

# 樟科(Lauraceae)部分属种雌蕊群维管 分布格局及其系统学意义

王中生 方炎明 樊汝汶

(南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037)

**摘要:** 运用石蜡切片技术, 对樟科的紫楠 [*Phoebe sheareri* (Hemsl.) Gamble]、浙江楠 (*Ph. chekiangensis* C. B. Shang)、香樟 [*Cinnamomum camphora* (Linn.) Presl.]、浙江桂 (*C. chekiangensis* Nakai)、细叶香桂 (*C. subavenium* Miq.)、江浙山胡椒 (*Lindera chienii* Cheng)、钓樟 (*L. reflexa* Hemsl.)、狭叶山胡椒 (*L. angustifolia* Cheng)、乌药 [*L. aggregata* (Sims) Kosterm.]、红脉钓樟 (*L. rubronervia* Gamble) 和山苍子 [*Litsea cubeba* (Lour.) Pers.] 等 4 属 11 种植物雌蕊群的维管分布格局进行了连续解剖观察, 结果表明, 成熟雌蕊群仅有 1 枚心皮, 具 1 背缝维管束、1 腹缝维管束 (部分保留 2 束), 并有可能是由具多数离生心皮 (或多或少不同程度趋向联合), 且各心皮具数枚胚珠的祖先类群经历心皮数目、胚珠数目的逐步减少所形成的假单基数合生心皮 (假单心皮)。这一结果及推论不仅与 Cronquist 等关于樟科雌蕊群的观点相吻合, 而且对樟科雌蕊群的系统发育作了进一步阐述。观察还发现樟科植物心皮结构的原始性, 即心皮远轴端未真正愈合。

**关键词:** 樟科; 雌蕊群; 维管分布格局; 系统发育

**中图分类号:** Q949.747.5; Q944.58 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-0978(2000)02-0040-05

**Vascular patterns and systematic significance of gynoecia in some genera and species of Lauraceae**  
WANG Zhong-sheng, FANG Yan-ming, FAN Ru-wen (College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037), *J. Plant Resour. & Environ.* 2000, 9(2): 40~44

**Abstract:** Through the gynoecium successive sections, vascular patterns were investigated for 11 Lauraceous species in four genera, e. g. *Phoebe sheareri* (Hemsl.) Gamble, *Ph. chekiangensis* C. B. Shang, *Cinnamomum camphora* (Linn.) Presl., *C. chekiangensis* Nakai, *C. subavenium* Miq., *Lindera chienii* Cheng, *L. reflexa* Hemsl., *L. angustifolia* Cheng, *L. aggregata* (Sims) Kosterm., *L. rubronervia* Gamble, *Litsea cubeba* (Lour.) Pers. The results suggested that the gynoecium with pattern of 1 dorsal vascular bundle and 1 ventral vascular bundle (sometimes bifurcated) has the monomerous character (but pseudomonomerous), which indicate that the gynoecium of modern Lauraceae is possibly evolved from polycarpellary gynoecia of the ancestor. This conclusion supports A. Cronquist's opinion concerning the Lauraceae gynoecia. Further phylogenetic deduction was also presented for this group. In addition, the Lauraceous carpels, which may not substantively fuse abaxially, were demonstrated to be primitive.

**Key words:** Lauraceae; gynoecium; vascular pattern; phylogeny

在被子植物系统中, 樟科(Lauraceae)作为一泛热带分布类群, 在生态、经济等方面均具较高价值, 一直受到众多植物学家的重视。樟科植物约有 50 个属, 2 500~3 000 个种。Van Der Werff(1991)曾这样评价樟科:“樟科名声之大, 应归功于其难以鉴别之特点”<sup>[1]</sup>。在植物界, 樟科系统分类至今未达成共识<sup>[1~3]</sup>。

花的雌蕊群特征在樟科分类中是一重要性状,

但关于子房的心皮数目, 一直存在分歧。Kostermans 等认为樟科雌蕊群由 3 心皮合生而成<sup>[4]</sup>。Cronquist 认为是单一心皮结构, 是由其祖先类群的多个离生心皮在进化过程中心皮数目逐渐减

