

兰花蕉花部维管束系统的解剖学研究

廖景平 溫穎群 吳七根

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 兰花蕉花梗的维管束分散排列。子房基部的维管束排成两部分，外方为一轮大维管束环，中央为分散排列的小维管束区。前者的维管束进入子房壁，后者进入子房的中轴，形成胎座维管束；及至延长部以后，胎座维管束逐渐消失。子房壁上的维管束较易识别的有心皮背束、心皮背束伴束和隔膜束。三束心皮背束经延长部最终进入花柱和柱头。心皮背束指心皮背束旁与其紧靠的大维管束，三枚心皮背束伴束最终分别进入三枚外轮雄蕊。三枚隔膜束中远轴面的两枚分别进入两枚内轮雄蕊，而近轴面的一枚伴随着第六枚雄蕊的缺失最后进入唇瓣中央。子房壁其余的维管束进入延长部后，先向外分出一轮维管束进入花萼，余下的中央部分排成一轮心形的维管束环。该环远轴面的维管束分为两半分别进入两枚侧生花瓣；近轴面即心形凹陷一侧初为两轮即外轮大的维管束与内轮小的维管束，后排成一轮并与近轴面的隔膜束一同进入唇瓣。兰花蕉的唇瓣既为花瓣成员，又含一枚缺失的雄蕊维管束，与姜目已报道的只来自退化雄蕊的竹芋科的兜状结构和美人蕉科、姜科、闭鞘姜科的唇瓣有明显区别。在旅人蕉科尚未有研究资料的情况下，作者根据已有资料，对姜目雄蕊维管束系统来源和结构进行比较，初步认为在姜目的系统演化上，兰花蕉科与芭蕉科更近。

关键词 兰花蕉；花；维管束系统；解剖学

中图分类号 Q944.58

STUDIES ON VASCULAR SYSTEM ANATOMY OF THE FLOWER OF *ORCHIDANTHA CHINENSIS* T. L. WU

Liao Jingping Wen Yingqun Wu Qigen
(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Abstract Vascular bundles of pedicel in flower of *Orchidantha chinensis* are scattered within the vascular region, but those just beneath the locule are arranged into an outer ring consisted of large bundles and a central region with dispersed small bundles. The bundles from the outer ring enter to the ovary wall and those from the central region extend to the axis and become placental bundles which fade away gradually in prolongation. The carpillary dorsal bundles (cdbs), the accompanying bundles of the dorsals (abds) and the parietal bundles of the ovary wall could be easily distinguished. Three carpillary dorsal bundles finally enter the style and the stigma via prolongation. The abds, which are large bundles and each of which is adjacent to one carpillary dorsal bundle, separately extend

国家自然科学基金项目(39470059, 39870087)和中国科学院生物分类区系学科发展特别支持项目资助。

1997-09-07 收稿; 1998-11-11 修回

into the three stamens of the outer whorl of androecium. Two abaxial parietal bundles run upwards into the two stamens of inner whorl, while the adaxial one, accompanying the loss of the sixth stamen, enters the median of the labellum. The rest of bundles in ovary wall extend into prolongation and branch outwards in swelling part of the prolongation to form the outer ring of bundles, which finally run into three sepals and the remains in central part arrange in a heart-shaped ring. Abaxial bundles in convex end of heart-shaped ring separate into two parts and enter to two lateral petals respectively, and the adaxial bundles in concave end of the ring firstly arrange in two rows with the large bundles in outer row and the small ones in inner row but finally become one row and along with the adaxial parietal bundle enter into labellum. It is worth to point out that this kind of labellum, which is not only a member of corolla but also contains the bundle of the sixth lost stamen, is distinctly different from the cucullatum of Marantaceae and the labella in Cannaceae, Zingiberaceae and Costaceae, which are only derived from staminodes. Basing on the comparison of the origin and structure of the vascular system in androecium of Zingiberales, except Strelitziaceae—because no information could be found in this family, the authors make a preliminary suggestion that among the seven families of Zingiberales, Lowiaceae might be more close to Musaceae.

