

· 研究报告 ·

铁木属(桦木科)花序及花的形态发生

张力凡¹, 周繇¹, 任保青², 梁宇¹, 王雯雯¹, 陈之端³, 朱俊义^{1*}

¹通化师范学院生命科学学院, 通化 134002; ²山西太山植物园, 太原 030025

³中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093

摘要 在扫描电镜下观察了桦木科(Betulaceae)铁木属花序和花的形态发生过程。结果显示, 铁木雌花序由多个小聚伞花序螺旋状排列组成。每个小花序原基分化出1枚初级苞片和一团小花序原基分生组织, 由小花序原基分生组织分化形成1对次级苞片和2个花原基, 每个花原基分化出2个或3个心皮原基, 形成二心皮或三心皮雌蕊, 雌蕊基部有1层环状花被原基。雄花序为柔荑状, 由多个小聚伞花序螺旋状排列组成。每个小花序原基分化出1枚初级苞片和一团小花序原基分生组织, 由小花序原基分生组织分化出3个花原基分区, 位于中央的花原基分区, 分化形成5–6枚雄蕊原基, 两侧的花原基分区, 分别分化形成3–4枚雄蕊原基, 雄蕊原基分化形成四药囊雄蕊。雄蕊原基纵裂, 但花丝纵裂没有达到基部。

关键词 铁木属, 花器官, 形态发生

张力凡, 周繇, 任保青, 梁宇, 王雯雯, 陈之端, 朱俊义 (2015). 铁木属(桦木科)花序及花的形态发生. 植物学报 50, 675–682.

桦木科(Betulaceae)植物为典型的风媒传粉植物, 具柔荑花序、花被小、花粉粒多、花丝伸长生长及先花后叶等风媒传粉特征。此外在花柱形态和功能方面还表现出对风媒传粉的高度适应, 即桦木科植物的二心皮雌蕊的柱状花柱的柱头不发达, 传粉时, 花柱表皮细胞能执行柱头的功能, 接受花粉粒, 为花粉粒萌发提供场所和萌发条件(朱俊义等, 2014c)。许多学者对桦木科的系统演化作了深入研究(Abbe, 1935, 1938, 1974; Stern, 1973; Meeuse, 1975a, 1975b, 1975c; Chen, 1992; 陈之端, 1994a, 1994b; Chen et al., 1999; 陈之端等, 2001)。近年来, 人们利用扫描电镜技术对桦木科植物花器官发生发育也作了大量研究。陈之端等(2001)研究鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)和虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)雌花序发育过程。朱俊义和陆静梅(2008)研究东北桤木(*Alnus mandshurica*)和辽东桤木(*A. sibirica*)的雌、雄花序发育过程。Lin等(2010)研究西桦(*Betula alnoides*)的雌、雄花序发育过程。张力凡等(2013)研究了平欧榛子(*Corylus heterophylla* × *C. avellana*)的雌、雄花序发育过程。朱俊义等(2014a, 2014b)研究了榛(*Corylus heterophylla*)、毛榛(*C. mandshurica*)、滇榛(*C.*

yunnanensis)和千金榆(*Carpinus cordata*)的雌、雄花序发育过程。桦木属(*Betula*)、桤木属(*Alnus*)、榛属(*Corylus*)、虎榛子属(*Ostryopsis*)和鹅耳枥属(*Carpinus*)的花器官发育过程的系统研究结果表明, 桦木科植物属间花器官在早期发育阶段存在着区别(表1, 表2), 这些特征可以为属级划分提供依据。鉴于桦木科6属目前仅有铁木属植物花器官发育的研究尚未见报道, 本研究结果对理解桦木科系统发育及探讨桦木科属间系统演化关系有重要参考价值。

1 材料与方法

1.1 实验材料

铁木(*Ostrya japonica* Sarg.) (任保青001)取自中国科学院昆明植物研究所院内, 海拔2 000 m。取材时间为2012年5月1日至9月30日。每4天采集1次雌、雄花序, 并用FAA固定液固定, 主要用于观察花器官发育过程。凭证标本保存于通化师范学院生命科学学院植物标本室。于2013年3月采集铁木带有雌花序的枝条, 将其插入水中, 用透明的塑料袋罩住, 并置于阳光充足的实验室内, 室内温度一般为20°C左右。待

收稿日期: 2014-10-13; 接受日期: 2014-12-28

基金项目: 国家自然科学基金(No.31170180, No.31270268)和国家重大科学研究计划(No.2014CB954100)

* 通讯作者。E-mail: swx0527@163.com

表1 桦木科雌性花序及花器官的属间比较**Table 1** A comparison of female flower and cymule among genera in Betulaceae

