265-270 28328(11)

维普资讯 http://www.cqvip.com

云 南 植 物 研 究 1997; 19(3). 265~270
Acta Botanica Yunnanica

峨眉尖舌苣苔(苦苣苔科)花部形态发生及其系统学意义*

王印政[1] 高致明[2] 梁汉兴[1] 吴征镒[1]
([1] 中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)
([2] 河南农业大学农学院, 郑州 450002)

Q949.778.4

摘要 观察了峨眉尖舌苣苔(*Rhynchoglossum omeiense*)花序及花的形态发生过程, 并同近缘类群进行比较和分析, 结论如下: 1) 峨眉尖舌苣苔花序分生组织较通常的总状花序分生组织已发生形变和位偏从而导致不平衡分化, 形成花偏向于腹部一侧的变了形的总状花序。2) 花冠和能育雄蕊的两侧性可能和退化雄蕊相关。3) 该种雌蕊早期的发生和发育过程仍保持着祖先类群中轴胎座的系统发生式样, 并在随后的发育过程中转变成侧膜胎座。4) 做为古热带 Klugioid 植物的残遗种类, 该种和异叶苣苔属有密切的亲缘关系, 但该种不可能起源于异叶苣苔类植物。Klugioid 植物和异叶苣苔属可能来自较近的共同祖先, 并向不同方向演化。

关键词 花部形态发生, 变形总状花序, 胎座, 峨眉尖舌苣苔

FLORAL MORPHOGENESIS OF RHYNCHOGLOSSUM OMEIENSE (GESNERIACEAE) AND ITS PHYLOGENETIC IMPLICATION

Wang Yinzheng[1], Gao Zhiming[2], Liang Hanxing[1], Wu Zhengyi[1]
([1] *Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204)
([2] *Henan Agricultural University*, Zhengzhou 450002)

Abstract The morphogenesis of the inflorescences and flowers of *Rhynchoglossum omeiense* has been observed and compared with its allied groups. Several remarkable features and evolutionary trends have been revealed as the followings: 1) The inflorescence meristem of *R. omeiense* is different from the normal racemose meristem in its fusiform and ellipsoid apices having been shifted to the ventral side of the axis instead of globose apices on the top of axis in the normal raceme, which has developed a unilateral raceme with only two ventral rows of bracts bearing flowers. 2) The bilabiate corolla and didynamous stamens in this species is probably related to the state of suppression of the staminode. 3) The initiation and early development of its gynoecium has maintained the nature of the carpellary closure which may have formed the axile placentation in its ancestral group. The bilocular ovary at the early developmental stage gradually transforms into unilocular one in the following developmental process. 4) As a relict species of the Klugioid plants, it is close to the genus *Whytockia*. However, it is almost impossible that *R. omeiense* has been evolved from *Whytockia*, but that Klugia and *Whytockia* may have come from a common ancestor and developed in different ways.

* 中国博士后科学基金资助项目
1997-03-04 收稿

维普资讯 http://www.cqvip.com

Key words Floral morphogenesis, Deformed raceme, Placentation, *Rhynchoglossum omeiense*

峨眉尖舌苣苔(*Rhynchoglossum omeiense* W.T. Wang)是我国特有种，分布于四川峨眉山，雷波等地区，于1982年由王文采先生首先描述。根据Burtt(1966)研究，尖舌苣苔属的大型花冠，4个能育雄蕊的多年生类植物代表着该属的原始类群。该类植物即Klugioid植物呈印度-南美洲间断分布。该类植物的起源和散布途径至今仍然不明。多数学者认为该类植物和异叶苣苔属具有密切的亲缘关系并且可能起源于古老的"异叶苣苔类"植物(Weber, 1982, 1978)。根据模式描述和野外观察，峨眉尖舌苣苔显然是比较原始的Klugioid植物，并和异叶苣苔属中的一个原始种类峨眉异叶苣苔(W. sp)常常相互伴生地分布在阴湿的沟谷溪旁。此两种的分布区是尖舌苣苔族(Klugieae)自然分布区的最北界，这一区域也是异叶苣苔属的原始多样化中心。由此可见，峨眉尖舌苣苔可能是连接异叶苣苔属和尖舌苣苔属系统演化的关键种类。此外，胎座的演化趋势一直是苦苣苔科系统发育研究中长期争论的问题。作为中轴胎座的异叶苣苔属和侧膜胎座的尖舌苣苔属对解决这一演化问题显然是至关重要的，有关峨眉尖舌苣苔花部的个体发育资料也就显得尤其必要。因此，峨眉尖舌苣苔花部形态发生的研究，对于探讨尖舌苣苔属和异叶苣苔属的系统发育关系及胎座的演化趋势具有重要意义。

