

# 一些花结构的再认识 ——植物学教材质疑(十二)

黎维平\*, 刘慧敏, 刘 丽

(湖南师范大学 生命科学学院, 中国湖南 长沙 410081)

**摘要:** 好的植物学名词及其概念应是清晰和精确的, 而模糊混乱的术语会阻碍植物学的发展和教学。花结构十分复杂多样, 植物学教材关于花结构的名词概念存在许多可疑之处。本文讨论了花结构中 hypanthium 的起源和多样性及其中文译名、花被概念的分层、花结构开裂的演化、几种花冠的名称混乱、雄蕊与花冠的空间位置关系、瓣形雄蕊和瓣化雄蕊的区别、子房位置与花位的关系、雌蕊柄的起源和生长。其中, 关于雌蕊柄的问题多为推测, 有待实验验证。

**关键词:** 植物学教材; 花结构; 名词学; 概念

中图分类号: Q949.4

文献标志码: A

文章编号: 1007-7847(2023)05-0455-08

## Re-understanding of Some Flower Structures Questioning Botany Textbooks (XII)

LI Weiping\*, LIU Huimin, LIU Li

(College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081, Hunan, China)

**Abstract:** Expression of an ideal botanical term and its concept should be clear and precise. Ambiguous statements in plant terminology would become barriers to botanical progress and teaching. The structures of flowers are very complex and diverse, and there are many doubtful terms and concepts about the structures in botany textbooks. Herein, many issues on flower structures are discussed, including the origin, diversity and Chinese name of the hypanthium, the concept hierarchy of the perianth, the evolution of flower structure lobes, the name confusion of some corolla types, the spatial position relationship between stamens and corolla, the difference between petaloid stamens and petaloid staminodes, the conceptive relationship between position of ovary and flower, and the origin and growth of gynophore. Among these problems, our description on gynophore mostly comes from speculation and needs to be verified by experiments.

**Key words:** botany textbook; flower structure; terminology; concept

(Life Science Research, 2023, 27(5): 455-462)

花是被子植物最重要的特征之一, 其起源和演化存在大量未解之谜, 争议颇多。对花结构的优质教学基于对其尽可能正确地理解。针对花复杂结构的一些有争议的术语, 本文按其所指结构在花中的位置, 依从下到上、从外向内的顺序, 逐个剖析, 提出自己的见解, 以期同行就此展开讨论, 促进植物学教学和植物学教材的编写与修订。

### 1 Hypanthium

Hypanthium 是许多被子植物的重要结构<sup>[1]</sup>, 也是导致被子植物多样化的重要创新性结构之一, 对传粉、子房保护和果实、种子传播具有重要作用。Hypanthium 是周位花、上位花的标志性结构, 为一些类群的检索表特征。Hypanthium 在中

收稿日期: 2023-06-03; 修回日期: 2023-09-14; 网络首发日期: 2023-10-18

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31370265)

作者简介: \* 通信作者: 黎维平(1959—), 男, 湖北荆州人, 博士, 湖南师范大学教授, 博士生导师, 主要从事菊科紫菀族系统分类研究, E-mail: lwp@hunnu.edu.cn。

文中怎么翻译?这有赖于对这一结构的准确认识。

Hypanthium 来自二希腊词 hypo (在……之下) 和 anthos (花)的组合,字面意思是“花下结构”。但其所指结构与字面意思差异较大。

### 1.1 Hypanthium 是花结构还是花序结构?

在《植物学名词》(第二版)<sup>[2]</sup>中,花结构中的被丝托和花序类型中的隐头花序的英文名均采用了“hypanthium”一词。为避免混乱,我们赞成将隐头花序译成“syconium<sup>[2-3]</sup>”,而不是“hypanthium”;也主张摒弃词形十分接近的“hypanthodium<sup>[2-3]</sup>”,因其仅比 hypanthium 多了字母“od”。

### 1.2 Hypanthium 来自花中什么结构?

有的教材<sup>[4-5]</sup>在定义 hypanthium 时,只描述其形态而不提其起源于何种结构。一本在国内植物学界广为知晓的词典<sup>[6]</sup>定义 hypanthium 时说,“A cup-shaped extension of the floral axis formed from the union of the basal parts of the calyx, corolla, and androecium, commonly surrounding or enclosing the pistils.”此处的“floral axis”(花轴)应是指花托,可下文却说它来自花萼、花冠和雄蕊群基部的融合,这似乎又与花托无关。有教材<sup>[7]</sup>将其称为萼筒、花托筒或花筒,这些名词的字面意思是把 hypanthium 当成合生花萼的管部或花托的筒状延伸物,或不明确定义而模糊地指出其为花中筒状结构。近年,一些新版的植物学教材<sup>[8-9]</sup>普遍采用王文采先生的观点<sup>[10]</sup>,认为 hypanthium 是“由花托、花被、雄蕊等共同形成的构造”。为避免混淆,王文采主张像“仙人掌科的花的杯状构造是由花托(轴)形成的,自然应该仍称为‘花托’<sup>[10]</sup>。”

在植物学教材中,hypanthium 通常只出现在蔷薇科形态结构特征的描述<sup>[7-9, 11-12]</sup>中,这容易让人误以为 hypanthium 是蔷薇科的独征。Evert 等<sup>[13]</sup>不仅将 hypanthium 限于蔷薇科,而且进一步把蔷薇科中的上位花(epigynous flower)排除在外,将 hypanthium 独留给蔷薇科中的周位花(perigynous flower)。