	<i>Alnus</i>	<i>Betula</i>	<i>Corylus</i>	<i>Ostryopsis</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Ostrya</i>
No. of primary bract	1	1	1	1	1	1
No. of secondary bract	2 (laminar)	2 (laminar)	2 (leaf-shaped)	2 (leaf-shaped)	2 (leaf-shaped)	2 (leaf-shaped)
No. of tertiary bract	2	0	0	0	0	0
No. of female flower primordium	2	3	2	2	2	2
No. of carpel	2	2	2	2	2 or 3	2 or 3
No. of tepal of female flower	0	2 (undeveloped)	1 (circular)	1 (circular)	1 (circular)	1 (circular)

表2 桦木科雄性花序及花器官的属间比较**Table 2** A comparison of male flower and cymule among genera in Betulaceae

	<i>Alnus</i>	<i>Betula</i>	<i>Corylus</i>	<i>Ostryopsis</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Ostrya</i>
No. of primary bract	1	1	1	1	1	1
No. of secondary bract	2	2	2	0	0	0
No. of tertiary bract	2	0	0	0	0	0
No. of male flower primordium	3	3	3 MP zones	3 MP zones	3 MP zones	3 MP zones
No. of stamen primordium (each flower)	4	2	4 (2 in lateral side, 2 in the center)	4 (2 in lateral side, 2 in the center)	8 (4 in lateral side, 4 in the center)	12 (6 in lateral side, 6 in the center)
No. of stamen primordium (each cymule)	12	6	4	4	8	12
No. of tepal of male flower	4	4	0	0	0	0
Filament	Shallow split	Shallow split	Split to the base and separate	Shallow split	Shallow split	Shallow split

雌花开放后,从第2天开始,连续采集雌花序3天,每天2次,用FAA固定液固定,主要用于观察雌蕊柱头发育特征(朱俊义等,2014b)。

1.2 实验方法

在体视镜下解剖实验材料。选取适于观察的材料在无水乙醇中脱水30分钟,放入丙酮内30分钟,再放入醋酸异戊酯内20分钟,然后进行临界点干燥。把样品固定在样品台上,进行离子溅射镀金膜。在HITACHI S-3000N型扫描电子显微镜下观察并拍照(朱俊义等,2008,2014b)。

2 结果与讨论

2.1 雌性花器官发育过程

发育成熟的铁木雌花序由芽鳞包被越冬,雌花序芽1-2个位于雄花序的下方,每个雌花序由多个小花序螺旋状紧密排列组成。花芽长一般为0.8 cm,直径为

0.4 cm。雌花序的发生时间在6月上旬。

雌花序原基圆柱状,分化出多个呈螺旋状排列的小花序原基并逐渐形成小花序(图1A-E)。小花序原基先分化出1个初级苞片和位于其基部的近球形的小花序原基分生组织(图1B-F)。小花序原基分生组织逐渐呈哑铃状分化,并形成1对相对排列的次级苞片原基(图1G-I)。同时,中央部分开始凹陷,次级苞片原基向内侧呈非封闭的环状分化(图1J)。逐渐分开的小花序原基分生组织在次级苞片包围的中央部分分化形成球形的小花原基,球形的小花原基最初呈平行排列,随着发育的进行,次级苞片形成均等的非联合状,包被着花原基(图1K-M)。每个球形的小花原基分化形成2或3个心皮原基,并分化一环状的花被原基(图1N-R)。心皮原基向上分化形成2或3个柱状花柱(图1S, T),形成二心皮或三心皮雌蕊,花被原基形成环状的花被(图1U-X)。同时,可见三心皮雌蕊柱头退化现象(图1R, U, V)。发育成熟的雌蕊的柱头表皮细胞在传粉时形成乳突(图1Y-A₁)。

2.2 雄性花器官发育过程

发育成熟的铁木雄花序裸露越冬, 2个雄花序位于雌花序的上部, 花序长一般为2 cm, 直径在0.5 cm左右。雄花序的发生时间在6月下旬。

首先是雄花序原基呈圆柱状伸长生长, 并分化出呈螺旋状排列的球形小花序原基(图2A)。随着雄花序的分化, 球形小花序原基在远轴面分化出1个初级苞片和近球形小花序原基分生组织(图2B)。