1 材料和方法

峨眉尖舌苣苔不同发育时期的花序和花芽分期采自于四川雷波，并用FAA固定长期保存。用于电镜扫描的研究材料从FAA中转入50%乙醇中，经分级脱水至95%乙醇，然后在解剖镜下剥去多余部分，再经100%乙醇，过乙酸异戊酯、CO_2临界点干燥，上样台和喷金后，在扫描电镜下观察照相；用于连续切片的材料从FAA中转入50%乙醇中，经乙醇分级脱水后，浸蜡和包埋，连续切片采用铁矾苏木精法染色。

2 观察结果

峨眉尖舌苣苔为花偏向一侧的总状花序，花和花序轴均有苞片。花萼近筒状，5浅裂，裂片三角形，几等大；花冠微呈二唇形，上唇2裂，下唇3浅裂，喉部收缩，花冠顶面观呈微偏斜的辐状(rotate)。能育雄蕊4，二强，后方两个较前方两个短；退化雄蕊一个，位于两个后方能育雄蕊之间。花盘呈环状。合生雌蕊由上下排列的两心皮组成，子房下部二室，中部以上一室，内伸性侧膜胎座，2柱头完全分离。

2.1 花序和花萼的发生

在峨眉尖舌苣苔中，最顶端的花序分生组织呈向腹面偏斜的梭状椭球形(图版I:1,2,3)。最先在分生组织基部形成的突起是苞片原基，呈三列顺序向上发生。其中两列位于腹面，基部形成花原基；一列位于背面的左侧部，基部不形成花原基。花序轴背面右侧部只是偶然发生一些苞片，基部也不形成花原基。花序轴的背面则没有苞片和花原基的发生(图版I:2)。但仔细观察，在花序分生组织下部的背面均有和腹面的苞片原基相对应的两个微小的突起，这可能是花序轴背面原有的两列苞片和花原基退化的痕迹(图版I:2)。

花原基最先呈椭球形，即原基在切线方向上较宽而在射线方向上较窄，随着花原基的逐渐长大，其顶部变平，随后在花原基的边缘产生5个萼片原基(图版I:1,3)。随着继续生长，5个萼片的基部融合并逐渐向上推进至成熟花萼的中上部，有时个别的萼片原基分裂成2个萼片原基，从而使成熟的花萼有6个裂片(图版I:3)。在花萼发育的初期，部分萼片之间从近轴面向远轴面覆盖，有时也从远轴面向两侧覆盖(图版I:1,3,4)，但随后的发育趋向于镊合状排列，并且5个三角形的萼裂片几乎等大(图版I:4)。

2.2 花冠和雄蕊的发生

待花萼裂片发育至即将包合起来时，花部中央变得平坦并呈五角形，然后在角处产生5个花瓣原基突起(图版I:5)。稍后，在5个花瓣原基之间的内侧也逐渐微现出4个突起，即雄蕊原基。除近轴面的一个退化雄蕊原基稍晚发生外，4个雄蕊原基几乎同时发生(图版I:5,6)。并且在随后的过程中，退化雄蕊原基表现为生长迟滞，并最终停止发育使之在成熟花中仅有约2 mm长(图版I:7,9；图版II:11)。靠近退化雄蕊即近轴面的两个花瓣原基也一定程度上表现出生长缓慢(图版I:7,9)。