收稿日期: 1999-12-13

作者简介: 王中生, 男, 1972 年 10 月生, 安徽桐城人, 南京林业大学森林资源与环境学院博士生, 工作单位: 江苏省·中国科学院植物研究所, 主要从事结构、发育植物学研究。

少而形成的<sup>[5]</sup>;《中国植物志》(第三十一卷)则描述樟科雌蕊群是由3心皮合生(或可能如此)<sup>[6]</sup>;现代较多的樟科研究者认为樟科至少有部分属的雌蕊群由单心皮构成<sup>[7]</sup>。

子房的心皮数目在讨论植物分类及系统演化中有着重要意义。作者试图通过对樟科部分属种雌蕊群的连续解剖结构观察,揭示雌蕊群维管分布格局,进而讨论其心皮数目及与之相关的系统演化问题。

## 1 材料及方法

### 1.1 材料

供试材料为樟科紫楠 [*Phoebe sheareri* (Hemsl.) Gamble]、浙江楠 (*Ph. chekiangensis* C. B. Shang)、香樟 [*Cinnamomum camphora* (Linn.) Presl.]、浙江桂 (*C. chekiangensis* Nakai)、细叶香桂 (*C. subavenium* Miq.)、江浙山胡椒 (*Lindera chienii* Cheng)、钓樟 (*L. reflexa* Hemsl.)、狭叶山胡椒 (*L. angustifolia* Cheng)、乌药 [*L. aggregata* (Sims) Kosterm.]、红脉钓樟 (*L. rubronervia* Gamble) 和山苍子 [*Litsea cubeba* (Lour.) Pers.] 共4属11种植物盛花期的子房,采自浙江省龙王山自然保护区、安徽省黄山、南京中山植物园和南京林业大学树木园。凭证标本存于南京林业大学植物教研室。

### 1.2 方法

采集材料经FAA固定,保存。每种选取正常发育的子房6个,经酒精系列脱水,二甲苯透明,浸蜡、包埋,AO型旋转切片机切片,制成连续石蜡切片,厚度8~10 μm。切片脱蜡后,番红-固绿对染,中性胶封片,OLYMPUS 万能显微镜观察照相(包括柱头、花柱、子房中部和底部)。凭证玻片存于南京林业大学植物教研室。

## 2 观察结果

为避免内容重复,观察结果描述以紫楠为代表,其他种只作比较描述。

### 2.1 紫楠的子房结构

子房球形,无毛,花柱通常直,柱头不明显或呈盘状,柱头表皮细胞常呈乳头状突起,形成柱头毛。连续切片观察,子房两侧对称,1室、1胚珠(悬垂、倒

生)。子房和花柱组织比较简单,由表皮、薄壁组织和维管束组成。柱头及其下沿的心皮边缘(腹缝边缘)未完全封闭(图版I-1),花柱中、上部心皮边缘只是彼此靠拢而并不是组织学上的愈合(图版I-2)。花柱底部、子房上部心皮边缘由形态上的靠拢逐步达到组织学上的愈合。

子房壁维管系统具有显著特征:子房底部仅具2束维管束,一为背缝维管束,一为腹缝维管束(图版I-8);向上观察,可见腹缝维管束分成2束(图版I-6,7);至子房中部,腹缝维管束又衍生形成胚珠维管束(图版I-4,5),此时横切面有1束背缝维管束,2束腹缝维管束,1束外珠被维管束(因胚珠悬垂、倒生,胎座维管束伸向胚珠程度较大);在子房中上部,可见胎座维管束或珠柄维管束(图版I-3);子房上部直至花柱,只有2腹缝维管束及1背缝维管束(图版I-1,2),且2腹缝维管束未明显合并。

