

姜目芭蕉群植物种子解剖学研究及其系统学意义

廖景平 唐源江 叶秀麟 吴七根

(中国科学院华南植物园, 广东广州 510650)

摘要: 研究了姜目芭蕉群代表植物象腿蕉属象腿蕉(*Ensete glaucum*)、旅人蕉属旅人蕉(*Ravenala madagascariensis*)与蝎尾蕉属 *Heliconia faranmansis* 种子解剖特征。结果表明, 象腿蕉无假种皮, 种皮分化出表皮、厚壁组织细胞和石细胞层, 石细胞仅内切向壁与径向壁增厚; 合点区具有合点室与合点堆, 内种皮连续; 珠孔区有珠孔领和孔盖的分化, 珠孔领为同形型, 孔盖只由内种皮细胞构成; 珠孔区种皮延伸形成种脐腔; 外胚乳 1 层细胞; 内胚乳细胞径向延长, 细胞内充满淀粉粒。旅人蕉具假种皮, 种皮分化出外种皮、中种皮和内种皮, 外种皮细胞纵向延长, 中种皮为 7-9 层切向延长的薄壁细胞, 内种皮为石细胞型; 合点区无合点室, 内种皮在此出现缺口, 缺口为整体轮廓呈喇叭形的近等径薄壁细胞群填充; 珠孔区无珠孔领与孔盖的分化; 外胚乳缺, 内胚乳发达。蝎尾蕉属的 *Heliconia faranmansis* 种子无假种皮, 种皮无分化, 由数层体积较小且径向延长并排列为栅栏状的薄壁细胞构成; 珠孔端种皮向外延伸, 形成类似姜科种子的种阜状结构; 无孔盖与珠孔领但具有由果皮形成的硬化盖; 合点区与旅人蕉相似; 外胚乳约 3-4 层细胞, 细胞壁波浪形弯曲, 内胚乳发达。综合作者对兰花蕉(*Orchidanha chinensis*)和前人芭蕉群的种子解剖学研究结果, 初步总结了芭蕉群种子解剖学特征及其进化式样, 讨论了姜目芭蕉群四科种子解剖学特征的系统分类学意义。

关键词: 种子解剖学; 象腿蕉; 旅人蕉; *Heliconia faranmansis*

中图分类号: Q944.59

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2004)04-0291-07

Seed Anatomy of Species in Banana Families of Zingiberales and Its Systematic Significance

LIAO Jing-ping TANG Yuan-jiang YE Xiu-lin WU Qi-gen

(South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Science, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Seed anatomy of *Ensete glaucum* (Musaceae), *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) and *Heliconia faranmansis* (Heliconiaceae) was studied. Seeds of *Ensete glaucum* comprise seed coat, perisperm, endosperm and embryo, aril absent. Epidermis, sclerenchyma and sclereid are differentiated from seed coat and the sclereid thickened on anticlinal and inner periclinal walls. Chalazal chamber and chalazal mass are well-differentiated but the endotesta is continuous in chalazal region. Micropylar collar and operculum exist in micropylar region. The operculum consists of only sclereid endotesta, and the testa extends and results in a hilum cavity within this region. Perisperm has only one layer of cells while endosperm is massive and abundant in starch grains. Seeds in *Ravenala madagascariensis* have aril, seed coat includes exotesta, mesotesta and endotesta. The exotesta cells are elongated in longitudinal section and rounded in transverse section, and the cell walls of exotesta are thickened like those in Zingiberaceae. Mesotesta contains 7-9 layers of parenchyma cells which are tangentially elongated and the endotesta cells are sclereids. Chalazal chamber and chalazal mass are absent, and the endotesta is discontinuous and forming a gap. The gap is filled with parenchyma cells which is trumpet-shaped in outline. Micropylar collar and operculum are absent in micropylar region. Perisperm is not differentiated but

