

翼萼蔓属系统位置的研究*

陈世龙 何廷农

(中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001)

洪德元

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093)

ON SYSTEMATIC POSITION OF PTERYGOALYX (GENTIANACEAE)

CHEN Shi-Long HO Ting-Nong

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001)

HONG De-Yuan

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract The gross morphology, floral anatomy, embryology, pollen and karyotypes of *Pterygocalyx volubilis* were studied. The results are used to reevaluate the taxonomic status of the monotypic genus *Pterygocalyx*. *Pterygocalyx volubilis* has epipetalous glands. There are 16 bundles in calyx tube and 12 bundles in corolla tube, the calyx and corolla bundles are different in origin. Each carpel has one dorsal and two ventral bundles. Flowers are protandrous. The anther is 4-sporangiate. The development of anther walls conforms to the dicotyledonous type. The tapetum is of glandular type, dual origin, and binucleate cells at the late stage. The epidermis and part of endothecium persist; epidermis fibrous-thickened. Cytokinesis in the microsporocyte meiosis is simultaneous, and tetrads are tetrahedral. Pollen grains shed at the 3-celled condition. The ovary is bicarpellate and unilocular. The placentation is of superficial placentae with 25 ~ 40 series of ovules. The ovule is unitegmic, tenuinucellar and anatropous. The embryo sac originates from a single archesporial cell. The chalazal megaspore in linear tetrad becomes the functional one. The development of embryo sac is of the Polygonum type. Before fertilization, two polar nuclei fuse into a secondary nucleus. Three antipodals persist, become much enlarged, and function as haustorium. The development of the endosperm is of the Nuclear type. Pollen grains of *Pterygocalyx* are spheroidal, $32.8 \times 34.2 \mu\text{m}$ in size with exine ornamentation being reticulate. The chromosome number of *Pterygocalyx* is $2n = 26$, with the basic number $x = 13$. The karyotype is formulated as $2n = 26 = 18m + 4sm + 2st + 2t$, belonging to "2A" type in Stebbins' classification. The genus *Pterygocalyx* is closely related to *Gentianopsis*. It is better to treat *Pterygocalyx* as an independent genus.

Key words *Pterygocalyx*; Systematic position

摘要 对翼萼蔓属进行了外部形态、花部解剖学、大小孢子发生和雌雄配子体发育、花粉形态和染色体的研究,并以此为据,讨论了该属的分类等级和系统位置。翼萼蔓属的花具花冠腺体。花萼筒具 16 条维管束,花冠筒具 12 条维管束,二者的维管束是独立发生的。每心皮具 1 条背维管束和 2 条腹维管束。雄蕊先熟。花药四室;药壁发育为双子叶型;绒毡层异型起源,细胞具双核,属腺质型绒毡层;一层中层

* 国家自然科学基金资助项目。
1996-11-18 收稿,1997-04-10 收修改稿。

细胞:药壁表皮层宿存,细胞膨大,细胞壁纤维状加厚;药室内壁部分纤维状加厚。小孢子母细胞减数分裂的胞质分裂为同时型;成熟花粉为 3-细胞型。子房为 2 心皮,1 室,超侧膜胎座;胚珠 25~40 列,倒生胚珠,腹维管束靠近腹缝线。薄珠心,单珠被。大孢子母细胞减数分裂形成的 4 个大孢子呈直线式排列,其中合点端的大孢子具功能。胚囊发育为蓇葖型。极核在受精前融合为次生核,反足细胞 3 个,具反足吸器。胚乳发育为核型。花粉球形,极轴长约 32.8 μm ,赤道轴长约 34.2 μm ,外壁纹饰为网状纹饰。体细胞染色体数为 $2n=26$,染色体基数为 $x=13$,核型公式为 $2n=26=18m+4sm+2st+2t$,属 2A 型。比较翼萼蔓属、蔓龙胆属和扁蕾属的外部形态、花部解剖学、胚胎学、花粉形态和染色体特征,表明翼萼蔓属和扁蕾属可能具较近的亲缘关系,起源于一个较早的共同祖先。在分类等级上,把翼萼蔓属作为一独立属处理较为合适。

关键词 翼萼蔓属;系统位置

翼萼蔓属 *Pterygocalyx* 是 Maximowicz(1859) 建立的一个单型属,为温带亚洲分布类型(吴征镒,1991)。该属的成立,得到何廷农等(1990,1988)、Toyokuni(1963)、Kitamura *et al.*(1957)、Ohwi(1953)、Hara(1949) 等的支持。另一些学者持不同观点,如 Grossheim(1952)、林谔(1933)、Gilg(1895) 等学者把翼萼蔓属归入蔓龙胆属 *Crawfordiadia* 中。还有些学者,如 Smith(1967)、Marquand(1937,1931) 将该属移入假龙胆属 *Gentianella* 的剪裁瓣组 Sect. *Crosspetalum*(=扁蕾属 *Gentianopsis*) 中。关于该属的系统位置,Grossheim(1952)、Gilg(1895) 等学者根据翼萼蔓属具有缠绕茎及种子具翅等特征,认为与蔓龙胆属亲缘关系较近。Ho & Liu(1990)、Nilsson(1967)、Toyokuni(1963) 等认为翼萼蔓属与扁蕾属亲缘关系近。Yuan(1995) 根据分子系统学的研究结果支持后者的观点。本文从外部形态、花部解剖、胚胎学、花粉形态和染色体等方面对该属进行了研究,并在前人研究的基础上,试图进一步探讨该属的分类等级及其系统位置。

