

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201612049

引文格式: 杨晓瑞, 王全喜, 宋以刚. 壳斗科雌花不同发育时期比较胚胎学特征初探 [J]. 广西植物, 2017, 37(7): 841-848
YANG XR, WANG QX, SONG YG. Primary investigation on comparatively embryology characteristics of different development periods of Fagaceae female flower [J]. Guihaia, 2017, 37(7): 841-848

壳斗科雌花不同发育时期比较胚胎学特征初探

杨晓瑞^{1,2*}, 王全喜¹, 宋以刚²

(1. 上海师范大学 生命与环境科学学院, 上海 200234; 2. 上海辰山植物园 中国科学院
上海辰山植物科学研究中心, 上海 201602)

摘要: 壳斗科是北半球暖温带森林的优势树种之一, 具有重要的生态功能和经济开发价值。该研究根据文献资料和野外考察及标本观察, 对壳斗科雌花不同发育时期的重要性状进行整理和对比分析, 并在系统发育框架下对雌花重要性状的演化趋势进行分析, 探讨了上述性状在系统发育树上的演化趋势。选取壳斗科 6 个属 13 种雌花发育的 5 个性状, 利用 Mesquite 在依据 Oh & Manos 基于核基因 CRC 和 ITS 构建的系统发育树上, 将性状进行编码和赋值, 其中合子形成滞后时间按照数量性状进行分析, 其余性状按照质量性状进行分析, 并用最大简约法重建雌花形态及受精特征的祖先性状。结果表明: 壳斗科雌花的 4 个重要性状子房室无毛被、胚珠具明显珠柄、子房与花柱比值大和花粉在子房室内休眠是祖征; 合子形成滞后时间的性状是平行演化特征。针对壳斗科胚囊成熟时珠心组织残余结构的解剖术语混乱的现象, 建议以后统一采用“珠心柱”指示该结构。该研究结果揭示了壳斗科花及胚胎学性状的演化趋势, 也为探讨这些性状演化提供基础资料。

关键词: 壳斗科, 解剖学, 形态学, 花粉休眠, 性状演化

中图分类号: Q944.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2017)07-0841-08

Primary investigation on comparatively embryology characteristics of different development periods of Fagaceae female flower

YANG Xiao-Rui^{1,2*}, WANG Quan-Xi¹, SONG Yi-Gang²

(1. College of Life Sciences and Environmental Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China; 2. Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602, China)

Abstract: Fagaceae is one of the dominant tree species in warm temperate forest in the Northern Hemisphere, which has important ecological function and economic development value. Previous studies have shown that there is a significant difference in the process of embryo and fertilization between the genus of Fagaceae. At present, under the framework of

收稿日期: 2017-02-09 修回日期: 2017-04-11

基金项目: 上海市绿化与市容管理局科技攻关计划项目 (F132416) [Supported by Key Program of Shanghai Municipal Administration of Forestation and City Appearances (F132416)]。

作者简介: 杨晓瑞 (1991-), 女, 安徽临泉人, 硕士, 研究方向为植物学, (E-mail) 1000378507@smail.shnu.edu.cn。

* 通信作者

the system, there is still a lack of knowledge and understanding of the evolution process of these important reproductive traits. In order to clarify the chaotic anatomical term and analyze the evolution trend of the importance traits of female flower under the framework of phylogenetic, on the basis of the relevant domestic and international literature, open-air investigation and specimen identification. In this paper, the important traits of the female flower at different developmental stages were sorted out and analyzed, and the evolution trend of the above traits in the phylogenetic tree was discussed. In this study, five characters from thirteen species belonging to six genera of Fagaceae were chosen, and Mesquite was used to encode and assign the trait according to the phylogenetic tree of the Oh & Manos based on the nuclear gene CRC and ITS. Among these five characters, the trait of delay time of fertilization was analyzed based on quantitative character. At the same time, the remaining traits were analyzed by qualitative character, and the ancestor traits of female flower morphology and fertilization were reconstructed by maximum parsimony. The results showed that there were four important traits in the female flower of the family, such as locule without trichomes, ovule with evident funicle, ratio of locule and style was large and pollen dormancy in locule. These four traits were plesiomorphy, and another trait of delay time of fertilization was parallel evolution characters. According to the use of anatomy terms situation in the past, aiming at the existing problems of anatomy term confusion, suggestions are put forwarded that using the “postament” to represent the remaining tissue structure of nucellar tissue in embryo sac structure at mature stage in the future. This study reveals the trend of the evolution of female flower and embryological traits in Fagaceae, and also provides the information for exploring the evolution of these traits.