和植物的其他许多结构一样,hypanthium 在来源上也具有多样性。在各种植物学教材和著作的实际使用中,hypanthium 被指为如下 3 种结构: 1) Hypanthium 由花被或花萼、花冠、花丝下部合生而成,见于睡莲科(如睡莲属 *Nymphaea* L.)、五加科常春藤属(*Hedera* L.)<sup>[14]</sup>、胡桃科胡桃属(*Juglans* L.)<sup>[14]</sup>、柳叶菜科、桔梗科<sup>[7-8, 15]</sup>、百合科百合属(*Lilium* L.)<sup>[4]</sup>等多个类群。豆科花生(*Arachis hypogaea* L.)伸长的萼管也被称为 hypanthium<sup>[16]</sup>,其应含花被和花丝结构。有教材<sup>[11]</sup>称睡莲属植物心皮“贴生且半沉没在肉质杯状花托里”,此处“花托”非真正的花托,而是花被和花丝下部,应予以修正。桔梗科党参属(*Codonopsis* Wallich)仅花冠和花丝包裹子房,花萼不参与 hypanthium 结构。2) Hypanthium 完全是花托结构,如仙人掌科<sup>[10, 14]</sup>。解剖学证据支持这一解释,即其下位子房横切面上,外侧维管束不是外韧式维管束,而是木质部在外,这显然是花托凹陷导致维管束翻转的结果<sup>[10]</sup>。3) Hypanthium “指由花被、花丝的基部和花托的延伸部分联合而成的碟状、杯状至坛状的结构<sup>[8]</sup>”(图 1),此与王文采的观点<sup>[10]</sup>吻合,见于蔷薇科<sup>[8]</sup>和苦苣苔科<sup>[14]</sup>等类群。

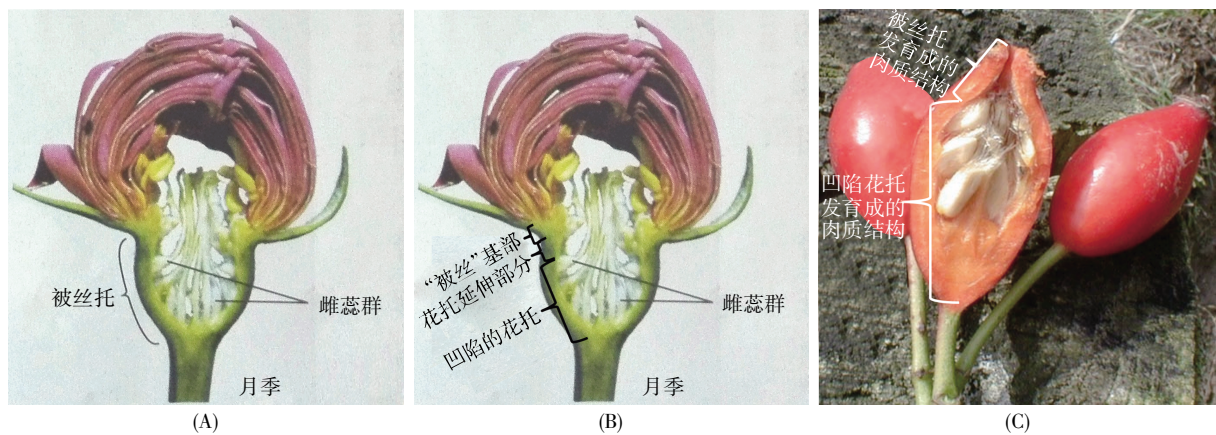


图 1 蔷薇属花和果的被丝托

(A) 月季花纵切面<sup>[8]</sup>; (B) 月季花纵切面(重新标注); (C) 一种蔷薇属植物的蔷薇果。

### Fig.1 Hypanthium of a flower and fruits from the genus *Rosa*

(A) A longitudinal section of a flower in *R. chinensis* Jacq.<sup>[8]</sup>; (B) A longitudinal section of *R. chinensis* Jacq. flower with a new annotation; (C) Hips of *Rosa* sp..

### 1.3 狭义 hypanthium 是否应包括有雌蕊着生的花托?

花具单雌蕊和少数离生雌蕊时,雌蕊着生部位所占面积小,将其包括在 hypanthium 结构中不容易引起注意。但是,当雌蕊多数时,雌蕊着生处成为显著结构,对其归属的划分则不再是可以忽略的问题。蔷薇科花结构具多样性,hypanthium 是蔷薇科植物少有的一致形态学特征<sup>[15]</sup>。马炜梁等<sup>[8]</sup>定义的以蔷薇科植物为代表的狭义 hypanthium 的主要部分是花托的延伸部分,理应不包括雌蕊或雌蕊群着生的固有的花托部分(图 1)。在苹果亚科、梅亚科等具单个雌蕊的类群,子房着生的花托部分较小,往往被包括在 hypanthium 中,这虽与定义不符,但对于 hypanthium 结构总体的理解影响不大。绣线菊亚科植物通常只有 5 个离生雌蕊,雌蕊着生部位也不显著,其被包括在 hypanthium 中也可忽略。而在蔷薇亚科悬钩子属 (*Rubus* L.) 和草莓属 (*Fragaria* L.) 等具多数离生雌蕊的花中,花托突隆,自然不应被包括在 hypanthium 结构中。但是,在蔷薇科模式属蔷薇属 (*Rosa* L.) 和另一些属中,雌蕊群着生的凹陷花托部分远大于其延伸出的 hypanthium; 有些教材<sup>[8-9]</sup>把蔷薇属花中由突隆的花托在演化中下陷而成、非花托延伸而成的部分也当成 hypanthium (图 1A)。由此类花发育成的果实被称为蔷薇果(hip) (图 1C),其聚合果包被在肉质结构中为该属最独特之处。肉质结构的绝大部分由下陷的花托发育而来,可普遍被说成来自 hypanthium<sup>[8-15]</sup>。把凹陷的花托包含在 hypanthium 中是否恰当呢?植物学术语应追求严谨准确。对于这一问题的处理是,要么改变术语的定义,要么将原有的因凹陷而非延伸而成的花托结构排除在 hypanthium 之外(图 1B)。笔者建议采用后一处理(图 1B)。

