植物学通报 *Chinese Bulletin of Botany* 2007, **24** (1): 49–59, www.chinbullbotany.com

·综述·

被子植物胚珠研究进展

王自芬, 任毅*

陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062

摘要 胚珠作为被子植物的有性生殖器官一直为植物学家所关注。19世纪以来, 人们从形态结构、发生发育、起源及分子生物学等方面对胚珠进行了大量的研究。近年来, 随着研究手段的不断改进, 研究者对许多关键性的问题, 如胚珠的起源、胚珠发生发育的分子机制已经有了一定的认识, 但是这些问题并未得到圆满的解决。对此, 本文对前人的研究内容进行了回顾, 并综述了最新研究进展, 在此基础上提出了今后对胚珠研究的建议。

关键词 被子植物, 胚珠, 形态, 结构, 个体发生, 起源

王自芬, 任毅 (2007). **被子植物胚珠研究进展**. **植物学通报 24,** 49–59.

胚珠是被子植物雌配子的载体, 是种子的前身, 在被子植物有性生殖过程中起着重要的作用。Eames (1961)和胡适宜(1982)曾对胚珠的形态结构和演化做了较详细的描述和分析。随着现代研究手段的改进, 近年来一些学者从形态学、解剖学、发育生物学以及分子生物学等多方面对胚珠进行了大量的研究工作, 使人们对胚珠的起源和胚珠发生发育的分子机制等有了一定的认识。然而许多问题并未得到解决, 还需要对大量不同类群的植物做进一步的深入研究。本文对胚珠的研究进行了综述, 目的在于为今后的研究提供一些文献资料。

1 胚珠的形态结构

胚珠包藏在子房内, 着生在胎座上(placenta)。胚珠原基最初是由子房壁的内表皮下的局部细胞通过平周分裂产生的。胚珠原基的前端形成珠心(nucellus), 基部形成珠柄(funiculus)。在胚珠发育早期, 在珠心基部产生一环状的突起, 被称为珠被(integument)。珠被向上生长包围珠心, 珠被在珠心顶端形成孔隙, 称为珠孔(micropyle)。珠被、珠心和珠柄的结合部位称为合点(chalaza)。所以成熟胚珠由珠心、珠被、珠柄、合点和珠孔结构组成。有些植物的胚珠还具有承珠盘(hypostase)、珠心冠原(epistase)和珠孔塞(obturator)等特殊结构(胡适宜, 1982; Johri et al., 1992; Zhou et al., 2004)。

1.1 珠被

被子植物胚珠通常具有一或两层珠被, 某些植物类群有时存在三层珠被, 也有些植物的珠被高度退化而形成无珠被胚珠。大多数单子叶植物和离瓣花类双子叶植物的胚珠具双珠被(图1B, C); 而大多数合瓣花和一些离瓣花类双子叶植物的胚珠具单珠被(图1A); 无珠被的胚珠仅存在于檀香目(Santalales)和蛇菰目(Balanophorales)下的一些科中(Coulter and Chamberlain, 1909; Houk, 1936, 1938; Corner et al., 1949; Eames, 1961)。

一般认为, 双珠被比单珠被原始(Stebbins, 1974; Bouman, 1984; Cronquist, 1988; Takhtajan, 1991; Johri et al., 1992)。虽然多数学者认为单珠被起源于双珠被, 但对于具体的起源方式, 不同学者有不同的观点。Coulter 和 Chamberlain(1903)认为单珠被的发生是因为双珠被原基不分化导致的; 也有学者认为单珠被可能代表两层珠被的结合, 少数情况下可能是两层珠被中的残存(Joshi, 1939; Endress and Igersheim, 2000a;

收稿日期: 2006-09-05; **接受日期**: 2006-12-01
基金项目: 国家自然科学基金(No. 30370095)
* **通讯作者**。E-mail: renyi@snnu.edu.cn

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-309

González and Rudall, 2003)。

双珠被胚珠的两层珠被分别被称为外珠被(outer integument)**和内珠被**(inner integument)(**图** 1B, C)。**一些学者提出被子植物的内珠被与裸子植物单一的杯状珠被同源，推测外珠被是被子植物的一个新器官**(Meeuse and Bouman, 1974; Stewart and Rothwell, 1993; Endress, 2001; Yamada et al., 2003)。**外珠被的形态有两种，即兜状**(hood-shaped)**和杯状**(cup-shaped or cupular)。**前者是指外珠被不是完整的环状，而在珠柄侧有缺失；后者的胚珠具有完整的环状外珠被。有些学者认为杯状外珠被是较原始的**(Eames, 1961; Bouman, 1984; Cronquist, 1988; Fahn, 1990; Johri et al., 1992), **但对一些较原始的被子植物胚珠的研究结果却支持兜状外珠被可能是原始的**(Earle, 1938; Swamy, 1949; Lampton, 1957; Periasamy and Swamy, 1961; Bhandari, 1963; de Boer and Bouman, 1974; Mohana Rao, 1975, 1979, 1982, 1983; Bouman, 1978; Endress, 1980a, 1980b; Batygina et al., 1983; Endress and Sampson, 1983; Prakash et al., 1984, 1992; Johri et al., 1992; Matsui et al., 1993; Umeda et al., 1994; Endress and Igersheim, 1997, 1999; Yamada et al.,2001a, 2001b, 2003)。**兜状外珠被向杯状外珠被演化的路径可能有两条：一是在木兰科**(Magnoliaceae)**中兜状外珠被与珠柄附属物结合，形成一个封闭的联合体，最终演化形成杯状外珠被**(Yamada et al., 2003); **另一方面，睡莲科**(Nymphaeaceae)**的杯状外珠被可能是它的近缘莼菜科**(Cabombaceae)**的兜状外珠被向珠柄一侧延展与珠柄结合演化形成的**(Yamada et al., 2001a)。**但是还需要对更多的像睡莲目一样原始的目或科(外珠被在属间有差异)及其相关类群的外珠被做进一步的比较形态学研究后才能给予更合理的推测**(Umeda et al., 1994)。