收稿日期: 2003-05-26 接受日期: 2003-11-03

基金项目: 国家自然科学基金 (39870087, 30370099); 中国科学院华南植物研究所创新工程所所长基金前沿项目; 科技部基础研究重大项目前期研究专项 (2001CCA00300)

endosperm is well-developed. Aril is absent in the seeds of *Heliconia faranmansis* and the seed coat without differentiation consists of a few layers of parenchyma palisade cells which are small in size and radially elongated. Seed coat extends outwards and forms a caruncle-like structure. Micropylar collar and operculum are not differentiated but a sclerotic plug is formed from endocarp. Chalazal chamber and chalazal mass are absent, and the endotesta is discontinuous and filled with parenchyma cells. There are about 3–4 layers of perisperm cells, the cell wall of which is curved. Endosperm is massive and rich in starch grains. Based on the studies on seed anatomy of the three representatives and of *Orchidantha chinensis*, and the previous studies, the characteristics and patterns of seed anatomy in banana families of Zingiberales are discussed.

Key words: Seed anatomy; *Ensete glaucum*; *Ravenala madagascariensis*; *Heliconia faranmansis*

姜目(Zingiberales)被非正式划分为芭蕉群(banana group 或 banana families)与姜群(ginger group 或 ginger families)^[1-3]。除兰花蕉科(Lowiaceae)种子曾被研究外^[4],芭蕉群植物种子的形态解剖学资料主要见于广义芭蕉科(Musaceae)种子的研究,其中象腿蕉属(*Ensete*)种子曾被置于芭蕉属(*Musa*)并与其一同被描述过,鹤望兰属(*Strelitzia*)与蝎尾蕉属(*Heliconia*)也被置于芭蕉科被描述过。

Humphrey^[5]较详细地描述了 *Musa ornata*、*Strelitzia reginae* 和 *Heliconia psittacorum* 种子解剖结构,Gatin^[6]研究了被当作为 *Musa religiosa* 的 *Ensete religiosum* 和 *M. coccinea* 种子。D' Angremond^[7]在研究芭蕉的单性结实时简单地提到了 *M. ornata* 的种子。Juliano 和 Alcalá^[8]描述过 *M. errans* 种子。Simmonds^[9,10]在研究影响野蕉(*M. balbisiana*)种子萌发的因素时说明了幼苗发育各个时期的解剖结构。Cox^[11]报道了野蕉胚的离体培养,但没有对种子或胚进行研究。McGahan^[12]详细研究了野蕉种子解剖结构,并探讨了合点堆的特性与功能。Takhtajan^[13]较为系统地总结了包括芭蕉群植物在内的姜目种子资料,但也重申许多类群的种子资料或一些类群部分种子资料的缺乏。Manchester 和 Kress^[14]在发表化石植物 *Ensete oregonense* 时,将其种子形态解剖学特征与姜目现存种子结构进行了比较,发现该化石种子的胚珠倒生、两层珠被、珠孔区具有珠孔领和孔盖与合点区具有合点室等特征与姜目、尤其是芭蕉属种子一致,他们还利用前人的资料和他们选择的代表植物比较了现存姜目植物在孔盖、珠孔领、假种皮与合点室的异同。

到目前为止,仅 Humphrey 与 McGahan 的研究以及有关兰花蕉种子的研究较为全面和细致,其它研究均不够深入和系统,有的科(如蝎尾蕉科)种子结构的资料非常不足,因而在很多重要结构的细节上相互之间缺乏可比性。芭蕉群植物种子外部形态

多变,大小差异较大,通常较硬,难于用常规方法制片观察其结构,而且有些植物具有特殊的生殖生物学特性致使种子材料不易获得,因此有的科种子解剖学特征还不清楚,也缺乏对芭蕉群种子形态结构的统一认识。本文对芭蕉科的象腿蕉(*Ensete glaucum*)、旅人蕉科的旅人蕉(*Ravenala madagascariensis*)和蝎尾蕉科 *Heliconia faranmansis* 种子解剖学结构进行观察,并综合作者对兰花蕉(*Orchidantha chinensis*)种子解剖学的研究结果和前人的资料,初步总结芭蕉群种子解剖学特征,以了解芭蕉群植物种子的进化式样及其对系统研究的意义。