### 1.4 Hypanthium 的中译

鉴于 hypanthium 具有至少 3 种结构类型,难以产生准确的单一中文术语,实际使用中应根据其所指具体分类群将其灵活翻译成中文术语。笔者建议将上述 3 种 hypanthium 结构依次称为花筒(floral tube 或 floral cup; hypanthium 由花被或花萼、花冠及花丝之下部合生而成)、花托筒或托杯(receptacle tube 或 receptacle cup; hypanthium 完全是花托下陷而成的结构)、被丝托(狭义的 hypanthium; hypanthium 指由花托的延伸部分加花被和花丝的基部联合而成的结构)。

有些教材或著作中,hypanthium 被其他名称取代,如有教材<sup>[17]</sup>描述性地称之为“cup”,此词非术语,可直译为“杯”。名词“cup”在蔷薇科描述中提到时,也可译成被丝托。

## 2 花被概念的分层

概念是分层次的(concept hierarchy)。在花结构的不育部分,花被外延最大,处于第一层次;它包括初生(原始)状态的同被——无花萼花冠分化、次生的异被——有花萼花冠之分、进一步演化出的单被——失去一轮花萼或花冠。在无分化时,同被是第二层次概念。同被下的第三层次概念为花被片——离生时,如木兰科;或合生时,下部为花被管、上部为花被裂片,如石蒜科。异被的花萼和花冠也是第二层次概念。花萼下的第三层次概念是,离生时为萼片;合生时则下部为萼筒、上部为花萼裂片。相似地,花冠概念下的第三层次概念是离生时的花瓣和合生时的花冠管(下部合生部分)、花冠裂片(上部未结合部分)。单被花的次级概念通常是花萼,稀为花冠(见伞形科和菊科)。

有教材<sup>[8]</sup>叙述道,“当前多数学者认为:……被子植物的原始性状是:……花被无萼片、花瓣的分化;花瓣的色彩简单”。此句中,“花被无萼片、花瓣的分化”的说法是在花被这个一级概念下跳出三级概念,这不恰当,应改为“花被无花萼、花冠的分化”;同理,“花瓣的色彩简单”中的“花瓣”应改为“花被片”,因为此处指的是花被的“原始性状”。

另有教材<sup>[18]</sup>也有类似的问题。“常把萼片和花瓣合称为花被(perianth),其中萼片为外轮花被,花瓣是内轮花被。多数植物的花具有萼片和花瓣的分化,称双被花<sup>[18]</sup>”,这段文字是用第三层次的部分概念定义第一层次的概念,甚为不妥。如果将这两句话加以修改,可为“常把花萼和花冠合称为花被(perianth),其中花萼为外轮花被,花冠是内轮花被。多数植物的花被具有花萼和花冠的分化,称双被花”。

还有教材这样论述,“If the sepals, petals, and stamens are attached to the receptacle below the ovary, as they are in lilies, the ovary is said to be superior<sup>[13]</sup>”(若如百合那样,萼片、花瓣和雄蕊生于子房下面的花托上,子房称之为上位)。下文会讨论这句话如此定义子房上位是否准确,这里分析这句话中关于花被名词的使用问题。首先,文中提到“sepals”(萼片)和“petals”(花瓣),而所举例子为

“lilies”(百合),可是百合尚无萼片和花瓣的分化,因为百合是较原始的同被花,只有花被片。其次,按作者的意思(笔者有异议),子房上位应该是花被和雄蕊生于子房下面的花托上,而花被包括离生或合生状态的同被、异被、单被等多样化情形,只提及异被中的离生状态(即萼片和花瓣)则是外延过于偏狭。

2010年全国中学生生物联赛试卷第41题(<http://www.gtyz.com/Item/451.aspx>; 2023-05-07)的“正确选项”包括“D. 被子植物花的花萼、花瓣、雄蕊和雌蕊都是同源器官”。这一选项中,将花被的第二层次名词“花萼”和第三层次名词“花瓣”并列,有些别扭;“花瓣”应改为“花冠”。至于“都是同源器官”是否准确,则另当别论。