1.2 珠心

根据珠心发育的程度不同，胚珠可区分为薄珠心胚珠(tenuinucellate ovule)**和厚珠心胚珠**(crassinucellate

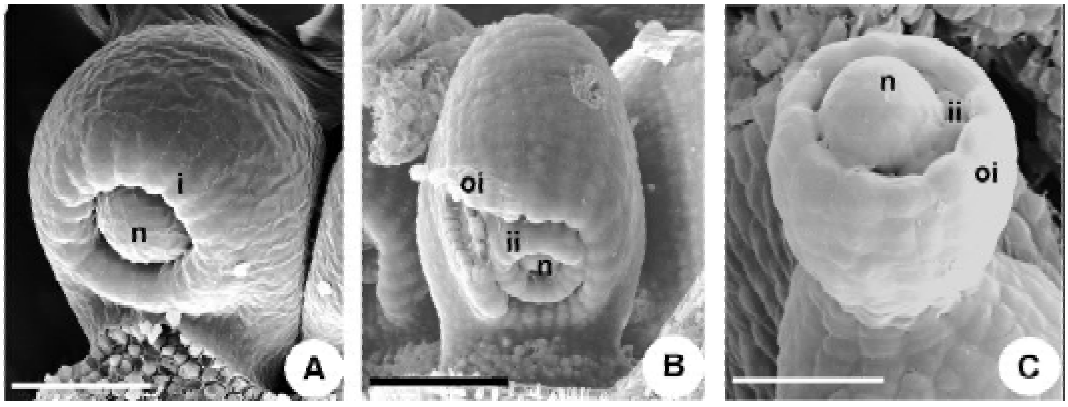


图 1 被子植物胚珠形态

(A)铁筷子胚珠，为倒生胚珠，单珠被(bar = 86 μm);
(B)马蹄香胚珠，为倒生胚珠，双珠被(bar = 120 μm);
(C)蕺菜胚珠，为直生胚珠，双珠被(bar = 38 μm)
i: **珠被**; ii: **内珠被**; n: **珠心**; oi: **外珠被**

Figure 1 Morphology of the angiosperm ovule

(A) Ovule of *Helleborus thibetanus*, showing anatropous ovule, unitegmic integument (bar = 86 μm);
(B) Ovule of *Saruma henryi*, showing anatropous ovule, bitegmic integument (bar = 120 μm);
(C) Ovule of *Houttuynia cordata*, showing orthotropous ovule, bitegmic integument (bar = 38 μm).
i: integument; ii: inner integument; n: nucellus; oi: outer integument

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-309

ovule)两种类型。前一种类型是大孢子母细胞只被一层珠心表皮所包围; 而后一种类型是大孢子母细胞与珠心表皮之间有数层细胞隔开, 深埋于珠心组织当中(胡适宜, 1982)。

珠心进化史的主流是厚珠心类型的简化。在简化中, 多数孢原细胞消失, 仅极少数表皮细胞覆盖在一个孢原细胞上。其间有很多过渡类型。在一些科, 如蔷薇科中, 可以看到它简化的各个时期。较低等的双子叶植物和单子叶植物通常是厚珠心胚珠; 合瓣花类双子叶植物多为薄珠心。但也有很多例外。其中的一些例外, 可能具有系统发育意义(Eames, 1961)。珠心的特化与珠被的特化平行发展, 厚珠心通常伴随着双珠被。

1.3 珠柄

被子植物胚珠的珠柄或长而细, 或短而粗壮, 或缺失而成为无柄胚珠。许多植物胚珠的珠柄可能会有各种各样的附属结构(Bouman, 1977; Tilton and Horner, 1980; Matsui et al., 1993; Imaichi et al., 1995)。如在百合科(Liliaceae)的一些植物中, 由珠柄发生而来的第3层珠被最终形成假种皮(McNaughton and Robertson, 1974); 在木兰科的一些植物中, 珠柄突起形成的珠柄附属物与马蹄形的兜状外珠被结合形成一个封闭的联合体, 最终发育形成杯状外珠被(Matsui et al., 1993; Umeda et al., 1994; Yamada et al., 2001a, 2001b, 2003)。

1.4 珠孔

双珠被胚珠的珠孔有内珠孔(endostomic micropyle)和双珠孔(the double endostomic and exostomic micropyle)之分。内珠孔由内珠被形成, 双珠孔由内珠被和外珠被共同形成。

一些学者在研究了基部被子植物后认为, 具有内珠孔的胚珠较具有双珠孔的胚珠原始(Endress and Igersheim, 1997; Igersheim and Endress, 1998; Tobe et al., 2000; Yamada et al., 2001a, 2003)。

1.5 胚珠的形态和方向

胚珠形态和珠孔位置的变化产生了许多胚珠类型。常见有两种, 即直生胚珠(orthotropous ovule)(图1C)和倒生胚珠(anatropous ovule)(图1A, B)。直生胚珠是指胚珠直立于胎座表面, 珠孔位于远基端, 珠柄短或缺失, 珠孔与珠柄在一条直线上; 倒生胚珠是指胚珠在合点区反折, 珠被与珠柄贴生, 珠孔与珠柄非常接近。在这2种类型之间有弯生胚珠(campylotropous ovule)、曲生胚珠(amphitropous ovule)、横生胚珠(hemianatropous ovule)、拳卷胚珠(circinotropous ovule)等中间类型。同一科植物的胚珠类型一般相同, 但也有的科具有一种以上的胚珠类型, 如棕榈科(Palmae)有倒生和直生两种胚珠类型。偶尔, 也有在同一心皮中出现一种以上胚珠类型的情况(Joshi, 1939)。

倒生胚珠因其存在于一些较原始类群, 如毛茛目(Ranunculales)、沼生目(Helobiales)和睡莲科中而被认为是原始的胚珠类型(Stebbins, 1974; Bouman, 1984; Cronquist, 1988; Takhtajan, 1991; Johri et al., 1992; Endress and Igersheim, 2000a, 2000b; Yamada et al., 2001b)。而直生胚珠有时被认为是原始类型, 是因为它的结构最简单, 但简单的结构可能是与心皮的高度特化有关, 并且直生胚珠主要存在于较为进化的一些科中, 一般为基生胎座, 且仅具1枚胚珠, 如胡桃科(Juglandaceae)、蓼科(Polygonaceae)、胡椒科(Piperaceae)、帚灯草科(Restionaceae)和茨藻科(Najadaceae)等。因此, 直生胚珠的简单结构被认为是次生的(Eames, 1961)。

1.6 胚珠的数目

原始被子植物通常是层状胎座(laminar placenta), 心皮中常具多数胚珠, 如睡莲科、水鳖科(Hydrocharitaceae)。随着层状胎座演化为边缘胎座(marginal placenta), 胚珠数目也减少并变为仅在腹缝线处具两排胚珠, 或直至简化保留1-2枚胚珠; 同时心皮的大小也随着减小。然而, 在杜鹃花科(Ericaceae)、兰科(Orchidaceae)、葫芦科(Cucurbitaceae)等科中, 胚珠数目多数是次生的性状。

