

中国夹竹桃目的形态演化趋势及其进化系统*

李 秉 滔

(华南农学院)

提 要

本文探讨了中国夹竹桃目主要器官分类性状的进化趋势,发现了中国夹竹桃目有关花萼、花冠、副花冠、雄蕊、花粉、子房和果实等分类性状密切关系和演化的规律性(图1),从而在作者参考蒋英教授工作成就的基础上,提出了中国夹竹桃目各分类群的进化系统(图2)。

一、主要器官的演化趋势

中国夹竹桃目包含夹竹桃科和萝藦科。有关这二个科的形态演化规律性特征的观察和研究,在国内没有人搞过,在国际上也未见有报导。由于我国夹竹桃目植物种类十分丰富,吸引了作者渴望对它们的认识 and 了解。通过长期的形态解剖,从而发现了类群之间有规律性演化特征,这些特征是:

一、花粉: 颗粒状花粉 → 四合花粉 → 凝结成花粉块, 构成特殊的花粉器。如图 1 (1A→D)。

二、花冠形状: 花冠漏斗状 → 高脚碟状 → 辐状, 如图 1 (2A→D)。

三、花冠裂片的排列形式: 花冠裂片的排列由向左 → 向右覆盖 → 镊合状排列。如图 1 (3A→D)。

四、花萼裂片的排列形式: 花萼裂片的排列由镊合状 → 双盖覆瓦状排列。即由 5 枚萼片互不覆盖至互相覆盖, 此覆盖的形式是 2 枚萼片在内面, 2 枚在外面, 另 1 枚萼片的一边在内面, 而另一边在外面的特殊排列。如图 1 (4A→C)。

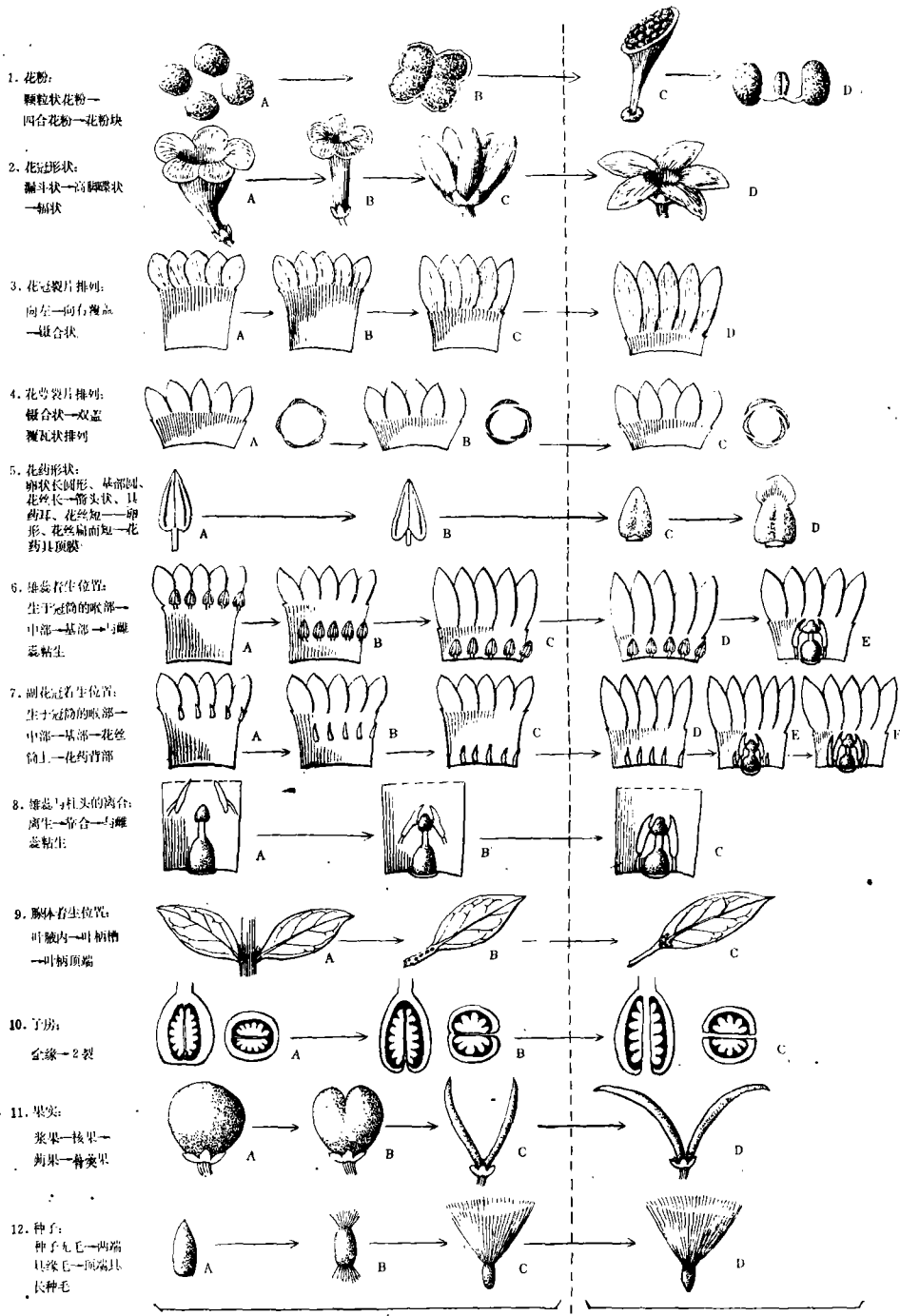
五、花药形状: 花药卵状长圆形, 基部圆, 花丝较长 → 花药箭头状, 基部具药耳, 花丝短 → 花药卵形, 花丝扁而短 → 花药顶端具有一个圆形或卵圆形的透明膜片。如图 1 (5A→D)。

