

# 鹅耳枥和虎榛子(桦木科)雌性生殖器官的形态发生

陈之端<sup>1</sup> 邢树平<sup>1</sup> 梁汉兴<sup>1,2</sup> 路安民<sup>1</sup>

(1. 中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室, 北京 100093;

2. 中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

**摘要:** 为了进一步理解类群之间的系统发育关系, 在扫描电镜下, 对桦木科植物鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii* Hance)和虎榛子(*Ostryopsis davidiana* Decne.)的雌花序、小花序和雌花的原基形成和发育过程进行了观察。两种植物均具单性花, 雌雄同株。其雌花序为复合的穗状花序, 每两朵小花构成一个小聚伞花序, 多个这样的小花序螺旋排列在一个总花序轴上。小花序由5枚苞片组成, 1枚初级苞片, 4枚次级苞片。后者分别由两个半环状的共同原基发育而来。鹅耳枥的近轴面次级苞片生长缓慢, 远轴面的生长较快, 成熟时呈扩展的叶片状; 虎榛子的近轴面和远轴面次级苞片均生长较快, 成熟时靠合呈囊状。花被原基为环状, 花被随着子房的发育而逐渐长大包围子房并与之愈合。研究对前人有关小花序的苞片数目和两个二心皮子房的定位方式等方面的认识作了澄清或纠正。每个小花序的苞片数目不像 Abbe 观察的那么多; 二心皮子房定位方式在鹅耳枥属是互成直角, 而非相互平行。

**关键词:** 桦木科; 鹅耳枥属; 虎榛子属; 形态发生; 苞片; 花被; 小花序

中图分类号: Q944.4 文献标识码: A 文章编号: 0577-7496(2001)11-1110-05

## Morphogenesis of Female Reproductive Organs in *Carpinus turczaninowii* and *Ostryopsis davidiana* (Betulaceae)

CHEN Zhi\_Duan<sup>1</sup>, XING Shu\_Ping<sup>1</sup>, LIANG Han\_Xing<sup>1,2</sup>, LU An\_Ming<sup>1</sup>

(1. Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

2. Kunming Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

**Abstract:** For better understanding of the relationships between genera, the primordium occurrence and morphological developmental process of female inflorescence, cymule and floret in *Carpinus turczaninowii* Hance and *Ostryopsis davidiana* Decne. of the Betulaceae were observed under the scanning electron microscope (SEM). Both species were monoecious. Their female inflorescence was a compound spike comprising several cymules arranged helically along an inflorescence axis. Each cymule consisted of two florets and five bracts, i. e., one primary bract and four other secondary ones which were developed from two semi-circular common primordia, respectively. In *Carpinus*, the adaxial secondary bracts grew slowly, while the abaxial ones grew fast, resulting in the appearance of a wide leafy bract upon maturity. In *Ostryopsis*, however, both abaxial and adaxial secondary bracts were fully developed, becoming a bladder-like but unclosed involucre when mature. Perianth primordia in both genera were circular. When the ovary became larger and larger, the perigone grew gradually, and finally surrounded and was adnate to the ovary. Some traditional viewpoints on the number of bracts and the orientation of bicarpellate ovary in cymule were clarified based on this study. The cymule bracts were not so many as those observed by Abbe; and the two bicarpellate ovaries were orientated perpendicularly, rather than parallel.

**Key words:** Betulaceae; *Carpinus*; *Ostryopsis*; morphogenesis; bracts; perigone; cymule

鹅耳枥和虎榛子分别属于桦木科的鹅耳枥属和虎榛子属。该科共有6个现存属, 多数学者<sup>[1-6]</sup>支持将其分成两个亚科——桦亚科和榛亚科。桦亚科包括桦木属(*Betula* L.)和桤木属(*Alnus* Miller); 榛亚科包括榛属(*Corylus* L.), 虎榛子属(*Ostryopsis* Decne.), 鹅耳枥属(*Carpinus* L.)和铁木属(*Ostrya* Scop.)。此6属的雌花序均为复合的穗状花序, 由