胚珠数目简化的过渡阶段在许多植物中都可以观察到, 如在离生心皮的毛茛科(Ranunculaceae)、蔷薇科(Rosaceae)和睡莲科植物及合生心皮的百合科、石竹

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-309

科(Caryophyllaceae)植物中。在合心皮子房中胚珠的总数减少至 1 枚时，通常基生，形成基生胎座(basal placenta)。这些胚珠是合心皮子房中复杂结构的残存，它们常常来源于特立中央胎座(free central placenta)或中轴胎座(axile placenta)的简化，少数情况下来源于侧膜胎座(parietal placenta)的残存，如在茅膏菜科(Droseraceae)中(Eames，1961)。

2 胚珠的发育

胚珠是胎座表面一个半球状的突起物，是由表皮下1-2层细胞分裂增生形成的。起初参与分裂的细胞数目不定，一般 1-3 个不等。这些细胞平周分裂形成胚珠原基，随后，原基的前端逐渐发育成为珠心，基部成为珠柄。胚珠结构的形成是向基式的，依次为远基的珠心端、内珠被和外珠被。极少情况下，外珠被先于内珠被形成(Wojciechowska, 1972)。孢原组织可能直接由表皮下细胞或此层以下的细胞形成。珠心的扩大主要是由孢原细胞分裂产生的周缘细胞分裂增殖而来，但在一些分类群中，表皮的切向分裂和垂周分裂在后期的发育中起到了重要的作用。在薄珠心胚珠中，通常不存在周缘细胞，大孢子母细胞直接位于表皮下。而在厚珠心胚珠中，珠心主要有三种来源：一是由表皮下的孢原细胞平周分裂形成外面的周缘细胞和里面的造孢细胞，周缘细胞进行平周和垂周的分裂增加珠心组织，如毛茛科的一些植物；二是珠心表皮分裂的结果，如玉米(*Zea mays*)；三是珠心表皮和周缘细胞共同分裂的结果，如黑种草(*Nigella damascena*)(胡适宜，1982)。传统观点认为珠被来自合点处、珠心基部的表皮组织(Schleiden，1837)；另有观点则认为来自表皮下组织，甚至珠柄都参与了珠被的发生(Boesewinkel and Bouman, 1967, 1978; Bouman and Calis, 1977; Bouman, 1978; Boesewinkel, 1978)；还有观点认为珠被起源于珠心的表皮组织，只是在珠被发生后，珠被中的一些细胞可能来自珠心的表皮下细胞(Berg, 1978; Tilton and Lersten, 1981)。然而目前大多学者都认为内珠被来自表皮下细胞的分裂，外珠被来自表皮细胞的分裂(Umeda et al., 1994; Yamada et al., 2001b)。

3 胚珠的起源

19 世纪关于胚珠起源的观点有轴生孢子假说(axial theory)、叶生孢子假说(foliar theory)和独特结构假说(sui generis theory)(Worsdell, 1904; Herr, 1995)。轴生孢子假说将珠心比作一个被叶状附属物包围的茎轴，这些叶状附属物进一步结合形成珠被。叶生孢子假说将胚珠描述成一个三裂的小叶，珠心来自顶生的裂片，珠被由侧面的裂片形成。而独特结构假说认为胚珠的结构比较特殊，与茎和叶的结构不同。

20 世纪关于胚珠起源的观点主要集中在对种子蕨类植物的研究上，这类植物普遍被认为是最古老的种子植物。Oliver 和 Scott(1904)在研究了 *Lagenostoma lomaxi*后提出囊盖学说(indusial theory)，认为大孢子囊被两层连续的、囊盖状的结构包围，外面的一层形成壳斗，里面的一层形成珠被。Benson(1904)提出了聚合囊学说(synangial theory)，认为胚珠来自一个孢子囊群，中央的孢子囊发育形成珠心，周围的孢子囊变得不育，并结合形成珠被。这一观点建立在聚合孢子囊与 *Thelangiom scottii*及*Lagenostoma*的胚珠显著相似的基础上。证据表明，*Lagenostoma* 中珠被裂片的空间排列与孢子囊惊人的相似。囊盖学说和聚合囊学说都受到种子蕨来自蕨类植物这一当时流行观点的显著影响 。

Eames(1961)对以上观点提出了质疑，他认为胚珠具有珠被、珠柄和维管联结，是一个比囊群复杂得多的结构，并提出胚珠是突出体(emergences)的解释。Eames 认为，胚珠性突出体，与典型的突出体不同，胚珠具有复杂的形态，如具有保护性的裂片珠被和珠柄，胚珠复杂的形态与其在心皮中的排列及对花粉管通路适应有关。Eames 反对将珠心看作一个孢子囊的说法，他认为花粉囊周缘组织不是雄性的孢子囊的壁，而仅仅是雄性孢子叶所残留的叶肉。在胚珠中，整个珠心与雌性孢子叶的部分与叶肉是同源的，并最终成为一个突出体。但这一观点也受到了质疑(Camp and Hubbard,

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-309

1963b; Periasamy and Swamy, 1964; Guédès, 1965, 1966, 1969; Rohweder, 1967; Endress, 1969)。

de Haan(1920)回顾了关于胚珠起源的一些学说后认为, 种子蕨、裸子植物和被子植物的珠被与囊盖并不是同源的, 但可能与另外一种结构同源。他认为珠被最初由一些“单元”组成, 这些单元现在被认为是一些顶枝, 他认为胚珠是一个中央顶枝被两个或是更多的不育顶枝围绕的结构进化而来的。中央顶枝的简化使周围的顶枝全部位于大孢子囊的基部。它们后来结合形成珠被, 珠被或与中央大孢子囊结合, 或不结合。这一观点得到许多学者的支持(Walton, 1953; Andrews, 1961; Smith, 1964; Long, 1966; Gensel and Andrews, 1984; Taylor and Taylor, 1993)。

关于珠被的起源, 根据Andrews(1961)的珠心修饰学说(nucellus modification concept), 瓶籽目(Lagenostomales)和三棱籽目(Trigonocarpales)的珠被来自珠心的外围结构。基于三棱籽目珠心外围组织中的维管组织的存在, Walton(1953)也提出了相似的观点, 他认为胚珠是一个极度简化的珠心和珠被结合的结构。他赞同以前认为的珠被相当于 *Lagenostoma* 壳斗的观点。Long(1966)反驳了这一观点, 他认为珠心中类似于输导组织的管胞并不是由原形成层束产生的。

