

阔叶杨桐的花器官发生(山茶科)

张瑞菊^{1,2}, 马海英¹, 王跃华^{1*}

(1. 云南大学 生命科学学院, 昆明 650091; 2. 山东菏泽学院 学前系, 山东 菏泽 274000)

摘要: 利用扫描电镜首次观察了山茶科厚皮香亚科植物阔叶杨桐的花器官发生过程。阔叶杨桐的花被片和五束雄蕊都是 2/5 螺旋向心发生, 且有逆时针和顺时针两种螺旋方式; 五束雄蕊在环形雄蕊原基上产生, 且每一束都是由中间向两端发生; 由五心皮形成的中轴胎座内出现一衍生的可育胎座。阔叶杨桐的花器官发生过程与本亚科的猪血木明显不同, 该研究为厚皮香亚科乃至山茶科的系统发育与演化提供花器官方面的依据。

关键词: 山茶科; 厚皮香亚科; 杨桐属; 花器官发生

中图分类号: Q949 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2008)02-0160-04

Early floral development of *Adinandra latifolia* (Theaceae)ZHANG Rui-Ju^{1,2}, MA Hai-Ying¹, WANG Yue-Hua^{1*}

(1. College of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650091, China;

2. College of Preschool, Heze University, Heze 274000, China)

Abstract: The floral development of the plant in Theaceae, *Adinandra latifolia* H. T. Chang has been observed under scanning electron microscope (SEM) for the first time up to date. Both perianth and 5 clusters of stamens are initiated 2/5 spirally and centripetally and in the same order either clockwise or anticlockwise in the same flower; 5 clusters of stamen primordia are initiated directly on the ring-like primordium and each cluster of stamens is initiated from middle to two ends; under the axile-central placenta formed by five carpels, there is a deuterogenic fertile placenta initiated directly at the base of the same ovary. The floral development of *A. latifolia* is distinctly different from *Euryodendron excelsum* in Ternstroemioidae, so the present work provides evidence from floral organogenesis about the further study on the phylogeny of subfamily Ternstroemioidae even of Theaceae.

Key words: Theaceae; Ternstroemioidae; *Adinandra*; floral ontogeny

红淡比属 (*Cleyera*) 和杨桐属 (*Adinandra*) 在很多分类系统中作为两个属被划分到山茶科厚皮香亚科 (Szyszylowicz, 1893; Keng, 1962; 张宏达等, 1998), 二者的主要区别在于杨桐属植物的顶芽和嫩枝均被毛以及雄蕊、子房室数和胚珠等均较多。但由于红淡比属植物和杨桐属植物在形态上, 特别是花的形态结构上极为相似, 有时也被划分为一个属 (Melchior, 1925), 在《中国高等植物图鉴》和《广东

植物志》中一些植物的名字既叫红淡比又叫杨桐。例如 *Adinandra bockiana* 在《中国植物志》中为川杨桐 (林来官, 1998), 在《中国高等植物图鉴》中为四川红淡 (林来官, 1994), 在《广西植物志》中为四川杨桐。

前人之所以把杨桐和红淡比混淆, 是因为他们对杨桐和红淡比的研究主要集中在成熟的花上。正如 Endress (1994) 所指出: 成熟结构相似的花在其

收稿日期: 2006-10-08 修回日期: 2007-03-15

基金项目: 国家自然科学基金 (30560017) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (30560017)]

作者简介: 张瑞菊 (1968-), 女, 山东菏泽人, 硕士, 讲师, 主要从事植物系统分类和发育的研究, (E-mail) shang qian_O@163.com。

* 通讯作者 (Author for correspondence, E-mail: wangyh58212)

发生和发育的某些阶段可能具有相当大的差异,而结构上不同的花在其发生和发育的早期阶段可能是完全一致的。所以,只停留在对成熟花结构的比较研究上,对认识花部结构多样性是远远不够的,而利用扫描电子显微镜所进行的更准确的花器官发生和发育的系列动态过程的比较,则能够提供更加可靠的花演化证据,同时增进我们对花的结构和被子植物系统发育关系的认识(孙坤等,1998)。

本文对阔叶杨桐(*Adinandra latifolia*)的花器官发生进行详细报道,旨在为以后研究杨桐属和红淡比属的演化关系提供证据,同时与猪血木属的花器官发生也进行比较,为进一步研究厚皮香亚科植物的系统进化提供证据。