Key words *Orchidantha chinensis*; Flower; Vascular system; Anatomy

分类学家、系统学家都认为, 雄蕊数目由(6)5→1→1/2的变化与缺失雄蕊的位置最能反映姜目植物的系统演化关系; 花部维管束解剖则被认为是揭示这一关系的重要手段之一。自本世纪五十年代以来, 印度学者 Rao et al.、Rao & Donde、Rao & Pai、Rao & Gupte, Pai 和 Tilak & Pai 在姜目花部维管束解剖方面已做了大量工作^[1-12], 揭示了腺体、退化雄蕊和唇瓣的性质、花柱维管束和雄蕊维管束的来源、萼片与花瓣中脉的来源以及花部维管束与花梗维管束的相互关系等, 但兰花蕉科和旅人蕉科花部维管束系统的解剖学研究还未见报道。本文通过对兰花蕉(*Orchidantha chinensis* T. L. Wu)花部维管束系统解剖学研究, 揭示其花部维管束系统的来源及结构, 特别是近轴面那一枚缺失的内轮雄蕊维管束的去向, 现予以报道。

1 材料和方法

研究材料于1993、1994以及1997年4—5月采自华南植物园姜园, 其植株引自兰花蕉的模式产地广东信宜。FAA固定, 铁矾-苏木精整体染色, 石蜡切片法制片, 切片厚度18 μm; 部分花采用滑走切片机冰冻切片法制片。每朵花从花梗顶部至雄蕊群与花柱基部的一段作连续横切, 进行系统观察, 共观察了8朵花。Olympus Vanox显微镜观察、摄影, Leitz ORTHOLUX-II万能显微镜绘图仪绘图。