Camp和Hubbard(1963a, 1963b)基于古生代胚珠被认为具有两层贴生的珠被, 并且这两层珠被来源于一个顶生的大孢子囊周围的不育二叉分枝, 提出了双珠被学说(double integument theory)。里面的一些分枝因为与珠心的结合而使胚珠看起来只具有一层珠被。在对种子蕨、苏铁类和被子植物的胚珠进行比较后, 他们认为各种类群的胚珠具有很大的相似性并推测所有的胚珠都具有两层珠被, 不论分离或是结合。同时, 他们提出胚珠不是简单的叶片结构, 也不是来自于叶片的特化的突出体。

对于胚珠的起源, Herr(1995)提出了与顶枝学说不同的新观点(new concept)。顶枝学说认为珠心是一个孢子囊, 珠被来自于不育的顶枝, 具单一的大孢子和内生大孢子囊是种子植物珠心和其它植物大孢子囊的本质区别。Herr在这些方面提出了不同的看法: (1)对于所有胚珠, 珠心是一个茎源的孢子囊梗, 并具有一个单一的顶生大孢子囊; (2)在结合形成珠被的顶枝中, 有一些顶枝是可育的, 并在结合形成珠被后依然保留一定的生殖能力; (3)细胞环境和营养方式的改变导致了种子植物特有的孢子异型的模式(unique form of heterospory), 这种特有的异型孢子是种子植物胚珠最重要的特征。

近年来, 分子生物学的研究使人们对胚珠的本质有了进一步的认识。胚珠虽然结构简单, 但其发生及形态建成过程体现了植物个体发育的核心过程, 即顶端生长加侧生器官的持续生长。例如, 在胚珠原基即将产生的部位可以同时检测到 *STM*、*CUC2* 和 *SPT* 等分生组织特征基因及 *REV* 等近轴面特征基因的表达, 二者这种平行表达的现象在腋生分生组织形成过程中也能观察到, 说明胚珠和腋芽的形成机制类似。由此, 人们认为胚珠可以看作一个具有生殖能力的腋芽, 而外珠被则是从腋芽上进一步产生的侧生器官(Skinner et al., 2004)。

4 胚珠的分子生物学研究

随着对模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)胚珠发育研究的不断深入, 人们对调控胚珠发育的遗传和分子机制有了一定的认识。结合张宪省等(1998)、Skinner等(2004)和宿红艳等(2005)的综述, 我们对国内外胚珠的分子生物学研究进行简单回顾。

4.1 胚珠的特征基因

Coen和Meyerowitz(1991)提出了花器官发育的同源异型基因作用模型, 即 ABC 模型。该模型认为, 被子植物四轮花器官的形成是由具有不同功能的A、B和C三类基因控制的, 每类基因均在相邻两轮花器官中起作用。序列分析结果表明, 大多数花器官特征基因属于 MADS-box 家族(*MCM1*、*AGAMOUS*、*DEFICEENS* 和 *SRF*)(Yanofsky et al., 1990; Coen and Meyerowitz, 1991)。

胚珠的特征同样是由 MADS-box 基因控制。Colombo 等(1995)将 ABC 模型延伸为 ABCD 模型。决定胚珠特征的基因都属于D类基因。目前, 已经鉴定出的胚珠特征基因有拟南芥的 *AGAMOUS*(*AG*)、*BELL1*

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-309

(*BEL1*)、*SEEDSTICK*(*STK*)、*SHATERPOOF1/2*(*SHP1/SHP2*)、*CUP-SHAPED COTYLEDON3 (CUC3)*、*PRETTY FEW SEEDS2(PFS2)*，矮牵牛(*Petunia hybrida*)的*FLORAL BIN GPROTEIN7/11*(*FBP7/11*)、百合(*Lilium longiflorum*)的*LMADS2*和风信子(*Hyacinthus orientalis*)的*HoMADS1*等。它们所编码的蛋白均含有非常保守的MADS-box功能结构域，这些基因都与胚珠的形态建成有着密切的关系(Robinson-Beers et al., 1992; Modrusan et al., 1994; Ray et al., 1994; Reiser et al., 1995; Angenent et al., 1995; Colombo et al., 1995; Tzeng et al., 2002; Favaro et al., 2003; Pinyopich et al., 2003; Vroemen et al., 2003; Xu et al., 2004; Park et al., 2004, 2005)。

4.2 胚珠原基的模式建成

依据形态学标准沿着D-P轴(distal-proximal axis)划分胚珠为几个区域：远轴端是珠心，以存在大孢子母细胞及其后的四分体、胚囊为特征；中间是合点区域，在它的两侧形成两层珠被；近轴端为珠柄，其中包含维管束。这种D-P轴模式在胚珠发育的早期就已经建立，并且在进化过程中高度保守，普遍存在于种子植物中(Schneitz et al., 1995)。同时，在胚珠中的横向形态建成以远-近轴(abaxial-adaxial axis)表示(Skinner et al., 2004)。

与胚珠原基模式建成相关的基因有*AINTEGUMENT(ANT)*、*WUSCHEL(WUS)*、*NOZZLE(NZZ)*、*INNER NO OUTER (INO)*、*BELL1*(*BEL1*)和*PHABULOSA (PHB)*等(Elliott et al., 1996; Klucher et al., 1996; Baker et al., 1997; Schiefthaler et al., 1999; Balasubramanian and Schneitz, 2000, 2002; Krizek et al., 2000; Gross-Hardt et al., 2002; Sieber et al., 2004)。

人们对于内、外两层珠被的起源问题一直存在争议。近年来的一些研究推测内珠被与裸子植物中单一的杯状珠被(single cupular integument)具有同源性(Meeuse and Bouman, 1974; Stewart and Rothwell, 1993; Endress, 2001; Yamada et al., 2003)，而认为外珠被是被子植物中的一个新器官，它来自裸子植物单珠被胚珠周围的壳斗状结构(cupule)(Bocquet and Bersier, 1960; Stebbins, 1974; Retallack and Dilcher, 1981; Dahlgren, 1983; Takhtajan, 1991; Taylor, 1991; Stewart and Rothwell, 1993; Doyle, 1996)。在分子生物学的研究中，人们发现控制原基模式建成的*BEL1*基因功能缺失后，内珠被不能发生，而外珠被仍然可以产生。内、外珠被在突变体*bel1*中的这种不同表现支持了内、外珠被具有不同起源的观点(Reiser et al., 1995)。

