

圆瓣姜花花部维管束解剖及其系统学意义

张知贵^{1,2}, 王小宾¹, 邹璞¹, 韦强³, 廖景平¹

(1. 中国科学院华南植物园植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650;

2. 四川省乐山职业技术学院, 四川 乐山 614000; 3. 中国科学院华南植物园, 广州 510650)

摘要:用石蜡切片技术研究了圆瓣姜花(*Hedychium forrestii* Diels)的花部维管束系统解剖结构,探讨了同源异形的各轮花器官维管束来源和属性。结果表明,圆瓣姜花的2枚花瓣状结构为外轮雄蕊成员;唇瓣是三重结构,其中脉源于1枚外轮雄蕊维管束系统,两侧脉源于2枚内轮雄蕊维管束系统;上位腺体为隔膜蜜腺。本研究支持Thompson和Gregory关于姜科唇瓣是三重结构的观点;与其他姜科植物一样,圆瓣姜花子房延长部形成的上位腺体属于隔膜蜜腺而不是雄蕊成员。与已研究过的姜花属植物比较,姜花属花器官维管束系统的来源与走向是一致的,同源异形现象在姜花属植物花的进化中扮演极为重要的角色,可为解释花器官属性提供重要线索。

关键词:圆瓣姜花;姜科;维管束系统;同源异形

中图分类号:Q944.58

文献标识码:A

文章编号:1005-3395(2009)04-0315-06

Vascular System Anatomy of the Flower of *Hedychium forrestii* (Zingiberaceae) and Its Systematic Significance

ZHANG Zhi-gui^{1,2}, WANG Xiao-bin¹, ZOU Pu^{1*}, WEI Qiang³, LIAO Jing-ping¹

(1. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Leshan Vocational and Technical College, Leshan 614000, China;

3. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: The flowers of Zingiberaceae have higher degrees of organ fusion and specialization with one functional stamen and two lateral subsidiary structures, which result in controversial explanations on the derivation and nature of the floral organs. However, the origin and course of the floral vasculature may provide credible evidence to understand the nature of floral structures. This paper reported the floral anatomy of *Hedychium forrestii* Diels with paraffin method. The floral vasculature of *H. forrestii* is described and the nature of labellum and petaloid subsidiary structures is discussed. The labellum is supposed to represent one member of the outer androecial whorl by the median bundle and two members of the inner whorl by its two lateral traces. While the two petaloid structures, the petaloid staminodes, receive vascular traces of two adaxial sets of carpellary dorsals, representing two inner androecial members. Present evidence is in support of the Thompson and Gregory's view that the labellum is a triple structure in Zingiberaceae. As in other species of Zingiberaceae, the epigynous glands on the prolongation of the flower in *H. forrestii* are vascularized emergences of the ovary, which are of modified gynoplural nectary but not androecial member. Comparison with other species studied, the origin and course of floral vasculature are consistent in the tribe *Hedychium*, which indicated that homeosis played an important role in the evolution of the flower in Zingiberaceae.

Key words: *Hedychium forrestii* Diels; Zingiberaceae; Vascular system; Homeosis

收稿日期:2008-09-09 接受日期:2009-03-19

基金项目:国家自然科学基金项目(39870087, 30370099, 40332021, 30870173);广州市科技项目(2006Z2-E0011);中国科学院华南植物园科研启动基金(200609);中国科学院知识创新工程青年人才领域前沿项目(200741)资助

* 通讯作者 Corresponding author

根据雄蕊数目不同,姜目(Zingiberales)被分为具有5枚(偶尔6枚)雄蕊的芭蕉群(banana group)[芭蕉科(Musaceae)、旅人蕉科(strelitziaceae)、兰花蕉科(Lowiaceae)和蝎尾蕉科(Heliconiaceae)]与具1枚雄蕊的姜群(ginger group)[姜科(Zingiberaceae)、闭鞘姜科(Costaceae)、美人蕉科(Cannaceae)和竹芋科(Marantaceae)]^[1]。关于姜群另外5枚雄蕊的去向,有报道从位置和数目将花瓣状结构或唇瓣基部的附属体理解为雄蕊成员—退化雄蕊。Rao等^[2]认为姜科的唇瓣是由远轴面的2枚内轮雄蕊形成,而其远轴面的1枚外轮雄蕊完全被抑制;但Burt^[3]认为唇瓣基部的钻状附属体来自外轮退化雄蕊的推论并不可靠。闭鞘姜科的唇瓣代表了5枚退化雄蕊,部分依据是唇瓣具有5条维管束^[4]。竹芋科外轮雄蕊为1或2枚花瓣状退化雄蕊所代表,内轮雄蕊由1枚可育雄蕊和2枚退化雄蕊组成^[5-6]。美人蕉科具有3~4枚特化的侧生退化雄蕊^[7]。