2 观察结果

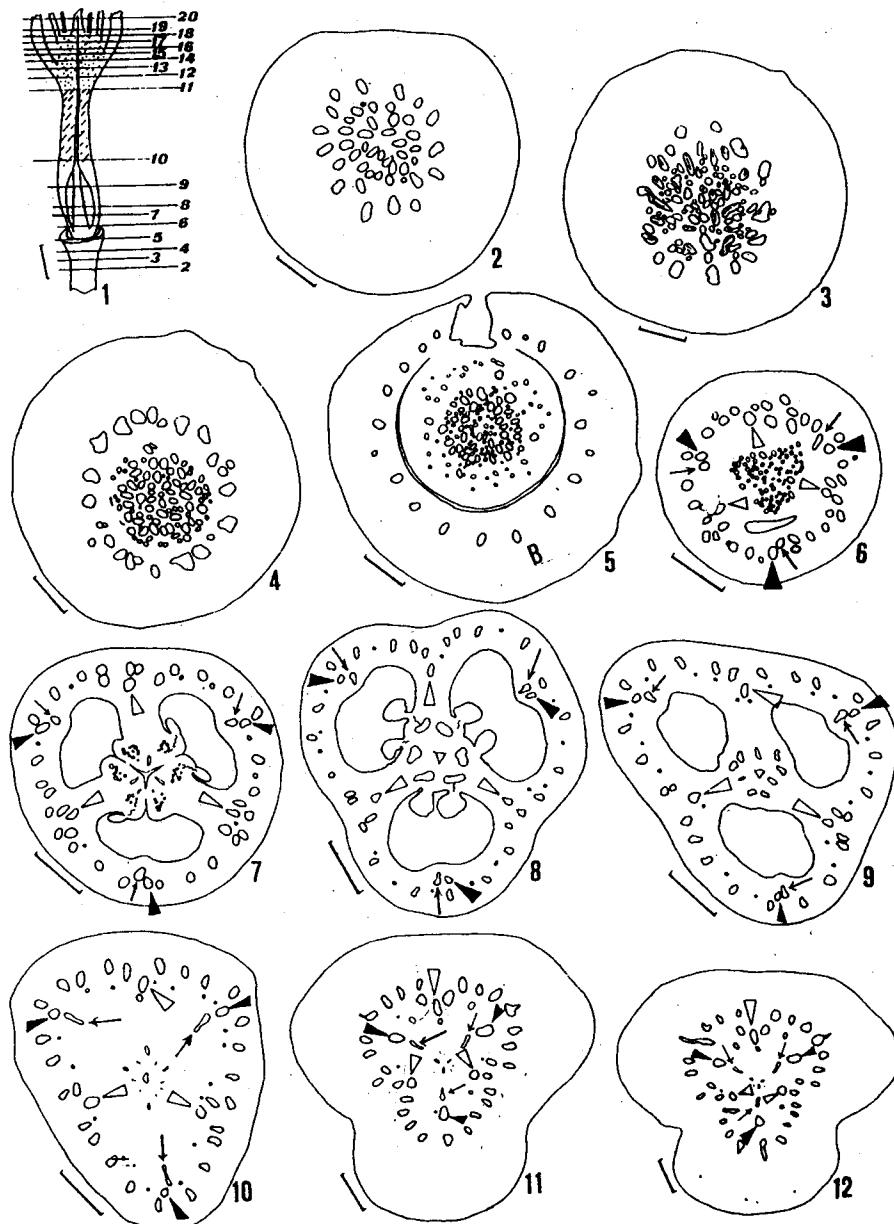
2.1 兰花蕉花的纵切面结构

兰花蕉的花比较特殊, 在子房室之上具子房延长部(简称延长部)(prolongation)。延长

部又可区分为狭窄部(narrow part)和膨大部(swelling part)。狭窄部紧接子房室，位于延长部下方；膨大部在狭窄部之上。花萼、花瓣、雄蕊和花柱均着生于膨大部之上(图1)。

2.2 花的维管束系统

兰花蕉花梗的最外方为表皮层，其下为皮层，皮层以内为维管束区，由46—52束散生维管束构成(图2)，均为外韧维管束。维管束系统向上延伸，中央的一些维管束产生细小分支，大的维管束向外方移动(图3)；继而，维管束系统分为内、外两部分，外方的维管束粗大、排



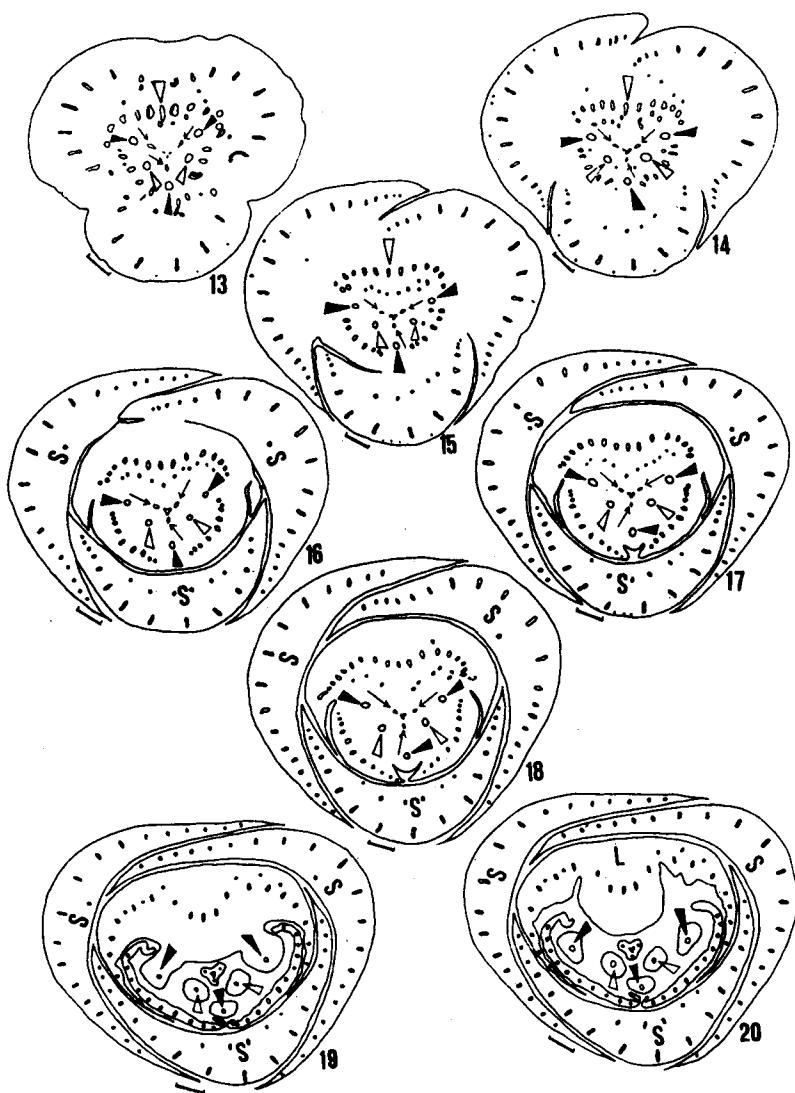


图 1 兰花蕉花纵切面, 图中加点部分示延长部的膨大部, 斜线部分示延长部的狭窄部; 图 2—20 为图 1 中不同水平的横切面。↑心皮背束; △隔膜束; ▲心皮背束伴束; B: 最上方的一枚苞片; L: 唇瓣; S: 萼片。所有比例尺均为 1 mm。图 2—20 各图均以上方为花的近轴面, 下方为远轴面。