维普资讯 http://www.cqvip.com

随着 5 个花瓣原基的继续向上生长，其侧生生长使 5 个原基的基部连成环状，将来发育成花冠筒(图版 I:7)。在成熟花冠中，花冠的愈合部即花冠筒达花冠的中上部，上部 5 个裂片微呈二唇形，即近轴的两个裂片（上唇）略小于远轴的 3 个裂片（下唇）。

在 4 个能育雄蕊原基的早期生长中，后方即近轴面的 2 个原基生长迅速，其体积大于前方两个原基(图版 I:7,9)。当 2 个心皮发育至向内折叠时，花药的两个药室已渐显示出来并逐渐在两药室之间分化出药隔，这期间前后方的能育雄蕊则几等大(图版 II: 11,14)。花丝的形成是由于后期居间生长所致。

2.3 心皮的发生和发育

当花瓣原基基部连成环状和四个能育雄蕊分化呈前后两对时，雌蕊原基在前后位置上几乎同时产生 2 个突起即 2 个心皮原基突起(图版 I:8)。2 个心皮原基逐渐长大并分别进行侧面生长从而使 2 个心皮的边缘在发育初期呈马蹄形(图版 I:9；图版 II: 10)。

随着继续生长和发育，2 个心皮分别向内折叠然后沿各自心皮的中轴线向腹面内卷，从而使 2 个心皮的边缘在雌蕊的中央相遇，随之出现各自心皮的腹缝线(图版 II:11, 12)。与此同时，2 个心皮沿背面的接触面从基部向上愈合从而使子房的下部由 2 个心皮合生形成二室(图版 II:12)。

在雌蕊发育的中期，2 个心皮的边缘沿各自的腹缝线分离并逐渐向雌蕊边缘退缩，2 个心皮沿背面的愈合面也就逐渐向边缘收缩，这时子房基部向外形成环状突起，将来发育成围绕子房基部的环状花盘(图版 II:13-15,18)。当子房的分化即将完毕时，愈合面从心皮的背面已经移到心皮的边缘，也就是说，2 个心皮的愈合面从伸向子房的中央移到子房的边缘，这时 2 个心皮以各自的边缘相互连接(图版 II:14)。2 个心皮各自腹缝线的分离以及相互间的愈合面向子房边缘的收缩终使子房的上部变成一室(图版 II:15-17)。

在整个雌蕊的发育过程中，子房的分化经历了 2 个心皮的愈合面逐渐从心皮背面移到心皮边缘的全部过程；当进入花柱分化时期时，2 个心皮均是以边缘相结合(图版 II: 15)。花柱的大部分也是由后期的居间生长所致。在雌蕊的发育后期，两个心皮间的愈合面并没有完全达到最顶部，从而使柱头仍处于完全分离状态(图版 II:18)。

3 讨论

3.1 峨眉尖舌苣苔花序的起源

峨眉尖舌苣苔花序的顶端呈无限状连续分化出苞片和花原基。但花原基仅以二列交互发生于花序轴的腹面。背面仅在左侧和腹面的二列苞片呈对应顺序形成一列苞片，但苞片基部不产生花原基，背面的右侧部只是偶然产生一些不育的苞片，正背面则无附属物。由此可见，峨眉尖舌苣苔的花序既不同于典型的总状花序也不同于苦苣苔亚科的对花聚伞花序。

有的学者认为尖舌苣苔属的花序可能由异叶苣苔属植物茎的整个上面部分演变而来。其中每朵花代表着异叶苣苔属植物的每一个腋生花序，花基部的苞片实质上是退化的茎生叶(Weber, 1978)。谈假说是以异叶苣苔属植物具有顶端生长的茎来解释尖舌苣苔属具有顶端生长的拟总状花序的起源。根据我们的实验观察，异叶苣苔属植物茎的顶端生长已完全受到抑制，该属植物的茎实质上是位于小型叶腋的侧芽替代顶芽生长所形成的各级侧枝系统。由此看来，Weber 对尖舌苣苔属植物花序起源的解释是不能成立的。