1 材料和方法

研究材料象腿蕉属象腿蕉(*Ensete glaucum*) (凭证标本 Kress #83-1554)、旅人蕉属旅人蕉(*Ravenala madagascariensis*) (Kress #92-3414)和蝎尾蕉属 *Heliconia faranmansis* (Kress #97-5755)取自美国国家标本馆。种子表面经清洗后,以液氮冰冻断裂,自然干燥后镀金、粘台, JSM-T300 扫描电镜下观察和拍照。用氯化汞-溴酚蓝鉴定蛋白质,高碘酸-锡夫试剂鉴定多糖,碘-碘化钾鉴定淀粉,苏丹黑 B 鉴定脂类物质。

2 结果

2.1 象腿蕉(*Ensete glaucum*)

象腿蕉种子假种皮无,种子包括种皮、外胚乳、内胚乳与胚(图版 I: 1)。种皮由表皮细胞、数层厚壁组织细胞和内方的石细胞构成(图版 I: 1, 3, 4–6);表皮细胞与厚壁组织细胞纤维状,纵切面切向延长(图版 I: 6),横切面近等径(图版 I: 8);石细胞近等径或略径向延长,内切向壁与径向壁增厚,但外切向壁保持薄壁状态(图版 I: 4)。合点区具有合点室(chalazal chamber)(图版 I: 2),种皮厚壁组织细胞于

合点区向胚乳延伸形成凹陷,致使合点区种皮层数增多(图版 I: 5); 合点区未见内种皮出现缺口,合点室内的合点堆(chalazal mass)细胞形态不清。珠孔区有珠孔领和孔盖的分化(图版 I: 7),珠孔领由内种皮和邻近的薄壁组织细胞构成,属同形型;孔盖只由内种皮细胞构成;由于珠孔区种皮伸长在珠孔区形成种脐腔(hilum cavity),从而导致孔盖深陷种脐腔内(图版 I: 7)。外胚乳 1 层细胞,内含淀粉粒(图版 I: 1)。内胚乳细胞近长方形,径向排列,细胞内充满淀粉粒和蛋白质。胚直立。

2.2 旅人蕉(*Ravenala madagascariensis*)

旅人蕉种子假种皮膜质,边缘开裂。种皮由外种皮、中种皮和内种皮组成;外种皮由外表皮构成,横切面外种皮细胞体积小,近等径,壁增厚,纵切面切向延长,类似姜科植物的表皮细胞;中种皮为 7-9 层体积较大的近方形或长椭圆形薄壁细胞,切向延长;内种皮为 1 层横切面近等径的方形或近圆形厚壁细胞,其内切向壁和径向壁增厚,类似于姜科山姜族的石细胞型内种皮(图版 II: 2)。合点区无合点室,合点区内种皮出现缺口,缺口为近等径的薄壁细胞群,其整体轮廓喇叭型;合点区中种皮细胞层数渐减,至合点区正上方仅有外种皮、数层下皮细胞构成的下皮细胞垫与合点区缺口间薄壁细胞群。珠孔区无珠孔领与孔盖的分化(图版 II: 1)。外胚乳缺,内胚乳发达,有糊粉层,含丰富的淀粉粒和蛋白质,胚直立。

2.3 蝎尾蕉属 *Heliconia faranmansis*

Heliconia faranmansis 种子无假种皮。种皮由数层体积较小的薄壁细胞构成,细胞形态相似,纵切面近长方形,径向延长并排列为栅栏状(图版 II: 3, 4)。内果皮紧贴于种皮之外,由切向延长的纤维状细胞构成(图版 II: 3)。珠孔端种皮向外延伸,形成类似姜科种子种阜状结构(图版 II: 5),但种皮细胞层数并不增加,珠孔区内种皮细胞略切向延长(图版 II: 7); 无珠孔领与孔盖,但具有由果皮形成的硬化盖(sclerotic plug)(图版 II: 5)。合点区种皮细胞层数增加,略向外胚乳突出但并不形成合点室(图版 II: 6); 合点区内种皮仅 1 层细胞,近等径或略切向延长,于合点区出现缺口,缺口间为体积较小的薄壁细胞,细胞无特殊分化,不含色素(图版 II: 7, 8)。外胚乳不发达,细胞近长方形,约 3-4 层细胞,径向排列,细胞壁波浪形弯曲,细胞内充满淀粉粒。内胚乳发