六、雄蕊的着生位置: 雄蕊着生于花冠筒的喉部 → 中部 → 基部 → 雄蕊与雌蕊粘生成一中心柱, 称合蕊柱。如图 1 (6A→E)。

七、副花冠的着生位置: 副花冠着生的位置与雄蕊的相同, 即着生于花冠筒的喉部 → 中部 → 基部 → 着生在花丝筒上 → 着生于花药的背面。如图 1 (7A→F)。

八、雄蕊与柱头的离合: 雄蕊与柱头离生 → 靠合 → 雄蕊与雌蕊粘生, 花丝合生成

* 本文蒙蒋英教授生前的指导和审阅文稿, 作者深表怀念。



夹竹桃科 (Apocynaceae) —— 萝藦科 (Asclepiadaceae)

图 1 中国夹竹桃目主要器官演化特征示意图

Fig. 1 An evolutionary diagram of main organs of Apocynales in China

1个有蜜腺的筒(称合蕊冠),花药联生成一环而腹部贴生在柱头上。如图1(8A→C)。

九、腺体:夹竹桃目的腺体是托叶演变而成的,着生位置由生于叶腋内呈针状或钻状→叶腋外→生于叶柄上面的沟槽内,成小瘤状腺体→生于叶柄顶端(即叶片的基部与叶柄的连结处),腺体成小瘤状,丛生。如图1(9A→C)。