1 材料和方法

有关解剖学、胚胎学和染色体方面所用的材料采自四川省天全县二郎山海拔 2200 m 一带林下,凭证标本为刘建全 271;部分胚胎学材料采自青海省循化县海拔 2700 m 的孟达林场,凭证标本为邓德山 95001,均存中国科学院西北高原生物研究所标本馆(HN-WP)。

胚胎学和解剖学研究所用的材料,用卡诺液(冰醋酸 酒精 = 1 3)固定 24~48 h 后,转入 70% 酒精中保存。爱氏苏木精整体染色。常规石蜡法切片,切片厚度 5~12 μm 。中性树胶封片。Olympus BH-2 型光学显微镜下观察并照相。

花粉取自腊叶标本。凭证标本:河北尉县,02311(采集人不详),存中国科学院植物研究所标本馆(PE)。扫描电镜观察系将花粉直接涂于载物台上,喷金镀膜后观察照相。

染色体材料:在野外取幼嫩子房,用对二氯苯预处理液(李懋学,1991)处理 2 h 后,换入卡诺液中固定并保存。用浓盐酸-95%酒精(1 1)在室温下解离 3~5 min,改良苯酚品红染色,常规压片观察。中期染色体核型分析按 Levan *et al.*(1964)的方法进行;核型不对称性程度根据 Stebbins(1971)和 Romero(1986)的标准划分。分析时取 3 个染色体分散良好的细胞进行测量计算,染色体计数为 30 个以上细胞的统计结果。

2 观察结果

2.1 形态学特征

一年生缠绕草本。单叶对生。花腋生或顶生,单生或呈聚伞花序;花萼膜质,无萼内膜,4裂,钟形,沿脉具4个宽翅;花冠4裂,裂片间无褶,蓝色,筒状;雄蕊4,着生于花冠筒上与裂片互生;子房一室,胚珠多数。蒴果2瓣开裂;种子多数,盘状具翅。

解剖翼萼蔓的新鲜花时,花冠筒基部明显具与雄蕊互生的4个腺体(图1),但在干标本上,腺体极不清楚而易被忽视。

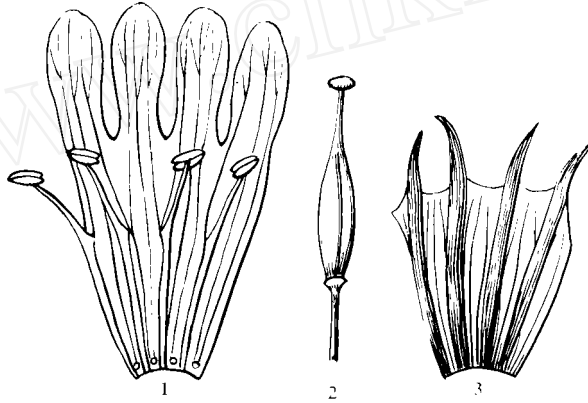


图1 1. 花冠纵剖,示雄蕊及花冠腺体;2. 雌蕊;3. 花萼纵剖

Fig. 1 1. Open corolla, showing the stamens and epipetalous glands; 2. The gynoecium; 3. Open calyx

2.2 花部解剖学

翼萼蔓的花为四数。从花基部连续横切片可观察到,花萼维管束早于花冠维管束从维管柱中分化出来,分别来源于4个花萼迹(图版 :1)。在花萼迹处,花萼筒突起成翅,翅中无维管束(图版 :1)。在花萼筒和花冠筒分离时,每个花萼维管束分为3束,即1中束,2边束(图版 :2~3)。其中仅1边束又分为2束,而另一边束则不分化。这样花萼筒中共有16条维管束(图版 :10)。

花冠迹和雄蕊迹来源于子房柄中的维管柱(图版 :2),各自形成4个独立的花冠维管束和雄蕊维管束。每个花冠维管束在花冠筒和子房壁的分离过程中分为2束(图版 :4~5),其中远离雄蕊维管束的再分化为2束(图版 :6),这样花冠筒中共有12条维管束(图版 :8)。