Fig. 1 Longitudinal section of the flower of *Orchidantha chinensis*. The dotted region showing the swelling part of the prolongation and the oblique line region showing the narrow part. Figs. 2—20 Transverse sections at different levels shown in Fig. 1. ↑ Carpillary dorsal bundle; △ Parietal bundle; ▲ Accompanying bundle of the dorsal; B: The top bract; L: Labellum; S: Sepal. All bars=1 mm. The upper sides in Figs. 2—20 indicate the adaxial sides of the flower, the lower sides are abaxial ones.

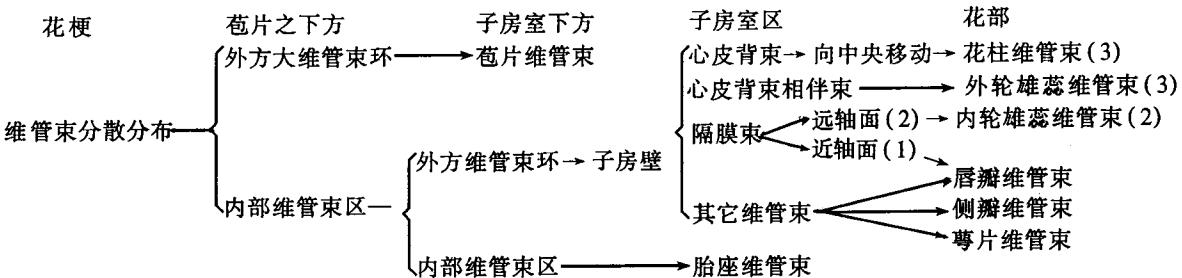
成一环, 与中央的维管束明显分开(图4)。往上, 外方的一环维管束斜伸向外方, 进入最上方的一枚苞片(图5)。此时, 花梗内只见分散分布的、较小且大小不均的维管束。及至子房室底部(图6), 维

管束区内维管束又明显地排列为两部分, 外方的维管束粗大, 先后进入子房壁, 排列在子房室的外方; 内方的位于子房室内方, 维管束细小, 它们继而排列为六组, 成为胎座维管束(图 7)。胎座维管束分出细小分支胚珠相连(图 8)。在延长部, 胎座维管束逐渐变小、数量减少、最后消失。

兰花蕉子房三室, 中轴胎座(图 7—9)。子房壁的维管束可区分出心皮背束、隔膜束以及心皮背束伴束(*accompanying bundles of the dorsals*)。心皮背束三束, 为位于子房室背部中央、最靠近子房室的维管束。在子房室顶部, 三个子房室变小成为三个分离的小沟(图 10, 11), 并以 2—3 行径向排列的薄壁细胞与心皮背束相连(图版 I:2)。三个分离的沟逐渐靠拢, 在花萼着生处开始相接(图 14), 并成为三射状沟(*triradiate canal*)(图 15—18), 然后进入花柱成为花柱沟(图 19, 20)。从狭窄部基部至膨大部(图 10—18), 心皮背束逐渐向中央移动, 最终进入花柱, 成为花柱维管束(图 19, 20)。隔膜束三束, 是位于隔膜最外端的大维管束。每一心皮背束旁都有一束与之紧靠的大维管束, 即为心皮背束伴束(图 7—10, 黑箭头; 图版 I:1,2)。除上述维管束外, 子房壁的其它维管束在子房下部排列不规则, 大多粗大, 仅 7—8 束为小维管束(图 7); 在子房中部(图 8)及上部(图 9), 小的维管束数量有所增多, 向内移动并趋向与大维管束相间排列。及至子房室顶部(图 10), 维管束排成两轮, 小维管束已内移成内轮维管束, 大维管束排成外轮维管束。内轮小维管束多数终止于膨大部的基部(图 11)。此时, 外轮大的维管束整体轮廓呈三个弧形(图 11), 每一个弧形包含约 8—11 个大维管束; 它们继续向上延伸, 并向外伸展(图 13), 最后进入三个萼片。在进入萼片过程中, 维管束数量有所增多(图 14—17)。萼片维管束分出后, 膨大部中央的外轮大的维管束群整体轮廓逐渐排列成三角形(图 13), 继而排列成心形(图 14—17); 与此同时向内产生数目由少至多的小维管束群, 这群小维管束排列在近轴面靠近心形凹陷的一侧(图 15—17)。心形维管束群远轴面仅一行维管束, 它们分为左右两部分, 各自进入侧生花瓣(图 19, 图版 I:4—8); 近轴面的心形凹陷一侧大小两行维管束最终排列为一行并进入唇瓣(图 17—20, 图版 I:4—8)。