从花序的顶端保持不断分化这一特性来看，该种的花序仍属无限花序，即变了形的总状花序。从形态发生观察可知，峨眉尖舌苣苔花序的顶端呈梭状椭球形而且偏于腹面，不同于通常位于正顶部呈圆球形的总状花序分生组织。根据 Tucker(1984)，花部分生组织的最初形状往往决定着随后器官分化的对称性程度。圆球形分生组织所产生的器官往往呈辐射对称，而其它形状的分生组织如椭球形和扁球形的分生组织则往往产生两侧对称和非对称的器官。峨眉尖舌苣苔花序分生组织的非对称性分化在腹面和背面呈两个极端即腹面分化出二列具苞片的花，而背面无任何附属物，两侧则处于两个极端的不同过渡阶段。看来该种花序的分化式样和花序分生组织的形状及位置呈密切的相关关系。

尽管花序轴背面无任何附属物，但在花序分生组织最早期的发育过程中，背面在同腹面对应的位置

维普资讯 http://www.cqvip.com

上，均有两个微小的突起，只是在随后的发育过程中，由于其它部分的迅速生长使这些突起逐渐变得不明显以至于消失。大量类群的形态发生学研究证明：个体发育的最早时期往往反映最原始的性状状态或者说重演早期祖先的系统发育式样(Crisci *et al*, 1980)。遗传学也早已认识到，凡是影响顶端分生组织使之产生特化器官（或附属体）的基因，往往在发育稍后时期才发生作用，所有迟效基因改变原有结构的总和效应在个体发生的早期阶段是最小的(Stebbins, 1957)。因此，我们有理由认为，这些微小的突起可能是原来的苞片及花退化后在个体发育早期留下的痕迹。由此可见，峨眉尖舌苣苔这一特殊发生式样的花序起源于总状花序分生组织的形变和位偏所导致的不平衡分化，分生组织的形变和位偏是由于影响顶端分生组织的基因突变使总状花序的顶端分生活动对称性破缺所引起。峨眉尖舌苣苔仅具二列花并偏向腹面一侧的变形总状花序可能来自于以六列花螺旋着生于花序轴上的正常总状花序。

3.2 退化雄蕊和花冠及能育雄蕊两侧性的相关关系

退化雄蕊的发育迟滞性质在原基发生的最早期就已经显现出来，而5个花冠裂片和4个能育雄蕊在早期的发生过程中几乎是同步的。并且在生长过程的早中期，两个后方能育雄蕊原基的生长速度超过两个前方能育雄蕊。两个上唇裂片也仅从早中期以后才开始发育迟缓，两个后方能育雄蕊在发育中期还没有看出明显的发育迟缓。花冠和能育雄蕊的早期发生式样很难解释它们成熟结构的两侧性。然而，在随后的发育过程中，花冠和能育雄蕊中的发育迟缓现象均不约而同地发生在邻近退化雄蕊的位置上，即两个上唇裂片和两个后方能育雄蕊。二者从发育中期以后所表现的发育迟缓似乎同它们的发生位置邻近退化雄蕊有一定的相关关系。这一相关关系是否存在仍需更多相关类群的形态发生和生理生化过程的深入研究。

3.3 峨眉尖舌苣苔雌蕊的性质和系统发育地位

胎座的式样和雌蕊的发生类型密切相关。在雌蕊的系统发生过程中，典型的侧膜胎座来自于心皮以边缘相互邻接并愈合。典型的中轴胎座则来自于心皮以背面相互邻接，心皮边缘位于子房的中央或由于高度内卷使心皮边缘位于每个心皮所形成的子房室中且相互分离，合生雌蕊的愈合面位于各心皮相互邻接的背面(Eames, 1961)。处于典型的中轴胎座和侧膜胎座之间的胎座类型是内伸的侧膜胎座。其系统发生途径有三：1)来自于典型的侧膜胎座由子房边缘向中央伸长，这一伸长的极端情况可能形成次生的中轴胎座；2)来自于典型的中轴胎座在子房中央分离并向边缘退缩；3)来自于心皮以背面相互邻接，但心皮边缘并不在子房的中央相遇，即不形成各自心皮的腹缝线。