4.3 珠被发育的遗传控制

珠被原基从合点区侧面发生后，细胞沿垂周方向进行分裂伸长，从而使珠被不断生长。人们以拟南芥为材料，通过筛选和分析突变体的方法，已经分离到一系列与珠被发育有关的基因(Gasser et al., 1998; Grossniklaus and Schneitz, 1998; Schneitz et al., 1998b; Schneitz, 1999)。这些基因被大致分为两类：一类是控制珠被早期发育的基因(珠被发生的遗传控制)，如*HUELLENLOS*(*HLL*)、*AINTEGUMENT*(*ANT*)、*NOZZLE*(*NZZ*)和*INNER NO OUTER*(*INO*)等(Schneitz et al., 1995, 1998a, 1998b; Elliott et al., 1996; Klucher et al., 1996; Baker et al., 1997; Gasser et al., 1998; Siegfried et al., 1999; Villanueva et al., 1999; Skinner et al., 2004)；另一类是控制珠被后期发育的基因(珠被形态建成的遗传控制)，如*SHORT INTEGUMENT1*(*SIN1*)、*SUPERMAN(SUP*)、*STRUBBELIG(SUB*)、*ARABIOPSIS CRINKLY4(ACR4)*、*ABERRANT TESTA SHAPE(ATS)*、*KANADI1/2(KAN1/2)*、*UNICORN(UCN)*和*TSO1*等(Bowman et al., 1992; Lang et al., 1994; Gaiser et al., 1995; Schneitz et al., 1998a, 1998b; Schneitz, 1999; Villanueva et al., 1999; Gifford et al., 2003; McAbee et al., 2006)。

4.4 胚囊的发育

近年来，人们利用T-DNA插入和转座子标签法筛选到一些雌配子体发育异常的突变体。通常情况下，这些突变体表现为不能产生有功能的胚囊。此外，enhancer-trap

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-309

screens和筛选cDNA等方法为分离雌配子体特异基因提供了有效的途径(Schneitz, 1999)。目前, 已分离到的调控胚囊发育的基因包括: 拟南芥中*MEGASPOROGENESIS-DEFECTIVE(MSD)*、*EMBRYO SAC-DEFECTIVE(EMD)*、*GAMETOPHYTIC FACTOR*(*GFA*)和*FEMALE GAMETOPHYTE(FEM)*基因簇, *Gf*、*PROLIFERA*(*PRL*)、*ANDARTA*(*ADA*)、*TISTRYA*(*TYA*)和*HADAD(HDD)*; 玉米的*LETHAL OVULE2*(*LO2*)和*INDETERMINATE GAMETOPHYTE1(IG1)*。这些基因功能失活导致雌配子体的发育停滞在不同阶段(Grossniklaus and Schneitz, 1998; Schneitz et al.,1998b; Schneitz, 1999)。如上文所述, 珠被和雌配子体的形成是密不可分的两个发育过程, 有些控制珠被发育的基因突变之后也会影响到胚囊的发育(Gasser et al., 1998)。

5 结语

胚珠作为被子植物的有性生殖器官一直受植物学研究者的关注。19世纪以来, 人们对植物化石和现存植物胚珠的形态、结构、发生发育及起源进行了大量的研究。20世纪80年代以后, 随着系统与进化生物学、发育生物学、分子生物学的不断发展及各种研究方法和技术的不断进步, 人们对胚珠有了更深入广泛的认识。但是, 胚珠发生发育的分子机制, 胚珠的起源, 不同形态胚珠之间的演化关系, 两层珠被是否同源, 不同形态外珠被之间的演化关系, 胚珠中一些结构, 如承珠盘、珠被绒毡层真正的功能意义, 这些问题都有待进一步研究。因此, 我们还需要对大量不同的植物, 尤其是对基部被子植物和一些模式植物的胚珠的形态、结构、个体发生发育及分子生物学等多方面进行深入的研究, 以解决上述一系列问题。

参考文献

胡适宜 (1982). **被子植物胚胎学**. **北京**: **人民教育出版社**. pp. 67-73.

宿红艳, 王磊, 张宪省 (2005). **胚珠发育的分子机理**. **植物学通报 22**, 396-407.

张宪省, 马小杰, 郭海新 (1998). **胚珠发育的分子基础**. **植物学通报 15**, 1-5.

Andrews HN (1961). Studies in Paleobotany. New York: John Wiley and Sons.

Angenent GC, Franken J, Busscher M, van Dijken A, van Went JL, Dons HJM, van Tunen AJ (1995). A novel class of MADS-box genes is involved in ovule development in petunia. *Plant Cell* **7**, 1569-1582.

Baker SC, Robinson-Beers K, Villanueva JM, Gaiser JC, Gasser CS (1997). Interactions among genes regulating ovule development in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* **145**, 1109-1124.

Balasubramanian S, Schneitz K (2000). *NOZZLE* regulates proximal-distal pattern formation, cell proliferation and early sporogenesis during ovule development in *Arabidopsis thaliana. Development* **127**, 4227-4238.

Balasubramanian S, Schneitz K (2002). *NOZZLE* links proximal-distal and adaxial-abaxial pattern formation during ovule development in *Arabidopsis thaliana. Development* **129**, 4291-4300.

Batygina TB, Kolesova GE, Vasiljeva VE (1983). Embryology of Nymphaeales and Nelumbonales 3. embryogenesis of *Nelumbo nusifera. Bot Z* **68**, 311-315.

Berg RY (1978). Development of ovule, embryo sac, and endosperm in *Brodiaea* (Liliales). *Norw J Bot* **25**, 1-7.

Beson M (1904). *Telangium scottii*, a new speices of *Telangium* showing structure. *Ann Bot* **18**, 161-177.

Bhandari NN (1963). Embryology of *Pseudowintera colorata*-a vesselless dicotyledon. *Phytomorphol* **13**, 303-316.

Bocquet G, Bersier JD (1960). La valeur systématique de l'ovule: développements tératologiques. *Arch Sci* **13**, 475-496

Boesewinkel FD (1978). Development of ovule and testa in Rutaceae III. Some representatives of the Aurantioideae. *Acta Bot Neerl* **27**, 341-354.

Boesewinkel FD, Bouman F (1967). Integument initiation in *Juglans* and *Pterocarya. Acta Bot Neerl* **16**, 86-101.

Boesewinkel FD, Bouman F (1978). Development of ovule and testa in Rutaceae II. The unitegmic and pachychalazal seed of *Glycosmis* cf. *arborea* (Roxb.)D.C. *Acta Bot Neerl* **24**, 257-268.

Bouman F (1977). Integumentary studies in the Polycarpicae IV. *Liriodendron tulipifera* L. *Acta Bot Neerl* **26**, 213-223.

