

焕镛木花部数量变异和腋生花现象

曾庆文 高泽正 张奠湘

(中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650)

摘要: 对广西环江木论的焕镛木 [*Woonyoungia septentrionalis* (Dandy) Law] 自然居群花朵着生方式和性别比例作了随机抽样调查, 首次发现其花的着生方式除多数为顶生花外, 还有少量的腋生花。自然居群中雄株与雌株的性别比例为 1.21:1, 对中国科学院华南植物园栽培居群和广西环江木论自然居群 20 株 600 朵花进行的解剖统计揭示, 雌、雄花各部分的数量是变化的, 雄花的花被片一轮或两轮, 2-6 片, 雄蕊 81-152 枚, 雌花的花被片两轮, 外轮 2-4 片, 内轮 4-13 片, 心皮 3-8 枚, 只有雄花花药 2 室及雌花每心皮具 2 个胚珠是稳定的。花部表型性状的大幅度变异表明焕镛木具有较丰富的遗传多样性。讨论了腋生花与顶生在木兰科系统发育中的意义, 表型性状的异步进化现象以及建立焕镛木属 *Woonyoungia* Law 的依据。

关键词: 焕镛木; 腋生花; 花部数量变异; 异步进化

中图分类号: Q949.747.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-3395(2001)04-0306-05

NUMERICAL VARIATION OF FLOWER PARTS AND THE AXILLARY FLOWERS IN *WOONYOUNGIA SEPTENTRIONALIS* (DANDY) LAW

ZENG Qing-wen GAO Ze-zheng ZHANG Dian-xiang

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Flower location, sex ratio and numerical variation of the flower parts of *Woonyoungia septentrionalis* (Dandy) Law, an endemic species in China, were investigated by random sampling trees from natural population of *Woonyoungia septentrionalis* in Mulun Village, Huanjiang County (Guangxi Province). Although most of the flowers (90%) were terminal as previously described, a small fraction (10%) were found to be axillary, which was not recorded previously. The ratio of male to female individuals was 1.21:1. Statistic results from 600 flowers in 20 individuals from introduced trees in South China Botanical Garden and from natural population in Mulun show that the number of flower parts, except the number of thecae per stamen and the number of ovules per carpel, is variable. The variations are: 2-6 tepals in one or two whorls, 81-152 stamens in male flowers, two whorls of tepals, 2-4 in the outer whorl, 5-13 in the inner, and 3-8 carpels in female flowers. Two thecae in each stamen, and two ovules in each carpel are the only stable characters. Great variation in floral characters indicates that this species possesses high genetic diversity. The phylogenetic significance of co-occurrence of axillary and terminal flowers, the heterobathmy of floral characters, and the tenability of the genus *Woonyoungia* are discussed.

收稿日期: 2001-07-25

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30070084); 中国科学院知识创新工程(创新青年科学家小组)项目

Key words: *Woonyoungia septentrionalis*; Axillary flower; Numerical variation of flower parts; Heterobathmy

1931年,英国著名木兰科专家 J. E. Dandy^[1] 根据秦仁昌教授 1928 年在广西罗城县东南部唐家埔海拔 300 m 林中采到的仅有雄花蕾的木兰科植物标本(R. C. Ching 5247),发表了单性木兰属的新种 *Kmeria septentrionalis* Dandy。直至 1986 年,刘玉壶^[2] 教授在审查《贵州植物志》稿件时,才发现采自贵州荔波县海拔 740 m 山地密林中的该种的果标本(黄德富 1275 号),并于 1986 年秋季在广西环江木论板南屯又重新发现了该种群。经过 1986-1988 三年的跟踪调查采集,才采全雄花、雌花、果、种子的标本,并将其迁地保存在华南植物园木兰园内,已于 1995 年开花结果^[3]。刘玉壶^[4] 经仔细研究后于 1997 年将其发表为一新属—焕镞木属 *Woonyoungia* Law, 模式种为焕镞木 *Woonyoungia septentrionalis* (Dandy) Law, 在其形态描述中,记载了焕镞木为花单生枝顶,雌雄异株,雄花花被片 5,外轮 3 片,内轮 2 片;雌花花被片极不相似,外轮 3 片,倒卵形,内轮 8-11 片,线状倒披针形。