姜科(Zingiberaceae)植物花的结构和发育极其复杂^[8-10],被认为是研究发育过程和形态演化最好的材料,而维管束的排列、数目等为解释各种花部结构提供了丰富线索^[11]。已有很多用姜科的花部维管束来阐释姜科另外5枚雄蕊的去向和上位腺体的性质的研究报道。Rao等^[12-16]和Pai等^[17-18]通过姜科的花部维管束解剖学结构,探讨了姜科退化雄蕊、腺体和唇瓣的性质,认为姜科的上位腺体和退化雄蕊的性质不同,唇瓣是由内轮的两枚退化雄蕊联合而成。唐源江^[19]、Liao^[20]和林正眉^[21]等对姜科的花部维管束系统进行了研究。根据草豆蔻(*Alpinia hainanensis*)的花部维管束结构,Liao等^[20]认为姜科传统上代表2枚或3枚雄蕊成员的唇瓣,实际上接收了2枚内轮雄蕊和3枚外轮雄蕊的维管束系统,总共代表了5枚雄蕊成员。林正眉等^[21]观察了姜花(*Hedychia coronarium*)维管束结构,支持Gregory^[22]的观点,即2枚侧生附属物为退化的2枚外轮雄蕊,而唇瓣中央代表了另1枚外轮雄蕊,两侧则代表了2枚内轮雄蕊,即唇瓣代表了3枚退化雄蕊。但是,相对于姜群其他科植物,姜科植物的花部维管束的研究比较少,除姜花属姜花^[23]外的其他植物的花部维管束结构还未见报道。

同源异形(homeosis)现象在姜群植物花的演化中扮演着非常重要的角色,特别是在姜科植物花中,2枚内轮雄蕊成员被唇瓣代替,两枚外轮雄蕊成员被两枚花瓣状的退化雄蕊所代替^[7]。

Kirchoff^[7]通过研究姜目花形态发生顺序讨论了同源异形的问题。

本文对姜科姜花属圆瓣姜花(*Hedychium forrestii*)的花部维管束系统进行研究,揭示其花部维管束系统的发生和发育,探讨姜科植物“消失”的雄蕊去向以及同源异形的各轮花器官的维管束来源,为姜科植物系统发育研究提供资料。

1 材料和方法

圆瓣姜花(*Hedychium forrestii* Diels)采自中国科学院华南植物园姜园。2007年8~9月取完整的花蕾,经FAA固定,爱氏苏木精整体染色,石蜡切片法制片,切片厚度10 μm;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,共观察5朵花。利用Zeiss Axioplan-2显微镜观察、拍照。切片标本保存于中国科学院华南植物园植物资源保护与可持续利用重点实验室。描述术语参照Rao^[12]和Liao等^[24]。

2 结果

2.1 花的形态

圆瓣姜花的苞片长圆形,长4.5~6 cm,宽约1.5 cm,每一苞片内有花2~3朵,花白色,花萼管较苞片短,花冠管长4~5.5 cm,裂片线形,长3.5~4 cm,侧生退化雄蕊长圆形,长约3.5 cm,宽1~1.5 cm;唇瓣圆形,径约3 cm,顶端2裂,基部收缩呈瓣柄;可育雄蕊具醒目的橘红色,花丝长3.5~4 cm,花药长约1.2 cm。子房3室,中轴胎座。一朵完整的圆瓣姜花纵切面从下至上可以划分为花梗、子房室下区(简称室下区)、子房室区、子房延长部(简称延长部)和花部共五部分。