多个小聚伞花序构成, 每个小聚伞花序又分别由2~3朵雌花组成。雌花序的成熟结构, 包括每个小聚伞花序中花的数目、苞片的数目和形状、花被性状等, 在桦木科各属中变异较大, 对于该科植物科下分类具有特别重要的意义。

在扫描电镜下, 观察生殖器官的原基分化过程, 可获得一系列微形态性状, 有助于理解复杂的生殖

结构及其系统学价值。然而, 由于桦木科植物的生殖结构从原基出现到成熟几乎持续一年时间, 而一些关键发育阶段又往往在短短几天中完成, 这给取材带来很大困难。加之早期发育阶段要在放大 100 倍的情况下方可观察, 在剥离原基时还要去掉大量毛状体, 因此至今尚无人对桦木科植物开展此方面的研究。本研究首次对鹅耳枥和虎榛子两种植物的雌性生殖结构的早期发育进行了扫描电镜观察, 并比较了它们的异同, 讨论了这些发育形态性状对于理解分类群之间关系的价值。

## 1 材料和方法

实验样品取自中国科学院植物研究所植物园内栽培的鹅耳枥 (*Capinus turczaninowii* Hance) 和虎榛子 (*Ostryopsis davidiana* Decne.) 的成年植株。从 1997 年 8 月开始定期取其雌花序直到次年 5 月。所取材料经解剖后用 FAA 固定和保存。固定的材料经系列酒精脱水, 并在 95% 的酒精中进一步解剖。乙酸异戊酯过渡, 临界点干燥, 上台后喷金。用 Hitachi S800 扫描电镜观察照相。

## 2 观察结果

### 2.1 鹅耳枥的雌花序、小花序和雌花发育

鹅耳枥为单性花, 雌雄同株, 偶尔可见两性花。其雌花序为复合的穗状花序, 即每两朵小花构成一个小聚伞花序 (cymule) (图 3), 多个这样的小花序螺旋排列于一个总花序轴上 (图 1、2)。在 9 月上中旬的材料中, 已出现总花序轴, 但未见小花序原基分化。9 月末或 10 月初, 总花序轴分化产生小花序原基, 并在其远轴面形成明显的初级苞片。随着小花序原基的进一步分化, 次级苞片原基产生; 两朵小花原基连接在一起, 但在结合部有缢缩, 连同次级苞片呈船形 (图 4)。花原基隆起为扁球形 (图 5)。两枚次级苞片先各向一侧水平伸展, 以后逐渐向三方扩展并从三面包围花原基, 次级苞片在两花原基之间不发育。至 11 月份, 两朵小花原基之间的界限已十分明显, 且此时两者间距离变大, 使得整个小花序呈哑铃形 (图 6)。之后, 次级苞片从基部包围小花原基, 并在远轴面迅速伸长超过小花原基 (图 7~9), 两个小花原基之间逐渐沿花序轴扭转形成夹角, 且角度越来越小 (图 8、9)。这一时期, 次级苞片的边缘从波状 (图 9) 发育至浅裂状 (图 11、12); 花原基增大, 并从扁球形生长至椭圆形, 且紧紧地靠在一起。

在次级苞片伸展的同时, 小花原基顶端周缘细胞分裂和生长略快, 使之逐渐形成中心凹陷 (图 8), 分化出雌蕊原基 (图 9)。随着凹陷的加深, 在花原基基部产生一圈原基, 即花被原基 (图 9、10)。这时, 可以看出雌蕊具两个合生心皮, 两心皮之间的凹陷不断加深, 界限亦愈发可辨。以后雌蕊顶端凹陷两侧的细胞分裂和生长逐渐变快而形成两个花柱状结构, 花被原基包围子房基部并呈浅裂状 (图 11、12), 两小花之间的夹角进一步减小, 已接近于  $90^\circ$ 。次级苞片在远轴面增长很快, 而在近轴面生长缓慢; 成熟时, 在苞片的基部呈耳状内折 (图 3、9、11)。