子房为2心皮,1室,每心皮具3条维管束,即1背束和2腹束。心皮中的维管束来源于子房柄中的维管柱(图版 :6~7)。背束先从维管柱中分出,而使腹束成为马蹄形(图版 :7),在胚珠着生处再分化为2束,同时子房显出腹缝线(图版 :9)。

腺体4个,与花丝互生,在切片上染色较深(图版 :7)。

2.3 胚胎学

2.3.1 小孢子的发生与雄配子体发育 翼萼蔓每朵花有雄蕊4个。孢原细胞首先在花药横切面的4个角隅处的表皮下形成,经平周分裂形成初生壁细胞和初生造孢细胞(图版

:11)。成熟花药壁由 4~5 层组成:表皮、药室内壁、中层和 1~2 绒毡层(图版 :1~2)。药壁发育属双子叶型(Davis, 1966)。中层短命,在小孢子母细胞减数分裂时期即退化。由初生壁细胞分裂形成的内层细胞进行垂周分裂后,形成的绒毡层细胞体积较小,并逐渐向药隔处扩展;与此同时,药隔细胞恢复分生能力,共同形成绒毡层(图版 :1)。来源于药隔细胞的绒毡层细胞体积较大,这样绒毡层的起源是异型的。小孢子母细胞时期,绒毡层细胞液泡化明显,部分绒毡层细胞平周分裂为 2 层,并纵向伸长,细胞核多分裂为双核,仅个别细胞仍保持单核。绒毡层细胞退化时间早,在小孢子四分体时期,细胞壁即开始解体(图版 :3),但细胞核的解体较迟。绒毡层细胞在二核花粉时期全部退化并吸收干净。翼萼蔓的绒毡层类型属于腺质型(图版 :3)。花药成熟时,表皮层保留完整,细胞柱状伸长,细胞壁纤维状加厚,药室内壁的细胞壁在一些部位也纤维状加厚(图版 :9)。

初生造孢细胞直接发育为小孢子母细胞。小孢子母细胞减数分裂的胞质分裂为同时型(图版 :4)。小孢子四分体的排列主要为四面体型(图版 :3,5)。小孢子从四分体分离形成单核花粉。随后,小孢子的中央出现许多小液泡,小液泡逐渐融合形成大液泡,大液泡将细胞核由中央挤向细胞壁一侧(图版 :8)。单核进行有丝分裂后形成营养细胞和生殖细胞,同营养细胞相比,生殖细胞的核较小(图版 :6)。生殖细胞再进行一次有丝分裂,形成两个精子(图版 :7)。花粉散粉时为 3-细胞状态。

雄蕊先熟。花药散粉时,雌配子体发育至四核胚囊和八核胚囊时期。

2.3.2 大孢子发生及雌配子体发育 子房上位,一室,倒生胚珠。胚珠排列呈 25~40 列,着生在除背束以外的所有心皮内表皮上。靠近心皮腹缝线的胚珠先发育。Eames (1961)和 Gopal *et al.* (1962)等称这种胎座为超侧膜胎座(图版 :9)。翼萼蔓的胚珠为薄珠心类型(图版 :1)。大孢子母细胞减数分裂形成的四分体为直线型排列(图版 :3)。靠近珠孔端的三个大孢子相继退化,合点端的大孢子发育为功能大孢子,并由此发育为单核胚囊(图版 :4)。单核胚囊进一步分裂为二核胚囊,此时在珠孔端还可能见到退化的大孢子(图版 :5)。二核接着进行分裂形成四核胚囊(图版 :6),四核再进行一次有丝分裂形成八核胚囊。八核胚囊细胞化,珠孔端的 4 个核分化成为 1 个卵器和 1 个极核,合点端的 4 个核分化为 3 个反足细胞和另 1 个极核(图版 :7~8)。可见,翼萼蔓的胚囊发育属蓼型。

成熟的八核胚囊中,卵器中两助细胞和卵呈品字型排列(图版 :7),两助细胞在珠孔端未发现有明显的丝状器,而助细胞在珠孔端细长,呈楔形(图版 :7)。两极核融合形成次生核,次生核靠近卵器。反足细胞为 3 个,所有的反足细胞均发生核分裂和体积膨大。反足细胞在合点端形成反足吸器(图版 :9~10)。

2.3.3 胚乳、胚和种子结构 胚乳发育属核型。多细胞原胚时,细胞壁开始在胚乳核间形成(图版 :1)。成熟种子中胚发育至球形胚后期,其周围的胚乳细胞解体(图版 :3)。在胚囊发育期间,珠柄细胞和合点端的珠被表皮细胞分裂较快并纵向伸长,其结果将发育成种子的翅(图版 :2),可见珠被细胞和珠柄细胞共同参与了种皮的形成。种子只有一层特化的种皮细胞,无内种皮;种皮之内含有丰富的胚乳细胞。种子需要后熟作用。