Key words: Fagaceae, anatomy, morphology, pollen dormancy, trait evolution

壳斗科(Fagaceae)包括7~11个属,约1 000种,是北半球森林生态系统的重要组成部分,具有重要的生态功能和经济开发价值(Govaerts & Frodin, 1998;黄成就等,1998)。被子植物中花的发育以及受精发育过程与植物的适应和演化密切相关(Baker, 1959; Barrett, 2002; Darwin, 1877; Stebbins, 1958;胡适宜,1982)。作为具有重要经济及生态价值的大科,前人已对壳斗科中栎属(*Quercus*)、栗属(*Castanea*)、水青冈属(*Fagus*)的花部形态及发育过程开展了较多研究。结果表明,壳斗科在属间和属内花部形态及其传粉式样具有多样性,如不同属的雌花形态、子房室数、败育胚珠位置和受精过程等特征存在较明显的差异(Sogo & Tobe, 2006a; 邓敏, 2007; 许慧玲等, 1988)。Oh & Manos(2008)基于壳斗科系统发育树对传粉及壳斗形态的分析表明,在壳斗科里单花壳斗类型起源于花序壳斗类型,并且单花壳斗类型具有三次独立的起源,而壳斗科的传粉式样亦经历了由风媒转变为虫媒,而后再变为风媒的过程。上述研究工作为壳斗科的繁殖适应性研究奠定了重要基础。

壳斗科不同类群的花部形态和受精发育过程有着丰富的文献资料。由于不同研究所关注的科学问题不同,研究的花部性状并不全面,因而壳斗

科花部发育的生殖特征缺乏系统比较;另外,各研究采用的形态解剖学术语存在混淆,造成壳斗科属间花部发育生殖特征的比较带来一定的难度(Borgardt & Nixon, 2003; Deng et al, 2008; 邓敏, 2007)。所以,目前仍然缺乏在系统学框架下对这些重要生殖性状演化过程的认识和了解。鉴于此,本研究对壳斗科花部形态和受精发育过程的重要性状进行系统整理,以壳斗目其他科作为外类群,基于系统发育演化关系对这些性状的演化趋势进行分析,旨在澄清壳斗科雌花的胚胎学和解剖学形态的术语,对性状进行状态分析,探讨上述性状在系统发育树上的演化趋势。本研究可揭示壳斗科花及胚胎学性状演化趋势并为探讨这些性状演化提供基础资料。

1 材料与方 法

1.1 壳斗科花发育形态及受精发育特征的比较

本研究中壳斗科及壳斗目类群花发育及受精的数据主要通过收集整理相关文献、植物志及野外观察等获得。各类群的比较胚胎学特征见表1。文中所用花比较形态解剖学和胚胎学的术语参考邓敏(2008)和Borgardt & Nixon(2003)的文章,受精术