十、子房:子房全缘→子房2裂。如图1(10A→C)。

十一、果实类型:浆果→核果→蒴果→蓇葖果。如图1(11A→D)。

十二、种子:种子无毛→种子两端具缘毛→种子顶端具丰富白色绢质的种毛。如图1(12A—D)。

十三、性状:乔木→灌木→藤本和草本。

二、中国夹竹桃目系统发育的亲缘关系

中国夹竹桃目(*Apocynales*)各分类群之间的亲缘关系是非常密切的(图2)。夹竹桃科(*Apocynaceae*)的花粉一般为颗粒状(*pollen granulare*) (图1:1A),而进化较高的夹竹桃亚科(*Apocynoideae*)一些属,如罗布麻属(*Apocynum* Linn.)和白麻属(*Poacynum* Baill.)则与萝藦科(*Asclepiadaceae*)的杠柳亚科(*Periplocoideae*)同样为四合花粉(*pollen tetrad*) (图1:1B→C)。但夹竹桃科的花粉绝大多数是直接花药转运,并无特殊转运组织,而萝藦科的花粉已有特殊之花粉器[*pollinarium* (*pollen-apparatus*)]转运(图1:1C→D)。萝藦科进化较低的杠柳亚科的花丝是分离的,并且着生在花冠上(图1:6D),这与夹竹桃科的花丝分离,并着生在花冠上(图1:6A→C)是相同的。属于杠柳亚科较原始的族,其副花冠与花丝是分离的(图1:7D),如海岛藤族(*Gymnanthereae*),这在亲缘上与夹竹桃科相近,但是杠柳亚科较进化的族的副花冠与花丝合生,如杠柳族(*Periploceae*),这与萝藦科的其他各亚科的副花冠与花丝合生相同。

夹竹桃科的鸡蛋花亚科(*Plumerioideae*)和狗牙花亚科(*Ervatamioideae*)的果实为浆果、核果、蒴果(图1:11A→C),种子1个或几个,数量少,无种毛(图1:12A)。只有鸡蛋花族(*Plumerieae*)及鸡骨常山族(*Alstonieae*)的果实为蓇葖果(图1:11D),种子顶端具翅或两端具长缘毛(图1:12B)。夹竹桃亚科的果实较为进化,全部为蓇葖果(图1:11D),且其种子的顶端具有丰富而较种子长5—10倍的白(黄)色绢质的种毛(*coma*) (图1:12C),这与萝藦科一样,使它们在自然环境中易于借助气流传布种子。

雄蕊与副花冠的相对位置之演化(图1:6A→E,图1:7A→F)和花药形态的特征(图1:5A→D),是夹竹桃科到萝藦科进化的主要特征。夹竹桃科的雄蕊和副花冠一般从着生在花冠筒的喉部(图1:6A,图1:7A),花药为长圆形,基部圆形(图1:5A),与柱头离生(图1:8A),进化到它们着生在花冠筒的较深部位(中部至基部)(图1:6B→C,和图1:7B→C),其花药已演变为箭头状,基部有耳(图1:5B),腹部与柱头粘生(图1:8B)。这种特征,鸡蛋花亚科和狗牙花亚科为前者的代表,夹竹桃亚科为后者进化的代表。夹竹桃亚科与杠柳亚科非常接近,特别是杠柳亚科中的海岛藤族雄蕊和副花冠着生于花冠筒的喉部以下,花药箭头状,花丝离生等是相同的。杠柳族(*Periploceae*)的雄蕊和副花冠着生于花冠筒的基部,与花丝逐渐演变为合生,这就同萝藦科的其他亚科亲缘相近。

萝藦科的雄蕊位置从着生于花冠筒的基部向雌蕊部位转移,并且与雌蕊粘生成1中心

柱，称合蕊柱（gynostemium）（图1：6D→E），花药彼此联生成一环，而腹部粘生在柱头基部的接触面，从而使雄蕊与雌蕊在保证传粉的机制上有高度专化，并在药隔顶端长出一层内弯的膜质附属体（membrana connectivi），保护花粉的发育；花粉藏在1层软韧的薄膜内而成花粉块（pollinium），并通过花粉块柄（caudicula）而系结于着粉腺（retinaculum）上（图1：1D）；花丝合生成为1个有蜜腺的筒，称合蕊冠（gynostegium），副花冠向着合蕊冠的位置转移，并着生于合蕊冠上（图1：7E）。这种从雄蕊与副花冠着生位置的演化规律，即从花冠筒喉部→花冠筒中部→花冠筒基部→雌蕊，并与雌蕊粘生成合蕊柱（图1：6A→E，图1：7A→F）；花药由长圆形至箭头状，并与柱头分离至与之粘生（图1：8A→C）；花丝由离生至生成筒状（合蕊冠）等的演化过程，也可以看出夹竹桃科到萝藦科在进化上显示直接而递进的转变。

