

地钱卵发育超微结构和细胞化学的研究

曹建国, 王戈, 戴锡玲, 王全喜

(上海师范大学生命与环境科学学院, 上海 200234)

摘要: 采用电镜和细胞化学技术对地钱 (*Marchantia polymorpha*) 卵发生过程进行了研究, 根据卵发生过程中细胞化学和超微结构特征可将卵发育过程分为幼卵、中期卵和成熟卵 3 个阶段。幼卵阶段, 卵细胞、腹沟细胞及颈沟细胞间有发达的胞间连丝, 但卵与腹沟细胞间的胞间连丝很快退化, 幼卵细胞内具大量透明的囊泡, 均匀分布于细胞质中; 卵发育中期, 突出特征是卵细胞质内产生嗜钨性的脂滴, 位于囊泡中, 与此同时, 腹沟细胞退化, 其细胞质内产生大型囊泡, 囊泡内分泌物与卵细胞外的物质类似, 呈 PAS 反应阳性, 表明该物质应为多糖类; 卵成熟时, 腹沟细胞和颈沟细胞完全退化, 卵细胞外包被大量粘性多糖类物质, 卵细胞核表面不规则, 产生明显的核外突, 众多的小泡围绕着细胞核, 脂滴聚集成簇, 卵细胞内其他细胞器不易区分。卵发育过程中, 质体不含淀粉粒, 线粒体退化, 高尔基体相对发达。地钱卵发育的这些特征显著区别于蕨类植物。

关键词: 苔类; 地钱; 卵发生; 细胞化学

中图分类号: Q942.1

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2012)05-0476-08

Ultrastructural Observation and Cytochemical Analysis of Oogenesis in *Marchantia polymorpha* L.

CAO Jian-Guo, WANG Ge, DAI Xi-Ling, WANG Quan-Xi

(College of Life and Environment Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China)

Abstract: Ultrastructural and cytochemical methods were used to study egg development of the liverwort *Marchantia polymorpha* L. Egg development of *M. polymorpha* was divided into young egg, middle egg, and mature egg stages. Well-developed plasmodesmata existed between the egg, the ventral canal and the neck canal cells in the young egg stage. However, the plasmodesmata between the egg and the ventral canal cells degenerated soon after the egg was formed. At this stage, the egg cell contained numerous transparent vesicles distributed evenly in the cytoplasm. In the middle egg stage, lipid bodies were found in the vesicles of the cytoplasm. The ventral canal cell degenerated obviously. Mucilaginous materials accumulated in the vesicles and resembled that in the chamber around the egg. The mucilaginous materials showed a PAS positive reaction and were most likely polysaccharide. In the mature stage of the egg, the ventral canal cell and the neck canal cell degenerated completely. A layer of mucilaginous polysaccharide encompassed the matured egg. The nucleus showed an irregular profile and apparent nuclear evaginations were produced. The nucleus appeared to show blebbing, because a numerous small vesicles occurred close the nucleus. The lipid bodies formed clusters around the nucleus, while other organelles were indistinguishable. During egg development, the plastids possessed no starch granules; the mitochondria degenerated, while and the Golgi bodies became more abundant. The features of the egg development of *M. polymorpha*

收稿日期: 2012-02-20, 修回日期: 2012-04-03。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30970267); 上海市教委重点项目(12ZZ128)资助。

作者简介: 曹建国(1968-), 男, 博士, 副教授, 主要从事植物生殖与发育细胞学研究(E-mail: cao101@shnu.edu.cn)。

were different from those in pteridophytes.

Key words: Liverwort; *Marchantia polymorpha*; Oogenesis; Cytochemistry

对卵发生研究有利于阐明植物受精作用的机制,在颈卵器植物中有关蕨类植物卵发生研究相对较多,对苔藓植物卵发生的研究较少,已有的研究包括囊果苔属(*Sphaerocarpus*)^[1]、*Physcomitrium cyathicarpum*(立碗藓一种)^[2]、提灯藓属(*Mni-um*)^[3,4]和地钱(*Marchantia polymorpha*)^[5-8]。尽管在显微水平和超微结构上已经对地钱进行了描述,但有关卵发生的详细过程,如脂肪颗粒的来源、卵细胞外分泌物的形成、腹沟细胞和颈沟细胞退化的过程等尚不清楚,未见对卵细胞发育的细胞化学研究的报道,本研究采用超微结构和细胞化学的方法对地钱卵细胞发育过程进行了详细研究,阐明了卵发育过程中的一些细节。

1 材料与方法

地钱(*Marchantia polymorpha* L.)活体材料于2011年3-4月采自上海师范大学植物园,将活体材料带回实验室以便随时观察,根据解剖镜和临时封片检查,将不同发育时期的雌性生殖托迅速放在3%的戊二醛中,如果材料过大,可用刀片将材料分割成小块再行固定,戊二醛固定时间大约为6 h,固定时用真空泵抽气。然后用0.1 mol/L的磷酸缓冲液冲洗1.5 h,2%的锇酸室温下固定2 h,经一系列丙酮脱水,最后用spurr's树脂包埋。先在切片机上切1 μm厚的薄切片,用甲苯胺兰染色,进行光镜观察和定位,然后超薄切片机(Ultracut-E)进行超薄切片(70 nm厚),切片经饱和醋酸铀和柠檬酸铅染液染色,用Hitachi-600透射电镜(加速电压为70 kv)观察并照相。