1 材料和方法

阔叶杨桐不同发育时期的花芽材料于2006年4月初至5月下旬采自昆明植物园(凭证标本张瑞菊2006004保存在云南大学标本馆)。材料经FAA(甲醛:冰醋酸:70%酒精=5:5:90)固定48h后,转入70%酒精处理2~5h,再转入90%酒精脱水过夜,在光学显微镜下解剖,暴露所要观察的部分。剥离好的材料经乙醇-乙酸异戊酯系列脱水(体积比100%;3:1;2:2;1:3;100%,五等级,每级30min)。然后CO₂临界点干燥,粘台、喷金,在S-800扫描电镜下观察并照相。

2 实验结果

2.1 阔叶杨桐花的形态特征

花单朵,稀2朵,腋生;小苞片2;萼片5宿存,外面被毛;花瓣5,外面中间部分具毛;雄蕊30~35,花药长圆形,具毛,子房密被绢毛,5~6室,胚珠每室多枚,花柱单一。花期6~7月,果期9~10月。

2.2 花原基和苞片的发生

阔叶杨桐在每年的3月初会萌发大量新枝,4月初到5月初,新生枝条的叶腋内产生半圆形的花原基(图版I:1),每个叶腋内一般产生一个原基。随着花原基的生长,在其一侧逐渐产生第一苞片,在其基本相对的位置产生第二苞片,刚产生的第二苞片被包裹在第一苞片的下面(图版I:2),此时花顶变成平的,刚发生时苞片的大小不同,到花发育成熟时,二者大小相同。

2.3 花被片的发生

苞片形成后不久,萼片和花瓣开始形成。阔叶杨桐的萼片和花瓣都是2/5螺旋向心发生(图版I:3,4),逆时针方向(图版I:3)或顺时针方向(图版I:4),但在同一朵花上,萼片和花瓣发生的螺旋方向一致。阔叶杨桐的萼片较厚,在解剖时,很难保留全部的花被片。花被片原基在发生时,其形态基本一样,都为半球型的突起,起初原基的纵向生长比侧向生长快,原基顶端的中央形成一个突起,随后侧向生长加快,最终使原基变成片状结构。在此过程中,原基发生了分化先发生的5个发育成较厚的长8~10mm,宽6~9mm的卵圆形的萼片,外面密被黄褐色的平伏的绢毛,并且覆瓦状排列在外轮。后发生的5个原基发育成薄的淡黄色的长10~12mm,5~6mm的倒卵形花瓣,外面中间被毛,覆瓦状排列在萼片的内侧。花瓣基部排列呈比较明显的五角形(图版I:8,10,11)。

2.4 雄蕊的发生

第五片花瓣原基产生后,花芽顶点呈平的五角形(图版I:5)。在雄蕊原基发生前,花顶端的外围逐渐呈环形轻微地增高,使得中间变凹(图版I:6)。环状分生组织的活动,使环状的外围明显高于中间(图版I:7)。雄蕊原基比心皮原基出现的晚,雄蕊原基的产生是不同时的(图版I:9,10),环状分生组织于两花瓣之间的位置以2/5螺旋分别产生一个雄蕊原基,其螺旋方向与这朵花的花萼和花冠发生的方向相同(图版I:9),然后,在每个雄蕊原基的两侧再发生其他的原基,形成不明显的5束。各雄蕊原基发生时,大小不一,先发生的大于后发生的(图版I:9),但都是半球形突起。由于雄蕊原基远轴面生长较近轴面快,使原基向轴弯曲(图版I:10)。在萼片和花瓣分化完成后,雄蕊原基基本都呈指状,且几乎等长(图版I:11)。此时花药和花丝开始分化,指状原基中部侧向膨大变宽,上端长圆形的为花药;下端呈柱状的为花丝(图版I:12),无毛。随着雄蕊原基的继续发育,在花药边缘长出一些细丝状毛(图版I:13)。雄蕊为30~35枚,单轮排列。花成熟时,雄蕊长7~8mm。

