

水筛的花器官发生

唐赛春^{1,2} 王玉国^{2,3*} 夏念和¹ 刘 演² 韦发南² 文和群²

(1. 中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650; 2. 广西壮族自治区广西植物研究所, 广西 桂林 541006;
3. 中山大学生命科学学院, 广东 广州 510275)

摘要: 利用扫描电镜首次对水筛 [*Blyxa japonica* (Miq.) Maxim. ex Asch. et Gürk.] 花器官的发生进行了观察。结果显示: 萼片原基以轮状方式向心发生; 花瓣原基轮状近同时发生, 与萼片原基交替排列; 雄蕊原基以对萼的形式轮状发生, 与花瓣原基交替排列; 花柱原基在整个花的发育过程中发生较晚, 以对瓣的形式轮状发生, 与雄蕊原基交替排列。与同科其它属的花比较, 水筛的花为两性, 辐射对称, 胚珠多数, 体现了较原始的特征。花各部数目均为 3, 进化程度居于中间水平。该属花各部轮状发生, 子房下位, 心皮合生, 体现了本科在泽泻亚纲中花部结构进化的特征。

关键词: 水筛; 花器官发生; 水鳖科

中图分类号: Q944.58 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-3395 (2002) 02-0139-06

Floral Organogenesis of *Blyxa japonica* (Hydrocharitaceae)

TANG Sai-chun^{1,2} WANG Yu-guo^{2,3} XIA Nian-he¹ LIU Yan² WEI Fa-nan² WEN He-qun²

(1. South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Guangxi Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China ;

3. Department of Biology, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China)

Abstract Floral development of *Blyxa japonica* (Miq.) Maxim. ex Asch. et Gürk. (Hydrocharitaceae) has been observed under scanning electron microscope (SEM). The sepal primordia first initiate on radii verticillately. A whorl of alternisepalous petal primordia forms nearly simultaneously. Three antisepalous stamen primordia initiate verticillately, alternating with petal primordia. At the base of petal primordia, three antipetalous gynoecial primordia appear verticillately. Compared with other genera in the family, the flower of *Blyxa japonica* shows many primitive characteristics, such as bisexual, actinomorphic and numerous ovules, whereas the number of floral organs is fixed as 3 shows its intermediate evolutionary level. Floral organogenesis initiating verticillately and inferior ovary indicate advanced characteristics of Hydrocharitaceae in Alismatidae.

Key words: *Blyxa japonica*; Floral organogenesis; Hydrocharitaceae

收稿日期: 2002-01-14 接受日期: 2002-03-27

基金项目: 广西科学院基金; 中国科学院生物分类与区系特别资助项目

* 项目负责人

水鳖科 Hydrocharitaceae 因具有子房下位、心皮合生等特征,在水生单子叶植物泽泻亚纲中占有特殊的系统位置,历来倍受植物系统学家^[1-8]的重视。以往对水鳖科花部结构的认识多集中于成熟花的结构上^[2-5],而对于该科花部发育的研究相当少。到目前为止,仅见 Scribailo & Posluszny 对蟾蜍水鳖 *Hydrocharis morsus-ranae*^[9]和 Conchie 对 *Maidenia rubra* Rende^[10]的花部发育研究的报道。但这两种植物均为单性花类型,至今仍没有两性花类型花器官发生的报道。水筛属 *Blyxa* 在水鳖科系统演化中的特化程度居中间类型,水筛 [*B. japonica* (Miq.) Maxim. ex Asch. et Gürk.] 是该科中花为两性的典型材料,关于花部维管束结构的研究,已有报道^[3]。本文侧重于研究水筛的花器官发生,旨在为水筛属乃至水鳖科的系统发育与演化提供花器官发生方面的依据与线索。

1 材料和方法

水筛不同发育时期的花芽材料于 2000 年 7-8 月采自云南石屏的水稻田中。在野外观察成熟花的各部分的排列及其着生方式。花芽材料经 FAA 固定后,转入 70%乙醇中处理 2-5 h,再转入 95%乙醇过夜即可在解剖镜下剥掉苞片或花被,直到暴露出雄蕊原基和花柱原基。观察到花各部的发生时期。剥离好的材料经乙醇-乙酸异戊酯系列脱水后,采用 CO₂ 临界点干燥、粘台,喷金镀膜后在 S-800 扫描电镜下观察和照相。