组织化学方法按照胡适宜和徐丽云的方法进行^[9],对发育时期不同的颈卵器进行薄切片,将切片分为三部分,分别进行高碘酸锡夫反应(PAS)、苏丹黑-B和考马斯亮蓝染色。PAS反应方法为:半薄切片浸水1 min,用1%的高碘酸氧化30 min,自来水冲洗,锡夫试剂染色30 min,用自来水冲洗1 min,亚硫酸钠漂洗液漂洗3次,每次2 min,自来水冲洗3 min,过蒸馏水。苏丹黑-B复染方法为:切片经过70%酒精中1~2 min,用新鲜配制的0.3%苏丹黑-B液(70%酒精配制)染色,40℃,30 min;70%酒精分色1 min,自来水冲洗,过蒸馏水,自然干燥。考马斯亮蓝染色方法为:用7%醋酸配制的

1%的考马斯亮蓝在50℃下染色20 min,所有的切片用Nikon 80i光学显微镜观察,Nikon DS-Ri1数码相机照相。

2 结果

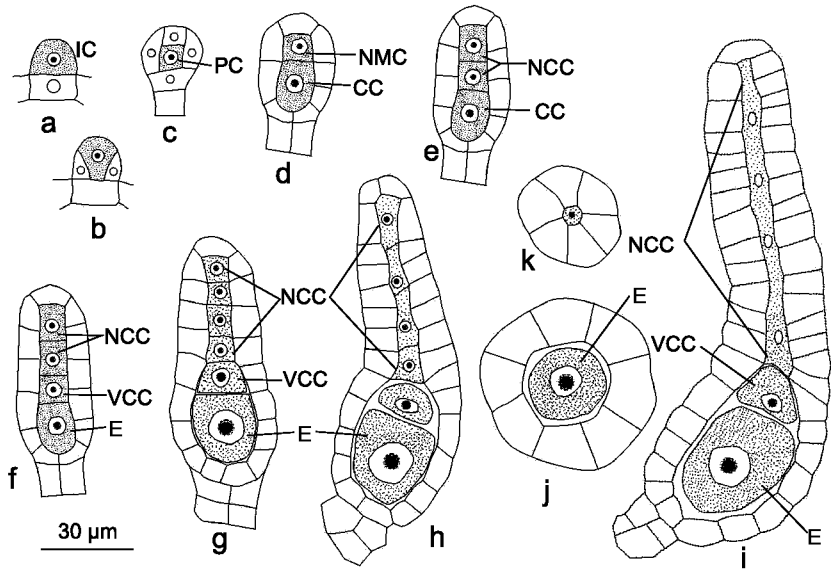
地钱颈卵器和卵发生过程可分为颈卵器原始细胞(图1:a)、轴列细胞(图1:b)、初生细胞(图1:c)、中央细胞(图1:d,e)和卵细胞(图1:f~i)等4个阶段^[8],其中卵发育经历了较复杂的过程。本研究将卵发育过程划分为幼卵(图1:f,g)、中期卵(图1:h)和成熟卵(图1:i)3个发育阶段,对它们的超微结构和细胞化学特征进行了描述。

2.1 幼卵阶段

颈卵器内卵细胞由中央细胞分裂而来,位于颈卵器基部,卵刚产生时,颈沟内只有两个颈沟细胞(图版I:a),进一步发育是卵细胞体积显著增大,2个颈沟细胞各自分裂一次,共产生4个颈沟细胞,但卵细胞、腹沟细胞和颈沟细胞之间仍紧贴,组织化学染色表明颈卵器内的细胞未有明显的细胞学变化(图版I:b,c)。超微结构观察表明,颈卵器内轴列细胞之间,即卵细胞与腹沟细胞、腹沟细胞与颈沟细胞、颈沟细胞之间具有发达的胞间连丝,而轴列细胞与颈卵器壁细胞之间无胞间连丝(图版I:d~h)。卵细胞核呈不规则形,核染色质均匀分布,核仁呈颗粒状,散布(图版I:d),地钱营养细胞核仁通常也呈现此形态。幼卵阶段,卵细胞内含有丰富的透明囊泡,这些囊泡直径多为1 μm左右,均匀分布于细胞质中(图版I:d,e),放大观察这些囊泡具有明显的双层膜,似乎是由线粒体退化而来。卵细胞内质体未呈现明显的PAS反应(图版I:b),电镜下观察质体通常不含淀粉粒,内含有少数光合片层,内质网和高尔基体仍清晰可辨(图版I:e)。此阶段,腹沟细胞和卵细胞相似(图版I:f,g)。颈沟细胞分化为4个细胞,细胞之间具有发达的胞间连丝,其细胞器的特点与分生组织细胞更为相似(图版I:h)。

2.2 卵发育中期

卵发育中期,突出特征是卵细胞质内产生染色深的颗粒,苏丹黑-B将卵细胞内颗粒染成黑色,表明这些物质为脂类,大量观察发现这些脂类颗粒(脂滴)首先出现在卵细胞基部,随发育布满整个卵细胞(图版II:a,b),电镜观察表明脂滴发生于囊泡



a. 颈卵器原始细胞 (IC); b. 产生轴向细胞; c. 初生细胞 (PC) 阶段; d, e. 中央细胞 (CC) 阶段, 分别形成颈沟母细胞 (NMC) 和 2 个颈沟细胞 (NCC); f, g. 幼卵 (E) 阶段, 形成了腹沟细胞 (VCC) 和 4 个颈沟细胞 (NCC); h. 中期卵阶段; i. 成熟卵阶段; j. 颈卵器腹部横切; k. 颈卵器颈部横切。
a. Archegonial initial cell (IC); b. An axial cell (arrow) is formed; c. Primary cell (PC) stage; d, e. Central cell (CC) stage, a neck canal mother cell (NMC) and 2 neck canal cells are formed respectively; f, g. Young egg (E) stage, a ventral canal cell (VCC) and 4 neck canal cells are formed; h. Middle egg (E) stage; i. Mature egg (E) stage; j. Transverse section of the archegonial venter; k. Transverse section of the archegonial neck.