2.2 花部维管束系统

圆瓣姜花的花梗横切面呈椭圆形,最外方为表皮层,其下为皮层,皮层以内为中央维管束区。花梗基部的维管束可明显分为皮层维管束环和中心维管束区,均为外韧维管束;皮层维管束环的维管束大小不一,约12束;中央维管束较大,约8束,聚集在一起(图版I:1);在花梗中部,内环的维管束逐渐排列成近等边的三角形(图版I:2)。维管束系统向上延伸,及至花梗顶部,即室下区基部时,组成外环的维管束逐渐增多至18束左右;三角形内环角上的三束维管束明显外移到外环后进入子房壁,排列在子房室的外方,成为后来的心皮背束(图

版 I :3),而三角形内环边上的维管束则逐渐减少并聚集成三束粗大的维管束,成为后来的隔膜束。近轴面隔膜束比远轴面的两枚隔膜束大(图版 I :4)。内方的维管束位于子房室内方,维管束很细小,它们继而排列为3组,成为胎座维管束,分出细小分支与子房室内的胚珠相连(图版 I :5),随后,胎座维管束逐渐变小、数量减少、最后消失于子房室顶部。

圆瓣姜花子房3室,中轴胎座(图版 I :5~6)。子房壁的维管束可区分出心皮背束、隔膜束。心皮背束3束位于子房室背部中央、最靠近子房室且最大的维管束;隔膜束也是3束,位于隔膜最外端的大维管束,其中近轴面的1束较远轴面的两束大(图版 I :4)。除上述维管束外,子房壁的其他维管束仍处在外环位置,并且数目增多,最后与心皮背束的分支一起形成花萼维管束系统(图版 II :11)。

在子房区顶部3个子房室先是缩小成3个小腔,然后逐渐缩小为3条分离的小沟(图版 I :8),3条分离的小沟逐渐靠拢,在子房延长部的基部,分离小沟相互连接成为四射状沟(triradiate canal)(图版 II :9),最后进入花柱成为花柱沟(图版 II :16)。在子房室顶部,3束隔膜束和心皮背束都逐渐产生分支,并向中央移动,形成1个维管束丛,通常称之为维管束网结(图版 I :7~8,图版 II :9),但是心皮背束和隔膜束的主支仍然可见。在花萼形成的同时,维管束网结中心靠近花柱区域各形成一团分生组织细胞(图版 II :10),细胞质浓厚,细胞壁薄,是由远轴面两束隔膜束的分支和远轴面心皮背束分支以及内移的子房壁维管束进入形成,将来成为子房壁的上位腺体(图版 II :11)。

网结之上,心皮背束和隔膜束的分支继续向内移动(图版 II :10)。当花萼形成时,远轴面隔膜束明显分为3束(图版 II :11),而每1束又各产生外分支,分别进入1枚花瓣成为其维管束的中束(图版 II :12),而内维管束分支则进入唇瓣形成唇瓣的侧束(图版 II :12);近轴面隔膜束亦分为3束,其中外分支稍后进入近轴面的1枚花瓣成为其中束(图版 II :13),另外两束内分支则进入可育雄蕊,继续发育(图版 II :15~16)。心皮背束早在子房室时已开始出现分支(图版 I :6),其中外分支形成了花萼,内分支各进入1枚花瓣,成为花瓣的侧束(图版 II :13~14)。近轴面的心皮背束其中1个内分支进入两枚侧生退化雄蕊(图版 II :13~15);远轴面的心皮