除狗牙花亚科具有假托叶外，夹竹桃科和萝藦科均无托叶，其托叶已在夹竹桃科时演变成在叶腋内或叶腋间的钻状或线状腺体（图1：9A），此腺体着生的部位特征，是从外部识别夹竹桃科与萝藦科植物的最简易的方法。萝藦科的腺体从生于叶柄顶端（即叶片基部与叶柄连接处）（图1：9C）。夹竹桃科有些属的腺体着生于叶柄上面的沟槽内（图1：9B），如鸡蛋花属（*Plumeria* Linn.），止泻木属（*Holarrhena* R. Br.）。这些腺体位置的演化，即从叶腋内或叶腋外→叶柄沟槽内→叶柄顶（图1：9A→C），乃是夹竹桃科到萝藦科进化的外部特征。至于花萼裂片内面基部的腺体亦属此现象，由夹竹桃科的花萼内腺体时有时无，进而到萝藦科逐渐为常规性存在。

中国夹竹桃科根据其雄蕊着生位置、花药形态特征、子房室合离、花冠裂片先向左后向右旋转覆盖排列（图1：3A→B）和果实类型等进化，区分为鸡蛋花亚科、狗牙花亚科和夹竹桃亚科（图2）。鸡蛋花亚科是夹竹桃科较原始的亚科，其雄蕊着生于花冠筒的喉部，花药长圆形，基部圆形，无药耳，心皮一般为合生，果实为浆果、核果、蒴果和蓇葖果，种子1个至几个，无毛或具翅或两端有长缘毛。根据果实类型、心皮合离和种子特征等，鸡蛋花亚科分为五个族（图2）：山橙族（*Melodineae*）和萝芙木族（*Rauvolfieae*）是本亚科较原始的族，前者为浆果，后者为核果。黄蝉族（*Allemandeae*）较前二族为进化，因为果为蒴果。鸡蛋花族（*Plumerieae*）和鸡骨常山族（*Alstonieae*）为蓇葖果，前者的种子顶端具翅，后者种子两端有长缘毛（图1：12B）。狗牙花亚科是夹竹桃科较原始类型，它虽具有与夹竹桃亚科相同的蓇葖果，但其内、外果皮都是薄而脆，且种子无毛；它的雄蕊则与鸡蛋花亚科一样，其花药为长圆形，基部无药耳，与柱头离生，惟独它具有假托叶呈针状或三角状，基部扩大而合生。这些发育不良的假托叶乃是马钱科（*Loganiaceae*）的遗留物。夹竹桃亚科具有发达的蓇葖果和种子顶端具有丰富的种毛（图1：12C）。除夹竹桃亚科进化较低的止泻木族（*Holarrheneae*）雄蕊形状、与柱头分离还保留鸡蛋花亚科特征外，其他各族的雄蕊着生位置已到达花冠筒的中部至基部，花药也全部演变成箭头状，基部有药耳，腹部与柱头粘生等较高进化。倒吊笔族（*Wrightieae*）的花冠裂片向左覆盖和无花盘等，均为演化过程中一部分停滞的现象，但具有发达的副花冠则表现其进化较高。同心结族（*Parsonsieae*）的花冠裂片向右覆盖，有发达的花盘，围绕子房的周围，保护子房发育，较倒吊笔族进化。直立木本的夹竹桃族（*Apocyneae*）与攀援藤本的花皮胶藤族（*Ecdysanthereae*）它们花药顶端均为内藏，比例吊笔族和同心结族的花药顶端伸出花喉之外较为进化。花皮胶藤族一般花细小而多，具有丰富的乳汁。思茅藤族（*Epigyneae*）的子房为半下位，是中国夹竹桃科植物进化最高的族。