2.4 花粉形态

花粉球形,极轴长约 $32.8 \mu\text{m}$,赤道轴长约 $34.2 \mu\text{m}$ 。3孔沟,沟长而宽,沟膜上具多数小颗粒状突起;网状纹饰(图版 :4~6)。

2.5 染色体

体细胞分裂中期的染色体数目为 $2n = 26$ (图版 :7~8)。染色体绝对长度范围为 $3.10 \sim 5.82 \mu\text{m}$,染色体组($n = 13$)总长度为 $54.59 \mu\text{m}$ 。染色体参数见表1。核型公式为 $2n = 26 = 18m + 4sm + 2st + 2t$ 。核型类型属于 2A 型。本属的核型为首次报道。

表1 翼萼蔓的染色体参数

Table 1 The parameters of chromosomes of *Pterygocalyx volubilis*

Chromosome NO.	RL + RS (%)	RT	AR	PC
1	4.25 + 6.41	10.66	1.51	m
2	3.86 + 6.51	10.01	1.59	m
3	4.25 + 4.84	9.09	1.14	m
4	4.18 + 4.51	8.69	1.08	m
5	3.53 + 4.91	8.44	1.39	m
6	3.79 + 4.51	8.30	1.19	m
7	1.89 + 5.37	7.26	2.84	sm
8	1.57 + 5.49	7.06	3.50	st
9	2.75 + 4.18	6.93	1.52	m
10	1.89 + 4.51	6.40	2.39	sm
11	2.34 + 3.46	5.80	1.48	m
12	0.38 + 5.29	5.67	13.90	t
13	2.54 + 3.13	5.67	1.23	m

RL: relative length of long arm. RS: relative length of short arm. RT: Total relative length of chromosome. AR: arm ratio. PC: position of centromere.

3 讨论

3.1 形态学特征

从外部形态看,翼萼蔓属既具有扁蕾属的特征,也拥有蔓龙胆属的特征(表2)。但以茎缠绕,花萼无萼内膜,种子具翅等特征与扁蕾属相区别;以一年生草本,花4数,花冠裂片间无褶等特征,与蔓龙胆属相区别。因此,将该属归入任何一属都是不合适的。

3.2 解剖学特征

Huxley(1888)对龙胆族腺体着生位置和类型做了详细研究,并以此为据把龙胆族的进化路线分为两支:一支为腺体轮状着生于子房基部,如龙胆属、蔓龙胆属等;另一支为腺体着生于花冠筒或裂片上,如扁蕾属、假龙胆属等。这两条进化路线后来被一些学者的研究结果所证实和接受(Yuan, 1995; Ho & Liu, 1990; Gillett, 1957)。翼萼蔓属的腺体位于花冠筒基部,我们认为该属应当与扁蕾属等在同一条进化路线上,而与腺体位于子房基部的蔓龙胆属关系较远,不支持把其并入蔓龙胆属中。

关于龙胆科花部维管系统的解剖学研究,已有一些学者做了较全面的观察(Gopal et al., 1962; Lindsey, 1940, 1938; Woodson, 1936)。Lindsey(1940)根据心皮迹数目和这些心皮迹所形成的心皮维管束的数目,把广义龙胆属的花部维管系统分为四种类型。其

表 2 翼萼蔓属与相关属的形态学和解剖学特征比较
Table 2 Morphological and anatomical comparison of *Pterygocalyx* with its related genera

Character	<i>Pterygocalyx</i>	<i>Gentianopsis</i>	<i>Crawfordia</i>
Habit	annual herb	annual or biennial herb	perennial herb
Stem	twining	erect or ascending	twisted and twining
Flower	tetramerous	tetramerous	pentamerous
Intracalycine membrane	absent	poorly developed	developed
Corolla plicae	absent	absent	present
Gland	epipetalous	epipetalous	at the base of ovary
Seed wing	present	absent	present
No. of vascular bundles in calyx	16	16	10
No. of vascular bundles in corolla	12	12	15
No. of vascular bundles at the base of ovary	4	4	6

中一种心皮腹束在子房基部合生,而在子房上部分离为 2 束,即假龙胆属剪割瓣组(=扁蕾属)型。我们观察的翼萼蔓属子房维管束解剖特征应属此类型。Gopal *et al.* (1962)对迴旋扁蕾 *G. contorta* 进行了解剖学研究,该种的花萼维管束为 16 条,花冠维管束为 12 条,与翼萼蔓相同,但不同的是迴旋扁蕾的花萼边束来源于花冠维管束,出现花冠维管束和花萼维管束的并合现象。而翼萼蔓属的花冠维管束和花萼维管束是独立发生的。许多学者认为维管束的并合是较进化的特征(梁汉兴,1986; Lindsey, 1940 等),根据这一观点,我们认为翼萼蔓属在花被维管束的演化上,处于较原始的位置。