达,含淀粉、蛋白质和脂类物质。胚直立。

3 讨论

芭蕉群植物种子外部形态多变,假种皮及形态特征差异较大。内部结构也多种多样(表 1)。

芭蕉群种子的共同特征在于种皮中厚壁细胞增多,种皮的机械保护作用增强。芭蕉科芭蕉属外种皮为很厚的栅栏状厚壁细胞构成^[5, 12, 13],与美人蕉科外种皮极为相似;芭蕉属和象腿蕉属中种皮均为厚壁细胞,内种皮为石细胞,为芭蕉群 4 科中机械保护作用最强的科。蝎尾蕉科虽然种皮细胞均为薄壁细胞,但其内果皮除表皮外其它细胞的壁增厚,并形成厚壁的纤维或石细胞团与薄壁组织细胞混合并变得密集而坚硬,外果皮形成一坚硬而干燥的壳包裹种子,而且在珠孔端内果皮形成一厚的硬化盖,即种皮的不分化却伴随着果皮的保护作用的加强^[7]。另一方面,芭蕉群种子外胚乳不发达,种子后含物尤其是淀粉贮藏于内胚乳细胞之中,这与姜群种子的淀粉仅贮藏于外胚乳,内胚乳中主要贮藏蛋白质与脂类物质完全不同。

芭蕉科以珠孔区具有珠孔领和孔盖、合点区具合点室与合点堆而与另外 3 科完全不同,而且从始新世化石植物 *Ensete oregonense* 种子珠孔区具有珠孔领和孔盖、合点区具有合点室和合点堆看^[14],芭蕉科种子合点区具有的合点室和合点堆、珠孔区具有的珠孔领和孔盖应为芭蕉群乃至姜目种子的原始特征,而芭蕉群另外三科种子珠孔区与合点区不分化出相应的结构为进化的性状。但为什么珠孔领和孔盖出现在较进化的姜科,合点堆也出现在闭鞘姜科却难于解释。

关于基于种子结构的姜目植物的亲缘关系, Humphrey^[9]曾认为珠孔领的形成、珠孔垫(micropylar pad)的存在、假种皮和胚的发育是姜目种子一般的共同特征。据此他认为广义的芭蕉科芭蕉属以具有珠孔领和孔盖与姜科关系密切,鹤望兰属缺乏姜目种子的大多数特征,如缺乏珠孔领和孔盖,但以具有假种皮相联系;蝎尾蕉属以内果皮取代种皮,因而其排除了与其它属的密切关系。我们认为从种皮的机械保护作用和内、外胚乳的发育程度与后含物看,支持芭蕉群 4 科系统关系密切而与姜群植物较远,芭蕉群内又以珠孔区和合点区特征显示出旅人蕉科、蝎尾蕉科和兰花蕉科关系密切,芭蕉科与它们较远,但旅人蕉科、蝎尾蕉科和兰花蕉科种皮结

表 1 芭蕉群种子解剖学特征比较
Table 1 Comparison of characters of seed structure in banana families