### 3 花结构是开裂还是未愈合?

“裂”字可为动词,指由合到分的过程;也可以是形容词,描写由合到分的结果、状态。用到“裂”字的例子,花中有茄科花萼、花冠5裂和南瓜(*Cucurbita moschata* Duch. ex Poiret)柱头3裂等说法。这些“裂”容易让人将其和叶片的分裂等同起来,而实际上,二者的“裂”体现着不同的进化现象。被子植物叶全缘是原始的,叶分裂(浅裂、深裂、全裂和羽状分裂等)是次生现象,而复叶是分裂的演化高级阶段。相反,花中的裂实际上是器官上端停留在离生状态,体现演化不彻底。茄科花萼和花冠5裂,是5枚萼片、花瓣下部愈合成萼筒和花冠管,上部尚未愈合而停留在初生状态,是离生的“痕迹”。葫芦科植物柱头3裂,是具离生心皮的祖先发生了子房和花柱愈合,而柱头尚未愈合,也是原始性状——心皮离生的“痕迹”。所以柱头 $n$ 裂应表述为柱头 $n$ 个。花中也有真正的分裂,如四分子房是合生子房的次生性开裂,南瓜3个柱头各自顶端2裂,菊科柱头2裂是由草海桐科那样的杯状柱头演化而来的。

花结构“裂”的实质如果不加以澄清,学生就容易想当然地将其当作由合到分的开裂现象。从演化的角度分析花结构之“裂”,有助于对花多样性及其形成的理解。判断心皮数是写花程式、绘花图式和分类检索中绕不开的难点。当我们理解柱头“开裂”的成因时,就有了判断心皮的一个途径:柱头若不止1个,柱头数就等于心皮数,除了极少数例外。

词不达意的现象在植物学中还有不少,如石

细胞的细胞壁中所谓的“分枝纹孔道<sup>[8]</sup>”并非纹孔道发生分枝,而是随着次生壁加厚,细胞腔变小,单纹孔延长成纹孔道,且延伸的纹孔道常有汇合;所以,“分枝纹孔道”的形成并非字面意义上的纹孔道分枝,而实际上是纹孔道的汇聚。

### 4 蝶形花冠与假蝶形花冠

豆科是被子植物第3大科,约有754属20055种<sup>[1]</sup>,经济价值极大,是植物学教学的重点科之一。豆科传统上被分成3个亚科,各亚科可用花冠类型加以区分。含羞草亚科花瓣基部合生,花冠辐射对称;蝶形花亚科和云实亚科花瓣离生,花冠两侧对称,分别具有蝶形花冠和假蝶形花冠。蝶形花冠由5片花瓣组成,横向伸展,故有上(近轴端)和下(远轴端)之分,花瓣呈下降覆瓦状排列;上方花瓣最大最醒目,故称旗瓣,位于覆盖关系的最外方;两侧的花瓣为翼瓣;最下方2花瓣上部合生而互不覆盖,形似船之龙骨,故名龙骨瓣,位于覆盖关系的最内方,直接包裹雌、雄蕊。当传粉昆虫停落龙骨瓣和翼瓣上时,龙骨瓣上部下移,暴露出花药和柱头,使其得以传粉;昆虫腹面带着花粉离开后,龙骨瓣复位,再次包被雌雄蕊。云实亚科植物的花冠虽然也含5片大小不同的花瓣,且呈覆瓦状排列,初看形似蝶形花冠,但其与蝶形花冠有多处显著差异,故名假蝶形花冠。与蝶形花冠不同,假蝶形花冠特征为:1)5片花瓣非下降覆瓦状排列,而是上升覆瓦状排列,即花瓣由下向上依次覆盖;2)位于最上方的花瓣不仅位于最内方,而且大小在5片花瓣中通常最小;3)最下方的两片花瓣位于最外方,而且相互并不愈合而有覆盖关系(一片花瓣覆盖另一片花瓣)。

蝶形花冠中的5个花瓣各有特定的名称,其出自各自的形态、位置。假蝶形花冠的5个花瓣在形态、覆盖方式和功能上与蝶形花冠花瓣区别很大,各花瓣与蝶形花冠花瓣分享相同的名称则很不恰当。但是,有术语专著<sup>[2]</sup>和不少植物学教材<sup>[19-23]</sup>将旗瓣、翼瓣和龙骨瓣的名称原封不动地移植到假蝶形花冠的5个花瓣,显得不够严谨。

“107 在紫荆(*Cercis chinensis* Bunge)的花结构中,位于最外侧的花瓣是( )。(单选) A. 旗瓣 B. 翼瓣 C. 龙骨瓣 D. 盔瓣”,这是2017年全国中学生生物联赛试题(<http://czs.ioz.cas.cn/xwdt/xht/gzdt/201705/P020170523446147108132.pdf>; 2023-05-06)之一,其标准答案将云实亚科紫荆的最外侧花

瓣称为龙骨瓣(<http://czs.ioz.cas.cn/xwdt/xhzt/gzdt/201705/P020170523446147214115.pdf>; 2023-05-06), 实在不妥。