在次年春天, 雌蕊进一步发育形成明显的瓶状子房, 花柱和柱头均为紫红色, 逐渐伸出苞片外。花被也随着子房的发育而逐渐长大包围子房, 并随之愈合。在成熟果实的近顶端处可发现花被裂片, 因此鹅耳枥的花为上位花。

### 2.2 虎榛子的雌花序、小花序和雌花发育

虎榛子的花亦为单性, 同株, 雌花序也为复合的穗状花序, 由多个小聚伞花序单位在总花序轴上螺旋排列而成, 每个小聚伞花序包括两朵小花。虎榛子的雌性生殖结构发育情况与鹅耳枥有许多相似之处。在 9 月 19 日所取材料中, 已有明显的雌蕊和花被原基分化; 次级苞片也是由一个半环状的共同原基发育而来, 与鹅耳枥所不同的是近轴面的次级苞片生长也较迅速, 和远轴面较大的次级苞片之间的界限在发育早期就已很清晰 (图 13、14)。至发育成熟时, 可明显地分辨出两个次级苞片, 且此二苞片靠合, 似一囊包围果实。另外, 初级苞片的边缘有大量毛状结构而与鹅耳枥稍有不同 (图 14)。在子房基部也产生一圈非常明显而光滑的花被原基。

在以后的发育中, 此环状花被原基生长, 花被边缘出现波状, 后为浅裂状, 并随着子房的生长而逐渐包围子房, 且与之愈合 (图 13、16), 情形与鹅耳枥极为相似。两个二心皮子房之间亦形成大约  $90^\circ$  的直角, 在其间的距离比鹅耳枥大, 且稍膨隆 (图 13)。两心皮雌蕊结构更易观察, 两心皮之间的界限亦比鹅耳枥明显 (图 15、17、18)。