2001 年 6 月,笔者对广西环江木论的焕镞木 [*Woonyoungia septentrionalis* (Dandy) Law] 自然居群的花朵着生方式和性别比例及来自华南植物园的栽培居群和广西环江木论的自然居群雌、雄植株的花部形态进行了较深入的研究,发现其花的着生方式及花部数量存在较大的变异,现予以报道。

1 材料和方法

在广西环江县木论乡板南屯的焕镞木 [*Woonyoungia septentrionalis* (Dandy) Law] 野生居群中,随机观察 429 株焕镞木植株,调查其花的着生方式及其性别比例。供解剖的焕镞木花朵分别来自广西环江木论的自然居群和华南植物园的栽培居群(引种自广西环江木论,共有 100 多株),每个居群随机选取 5 个雌株和 5 个雄株,每株随机采集 30 朵花。

2 观察结果

对广西环江县木论乡板南屯焕镞木自然居群 500 多株成熟个体中的 429 株进行了花的着生方式和性别调查,结果发现该种为雌雄异株,雄性植株 230 株,雌性植株 199 株,性别比例为 1.21:1,花的着生方式除多数为顶生花(约占 90%)外,绝大多数雄株与雌株还有少量的腋生花(约占 10%)(图版 I:1-2)[凭证标本: Bannantun (板南屯), Mulun (木论), Guangxi (广西), alt. 530 m, in forest, 10/06/2001, Zeng Qing-wen (曾庆文) 42 (IBSC 663865, 663866), Zeng Qing-wen (曾庆文) 43 (IBSC 663867, 663868)]。

对来自华南植物园栽培居群和广西环江木论自然居群共 10 株雄株的 300 朵雄花,及 10 株雌株的 300 朵雌花进行了解剖计数,结果发现焕镞木雌雄花的花被片数目都是变化的,其雄花与雌花的变异情况分别见表 1 和表 2。从表 1 可见,成熟雄花的花被片多数为 1 轮,稀两轮,(2-)3-4(-6)片(图版 I:3-7),雄蕊 81-152 枚。从表 2 可见,雌花的两轮花被片极不相似,外轮(2-)3(-4)片(图版 I:8-10),内轮(4-)6-11(-13)片,心皮(3-)5-6(-8)枚,合生,每心皮具 2 颗胚珠。

3 讨论

3.1 腋生花与顶生花

焕镞木自然居群中花的着生位置除多数为顶生花(约占 90%)外,绝大多数雄株与雌株还有少

表 1 雄花花部数量变异

Table 1 Numerical variation of male flower parts

华南植物园栽培居群 Cultivated trees in South China Botanical Garden				广西环江木论自然居群 Natural population in Mulun Village (Guangxi)			
编号 No.	每花花被片数 No. of tepals per flower	每花雄蕊数 No. of stamens per flower	花药室数 No. of thecae	编号 No.	每花花被片数 No. of tepals per flower	每花雄蕊数 No. of stamens per flower	花药室数 No. of thecae
1	2-3	113-146	2	6	3-5	95-123	2
2	2-3	102-148	2	7	3-5	81-111	2
3	2-4	128-152	2	8	3-6	97-138	2
4	2-3	111-144	2	9	3-4	86-134	2
5	2-3	105-141	2	10	3-4	92-136	2

表 2 雌花花部数量变异

Table 2 Numerical variation of female flower parts

华南植物园栽培居群 Cultivated trees in South China Botanical Garden					广西环江木论自然居群 Natural population in Mulun Village (Guangxi)				
编号 No.	外轮 花被片数 No. of tepals in outer whorl	内轮 花被片数 No. of tepals in inner whorl	心皮数目 No. of carpels	每心皮 胚珠数目 No. of ovules per carpel	编号 No.	外轮 花被片数 No. of tepals in outer whorl	内轮 花被片数 No. of tepals in inner whorl	心皮数目 No. of carpels	每心皮 胚珠数目 No. of ovules per carpel
1	2-3	7-10	6-8	2	6	3-4	10-13	5-7	2
2	3	6-9	5-7	2	7	3-4	6-10	3-7	2
3	2-3	5-11	5-8	2	8	2-3	5-10	4-7	2
4	2-3	6-2	4-7	2	9	3	4-8	5-7	2
5	2-3	7-13	6-8	2	10	3	5-9	4-7	2