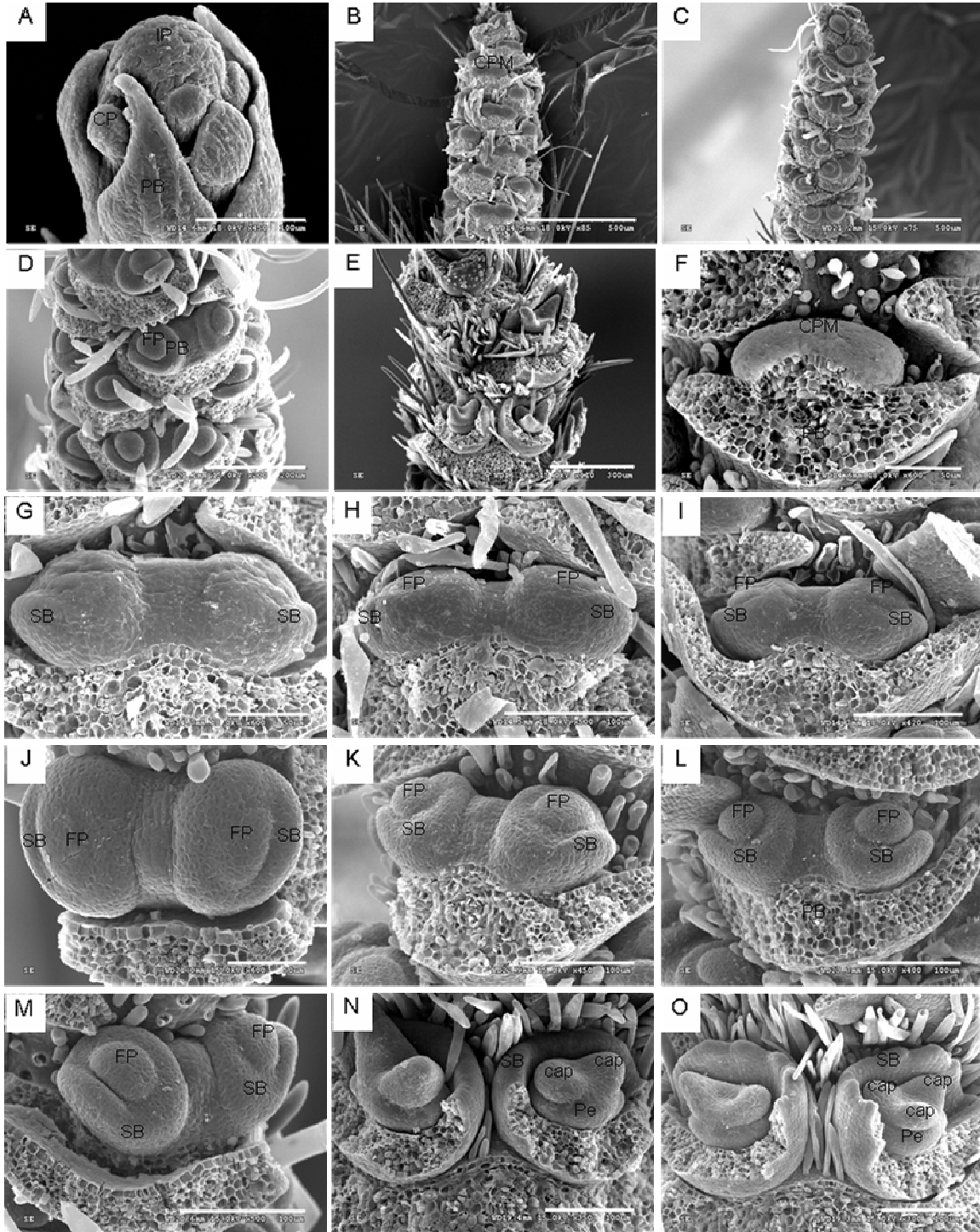


图1
Figure 1

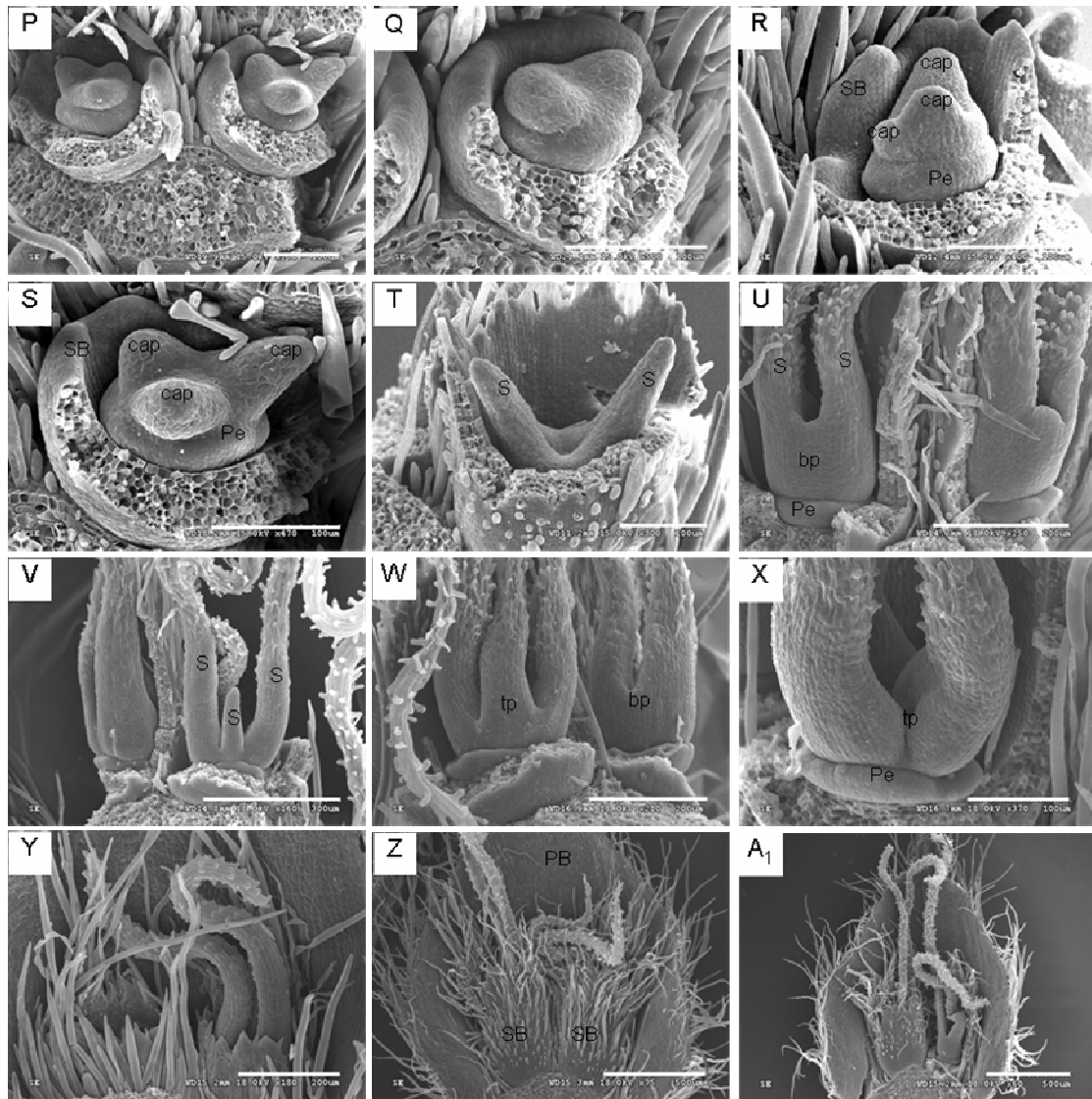


图1 铁木雌性花器官发育过程

(A) 雌花序原基及分化的呈螺旋排列的小花序原基; (B)–(E) 雌花序发育过程; (F) 小花序原基分生组织; (G)–(M) 小花序原基分生组织形成2朵小花的过程, 其中, 次级苞片和花原基逐渐形成; (N)–(P) 2朵小花分化形成, 其中, 每个花原基分化出2个或3个心皮; (Q)–(T) 由心皮原基形成雌蕊过程; (U)–(X) 发育成熟的二心皮或三心皮雌蕊; (Y)–(A₁) 发育成熟的雌蕊柱头表皮细胞形成乳突。PB: 初级苞片和初级苞片原基; S: 花柱; CP: 小花序原基; CPM: 小花序原基分生组织; FP: 花原基; IP: 花序原基; Pe: 被片和被片原基; cap: 心皮原基; bp: 二心皮雌蕊; tp: 三心皮雌蕊; SB: 次级苞片和次级苞片原基。(A), (D), (U), (W), (Y) Bar=200 μm; (B), (C), (Z), (A₁) Bar=500 μm; (E), (V) Bar=300 μm; (F), (G), (J) Bar=50 μm; (H), (I), (K)–(T), (X) Bar=100 μm

Figure 1 Morphogenesis of female reproductive organs in *Ostrya japonica*

(A) Female inflorescence and cymule primordia arranged in a spiral configuration; (B)–(E) The growth process of female inflorescence; (F) Cymule primordium meristem; (G)–(M) The forming progress of cymule primordium meristem differentiated into two flowers; the secondary bract and flower primordia formed gradually; (N)–(P) Two flowers were differentiated, two or three carpels differentiated from each flower primordium; (Q)–(T) Pistil differentiated from carpel primordium; (U)–(X) Mature bicarpellary pistil or tricarpellary pistil; (Y)–(A₁) Papillae formed on stigma epidermal cells of mature pistil. PB: Primary bract and primary bract primordium; S: Style; CP: Cymule primordium; CPM: Cymule primordium meristem; FP: Flower primordium; IP: Inflorescence primordium; Pe: Perigone and perigone primordium; cap: Carpel and carpel primordium; bp: Bicarpellary pistil; tp: Tricarpellary pistil; SB: Secondary bract and secondary bract primordium. (A), (D), (U), (W), (Y) Bar=200 μm; (B), (C), (Z), (A₁) Bar=500 μm; (E), (V) Bar=300 μm; (F), (G), (J) Bar=50 μm; (H), (I), (K)–(T), (X) Bar=100 μm