2 观察结果

2.1 成熟花和花序的结构

花序腋生;佛焰苞为 2 枚愈合的苞片,顶端稍裂,内含一单花;花两性;萼片 3,绿色,线状披针形;花瓣 3,白色,线形;雄蕊 3,与萼片对生;心皮 3,花柱 3,与花瓣对生;子房下位,圆锥形。

2.2 花部形态发育过程

花序包被于两个苞片形成的佛焰苞内。在营养生长转变为生殖生长前,腋芽半球形(图版 I:1),当转变为花原基时,腋芽伸长,一侧形成营养部分继续生长,另一侧发育为花原基。在花原基的基部一侧首先形成一个突起,发育为第一枚苞片原基,紧接着又以同样的方式产生第二枚苞片原基(图版 I:2,3),两枚苞片原基在发育中逐渐愈合(仅顶端有一小的裂口),形成佛焰苞包着花原基,花原基在佛焰苞内继续发育。

2.3 花器官的发生

萼片原基的发生 开始分化的花原基顶面呈球形,接着产生三个突起,发育成 3 个萼片原基(图版 I:4,5),从位置上看,此三个萼片原基以轮状的方式发生。萼片原基发生后,花原基顶端由球形逐渐变成扁平。

花瓣原基的发生 在与三个萼片原基相交替的位置,形成三个突起,发育为花瓣原基(图版 I:6),花瓣原基是离心向外向下伸长而突出的,从大小、位置看,花瓣原基为近轮状,同时发生。这与泽泻科冠果草 *Sagittaria guayanensis* 花瓣原基的发生^[11]相似。与后发生的雄蕊原基相比较,花瓣原基的发育相对迟缓,直到花近成熟时才迅速发育。花瓣

原基产生后,整个花原基顶面中央部位开始呈现凹陷状态(图版 I: 6-9)。

雄蕊原基的发生 由于花瓣原基是离心向外向下伸长而突出的,在与花瓣原基交替的内上方与萼片相对的区域保留了3个突起,它们继续分化形成雄蕊原基(图版 I: 7)。雄蕊原基发生后,迅速发育,大小超过花瓣原基(图版 I: 8, 9),雄蕊原基也为轮状,近同时发生,并与前一轮的花瓣原基相交替。

雌蕊原基的发生 随着花瓣原基和雄蕊原基的发生,开始发育后的花原基正顶端中央部位下陷加深(图版 I: 9),在花瓣原基的基部逐渐出现突起并发育为雌蕊原基(图版 I: 10, 11)。至于子房与胚珠,通过成熟花的结构看到子房下位,心皮在子房部位合生,在花柱及柱头部位分离;胚珠为双珠被,沿子房壁腹缝线两侧着生(图版 I: 12)。

3 结论和讨论

3.1 水筛花器官发生的模式

水筛花各部数目均为3,各部的发生方式均为轮状发生,后一轮倾向于与前一轮相交替,证明了轮状发生的方式在水筛中已成为稳定的进化形式。这种轮状交替发生比泽泻科的螺旋状和轮状发生共存^[11,12]较为进化,且在整个泽泻目中代表着比较进化的特征。

发育类型为向心发育,这与泽泻科^[11-13]是相同的,支持广义泽泻目(除黄花蔺属 *Limncharis* Humb. et Bonpl. 外)是向心发育^[14]这一说法。

水筛不仅成熟花为辐射对称,而且在花器官发生发育的各个阶段里,均保持辐射对称。

在水筛的花器官发育过程中,不存在花瓣-雄蕊复合原基,花瓣和雄蕊的发生是非同步的,各自独立的。其雄蕊数目为3,且是对萼的,而非对瓣。这种类型与泽泻科泽苔草 *Caldesia parnassifolia* 的花器官发生^[14]类似。雄蕊数目为定数3,体现了其花部数目在泽泻亚纲中相对进化的特征。