背束其中1个内分支进入唇瓣,成为其中束(图版 II :12~14),但后来逐渐消失,在成熟的唇瓣中不显著。

3 讨论

关于姜科花结构争论的焦点主要是对唇瓣和蜜腺性质和来源的解释,现在比较普遍接受的观点是:唇瓣是由两个内轮雄蕊成员组成,1个外轮雄蕊成员在两枚内轮雄蕊成员之间发生,但是并未完全发育,在成熟的唇瓣中不显著;第三枚内轮雄蕊成员形成了可育雄蕊;两枚外轮雄蕊成员最终形成了两枚侧生退化雄蕊^[10, 25-26]。而上位腺体是来源于隔膜蜜腺。我们的研究观察,圆瓣姜花唇瓣的两个侧脉是来自于远轴面两个隔膜束的内分支(图版 II :11~13),其中脉是来源于远轴面心皮背束的其中1个内分支(图版 II :12~14),但最后逐渐消失(图版 II :15~16)。两枚侧生退化雄蕊的维管束来源是近轴面的心皮背束的其中1个内分支(图版 II :13~15)。可育雄蕊的维管束来源于近轴面的隔膜束内分支(图版 II :15~16)。而上位腺体的来源则比较复杂,是来自于心皮背束和隔膜束的细小分支与子房壁维管束等一起构成的维管束网结(图版 II :10~12),并非雄蕊成员^[16]。由于无论姜群还是芭蕉群的植物,它们的内轮雄蕊维管束都来源于隔膜束,外轮雄蕊维管束都来源于心皮背束^[19-20, 24, 27-29],因此,我们认为圆瓣姜花的唇瓣维管束系统由两枚内轮雄蕊和1枚外轮雄蕊的维管束成员构成;其退化雄蕊则来自于两枚外轮雄蕊成员;上位腺体是隔膜蜜腺的变异。我们的研究结果支持 Gregory^[22]和 Thompson^[30]的观点:唇瓣是一个三重结构,即中间部分来自外轮雄蕊成员,两侧来自内轮雄蕊成员。

宋娟娟^[31]对姜科草豆蔻的进化发育遗传学(EVO-DEVO)进行研究,结果表明小草蔻 B-Function 基因 *AP3*、*PI* 在花瓣、雄蕊、唇瓣以及侧部的钻状物中有表达,在萼片及小苞片中没有表达;C-Function 基因 *AGL5* 在雄蕊、侧部钻状物及雌蕊中表达。可见 B、C-Function 基因在侧部的钻状物中都有表达,推测钻状物在器官属性上属于花器官的第二轮,而萼片在性质上没有第二轮花器官的属性,也就是花萼不具备雄蕊的性质。Liao 等^[20]研究了草豆蔻的花部维管束,提出唇瓣代表了5枚雄蕊的观点。我们认为这主要是该植物属于山姜族^[32],花部结构进一步特化的缘故。林正眉等^[21]对姜花花部维管束

观察的结果也支持 Gregory^[22]的结论,与我们的观点一致,可以认为姜花属^[23]的花部维管束走向可能是一致的,但姜花^[21]的侧生退化雄蕊比圆瓣姜花(图版 II:16)发育的更为显著。

同源异形在姜群演化中扮演重要角色^[7]。从维管束来源上分析,同源异形现象在圆瓣姜花中非常明显:唇瓣是 1 枚外轮雄蕊成员和两枚内轮雄蕊成员的变异,其维管束与外轮雄蕊(心皮背束)和代表内轮雄蕊的可育雄蕊(隔膜束)均有相同的维管束来源;花瓣状的侧生退化雄蕊是外轮雄蕊的变异,其维管束同样来源于心皮背束。这可能是姜科植物的花在生物演化过程中为适应传粉昆虫结构特化的结果^[7]。

致谢 感谢邵耘女士协助石蜡切片工作!