从峨眉尖舌苣苔雌蕊早期的发生和发育过程来看，该种仍保持着祖先类群中轴胎座的系统发生式样(Eames, 1961)。其证据主要是两个心皮原基相互独立发生，发育中的心皮以背面相互邻接并沿接触面从基部逐渐向上愈合，2个心皮的边缘分别达子房中央并首先形成各自的腹缝线。值得注意的是，在雌蕊发育的中期，2个心皮的边缘沿各自的腹缝线分离，并连同沿背面的愈合面逐渐向雌蕊边缘退缩至2个心皮以各自的边缘相互结合，终使子房的上部变成一室。从下部中轴胎座的二室子房转变成上部侧膜胎座的一室子房，位于子房中部和中上部的内伸性侧膜胎座则处于二者之间的过渡区域。

根据峨眉尖舌苣苔和尖舌苣苔属其它 Klugioid 植物的雌蕊解剖学研究，在子房基部的横切面上，2子房室之间具有一宽阔的横隔，随着向上连续切片，横隔在子房中央逐渐变薄以至成为膜状并在子房中部最终断裂转变为一室子房(Wang *et al*, 1997; Weber, 1971)。雌蕊的成熟结构进一步验证中轴胎座的二室子房向侧膜胎座的一室子房的转化过程。峨眉尖舌苣苔的内伸性侧膜胎座是雌蕊个体发育过程中从中轴胎座向侧膜胎座转化的中间过渡形式，完全是次生的。

系统发育的改变由一系列起了变化的个体发育所引起(Crisci *et al*, 1980)。根据遗传学解释，这些变化往往是由一系列较小的基因突变改变了各种生长过程的性质或时间所引起。在该属的一些较进化的种类中，整个子房均为稍内伸的侧膜胎座，仅在子房的基部还残存着横隔遗迹(Wang et al, 1997)。在形态进化的渐进发展过程中，程度上的差异总是逐渐让位于性质上的差异。因此，从系统发育来看，峨眉尖舌苣苔胎座的个体发育式样是中轴胎座向完全的侧膜胎座演化的过渡类型似乎是比较合理的解释。这一演化趋势可

维普资讯 http://www.cqvip.com

能和增加胚珠的着生数目及胚珠受精机会的均等性有直接关系。

3.4 峨眉尖舌苣苔在尖舌苣苔属中的系统位置以及和异叶苣苔属的关系

R. lazulinum A. S. Rao et Joseph 被认为是尖舌苣苔属最原始的孑遗种类，它突出表现在以下原始特征，即花冠近辐射对称、裂片几等大，不呈假面状，花梗基部两个不等大的苞片被认为是仍保持着异形叶的叶状特征(Weber, 1978)。除花梗基部仅一个苞片外，峨眉尖舌苣苔和 *R. lazulinum* 具有十分相似的原始特征。二者各自分布于我国四川南部和印度东北部与我国西藏交界地区。从尖舌苣苔属地理分布来看，Klugioid 植物主要分布于印度，锡兰和缅甸至我国四川，仅有一种 *R. azureum* 分布于南美洲的墨西哥，委内瑞拉和哥伦比亚(Burtt, 1962; 李振宇, 1996)。尖舌苣苔属较进化的狭义的 *Rhynchoglossum* 植物的分布区从印度、我国南部向东至新几内亚(Burtt, 1962)。*R. azureum* 在南美洲的分布说明 Klugioid 植物可能在联合古陆分离之前即已形成，狭义 *Rhynchoglossum* 植物的分化则可能发生在联合古陆分离之后。峨眉尖舌苣苔和 *R. azureum* 的诸多原始性状和尖舌苣苔属植物的地理分布和分化式样表明二者显然是古热带 Klugioid 植物的孑遗种类。