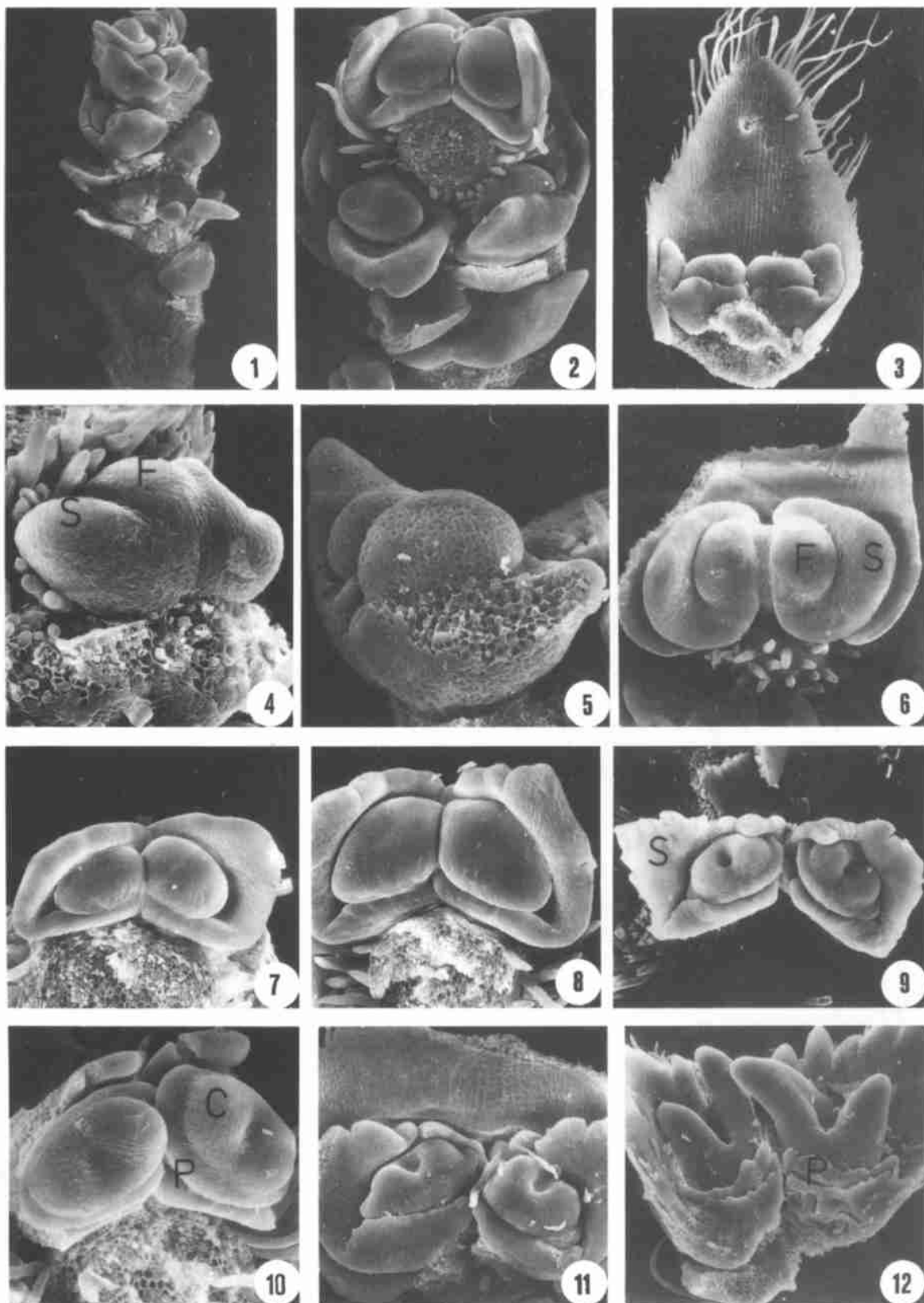
## 3 讨论

Abbe<sup>[7-9]</sup> 提出桦木科植物的雌花序均为复合的穗状花序, 是由包括 3 或 2 朵花的小聚伞花序单位组成, 鹅耳枥属和虎榛子属的小花序均包括 2 朵花。这种花序在整个被子植物中是比较特殊的, 除桦木科外, 尚见于其他高等金缕梅类 (“higher”

hamamelids) 的科, 如杨梅科 (Myricaceae)、壳斗科 (Fagaceae)、胡桃科 (Juglandaceae) 和马尾树科 (Rhoipteleaceae)<sup>[9]</sup>。根据 Rickett<sup>[14]</sup> 的定义: 由无柄的或几乎无柄的花单独或簇生在花序轴上形成的花序称为穗