小花序原基分生组织分化出3个花原基分区(图2C-F)。首先, 位于中央的花原基分区, 分化形成5-6枚雄蕊原基, 之后两侧的花原基分区, 分别又分化形

成3-4枚雄蕊原基(图2G-O)。近球形的雄蕊原基纵裂分化成基部相连的两部分(图2P-R), 初级苞片内侧基部生有大量的纤毛(图2R)。纵裂的雄蕊原基继续

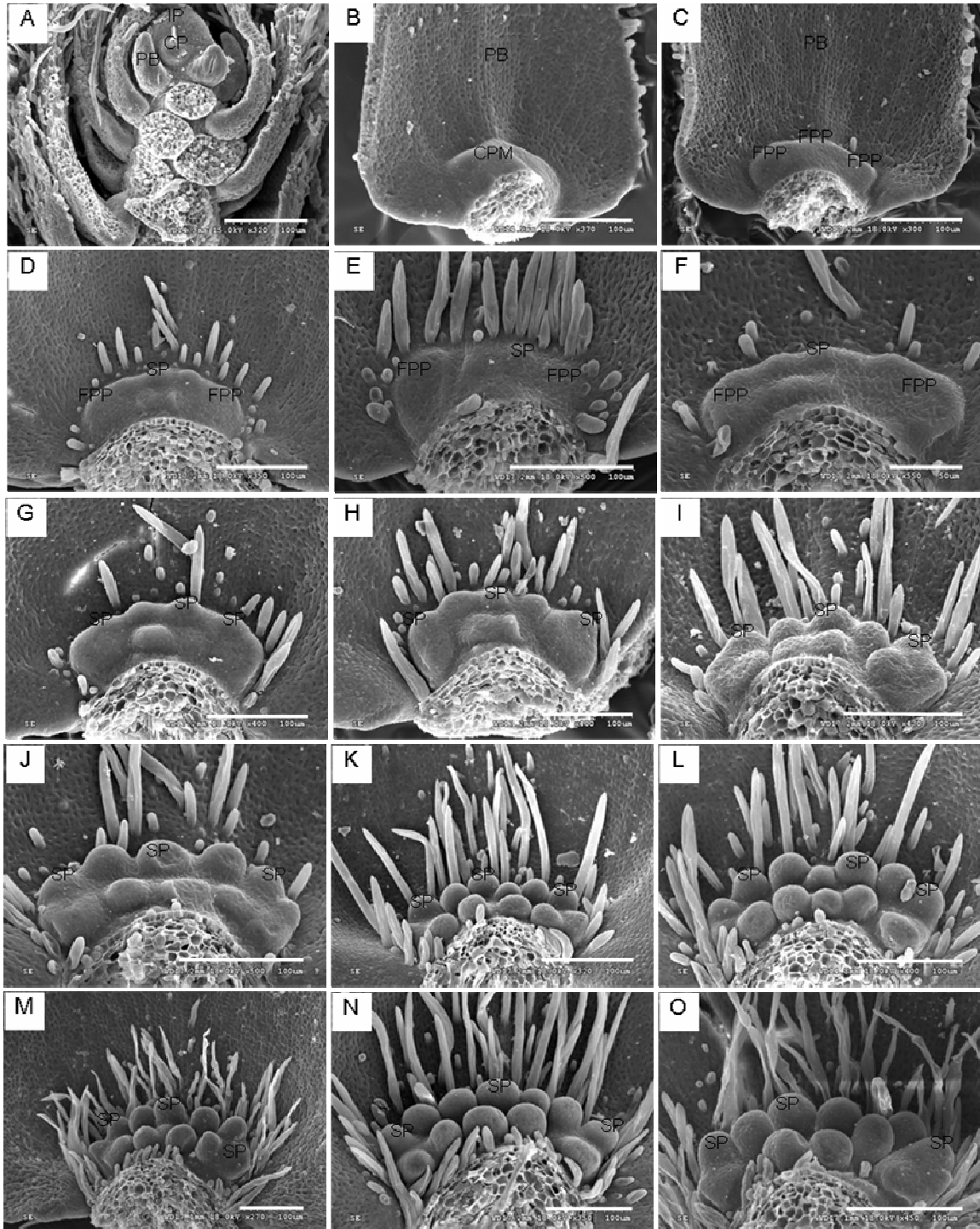


图2
Figure 2

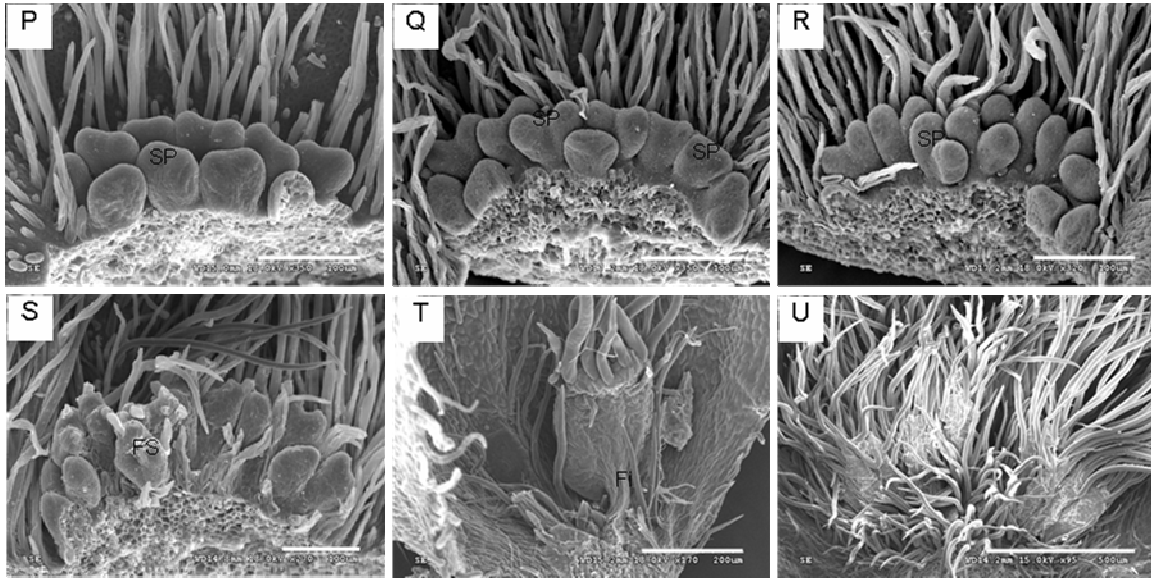


图2 铁木雄性花器官发育过程

(A) 雄花序原基及分化的呈螺旋排列的小花序原基; (B) 小花序原基分生组织和初级苞片; (C) 小花序原基分生组织分化出3个花原基分区; (D)–(O) 花原基分区分化出12–14个近球形的雄蕊; (P)–(S) 雄蕊原基开始分化形成雄蕊; (T)–(U) 发育成熟的雄蕊, 花药药囊顶端具大量的纤毛。PB: 初级苞片和初级苞片原基; CP: 小花序原基; CPM: 小花序原基分生组织; IP: 花序原基; FPP: 花原基分区; SP: 雄蕊和雄蕊原基; FS: 四药囊雄蕊; Fi: 花丝。(A)–(E), (G)–(S) Bar=100 μm; (F) Bar=50 μm; (T) Bar=200 μm; (U) Bar=500 μm

Figure 2 Morphogenesis of male reproductive organs in *Ostrya japonica*

(A) Male inflorescence and cymuleprimordia arranged in a spiral configuration; (B) Cymuleprimordium meristem and primary bract; (C) Three primordium partitions differentiated from the cymuleprimordium