中国萝藦科的系统发育特征较为明显；其性状、果实、雄蕊和副花冠着生位置及种子特征

等没有象夹竹桃科那样复杂。本科根据四合花粉的结构和花丝的离合程度与花粉块及其藏在每药室的数量分别分为杠柳亚科、鲫鱼藤亚科(*Secamonoideae*) 和 马利筋亚科 (*Asclepiadoideae*) (图 2)。杠柳亚科产生四合花粉, 承载在匙形的载粉器上 (图 1: 1C), 载粉器的基部有一个粘盘, 花丝离生。鲫鱼藤亚科和马利筋亚科的花粉联合成块状, 称花粉块, 花丝亦合生, 比杠柳亚科较为进化。鲫鱼藤亚科每花药藏有花粉块 4 个, 每药室 2 个, 但无花粉块柄, 而马利筋亚科则每花药藏有花粉块 2 个, 每药室仅有 1 个, 且具有发达的花粉块柄, 着粉腺通过花粉块柄将相邻花粉室的两个花粉块连结起来 (图 1: 1D), 着粉腺具有粘性, 能粘着于来采蜜昆虫的头部或脚上, 在昆虫离开时, 将整个藏有花粉的花粉器带走, 停留在另一朵花时, 柱头将花粉块粘住, 且分泌氨基酸逐渐将花粉块的胶膜溶化而使花粉散出柱头上, 以达到异花受粉的作用。花粉块柄具有吸湿性, 当其干燥时, 就将两个花粉块拉出来, 增加了附着在昆虫脚上的牢固性。所以萝藦科在进化上远比夹竹桃科为先进。

杠柳亚科根据雄蕊和副花冠的着生位置, 副花冠与花丝离合特征分为海岛藤族 (*Gymnanthereae*) 和杠柳族 (*Periploceae*), 前者雄蕊和副花冠着生于花冠筒内面中部之上, 副花冠与花丝离生, 其亲缘近于夹竹桃亚科, 为杠柳亚科中较原始的族。后者雄蕊和副花冠着生于花冠筒内面的基部, 副花冠与花丝合生, 其亲缘则近于萝藦科中的其他亚科, 是杠柳亚科中较为进化的族。

鲫鱼藤亚科的鲫鱼藤族 (*Secamoneae*), 其花药顶端具有膜质的附属体, 覆盖着花粉器, 对花粉发育有保护作用, 比之花药顶端无膜质附属体的弓果藤族 (*Toxocarpeae*) 来得进化。

马利筋亚科的马利筋族 (*Asclepiadeae*) 花粉块下垂, 牛奶菜族 (*Marsdenieae*) 的花粉块直立或平展, 两族的花药顶端均具有膜质附属体。它们与吊灯花族 (*Ceropegieae*) 比较, 虽然后者花药顶端无膜质附属体, 但它具有发达的肉质杯状的副花冠, 将合蕊柱完全包藏起来, 通常此杯状的副花冠顶端具有 5—10 条伸出的舌状片, 也能对花粉块器起保护作用。吊灯花族的花冠裂片顶端粘合, 裂片间有空隙, 花冠具有许多花斑, 能引诱昆虫传粉; 花粉块较粗大, 为增加粘性, 其内侧边缘还具有透明薄边。从萝藦科各分类群的比较, 吊灯花族是萝藦科中进化最高的族。

从本目的形态演化趋势和各分类群之间的密切关系, 显示出中国夹竹桃目的系统发育是十分清楚的, 它的进化系统 (图 2) 是十分有意义的。

ON THE TRENDS OF MORPHOLOGICAL DIFFERENTIATION AND EVOLUTIONARY SYSTEM IN CHINESE APOCYNALS

Li Ping-T'ao

(South China Agricultural College)

Abstract

The evolutionary trends of the main organs (e. g. calyx, corolla, corona, stamen, pollen, ovary and fruit etc.) as a taxonomic character in Chinese Apocynales is discussed by comparison. According to these comparative results (Fig. 1) and relationships between tribes and genera, the author propounded a evolutionary system of the taxa in this order on the basis of Tsiang's works (Fig. 2).