图 1 地钱卵发生示意图

Fig. 1 Schematic diagram of oogenesis in the liverwort *Marchantia polymorpha*

内,呈圆形(图版 II:d,f),卵细胞与腹沟细胞之间失去了胞间连丝(图版 II:d),卵细胞中除了大囊泡外,还有一些小囊泡,直径在 0.5 μm 左右,它们常围绕在细胞核的周围,小囊泡内也含有嗜碱性物质(图版 II:f)。卵细胞内质体进一步退化,片层数量减少,片层之间常有若干质体小球(图版 II:e,→),卵细胞内高尔基体数量有所增加,它们常常数个聚集在一起,周围产生大量的高尔基小泡(图版 II:e)。PAS 反应表明卵细胞周围开始出现分离腔,腔内含有粘性物质,呈 PAS 阳性(图版 II:c),电镜下也可见到大量的粘性物质包围卵细胞(图版 II:d,*)。

卵发育中期的第二个主要特征是腹沟细胞显著退化,腹沟细胞不但与卵细胞失去了胞间连丝的联系,也失去了与颈沟细胞之间胞间连丝的联系,腹沟细胞周围充满粘性物质(图版 II:c,d,g)。腹沟细胞内产生了许多直径 3~5 μm 的囊泡(图版 II:b~d,g),这些囊泡内含有粘性物质(图版 II:c,→),PAS 反应表明这些物质呈 PAS 阳性,与卵细胞和腹沟细胞周围腔内的物质染色性质相同(图版 II:g,*),表明这些物质可能为多糖类物质。电镜观察发现腹沟细胞内囊泡中的物质常常通过囊泡的破裂释放到细胞周围的腔中(图版 II:g),此外,腹沟细

胞内高尔基体及其高尔基小泡亦较发达(图版 II:g)。尽管腹沟细胞呈明显的退化特征,而颈沟细胞未表现出明显的退化迹象,颈沟细胞之间仍具可分辨的胞间连丝,细胞内高尔基体、内质网的数量较前一阶段增多(图版 II:h)。

2.3 成熟卵细胞阶段

颈卵器卵细胞成熟时,腹沟细胞和颈沟细胞退化消失(图版 III:a),苏丹黑-B 染色表明成熟卵细胞内脂滴丰富(图版 III:a)。卵细胞周围产生大量的分泌物,呈 PAS 反应阳性(图版 III:b,*)。电镜观察表明,众多的小泡围绕着细胞核(图版 III:c)。在卵细胞核的周围产生了核外突(图版 III:c,Nev),放大观察表明,有的核外突基部仍与细胞核相连,也有的核外突与细胞核分离,核外突内的基质与细胞核内的基质相同(图版 III:d)。成熟卵细胞外仅存质膜,无额外的卵膜包被(图版 III:e),质膜外为粘性的多糖类物质(图版 III:e,*)。当卵细胞完全成熟时,原来分散存在的脂类颗粒都聚集成簇,围绕在细胞核的周围,卵细胞内其他细胞器不易区分(图版 III:f)。

3 讨论

地钱是较为原始的颈卵器植物,有关其卵发生

的研究在光镜水平上已有了较为详细的观察^[5,8],在超微结构水平上,地钱和 *Physcomitrium cyathicarpum*(立碗藓一种)卵发生的研究已有报道,研究主要集中在幼卵和成熟卵两个阶段^[2,6],卵发育的许多中间环节尚不清楚,本研究采用超微结构和细胞化学相结合的方法对地钱自幼卵至成熟卵的发育过程进行了详细研究,阐明了卵发育的详细过程及其细胞化学特点。

3.1 卵的隔离与发育

本研究发现卵细胞刚产生时,尽管轴列细胞与颈沟器壁细胞无胞间连丝的链接,但轴列细胞之间仍具发达的胞间连丝联系,但这种联系很快就发生了变化,幼卵与腹沟细胞之间的胞间连丝在卵细胞发生后不久就消失了,卵细胞进入了独立发育的阶段,Bell 和 Duckett 曾指出蕨(*Pteridium aquilinum*)参与卵发生的细胞逐渐与配子体的其他细胞相隔离而独立发育^[10]。水蕨(*Ceratopteris thalictroides*)和铁线蕨(*Adiantum flabellulatum*)中卵细胞与腹沟细胞之间先后产生分离腔、卵膜等结构,从而使卵细胞与配子体其他细胞相互隔离^[11,12]。尽管地钱卵细胞周围没有卵膜的发生,但地钱卵细胞在发育中期就产生了大量的粘性物质,PAS 反应表明这些粘性物质为多糖性质,它们具有较好的封闭性,从而保证了卵细胞的独立发育。

