毡层为双重起源,呈现出二型性,分为药隔绒毡层和药壁绒毡层。这两种绒毡层在钙颗粒分布上存在较明显的差异:药隔绒毡层中分布的钙颗粒一直较药壁绒毡层的多。小孢子母细胞时期,在绒毡层细胞的内切向壁上分布了较多的钙颗粒,到了四分体时期,绒毡层细胞内

的钙颗粒明显增加，药室基质内的钙也随着明显增多。到小孢子液泡化时期，药隔绒毡层细胞先于药壁绒毡层开始解体，解体后的内含物及钙颗粒释放到药室中参与花粉粒的形成。

关键词：宁夏枸杞；钙；花药；花粉

厦门大学博硕士论文摘要库

Abstract

Calcium is an indispensable element during plant growth and development, which not only functions as a signal molecule but also a nutritious element with many important physiological functions. Sexual reproduction of higher plants is a very complex process including a series of delicate differentiations of sexual organs and cells. Ca^{2+} is of importance in the process of sexual reproduction of higher plants, and it has been shown to play a number of roles. But past studies mostly focused on: 1. the effects of calcium on pollen germination and tube growth in vitro; 2. the relation between the calcium distribution on the tip of pollen tube and the growth of pollen tube; 3. the calcium distribution in the ovules and embryo sacs before and after fertilization. Nevertheless, the studies about calcium distribution and its functions during anther development are a few. So we used potassium antimonate to precipitate Ca^{2+} to investigate the calcium distribution during anther development of *Lycium barbarum* L. The results were as follows:

Before the stage of microspore mother cell, few calcium-induced precipitates were found in young anthers. Then some calcium precipitates appeared in the surface of callus wall of microspore mother cells. Many small precipitates accumulated in chromosomes of microspore mother cells during meiosis. After the meiosis of microspore mother cells, calcium precipitates were increased in the cytoplasm and callus wall of early microspores, and then accumulated in pollen wall, especially in germ-pores. With the microspore development, abundant of calcium precipitates were accumulated between the sexine and exine of exine of pollen wall. At the late microspore stage, a big vacuole formed and the nucleus was pushed to peripheral region. Calcium precipitates in the cytoplasm and nucleus of microspore decreased sharply, but many were still in the germ-pores. After microspore mitosis, the big vacuole was decomposed into many small vacuoles, and till disappeared completely. Many calcium precipitates again appeared in the cytoplasm, nucleus and small vacuoles of vegetative cell of 2-cellular pollen. As pollen maturing, the cytoplasm of vegetative cell became densely and storage materials like starches accumulated inside

the pollen grains. Many small vesicles with calcium precipitates appeared again in the cytoplasm of vegetative cell. After pollen grains maturing completely, there were more lipid drops and a few starches in the pollen grains, and only few calcium precipitates were in pollen.

The anther wall of *Lycium barbarum* L. was composed of four layers of cells: epidermis, endothecium, middle layer and tapetum. During microspore development, epidermis, endothecium, middle layer became high vacuolization, and had a few calcium precipitates in their cytoplasm. The quantity of calcium precipitates in tapetal cells changed obviously. The tapetum cells were marked off connective tapetum derived from the cells of the connective and wall tapetum from the parietal layer. Two kinds of tapetum displayed some differences: more calcium precipitates were in connective tapetum than in parietal tapetum. At the stage of microspore mother cell, some calcium precipitates appeared on the inner surface of tapetum. During tetrad stage calcium precipitates in the tapetal cytoplasm evidently increased, and the number of the precipitates in locule reached the peak. During the vacuolation of microspore, the connective tapetum degenerated, which was earlier than parietal tapetum. Its decomposed substance and calcium precipitates moved into locule and joined the development of pollen.

Key words: Anther; Calcium; Pollen; *Lycium barbarum* L.

第一章 前言

钙在生物学上的重要性很早就引起了人们的注意,但最初只是把它作为一种营养元素来看待。直到六十年代在动物细胞中发现钙调素,即 Ca^{2+} 的多功能受体蛋白后,人们对 Ca^{2+} 的作用机理才有了新的认识,提出 Ca^{2+} 也可以像 cAMP 一样作为细胞内第二信使来传导胞外信号和调节胞内生理生化反应^[1,2]。这种观点在动物细胞中被大量实验证实,后来相继在植物细胞中也得到了确认^[3]。现在,经过大量的实验,人们已经知晓 Ca^{2+} 是植物生长发育中必不可少的一种元素,具有作为信号分子的信号功能和调节植物生长发育的生理功能^[2]。 Ca^{2+} 在植物的生长发育过程中具有许多重要的生理功能,是许多生理生化代谢过程的主要调控者, Ca^{2+} 的调节功能表现为多种多样,其中包括离子运输、细胞运动、糖类代谢、细胞分裂、细胞分泌以及基因表达等^[1]。Berridge 等人在 1998 年也曾称“钙是一种生命和死亡的信号”,它调节着植物生长发育过程中从种子萌发、生长分化、形态建成、到开花结实等全过程中的许多生理生化反应^[4]。所以,有关植物体中 Ca^{2+} 的研究成为一个非常活跃的领域。