量的腋生花(约占 10%)(图版 I:1,2)。Figlar^[5] 在星花木兰 *Magnolia stellata* (Sieb. et Zucc.) Maxim. 和二乔木兰 *Magnolia soulougeana* Soul.-Bod. 中发现了腋生花,其随机抽样统计结果显示星花木兰的腋生花占 62%,二乔木兰的腋生花占 32%。然而,King^[6] 和 Treseder^[7] 则在南亚含笑 *Michelia doltsopa* Buch.-Ham. 中发现了顶生花, Nootboom^[8] 在 *Michelia montana* Blume 中也发现了顶生花。由此可见,顶生花和腋生花同时出现在木兰属和含笑属中,顶生花不是木兰属所特有的性状,腋生花也不是含笑属所特有的性状。因此,Dandy^[9]、刘玉壶^[10-12] 和 Nootboom^[8,13,14] 将花的着生位置(顶生与腋生)作为唯一性状或主要性状来划分木兰属或木兰族与含笑属或含笑族是不自然的,值得商榷。李捷^[15] 用 27 个性状和徐风霞等^[16] 用 32 个性状进行分支分析所得出的结果均不支持顶生花的木兰族与腋生花的含笑族的划分,认为这种划分是不自然的。Qiu^[17]、Azuma^[18] 和 Kim^[19] 用 DNA 序列分析所得的分子系统树也不支持这种用花的着生位置(顶生与腋生)对木兰族与含笑族所作的划分。

3.2 表型性状的异步进化

很早以前,人们就研究发现,一个有机体的不同器官和不同部分的进化速度是不同的,且常常是极端地不同,进化趋向或者加速,或者减速。Dollo^[20] 将这种现象称之为“特化交叠 (chevauchement des specialisations)”; De Beer^[21] 称之为“镶嵌进化 (mosaic evolution)”; Takhtajan^[22] 则称之为“异步进化 (heterobathmy)”,并认为在绝大多数情况下,特别在有花植物的较原始的分类群(如木兰科 Magnoliaceae 和林仙科 Winteraceae)内,表现得最为明显。Dilcher 和 Crane^[23] 根据化石资料认为木兰科具有 1 亿年的进化历史,是较原始的类群,它既保存有许多原始性状,同时又具有许多

进化特征。我们的研究表明, 焕镛木花部数目是不稳定的、且变化的幅度较大, 雄花花被片 2-6 片, 雄蕊 81-152 片, 雌花外轮花被片 2-4 片, 内轮花被片 4-13 片, 心皮在 3-8 枚。花部数目不定数是原始性状, 定数是进化性状, 但它在性别上已由两性花进化到单性花, 在花被片数目上由 3 轮或多轮花被片进化到多数雄花只有单轮花被片, 因此, 单性花和单轮花被片是较进化性状, 而且它们的权值比花部数目高。由此可见, 与木兰科其它属相比, 焕镛木属于进化类型, 但在花部数目不定上又保留了原始性状, 这与席以珍^[20]在花粉壁超微结构的研究结果是一致的, 即单性木兰 *Kmeria septentrionalis* Dandy (即本文的焕镛木 *Woonyoungia septentrionalis* (Dandy) Law) 花粉外部形态与木兰科各属特征一致, 表明其花粉特征的原始性, 但花粉外壁超微结构显示其外壁表面具皱波状纹饰、覆盖层波浪状, 具稀疏的小穿孔, 柱状层很薄, 小柱典型、直立, 短而细, 这又表明焕镛木在木兰亚科中是一个较进化的类型。

此外, 表型性状的变异在一定程度上反映了遗传丰富程度^[25]。大幅度的花部数目变异表明焕镛木具有较丰富的遗传多样性。至于遗传多样性的分子检测及花被片数目变异的适应性意义有待进一步探索。