3.2 腹沟与颈沟细胞发育

颈沟器植物卵发生过程中,腹沟细胞和颈沟细胞无疑都退化消失,但苔藓植物腹沟和颈沟细胞退化的过程仍然未知,本研究发现地钱腹沟细胞是最早退化的细胞,在幼卵末期,腹沟细胞就失去了与卵细胞和颈沟细胞之间的胞间连丝,腹沟细胞内囊泡就开始增大,进入卵发育中期,腹沟细胞明显囊泡化,其细胞质内产生了许多大的囊泡,囊泡内含有粘性物质,PAS 反应观察表明囊泡内粘性物质与细胞腔内的物质相同,为多糖类,这可能表明卵细胞周围腔内的物质是由腹沟细胞分泌形成的。在腹沟细胞囊泡化过程中,腹沟细胞内质体明显退化,数量减少,电镜观察发现退化的腹沟细胞含有丰富的高尔基体和高尔基小泡,其内含有与大囊泡相似的物质,可能表明高尔基体参与了多糖类物质的积累。腹沟细胞退化的意义可能是产生大量多糖类物质来封闭卵细胞,从而保证卵细胞的独立发育。

与腹沟细胞迅速退化相比,颈沟细胞的退化显得十分滞后,当腹沟细胞已经接近解体时,颈沟细胞

之间仍有发达的胞间连丝,细胞内质体、囊泡等细胞器与前一阶段并无显著的区别,只有高尔基体和内质网的数量似乎增多,其退化过程与显微观察结果一致^[8]。颈沟细胞的发育可能是保证地钱颈沟器颈部的伸长,从而使颈部伸出蒴苞完成受精作用。尽管颈沟细胞迟于腹沟细胞退化,一旦卵细胞完全成熟,颈部伸长结束,颈沟细胞则迅速退化,形成颈沟,保证精子进入。

在腹沟与颈沟细胞分化过程中,胞间连丝可能影响了细胞的发育过程,Dong 等对葫芦藓(*Funaria hygrometrica*)精细胞发生的研究表明胞间连丝对精细胞的分化和命运决定有密切关系^[13]。本研究中失去胞间连丝连接可能直接导致腹沟细胞迅速退化,而颈沟细胞因发达的胞间连丝联系使其与腹沟细胞具有不同的发育特征和细胞学命运。

3.3 地钱卵发生的细胞学特征及其演化意义

地钱卵发生与囊果苔属^[1]、提灯藓属^[3,4]、*Physcomitrium cyathicarpum*^[2]卵发生在许多方面相似,如成熟卵细胞外均没有卵膜形成,卵细胞外形成了大量粘性物质。而蕨类植物进化的种类形成了卵膜^[11,12,14-16],演化地位较低的蕨类紫萁(*Osmunda japonica*)尽管没有典型的卵膜形成,但卵细胞成熟时在质膜外仍有不定形物质沉积^[17,18]。因此,从整个颈沟器植物演化来看,卵细胞外的覆被经历了从无到有,从简单到复杂的演化过程。卵膜的功能被认为是隔离卵细胞^[10],尽管地钱没有形成卵膜,但卵细胞外具有发达的粘性物质,Gorska-Bryllass 认为这层物质可能为胼胝质,起到隔离卵细胞、保证卵细胞独立发育的作用^[19]。在蕨中,卵膜被认为是由分离腔中不定形的多糖类物质构成的,这可能表明地钱中卵细胞外的糖被与蕨类植物卵膜在发生上是同源的,糖被是颈沟器植物早期形成的保护卵细胞的物质。

地钱自幼卵至成熟卵的发育过程中,卵细胞质中具有众多的囊泡,这些囊泡具有双层膜,其内不定形物质呈脊形,是否表明这些囊泡是由线粒体发育而来的。在发育早期囊泡不含嗜饿性物质,而在发育过程中,部分囊泡充满了嗜饿性的球,苏丹黑-B 染色表明这些嗜饿性的球为脂类物质,尽管卵细胞成熟过程中脂滴逐渐增多,但脂滴的来源仍然未知,没有证据表明脂滴的形成与其他细胞器有关。地钱成熟卵细胞脂滴的形成可能是卵细胞储藏能量的一种方式,除地钱外,*Physcomitrium cyathicarpum*

(立碗藓一种)卵细胞发生过程中也产生了嗜饿滴,而蕨类植物成熟卵细胞常有造粉体^[17,18],这是否表明不同演化地位卵细胞在利用能量的方式上有所不同,进化的种类倾向于利用淀粉或可溶性糖类物质。