## 5 舌状花和假舌状花

菊科是被子植物最大的科, 约有3万种, 即每10种被子植物中就有1种是菊科植物。菊科头状花序中的小花常因花冠呈舌形、向头状花序四周伸展而被称为舌状花(ligulate floret), 即广义的舌状花。但是, 广义的“舌状花”结构并不是一致的, 大致可分为两类, 一类见于传统的舌状花亚科。舌状花亚科相当于菊苣亚科(Cichorioideae)<sup>[24]</sup>, 蒲公英(*Taraxacum mongolicum* Hand.-Mazz.)为其代表植物之一, 其头状花序只有舌状花(狭义舌状花)。此类狭义舌状花为两性, 舌片具5齿, 用花程式表示为 $\uparrow K\infty-0C(5)A\overline{5}G(2:1:1)^{[25]}$ 。另一类“舌状花”见于传统的管状花亚科, 其头状花序主要有两类: 1) 全为管状花; 2) 缘花为“舌状花”, 盘花是管状花。其中的“舌状花”为雌性, 稀无性, 舌片多具3齿, 用花程式表示为 $\uparrow K\infty-0C(3)A0\overline{G}(2:1:1), 0^{[25]}$ 。可见两个亚科的“舌状花”在性别和花冠裂片数量上显著不同。早在1916年, 就有人<sup>[26]</sup>提出“pseudoligulate floret”(假舌状花)一词, 指管状花亚科的“舌状花”, 而将ligulate floret(舌状花)留给舌状花亚科。这一处理延续至今<sup>[27]</sup>, 但并未成为学术界的主流, 多数植物学教材仍采用广义的舌状花概念。还有教材<sup>[8]</sup>将两种术语交叉使用, 如一面说管状花亚科“头状花序全由管状花组成或周边为舌状花”, 紧接着在介绍向日葵属(*Helianthus* L.)时, 又称其“缘花假舌状”。该教材<sup>[8]</sup>在另一处也提出“假舌状花冠”的说法。

让整个菊科所有具舌片但结构差异很大的小花共享同一术语, 不利于对菊科花结构的理解, 增加了学术交流和教学的难度。笔者建议, 采用狭义的舌状花概念, 即将此术语留给舌状花亚科。而管状花亚科的具舌片的小花, 称假舌状花为宜; 也可以接受目前已广泛采用的另一名词“ray floret”或“the marginal ray flower”或“peripheral (female or sterile) ray flower”(周缘花雌性或中性), 它们均可译为“缘花”。名词ray floret即ray flower, 有文献描述“Ray flowers: In Asteraceae, the flattened, zygomorphic flowers; in contrast to the actinomorphic, tubular disk flowers. In many Astera-

ceae, the ray flowers occur around the margins of the inflorescence, the disk flowers in the center<sup>[13]</sup>”(缘花是菊科花冠扁平、两侧对称的花; 对应于辐射对称的管状盘花。许多菊科植物有缘花和盘花, 缘花见于头状花序周缘, 盘花位于中央)。

当然, 由于管状花亚科不是单系的, 假舌状花也多次独立起源, 而且有雌性和中性等多种变异, 它们共用同一名词也值得推敲。但是在更好的名词系统问世之前, 将菊科有舌片的小花分成舌状花和假舌状花是可行的选择。

## 6 雄蕊冠生还是贴冠?

植物学教材中, 常有雄蕊“常着生在花冠筒上<sup>[8-9, 11, 27]</sup>”的描述, 这样的雄蕊即“冠生雄蕊<sup>[27]</sup>(epipetalous stamen)<sup>[14-15]</sup>”。在花图式上用短线将代表雄蕊的花药横切面与花冠符号连接以显示雄蕊冠生<sup>[8]</sup>。“冠生雄蕊”一词易引起误解, 使人以为雄蕊生长在花冠上、花冠管具花托的功能。而事实上, “冠生雄蕊”是生于花托上的雄蕊, 其花丝与背后的花冠管愈合成一个整体。“冠生雄蕊”改称贴冠雄蕊(adnating-to-corolla-tube stamen, 可缩写为ACT stamen)也许更为准确, 可以减少误解, 利于教学。

贴冠雄蕊形成的意义在于, 使花丝顶端的花药的位置稳定, 利于同传粉者的特定部位更准确地接触, 增加传粉的效率。唇形科杠杆雄蕊的药隔(杠杆)被传粉者撬动得以传粉, 其先决条件之一是2雄蕊花丝大部分与花冠管愈合, 以承受撬动之力并准确撬动。通常, 离瓣花(见堇菜科、伞形科等)或具离生花被片的花(见木兰科、百合科百合属、棕榈科)无雄蕊贴冠的现象。笔者对此的理解是, 雄蕊或外轮雄蕊与其外侧的花瓣或花被片互生, 即雄蕊或多轮雄蕊的外轮雄蕊向外对着两枚花瓣或花被片间的缝隙, 无依无靠, 无法贴合上去。而对于合生花冠花(如菊亚纲<sup>[8]</sup>)或合生花被(见传统的石蒜科<sup>[8]</sup>等), 雄蕊背靠花冠管或花被管, 花丝可与后者愈合, 即贴生其上, 形成贴冠雄蕊。有的教材中, 一些花图式未显示雄蕊贴冠这一显著特征<sup>[8]</sup>, 应在今后的修订中予以完善。

## 7 瓣形雄蕊和瓣化雄蕊

多数雄蕊具纤细的花丝。但是, 一些类群的所有雄蕊或部分雄蕊呈薄片状(laminate organ), 见于被子植物基部类群<sup>[28]</sup>, 即无油樟目、睡莲目和木

兰藤目;也见于较原始的类群如木兰目的木兰科、瓣蕊花科和单室木兰科<sup>[14]</sup>。根据毛茛学派所持有的真花学说<sup>[9]</sup>,雄蕊起源于两性孢子叶球的小孢子叶;原始的雄蕊“叶状,尚无花丝的分化”<sup>[18]</sup>。可见,薄片状雄蕊为原始特征<sup>[8, 22]</sup>,其见于原始的被子植物——基部类群,这是可以理解的。这类雄蕊的英文可为 laminate stamen 或 petaloid stamen。