参考文献

- [1] Liao J P(廖景平). Phylogeny of Banana Families in Zingiberales, with special reference to palynology, seed anatomy and floral vascular system anatomy [D]. Guangzhou: South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, 2002: 64-101.(in Chinese)
- [2] Rao V S, Karnik H, Gupte K. The floral anatomy of some scitamineae-part [J]. J Ind Bot Soc, 1954, 33: 118-147.
- [3] Burt H S. General introduction to papers on Zingiberaceae [J]. Notes Roy Bot Gard Edinburgh, 1972, 31: 155-165.
- [4] Kichoff B K. Inflorescence and flower development in *Costus scaber* (Costaceae) [J]. Can J Bot, 1988, 66: 339-345.
- [5] Kirchoff B K. Floral organogenesis in five genera of the Marantaceae and in *Canna* (Cannaceae) [J]. Amer J Bot, 1983, 70(4): 508-523.
- [6] Kunze H. Vergleichende studien an Cannaceen-und Marantaceen-blüten [J]. Flora, 1984, 175: 301-318.
- [7] Kirchoff B K. Homeosis in the flowers of the Zingiberales [J]. Amer J Bot, 1991, 78: 833-837.
- [8] Schumann K. Zingiberaceae [C]// Engler H G A. Das Pflanzenreich IV, No. 46. Leipzig, Germany: Verlag von H R Engelmann, 1904: 1-458.
- [9] Endress P K. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1994: 1-511.
- [10] Kirchoff B K. Inflorescence and flower development in the Hedychieae (Zingiberaceae): *Hedychium* [J]. Can J Bot, 1997, 75: 581-594.
- [11] Puri V. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems [J]. Bot Rev, 1951, 17: 471-533.
- [12] Rao V S, Karnik H, Gupte K. The floral anatomy of some Scitamineae, Part I [J]. J Ind Bot Soc, 1954, 33: 118-147.
- [13] Rao V S, Pai R M. The floral anatomy of some Scitamineae, Part II [J]. J Univ Bombay, 1959, 28: 82-114.
- [14] Rao V S, Pai R M. The floral anatomy of some Scitamineae, Part III [J]. J Univ Bombay, 1960, 28: 1-19.
- [15] Rao V S, Gupte K. The floral anatomy of some Scitamineae, Part IV [J]. J Univ Bombay, Sect B, 1961, 29: 134-150.
- [16] Rao V S. The epigynous glands of Zingiberaceae [J]. New Phytol, 1963, 62: 342-349.
- [17] Pai R M. The floral anatomy of *Eleteria cardamomum* Maton, a re-investigation [J]. New Phytol, 1965, 65: 187-194.
- [18] Pai R M. The floral anatomy of *Kaempferia rose* Schweinf. ex Benth. with special reference to the glands in Zingiberaceae [J]. Proc Ind Acad Sci, 1966, 64: 83-90.
- [19] Tang Y J(唐源江), Xie Z Y(谢中誉), Liao J P(廖景平). Studies on vascular system anatomy of the flower of *Alpinia henryi* [J]. J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报), 2002, 10(1): 27-32.(in Chinese)
- [20] Liao J P, Zou P, Tang Y J, et al. Floral vasculature in *Alpinia hainanensis* in relation to the nature of the labellum in gingers [J]. Nord J Bot, 2005, 23(1): 545-553.
- [21] Lin Z M(林正眉), Tang Y J(唐源江), Liao J P(廖景平). Floral Vasculature anatomy of *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae) [J]. J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报), 2007, 15(1):23-29.(in Chinese)
- [22] Gregory P J. The floral morphology and cytology of *Eleteria cardamomum* Maton. [J]. J Linn Soc Bot, 1936, 50: 363-391.
- [23] Wu T L, Larsen K. Flora of China Vol. 24 [M]. Beijing & St. Louis: Science Press & Missouri Botanical Garden Press, 2000: 322-377.
- [24] Liao J P(廖景平), Wen Y Q(温颖群), Wu Q G(吴七根). Studies on vascular system anatomy of the flower of *Orchidantha chinensis* T. L. Wu [J]. J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报), 1998, 6(4): 275-282.(in Chinese)
- [25] Lestiboudois T. Notice sur le genre Hedychiutn de la famille des Musacées (Balisiers et Bananiers) [J]. Ann Sci Nat Prem Ser, 1829, 17: 113-139.
- [26] Eichler A W. Über den blüthenbau der Zingiberaceen [J]. Sitzungsber K Preuss Akad Wiss, 1884, 26: 585-600.
- [27] Liao J P(廖景平), Tang Y J(唐源江), Wen Y Q(温颖群), et al. Studies on vascular system anatomy of the flower of *Musa coccinea* Andr. [J]. Guihaia(广西植物), 2001, 21(4): 321-325.(in Chinese)
- [28] Tang Y J(唐源江), Liao J P(廖景平), Wen Y Q(温颖群), et al. Vascular system anatomy of *Strelitzia nicolai* flower [J]. Acta Bot Yunnan(云南植物研究), 2000, 22(3): 291-297.(in Chinese)
- [29] Xie Z Y(谢中誉). Floral organogenesis of *Alpinia oxyphylla* Miq., floral vascular system and seed anatomy of ginger families and their systematic significance [D]. Guangzhou: South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, 2002: 9-69.(in Chinese)
- [30] Thompson J M. On the floral morphology of *Eleteria cardamomum* Maton [J]. Hartley Bot Lab Bull, Univ Liverpool, 1936(14): 3-23.
- [31] Song J J(宋娟娟). Studies on the floral organogenesis and floral homeotic gene in the genus *Alpinia* (Zingiberaceae) [D]. Guangzhou: South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, 2004: 24-99.(in Chinese)

[32] Kress W J, Prince L M, Williams K J. The phylogeny and a new classification of the gingers (Zingiberaceae): Evidence from molecular data [J]. Amer J Bot, 2002, 89(11): 1682-1696.