至于雌蕊原基的发生, Troll 认为:水鳖科的雌蕊群属于花蔺型(Butonamous type),通过顶端生长伴随着花托的连续生长来完成;在此过程中,子房由心皮通过背轴面的中央部分到轴组织的联合而形成。虽然每个心皮连接成一个共用的壁,但心皮的侧部和腹缝线没有愈合,因此心皮是相互分离的^[15]。然而, Scribailo 和 Posluszny 的研究表明, *Hydrocharis morsus-ranae* 子房下位,心皮在子房部位合生,在花柱及柱头部位分离^[9]。本文通过对水筛花器官发生的研究表明:随着萼片原基、花瓣原基、雄蕊原基的相继发生,整个花原基的顶端中央部位由半球形变扁平,最后凹陷,三个花柱原基对着花瓣出现。雌蕊原基基部居间分生组织的活动产生了子房壁和合生心皮的雌蕊。心皮在子房部位合生,在花柱及柱头部位分离。这与水鳖属 *Hydrocharis* 的情况基本相同^[9]。

3.2 与水鳖属和 *Maidenia* 花器官发生的比较

与已经研究过花器官发生的水鳖科水鳖属和 *Maidenia* 相比,水筛的花器官发生与它们有共同之处,也有特别之处(表 1)。

水筛花各部数目都为3,和水鳖属的花部基数相同,而与表现较为特化的 *Maidenia* 不同。在花器官发生的时序方面,水筛的花器官以轮状方式发生,后一轮趋向于与前一轮相间

表 1 水筛属、水鳖属和 *Maidenia* 花器官发生的比较
Table 1 Comparison of floral organogenesis in *Blyxa*, *Hydrocharis* and *Maidenia*

种名 Species	花类型 Floral type	花部结构简式 Floral structure	发生方式 Developmental pattern	发育类型 Developmental type	对称性 Symmetry
<i>Blyxa japonica</i>	两性花 Bisexual flower	3K3C3A3G	轮状发生 Verticillately	向心发育 Centripetally	辐射对称 Actinomorphic
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	雄花 Male flower	3K3C(3+3+3)A3Gs	轮状发生 Verticillately	向心发育 Centripetally	辐射对称 Actinomorphic
	雌花 Female flower	3K3C3As3G	轮状发生 Verticillately	向心发育 Centripetally	辐射对称 Actinomorphic
<i>Maidenia rubra</i>	雄花 Male flower	3K2A1As	非轮状发生 Non verticillately	向心发育 Centripetally	两侧对称或不对称 Zygomorphic or asymmetric
	雌花 Female flower	3K3As3G	非轮状发生 Non verticillately	向心发育 Centripetally	两侧对称或不对称 Zygomorphic or asymmetric

K—萼片 Sepal; C—花瓣 Petal; A—雄蕊 Stamen; As—退化雄蕊 Staminode; G—雌蕊 Gynoecium; Gs—退化雌蕊 Rudimentary gynoecium

交替,与 *Hydrocharis* 的雌花和雄花的发生一致^[9],并与泽泻科的一些种类如冠果草的花器官的发生^[11]相似,但与 *Maidenia* 的花部部分或整轮缺失相异^[10]。在花的发育过程中,水筛和水鳖属基本以辐射对称为主,而 *Maidenia* 因其花各部不成轮,故对称性总在不对称和两侧对称的方式间变化。

致谢 扫描电镜观察在中国科学院植物研究所电镜室完成,感谢肖荫厚先生协助扫描电镜观察和照相;杨学健先生对冲洗照片提供帮助;张志耘研究员、潘开玉研究员、温洁女士给予热情指点与帮助,特此致谢!