表 1 壳斗科雌花及果实形态学特征比较

Table 1 Comparative female flower and fruit characters of Fagaceae

物种 Species	1	2	3	4	5
	合子形成滞后时间 Delayed time of fertilization	子房内是否有毛被 With or without trichomes	珠柄形态 Funicular morphology	子房室与花柱 大小比值 Ratio of locule and style	花粉休眠的位置 Position of pollen at dormancy
滇青冈 <i>Quercus schottkyana</i> (Deng et al, 2008)	2~2.5 个月(2) 2~2.5 months(2)	有(1) Has(1)	无明显珠柄(3) No evident funicle(3)	比值小(0) Small ratio(0)	花柱(2) In style tissue(2)
锥连栎 <i>Q. franchetii</i> (Deng, 2007)	2~2.5 个月(2) 2~2.5 months(2)	有(1) Has(1)	未知(?) Unknown(?)	比值小(0) Small ratio(0)	花柱(2) In style tissue(2)
麻栎 <i>Q. acutissima</i> (Borgardt & Nixon, 2003; Deng, 2007)	14 个月(4) 14 months(4)	有(1) Has(1)	无明显珠柄(3) No evident funicle(3)	比值小(0) Small ratio(0)	花柱(2) In style tissue(2)
美国白栎 <i>Q. alba</i> (Stairs, 1964)	1 个月(4) 1 month(4)	有(1) Has(1)	无明显珠柄(3) No evident funicle(3)	比值小(0) Small ratio(0)	花柱(2) In style tissue(2)
美洲黑栎 <i>Q. velutina</i> (Mogensen, 1975)	13 个月(5) 13 months(5)	有(1) Has(1)	珠柄不明显(3) No evident funicle(3)	比值大(1) Large ratio(1)	花柱(2) In style tissue(2)
高山栲 <i>Castanopsis delavayi</i> (刘孟奇, 2009)	12 个月(0) 12 months(0)	有(1) Has(1)	珠柄细长(1) Slender funicle(1)	比值大(1) Large ratio(1)	花柱(2) In style tissue(2)
黎蒴栲 <i>C. fissa</i> (刘孟奇, 2009)	2 个月(4) 2 months(4)	有(1) Has(1)	珠柄细长(1) Slender funicle(1)	比值大(1) Large ratio(1)	花柱(2) In style tissue(2)
欧洲栗 <i>Castanea sativa</i> (Xu et al, 2004)	1.5 个月(6) 1.5 months(6)	未知(?) Unknown(?)	珠柄细长(1) Slender funicle(1)	比值大(1) Large ratio(1)	花柱(2) In style tissue(2)
板栗 <i>C. mollissima</i> (许慧玲等, 1988; Deng, 2007)	3 周多(1) More than 3 weeks(1)	未知(?) Unknown(?)	珠柄细长(1) Slender funicle(1)	比值大(1) Large ratio(1)	花柱(2) In style tissue(2)
滇石栎 <i>Lithocarpus dealbatus</i> (标本和野外观察)	9 个月(2) 9 months(2)	有(1) Has(1)	珠柄细长(1) Slender funicle(1)	比值大(1) Large ratio(1)	未知(?) Unknown(?)
三棱栎 <i>Formandendron doichangensis</i> (邓敏, 2007)	未知(?) Unknown(?)	有(1) Has(1)	珠柄细长(1) Slender funicle(1)	比值大(1) Large ratio(1)	未知(?) Unknown(?)
日本水青冈 <i>Fagus japonica</i> (Sogo & Tobe, 2006a)	2 个月(1) 2 months(1)	无(0) No(0)	珠柄明显(2) Evident funicle(2)	比值大(1) Large ratio(1)	珠柄、珠被(1) At funiculus and integuments(1)
美国水青冈 <i>F. grandifolia</i> (Langdon, 1939)	2 个月(1) 2 months(1)	无(0) No(0)	珠柄明显(2) Evident funicle(2)	比值大(1) Large ratio(1)	珠柄、珠被(1) At funiculus and integuments(1)
木麻黄 <i>Casuarina equisetifolia</i> (Sogo et al, 2004)	3 个月(4) 3 months(4)	无(0) No(0)	无明显珠柄(3) No evident funicle(3)	比值大(1) Large ratio(1)	花柱、子房室、珠柄 表面、珠心表面(3) At style, ovarian locule, funicular surface, nucellar surface(3)
榛 <i>Corylus heterophylla</i> (Sogo & Tobe, 2005; Liu et al, 2014, 2013, 2012)	未知(?) Unknown(?)	无(0) No(0)	无明显珠柄(3) No evident funicle(3)	比值大(1) Large ratio(1)	未知(?) Unknown(?)
杨梅 <i>Myrica rubra</i> (Sogo & Tobe, 2006b)	2 周多(6) More than 2 weeks(6)	无(0) No(0)	无胚柄 0 No funicle(0)	比值大(1) Large ratio(1)	子房室、珠心表面(0) At ovarian locule, nucellar surface(0)
胡桃 <i>Juglans regia</i> (Lin et al, 2016)	未知(?) Unknown(?)	无(0) No(0)	无明显珠柄(3) No evident funicle(3)	比值大(1) Large ratio(1)	未知(?) Unknown(?)