被子植物的有性生殖过程在整个生活史中占据非常重要的地位,是一个十分精巧而又复杂的发育过程。它涉及雌、雄配子体的发生、发育以及精、卵细胞的融合和胚胎发生等一系列复杂事件。以往的细胞学和超微结构研究使我们对有性生殖过程及生殖器官结构有了较清楚的认识,并积累了颇多的资料。目前,对高等植物有性生殖的研究已经不再是单纯的形态描述,而是深入到探究机理方面的问题。自从发现 Ca^{2+} 可以促进花粉萌发以来,有关 Ca^{2+} 与植物有性生殖的研究迅速活跃起来。并且随着研究方法的改进,对植物有性生殖过程中 Ca^{2+} 功能的报道也越来越多^[5,6]。经过多年的努力,有关 Ca^{2+} 在花粉萌发和花粉管生长过程中的作用机理已研究得相当深入,尤其是花粉管顶端梯度分布的游离 Ca^{2+} 与花粉管的生长关系已很清楚^[7,8],在体内雌蕊组织中 Ca^{2+} 的特异分布吸引花粉管定向生长的推测也在多种植物中得到了充分的证明^[9-18]。然而,在植物雄性生殖系统中,花药的发育和 Ca^{2+} 的分布特征存在什么关系还不清楚,这方面的研究也比较缺乏。近年来,对水稻^[19,20]、小麦^[21]、烟草^[22]、莴苣^[23]、白菜^[24]等植物花药发育过程中的 Ca^{2+} 分布做了一些研究,初步显示出花药发育过程中许多重要事象与 Ca^{2+} 的分布特征密切相关,这些研究结果与 Ca^{2+} 在花粉萌发和花粉管生长过程中

的信号功能有所不同, 主要涉及 Ca^{2+} 调控花药发育的生理功能, 这方面目前还是空白。

1 花药的发育

1.1 花粉发育

被子植物的花药结构复杂, 组成花药的组织和细胞的形态、结构变化非常显著。花药来自花药原基, 再进一步分化成由多种高度特化的组织和细胞构成的结构。构成花药壁的表皮、药室内壁、中层和绒毡层分化出来后, 细胞的形态结构显示出很大的差异, 细胞命运也很不相同。这些特化的组织属于二倍体的孢子体组织, 不直接参与生殖功能, 而是在花粉发育的过程中逐渐解体, 对小孢子和花粉主要起营养和保护的功能^[25]。在花药完全成熟后, 只剩下表皮和药室内壁两层花药壁组织。在分子水平上, 花药发育过程中药壁细胞的 DNA 减少, 其质量状态也发生改变, 成为易水解的性质^[26,27]。

花药中有生殖功能的是花粉囊中单倍体的花粉, 其发育更是一个骤变过程。小孢子母细胞减数分裂后形成的小孢子, 通过形成大液泡产生极性, 导致其第一次有丝分裂为典型的不对称分裂, 结果产生两个结构和发育命运都完全不同的细胞——营养细胞和生殖细胞。营养细胞不再进行分裂, 其体积比生殖细胞大很多, 主要起营养作用。营养细胞为花粉粒的进一步发育和花粉管的生长提供养分和能源, 并最终将精细胞运送到位于子房内的胚囊中完成受精作用^[26]。小孢子的第二次有丝分裂是生殖细胞经过一次分裂产生两个精细胞。小孢子的不对称分裂是一次特殊而关键的生物学事件, 在分裂之前最明显的变化就是核的位移, 这对于建立小孢子分裂的不对称性和接下来的不均等分裂是必须的, 是保证向配子体道路发育的关键性步骤^[28]。

在植物发育中许多形态发生的事态, 不对称分裂是新的发育程序开始的标志。历来认为是由于大液泡的形成而使小孢子细胞核从中央迁移至边缘^[29], 但最近发现在洋葱小孢子发育过程中, 没有大液泡形成的现象, 其小孢子成半圆形, 细胞核贴在直线细胞壁一边进行不均等分裂^[30]。这类花粉的小孢子不均等分裂显然是由其它方式控制的。许多实验研究揭示了如果改变不对称有丝分裂, 小孢子将从配子体发育的道路转向孢子体发育道路, 即分裂形成愈伤组织或小孢子胚, 发育为单倍体植物^[29]。如, 利用微管抑制剂或秋水仙碱处理可以诱导小孢子在第一次分裂时发生对称分裂, 形成两个同等大小的细胞^[31,32]。在营养细胞中特异表