参考文献:

- [1] Cook C D K. Hydrocharitaceae [A]. In: Kubitzki K. The Families and Genera of Vascular Plants. Volume IV. Flowering Plants. Monocotyledons. Alismatanae and Commedinanae. (except Gramineae) [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1998, 234-249.
- [2] Cook C D K, Luond R, Mair B. Floral biology of *Blyxa octandra* (Roxb.) Planchon ex Thwaites (Hydrocharitaceae) [J]. Aquat Bot, 1981, 10:61-68.
- [3] Kaul R B. Floral Morphology and Phylogeny in the Hydrocharitaceae [J]. Phytomorphology, 1968, 18:13-35.
- [4] Kaul R B. Evolution adaptation of inflorescences in the Hydrocharitaceae [J]. Amer J Bot, 1970, 57(6):708-715.
- [5] McConchie C A, Kadereit J W. Floral structure of *Vallisneria caulesens* Bailey & F. Mueller [J]. Aquat Bot, 1987, 29:101-110.
- [6] Singh V. Morphological and anatomical studies in Helobiae VIII. Vascular anatomy of the flower of Hydrocharitaceae-Stratioideae and Thalassioideae [J]. Agra Univ J Res Sci, 1966, 15:43-59.
- [7] Singh V. Morphological and anatomical studies in the Helobiae. IX. Vascular anatomy of the flower of Hydrocharitaceae-Vallisnerioideae and Halophiloideae [J]. Agra Univ J Res Sci, 1966, 15:84-106.
- [8] Tomlinson P B. On the Morphology and anatomy of turtle grass, *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) III. Floral morphology and anatomy [J]. Bull Mar Sci (Miami), 1969, 19:286-305.
- [9] Scribailo R W, Posluszny U. Floral Development of *Hydrocharis morsus-ranae* (Hydrocharitaceae) [J]. Amer J Bot,

1985, 72(10):1578-1589.

- [10] McConchie C A. Floral development of *Maidenia rubra* Rendle (Hydrocharitaceae) [J]. Aust J Bot, 1983, 31:585-603.
- [11] 王玉国, 王青锋, 陈家宽, 等. 冠果草的花部发育—兼论冠果草与近缘属的亲缘关系 [J]. 武汉植物研究, 1999, 17(2):158-162.
- [12] 王玉国, 王青锋, 陈家宽, 等. 长喙长萼泽泻的花器官发生 [J]. 云南植物研究, 1998, 20(3):303-308.
- [13] Sattler R, Singh V. Floral organogenesis of *Echinodorus anaromicus* Rataj and floral construction of the Alismatales [J]. Bot J Linn Soc, 1978, 77:141-156.
- [14] 王青锋, 陈家宽. 泽苔草的花器官发生 [J]. 植物分类学报, 1997, 35(4):289-292.
- [15] Troll W. Beiträge Zur Morphologie des Gynaeceums. I. Über das Gynaeceum der Hydrocharitaceen [J]. Planta, 1931, 10-18.