蔓龙胆属的花部维管系统与翼萼蔓属和扁蕾属不同(Gopal *et al.*, 1962)。其花萼维管束为 10 条,花冠维管束为 15 条;心皮腹维管束在子房基部离生,每心皮具 1 条背维管束,2 条腹维管束。

综上所述,解剖学的研究表明翼萼蔓属与扁蕾属在花部维管束解剖特征上较相似,而与蔓龙胆属差异较大。

3.3 胚胎学特征

关于翼萼蔓属的争论,主要集中在蔓龙胆属和扁蕾属上。这三个属共同属于龙胆科龙胆族(何廷农等,1988)。Rao *et al.* (1983,1982)对龙胆族的胚胎学特征进行了总结。特征包括:花药四室;药壁发育属双子叶型;小孢子母细胞减数分裂的胞质分裂为同时型;成熟花粉为 2-或 3-细胞,三孔沟;薄珠心,无珠被绒毡层;单珠被;胚囊发育为蓼型;核型胚乳;种子含丰富的胚乳。

翼萼蔓属和扁蕾属(刘健全,何廷农,1996)除拥有上述特征外,还有许多相似的特征:绒毡层来源于初生壁细胞和药隔分生组织,为二型起源,绒毡层发育属腺质型;药室内壁不发达,花药表皮层保留完整,细胞柱状伸长,细胞壁纤维状加厚;子房横切面有极多数胚珠,为超侧膜胎座。两属不同之处,主要表现在成熟胚囊中:(1)翼萼蔓属的两助细胞在珠孔端末发现有明显的丝状器,助细胞在珠孔端细长,呈楔形;而扁蕾属的两助细胞均有明显的丝状器。(2)翼萼蔓属的反足细胞为 3 个,反足细胞在合点端形成反足吸器;而扁蕾

属反足细胞一般为 3 个,少数情况下分裂为 4~6 个,反足细胞不形成反足吸器。以上比较表明,翼萼蔓属和扁蕾属的胚胎学特征很相似,但翼萼蔓属的助细胞具类似吸器的结构和反足细胞具有反足吸器,比扁蕾属更为特化。

本文作者对蔓龙胆属的胚胎学也进行了研究(待发表)。该属以绒毡层为单型起源,细胞单核;助细胞具明显的丝状器;子房上位,1 室,倒生胚珠 8 列,为典型的侧膜胎座;在成熟胚囊中,反足细胞宿存,但不膨大(表 3)而翼萼蔓属的绒毡层为异型起源,细胞多双核;助细胞无丝状器;胎座为超侧膜胎座;反足细胞在成熟胚囊中形成内多倍体和体积膨大,并在合点端形成反足吸器。从胚胎学性状上看,两属有较大差异。

表 3 翼萼蔓属与相关属的花粉形态和胚胎学特征比较

Table 3 Comparison of pollen morphology and embryological characters between *Pterygocalyx* and its related genera

Character	<i>Pterygocalyx</i>	<i>Gentianopsis</i>	<i>Crawfordia</i>
Pollen shape	spheroidal	oblate-spheroidal or spheroidal	subspheroidal
Polar axis × equatorial axis (μm)	32.8 × 34.2	33.75 ~ 42.5 × 42.08 ~ 44.17	31.7 × 25.6
Exine ornamentation	reticulate	reticulate	striate-imperforate
No. of sporangia	4	4	4
Epidermis of anther wall	persistent; cell enlarged, fibrous	persistent; cell enlarged, fibrous	persistent; cell enlarged, fibrous
Endothecium	not reduced	reduced	reduced
Middle layer	1	2	1
Tapetum: origin type	hetero-glandular	hetero-glandular	uni-glandular
placentoids	developed	well developed	developed
Cytokinesis in meiosis of microspore mother cell	simultaneous	simultaneous	simultaneous
microspore tetrad	tetrahedral	tetrahedral	tetrahedral
Mature pollen	3-celled	3-celled	3-celled
Ovule	anatropous	anatropous	anatropous
No. of ovule rows	25 ~ 40	20 ~ 30	8
nucellus	tenuinucellate	tenuinucellate	tenuinucellate
Archegonium	1-celled	1-celled	1-celled
Type of embryo sac	polygonum	polygonum	polygonum
No. of antipodals	3	3 ~ 5	3
Character of antipodals	persistent, enlarged	persistent, enlarged	persistent, not enlarged
Haustorium	develpoed	-	-
Type of endosperm formation	nuclear	nuclear	nuclear

3.4 花粉特征

翼萼蔓属的花粉特征和扁蕾属相似,而与蔓龙胆属区别较大(表 3)。翼萼蔓属和扁蕾属花粉均为球形,外壁纹饰为网状纹饰;而蔓龙胆属花粉为近球形,外壁纹饰为条纹-穿孔纹饰。

表 4 翼萼蔓属与扁蕾属和蔓龙胆属的核型比较
Table 4 The karyotypic comparison of *Pterygocalyx* with *Gentianopsis* and *Crawfordia*