	芭蕉科 Musaceae	旅人蕉科 Strelitziaceae	蝎尾蕉科 Heliconiaceae	兰花蕉科 Lowiaceae
假种皮 Aril	无 Absent	膜状、线形、毛状 Membrane-like, linear, hairy	无 Absent	粗毛状 Coarsely hairy
种皮 Seed coat	外种皮 Exotesta 除芭蕉属为很厚的栅栏状 厚壁细胞外,其它属均为纵 向延长的表皮细胞 Epidermal cells longitudinally elongated except <i>Musa</i> with palisade sclerenchyma cells	表皮细胞纵向延长 Epidermis longitudinally elongated	种皮为薄壁细胞, 无分化 Undifferentiated seed coat with parenchyma cells	表皮细胞纵向延长 Epidermis longitudinally elongated
	中种皮 Mesotesta 厚壁细胞 Sclerenchyma cells	分化微弱, <i>Ravenala</i> 中种皮为薄壁细胞 Weakly differentiated, with parenchyma cells in <i>Ravenala</i>		外方为厚壁细胞,内方薄 壁细胞 Sclerenchyma cells outside and parenchyma cells inside
	内种皮 Endotesta 细胞内壁和径向壁增 厚 Anticlinal and inner periclinal walls thickened	内壁和径向壁增厚 Inner tangential and radial walls thickened		壁网状增厚的石细胞 Sclereid with reticularly thickened wall
珠孔区 Micropylar region	具珠孔领和孔盖 Micropylar collar and operculum present	无珠孔领和孔盖 Micropylar collar and operculum absent	无珠孔领和孔盖 Micropylar collar and operculum absent	无珠孔领和孔盖 Micropylar collar and operculum absent
合点区 Chalazal region	具合点室与合点堆,内种 皮连续 Chalazal chamber and chalazal mass present, endotesta continuous	无合点室与合点堆, 内种皮不连续,缺口 间为薄壁细胞群 Chalazal chamber and chalazal mass absent, endotesta discontinuous, endotesta gap filled with parenchyma cell group	无合点室与合点堆, 内种皮不连续,缺口 间为薄壁细胞群 Chalazal chamber and chalazal mass absent, endotesta discontinuous, endotesta gap filled with parenchyma cell group	无合点室与合点堆,内种 皮不连续,缺口间为厚壁 细胞群 Chalazal chamber and chalazal mass absent, endotesta discontinuous, endotesta gap filled with parenchyma cell group
外胚乳 Perisperm	1 层细胞 Cells in one layer	无 Absent	一窄层(3-4 层细胞) Cells in 3-4 layers	大多 1 层细胞,局部为 2-17 层细胞 Cells mostly in one layer, partially 2-17 layers
内胚乳后含物 Endosperm and ergastic substances	占较大体积,贮藏淀粉、 蛋白质 Massive, with starch grains and proteins	发育良好,有糊粉 层,贮藏淀粉与蛋 白质 Well-developed, with aleurone, starch grains and proteins	发达,含淀粉粒 Well-developed, with starch grains	发达,含淀粉 Well-developed, with starch grains
胚 Embryo	直立,稀球形 Erected, rarely globose	直立,柱状或棒状 Erected, columnar	直立或弯曲 Erected or curved	直立,柱形 Erected, columnar

构的较大差异显示出它们可能较早地从其共同祖先分离。

值得注意的是, Humphrey^[5]在论述姜目种皮的最外层与最内层细胞的发育存在相关性,即一层的高度发育则导致另一层的较少发育时指出,蝎尾蕉属种皮发育伴随石质化的内果皮发育被抑制,而且很明显蝎尾蕉属的珠孔领为内果皮口取代,萌发盖为内果皮的硬化盖(sclerotic plug)取代。我们同意 Humphrey 的观点,即 *Heliconia faranmansis* 珠孔区的盖状结构源于果皮的硬化盖,但这一盖状结构到底由果皮还是种皮发育而来还有待进一步研究。而且我们还认为芭蕉群 4 科内、外胚乳也存在发育上

的相关性,即外胚乳不发达而内胚乳却变得发达,并伴随着后含物尤其是淀粉粒贮藏部位的变化。

参考文献

- [1] Tomlinson P B. Classification of the Zingiberales (Scitamineae) with special reference to anatomical evidence [A]. In: Metcalf C R. Anatomy of the Monocotyledons [C]. Oxford: Clarendon Press, 1969. 295-302.
- [2] Kress W J. The phylogeny and classification of the Zingiberales [J]. Ann Miss Bot Gard, 1990, 77:698-721.
- [3] Kirchoff B K, Kunze H. Inflorescence and floral development in *Orchidantha maxillarioides* (Lowiaceae) [J]. Inter J Plant Sci, 1995, 156:159-171.
- [4] Wen Y Q (温颖群), Liao J P (廖景平), Wu Q G (吴七根). Anatomy