状花序 (spike), 通常又可分为简单或复合穗状花序。根据本文观察结果, 桦木科的雌花序应为复合的穗状花序 (compound spike)。

小花序的结构, 特别是苞片的数目和形状, 是桦



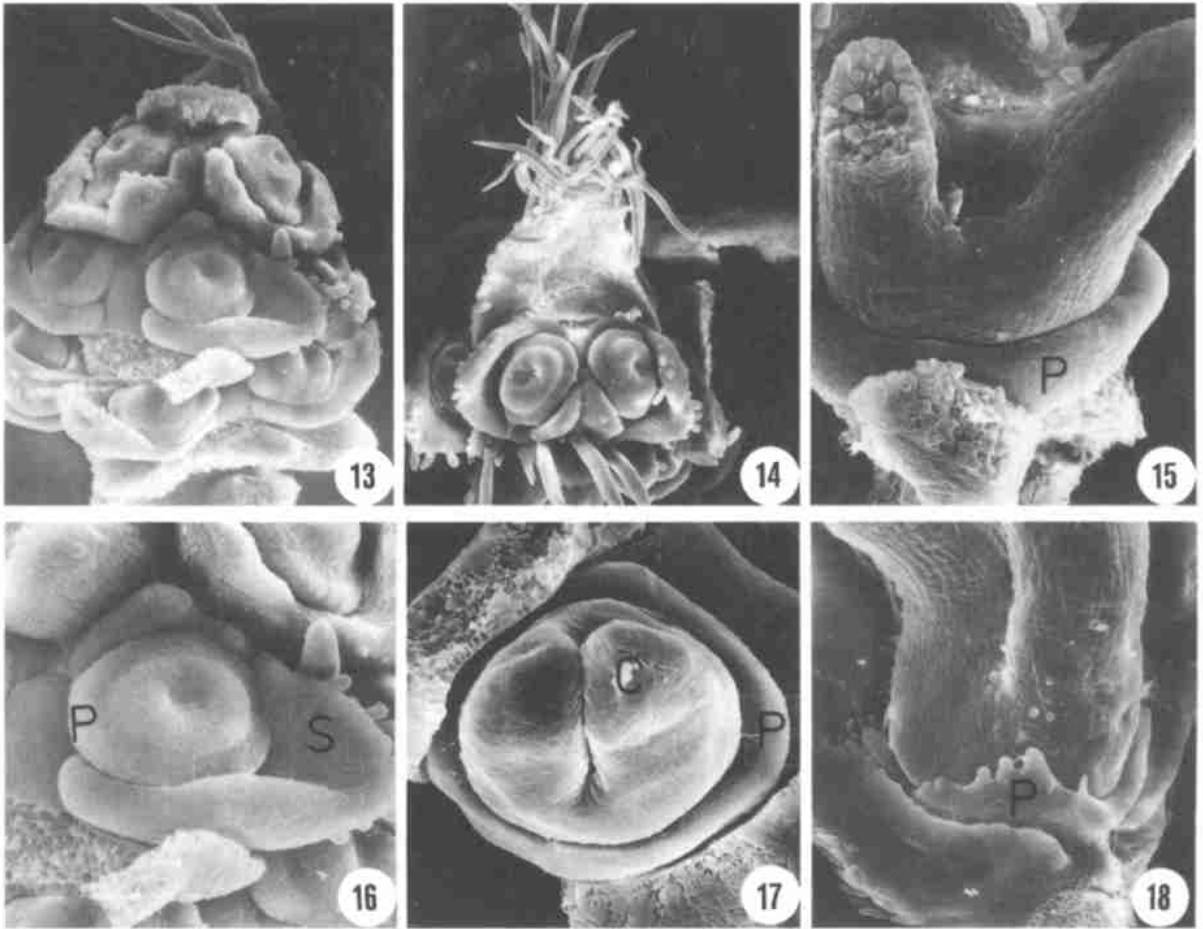


图 13~ 18. 虎榛子的雌花序、小花序和雌花的形态发生。13. 雌花序部分放大。示小花序在序轴上螺旋排列, 两小花之间稍隆起,  $\times 108$ 。14. 小花序。示初级苞片边缘的丛生毛, 近轴面与远轴面次级苞片均生长较快, 且界限明显,  $\times 80$ 。15. 雌花。示两心皮之间凹陷, 花柱及环状花被原基,  $\times 215$ 。16. 雌花。示环状花被原基,  $\times 186$ 。17. 雌花。示两心皮出现和花被原基,  $\times 200$ 。18. 雌花。示边缘浅裂的花被片,  $\times 122$ 。

缩写: C, 心皮原基; F, 花原基; P, 花被原基或花被片; S, 次级苞片原基或次级苞片。

**Figs. 13– 18.** Morphogenesis of female inflorescence, cymule and floret of *Ostryopsis davidiana*. **13.** A part of inflorescence, showing cymules arranged spirally along the inflorescence axis, and a slight swelling between two floral primordia,  $\times 108$ . **14.** Cymule, showing the margins of secondary bracts with heavy hairs, and both fast growing abaxial and adaxial secondary bracts with a distinct boundary arising between them,  $\times 80$ . **15.** Female flower, showing a depression between two carpels, and a circular perianth primordium,  $\times 215$ . **16.** Female flower, showing a circular perianth primordium,  $\times 186$ . **17.** Female flower, showing two carpels, and a perianth primordium,  $\times 200$ . **18.** Female flower, showing perigone with slightly divided margin,  $\times 122$ .

Abbreviations: C, carpel primordium; F, floral primordium; P, perianth primordium or perigone; S, secondary bract primordium or secondary bract.