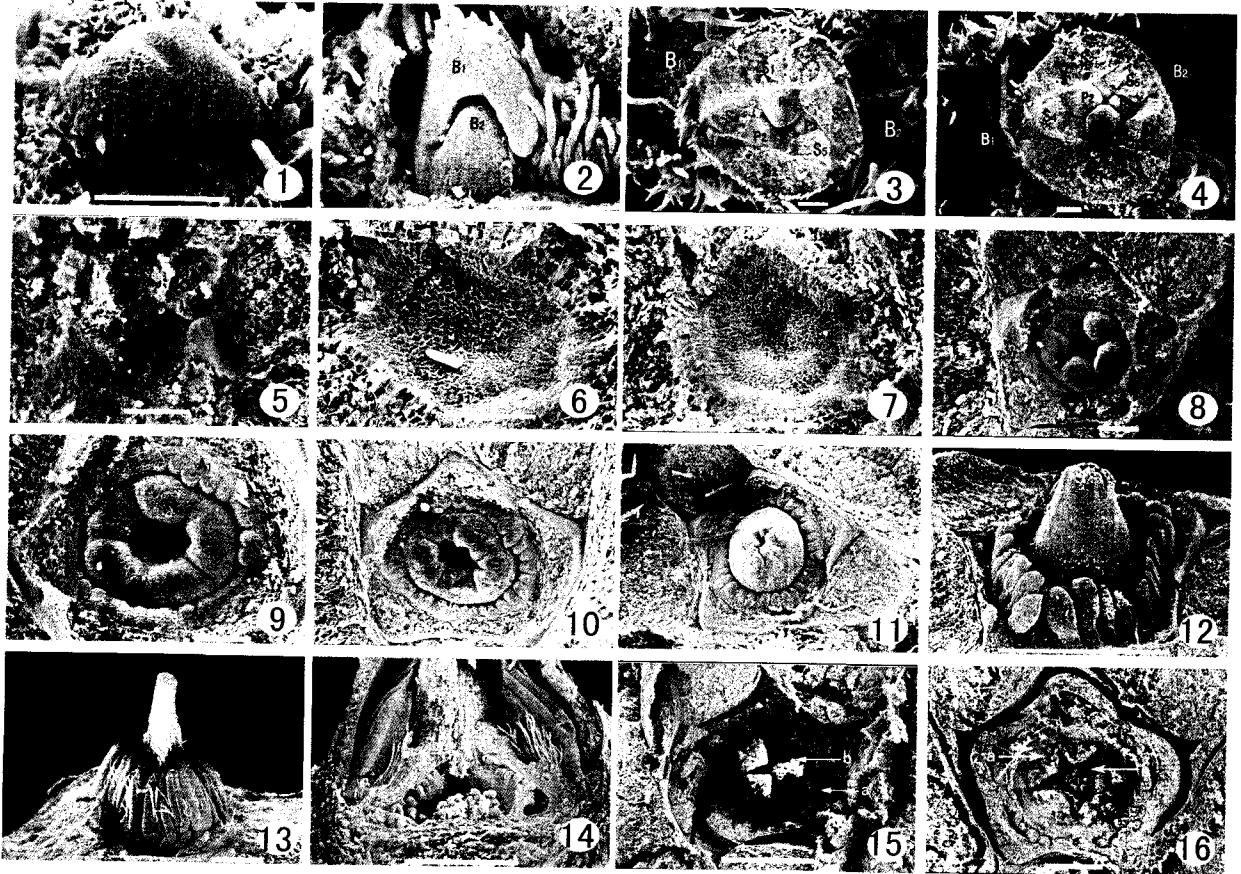
2.5 雌蕊的发生

阔叶杨桐的雌蕊由五心皮组成。第五花瓣原基出现不久,在花顶端的平坦区域,五心皮几乎同时产生,呈扇形(图版I:7),随着心皮原基的增大,其基部开始愈合(图版I:8)。当雄蕊原基开始发生时,

心皮愈合程度增大,并沿心皮中央产生纵向凹陷,贯穿心皮(图版 I:9,10)。当雄蕊原基呈指状时,五心皮基本完全愈合,此时雌蕊群为圆锥形(图版 I:11,12)。随着雄蕊原基的分化和花药的形成,花柱也逐