Bouman F (1978). Integumentary studies in the Polycarpicae

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-309

V. *Nigella damascena* L. *Acta Bot Neerl* **27**, 175-182.

Bouman F (1984). The ovule. In: Johri BM, ed, Embryology of Angiosperms. Berlin Heidelberg & New York: Springer-Verlag. pp. 123-157.

Bouman F, Calis JIM (1977). Integumentary shifting — a third way to unitegmy. *Ber Deutsch Anisch Ges* **90**, 15-28.

Bowman JL, Sakai H, Jack T, Weigel D, Mayer U, Meyerowitz EM (1992) *SUPERMAN*, a regulator of floral homeotic genes in Arabidopsis. *Development* **114**, 599-615.

Camp WH, Hubbard MM (1963a). Vascular supply and structure of the ovule and aril in peony and of the aril in nutmeg. *Am J Bot* **50**, 174-178.

Camp WH, Hubbard MM (1963b). On the origins of the ovule and cupule in lyginopterid pteridosperms. *Am J Bot* **50**, 235-243.

Coen ES, Meyerowitz EM (1991). The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* **353**, 31-37.

Colombo L, Franken J, Koetje E, van Went J, Dons HJM, Angenent GC, van Tunen AJ (1995). The petunia MADS-box gene *FBP11* determines ovule identity. *Plant Cell* **7**, 1859-1868.

Corner EJH, Ma FLS (1949). The annonaceous ovule and its four integuments. *New Phytol* **48**, 332-364.

Coulter JM, Chamberlain CJ (1903). Morphology of Angiosperms. New York: Appleton.

Coulter JM, Chamberlain CJ (1909). Morphology of Angiosperms. New York: Appleton.

Cronquist A (1988). The Evolution and Classification of Flowering Plants, 2nd edn. New York: New York Botanical Garden.

Dahlgren R (1983). General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nord J Bot* **3**, 119-149.

de Boer R, Bouman F (1974). Integumentary studies in the Polycarpicae III. *Drimys winteri* (Winteraceae). *Acta Bot Neerl* **23**, 19-27.

de Haan HRM (1920). Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. *Rec Trav Bot Néerl* **17**, 219-324.

Doyle JA (1996). Seed plant phylogeny and the relationships of Gnetales. *Int J Plant Sci* **157**(Suppl), S3-S39.

Eames AJ (1961). Morphology of the Angiosperms. NewYork: McGraw-Hill.

Earle TT (1938). Embryology of certain Ranales. *Bot Gaz* **100**, 257-275.

Elliott RC, Betzner AS, Huttner E, Oakes MP, Tucker WQJ, Gerentes D, Perez P, Smyth DR (1996). *AINTEGUMENTA,* an *APETALA2*-like gene of Arabidopsis with pleiotropic roles in ovule development floral organ growth. *Plant Cell* **8**, 155-168.

Endress PK (1969).Gesichtspunkte zur systematischen stellung der eupteleaceen (Magnoliales). *Ber Schweiz Bot Ges* **79**, 229-229.

Endress PK (1980a). Floral structure and relationships of *Hortonia* (Monimiaceae). *Plant Syst Evol* **133**, 199-221.

Endress PK (1980b). The reproductive structures and systematic position of the Austrobaileyaceae. *Bot Jahrb Syst Pflanzengesch Pflanzengeogr* **101**, 393-433.

Endress PK (2001). Origins of flower morphology. In: Wagner GP, ed. The Character Concept in Evolutionary Biology. San Diego. California: Academic Press.

Endress PK, Igersheim A (1997). Gynoecium diversity and systematics of the Laurales. *Bot J Linn Soc* **125**, 93-168.

Endress PK, Igersheim A (1999). Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots. *Bot J Linn Soc* **130**, 305-393.

Endress PK, Igersheim A (2000a). Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms. *Int J Plant Sci* **161 (Suppl)**, S211-S223.

Endress PK, Igersheim A (2000b). The reproductive structures of the basal angiosperm *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Int J Plant Sci* **161** (Suppl), S237-S248.

Endress PK, Sampson FB (1983). Floral structure and relationships of the Trimeniaceae (Laurales). *J Arnold Arbor* **64**, 447-473.

Fahn A (1990). Plant Anatomy, 4th edn. London: Pergamon Press.

Favaro R, Battaglia R, Kooiker M, Borghi L, Ditta G, Yanofsky MF, Kater MM, Colombo L (2003). MADS-box protein complexes control carpel and ovule development in Arabidopsis. *Plant Cell* **15**, 2603-2611.

Gaiser JC, Robinson-Beers K, Gasser CS (1995). The Arabidopsis *SUPERMAN* gene mediates asymmetric growth of the outer integument of ovules. *Plant Cell* **7**, 333-345.

Gasser CS, Broadhvest J, Hauser BA (1998). Genetic analysis of ovule development. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **49**, 1-24.

Gensel PG, Andrews HN (1984). Plant Life in the Devonian. New York: Praegler.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-309

Gifford ML, Dean S, Ingram GC (2003). The Arabidopsis *ACR4* gene plays a role in cell layer organisation during ovule integument and sepal margin development. *Development* **130**, 4249-4258.

Gonzáez F, Rudall PJ (2003). Structure and development of the ovule and seed in Aristolochiaceae, with particular reference to *Saruma*. *Plant Syst Evol* **241**, 223-244.

Gross-Hardt R, Lenhard M, Laux T (2002). *WUSCHEL* signaling functions in interregional communication during Arabidopsis ovule development. *Genes Dev* **16**, 1129-1138.

Grossniklaus U, Schneitz K (1998). The molecular and genetic basis of ovule and megagametophyte development. *Semin Cell Dev Biol* **9**, 227-238.

Guédès M (1965). Remarques sur la notion de carpelle conduplique. *Bull Soc Bot Fr* **112**, 54-54.

Guédès M (1966). Stamen, carpel and ovule. The teratological approach to their interpretation. *Adv Front Plant Sci Delhi* **14**, 43-43.

Guédès M (1969). Contribution a al morphologie du phyllome. *Cellule* **67**, 341-341.

Herr JM (1995). The origin of the ovule. *Am J Bot* **82**, 547-564.

Houk WG (1936). The ovule and seed of *Coffea arabica* L. *Science* **83**, 464-465.

Houk WG (1938). Endosperm and perisperm of coffee with notes on the morphology of the ovule and seed development. *Am J Bot* **25**, 56-61.

Igersheim A, Endress PK (1998). Gynoecium diversity and systematics of the paleoherbs. *Bot J Linn Soc* **127**, 289-370.