达的基因也在这两个细胞中表达, 由此说明这两个细胞均具有营养细胞特性。因此, 不对称分裂是分化形成生殖细胞的必要条件, 而对营养细胞的命运影响不大^[28]。这些研究从另一方面证明细胞骨架在核位移变换中起作用。近年来, 有关细胞骨架的研究证明微管对小孢子核位置的变换和分裂面的建立起重要作用^[33-35]。在分子生物学方面的研究, 显示小孢子的不对称分裂和细胞不同的发育命运是花粉发育过程中特定基因表达的结果, 这种分裂可以认为是一种决定性分裂^[36,37]。来自番茄花粉的特异启动子 LAT52 特异地在营养细胞中表达, 为研究者提供了一个检测细胞命运的配子体分子标记因子^[38]。

1.1.1 胼胝质壁

在植物的生殖过程中, 发生了明显的胼胝质壁的形成和降解的变化。随着分子生物学的进展, 人们逐步认识到细胞壁在细胞的生命活动中起着举足轻重的作用, 它除了具有机械支持、物质运输、防御反应等传统功能外, 还参与对植物细胞生长的调控和细胞之间的识别, 甚至能决定细胞分化的命运, 并且细胞壁的产生与降解及化学成分的改变或细胞间的位置改变都与植物的发育密切相关^[39]。

胼胝质(callose)是 β -1,3 葡聚糖的俗名, 属于细胞壁半纤维素的成分之一, 在高等植物的细胞壁物质中占据着特殊的地位。它在特殊的组织、特殊的发育时期或特殊的生理条件下产生, 其特点是迅速聚合和快速解聚, 是一种“短命”且功能复杂的细胞壁结构^[40]。胼胝质在植物配子体发育过程中呈现有规律的变化, 这种规律在兰科植物胚珠中被发现以来, 在被子植物 16 科 39 属中已被证实, 现在认为胼胝质规律性代谢, 是性母细胞发育过程中的必然事件^[41]。首先, 就小孢子发育过程中胼胝质的动态过程而言, 当小孢子母细胞进入减数分裂时, 开始逐渐沉积胼胝质壁, 至减数分裂完成后, 形成的四个小孢子被共同的胼胝质壁包围, 而且在小孢子之间也有胼胝质壁分隔。这样就使得小孢子母细胞、四分体以及四分体中的小孢子相互隔离, 处于孤立状态^[42]。Bhatia 和 Malik 认为这种孤立状态是减数分裂的先决条件, 也是四分体自发转变为小孢子的前提^[43]。在其它一些研究中发现小孢子母细胞的胼胝质壁并不连续, 而是存在一些直径约为 1-2 μm 的胞质通道, 因此认为胼胝质壁有如同分子筛一样的功能, 控制着小孢子母细胞之间的物质和信息交流, 成为减数分裂同步性的原因, 同时也使小孢子之间保持相对的独立性^[42]。另外, 小孢子第一次有丝分裂时, 在营养细胞和生殖细胞之间也会形成胼胝质壁。在大孢子发生过程中, 大孢子母细胞进行减数分裂前, 整个细胞

被胼胝质壁包围,似乎也营造了一种与周围组织隔离的相对孤立的环境,以保证其特殊的发育(减数分裂过程)。在蓼型、待宵草型、和葱型胚囊的大孢子发育过程中,胼胝质从预定分化为有功能大孢子的方向消失以增加细胞的透性,为其发育提供充足的营养,而无功能的大孢子较长时期被胼胝质包围,最后退化消失^[42]。在四孢子型的胚囊中,孢子壁上则观察不到胼胝质的积累^[42],这样看来胼胝质似乎也参与了对功能大孢子的选择。所以一般认为雌、雄配子体发育过程中,胼胝质主要起屏障或分子滤器作用,限制进入性母细胞的大分子物质;同时也造成一种相对独立的性母细胞环境,保护母细胞不受外来激素和其它物质的影响^[40]。胼胝质有规律的消长对启动孢子母细胞的减数分裂可能是必须的,可以启动大、小孢子母细胞的分化途径。胼胝质的代谢过程对于雌、雄配子的正常发育具有重大意义,但在不同植物、组织或发育过程中,胼胝质壁的确切功能以及形成方式可能存在一些差异。