Genus	Species	Karyotype formula and chromosome size	Stebbins' type	A1	A2	As. K%	Data origin
<i>Pterygocalyx</i>	<i>P. volubilis</i>	$2n = 26 = 18m + 4sm + 2st + 2t$ $= 4L + 8M2 + 14M1$	2A	0.39	0.22	62.91	Present paper
<i>Gentianopsis</i>	<i>G. paludosa</i>	$2n = 26 = 10m + 8sm + 8st$ $= 2L + 8M2 + 14M1 + 2S$	2A	0.44	0.19	66.96	刘健全 (待发表)
	<i>G. barbata</i>	$2n = 26 = 8m + 8sm + 6st + 4t$ $= 2L + 10M2 + 14M1$	2A	0.53	0.22	70.45	刘健全 (待发表)
<i>Crawfordia</i>	<i>C. delavayi</i>	$2n = 46 = 28m + 16sm + 2st$ $= 8L + 14M2 + 16M1 + 8S$	2B	0.36	0.23	61.46	陈世龙 (待发表)

A1: the intrachromosomal asymmetry index. A2: the interchromosomal asymmetry index (Romero Z, 1986).
As. K%: Asymmetry coefficient of karyotype (Arano, 1963).

表 5 翼萼蔓属与扁蕾属和蔓龙胆属特征比较
Table 5 Character comparison of *Pterygocalyx* with *Gentianopsis* and *Crawfordia*

Character	<i>Pterygocalyx</i>	<i>Gentianopsis</i>	<i>Crawfordia</i>
Habit	annual herb	(+)	-
Stem	twining	-	(+)
Flower	tetramerous	+	-
Intracalycine membrane	absent	-	-
Corolla plicae	absent	+	-
Gland	epipetalous	+	-
Seed wing	present	-	+
No. of bundles of the calyx	16	+	-
No. of bundles of the corolla	12	+	-
No. of bundles at the base of ovary	4	+	-
Pollen shape	spheroidal	(+)	-
Exine ornamentation	reticulate	+	-
No. of sporangia	4	+	+
Epidermis	persistent; cell enlarged, fibrous	+	+
Middle layers	1	-	+
Tapetum: origin	hetero-origin	+	-
type	glandular	+	+
placentaloid	developed	+	+
Cytokinesis in meiosis	simultaneous	+	+
Shape of microspore tetrad	tetrahedral	+	+
Mature pollen	3-celled	+	+
Ovule curvature	anatropous	+	+
No. of ovule rows	25 ~ 30	+	-
Type of placenta	superficial placentalae	+	-
Antipodal cells	persistent	+	+
No. of antipodal cells	3	-	+
Character of antipodal cells	enlarged	+	-
Haustorium	developed	-	-
Mode of endosperm formation	nuclear	+	+
Chromosome number (2n)	26	(+)	-
Basic number (X)	13	+	-
Total	31	22 +, 3 (+), 6 -	13 +, 1 (+), 17 -

+ : Character state shared by taxa compared. - : Character state not shared by taxa compared.
(+) : Character state shared by some taxa compared.

3.5 染色体

由表4可见,翼萼蔓属的核型与扁蕾属相似,但扁蕾属的不对称系数(As. K% = 66.96%, 70.45%)及染色体内不对称系数(A1 = 0.44, 0.53)均比翼萼蔓属(As. K% = 62.91%, A1 = 0.39)的高,表明扁蕾属在染色体上的分化比翼萼蔓属更为强烈。

本文作者对披针叶蔓龙胆 *C. delavayi* 的染色体研究(待发表)表明,其染色体数目为 $2n = 46$,这样蔓龙胆属的染色体基数可能为 $x = 23$ 。虽然与翼萼蔓属在染色体组成上相似,但从染色体基数可看出,翼萼蔓属和蔓龙胆属的差异较大。

4 结论

从表5可以看出,翼萼蔓属和扁蕾属具有22个相似特征和6个相异特征,而翼萼蔓属和蔓龙胆属具有13个相似特征和17个相异特征。故我们支持翼萼蔓属和扁蕾属亲缘关系较近,而与蔓龙胆属关系较远的观点,并认为把翼萼蔓属作为一独立属处理较为合适。