meristem; (D)–(O) 12–14 nearly spherical stamens differentiated from primordium partitions; (P)–(S) Stamen primordia differentiated into stamens; (T)–(U) Mature stamen with a large number of cilia on the top of anther sac. PB: Primary bract and primary bract primordium; CP: Cymuleprimordium; CPM: Cymuleprimordium meristem; IP: Inflorescence primordium; FPP: Flower primordium partitions; SP: Stamen and stamen primordium; FS: Four-sacs stamen; Fi: Filament. (A)–(E), (G)–(S) Bar=100 μm; (F) Bar=50 μm; (T) Bar=200 μm; (U) Bar=500 μm

发育, 形成具4个药囊的雄蕊(图2S)。入冬前, 每个雄性小花序有1个初级苞片和12枚左右的四药囊雄蕊, 雄蕊顶端有大量的纤毛, 花丝纵裂至2/4 (图2T, U)。

2.3 讨论

Abbe (1935, 1938, 1974)认为桦木科植物的雌、雄花序均为柔荑花序, 组成柔荑花序的小花序为小聚伞花序。本研究结果表明, 铁木花序发生过程中, 1个雌性小花序原基分化形成1枚初级苞片、1对次级苞片、2个花原基, 相当于二歧聚伞花序; 1个雄性小花序原基分化形成1枚初级苞片和3个花原基分区, 2个花原基分区位于两侧, 1个花原基分区位于中央, 也相当于二歧聚伞花序, 并且, 雌、雄小花序均呈螺旋状排列。因此, 铁木的花序类型与Abbe的描述一致。在铁