在狭窄部, 心皮背束伴束仍与心皮背束相伴(图 10, 图版 I:2), 但随着心皮背束向中央移动而逐渐与之分开(图 11—14), 亦与邻近的其它维管束分离。三束心皮背束伴束最终进入外轮雄蕊, 成为三束外轮雄蕊维管束(图 20, 图版 I:4—8)。子房壁中的三束隔膜束向上延伸, 至狭窄部的顶部(图 11)及至膨大部时, 可见远轴面的两枚隔膜束变圆、变粗、内移(图 14—17), 并进入两枚内轮雄蕊(图 18, 19, 图版 I:4—8); 而近轴面的一枚隔膜束此时径向延长呈长条形(图版 I:3), 并逐渐向外移动(图 11—13)、与近轴面的其它维管束排成一行(图 13), 在形态上与该行邻近的维管束并无差异(图 14—18), 最后一起进入唇瓣中央(图 19, 20)。

上述兰花蕉花部维管束的走向及相互关系如下:



3 讨论

3.1 兰花蕉缺失的第六枚雄蕊

兰花蕉科植物都只有五枚功能雄蕊，第六枚雄蕊的去向一直是分类学家和形态学工作者所关注的问题。多数学者认为兰花蕉花中与唇瓣相对的一枚内轮雄蕊缺失，即第六枚雄蕊缺失，不存在退化雄蕊^[13-19]。但 Larsen 在发表泰国兰花蕉 (*O. siamensis*) 和老挝兰花蕉 (*O. laotica*)^[20] 以及在编写柬埔寨、老挝和越南植物志^[21]时，描述这两种兰花蕉科植物的花均具一个瘤状的退化雄蕊作为第六枚雄蕊的替代物。显然这一意见未得到其他学者的支持^[15, 19]。Keng^[14]关于 *O. longiflora* 花中缺失的第六枚雄蕊是内轮对萼雄蕊的看法显然亦未获得支持^[18, 19]。

我们对花部维管束系统的解剖学研究表明，兰花蕉子房壁中的三束心皮背束分别进入三个外轮雄蕊，成为三枚外轮雄蕊的维管束。三束隔膜束中远轴面的两束分别进入两枚内轮雄蕊，成为两枚内轮雄蕊的维管束；近轴面的隔膜束在延伸至膨大部的基部时径向延长而呈长条形，形态上易于与邻近的维管束区别（图 11-13），当继续向上延伸至膨大部中部时，逐渐并入呈心形的外轮大维管束环的凹陷中央（图 14），继而此隔膜束在形态上逐渐变得与邻近的维管束相似（图 15-18），并与这群维管束一道进入唇瓣而成为唇瓣维管束。基于上述观察结果，我们提出如下设想：兰花蕉的假想祖先具有六枚雄蕊，内轮雄蕊维管束由隔膜束延伸而来，其中近轴面的隔膜束进入第六枚雄蕊，成为第六枚雄蕊的维管束；在系统演化过程中，有可能为了适应加强唇瓣的机械作用，第六枚雄蕊与唇瓣合并，从而使得唇瓣较侧瓣发达；而第六枚雄蕊随着并入唇瓣而缺失，近轴面的隔膜束亦随之并入唇瓣维管束而成为唇瓣维管束的组成部分。因此，我们认为兰花蕉的唇瓣维管束中，来自近轴面隔膜束的维管束是第六枚雄蕊维管束的残留物。