雄蕊的另一种状态是变异成花瓣。最常见的是人工选择或通过杂交育种而成的重瓣花品种,即花中部分甚至全部雄蕊变异成花瓣,这严重影响两性花的雄性功能而常被自然选择所淘汰。自然选择保留下来的具花瓣功能的变态雄蕊见于姜目。这里需要说明的是,菊科的重瓣花是另一回事,是由管状花(盘花)变异为假舌状花。

上述两类雄蕊都为花瓣状,英文分别为 petaloid stamen (laminated stamen)和 petaloid staminode,而中文均称为瓣化雄蕊<sup>[8-9, 29]</sup>。如上文所述,这两者是有本质区别的,petaloid stamen 仍行使雄蕊功能,是雄蕊起源后的初生形态;而 petaloid staminode 丧失了雄蕊功能,转而行使花瓣的功能,为变态器官,是次生现象。二者位于雄蕊演化的两极。在中文中区别两者很有必要,可将原始的petaloid stamen 称为瓣形雄蕊,而 petaloid staminode 则可译为瓣化雄蕊;前者是雄蕊,只是形态上近似花瓣;后者原是雄蕊,但现已瓣化——形态和功能均已花瓣化。

## 8 子房位置与花位

子房和花的位置是花的重要形态学特征,形成了两组名词。这两个特征有很大的相关性,常常连在一起描述,如菊科植物具“下位子房上位花”。但是二者属于两套名词,且二者之间并非完全一一对应,致使有的教材对有关名词给予不恰当的定义<sup>[2, 13, 17, 30-32]</sup>。

子房位置是相对于花托而言:当子房位于花托表面时,子房为上位(superior),花程式上表达为  $\bar{G}$ ;当被 hypanthium 部分包埋,如石楠属(*Photinia* Lindl.)子房被延伸的花托部分包埋,或如睡莲属子房被花被和花丝部分包埋,子房为半下位(half-inferior),花程式上表达为  $\bar{G}$ ;当被 hypanthium 完全包埋,子房为下位(inferior),花程式上表示为  $\bar{G}$ 。另一方面,花位置是指花被和雄蕊群相对于子房而言,“花(花被和雄蕊群)”位于子房下部的花托处或扁平花托的外侧时,为下位花(hypogynous flower<sup>[13]</sup>或

parts hypogynous<sup>[17]</sup>);当花位于 hypanthium 上部,hypanthium 与子房分离或包埋部分子房时,花为周位(perigynous);当 hypanthium 与子房完全愈合,花为上位(epigynous)。鉴于这两组名词有一定的对应关系,常常被连起来表达:半下位子房周位花,下位子房上位花;值得注意的是,上位子房既可以是下位花,也可能是周位花。

关于子房位置和花位的定义,有时二者会被当作一回事。例如,有人这样给子房上位下定义,“If the sepals, petals, and stamens are attached to the receptacle below the ovary, as they are in lilies, the ovary is said to be superior<sup>[13]</sup>”(若如百合那样,萼片、花瓣和雄蕊生于子房下面的花托上,子房称之为上位)。上文已指出此言不当使用花被名词,这里再分析其对子房位置的定义有何混乱。这一定义的问题在于:1)把子房位置定义为子房相对于“花”的位置而言,而不是针对其与花托或 hypanthium 的位置关系;2)将子房位置与花位置当成一回事,即上位子房等同于下位花,忽略了周位花也可作为子房上位的情况。同样的问题也见于这些定义:1)“上位子房:花萼、花冠和雄蕊着生点都排在子房的下面,称之为子房上位或称下位花<sup>[30]</sup>”;2)“上位子房:在花被着生点之上,……<sup>[2]</sup>”;3)“An ovary is designated as superior or inferior depending on its location relative to other flower parts<sup>[31]</sup>”(子房被认定为上位还是下位,取决于相对于花其他部分其所处位置);4)“superior ovary: An ovary that is free and separate from the calyx<sup>[13, 31]</sup>”(上位子房:子房与花萼分离)。这些论述在定义子房位置时,都错误地把花被、雄蕊牵扯进去,却不提及花托。

一些教材关于周位花的论述常常不全面,要么不包括半下位子房时的周位花<sup>[13, 17]</sup>,要么漏掉被丝托与子房分离时的上位子房周位花<sup>[5, 32]</sup>。

## 9 雌蕊柄及其居间生长

雌蕊柄(gynophore)是什么结构?通常被认为是“花托在雌蕊基部向上延伸成柄状<sup>[8]</sup>”。含笑属(*Michelia* L.)雌蕊群下有一段既无雌蕊也无雄蕊着生的结构,也被称为雌蕊柄或雌蕊轴<sup>[1]</sup>,实际上应称为雌蕊群柄(stipe of gynoecium),其无疑是柱状花托的中间部分。大戟科大戟属(*Euphorbia* L.)的大戟花序中,中央雌花子房下的柄状物也被称为“gynophore<sup>[17]</sup>”(雌蕊柄),这显然不对,应称之为 pedicel(花柄)。在显示雌蕊柄的模式图上,雌蕊柄

部分与子房分别用不同颜色<sup>[20]</sup>或是否有斜线阴影来加以区别,这也暗示雌蕊柄不是雌蕊的一部分,而把它和雌雄蕊柄、花冠柄等并列显示它们都是花托部分的结构。所举例子常常是花生。