渐形成(图版 I:12)。阔叶杨桐的花柱单一约 10 cm,具毛,不裂(图版 I:13)。

阔叶杨桐的子房被绢毛,5室,胚珠多数(图



图版 I 阔叶杨桐的花器官发生 1-11.横线为 100 μm ,12-16.横线为 1 mm。1.从叶腋中出现的半圆形花原基;2.两个苞片出现,第二苞片在第一苞片下;3.顶观,顺时针发生的萼片和最早发生的三个花瓣原基;4.顶观,逆时针发生的萼片和三花瓣;5.三花瓣被剥离,两花瓣保留,显示五角形且平坦的花顶;6.图 5 之后,花顶凹陷;7.五心皮大小几乎一样,周围出现环形雄蕊原基;8.五心皮基部愈合,环形雄蕊原基更明显;9.在环形原基上不同时间发生的雄蕊形成五束;10.几乎所有的雄蕊全部出现,先出现的大,后出现的小;11.所有雄蕊大小基本一样;12-13.雄蕊分化,在成熟花的花药具毛;14.子房纵切,在基部出现一个独立衍生胎座;15-16.子房横切,显示心皮形成的胎座(a)和子房基部的衍生胎座(b)。

Plate I Floral development of *A. latifolia* 1-11 Scale bar = 100 μm ,12-16 Scale bar = 1 mm. 1. the hemisphere floral primodium has grown away from the leaf axil; 2. the initiation of two bracts, the second bract (B_2) is under the first one (B_1); 3. Top view of the floral bud, showing the five sepals (S) and the first three petals (P) initiated in an anticlock-wise order; 4. At the same stage of Fig. 3, but sepals (S) and petals (P) initiated in a clock-wise order; 5. three petals are moved and the other two existed. Showing the apex is pentagonal and flat; 6. Top view of the floral apex after Fig. 5, showing the concave floral apex; 7. Floral apex showing initiation of the five carpel primordium, almost in same sizes, and the ring-like androecium primordium around the carpels; 8. Five carpels just slightly fused at the base, and the ring-like androecium primordium is more distinct; 9. Initiation of the earliest stamens in five clusters on the ring-like androecial primordium and their development is not synchronous; 10. All stamens appear and the former stamens are bigger than the latter ones; 11. With the development of the floral bud, all stamens reach the same size. 12-13. All stamens differentiate into anther and filament gradually and some long hair grow on the anther with the development of the flower; 14. Ovary is slited and a single deuterogenic placenta (*) appears at the base of the ovary; 15-16. Ovary is cut transversely, axile-central placenta (a) with five locules and a single deuterogenic placenta (b) locates at the base of the same ovary.

版 I:14,15,16),在心皮发育时,子房基部即花顶的中央还产生一个独立的衍生胎座(图版 I:14 中的 *),且有胚珠形成(图版 I:15,16)。从心皮产生到胚珠形成为止,心皮与衍生部分是分离的;随着子房的发育,到果实成熟时,五心皮只是上部愈合,下部则与衍生胎座部分愈合,没有形成标准的中轴胎座。衍生胎座的胚珠和心皮上的胚珠一样,都可以发育

成种子(在形态上没有区别)。

3 讨论

3.1 阔叶杨桐花器官发生模式及其系统学评价

阔叶杨桐花各部数目为 5,逆时针或顺时针螺旋向心发生;雄蕊以同样的 2/5 螺旋产生 5 束,每束

中的第一雄蕊原基在对萼位置发生,然后向其两侧发生其他雄蕊原基;5心皮,子房内除心皮形成的胎座外,还有基部出现的衍生胎座。

花器官发生过程中,花瓣和雄蕊不同源,而苞片、萼片和花瓣是连续发生,且螺旋方向一致,各个原基出现的位置较固定,尽管其外形和色彩上有明显不同,三者实际上是同源的,这与通常认为的2/5螺旋状发生的花被,是其叶来源的花被片的发生特性在花上的体现的观点相一致。花各部螺旋发生,成熟花中呈覆瓦状排列,说明杨桐属植物是相对较原始的类群。