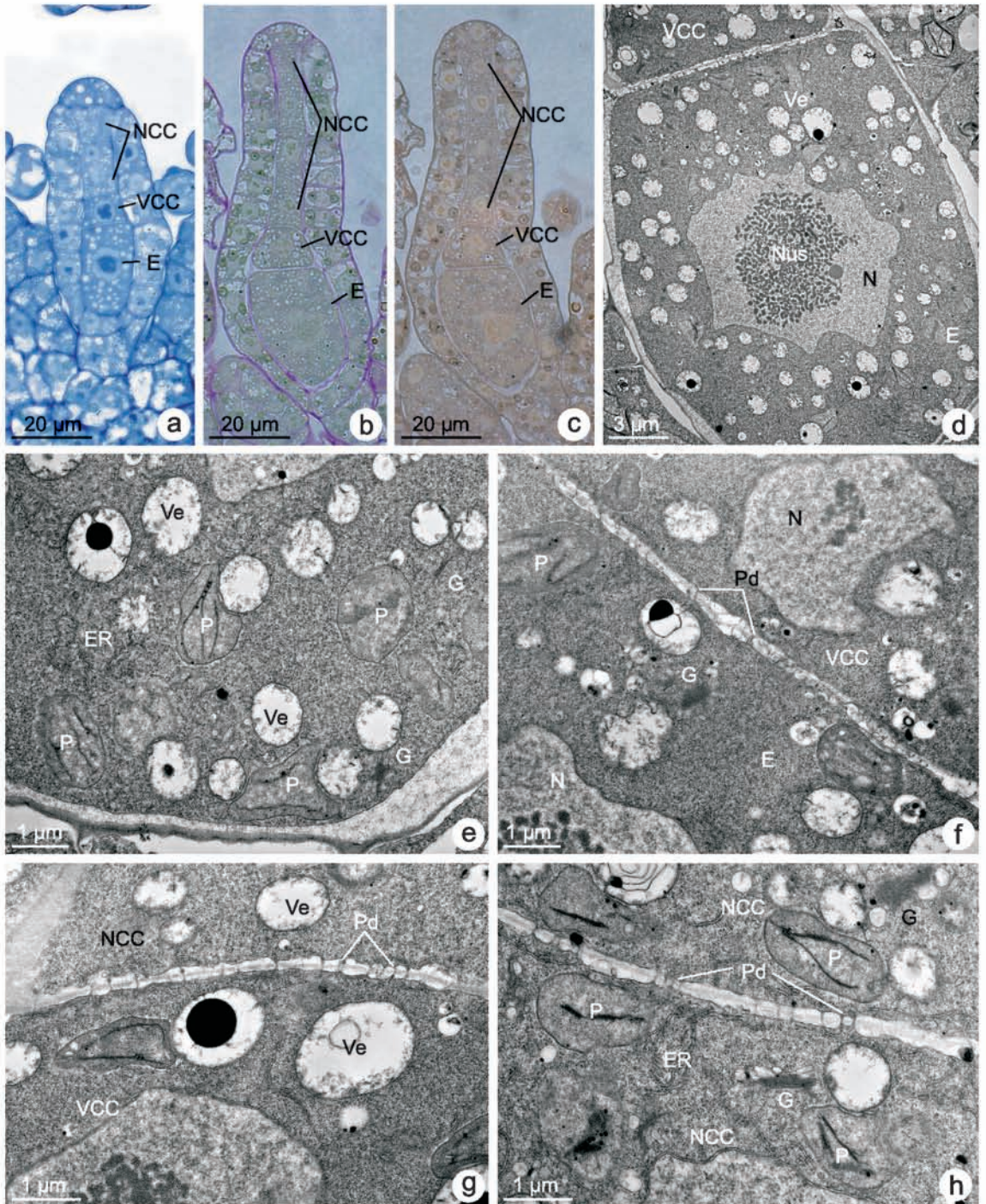
核质互作是一有趣的现象,在颈卵器植物中进化的蕨类植物往往具有复杂的核质互作现象^[10,12,15,16,20,21]。而原始蕨类植物通常无核质互作现象的发生^[17,18]。在苔藓植物中,藓类植物如提灯藓属和立碗藓属(*Physcomitrium*)均无核质互作现象发生^[2-4],而囊果苔属卵发生过程中产生了核外突^[1],核外突的功能及其在进化上的意义尚不清楚。

参考文献:

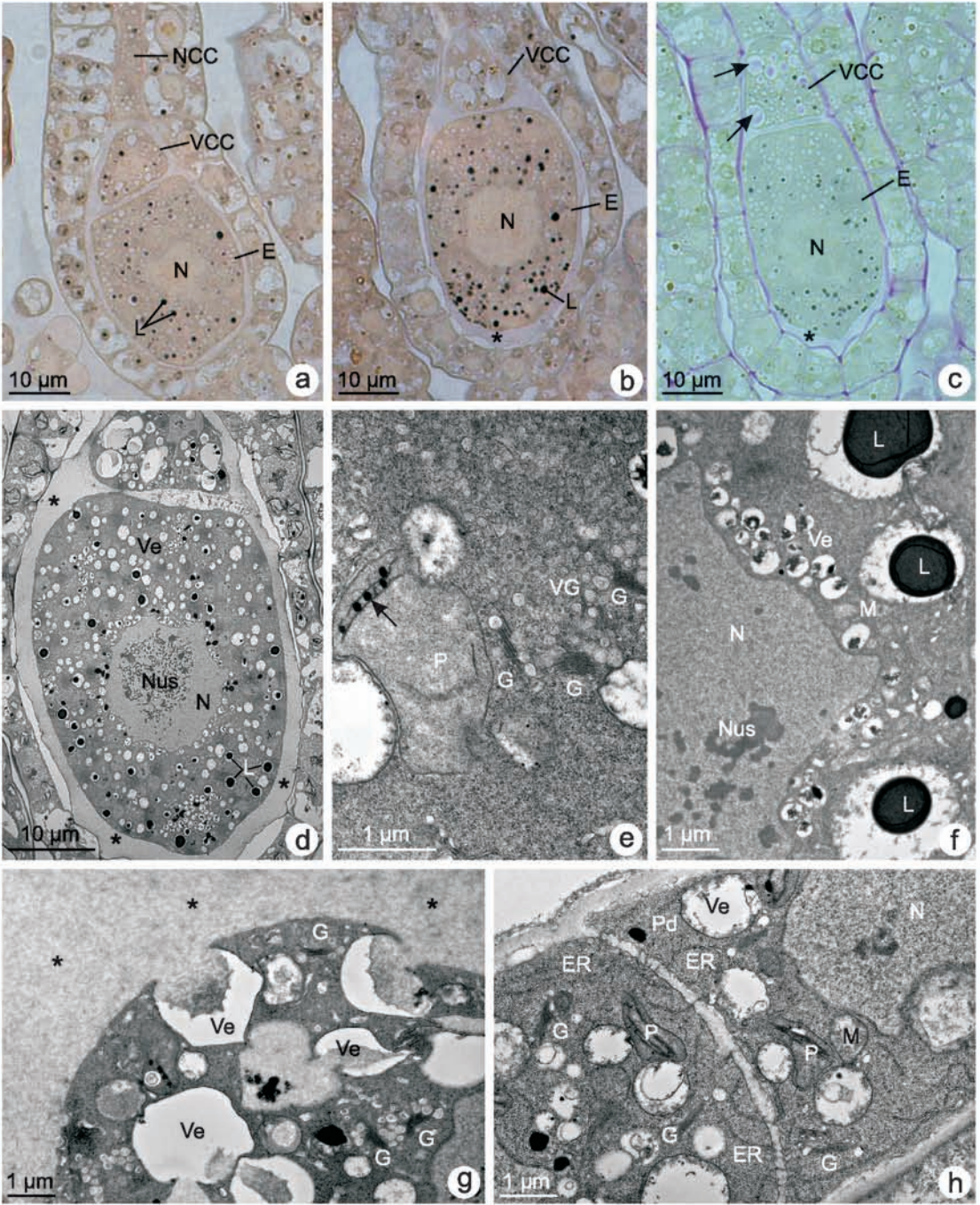
- [1] Diers L. Elektronenmikroskopische beobachtungen zur archegoniumentwicklung des lebermooses *Sphaerocarpus donnellii* Aust. die entwicklung des jungen archegons bis zum stadium der fertig ausgebildeten sekundären zentralzelle [J]. *Planta*, 1965, 66: 165–190.
- [2] Lal M, Kaur G, Chauhan E. Ultrastructural studies on archegonial development in the moss *Physcomitrium cyathicarpum* [J]. *New Phytol*, 1982, 92: 441–452.
- [3] Barbier C. Premières données ultrastructurales sur la différenciation de l'oosphère d'une Bryophyte, le *Mnium undulatum* (Mniaceae) [J]. *C R Seances de l'Academie Sci, Ser D*, 1972, 274: 3222–3225.
- [4] Barbier C. 'Le nucleole cytoplasmique' de l'oosphère du *Mnium undulatum* Hedw. (Bryophytes): étude morphologique et cytochimique à l'échelle ultrastructurale [J]. *Bull Soc Bot Fr* 126, *Lett Bot*, 1979, 5: 507–516.
- [5] Durand E J. The development of the sexual organs and sporogonium of *Marchantia polymorpha* [J]. *Bul Torrey Bot Club*, 1908, 35(7): 321–335.
- [6] Zinsmeister D D, Carothers Z B. The fine structure of oogenesis in *Marchantia polymorpha* [J]. *Amer J Bot*, 1974, 61(5): 499–512.
- [7] 包文美, 陈发生. 地钱的培养与观察 [J]. *生物学通报*, 1982(1): 19–21.
- [8] 曹建国, 王戈, 王全喜. 地钱颈卵器发育和卵发生的显微观察及细胞化学研究 [J]. *植物科学学报*, 2011, 29(5): 607–612.
- [9] 胡适宜, 徐丽云. 显示环氧树脂厚切片中多糖、蛋白质和脂类的细胞化学方法 [J]. *植物学报*, 1990, 32(11): 841–846.
- [10] Bell P R, Duckett J G. Gametogenesis and fertilization in *Pteridium* [J]. *Bot J Linn Soc*, 1976, 73: 47–78.
- [11] Cao J G, Wang Q X, Bao W M. Formation of the fertilization pore during oogenesis of the fern *Ceratopteris thalictroides* [J]. *J Integr Plant Biol*, 2010, 52: 518–527.
- [12] Cao J G, Wang Q X, Dai X L, Duckett J G. Ultrastructural observations of oogenesis in the fern *Adiantum flabellulatum* L. (Adiantaceae) [J]. *Amer fern J*, 2010, 100: 93–102.
- [13] Dong W, Li W, Guo G Q, Zheng G C. Ultrastructural aspects of plasmodesmata and cytoplasmic bridges during spermatogenesis in *Funaria hygrometrica* [J]. *Acta Bot Sin*, 2004, 46: 988–996.
- [14] Bell P R, Mühlethaler K. A membrane peculiar to the egg in the gametophyte of *Pteridium aquilinum* [J]. *Nature*, 1962, 195: 198.
- [15] Fasciati R, Schneller J, Jenni V, Roos U P. Fertilization in the fern *Athyrium filix-femina* (Pterophyta): II. Ultrastructure [J]. *Crypt Bot*, 1994, 4: 356–367.
- [16] Bao W M, He Q, Wang Q X, Tian G W, Cao J G. Ultrastructure of oogenesis in *Dryopteris crassirhizoma* Nakai [J]. *J Integr Plant Biol*, 2005, 47: 201–213.
- [17] Bao W M, Cao J G, Dai S J. Ultrastructure of oogenesis in *Osmunda cinnamomea* var. *asiatica* [J]. *Acta Bot Sin*, 2003, 45: 843–851.
- [18] Cao J G, Dai X F, Wang Q X. Cytological features of oogenesis and their evolutionary significance in the fern *Osmunda japonica* [J]. *Sex Plant Reprod*, 2012, 25: 61–69.
- [19] Gorska-Bryl A. Callose in gametogenesis in liverworts [J]. *Bull de l'Academie Polonaise Sci Ser Sci Biologiques*, 1969, 17: 549–554.
- [20] Cao J G, Dai X L, Wang Q X. Ultrastructural and cytochemical studies on oogenesis of the fern *Pteridium aquilinum* [J]. *Sex Plant Reprod*, 2012, 25: 147–156.
- [21] Bell P R. Nucleocytoplasmic interaction during maturation of the egg of the fern *Histiopteris incisa* (Thunb.) J. Smith [J]. *Ann Bot*, 1980, 45: 475–481.