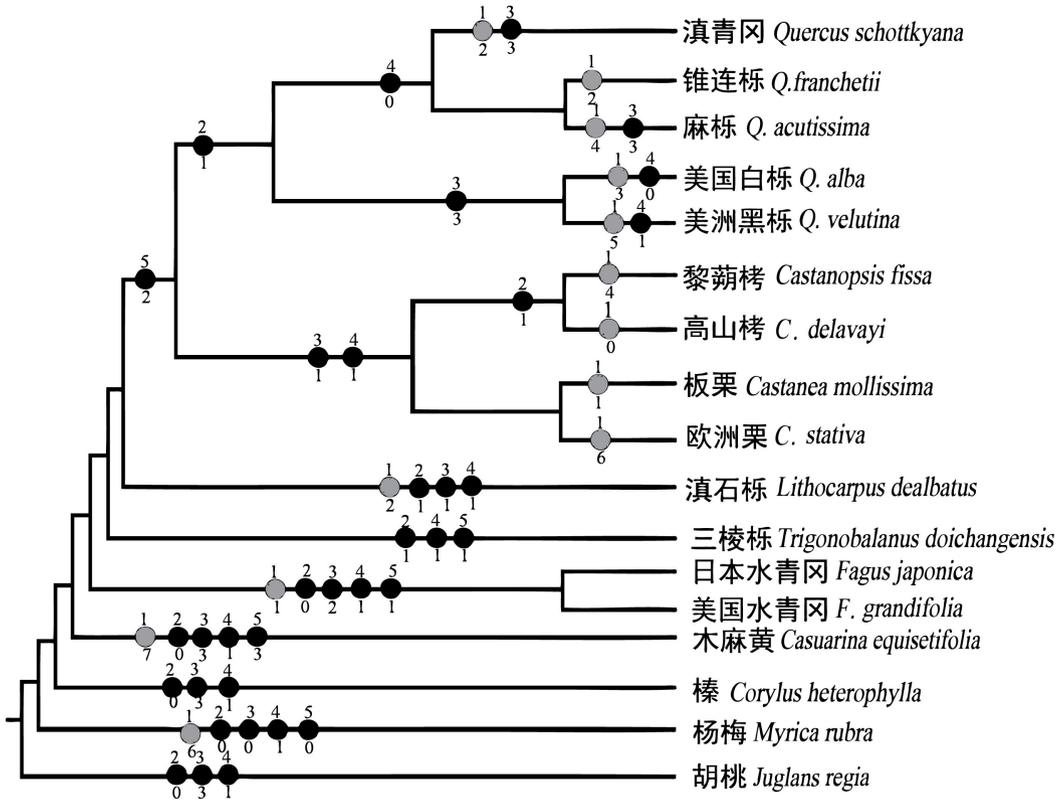


图 1 壳斗科各属雌花 5 个特征(表 1)在 Oh & Manos (2008) CRABS CLAW 和 ITS sequences 分子系统发育树上的比较 灰色圈代表平行演化性状;特征代码在圆点上面,状态代码在下面。

Fig. 1 Character state comparing map of five variable female flower characters (Table 1) observed among select species on phylogeny tree of Fagaceae Phylogeny based on CRABS CLAW and ITS sequences (Oh & Manos, 2008) Gray circles are parallelism characters; Character number is above the circle, character state is below.

语参考胡适宜(1982)《被子植物胚胎学》一书。文献资料来源如下:栎属(Sporne, 1969; Hjelmqvist, 1953; 1957; Stairs, 1964; Boavida et al, 1999; Boavida et al, 2001; Borgardt & Nixon, 2003; Deng et al, 2008)、栗属(Xu et al, 2004; 许慧玲等, 1988)、栲属(*Catanopsis*) (刘孟奇, 2009); 三棱栎属(*Trigonobalanus*) (曾春霞和孙卫邦, 2004; 邓敏, 2007)、水青冈属(Langdon, 1939; Brett, 1964; Sogo & Tobe, 2006a); 胡桃科(Juglandaceae) (Lin et al, 2016; Li et al, 2005; Bai et al, 2006)、桦木科(Betulaceae) (邢树平等, 1998; Sogo & Tobe, 2005; Liu et al, 2014, 2013, 2012)、杨梅科(Myricaceae) (Sogo & Tobe, 2006b; 沈利芬等, 2015)、木麻黄科(Casuarinaceae) (Sogo et al, 2004a, 2004b)。