翼萼蔓属和扁蕾属在外部形态、解剖学、胚胎学和细胞学上,各自都有一些原始和进化的特征,所以两属都不可能从现有的类群中进化而来,而是共同来源于一个类似两属的祖先。

参 考 文 献

- 刘建全,何廷农,1997. 湿生扁蕾的胚胎学研究. 高原生物学集刊, 13: 31~41
 吴征镒,1991. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究,增刊 IV: 1~139
 李懋学,张方,1991. 植物染色体研究技术. 哈尔滨:东北林业大学出版社
 何廷农,刘尚武,吴庆如,1988. 中国植物志. 第62卷. 北京:科学出版社
 林镛,1933. 龙胆科. 见:刘慎谔主编. 中国北部植物图志. 第2卷. 北京:国立北平科学院出版
 梁汉兴,1986. 四福花花部解剖及维管系统的研究. 云南植物研究, 8(4): 436~440
 Arano H, 1963. Cytological studies in subfamily Carduoideae (Compositae) of Japan, IX, The karyotype analysis and phylogenetic consideration on *Pertya* and *Ainsliaea* (2). Bot Mag Tokyo, 76: 32~39
 Davis GL, 1966. Systematic Embryology of the Angiosperms. New York: John Wiley & Sons Inc
 Eames AJ, 1961. Morphology of the Angiosperms. New York: McGraw-Hill Book Company Inc
 Gilg E, 1895. Gentianaceae. In: Engler A, Prantl K eds. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Engelmann. 4(2): 50~62
 Gillett J M, 1957. A revision of the North American species of *Gentianella* Monch. Ann Missouri Bot Gard, 44: 195~269
 Gopal K G, Puri V, 1962. Morphology of the flower of some Gentianaceae with special reference to placentation. Bot Gaz, 124: 42~57
 Grossheim A A, 1952. Gentianaceae. In: Komarov V L ed. Flora URSS. Mosqua: Acad Sci URSS, 18: 537
 Hara H, 1949. Enumeratio Spermatophytarum Japonicarum I. Tokyo: Iwanami Shoten
 Ho T N, Liu S W, 1990. The infrageneric classification of *Gentiana* (Gentianaceae). Bull Br Mus Bot, 20: 169~192
 Huxley T H, 1888. The gentians: notes and queries. J Linn Soc, 24: 101~124
 Kitamura S, Murata G, Hori M, 1957. Coloured Illustrations of Herbaceous Plants of Japan I. Osaka
 Levan A, Fredga K, Sandberg A A, 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 52: 201~220
 Lindsey A A, 1938. Anatomical evidence for the Menyanthaceae. Amer J Bot, 25: 480~485
 Lindsey A A, 1940. Floral anatomy in the Gentianaceae. Amer J Bot, 27: 640~651

- Marquand C V B, 1931. New Asiatic gentianas: . Bull Misc Inf Roy Gard Kew, 1931: 68 ~ 88
- Marquand C V B, 1937. The gentianas of China. Bull Misc Inf Roy Gard Kew, 1937: 134 ~ 180
- Maximovicz C J, 1859. Primitiae Florae Amurensis. St Petersburg: Versuch einer Flora des Amurlandes
- Nilsson S, 1967. Pollen morphological studies in the Gentianaceae-Gentianinae. Grana palynol, 7: 46 ~ 143
- Ohwi j, 1953. Flora of Japan. Tokyo: Shibundo
- Rao K S, Chinnappa C C, 1983. Studies in Gentianaceae. Microsporangium and pollen. Can J Bot, 61: 324 ~ 336
- Rao K S, Nagaraj M, 1982. Studies in Gentianaceae, embryology of *Swertia minor* (Gentianaceae). Can J Bot, 60: 141 ~ 151
- Romero C Z, 1986. A new method for estimating karyotype asymmetry. Taxon, 35 (3): 526 ~ 530
- Smith H, 1967. Gentianaceae. In: Nilsson S ed. Pollen Morphological Studies in the Gentianaceae - Gentianinae. Grana Palynol, 7: 46 ~ 145
- Stebbins GL, 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Edward Arnold
- Toyokuni H, 1963. Conspectus Gentianacearum Japonicarum. Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Ser, Vol, 4: 137 ~ 258
- Woodson R E, 1936. Observations on the floral fibres of certian Gentianaceae. Annals Botany, 50: 759 ~ 766
- Yuan Y M, Kupfer P, 1993. Karyological studies of *Gentianopsis* Ma and some related genera of Gentianaceae from China. Cytologia, 58: 115 ~ 123
- Yuan Y M, Kupfer P, 1995. Molecular phylogenetics of the subtribe Gentianinae (Gentianaceae) inferred from the sequences of internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. Pl Syst Evol, 196: 207 ~ 226

图版说明 Explanation of plates

K. Sepal trace; C. Petal trace; A. Stamen trace; S. Sepal bundle; P. petal bundle; G. Stamen bundle; D. Dorsal carpel bundle; V. Ventral carpel bundle; PMC. Microsporocyte; En. Endothecium; Ep. Epidermis; Ml. Middle layer; T. Tapetum; TT. Tetrahedral tetrad; DM. Degenerating megaspores; Fm. Functional chalazal megaspore; E. egg; Sy. Synergids; Pn. Polar nuclei; Ant. Antipodal cell; AH. Haustorium of antipodal cells; Ts. Testa; W. Seed wing.