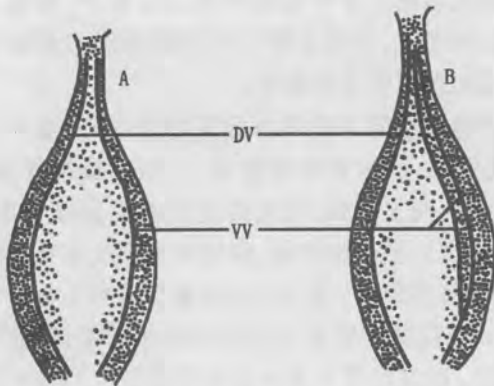
### 2.2 樟科其他4属10种植物的子房结构

所有实验材料子房底部均只有2维管束,一为背缝维管束,一为腹缝维管束(图版I-9)。在子房中下部,腹缝维管束分枝成2束,并进而衍生形成胚珠维管束,如浙江楠、浙江桂、细叶香桂、江浙山胡椒、钓樟、狭叶山胡椒、乌药、红脉钓樟等(图版I-10);腹缝维管束1束(不明显分枝,仅衍生形成胚珠维管束),如香樟、山苍子等(图版I-11);在子房中部,切面上可见背缝维管束1束,腹缝维管束2束或1束,外珠被维管束1束,胎座维管束或珠柄维管束1束;子房中上部至花柱处,腹缝维管束及背缝维管束逐渐靠拢合并成1束,如浙江桂、江浙山胡椒等,但在浙江楠等种类中,腹缝维管束仍保留为2束,且很少与背缝维管束合并;在花柱上部至柱头,多数种类可见心皮边缘未完全愈合,或仅为形态上靠拢,但未达到组织学上的愈合,柱头表面具有丰富的乳头状突起(图版I-12)。

通过对樟科4属11种植物子房结构的观察发现,樟科植物雌蕊群的典型特征为子房两侧对称,1室,含1枚悬垂倒生胚珠;在大多数种类中,花柱、子房上部心皮边缘只是彼此靠拢而不是组织学上的愈合。

雌蕊群维管分布格局表现出了极大的维管系统稳定性和保守性,分布格局在属内、属间变化较小。子房底部维管束数目稳定,背缝维管束、腹缝维管束各1束;在子房中下部至中部,开始出现腹缝维管束

分枝成2束(图1),且进一步衍生形成胚珠维管束,但在部分种中,腹缝维管束并没有分枝(或未见明显分枝),仅衍生形成胚珠维管束。



A: 具1腹缝维管束的子房 ovary with one ventral vascular bundle;  
B: 具2腹缝维管束的子房 ovary with two ventral vascular bundles;  
VV: 腹缝维管束 ventral vascular bundle;  
DV: 背缝维管束 dorsal vascular bundle

图1 樟科部分属种子房维管分布示意图

Fig. 1 Diagram of vascular pattern of ovary in some genera and species of Lauraceae

### 3 讨论

#### 3.1 樟科部分属种雌蕊群维管分布格局

最原始的心皮是开启的、对折的及或多或少具柄的结构,含大量胚珠,这种原始对折的心皮,在古老的拟单性木兰科(Degeneriaceae)、林仙科(Winteraceae)以及其他一些原始被子植物中都有详细描述<sup>[8-12]</sup>。原始心皮从不封闭到闭合经历两心皮边缘靠拢到贴紧,进一步合生至组织上愈合的过程,同时,接触面表皮层丧失,两条腹缝维管束形成单一维管束<sup>[10,11]</sup>。单一心皮具1背缝维管束、1或2束腹缝维管束。

樟科4属11种植物雌蕊群解剖学观察表明:花柱、子房上部心皮边缘未彻底愈合,腹缝维管束(部分属种)仍分枝为2束,因而该类雌蕊群仍保留有原始心皮的特征,与原始雌蕊群特征相近。同时,雌蕊群维管分布格局说明其具有单一心皮的结构特征。