尽管峨眉尖舌苣苔的花序为无限花序，以具苞片的单花排列在花序轴上，而异叶苣苔属植物则是无苞片的对花聚伞花序，但它们的形态发生均是在花序轴的腹面呈二列产生花原基。二者雄蕊的发生过程也基本相似，唯一的区别仅在于异叶苣苔属的退化雄蕊和四个能育雄蕊原基几乎同步发生，在稍后的时间里开始生长迟滞；而峨眉尖舌苣苔的退化雄蕊从原基的发生就表现出迟滞现象。雌蕊两个心皮的发生也与此类似，即在峨眉尖舌苣苔中随着完全分化出花冠和雄蕊原基，两个心皮原基便立刻显示出来(Wang *et al.*, 1997)，而在异叶苣苔属中，经过类似于花冠和雄蕊的五角形雌蕊原基后，两个心皮原基才显示出来。峨眉尖舌苣苔退化雄蕊和雌蕊的发生式样显然是异叶苣苔属发生过程的省略，形态进化上称为早熟(Precocity)。这些早熟现象和胎座个体发育式样同异叶苣苔属花部的形态发生过程相比较，则显示出一定程度上的特化。然而，峨眉尖舌苣苔具有顶端生长的总状花序和高达 2 m 的大型草本则是较异叶苣苔属植物原始的性状，而这些性状从一个已经失去顶端生长的类群反演而来的机会是几乎不可能的。由此可见，尽管二者有着密切的亲缘关系，但峨眉尖舌苣苔不可能起源于异叶苣苔类植物。二者可能起源于较近的共同祖先，并向不同的方向演化。

致谢　本文承蒙中国科学院植物研究所王文采研究员审阅。

参 考 文 献

王文采、潘开玉, 1982. 中国苦苣苔科的研究(三). 植物研究, 2(2):148～150

李振宇, 1996. 苦苣苔亚科的地理分布. 植物分类学报, 34(4): 341～360

Burtt B L, 1962. Studies in the Gesneriaceae of the Old World. XXIII. *Rhynchoglossum*and Klugia. *Not Roy Bot Gard Edinb, 24: 167–171*

Crisci J V, Stuessy T F, 1980. Determining primitive character states for phylogenetic consideration. Syst Bot, **5**: 112～135

Eames A J, 1961. Morphology of the angiosperms. New York: McGraw-Hill,186～245

Rao A S, Joseph J, 1967. *Rhynchoglossum lazulinum*-- a new species of Gesneriaceae. *Bull Bot Surv India*, **9**: 280～282

Stebbins G L, Jr, 1957. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia UniversityPress.

Tucker S C, 1984. Origin of symmetry in flowers. In White R A Dickison W C(eds.) Contemprary Problems in Plant Anatomy. Orlando: Academic Press, INC 351～395

Wang Y Z, Pan K Y, Li Z Y, Hong D Y, 1997. Inversion of ventral vascular bundles and therelated forms in Klugieae(Gesneriaceae), with phylogenetic implications. *BotJ Linn Soc*(待发表).

Weber A, 1971. Zur Morphologie des Gynoeceums der Gesneriaceen *Osterr Bot Z*, **119**: 234～305

Weber A, 1978. Beitraege zur Morphologie und Systematik der Klugieae und Loxonieae Gesneriaceae). VII. Sproβ-, Infloreszenz- und Blutenbau von Rhynchoglossum. *Bot JahrbSyst*, **99**(1). 1～47

维普资讯 http://www.cqvip.com

Weber A, 1982. Contributions to the morphology and systematics of Klugieae and Loxonieae(Gesneriaceae): IX. The genus Whytockia. *Not Roy Bot Gard Edinb*, **40**(2): 359～367