图版 1~9. 花基部连续横切面 1. 示花萼迹; 2. 示花萼维管束分离及花冠迹和雄蕊迹; 3. 示花萼维管束分为 3 束; 4. 花冠维管束分离; 5. 花冠维管束分为 2 束; 6. 其中一条花冠维管束再分为 2 束; 7. 子房基部的背束分出; 8. 子房基部的腹束分离; 9. 示超侧膜胎座; 10. 示花萼维管束和翅; 11. 孢原细胞及初生壁细胞和初生造孢细胞. (1~9. $\times 30$; 10. $\times 34$; 11. $\times 832$)

图版 1. 异型绒毡层, 由药隔细胞分裂而来; 2. 花药壁形成, 示表皮层, 中层, 药室内壁, 绒毡层和小孢子母细胞; 3. 示双核的绒毡层细胞; 4. 小孢子母细胞减数分裂后期; 5. 四面体型的小孢子四分体; 6. 二细胞花粉, 示营养细胞和生殖细胞; 7. 三细胞花粉; 8. 示小孢子晚期; 9. 花药壁, 示花药表皮层发达, 柱状伸长, 药室内壁部分纤维状加厚. (1, 2, 3. $\times 759$; 4, 5. $\times 1897$; 6, 7. $\times 1301$; 8, 9. $\times 367$)

图版 1. 大孢子母细胞及单层珠被; 2. 大孢子母细胞减数分裂后期; 3. 直线形大孢子四分体, 示珠孔端三个大孢子退化; 4. 合点端大孢子发育为功能大孢子, 珠孔端三个大孢子退化; 5. 二核胚囊, 可见珠孔端退化的大孢子; 6. 四核胚囊; 7~8. 连续切片, 示八核胚囊; 9. 八核胚囊, 示二极核正融合; 10. 反足细胞发育为反足吸器. (1~2. $\times 818$; 3~10. $\times 946$)

图版 1. 多细胞原胚时期, 胚乳细胞壁开始形成; 2. 多细胞原胚时期, 胚乳细胞细胞壁已形成, 种子翅也已形成; 3. 蒴果开裂, 种子散落时的胚只发育至球形胚晚期; 4~6. 花粉的电镜扫描图片; 7. 体细胞有丝分裂中期; 8. 体细胞核型. (1. $\times 162$; 2. $\times 170$; 3. $\times 189$; 4. $\times 1200$; 5. $\times 1133$; 6. $\times 5500$; 7, 8. $\times 2800$)

Plate 1~9. Consecutive cross sections of the base of the flower 1. Sepal trace; 2. The separated sepal bundle, also showing petal and stamen traces; 3. Sepal bundle divided into three bundles; 4. The separated petal bundle; 5. Petal bundle divided into two bundles; 6. One of the petal bundle divided into two bundles; 7. The separated dorsal bundle at the base of ovary; 8. The separating ventral bundle at the base of ovary; 9.

Superficial placentation; 10. Sepal bundles and wings; 11. Archeporial cells, primary parietal cells and primary sporogenous cells. (1~9 $\times 30$; 10 $\times 34$; 11 $\times 832$)

Plate 1. Dual tapetum derived from the cells of the ground tissue of the sporangium; 2. Four layers of anther wall cells; 3. The binucleate tapetal cells; 4. Anaphase of meiosis in microsporocytes; 5. Tetrahedral tetrad; 6. The bicellular pollen grains showing the vegetative and generative cells; 7. 3-celled pollen grains; 8. The uninucleate microspore before mitosis; 9. Enlarged and fibrous-thickened epidermis and some fibrous endothecium. (1, 2, 3. $\times 759$; 4, 5. $\times 1897$; 6, 7. $\times 1301$; 8, 9. $\times 367$)

Plate 1. A unitegmic ovule and a megasporocyte; 2. Anaphase of meiosis in megasporocyte; 3. Linear megaspore tetrad; 4. Functional chalazal megaspore and the degenerating megaspores; 5. The 2-nucleate embryo sac, showing a large vacuole between the two nuclei; 6. 4-nucleate embryo sac; 7~8. Consecutive cross sections of the 8-nucleate embryo sac; 9. A embryo sac, showing two fusing polar nuclei; 10. Haustorium of antipodal cells. (1~2. $\times 818$; 3~10. $\times 946$)

Plate 1. A multicellular proembryo, and the free nuclear endosperm; 2. Showing the multicellular proembryo and the endosperm cells, also showing the seed wing and testa; 3. the globular embryo at its late stage in the released seed; 4~6. SEM photographs of pollen grains; 7. Somatic mitosis metaphase; 8. Somatic karyotype. (1. $\times 162$; 2. $\times 170$; 3. $\times 189$; 4. $\times 1200$; 5. $\times 1133$; 6. $\times 5500$; 7, 8. $\times 2800$)