- and histochemistry of the seed of *Orchidantha chinensis* T. L. Wu [J]. *Guihaia* (广西植物), 1997, 17(3):235-241. (in Chinese)
- [5] Humphrey J E. The development of the seed in the Scitamineae (Part 1 of notes) [J]. *Ann Bot*, 1896, 37:1-40.
- [6] Gatin C L. Recherches anatomiques sur l'embryon et la germination des Cannacees et des Musacees [J]. *Ann Sci Natl Bot Ser*, 1908, IX 8:113-146.
- [7] D'Angremond A. Parthenokarpie und samenbildung bei bananen [J]. *Flora*, 1914, 107:57-110.
- [8] Juliano J B, Alcalá P E. Floral morphology of *Musa* Errans (Blanco) Teodoro Von Botoan Teodoro [J]. *Philip Agri*, 1933, 22: 91-116.
- [9] Simmonds N W. The germination of banana seeds [J]. *Trop Agri* (Trinidad), 1952, 29:35-47.
- [10] Simmonds N W. Experiments on the germination of bannana seeds [J]. *Trop Agri* (Trinidad), 1959, 36:259-274.
- [11] Cox E A, Stotzky G, Goos R D. *In vitro* culture of *Musa balbisiana* Colla embryos [J]. *Nature*, 1960, 185:403-404.
- [12] McGahan M W. Studies on the seed of banana. I. Anatomy of the seed and embryo of *Musa balbisiana* [J]. *Amer J Bot*, 1961, 48: 230-238.
- [13] Takhtajan A L. *Anatomia Seminum Comparativa*, Volume 1 [M]. Leningrad: Izdat Nauka, 1985. 215-227.
- [14] Manchester S R, Kress W J. Fossil bananas (Musaceae): *Ensete oregonense* sp. nov. from the eocene of western north America and its phytogeographic significance [J]. *Amer J Bot*, 1993, 80:1264-1272.

图版说明

CC: 合点室 Chalazal chamber; CM: 合点堆 Chalazal mass; EC: 内果皮 Endocarp; EM: 胚 Embryo; ESP: 内胚乳 Endosperm; ET: 内种皮 Endotesta; HC: 种脐腔 Hilum cavity; MC: 珠孔领 Micropylar collar; OP: 孔盖 Operculum; PSP: 外胚乳 Perisperm; SC: 种皮 Seed coat.

图版 I

1-8: *Ensete glaucum*, 1-7 为纵切; 1. 种皮, 外胚乳(一层细胞), 内胚乳和胚; 2, 3. 示合点区, 合点室、合点堆及合点区种皮的薄壁细胞; 4. 内切向壁和径向壁增厚的内种皮; 5. 种皮细胞层数增加, 示种皮, 外胚乳和内胚乳; 6. 完整种皮; 7. 示合点区, 珠孔领、孔盖和种脐腔; 8. 中种皮横切。

图版 II

1-8 为纵切, 1, 2. *Ravenala madagascariensis*; 1. 珠孔区, 示珠孔领和孔盖缺失; 2. 种皮, 内胚乳; 3-8. *Heliconia faranmansis*; 3. 种皮和内果皮; 4. 内种皮放大, 示栅栏状细胞; 5. 珠孔区, 示果皮形成的硬化盖, 珠孔领和孔盖缺失; 6. 示合点区不连续的内种皮; 7. 合点区内种皮细胞朝切向稍延长; 8. 珠孔区内种皮。