3.3 成立焕镛木属 *Woonyoungia* Law 的依据

J. E. Dandy^[26] 1927 年将 *Magnolia duperreana* Pierre 定为木兰科新属 *Kmeria* (Pierre) Dandy, 模式种为单性木兰 *Kmeria duperreana* (Pierre) Dandy, 产于柬埔寨, 乔木, 花单性, 单生枝顶, 雌雄同株, 佛焰苞 1 枚, 花被片 6, 两轮近相似, 内轮较小, 雄蕊多数, 花药内向开裂, 药隔线状, 伸出成短尖头, 雌蕊群无柄, 心皮多数, 每心皮 2 颗胚珠, 聚合果近果形, 成熟心皮木质, 沿腹缝线及部分背缝线开裂, 最后两瓣全裂, 种子 1-2 颗, 垂悬于丝状的假珠柄上。1931 年, 他根据秦仁昌教授 1928 年在广西罗城县东南部唐家埔海拔 300 m 林中采到的仅有雄花蕾的木兰科植物标本 (R. C. Ching 5247), 发表了单性木兰属的新种 *Kmeria septentrionalis* Dandy^[1]。刘玉壶经仔细研究后于 1997 年将其发表为一新属—焕镛木属 *Woonyoungia* Law, 模式种为焕镛木 *Woonyoungia septentrionalis* (Dandy) Law。本文的观察结果表明, 焕镛木为常绿乔木, 花单性, 单生枝顶, 雌雄异株, 成熟雄花的花被片多数为 1 轮, 稀两轮, 雌花的两轮花被片极不相似, 外轮花被片倒卵形, 内轮线状倒披针形, 雌蕊群无柄, 聚合果近果形, 成熟心皮革质, 沿背缝线开裂, 种子 1-2 颗, 垂悬于丝状的假珠柄上。单性木兰属 (*Kmeria*) 则雌雄同株, 花被片两轮近相似, 成熟心皮木质, 沿腹缝线及部分背缝线开裂, 最后两瓣全裂^[4, 26]。由此可见, 焕镛木属与单性木兰属亲缘较近, 但两者仍较易区分。焕镛木属从单性木兰属中独立出来, 能更清楚地体现木兰科的进化脉络: 两性花→雌性两性花异株 (见于拟单性木兰属 *Parakmeria*)→单性同株 (见于单性木兰属 *Kmeria*)→单性异株 (见于焕镛木属 *Woonyoungia*)。Nootboom^[27] 以分子性状为主要依据, 将木兰科的大多数属进行归并, 在确定属的界限时过于强调属间的绝对差异。吴征镒等^[28] 认为, 大属观念未能体现出木兰科较晚期的进化历程和它的进化层次, 且过于笼统, 看不出以形态-地理为主的进化脉络和扩散迁移路线。

参考文献:

- [1] Dandy J. E. Four new Magnolieae from Kwangsi [J]. J Bot, 1931, 69: 231-233.
- [2] 刘玉壶, 庞成发, 陈忠毅, 等. 单性木兰的重新发现 [J]. 植物杂志, 1987, (5): 17.
- [3] 刘玉壶, 周仁章, 曾庆文. 木兰科植物及其珍稀濒危种类的迁地保护 [J]. 热带亚热带植物学报, 1997, 5(2): 1-12.
- [4] 刘玉壶. 焕镛木属—中国木兰科一新属 [J]. 植物研究, 1997, 17(4): 353-356.
- [5] Figlar R. B. Proleptic branch initiation in *Michelia* and *Magnolia* subgenus *Yulania* provides basis for combinations in subfamily