Imaichi R, Kato M, Okada H (1995). Morphology of the outer integument in three primitive angiosperm families. *Can J Bot* **73**, 1242-1249.

Johri BM, Ambegaokar KB, Srivastava PS (1992). Comparative Embryology of Angiosperms, vol. 1, 2. Berlin Heidelberg & New York: Springer-Verlag.

Joshi AC (1939). Morphology of *Tinospora cordifolia*, with some observations on the origin of the single integument, nature of synergidae, and affinities of the Menispermaceae. *Am J Bot* **26**, 433-439.

Klucher KM, Chow H, Reiser L, Fischer RL (1996). The *AINTEGUMENTA* gene of Arabidopsis requiredfor ovule and female gametophyte developmentis related to the floral homeotic gene *APETALA2*. *Plant Cell* **8**, 137-153.

Krizek BA, Prost V, Macias A (2000). *AINTEGUMENTA* promotes petal identity and acts as a negative regulator of *AGAMOUS*. *Plant Cell* **12**, 1357-1366.

Lampton RK (1957). Floral morphology in *Asimina triloba* Dunal. 1. Development of ovule and embryo sac. *Bull Torrey Bot Club* **84**, 151-156.

Lang JD, Ray S, Ray A (1994). *sin1*, a mutation affecting female fertility in Arabidopsis, interacts with *mod1*, its recessive modifier. *Genetics* **137**, 1101-1110.

Long AG (1966). Some lower carboniferous fructications from Berwickshire, together with a theoretical account of the evolution of ovules, cupules, and carpels. *Trans R Soc Edinb* **66**, 345-375.

Matsui M, Imaichi R, Kato M (1993). Ovular development and morphology of some Magnoliaceae species. *J Plant Res* **106**, 297-304.

McAbee JM, Hill TA, Skinner DJ, Izhaki A, Hauser BA, Meister RJ, Venugopala Reddy G, Meyerowitz EM, Bowman JL, Gasser CS (2006). *ABERRANT TESTA SHAPE* encodes a KANADI family member, linking polarity determination to separation and growth of Arabidopsis ovule integuments. *Plant J* **46**, 552-531.

McNaughton JE, Robertson BL (1974). Megasporogenesis and megagametogenesis in *Aloe africana* Mill. *J S Afr Bot* **40**, 75-79.

Meeuse ADJ, Bouman F (1974). The inner integument — its probable origin and homology. *Acta Bot Neerl* **23**, 237-249.

Modrusan Z, Reiser L, Feldmann KA, Fischer RL, Haughn GW (1994). Homeotic transformation of ovules into carpel-like structures in Arabidopsis. *Plant Cell* **6**, 333-349.

Mohana Rao PR (1975). Seed anatomy of *Artabotrys odoratissimus* with a discussion on chalaza, integumetary bundles and ruminate endosperm. *Phytomorphology* **25**, 215-228.

Mohana Rao PR (1979). Seed and fruit anatomy in *Polyalthia longifolia* (Annonaceae). *Bot Jahrb Syst Pflanzengesch Pflanzengeogr* **101**, 83-89.

Mohana Rao PR (1982). Seed and fruit anatomy in *Asimina triloba*, with a discussion on the affinities of Annonaceae. *Bot Jahrb Syst Pflanzengesch Pflanzengeogr* **103**, 47-57.

Mohana Rao PR (1983). Seed and fruit anatomy in *Eupomatia laurian* with a discussuin of the affinities of Eupomatiaceae. *Flora* **173**, 311-319.

Oliver FW, Scott DH (1904). On the structure of the Paleozoic seed *Lagenostoma lomaxi*, with a statement of the evidence upon which it is referred to *Lyginodendron*.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-309

PhilosTrans R Soc Lond B Biol Sci **197**, 193-247.

Park SO, Hwang S, Hauser BA (2004). The phenotype of *Arabidopsis* ovule mutants mimics the morphology of primitive seed plants. *Proc Biol Sci* **271**, 311-316.

Park SO, Zheng Z, Oppenheimer DG, Hauser BA (2005). The *PRETTY FEW SEEDS2* gene encodes an Arabidopsis homeodomain protein that regulates ovule development. *Development* **132**, 841-849.

Periasamy K, Swamy BGL (1961). Studies in the Annonaceae. 2. The development of ovule and seed in *Cananga odorata* and *Millusa wightiana. J Indian Bot Soc* **40**, 206-216.

Periasamy K, Swamy BGL (1964). Is the microsporangium of angiosperms wall-less? *Sci Cult* **33**, 735-735.

Pinyopich A, Ditta GS, Savidge B, Liljegren SJ, Baumann E, Wisman E, Yanofsky MF (2003) Assessing the redundancy of MADS-box genes during carpel and ovule development. *Nature* **424**, 85-88.

Prakash N, Foreman DB, Griffith SJ (1984). Gametogenesis in *Galbulimima belgraveana* (Himantandraceae). *Aust J Bot* **32**, 605-612.

Prakash N, Lim AL, Sampson FB (1992). Anther and ovule development in *Tasmannia* (Winteraceae). *Aust J Bot* **40**, 877-885.

Ray A, Robinson-Beers K, Ray S, Baker SC, Lang JD, Preuss D, Milligan SB, Gasser CS (1994). Arabidopsis floral homeotic gene *BELL* (*BEL1*) controls ovule development through negative regulation of *AGAMOUS* gene (*AG*). *Proc Natl Acad Sci USA* **91**, 5761-5765.

Reiser L, Modrusan Z, Margossian L, Samach A, Ohad N, Haughn GW, Fischer RL (1995). The *BELL1* gene encodes a homeodomain protein involved in pattern formation in the Arabidopsis ovule primordium. *Cell* **83**, 735-742.

Retallack G, Dilcher DL (1981). Arguments for a glossopterid ancestry of angiosperms. *Paleobiology* **7**, 54-67.

Robinson-Beers K, Pruitt RE, Gasser CS (1992). Ovule development in wild-type Arabidopsis and two female-sterile mutants. *Plant Cell* **4**, 1237-1249.

Rohweder O (1967). Karpellbau und synkarpie bei ranunculaceen. *Ber Schweiz Bot Ges* **77**, 376-376.

Schiefthaler U, Balasubramanian S, Sieber P, Chevalier D, Wisman E, Schneitz K (1999). Molecular analysis of *NOZZLE,* a gene involved in pattern formation and early sporogenesis during sex organ development in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA* **96**, 11664-11669.