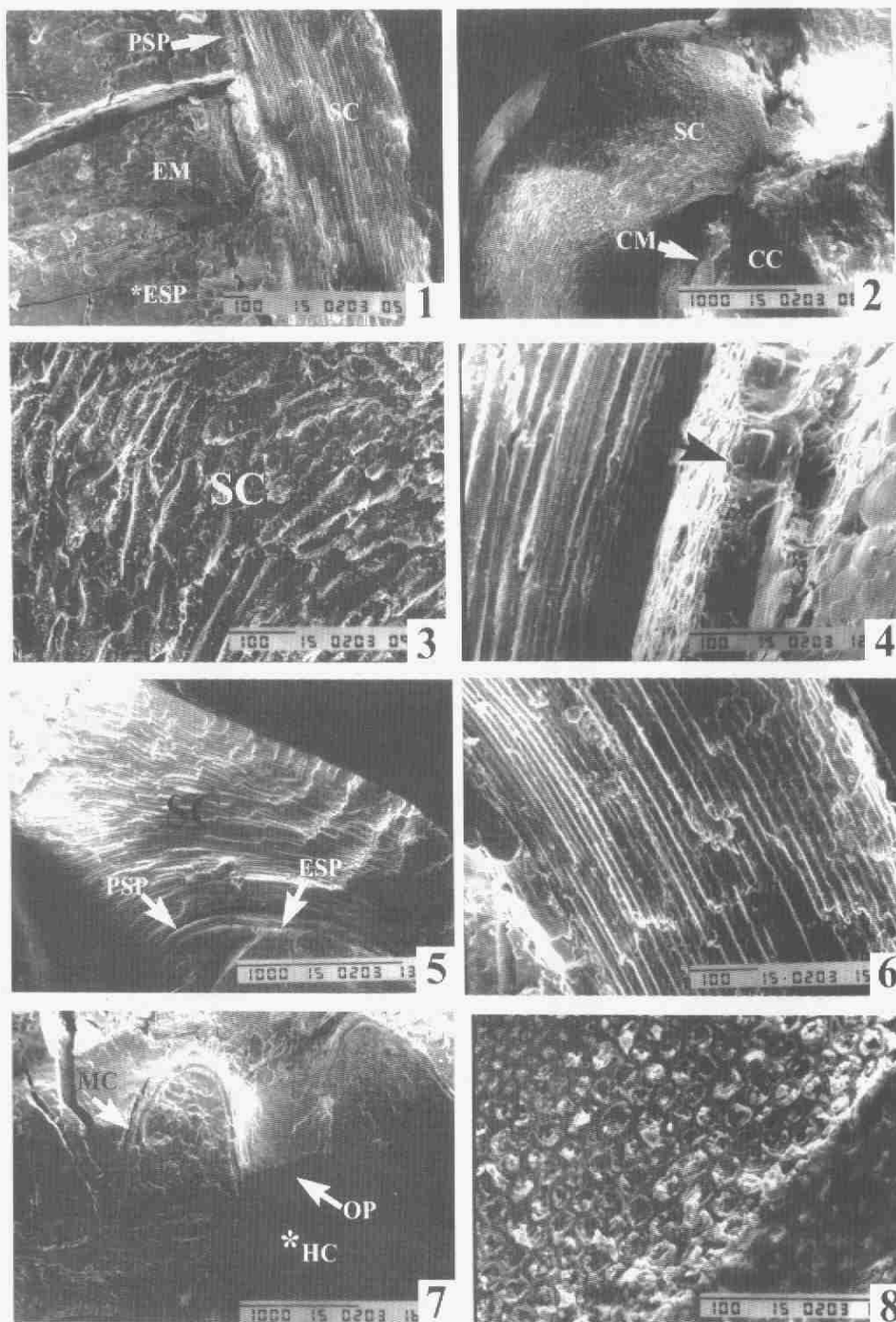
Explanation of plates

Plate I

1-8: *Ensete glaucum*. 1-7 are longitudinal sections. 1. Seed coat, perisperm (one layer of cells), endosperm and embryo; 2, 3. Chalazal region, showing chalazal chamber and chalazal mass, sclerenchymatous cells of the seed coat in chalazal region; 4. Endotesta with thickened inner anticlinal and inner periclinal cell walls; 5. Seed coat increases in number of cell layer; 6. Seed coat; 7. Micropylar region, showing micropylar collar and operculum, hilum cavity; 8. Mesotesta in transverse sections.