3.2 兰花蕉花唇瓣的特殊性

前人对姜目一些科代表植物花部维管束系统的研究表明，竹芋科 (Marantaceae) 的兜状结构 (*cucullatum*)^[9] 与美人蕉科 (Cannaceae) 的唇瓣 (*Labellum*)^[6] 都只代表了一枚内轮的退化雄蕊；姜科 (Zingiberaceae) 的唇瓣代表了两枚内轮退化雄蕊^[1, 7]。Kress^[18] 认为闭鞘姜科 (Costaceae) 的唇瓣代表五枚退化雄蕊。而兰花蕉科的唇瓣一直只被认为是花瓣成员^[14-22]。本文通过唇瓣维管束系统的研究表明，兰花蕉的唇瓣既为花瓣的成员，同时它又接受了近轴面缺失的一枚（即第六枚）雄蕊的维管束，因此兰花蕉的唇瓣与姜目上述各科只代表退化雄蕊的唇瓣或兜状结构性质上是有明显区别的。

3.3 兰花蕉雄蕊维管束系统的特点及其系统学意义

迄今为止，已有 6 科 18 属 31 种姜目植物花部维管束系统被研究过，仅兰花蕉科、旅人蕉科 (Strelitziaceae) 缺乏花部维管束系统的资料。在研究过的姜目植物中，雄蕊维管束多与心皮背束和隔膜束有关。如芭蕉科^[12]、蝎尾蕉科^[23] 和竹芋科^[9-11] 的外轮雄蕊由心皮背束分出，美人蕉科的外轮雄蕊由心皮背束分支或同时接受心皮背束与隔膜束的分支^[2, 6]；芭蕉科^[12]、蝎尾蕉科^[23] 的内轮雄蕊由隔膜束延伸而来，竹芋科^[9-11] 的内轮雄蕊由隔膜束分支产生，而美人蕉科^[2, 6] 的内轮雄蕊为隔膜束分支或同时还接受心皮背束分支^[2, 6]。我们的研究也表明，兰花蕉外轮雄蕊维管

束由心皮背束伴束延伸而来, 两枚内轮雄蕊维管束直接由隔膜束延伸而来。但姜科的心皮背束进入萼片, 成为萼片中央束, 而闭鞘姜科的心皮背束进入花柱成为花柱维管束; 姜科和闭鞘姜科的内轮雄蕊源于一个维管束网结(vascular plexus), 此网结在姜科的 *Curcuma inodora* 与闭鞘姜科的 *Costus speciosus* 只由隔膜束分支产生, 而在姜科的 *Alpinia vittata* 与 *Hedychium coronarium* 除隔膜束外, 还有其他维管束参与形成^[1]。显然, 从内轮雄蕊维管束的来源看, 兰花蕉科与芭蕉科、蝎尾蕉科一致, 即都直接由隔膜束延伸而来; 从外轮雄蕊维管束来源看, 兰花蕉科与芭蕉科、蝎尾蕉科竹芋科一致, 即都与心皮背束有关。另一方面, 芭蕉科与兰花蕉科近轴面一个内轮雄蕊都缺失, 且芭蕉科亦无维管束网结, 与兰花蕉科更相似。

值得注意的是, 迄今还没有人论及姜科和闭鞘姜科外轮雄蕊维管束来源, 且兰花蕉心皮背束伴束与心皮背束的关系、旅人蕉科花部维管束系统以及芭蕉科内轮缺失雄蕊维管束的去向也还不清楚, 只有待深入研究后, 才有可能全面、系统地从花部维管束系统进一步探讨姜目各科的相互关系。