曹建国等：图版 I

CAO Jian-Guo *et al.*: Plate I



图版 I：地钱幼卵期。a. 幼颈卵器纵切，甲苯胺蓝染色，内含卵细胞(E)、腹沟细胞(VCC)和2个颈沟细胞(NCC)；b. 幼颈卵器的PAS反应，含1个卵细胞(E)、1个腹沟细胞(VCC)和4个颈沟细胞(NCC)；c. 与图b为同一颈卵器，苏丹黑-B染色；d. 幼卵和腹沟细胞，其细胞质含许多囊泡(Ve)；e. 卵细胞底部；f. 卵细胞和腹沟细胞，具有胞间连丝；g. 腹沟细胞和颈沟细胞间，具胞间连丝；h. 颈沟细胞(缩略词：ER, 内质网；G, 高尔基体；N, 细胞核；Nus, 核仁；P, 质体；Pd, 胞间连丝；Ve, 囊泡)(a~c, 光镜；d~h, 电镜)。
Plate I: Young egg stage of *Marchantia polymorpha*. a. Longitudinal section of the archegonium, which contains a newly formed egg (E), a ventral canal cell (VCC), and two neck canal cells (NCC) (stained with toluidine blue); b. PAS reaction of the young archegonium, which contains an egg (E), a VCC, and 4 NCC. c. The same archegonium with Fig. b, stained with Sudan black-B; d. Young egg and VCC, their cytoplasm contains numerous vesicles (Ve); e. Lower part of the egg; f. Plasmodesmata connect the egg and the VCC; g. Plasmodesmata connect the VCC and the NCC; h. Plasmodesmata connect two NCC (Abbreviations: ER, endoplasmic reticulum; G, Golgi body; N, Nucleus; Nus, nucleolus; P, plastid; Pd, Plasmodesmata; Ve, vesicles) (a~c, under LM; d~h, under TEM).