图版说明

图版Ⅰ 1～9 花序和花的发生及发育. 1～3 花序. 1. 花序顶端(I), 花序轴腹面的二列苞片(原基)(B1,B2)和花(原基4)(F), 花序轴两侧的苞片原基及苞片(B3,B4); 2. 花序顶端的发生式样, 并示花序顶端偏向花序轴腹面和花序顶端稍下处背面的两个突起(B5,B6); 3. 花序顶端的形状和花原基及花萼(S)的发生与发育; 4～9. 花. 4. 发育早期的花萼和以镊合状包合起来的花萼; 5. 示花顶部呈不规则的五角形,5个花瓣原基(P)在五角处出现, 4个刚开始发生的能育雄蕊原基(st)突起位于花瓣原基内侧并与之互生; 6 示退化雄蕊原基(sd)在正近轴面的位置上开始出现(位于近轴面的2个花瓣原基之间的内侧); 7.花瓣原基侧生生长使其基部连接成环和雄蕊原基逐渐长大, 同时示退化雄蕊和与之邻近的2个花瓣原基的迟滞生长; 8.示2个心皮原基(C)的独立发生; 9. 5个花冠裂片和4个能育雄蕊及1个退化雄蕊的发育(靠近退化雄蕊的2个能育雄蕊是后方雄蕊), 2个发育初期的心皮呈马蹄状。

图版Ⅱ 10～15. 雄蕊和雌蕊的发育. 10. 图版Ⅰ:9中2个发育初期呈马蹄状心皮的放大; 11. 2个心皮向内折叠并开始内卷, 2个基本等大分别位于后方或前方的能育雄蕊已分化出药室, 1个退化雄蕊明显小于2个能育雄蕊; 12. 2个内卷的心皮并已形成各自的腹缝线; 13. 子房发育的中期, 2个心皮的边缘已经沿各自的腹缝线分离, 子房基部向外生长形成环状花盘(dk), 花药中部1个纵沟的逐渐发育使侧生的2对药室分开; 14. 子房即将完全分化出来, 示2个心皮的顶部以边缘相接; 15. 已进入花柱和柱头的发育时期, 示2个心皮的顶部以边缘相接; 16～17. 示图15相近发育时期的子房横切面. 16. 子房中上部横切面, 每个心皮已沿各自腹缝线分离; 17. 子房上部横切面, 示2个心皮的愈合面即将移到子房边缘; 18. 示2个分离的柱头已分化出来。

Explanation of Plates

Plate Ⅰ 1～9.Initiation and development of inflorescences and flowers. 1～3. Inflorescences. 1.Development of inflorescence,showing the inflorescence apex (I), the two rows of ventral flowers (primordia)(F) and bracts(primordia)(B1,B2), and two rows of lateral bracts (primordia)(B3,B4); 2. initiation pattern of inflorescence apex, especially showing the inflorescence apex biased to the ventral side of axis, and two protuberances (B5,B6) at the dorsal side of axis;3. Form of inflorescence apex(I), initiation and development of flower primordia (F) and sepal primordia(s);4-9.flowers. 4. early developmental sepals and enclosed sepals with valvate aestivation(with margins edge-to-edge contact); 5. Irregular pentagonal floral apex and initiation of five petal primordia(P) at each angle and four stamen primordia(st) within and alternative to petal primordia; 6.Showing that a staminode primordium(sd) has arised at mid- adaxial position; 7.The lateral growth of petal primordia and connected into a ring at base, and enlarged stamen primordia, note the depression of the staminode primordium and the retardation of two upper petal primordia; 8.The independent initiation of two carpel primordia(C) ; 9 five petals and four fertile stamens and one staminode, and horseshoe- shaped carpel margins.

Plate Ⅱ 10～16. Development of androecium and gynoecium. 10. The horseshoe-shaped carpel margins; 11. two separate carpels fold adaxially and begin involute along the median axis, and the thecae become visible; 12.the two involute carpels; 13. The mid- developmental stage of ovary, the margins of each of two carpels separating along the ventral suture line, the outgrowing of the base of ovary forming a ring of disc(dk) , and a median furrow deve lops, separating the lateral pairs of thecae; 14～15 At the end of ovarial differentiation and the begining of style and stigma differentiation, showing the top of two carpels are in edge-to-edge contact, 16～17. Transections of ovary at the developmental stage similar to 15. 16. Transection of ovary at the middle-upper part, the margins of each carpel have separated along the ventral suture line; 17. Transection of ovary at the upper part, showing the fusion surface between two carpels shifting toward the periphery of ovary; 18. The style and stigma appear, note the stigma being free.