促使笔者对上述观点产生疑问的有两个例子:1)唐松草属(*Thalictrum* L.)心皮2~20(~68),无柄或有柄。如果子房柄(雌蕊柄或心皮柄)属于花托,那么每个离生雌蕊基部的雌蕊柄则属于各个雌蕊,因为无法想象一朵花中由花托分枝成多个雌蕊柄伸向每个雌蕊。2)红花羊蹄甲(*Bauhinia blakeana* Dunn)的雌蕊柄虽然颜色偏红,与子房的绿色不同,但是其花柱也和子房颜色不同,所以颜色差异不能作为雌蕊柄和雌蕊分别属于花托和心皮的判断依据;雌蕊柄与子房在结构上是连续的,并无一种结构向另一结构转化的痕迹——如类似节的结构出现,就和子房过渡到花柱一样,都属于同一个心皮。上文提到的大戟花序中雌花与其花柄之间有明显的关节,显示二者属于不同结构:“关节”之上是雌蕊,“关节”之下是花托。所以笔者认为至少在羊蹄甲属(*Bauhinia* L.)中,雌蕊柄是子房向下的延伸而非花托结构。豆科雌蕊通常由单心皮所组成,稀较多且离生,基部常有柄或无柄,这说明豆科植物的单雌蕊是由离生雌蕊演化而成的,其基部的柄也很可能是由离生雌蕊基部的柄被保留至今。那么这些具子房柄的植物的离生心皮祖先就和唐松草属一样,其雌蕊柄很可能是雌蕊的基部而非花托。所以,花生和羊蹄甲属的子房柄或雌蕊柄是雌蕊的基部结构,不是花托结构。

关于花生雌蕊柄的另一个问题是,雌蕊柄的向地居间生长推动子房入地,其行居间生长的居间分生组织(intercalary meristem)是初生的还是次生的?即其为顶端生长的初生分生组织的遗存,还是成熟组织脱分化恢复分裂而成?居间分生组织通常被认为是初生分生组织,因为在经济上十分重要的大科禾本科,其茎节间下部的居间生长——居间分生组织(初生分生组织)细胞分裂、生长和分化特别引人注目,导致居间分生组织都是初生分生组织的观点十分流行。有教材定义居间分生组织“是顶端分生组织在某些器官中局部区域的保留<sup>[8]</sup>”,并特别地将花生雌蕊柄的向地伸长作为居间分生组织活动的实例之一<sup>[8]</sup>。花生属(*Arachis* L.)植物的雌蕊原基在生长中通过留下几层细胞进入细胞分裂的G<sub>0</sub>期,出现在雌蕊柄中,然后

在特定时间恢复分裂,这种跨越一段时间“富有远见”的基因表达是演化上的一个创新(evolutionary innovation),该解释难以成立。难以想象禾本科式的居间分生组织发生在其他类群,且频繁独立地重复发生;相反,由祖先类群经雌蕊柄细胞脱分化恢复分裂而产生次生居间分生组织(有点类似于叶脱落前,叶柄基部分生组织的次生性发生,导致离层形成<sup>[8]</sup>),形成花生属的同源共有衍征,这一推测也许更为合理。

类似的居间生长还发生在蒲公英果之喙(beak)伸长,堇菜属(*Viola* L.)闭锁花花柄在果期的迅速数倍增长,这些结构的显著变长不能简单地用细胞伸长来解释,必然伴随包括细胞分裂在内的居间生长。用“顶端分生组织在某些器官中局部区域的保留<sup>[8]</sup>”这种复杂发育过程来解释居间生长在被子植物中如此多的反复起源,难以令人信服。虽然花生的雌蕊柄中的居间分生组织是初生还是次生的还有待研究,但是一些居间分生组织由成熟组织脱分化而形成次生居间分生组织(secondary intercalary meristem),这是存在的<sup>[33]</sup>。

## 参考文献(References):

- [1] RONSE DE CRAENE L P. Floral Diagrams: an Aid to Understanding Flower Morphology and Evolution[M]. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2022: 67, 192, 209.
- [2] 第二届植物学名词审定委员会. 植物学名词[M]. 2版. 北京: 科学出版社(The Secondary Examining and Approving Committee of Chinese Botanical Terms. Chinese Terms in Botany 2019[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press), 2019: 53, 56, 63, 66.
- [3] 王文采. 关于一些植物学术语的中译等问题(三)[J]. 广西植物(WANG Wencai. On some botanic terms III [J]. Guihaia), 2009, 29 (1): 1-6, 50.
- [4] CRANG R, LYONS-SOBASKI S, WISE R. Plant Anatomy: a Concept-based Approach to the Structure of Seed Plants[M]. Cham: Springer, 2018: 618-619, 662, 705.
- [5] SIMPSON M G. Plant Systematics[M]. 3rd ed. Amsterdam: Academic Press, 2019: 504, 723, 727.
- [6] 哈里斯 J G, 哈里斯 M W. 图解植物学词典[M]. 王宇飞, 赵良成, 冯广平, 等译. 北京: 科学出版社(HARRIS J G, HARRIS M W. Plant Identification Terminology: an Illustrated Glossary[M]. Translated by WANG Yufei, ZHAO Liangcheng, FENG Guangping, et al. Beijing: Science Press), 2001: 75, 77.
- [7] 吴国芳, 冯志坚, 马炜梁, 等. 植物学: 下册[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社(WU Guofang, FENG Zhijian, MA Weiliang, et al. Botany (Vol. 2)[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 1992: 264-268.
- [8] 马炜梁, 王幼芳, 李宏庆, 等. 植物学[M]. 3版. 北京: 高等教育出版社(MA Weiliang, WANG Youfang, LI Hongqing, et al. Botany[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press), 2022: 31, 34, 264, 267-270, 323-334, 348-374, 388, 393, 404.
- [9] 傅承新, 邱英雄. 植物学[M]. 2版. 杭州: 浙江大学出版社(FU Chengxin, QIU Yingxiong. Botany[M]. 2nd ed. Hangzhou: Zhejiang University Press), 2023: 332-335, 375, 377.