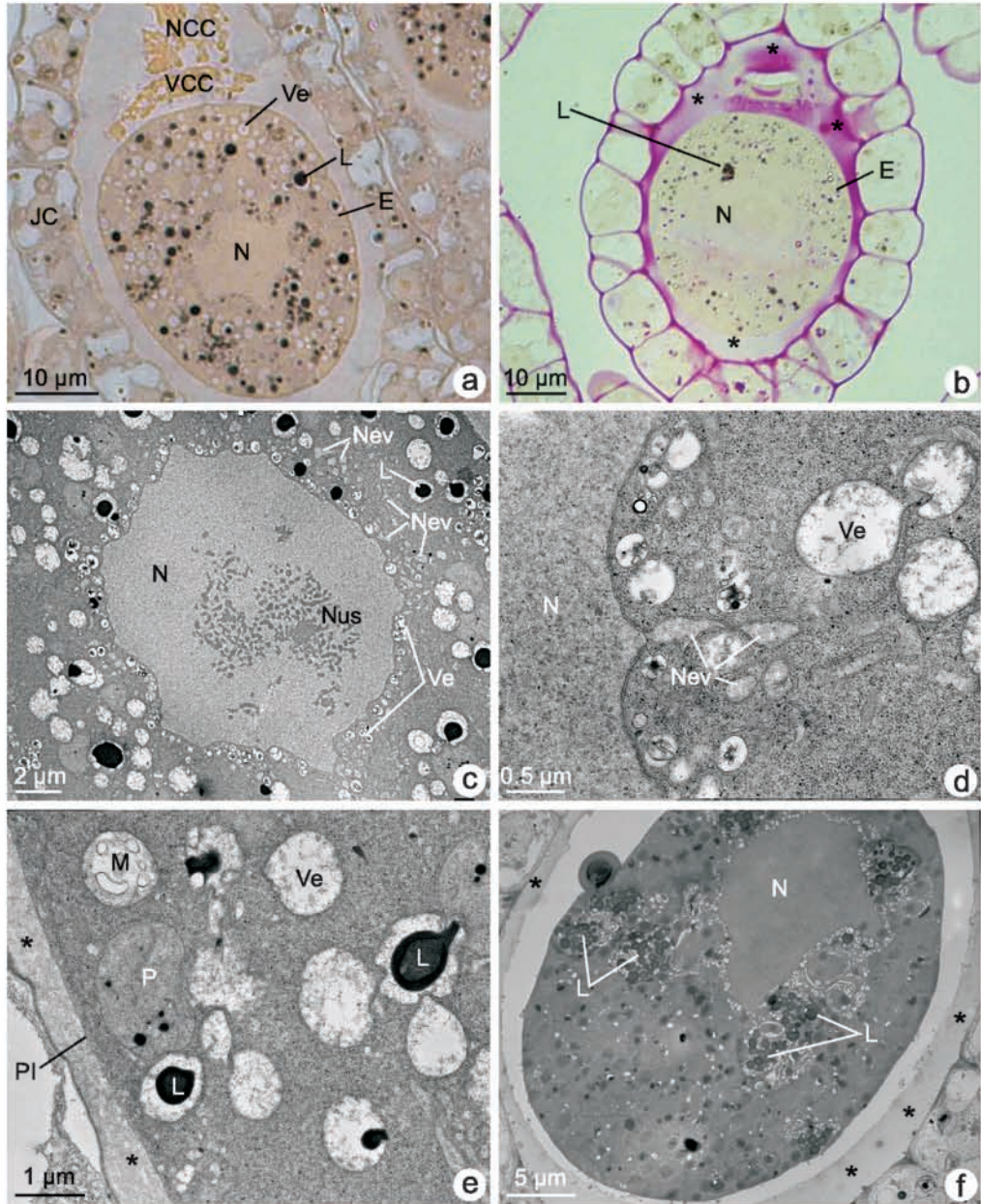


图版 II：地钱卵发育中期。a. 颈卵器纵切，卵细胞质内产生了脂滴(L) (苏丹黑-B 染色)；b. 脂滴(L)随着卵细胞发育而增多(苏丹黑-B 染色)；c. 颈卵器的 PAS 反应，腹沟细胞产生大囊泡，内含粘性物质(→)；d. 卵和腹沟细胞，脂滴(L)位于囊泡内(Ve)，星号示粘性物质；e. 卵细胞局部，示质体和高尔基体(→)；f. 大囊泡内含有脂滴，一圈小囊泡紧贴细胞核分布；g. 退化的腹沟细胞，大囊泡内和腔内均含有粘性物质(*)；h. 颈沟细胞间，示胞器器和胞间连丝(缩略词：ER, 内质网；G, 高尔基体；M, 线粒体；N, 细胞核；Nus, 核仁；P, 质体；Pd, 胞间连丝；Ve, 囊泡；VG, 高尔基小泡)(a~c, 光镜；d~h, 电镜)。

Plate II: Middle stage of egg development of *Marchantia polymorpha*. a. Longitudinal section of the archegonium, the lipid bodies (L) occur in the egg cytoplasm (stained with Sudan black-B); b. The lipid bodies (L) increase with development of the egg (stained with Sudan black B). c. PAS reaction of the archegonium, the vesicles in the VCC contain mucilaginous materials (arrows). d. TEM observation of the egg and VCC, lipid bodies are located in the vesicles. Asterisks showing mucilaginous materials; e. Part of the egg, showing the plastid (P) and the Golgi bodies (G); f. Large vesicles contain lipid bodies. A layer of small vesicles locate near the nucleus; g. Part of the degenerated VCC, large vesicles and the cavity contain mucilaginous materials (asterisks). h. Two neck canal cells, showing the organelles in the cytoplasm and plasmodesmata (Abbreviations: ER, endoplasmic reticulum; G, Golgi body; M, Mitochondrion; N, Nucleus; Nus, nucleolus; P, plastid; Pd, Plasmodesmata; Ve, vesicles; VG, vesicles of Golgi body) (a~c, under LM; d~h, under TEM).

曹建国等：图版Ⅲ

CAO Jian-Guo et al.: Plate III



图版Ⅲ：地钱卵发育成熟期。a. 成熟卵（苏丹黑-B 染色），腹沟细胞和颈沟细胞已经退化，示脂滴；b. 颈卵器的 PAS 反应，示卵细胞外的腔内产生了大量粘多糖物质（*）；c. 卵细胞核形成了核外突（Nev）；d. 核外突放大；e. 卵细胞侧面，示细胞腔内的粘性物质（*）；f. 成熟卵细胞内，脂滴形成簇，细胞外具大量粘性物质（*）（缩略词：E, 卵细胞；JC, 颈卵器壁细胞；L, 脂滴；M, 线粒体；N, 细胞核；NCC, 颈沟细胞；Nus, 核仁；P, 质体；PI, 质膜；VCC, 腹沟细胞；Ve, 囊泡）（a~b, 光镜；c~f, 电镜）。

Plate III: Mature stage of egg development of *Marchantia polymorpha*. a. Matured egg, stained with Sudan black-B, showing the lipid bodies (L). The VCC and NCC have been degenerated. b. PAS reaction of the archegonium, mucilaginous polysaccharide materials (asterisks) fill the chamber outside the egg; c. Nuclear evaginations (Nev) are formed around the egg nucleus. d. Magnification of the nuclear evagination (Nev); e. Side part of the egg cytoplasm, showing the mucilaginous materials (asterisks) in the cavity; f. Matured egg with clusters of lipid bodies (L). The mucilaginous materials (asterisks) are seen in the cavity (Abbreviations: E, egg; JC, Jacket cells of Archegonium; L, Lipid bodies; M, mitochondria; N, Nucleus; NCC, neck canal cell; Nus, nucleolus; P, plastid; PI, plasmalemma; VCC, ventral canal cell; Ve, vesicles) (a~b, under LM; c~f, under TEM).

（责任编辑：王豫鄂）