参考文献

- 1 Rao V S et al. The floral anatomy of some Scitamineae-part I. J Ind Bot Soc, 1954, 33:118-147
- 2 Rao V S, Donde N. The floral anatomy of *Canna flaccida*. J Univ Bombay, 1955, 24:1-10
- 3 Rao V S, Pai R M. The floral anatomy of some Scitamineae-part II. J Univ Bombay, 1959, 28b:82-114
- 4 Rao V S, Pai R M. The floral anatomy of some Scitamineae III. J Univ Bombay, 1960, 28(5):1-19
- 5 Rao V S, Gupte K. The floral anatomy of some Scitamineae-part IV. J Univ Bombay, 1961, 29b:134-150
- 6 Pai R M. The floral anatomy of *Canna indica* L. Bull Bot Soc, Coll Sci, 1963, 4:45-53
- 7 Pai R M. The floral anatomy of *Elettaria cardamomum* Maton, a re-investigation. New Phytol, 1965, 65:187-194
- 8 Pai R M. The floral anatomy of *Kaempferia rosea* Schweinf. ex Benth. with special reference to the glands in Zingiberaceae. Proc Ind Acad Sci, 1966, 64:83-90
- 9 Tilak V D, Pai R M. Studies in the floral morphology of the Marantaceae. Can J Bot, 1966, 44:1365-1371
- 10 Tilak V D, Pai R M. Studies in the floral morphology of the Marantaceae-II. Vascular anatomy of the flower in two species of the genus *Phrynium* Willd. Proc Ind Acad Sci, Sect. B, 1968, 68:240-249
- 11 Tilak V D, Pai R M. Studies in the floral morphology of the Marantaceae-III. Vascular anatomy of the flower in some species of the genus *Calathea*. Marathwada Univ J Sci, 1970, 9 Sci, 2:31-41
- 12 Tilak V D, Pai R M. The floral anatomy of *Ensete superbum* (Roxb.) Cheesm. Proc Ind Acad Sciences, Sect. 3, 1974, 80:253-261
- 13 Tomlinson P B. An anatomical approach to the classification of the Musaceae. Bot J Linn Soc, 1959, 55:779-809
- 14 Keng H. Notes on the flowers of *Orchidantha longiflora* (Lowiaceae). Gard Bull Singapore, 1969, 24:347-349
- 15 Holtum R E. The genus *Orchidantha* (Lowiaceae). Gard Bull Singapore, 1970, 25:239-247
- 16 吴德邻. 兰花蕉科(Lowiaceae)植物之研究. 植物分类学报, 1964, 9(4):335-343
- 17 吴德邻. 中国植物志, 第16卷第2分册. 北京: 科学出版社, 1981, 19-21
- 18 Kress W J. The phylogeny and classification of the Zingiberales. Ann Missouri Bot Gard, 1990, 77:698-721
- 19 Kirchoff B K, Kunze H. Inflorescence and floral development in *Orchidantha maxillarioides* (Lowiaceae) Int J Plant

- Sci, 1995, 156(2):159-171
- 20 Larsen K. New species of *Veratrum* and *Orchidantha* from Thailand and Laos. Bot Tidsskr, 1961, 56:345-350
- 21 Larsen K. Lowiaceae. In J-F Leroy ed. Flore du Cambodge, Laos, Viet-Nam. Paris Museum National d'Histoire Naturelle, 1983:147-150
- 22 方鼎, 覃德海. 广西单子叶植物五新种. 广西植物, 1996, 16(1):3-8
- 23 Kirchoff B K. Ovary structure and anatomy in the Heliconiaceae and Musaceae (Zingiberales). Can J Bot, 1992, 70:2490-2508

图版说明

abd: 心皮背束伴束; cdb: 心皮背束; is: 内轮雄蕊; l: 唇瓣; lp: 侧生花瓣; ol: 子房室; os: 外轮雄蕊; pc: 薄壁细胞; s: 萼片; st: 花柱

1. 部分子房壁横切面, 示心皮背束(cdb)和心皮背束伴束(abd); $\times 75$
2. 延长部的狭窄部分横切面, 示心皮背束(cdb)、心皮背束伴束(abd)及2-4行径向排列的薄壁细胞(pc); $\times 75$
3. 通过延长部的膨大部的横切面, 示近轴面隔膜束; $\times 161$
- 4-8. 花瓣基部不同水平的横切面, 示花各部分的分化; $\times 6$

Explanation of plate

abd: Accompanying bundle of the dorsal; cdb: Carpillary dorsal bundle; is: Stamen in inner whorl; l: Labellum; lp: Lateral petal; ol: Ovary locule; os: Stamen in outer whorl; pc: Parenchyma cell; s: Sepal; st: Style.

1. A part of ovary wall in transverse section (T. S.), showing carpillary dorsal bundle (cdb) and the accompanying bundle of the dorsal (abd); $\times 75$
2. Narrow part of the prolongation in T. S., showing carpillary dorsal bundle (cdb), the accompanying bundle of the dorsal (abd) and 2-4 rows of parenchyma cells (pc) link the cdb and the cavity of the ovary; $\times 75$
3. The adaxial parietal bundle in T. S. in swelling part of the prolongation; $\times 161$
- 4-8. Flower in T. S. at different levels of petal base, showing the differentiation of the flower. $\times 6$