木雄花序发育过程中, 没有明显的花原基出现, 但可以清晰地看到一个小聚伞花序由3个花原基分区组成, 这在成熟结构中是难以看到的, 说明从观察花器官微形态结构角度, 研究植物体类群的系统演化有重要意义。植物的每朵花都是不同进化阶段特征的混合体, 对花的发生和发育过程的研究可以发现早期进化的轨迹, 即个体发育反映系统发育的事实, 因而可以为系统发育的研究提供重要线索(Endress, 1991)。崔永坤等(2011)通过观察基部被子植物雪香兰(*Hedysmum orientale*)的花器官发育过程, 认为其穗状花序实质上是1朵雄花, 由数百枚雄蕊在轴上呈螺旋状排列组成, 十分类似于裸子植物的雄球花, 是一种原始性状。铁木(*Ostrya japonica*)与鹅耳枥属千金榆(*Carpinus cordata*)的雄性花发育相似, 只是千金榆

位于两侧的花原基分区分别发育为2枚雄蕊, 位于中央的花原基分区发育为4枚雄蕊(朱俊义等, 2014b)。鹅耳枥属(*Carpinus*)和铁木属(*Ostrya*)每个小雄花序出现3个花原基分区, 而桤木属(*Alnus*)和桦木属(*Betula*)每个小雄花序出现3个花原基, 并形成3朵小花(朱俊义等, 2008; Lin et al., 2010), 虎榛子属(*Ostryopsis*)和榛属(*Corylus*)每个小雄花序没有出现花原基分区和花原基, 而直接出现雄蕊原基(朱俊义等, 2014a)。相比之下, 证明了桦木科6属间雄性小花序的系统演化过程, 表明小花出现了退化现象。

Abbe (1935, 1938, 1974)研究认为, 铁木属的雌性小花序具7枚苞片, 其中含1枚初级苞片、2枚次级苞片和4枚三级苞片。根据初级苞片原基、次级苞片原基、三级苞片原基、被片原基发生的位置和时期及顺序, 铁木雌性小花序应具有2个二心皮或三心皮雌蕊, 花基部具一环状的花被, 具3枚苞片(其中1枚初级苞片、2枚次级苞片, 无三级苞片)。铁木的2个次级苞片原基发生于小花序原基分生组织的两侧, 呈对称状, 每朵小花仅有1个次级苞片原基, 并逐渐呈环状和壳状分化, 这与鹅耳枥属和虎榛子属很相似(陈之端等, 2001; 朱俊义等, 2014b), 但榛属的花丝纵裂至基部(朱俊义等, 2014a)。与桤木属、桦木属也不相同, 桤木属具2枚次级苞片和2枚三级苞片, 均发生于小花序原基的远轴面, 发育成片状结构。而桦木属具2枚次级苞片, 发生于小花序原基的远轴面, 发育成片状结构, 无三级苞片。据此结果, 建议将榛属单列为榛族, 将虎榛子与鹅耳枥属和铁木属列为鹅耳枥族, 以上划分也与根据DNA序列研究得出桦木科系统发育的结果一致(Chen et al., 1999)。

本研究发现铁木既有二心皮雌蕊, 又有三心皮雌蕊, 在同一小花序中的2个雌蕊可以都是二心皮雌蕊, 或都是三心皮雌蕊, 或一个是二心皮雌蕊, 另一个是三心皮雌蕊。二心皮雌蕊的心皮原基相对排列, 而三心皮雌蕊的心皮原基均匀呈120°排列。同时, 在实验中也观察到三心皮雌蕊中有心皮退化的痕迹, 退化消失的心皮靠近次级苞片腹面一侧, 与Abbe (1935, 1938, 1974)的观察结果一致。在铁木属中同时出现二心皮和三心皮雌蕊现象, 证明了桦木科6属之间确实存在由三心皮演化为二心皮雌蕊的系统演化过程, 此现象应作为研究桦木科属间系统演化的重要性状之一。

Hjelmqvist (1948)认为二心皮子房的不同定位方式可能与子房的扭曲有关。在本实验中观察到铁木同一小花序的2个花原基从最早阶段的平行排列, 逐渐沿花序轴呈一定角度排列, 直到互成直角这一全过程, 这种现象的出现主要是花序各组成部分要达到空间位置利用的最优化, 支持了Hjelmqvist的观点。