图 1~ 12. 鹅耳枥的雌花序、小花序和雌花的形态发生。1. 雌花序, 示小花序在花序轴上螺旋排列,  $\times 55$ 。2. 雌花序部分放大,  $\times 120$ 。3. 小花序, 示一个初级苞片和两朵小花,  $\times 90$ 。4~ 12. 小花序连续发育的各个时期。4. 小花序原基(已剥去初级苞片), 示两个小花原基连在一起, 两侧各发育一个次级苞片原基,  $\times 308$ 。5. 小花序继续发育, 似船形, 花原基呈扁球形, 次级苞片扩展并上翘,  $\times 370$ 。6. 小花序发育至哑铃形, 花原基之间距离加大, 次级苞片扩展并包围花原基,  $\times 185$ 。7. 小花序。两花原基靠近,  $\times 150$ 。8. 小花序。次级苞片边缘出现波状, 两花原基挤靠在一起且中央出现凹陷,  $\times 154$ 。9. 小花序。远轴面次级苞片发育快, 边缘浅裂, 近轴面的发育较慢, 花原基中央深陷, 心皮和花被原基均出现,  $\times 93$ 。10. 小花序。示环状花被原基,  $\times 190$ 。11. 小花序。示整体结构,  $\times 110$ 。12. 小花序。示具浅裂状边缘的花被和伸长的花柱,  $\times 80$ 。

**Figs. 1– 12.** Morphogenesis of female inflorescence, cymule and floret of *Capinus turczaninowii*. **1.** Inflorescence, showing cymules spirally arranged along inflorescence axis,  $\times 55$ . **2.** A magnified portion of inflorescence,  $\times 120$ . **3.** Cymule, with two florets enclosed by one primary bract,  $\times 90$ . **4– 12.** Successive stages of cymule development. **4.** Cymule primordium (primary bract dissected), noticing the two connected floral primordia in the middle, and each primordium of the secondary bract on both sides,  $\times 308$ . **5.** A ship-like cymule, with oblate floral primordia, and secondary bracts extending upwards,  $\times 370$ . **6.** Dumbbell-shaped cymule, showing the distance between two floral primordia becoming longer, secondary bracts spreading and semi-circularly surrounding the floral primordia,  $\times 185$ . **7.** Cymule, with two floral primordia closely arranged,  $\times 150$ . **8.** Cymule, showing two floral primordia with a central depression on the top,  $\times 154$ . **9.** Cymule, showing the fast growing abaxial secondary bract with slightly divided margin, the slow growing adaxial secondary bract, and the deeper central depression. Carpel and perianth primordia are both formed,  $\times 93$ . **10.** Cymule, showing circular perianth primordia,  $\times 90$ . **11.** Cymule, an overview,  $\times 110$ . **12.** A cymule with two fully developed flowers, showing perigone with shallowly divided margin and extending styles,  $\times 80$ .

木科植物在属级水平上的鉴别特征。根据维管束痕迹, Abbe<sup>[7, 8]</sup>认为鹅耳枥和虎榛子的小花序具 7 枚苞片, 其中 1 枚初级苞片, 2 枚次级苞片和 4 枚三级苞片。本观察结果说明: 鹅耳枥和虎榛子的小花序由 5 枚苞片组成, 1 枚初级苞片, 其他 4 枚苞片在本文被称为次级苞片。次级苞片是分别由两个半环状的共同原基发育而来的, 在这轮苞片原基之外, 没有发现其他任何苞片原基。两个种的小花序中均未发现三级苞片, 或三级苞片与次级苞片愈合的任何痕迹。因此, 本文的每一朵花周围的两枚次级苞片相当于 Abbe<sup>[7]</sup>的 1 枚次级苞片和 2 枚三级苞片。

由于两种植物的次级苞片在共同原基上不同部位的生长速度不同, 使得成熟结构表现出差异。在鹅耳枥属, 次级苞片在近轴面发育缓慢, 而在远轴面生长较快, 成熟时呈扩展的叶片状; 在虎榛子属, 近轴面和远轴面的次级苞片均发育, 只是前者较后者小, 但生长速度几乎是相等的, 成熟时靠合呈囊状。因此可以看出, 鹅耳枥和虎榛子小花序的苞片在发育的早期阶段是极为一致的, 成熟结构的差异在来源上没有本质的不同。