图版说明

所有图片均为横切面。All figures are transverse section. 近轴面在上方。The adaxial side is upward. Bar = 100 μm. 合: 心皮背束 Carpellary dorsal bundle; ▽: 隔膜束 Parietal bundle; ↑: 胎座维管束 Placental bundles; S: 花萼 Sepal; P: 花瓣 Petal; G: 蜜腺 Gland; L: 唇瓣 Labellum; St: 侧生退化雄蕊 Staminode; Fs: 可育雄蕊 Fertile stamen; Sty: 花柱 Style.

图版 I

1. 花梗横切面; 2~4. 子房室下区; 5~6. 子房室区; 7~8. 子房延

长部的基部。

图版 II

9. 子房延长部的基部; 10~11. 子房延长部; 12~14. 子房延长部顶部; 15~16. 花基部。

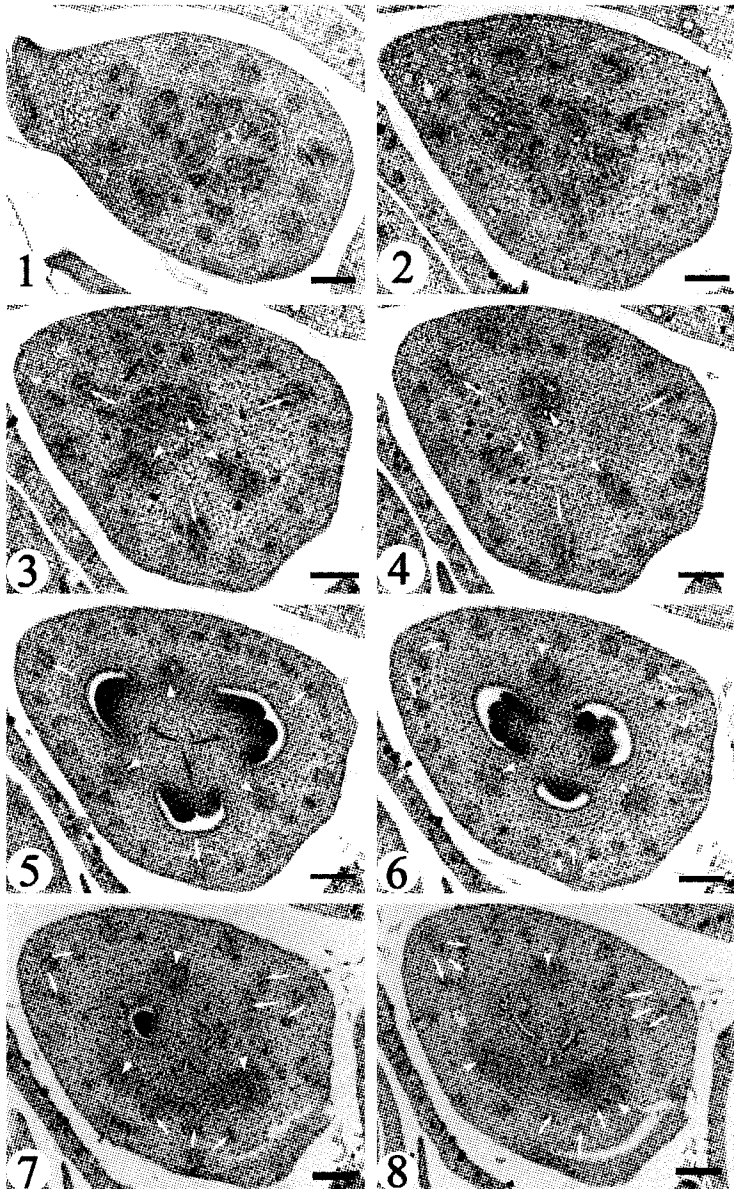
Explanation of plate

Plate I

1. Pedicel; 2~4. Sublocular region; 5~6. Locular region; 7~8. The base of prolongation;

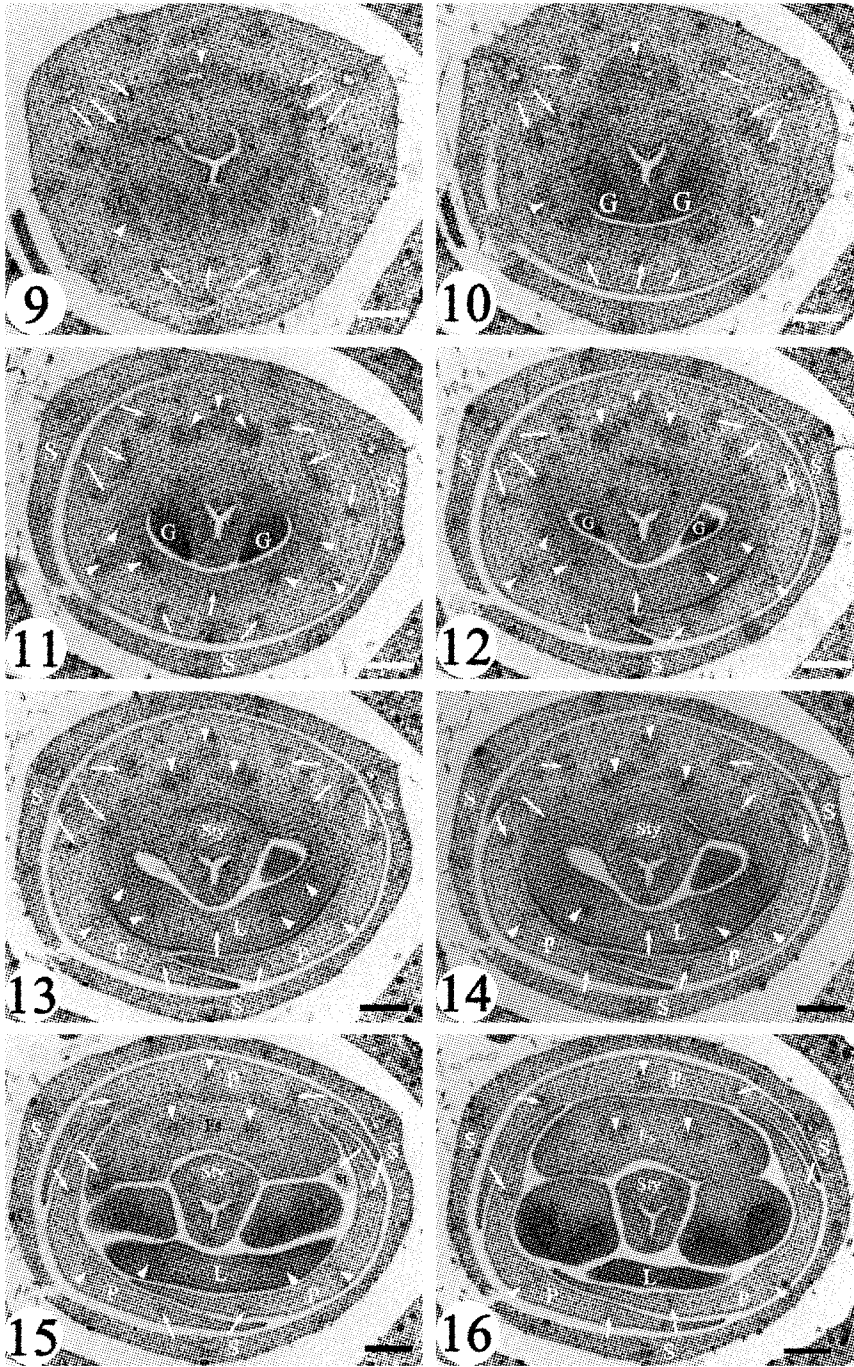
Plate II

9. The base of prolongation; 10~11. Prolongation; 12~14. The top of the prolongation; 15~16. The base of the floral part.



张知贵等:图版 I

ZHANG Zhi-gui, et al.: Plate I



张知贵等:图版 II

ZHANG Zhi-gui, et al.: Plate II