参考文献

- 陈之端 (1994a). 桦木科植物的系统发育和地理分布. 植物分类学报 **32**, 1-31.
- 陈之端 (1994b). 桦木科植物的系统发育和地理分布(续). 植物分类学报 **32**, 101-153.
- 陈之端, 邢树平, 梁汉兴, 路安民 (2001). 鹅耳枥和虎榛子(桦木科)雌性生殖器官的形态发生. 植物学报 **43**, 1110-1114.
- 崔永坤, 徐启江, 孙永华, 孟征 (2011). 基部被子植物雪香兰(金粟兰科)单性花的形态发生和发育. 植物学报 **46**, 489-497.
- 张力凡, 朱俊义, 沈鹏, 任保青, 梁宇 (2013). 平欧榛子花序及花器官发育. 通化师范学院学报(自然科学) **34**(6), 61-63.
- 朱俊义, 陆静梅 (2008). 桤木属花序和花的形态发生. 植物分类学报 **46**, 641-650.
- 朱俊义, 张力凡, 沈鹏, 任保青, 梁宇, 陈之端 (2014a). 榛属(桦木科)花序及花的形态发生. 植物分类与资源学报 **36**, 433-442.
- 朱俊义, 张力凡, 沈鹏, 任保青, 梁宇, 陈之端 (2014b). 千金榆花序及花器官发育. 植物研究 **34**, 170-176.
- 朱俊义, 张力凡, 沈鹏, 任保青, 梁宇, 陈之端 (2014c). 桦木科植物花柱适应风媒传粉的特征. 植物学报 **49**, 524-538.
- Abbe EC (1935). Studies in the phylogeny of the Betulaceae. I. Floral and inflorescence anatomy. *Bot Gaz* **97**, 1-67.
- Abbe EC (1938). Studies in the phylogeny of the Betulaceae. II. Extremes in the range of variation of floral and inflorescence morphology. *Bot Gaz* **99**, 431-469.
- Abbe EC (1974). Flowers and inflorescences of the "Amentiferae". *Bot Rev* **40**, 159-261.
- Chen ZD (1992). Phylogenetic analyses and geographical distribution of Betulaceae. Ph. D. dissertation. Beijing: Chinese Academy of Sciences Institute of Botany.
- Chen ZD, Manchester SR, Sun HY (1999). Phylogeny and evolution of the betulaceae as inferred from DNA se-

- quences, morphology, and paleobotany. *Am J Bot* **86**, 1168–1181.
- Endress PK, Stumpf S** (1991). The diversity of stamen structures in “Lower” Rosidae (Rosales, Fagales, Proteales, Sapindales). *Bot J Linn Soc* **107**, 217–293.
- Hjelmqvist H** (1948). Studies on the floral morphology and phylogeny of the Amentiferae. *Bot Not* (Suppl.) **2**, 1–171.
- Lin RZ, Zeng J, Chen ZD** (2010). Organogenesis of reproductive structures in *Betulaalnoides* (Betulaceae). *Int J Plant Sci* **171**, 586–594.
- Meeuse ADJ** (1975a). Floral evolution in the Hamamelididae. I. General assessment of the probable phylogeny and taxonomic position of the group. *Acta Bot Neerl* **24**, 155–164.
- Meeuse ADJ** (1975b). Floral evolution in the Hamamelididae. II. Interpretative floral morphology of the Amentiferae. *Acta Bot Neerl* **24**, 165–179.
- Meeuse ADJ** (1975c). Floral evolution in the Hamamelididae. III. Hamamelidales and associated groups including Urticales, and final conclusions. *Acta Bot Neerl* **24**, 181–191.
- Stern WL** (1973). Development of the amentiferous concept. *Brittonia* **25**, 316–333.

Morphogenesis of Inflorescence and Flower in *Ostrya* (Betulaceae)

Lifan Zhang¹, You Zhou¹, Baoqing Ren², Yu Liang¹, Wenwen Wang¹, Zhiduan Chen³, Junyi Zhu^{1*}

¹School of Life Sciences, Tonghua Normal University, Tonghua 134002, China; ²Shanxi Taishan Botanical Garden, Taiyuan 030025, China; ³State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract The morphogenesis of inflorescence and flowers of *Ostrya* was observed by scanning electron microscopy. The female inflorescence of *Ostrya japonica* is composed of multiple cymules arranged in a spiral configuration. Each cymule primordium differentiates one primary bract and one cluster of cymule primordium meristem. One secondary bract and two flowers were differentiated from each cymule meristem. Each flower primordium differentiated into two or three carpels, forming a bicarpellary or tricarpellary pistil. Each flower has one layer perianth at the base of the pistil. The male inflorescences were catkin-like, composed of multiple cymules arranged in a spiral configuration. Each cymule primordium differentiated into one primary bract and one cluster of cymule primordium meristem. Three flower partitions differentiated from each cymule primordium. The central partition was differentiated into five or six stamens, and each side partition differentiated into three to four stamens. In the process of the stamen differentiating into four anther sacs, the young stamen began a longitudinal fissure, but the filament was not divided into the base.

Key words *Ostrya*, floral organs, morphogenesis

Zhang LF, Zhou Y, Ren BQ, Liang Y, Wang WW, Chen ZD, Zhu JY (2015). Morphogenesis of inflorescence and flower in *Ostrya* (Betulaceae). *Chin Bull Bot* **50**, 675–682.

* Author for correspondence. E-mail: swx0527@163.com