#### 3.2 樟科部分属种雌蕊群演化及心皮数目的变异

樟科植物雌蕊群为真正的单心皮,还是由3心皮甚至多心皮发育而来的假单心皮(假单基数合生心皮),或是由3心皮合生,一直存在争议,支持樟科雌蕊群为3心皮的依据是樟科有不少种类具3裂柱头,更有一些种类子房壁中具有6条维管束的,如 *Cinnamomum sericeum* Sieb.<sup>[3,13]</sup>。Mirande 在对

无根藤属(*Cassytha* Linn.)的研究中曾提到一种雌蕊群是由几个而常为3枚心皮组成,但只有1枚可育<sup>[14]</sup>;盛哲等(1983)报道檫木属(*Sassafras* Trew)有少数花具2或3个雌蕊,其中一个发育,能育雌蕊子房1室,1胚珠<sup>①</sup>;冯钟元(1963)发现紫楠及其变种峨眉楠 [*Phoebe sheareri* (Hemsl.) Gamble var. *omeinsis* (Yang) N. Chao] 雌蕊群的心皮3枚,离生或部分合生<sup>②</sup>。

樟科少数种子房有6条维管束,柱头3裂等特征,说明该类群雌蕊群存在3心皮合生的可能性。但本实验所揭示的维管分布格局并不支持樟科植物雌蕊群为3心皮合生,而是较普遍地具有单个心皮卷合的结构,至少成熟雌蕊群如此。因此要解释雌蕊群的这些变异就有必要讨论雌蕊群的演化问题。首先,离心皮雌蕊被认为是原始的,具离心皮雌蕊的类群一般放在分类系统的原始地位<sup>[8,11,17]</sup>。

其次,离心皮雌蕊群的演化趋势是:心皮不同程度地趋向联合,导致聚合心皮雌蕊群的形成(非真正意义上的合生心皮)<sup>[5,10,11]</sup>,与此同时,心皮及胚珠数目相应减少<sup>[5]</sup>。Canright 在对木兰科(Magnoliaceae)心皮的比较研究中发现了这一普遍存在的趋势<sup>[9]</sup>。心皮数目缩减的极端类型是通常所说的只有一个能育心皮的假单基数合生心皮雌蕊群 pseudomonomerous<sup>[5]</sup>。极端的形态简化导致雌蕊群外形上完全失去了它是多心皮合生的起源本质,但是其花柱和柱头裂片仍可以作为高度简化的心皮的外部证明<sup>[15-17]</sup>。假单基数的雌蕊群在被子植物中普遍存在,如毛茛目(Ranunculales)、杜仲目(Eucommiales)、木麻黄目(Casuarinales)的许多植物。

根据以上雌蕊群演化的观念,结合本次实验观察,笔者设想樟科植物雌蕊群为来源于多心皮的假单心皮,是由具多数离心心皮(或多或少不同程度趋向联合)、且各心皮具数枚胚珠的祖先类群经历心皮数目、胚珠数目的逐步减少所形成的。

另外又依据樟目是从花部多数向3基数演化这

① 盛哲,毛玉先,沈卓群. 檫木分属问题的讨论与樟科演化的一个新证据. 见:中国植物学会编. 中国植物学会50周年年会学术报告与论文摘要汇编,1983.

② 冯钟元. 中国西部樟科——新亚科. 见:中国植物学会编. 中国植物学会30周年年会学术报告与论文摘要汇编. 1963.

一事实,笔者认为3心皮可能是樟目雌蕊群演化的中间阶段。种种发现都表明,樟科植物假单心皮的形成,不可能是多心皮直接减少至1心皮,而是要经过3基数的中间阶段。中间阶段的心皮性状在某些种类中再显,也说明了樟科为较原始的科。