图版说明

图版 I

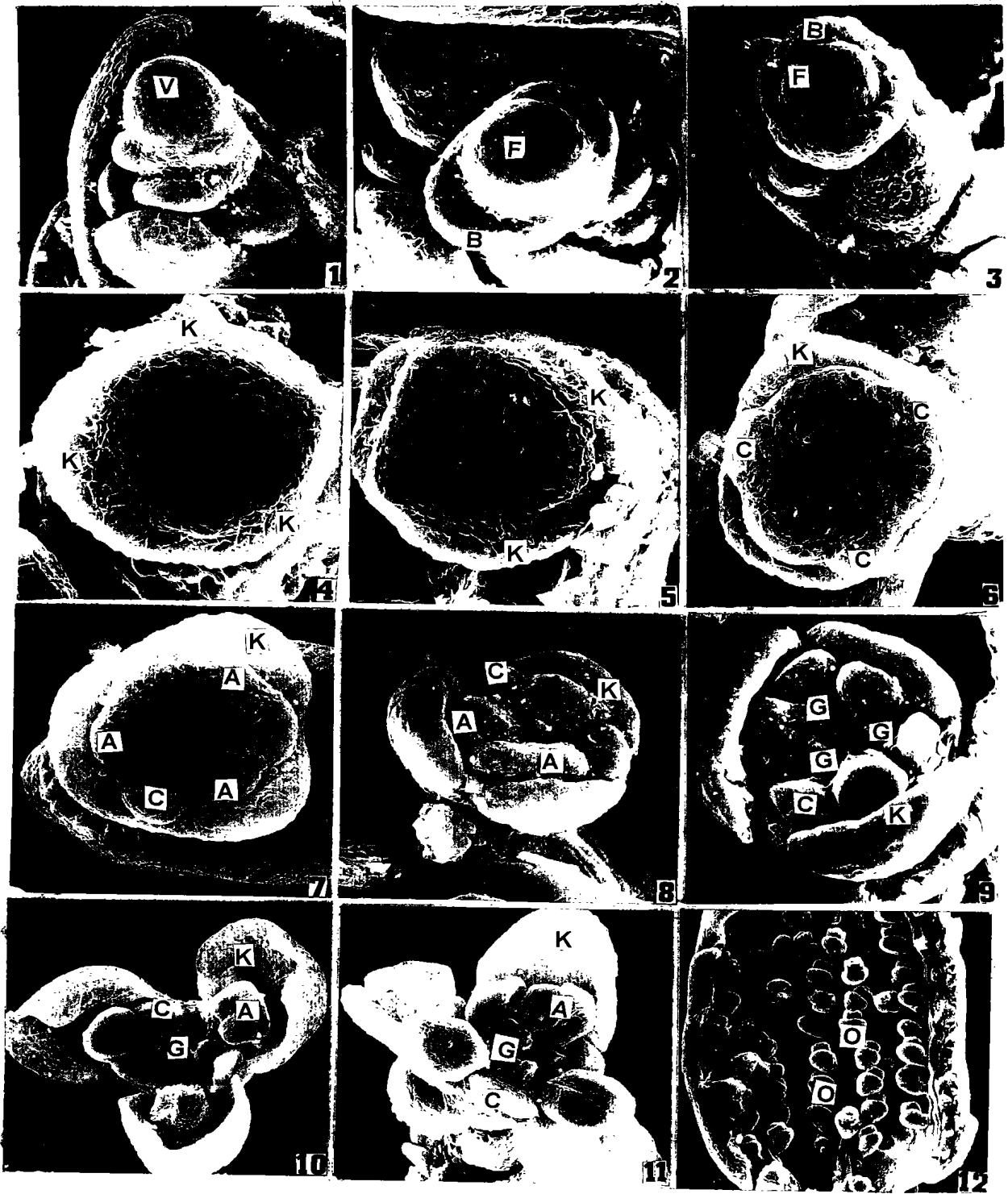
V—营养芽 Vegetative bud; B—苞片原基 Bract primordia; F—花原基 Flower primordia; K—萼片原基 Sepal primordia; C—花瓣原基 Petal primordia; A—雄蕊原基 Stamen primordia; G—雌蕊原基 Gynoecial primordia; O—胚珠 Ovule

1. 生殖生长开始时的变化, 营养芽顶端球形, $\times 300$; 2. 两个苞片原基发生, $\times 400$; 3. 苞片原基继续发育, $\times 300$; 4. 萼片原基发生, $\times 360$; 5. 三个萼片原基继续发育, $\times 300$; 6. 花瓣原基发生, $\times 300$; 7. 雄蕊原基发生, $\times 240$; 8. 雄蕊原基的生长逐渐快于花瓣原基, $\times 400$; 9. 花原基顶端凹陷, $\times 400$; 10. 雌蕊原基对瓣出现, $\times 90$; 11. 花, $\times 102$; 12. 下位子房及胚珠, $\times 36$ 。

Explanation of plate

Plate I

1. Subglobose apex of vegetative bud just before reproductive growth, $\times 300$; 2. The initiation of bract primordia, $\times 400$; 3. Bract primordia developing further, $\times 300$; 4. The initiation of sepal primordia, $\times 360$; 5. Sepal primordia developing further, $\times 300$; 6. The initiation of petal primordia, $\times 300$; 7. The initiation of stamen primordia, $\times 240$; 8. Stamen primordia developing faster than petal primordia, $\times 400$; 9. Floral primordium apex becoming deep concave, $\times 400$; 10. Gynoecial primordia appearing at the base of petal primordia, $\times 90$; 11. A young flower, $\times 102$; 12. Inferior ovary and ovules, $\times 36$.



唐赛春等：图版 I

TANG Sai-chun et al.: Plate I