3.2 与猪血木花器官发生的比较

阔叶杨桐和猪血木(*Euryodendron excelsum*)花器官发生相比既有共同点,又有其特性。两者的共同点是:(1)花被片都为10,都为2/5螺旋向心发生,在花成熟时都是覆瓦状排列;(2)在单个雄蕊发生前,都有环形雄蕊原基出现;(3)所有的雄蕊都可分为明显的5束,这5束雄蕊都以2/5螺旋产生,其螺旋方向与同一朵花上花被片发生的方向相同;(4)每束雄蕊原基都是在对萼的位置产生第一雄蕊原基,然后再在其两侧产生其他的雄蕊原基,即每束都是由中间往两端发生,并且单轮排列;(5)子房都为中轴胎座,且心皮的发生都早于单个雄蕊的出现(张瑞菊,2007)。另外,阔叶杨桐和猪血木的花器官发生又有明显的不同:阔叶杨桐为5心皮,在其子房发育过程中,除心皮形成的胎座外,在子房基部还出现一个衍生的可育胎座,这是其它厚皮香亚科植物所没有的现象。而猪血木的子房是由三心皮愈合而成的标准的中轴胎座。

从阔叶杨桐和猪血木的花器官发生过程来看,二者可能起源于较近的共同祖先,在系统演化上可能是关系较近的类群。要探讨杨桐属与红淡比属、乃至厚皮香亚科内各属之间的关系还需要对厚皮香亚科内其它各属植物的花器官发生过程进行研究,特别是对红淡比属植物花器官发生的研究,将是决定杨桐属和红淡比属关系的重要证据。

3.3 杨桐属的特殊子房

Lam(1950)把被子植物中的孢子分为两种类型:轴生孢子和叶生孢子。生长在心皮上的孢子是叶生孢子,而生长在花轴上的孢子称为轴生孢子。这两种类型的孢子代表了被子植物的两种不同的起源类型,也表明被子植物是二元起源的。根据 Lam

的观点,只要证明轴生孢子的存在,就说明被子植物是二元起源的。从笔者目前掌握的文献看,还没有发现轴生孢子的存在。杨桐的胚珠既生长在心皮上,又生长在由花托的顶端所产生的胎座上,这个胎座是不是真正的轴生胎座,它所产生的种子是不是Lam所指的轴生孢子,还需要进一步的研究。就目前的研究来看,杨桐子房基部衍生胎座上的胚珠可能符合Lam对轴生孢子的定义,这样杨桐的子房内既有心皮上着生的叶生孢子,又有基部衍生胎座上的轴生孢子。这两种类型同时出现在一种植物,这一点很难解释被子植物的二元起源问题。

由于高等植物各器官的发育受各种因素复杂的网络调节,要最终弄清花发育的分子机制,还需要分析各种相关基因的功能、相互作用及调控机制(周蕾等,2005),所以,目前还需要进一步确认的是杨桐中这个基部胎座的来源和详细的发育过程。

本文得到中国科学院昆明植物研究所樊熙楷老师和云南农业大学浦卫琼老师的大力帮助,特此感谢!

参考文献:

- 林来官. 1994. 中国高等植物图鉴(补编第2册)[M]. 北京:科学出版社
- 张宏达,林来官. 1998. 中国植物志(49卷3分册)(50卷1分册)[M]. 北京:科学出版社
- 孙坤,陈家宽,陈之端. 1998. 被子植物系统学中花发育研究的进展[J]. 植物分类学报,36(6):558—568
- Endress P K. 1994. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers[M]. Cambridge: Cambridge University Press:1—463
- Keng Hsuan. 1962. Comparative morphological studies in Theaceae[J]. *Univ Calif Publ Bot*,33(4):269—384
- Lam H J. 1950. Stachyosporry and phylosporry as factors in the natural system of the *Cormophyta*[J]. *Svensk Botanisk Tidsskrift*,44(4):517—534
- Melchior H. 1925. theaceae[C]//Engler A, Prantl E(eds). Die naturlichen pflanzenfamilien, 2d ed., 21: 109—154 (W. Engelmann, Leipzig)
- Szyszyłowicz. 1893. Theaceae. Die Nat[J]. *Pflanzenfam.* III, 6: 175—192
- Zhang RJ(张瑞菊), Ma HY(马海英), Wang YH(王跃华). 2007. Early floral development of endangered *Euryodendron excelsum* (Ternstroemioidae; Theaceae)(山茶科濒危植物猪血木的花器官发生)[J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 29(6): 648—654
- Zhou L(周蕾), Gao F(高峰). 2005. The genetic regulation in floral organ development(花器官形成的基因调控)[J]. *Guihaia* (广西植物), 25(6):579—583