1.2 花发育形态及受精发育特征的演化趋势分析

文中选取与壳斗科系统发育有重要关系的 5 个

性状(表 1)进行分析。并选择壳斗目的胡桃科、桦木科、杨梅科、木麻黄科作为外类群。本研究根据 Oh & Manos (2008) 基于核基因 CRC 和 ITS 构建的壳斗科的系统发育树以及 Li et al (2004) 壳斗目系统发育的研究结果, 利用 Mesquite version 3.04 软件(Mafddison & Maddison, 2015), 绘制系统发育树, 将合子形成滞后时间(特征 1)按照数量性状进行分析, 并将其他性状进行编码和赋值, 并用最大简约法(Maximum Parsimony)重建雌花形态及受精特征的祖先性状。

2 结果与分析

2.1 壳斗科各属花部及胚胎发育过程性状

壳斗科花的形态结构简单。花单性同株, 稀异

株,或同序[石栎属(*Lithocarpus*)的多数种],风媒或虫媒;雌花1-3-5朵聚生于壳斗内,雄花序下垂或直立;由总苞发育而成的壳斗从包着坚果底部至全包坚果,外壁平滑或有小苞片(Huang et al, 1999; 黄成就等, 1998)。

整个壳斗科的胚囊的发育方式为蓼型。在胚珠发育时,水青冈属的花粉管在珠柄和近珠孔位置休眠,其余属的花粉管在花柱基部的薄壁组织中休眠,至大孢子和雌配子体形成时期,花粉管才重新开始生长,在受精时同一子房中不同的胚珠常处于不同的发育阶段;在受精后,初生胚乳核,形成游离核型胚乳,至后期时,游离胚乳核形成细胞壁,进而形成细胞型胚乳,这一发育方式在栎属胚乳形成中研究最多(Borgardt & Nixon, 2003; Brown & Mogensen, 1972; Hjelmqvist, 1953; Stairs, 1964),与壳斗目中其它科发育一致(Chen et al, 1990; Johri et al, 1992; Langdon, 1939; Manning, 1940; Zhang & Chen, 1993; Zhang et al, 1994; 邢树平等, 1998)。

在收集壳斗科花部及胚胎学性状时发现,壳斗科的某些性状定义存在混淆(表1)。如“承珠盘(hypostase)”和“珠心柱(postament)”两术语均用于指珠心组织解体后的残余组织(刘孟奇, 2009; 许慧玲等, 1988)。另外,壳斗科栎属的内果皮是否含毛被的结果存在争议(Borgardt & Nixon, 2003)。

2.2 花发育形态及受精发育的演化趋势分析

壳斗科各属及其近缘类群花部及胚胎发育特征比较见表1,利用Mesquite对祖先性状的分析结果表明,4个特征是祖征,子房室内无毛被(特征2)、胚珠具有明显珠柄(特征3)、子房与花柱的比值大(特征4)、花粉在子房室内休眠(特征5)。壳斗科各属合子形成滞后时间(特征1)是平行演化特征。

壳斗科中除水青冈属于子房室内壁无毛被,其余属子房室内壁均有毛被。基于性状分布原则,可以判定子房室内壁无毛被为祖征,而子房室内壁有毛被为衍征。壳斗科中各属胚珠的珠柄形态变化显著。水青冈属具有明显珠柄,石栎属、三棱栎属、栲属和栗属的珠柄变短,而广义栎属则没有明显珠柄。按照性状分布原则,壳斗科的珠柄明显是祖征,珠柄的形态变短是衍征。壳斗科栎属的子房室与花柱的比值小(除*Quercus velutina*),其余属的子

房室与花柱的比值大。栎属的子房室与花柱的比值小是栎属的自衍征,并说明栎属的雌花授粉期间花柱较大,而子房室相对较小。

壳斗科各属的花粉管均在合子形成前休眠,休眠时间从2周到15个月时间不等。壳斗科各属休眠时间变化较大,可能是平行演化的特征。壳斗科花粉管的休眠位置在各属存在变化。在水青冈属中,花粉管休眠位置在珠柄、近珠孔等位置,而壳斗目其它类群中,花粉管休眠亦在子房室内部(Sogo & Tobe, 2006b)。因而,水青冈属的花粉管在子房内休眠可能为祖征。壳斗科栎属、栗属的花粉管在花柱基部休眠可能为这一支系共衍征(图1)。