另外一个需纠正的概念是关于两个二心皮子房在小花序中的定位方式。Abbe<sup>[8]</sup>认为: 桦木科的二心皮子房是由三心皮子房退化而成, 在桤木属、桦木属、榛属和虎榛子属, 二心皮子房是靠近三级苞片腹面的一个心皮消失之后形成的; 而在鹅耳枥属和铁木属所消失的心皮是靠近次级苞片腹面的那一个, 于是前者两个二心皮子房互成对角, 而后者则相互平行<sup>[10]</sup>。本研究观察发现, 鹅耳枥和虎榛子小花序中的 2 个二心皮子房均互成直角。而且我们在鹅耳枥中可以观察到两个花原基从最早阶段的平行排列, 逐渐沿花序轴扭曲, 直到互成对角这一全过程。因此, 我们同意 Hjelmqvist<sup>[11]</sup>的解释, 即二心皮子房不同的定位方式可能与子房扭曲有关。

综上所述还可看出, 尽管鹅耳枥和虎榛子雌性生殖结构在成熟时表现出较大差异, 但其早期发育

阶段是非常相似的。这些证据支持两者有很近的亲缘关系, 与我们根据花粉形态和 DNA 序列分析所得到的结论是一致的<sup>[12, 13]</sup>。

致谢: 本室潘开玉研究员、孔宏智博士和 Florida 大学的 Steven R. Manchester 博士审阅初稿并提出有益建议, 特致谢意。

#### 参考文献:

- [ 1 ] Rendle A B. The Classification of Flowering Plants. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1925. 23–30.
- [ 2 ] Jury S L. Betulaceae. Heywood V H. Flowering Plants of the World. Oxford: Oxford University Press, 1978. 59–60.
- [ 3 ] Takhtajan A. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot Rev*, 1980, **46**: 225–359.
- [ 4 ] Thorne R F. Proposed new realignments in the angiosperms. *Nord J Bot*, 1983, **3**: 85–117.
- [ 5 ] Furlow J J. The genera of Betulaceae in the southeastern United States. *J Arn Arb*, 1990, **71**: 1–67.
- [ 6 ] Li P\_C (李沛琼), Zheng S\_X (郑斯绪). Betulaceae. Kuang K\_C (匡可任), Li P\_C (李沛琼). *Flora Republicae Popularis Sinicae*. Beijing: Science Press, 1979. **21**: 44–137. (in Chinese)
- [ 7 ] Abbe E C. Studies in the phylogeny of the Betulaceae. 1. Floral and inflorescence anatomy. *Bot Gaz*, 1935, **97**: 1–67.
- [ 8 ] Abbe E C. Studies in the phylogeny of the Betulaceae. 2. Extremes in the variation of floral and inflorescence morphology. *Bot Gaz*, 1938, **99**: 431–469.
- [ 9 ] Abbe E C. Flowers and inflorescences of the “Amentiferae”. *Bot Gaz*, 1974, **40**: 159–261.
- [ 10 ] Chen Z\_D (陈之端). Phylogeny and phytogeography of the Betulaceae (II). *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 1994, **32**: 101–153. (in Chinese with English abstract)
- [ 11 ] Hjelmqvist H. Studies on the floral morphology and phylogeny of the Amentiferae. *Bot Not Suppl*, 1948, **2**: 1–171.
- [ 12 ] Chen Z\_D (陈之端), Manchester S R, Sun H\_Y (孙海英). Phylogeny and evolution of the Betulaceae as inferred from DNA sequences, morphology, and paleobotany. *Amer J Bot*, 1999, **86**: 1168–1181.
- [ 13 ] Chen Z\_D (陈之端). Pollen morphology of the Betulaceae. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 1991, **29**: 494–503. (in Chinese with English abstract)
- [ 14 ] Rickett H W. Materials for a dictionary of botanical terms. III, inflorescences. *Bull Torrey Bot Club*, 1995, **82**: 419–445.

(责任编辑: 梁燕)