- Magnolioideae [A]. In: Liu Y H, Fan H M, Chen Z Y, et al. Proceedings of the International Symposium of the Family Magnoliaceae [C]. Beijing: Science Press, 2000, 14–25
- [6] King G. The Magnoliaceae of British India [J]. Ann Roy Bot Gard, Calcutta, 1891, 3: 197–223.
- [7] Treseder N G. Magnolias [M]. London: Faber & Faber, 1978, 139.
- [8] Nooteboom H P. Notes on Magnoliaceae [J]. Blumea, 1985, 31: 65–121.
- [9] Dandy J E. Revised survey of the genus *Magnolia* together with *Manglietia* and *Michelia* [A]. In: Treseder N G. Magnolias [M]. London: Faber and Faber, 1978, 29–37.
- [10] 刘玉壶. 木兰科分类系统的初步研究 [J]. 植物分类学报, 1984, 22 (2): 89–109.
- [11] 刘玉壶, 夏念和, 杨惠秋. 木兰科 (Magnoliaceae) 的起源、进化和地理分布 [J]. 热带亚热带植物学报, 1995, 3(4): 1–12.
- [12] Liu Y H. Studies on the phylogeny of Magnoliaceae [A]. In: Liu Y H, Fan H M, Chen Z Y, et al. Proceedings of the International Symposium of the Family Magnoliaceae [C]. Beijing: Science Press, 2000, 3–13.
- [13] Chen B L, Nooteboom H P. Notes on Magnoliaceae III [J]. Ann Miss Bot Gard, 1993, 80 (4): 999–1104.
- [14] Nooteboom H P. Magnoliaceae [A]. In: Kubitzki K, Rohrer J G, Bittrich V. The Families and Genera of Vascular Plants (vol. II) [M]. New York: Springer-Verlag, 1993, 391–401.
- [15] 李捷. 木兰科植物的分支分析 [J]. 云南植物研究, 1997, 19 (4): 342–356.
- [16] 应凤霞, 陈忠毅, 张奕湘. 木兰科的分支分析 [J]. 热带亚热带植物学报, 2000, 8 (3): 207–214.
- [17] Qiu Y L, Chase M W, Parks C R. A chloroplast DNA phylogenetic study of the eastern Asia–eastern North America disjunct section *Rythidispermum* of *Magnolia* (Magnoliaceae) [J]. Amer J Bot, 1995, 82: 1582–1588.
- [18] Azuma H, Thien L B, Kawano S. Molecular phylogeny of *Magnolia* (Magnoliaceae) inferred from cpDNA sequences and evolutionary divergence of the floral scents [J]. J Plant Res, 1999, 112: 291–306.
- [19] Kim S, Park C W, Kim Y D, et al. Phylogenetic relationships in family Magnoliaceae inferred from *ndhF* sequences [J]. Amer J Bot, 2001, 88 (4): 717–728.
- [20] Dollo L. Les lois de l'évolution [J]. Bull. Soc. Belg. Geol., 1893, 7: 164–166.
- [21] De Beer G R. *Archaeopteryx lithographica* [A]. In: A Study Based upon the British Museum Specimen [M]. London: British Museum (Nat. Hist.), 1954.
- [22] Takhtajan A. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) [J]. Bot Rev, 1980, 46(3): 226–347.
- [23] Dilcher D L, Crane P R. *Archaeanthus*: an early angiosperm from the Cenomanian of the western interior of North America [J]. Ann Miss Bot Gard, 1984, 71: 351–383.
- [24] 席以珍, 张玉龙, 林祁, 等. 单性木兰花粉壁超微结构的研究 [J]. 植物研究, 2000, 20 (4): 385–388.
- [25] 黄仅全, 郭友好, 吴艳, 等. 鹅掌楸的花部数量变异与结实率 [J]. 植物学报, 1998, 40 (1): 22–27.
- [26] Dandy J E. The genera of Magnoliaceae [J]. Kew Bull, 1927, (7): 257–264.
- [27] Nooteboom H P. Different looks at the classification of the Magnoliaceae [A]. In: Liu Y H, Fan H M, Chen Z Y, et al. Proceedings of the International Symposium of the Family Magnoliaceae [C]. Beijing: Science Press, 2000, 26–37.
- [28] Wu Z Y, Lu A M, Tang Y C. A comprehensive study of “Magnoliidae” sensu lato — with special consideration on the possibility and the necessity for proposing a new “polyphyletic- polychronic- polytopic” system of angiosperms [A]. In: Zhang A L, Wu S G. Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants [C]. Beijing: China Higher Education Press, and Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1998, 269–334.

图版说明

图版 I

1. 具腋生花的雄花花枝; 2. 具腋生花的雌花花枝; 3. 具 2 花被片的雄花; 4. 具 3 花被片的雄花; 5. 具 4 花被片的雄花; 6. 具 5 花被片的雄花; 7. 具 6 花被片的雄花; 8. 具 2 花被片的雌花; 9. 具 3 花被片的雌花; 10. 具 4 花被片的雌花。

Explanation of plate

Plate I

1. The male flower branch with an axillary flower; 2. The female flower branch with an axillary flower (dry specimen); 3. 2-tepal male flower; 4. 3-tepal male flower; 5. 4-tepal male flower; 6. 5-tepal male flower; 7. 6-tepal male flower; 8. 2-tepal female flower; 9. 3-tepal female flower; 10. 4-tepal female flower