3 讨论

3.1 壳斗科胚胎学术语在不同研究中的混用

壳斗科胚胎发育过程中,所采用术语存在混淆。有的文章中用“珠心柱(postament)”描述胚囊成熟时珠心组织解体后残余的结构时,有的文章用“承珠盘(hypostase)”描述该结构(Deng et al, 2008; 刘孟奇, 2009; 许慧玲等, 1988)。自从将承珠盘定义为合点端珠心细胞的变态以来,各国研究者在许多植物中报道了承珠盘的存在(Szujkó-Lacza, 1977; Tilton, 1980),但由于对多变的合点端珠心细胞描述不一致,承珠盘的概念变得越来越混乱和模糊。因此,Tilton(1980)对珠心组织的每一种特殊变态都赋予一个单独的名称,承珠盘只不过是珠心变化的一种形式而已。鉴于在壳斗科中“珠心柱”使用频率高,“承珠盘”使用次数较少(许慧玲等, 1988; Deng, 2008; 刘孟奇, 2009)。根据使用的沿袭情况,建议以后统一采用“珠心柱”指示壳斗科胚囊成熟时珠心组织残余的结构。

栎属 sect. *Quercus* 子房室内果皮是否含毛被也存在争议。子房室内果皮是否具有丝状毛、绒毛或无毛长期以来用作栎属重要的分类特征,运用于栎亚属各组的划分上(Borgardt & Nixon, 2003)。而Borgardt & Nixon(2003)认为在 sect. *Quercus* 中内果皮的无毛是由于内果皮与种皮愈合,为一种更为进化的性状。青冈亚属及栎亚属其它类群中果实的内果皮具有明显的非腺性毛被视为原始性状。本研究认为Borgardt & Nixon(2003)对于内果皮是否

含毛被的说法有误。我们在实验中观察到栎属 *sect. Quercus* 的内果皮具有非腺性毛。这可能是由于栎属 *sect. Quercus* 中内果皮和种皮彼此邻近, 实验中不易将其分开。Borgardt & Nixon (2003) 所观察到的是未分开的内果皮和种皮结构。因此, 应仔细解剖观察内果皮与种皮两种性状内是否夹杂有毛被, 才能定义内果皮是否含毛被。

3.2 壳斗目雌花的发育特征

壳斗目中各科的雌花发育特征存在一定差异。壳斗科子房 3 至多室, 每室两个胚珠, 双珠被倒生胚珠, 珠孔受精 (许慧玲等, 1988; Deng et al, 2008; 刘孟奇, 2009; Sogo & Tobe, 2006b)。杨梅科是直生型的单珠被胚珠, 珠孔受精 (Kubitzki et al, 1993; Skene et al, 2000; Sogo & Tobe, 2006b)。桦木科子房两室, 每室 1~2 个胚珠或无, 倒生胚珠, 合点受精 (Kubitzki et al, 1993)。胡桃科具有单珠被直生胚珠, 胚珠 1 个, 合点受精 (Lin et al, 2016; Li et al, 2005; Bai et al, 2006)。上述结果表明在同一目的不同科之间胚胎发育和受精模式中存在多种差异。此外研究发现水青冈、杨梅、木麻黄和桤木的花粉管是非连续性生长, 分多步完成生长过程。这种生长方式在花粉管的选择中起到重要作用 (Sogo & Tobe, 2005; Williams et al, 1999; Sogo & Tobe, 2006b)。延迟受精在壳斗目中普遍存在, 而对延迟受精原因仍待进一步研究。

3.3 壳斗科栎属柱头大小的演化

壳斗科栎属的子房与花柱的比值小 (除 *Quercus velutina*), 其余属的子房与花柱的比值大 (Deng et al, 2008; 邓敏, 2007; 刘孟奇, 2009)。壳斗科栎属的雌花授粉期花柱高度发育, 子房极不发育, 在胚珠发育期形成极短的胎座, 这一系列特征与栎属高度适应风媒有密切关系 (Deng et al, 2008), 可能为栎属的自衍征。栎属的子房与花柱的比值小, 可能有利于栎属物种对环境的适应和繁殖。