**致谢** 德国汉堡大学 H. G. Richter 教授曾对本实验的研究思路提出非常中肯的建议,丁雨龙教授,周坚副教授在成文过程中给予很大帮助,在此深表谢意。

### 参考文献

- [1] Henk V, Werff D. A key to the genera of Lauraceae in the New World[J]. *Ann Miss Bot Gard*, 1991, 78: 377~387.
- [2] Richter H G, Henk V, Werff D. Two new genera of neotropical Lauraceae and critical remarks on the generic delimitation[J]. *Ann Miss Bot Gard*, 1991, 78: 388~400.
- [3] Henk V, Werff D, Richter H. Toward a improved classification of Lauraceae[J]. *Ann Miss Bot Gard*, 1996, 83: 409~419.
- [4] Kostermans A J G H, Lauraceae[J]. *Rainwardtia*, 1957, 4:193~256.
- [5] Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants[M]. New York: Columbia Univ Press, 1981. 23~78.
- [6] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志,第三十一卷[M]. 北京:科学出版社,1982.
- [7] 汪小凡. 樟科(Lauraceae)若干种植物雌蕊结构的研究及其系统学意义[J]. *武汉植物研究*. 1995, 41(2):207~208.
- [8] Bailey I W, Swamy B G L. The conduplicate carpel of dicotyledons and its initial trends of specialization[J]. *American Journal of Botany*, 1951, 38: 373~379.
- [9] Canright J E. The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. III, Carpels [J]. *American Journal of Botany*, 1960, 47(2): 145~155.
- [10] Eames A J. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism[J]. *American Journal of Botany*, 1931, 18: 147~188.
- [11] Eames A J. Morphology of the angiosperms [M]. New York, Toronto, London: McGraw-Hill, 1961.
- [12] 浅间一男著,谷祖纲,珊林译. 被子植物的起源[M]. 北京:海洋出版社,1988.
- [13] 田村道夫. 植物进化生物学 I. 被子植物的起源[M]. 东京:三省堂,1974. 186~211.
- [14] 伦德勒 A B 著,钟补求,扬永执译. 有花植物分类学,第一册[M]. 北京:科学出版社,1965.
- [15] 塔赫他间 A L 著,黄云晖译. 有花植物(木兰植物)分类大纲[M]. 广州:中山大学出版社,1986,25~39.
- [16] 谷安根,陆静梅,王立军. 维管植物演化形态学[M]. 长春:吉林科学技术出版社,1993.
- [17] 陈机. 植物发育解剖学[M]. 济南:山东大学出版社,1996.

### 图版说明 Explanation of Plate I

DV: 背缝维管束 dorsal vascular bundle; VV: 腹缝维管束 ventral vascular bundle; PV: 胎座维管束 placenta vascular bundle; EIV: 外珠被维管束 external integument vascular bundle; OV: 胚珠维管束 ovule vascular bundle; V: 维管束 vascular bundle