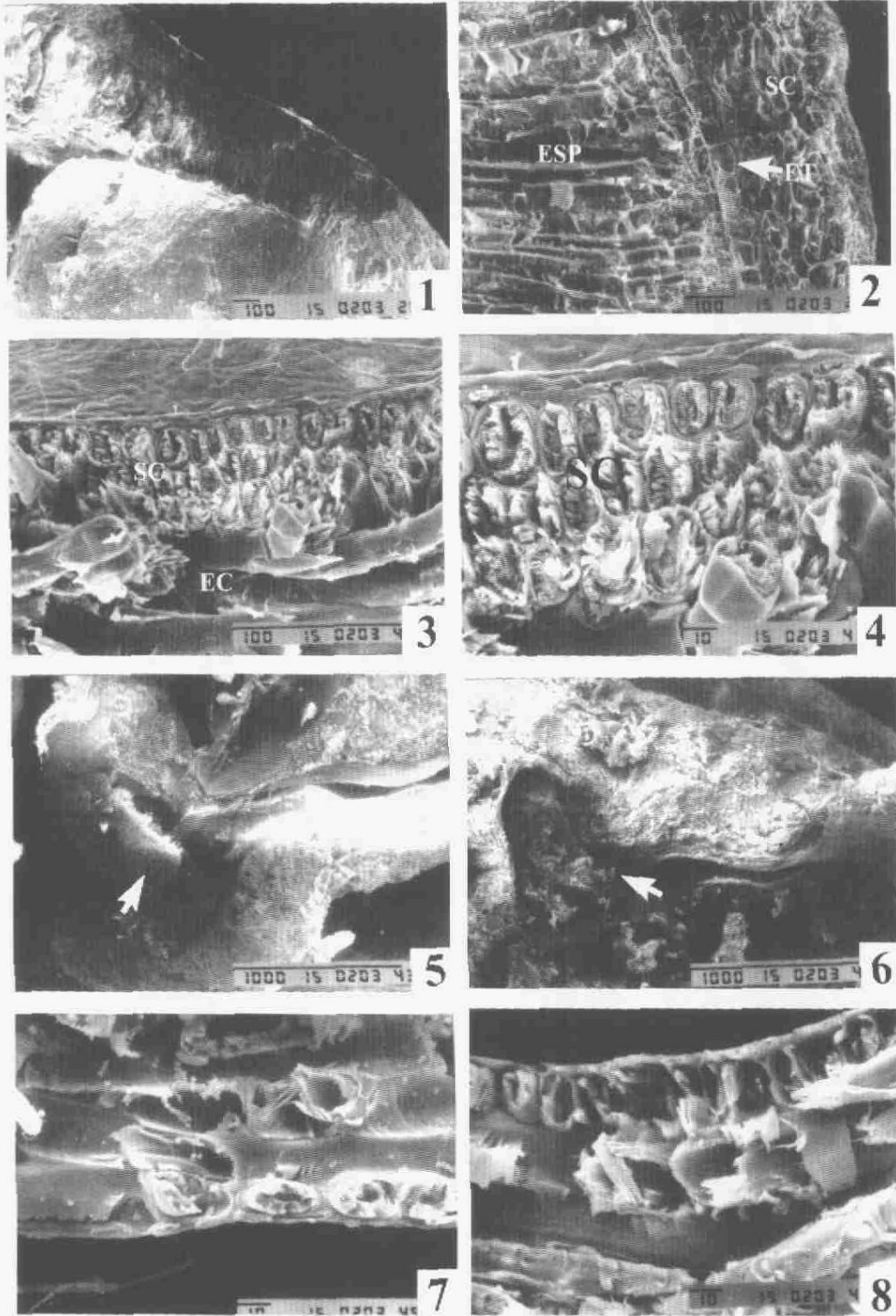
Plate II

1-8 are longitudinal sections. 1, 2. *Ravenala madagascariensis*; 1. Micropylar region, showing the absence of micropylar collar and operculum; 2. Seed coat and perisperm; 3-8. *Heliconia farannansis*. 3. Seed coat and endocarp; 4. Enlargement of endotesta in Fig. 3, showing the palisade testa cells; 5. Micropylar region, showing the sclerotic plug and the absence of micropylar collar and operculum; 6. Chalazal region showing the discontinuous endotesta; 7. Endotesta in chalazal region showing the endotesta cells tangentially elongated slightly; 8. Endotesta in micropylar region.



廖景平等: 图版 I

LIAO Jing-ping et al.: Plate I



廖景平等：图版 II

LIAO Jing-ping et al.:Plate II