- [10] 王文采. 关于一些植物学术语的中译等问题[J]. 植物分类学报(WANG Wencai. On some botanic terms[J]. Acta Phytotaxonomica), 1990: 419–424.
- [11] 廖文波, 刘蔚秋, 冯虎元, 等. 植物学[M]. 3 版. 北京: 高等教育出版社(LIAO Wenbo, LIU Weiqiu, FENG Huyuan, *et al.* Botany[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press), 2020: 252, 258, 296, 300, 330.
- [12] GLIMN–LACY J, KAUFMAN P B. Botany Illustrated: Introduction to Plants, Major Groups, Flowering Plant Families[M]. 2nd ed. New York: Springer, 2006: 99.
- [13] EVERT R F, EICHHORN S E. Raven Biology of Plants[M]. 8th ed. New York: W. H. Freeman and Company, 2013: 464–465, 495, G–20, G–23.
- [14] SINGH G. Plant Systematics: an Integrated Approach[M]. 3rd ed. Enfield: Science Publishers, 2010: 75, 281–285, 526.
- [15] INGROUILLE M, EDDIE B. Plants: Evolution and Diversity[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2006: 150, 227, 241, 245–246.
- [16] KAKANI V G, PRASAD P V V, CRAUFURD P Q, *et al.* Response of *in vitro* pollen germination and pollen tube growth of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes to temperature[J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25: 1651–1661.
- [17] BIDLACK J E, JANSKY S H. Stern's Introductory Plant Biology[M]. 14th ed. New York: McGraw–Hill Companies, 2018: 445, 447, 460, 465, 467, G8, G11.
- [18] 周云龙, 刘全儒. 植物生物学[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社(ZHOU Yunlong, LIU Quanru. Plant Biology[M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press), 2016: 163.
- [19] 王全喜, 张小平. 植物学[M]. 2 版. 北京: 科学出版社(WANG Quanxi, ZHANG Xiaoping. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press), 2012: 298.
- [20] 贺学礼. 植物学[M]. 2 版. 北京: 科学出版社(HE Xueli. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press), 2016: 122, 253.
- [21] 黄宝康, 刘忠, 王旭红, 等. 药用植物学[M]. 7 版. 北京: 人民卫生出版社(HUANG Baokang, LIU Zhong, WANG Xuhong, *et al.* Medical Botany[M]. 7th ed. Beijing: People's Medical Publishing House), 2016: 64.
- [22] 杨世杰, 汪矛, 张志翔. 植物生物学[M]. 3 版. 北京: 高等教育出版社(YANG Shijie, WANG Mao, ZHANG Zhixiang. Plant Biology[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press), 2017: 136, 301.
- [23] 丁春邦, 杨晓红. 植物学[M]. 2 版. 北京: 中国农业出版社(DING Chunbang, YANG Xiaohong. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: China Agriculture Press), 2021: 269.
- [24] MANDEL J R, DIKOW R B, SINISCALCHI C M, *et al.* A fully resolved backbone phylogeny reveals numerous dispersals and explosive diversifications throughout the history of Asteraceae[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of USA, 2019, 116(28): 14083–14088.
- [25] 黎维平. 花程式: 问题和建议——植物学教材质疑(五)[J]. 生命科学研究(LI Weiping. Floral formulae: problems and suggestions: questioning botany textbooks (V)[J]. Life Science Research), 2021, 25(6): 557–564.
- [26] SMALL J. Notes on the corolla in the compositae[J]. New Phytologist, 1916, 15(1/2): 23–35.
- [27] 金银根. 植物学[M]. 3 版. 北京: 科学出版社(JIN Yingen. Botany[M]. 3rd ed. Beijing: Science Press), 2018: 424, 428, 431.
- [28] BREUIL–BROYER S, TREHIN C, MOREL P, *et al.* Analysis of the *Arabidopsis* superman allelic series and the interactions with other genes demonstrate developmental robustness and joint specification of male–female boundary, flower meristem termination and carpel compartmentalization[J]. Annals of Botany, 2016, 117(5): 905–923.
- [29] 陆时万, 徐祥生, 沈敏健. 植物学: 上册[M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社(LU Shiwan, XU Xiangsheng, SHEN Minjian. Botany (Vol. 1)[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2011: 203.
- [30] 袁玲. 陈阅增普通生物学(第 4 版)辅导与习题集[M]. 武汉: 崇文书局(YUAN Ling. Guidance and Exercises of Chen Yue-zeng General Biology (4th ed)[M]. Wuhan: Chongwen Publishing House), 2010: 122.
- [31] BERG L R. Introductory Botany: Plants, People, and the Environment[M]. 2nd ed. Belmont: Thomson Brooks/Cole, 2008: 178, 180.
- [32] MAUSETH J D. Botany: an Introduction to Plant Biology[M]. 6th ed. Burlington: Jones & Bartlett Learning, 2017: 241.
- [33] PADMANABHAN D. Some aspects of histogenesis in the leaf of *Phoenix sylvestris* L.[J]. Proceedings of the Indian Academy of Sciences, Section B, 1967, 65: 221–229.