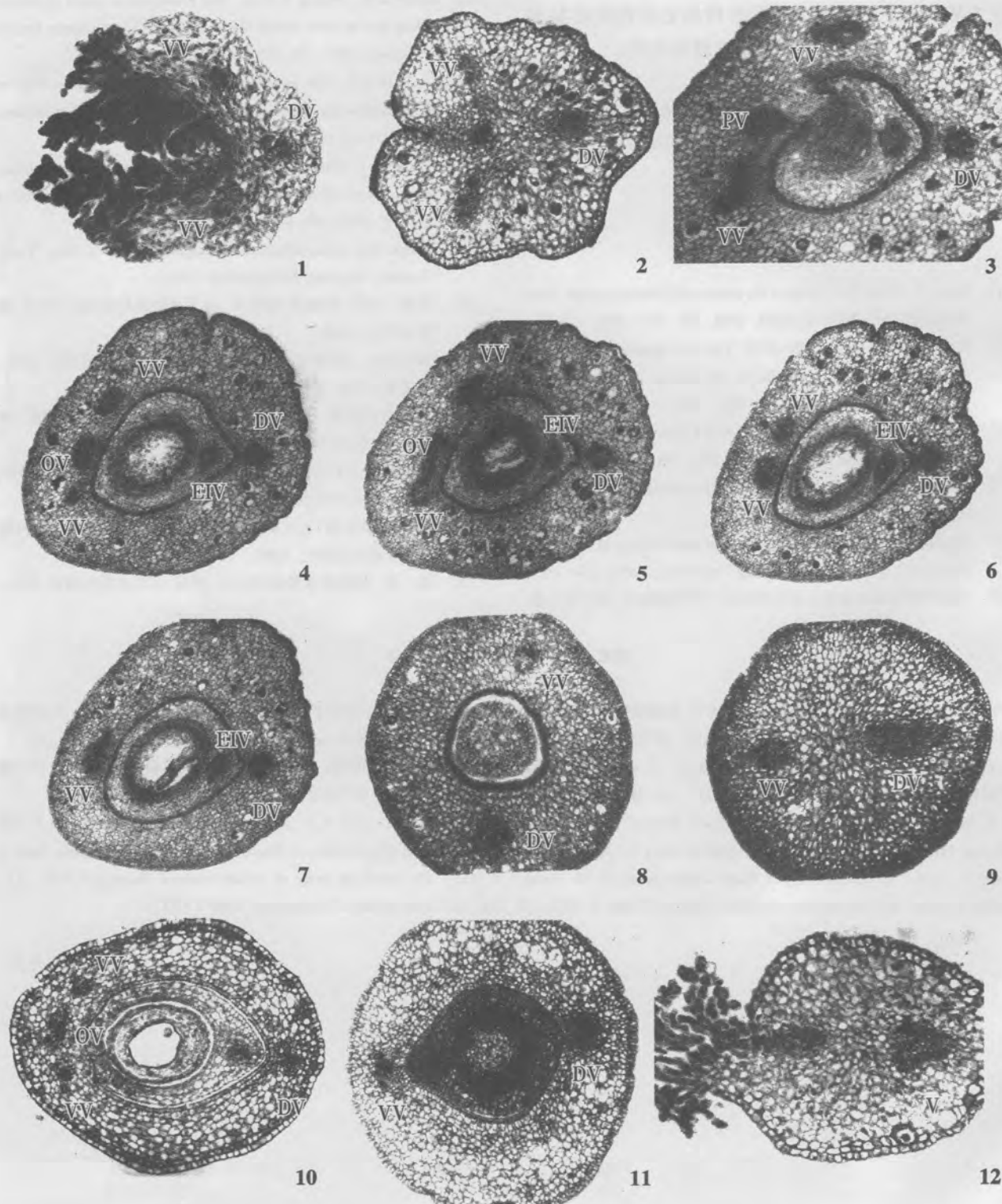
1, 2. 紫楠子房连续横切,示柱头及花柱( $\times 33$ ); 3, 4, 5, 6. 紫楠子房连续横切,示子房上、中部( $\times 33$ ); 7, 8. 紫楠子房连续横切,示中下部及底部( $\times 33$ ); 9. 浙江楠子房底部( $\times 33$ ); 10. 江浙山胡椒子房中部( $\times 33$ ); 11. 香樟子房中部( $\times 33$ ) 12. 浙江桂花柱( $\times 33$ )

1, 2. successive sections of gynoecium of *Phoebe shearerii* (Hemsl.) Gamble, style ( $\times 33$ ); 3, 4, 5, 6. successive sections of gynoecium of *Phoebe shearerii* (Hemsl.) Gamble, upper and middle of ovary ( $\times 33$ ); 7, 8. successive sections of gynoecium of *Phoebe shearerii* (Hemsl.) Gamble, base of ovary ( $\times 33$ ); 9. base of ovary of *Phoebe chekiangensis* C. B. Shang ( $\times 33$ ); 10. middle of ovary of *Lindera chienii* Cheng ( $\times 33$ ); 11. middle of ovary of *Cinnamomum camphora* (Linn.) Presl. ( $\times 33$ ); 12. style of *Cinnamomum chekiangensis* Nakai ( $\times 33$ ).

(责任编辑:宗世贤)

WANG Zhong-sheng *et al*: Vascular patterns and systematic significance of gynoecia in some genera and species of Lauraceae

Plate I



See the explanation of the end of text