Schleiden MJ (1837). Einige blicke auf die entwicklungsgeschichte das vegetablischen organismus bei den phanerogamen. *Arch Bull Nat* **1**, 289-320.

Schneitz K (1999). The molecular and genetic control of ovule development. *Curr Opin Plant Biol* **2,** 13-17.

Schneitz K, Hülskamp M, Pruitt RE (1995). Wild-type ovule development in *Arabidopsis thaliana*. A light microscope study of cleared whole-mout tissue. *Plant J* **7**, 731-749.

Schneitz K, Baker SC, Gasser CS, Redweik A (1998a). Pattern formation and growth during floral organogenesis, *HUELLENLOS* and *AINTEGUMENTA* are required for the formation of the proximal region of the ovule primordium in *Arabidopsis thaliana*. *Development* **125**, 2555-2563.

Schneitz K, Balasubramanian S, Schiefthaler U (1998b). Organogenesis in plants: the molecular and genetic control of ovule development. *Trends Plant Sci* **3**, 468-472.

Sieber P, Gheyselinck J, Gross-Hardt R, Laux T, Grossniklaus U, Schneitz K (2004). Pattern formation during early ovule development in *Arabidopsis thaliana. Dev Biol* **273**, 321-334.

Siegfried KR, Eshed Y, Baum SF, Otsuga D, Drews GN, Bowman, JL (1999). Members of the *YABBY* gene family specify abaxial cell fate in Arabidopsis. *Development* **126**, 4117-4128.

Skinner DJ, Hill TA, Gasser CS (2004). Regulation of ovule development. *Plant Cell* **16**(suppl), S32-S45.

Smith DL (1964). The evolution of the ovule. *Biol Rev* **39**, 137-159.

Stebbins GL (1974). Flowering Plants: Evolution Above the Species Level. Cambridge: Belknap Press of Harvard University.

Stewart WN, Rothwell GW (1993). Paleobotany and the Evolution of Plants, 2nd edn. Cambridge: Cambridge University Press.

Swamy BGL (1949). Further contributions to the morphology of the Degeneriaceae. *J Arnold Arbor* **30**, 10-38.

Takhtajan A (1991). Evolutionary trends in flowering plants. New York: Columbia University Press.

Taylor WD (1991). Angiosperm ovules and carpels: their characters and polarities, distribution in basal clades, and structural evolution. *Postilla* **208**, 1-10.

Taylor TN, Taylor EL (1993). The biology and evolution of fossil plants. New Jersey: Englewood Cliffs, Prentice Hall.

Tilton VR, Horner HT (1980). Stigma, style, and obturator of *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae). *Am J Bot* **67**, 1113-

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-309

1131.

Tilton VR, Lersten NR (1981). Ovule development in *Orithogalum caudatum* (Liliaceae) with a review of selected papers on angiosperm reproduction. *New Phytol* **88**, 439-457.

Tobe H, Jaffré T, Raven PH (2000). Embryology of *Amborella* (Amborellaceae): descriptions and polarity of character states. *J Plant Res* **113**, 271-280.

Tzeng TY, Chen HY, Yang CH (2002). Ectopic expression of carpel-specific MADS-box genes from lily and lisianthus causes similar homeotic conversion of sepal and petal in Arabidopsis. *Plant Physiol* **130**, 1827-1836.

Umeda A, Imaichi R, Kato M (1994). Ovular development and morphology of the outer integument of *Magnolia grandiflora* (Magnoliaceae). *Am J Bot* **81**, 361-367.

Villanueva JM, Broadhvest J, Hauser BA, Meister RJ, Schneitz K, Gasser CS (1999). *INNER NO OUTER* regulates abaxial-adaxial patterning in Arabidopsis ovules. *Genes Dev* **13**, 3160-3169.

Vroemen CW, Mordhorst AP, Albrecht C, Kwaaitaal MA, de Vries SC (2003). The *CUP-SHAPED COTYLEDON3* gene is required for boundary and shoot meristem formation in Arabidopsis. *Plant Cell* **15**, 1563-1577.

Walton J (1953). The evolution of the ovule in pteridosperms. *Br Ass Adv Sci* **10**, 223-230.

Wojciechowska B (1972). Gametogenesis in *Ornithopus* sp. *Gen Pol* **13**, 13-35.

Worsdell WC (1904). The structure and morphology of the ovule: an historical sketch. *Ann Bot* **18**, 57-86.

Xu HY, Li XG, Li QZ, Bai SN, Lu WL, Zhang XS (2004). Characterization of *HoMADS1* and its induction by plant hormones during *in vitro* ovule development in *Hyacinthus orientalis* L. *Plant Mol Biol* **55**, 209-220.

Yamada T, Imaichi R, Kato M (2001a). Developmental morphology of ovules and seeds of Nymphaeales. *Am J Bot* **88**, 963-974.

Yamada T, Tobe H, Imaichi R, Kato M (2001b). Developmental morphology of the ovules of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) and *Chloranthus serratus* (Chloranthaceae). *Bot J Linn Soc* **137**, 277-290.

Yamada T, Imaichi R, Kato M (2003). The outer integument and funicular outgrowth complex in the ovule of *Magnolia grandiflora* (Magnoliaceae). *J Plant Res* **116**, 189-198.

Yanofsky MF, Ma H, Bowman JL, Drews GN, Feldmann KA, Meyerowitz EM (1990). The protein encoded by the Arabidopsis homeotic gene *AGAMOUS* resembles transcription factors. *Nature* **346**, 35-39.

Zhou QY, Jin XB, Fu DZ (2004). Developmental morphology of obturator and micropyle and pathway of pollen tube growth in ovary in *Phellodendron amurense* (Rutaceae). *Acta Bot Sin* **46**, 1434-1442.

Advances in the Study of the Angiosperm Ovule

Zifen Wang, Yi Ren*

College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

Abstract As a sexual reproductive organ, ovules have received much attention by botanists. Since the nineteenth century, the morphology, structure, ontogenesis, origin and molecular biology of angiosperm ovules have been studied in detail. The development of research has resolved in part many important problems, such as the origin and molecular mechanism of ovule ontogenesis. But these problems still require further study. The present paper reviews previous research on ovules, and from a survey of the literature, suggests areas for future research on ovules.

Key words angiosperms, ovule, morphology, structure, ontogenesis, origin

Wang ZF, Ren Y (2007). Advances in the study of the angiosperm ovule. *Chin Bull Bot* **24,** 49–59.

* Author for correspondence. E-mail: renyi@snnu.edu.cn

(责任编辑: 白羽红)

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-309