1.1.2 花粉壁

被子植物花粉壁是一个复杂的结构系统。花粉成熟后可明显区分为花粉外壁和内壁。外壁主要由孢粉素构成,孢粉素是一种理化性质很稳定的含酚类和长链脂肪酸衍生物的混合多聚物,对降解作用有很强的抵御能力^[44]。所以,花粉外壁一般比较硬而缺乏弹性,它可以使花粉保持一定形状,同时还具抗酸和抗分解的特征。内壁位于花粉外壁的里面,较薄,由果胶质与纤维素组成,与体细胞的初生壁相似,在花粉萌发前封闭萌发孔。内壁上具微纤维或一些其它的特征,如存在小管或片层的结构。它的形成与细胞中高尔基体的活动有关,在小孢子中是后合成的壁,通常在小孢子有丝分裂后,它尚未达到最终的厚度^[29]。

在形态学上,花粉外壁又可分为外壁外层和外壁内层,外壁内层是同质的。外壁外层主要由鼓槌状的基柱组成,其纵轴与花粉外周面相垂直。基柱分头部和柱状的棒(基粒棒)两部分。基柱膨大的头部互相连接,形成被层或覆盖层,其形成的拱形的表面层上有微孔穿过,基粒棒是分开的^[29]。不同植物花粉外壁的表面显示出种种特征,有些光滑,有些有各式雕纹;有些植物花粉外壁表面有花粉鞘或含油层,花粉鞘具有类胡萝卜素的疏水性脂类,含油层是一种疏水性脂类和蛋白质的混合物。另外,无论是外壁还是内壁都含有活性蛋白质,一部分位于内壁的纤维素层中,特别是萌发孔附近,一部分在外壁的基柱之间的腔内^[44]。外壁的蛋白质除了酶外,主要是由绒毡层制造并转移来的即孢子体性质的识别蛋白,

在传粉后花粉与柱头的相互识别中起重要作用;内壁中的蛋白是花粉自身制造的即配子体性质的,主要是含有与花粉萌发及穿入柱头有关的各种水解酶类^[44]。

花粉壁的发育涉及孢子体和配子体共同参与的一系列事件,其构建也是世代转变过程中的最主要细胞学事件之一,由绒毡层和小孢子原生质体共同参与花粉壁的构建被认为是被子植物的一般特性^[45,46]。但对于花粉外壁原基具体是由绒毡层细胞还是由小孢子本身分泌的问题还存在一些分歧。在番茄中发现花粉外壁的发育较早,在四分体时期外壁已经开始形成,出现基粒棒状的结构^[47]。但林月婵等在珍汕 97 水稻的研究中认为四分体时期的胼胝质壁溶解后,小孢子刚释放出来时,完全看不到有壁的构造,就像一个裸细胞,随后才出现初生外壁^[48]。关于花粉外壁原基的来源目前还没有统一的认识,在不同植物中可能有所差异。当小孢子分离以后,壁物质除来自小孢子本身外,还由绒毡层细胞提供,绒毡层分泌大量的孢粉素物质及其它细胞壁材料,而后在外壁上聚合,使外壁加厚^[42],但对其详细生化过程了解很少。

1.1.3 萌发孔

花粉外壁上的开口称萌发孔。成熟花粉粒的壁上常具有一个或数个萌发孔或萌发沟,花粉萌发时,由内壁所组成的花粉管由这些孔中长出。萌发孔的形态、数目、大小、位置、构造等因植物种类而异。如,锦葵科和向日葵科植物具多个萌发孔,而且萌发孔区形成透镜状的内壁加厚^[44]。也有少数植物,如睡莲科和姜科的花粉壁上没有萌发孔,当花粉萌发时由花粉重新产生开孔^[29,44]。另外,在老鹳草属和月见草属的萌发孔区内壁向外扩展并显著加厚,形成似泡状的突出物,曾被称为花粉芽、萌发孔腔或萌发孔的胞质囊^[29]。而禾本科植物只有一个萌发孔,小麦花粉萌发孔下尚有盖状结构,在萌发孔处内壁加厚^[29,44]。在其加厚的壁有许多小管穿过,与传递细胞壁内突相似,因此,可能具有从周围吸收营养物质的作用^[29]。

在研究花粉萌发孔时,发现其产生的位置是在发育的早期就决定的,并具有遗传性。Dover 对小麦减数分裂前后的花粉用秋水仙素处理后,发现萌发孔的数目及位置都会发生变化,还观察到多核多萌发孔的现象,显示纺锤体的排列与萌发孔的位置之间有一定关系^[49]。后来 Blackmore 和 Barnes 在实验中也得出同样结论,认为萌发孔的位置可能与减数分裂时纺锤体的两极位置有关^[50]。萌发孔的形成比较早,在形成花粉壁的时候,当小孢子纤维素的原外壁出现时,在某些区

Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to etd@xmu.edu.cn for delivery details.

厦门大学博硕士论文摘要库