3.4 壳斗科花粉管休眠特征演化及其原因的探讨

延迟受精现象在壳斗科中普遍存在, 了解延迟受精期间花粉管休眠的性状是其胚胎学的一个重要课题。前人对延迟受精的现象虽然较早观察到, 但是缺乏系统研究。Sogo et al (2004a, b), Sogo & Tobe (2006a, b) 对杨梅与木麻黄科、水青冈等的花粉管休眠过程进行了详细的研究, 现已清楚这几种

植物花粉管休眠时间与位置等特征, 为探究壳斗科花粉管休眠工作提供了详实的参考。

3.4.1 壳斗科花粉管休眠时间 壳斗科各属花粉管均在合子形成前休眠, 各属的休眠时间存在一定差异, 从 2 周至 15 个月时间不等 (Deng et al, 2008; 刘孟奇, 2009; Sogo & Tobe, 2006a)。花粉管的休眠时间变化较大, 这一特征可能是各属平行演化的特征, 但是由于石栎属的资料缺乏, 还有待进一步补充数据和验证。

3.4.2 壳斗科花粉管的休眠位置 花粉管的休眠位置在壳斗科内较为保守。壳斗科栎属 (Boavida et al, 2001; Deng et al, 2008)、栲属 (刘孟奇, 2009) 和栗属 (许慧玲等, 1988; Xu et al, 2004) 的花粉管在花柱基部休眠, 水青冈属花粉管在珠柄和近珠孔两处各休眠一次 (Sogo & Tobe, 2006a)。基于系统发育树来看, 除了壳斗科基部类群水青冈属的花粉管休眠位置在珠柄和近珠孔, 其余属花粉管的休眠位置都在花柱基部。花粉管在花柱基部休眠与否, 取决于授粉时子房是否发育, 如果授粉时珠心和珠被已发育, 花粉管不在花柱基部休眠; 如果授粉时珠心和珠被未发育, 花粉管在花柱基部休眠 (Sogo & Tobe, 2005, 2006b)。花粉管在花柱基部休眠, 待子房中珠心和珠被发育后, 花粉管再次恢复生长。水青冈花粉管休眠位置在珠柄和近珠孔处, 不同于其余属的花粉管均在花柱基部休眠, 花粉管休眠位置的改变可能与营养物质的分布具有相关性。这可从对木麻黄 (*Casuarinaceae equisetifolia*) 的研究来解释, 其花粉管休眠位置—珠柄附近的细胞富含维管组织, 为休眠期间的花粉管提供营养 (Sogo et al, 2004a)。壳斗科花粉管休眠的原因需进一步探究。

3.4.3 壳斗科花粉管休眠原因 前人对壳斗科花粉管休眠原因的探究有限。Sogo & Tobe (2006a) 认为延迟受精有利于从多条花粉管中随机筛选出一条进入胚囊受精。壳斗科由于存在延迟受精, 其花柱中的通道组织和基部的薄壁细胞可能具有维持花粉活性的功能, 同时, 也可能对花粉活力具有选择作用; 栎属植物种间杂交频繁, 花粉休眠机制可能为不同种间的花粉进入、存活及受精奠定基础, 进而加大了不同种间受精的概率 (邓敏, 2007), 但还有待于人工授粉和自然群体中的进一步验证。此外, 在胚珠及胚囊发育过程中淀粉粒的动态变化,

发现多糖类物质经胚珠合点向珠被、珠心、胚囊转移,具有向心运输、积累的特征,为胚囊的发育提供营养物质(黄坚钦,1998)。营养物质在授粉后不同发育时期的变化对于理解花粉延迟受精的生理生态意义可能具有参考作用。

参考文献:

- BAI WN, ZENG YF, LIAO WJ, et al, 2006. Flowering phenology and wind-pollination efficacy of heterodichogamous *Juglans mandshurica* (Juglandaceae) [J]. *Ann Bot*, 98(2): 397-402.
- BAKER HG, 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants [J]. *Vaccines*: 177-191.
- BARRETT SC, 2002. The evolution of plant sexual diversity [J]. *Nat Rev Genet*, 3(4): 274-284.
- BOAVIDA LC, SILVA JP, FEIJO JA, 2001. Sexual reproduction in the cork oak (*Quercus sober* L.). II. Crossing intra- and interspecific barriers [J]. *Sex Plant Reprod*, 14(3): 143-152.
- BOAVIDA LC, VARELA MC, FEIJO JA, 1999. Sexual reproduction in the cork oak (*Quercus suber* L.). I. The progamic phase [J]. *Sex Plant Reprod*, 11(6): 347-353.
- BORGARDT SJ, NIXON KC, 2003. A comparative flower and fruit anatomical study of *Quercus acutissima*, a biennial-fruited Oak from the Cerris Group (Fagaceae) [J]. *Am J Bot*, 90(11): 1567-1584.
- BRETT DW, 1964. The inflorescence of *Fagus* and *Castanea*, and the evolution of the cupules of the Fagaceae [J]. *New Phytol*, 63(1): 96-118.
- BROWN RC, MOGENSEN HL, 1972. Late ovule and early embryo development in *Quercus gambelii* [J]. *Am J Bot*, 59(3): 311-316.
- CHEN Z, LU A, PAN K, 1990. The embryology of the genus *Ostryopsis* (Betulaceae) [J]. *Cathaya*, 253-62.
- DARWIN C, 1877. The different forms of flowers on plants of the same species [M]. London: John Murray: 56-87.
- DENG M, 2007. Anatomy, taxonomy, distribution & phylogeny of *Quercus* subg. *Cyclobalanopsis* (Oersted) Schneid (Fagaceae) [D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences: 30-70. [邓敏, 2007. 壳斗科栎属青冈亚属的形态解剖、分类、分布及其系统演化 [D]. 北京:中国科学院研究生院: 30-70.]
- DENG M, ZHOU ZK, CHEN YQ, et al, 2008. Systematic significance of the development and anatomy of flowers and fruit of *Quercus schottkyana* (subgenus *Cyclobalanopsis*; Fagaceae) [J]. *Int J Plant Sci*, 169(9): 1261-1277.
- GOVAERTS R, FRODIN DG, 1998. World checklist and bibliography of Fagales [J]. Kew: Royal Botanic Gardens, Kew vii: 407-411.
- HJELMQVIST H, 1953. The embryo sac development of *Quercus robur* [J]. *Phytomorph*: 3377-3384.
- HJELMQVIST H, 1957. Some notes on the endosperm and embryo development in Fagales and related orders [J]. *Bot Noti Ser*, 110173-110195.
- HU SY, 1982. The embryology of angiosperms [M]. Beijing: People's Education Press: 67-101. [胡适宜, 1982. 被子植物胚胎学 [M]. 北京:人民教育出版社: 67-101.]
- HUANG CJ, ZHANG YT, BRUCE B, 1999. Fagaceae. Flora of China [J]. Beijing: Science Press: 4314-4400.
- HUANG CJ, ZHANG YT, XU YC, et al, 1998. Fagaceae [M]//CHEN HY, HUANG CJ. Flora Republicae Popularis Sinicae. Beijing: Science Press, 22: 263-332. [黄成就, 张永田, 徐永春, 等, 1998. 壳斗科(Fagaceae) [M]//陈焕镛, 黄成就. 中国植物志. 北京:北京科学出版社, 22: 263-332.]
- HUANG JQ, 1998. Observation of development of female gametophyte and trend of starch grain in *Liriodendron chinense* [J]. *J Zhejiang For Coll*, 15(2): 164-169. [黄坚钦, 1998. 鹅掌楸雌配子体发育及淀粉动态观察 [J]. 浙江林学院学报, 15(2): 164-169.]
- JOHRI BM, AMBEGAOKAR KB, SRIVASTAVA PS, 1992. Comparative embryology of angiosperms: III [M]. Berlin: Springer: 1-2.
- KUBITZKI K, ROHWER J, BITTRICH VE, 1993. Myricaceae [M]// KUBITZKI K, ROHWER JG, BITTRICH V. The families and genera of vascular plants. Berlin: Springer-Verlag: 2453-2457.
- LANGDON LM, 1939. Ontogenetic and anatomical studies of the flower and fruit of the Fagaceae and Juglandaceae [J]. *Botl Gaz*, 301-327.
- LI RQ, CHEN ZD, LU AM, 2005. Organogenesis of the inflorescence and flowers in *Platycarya strobilacea* (Juglandaceae) [J]. *Int J Plant Sci*, 166(3): 449-457.
- LI RQ, CHEN ZD, LU AM, et al, 2004. Phylogenetic relationships in fagales based on DNA sequences from three genomes [J]. *Int J Plant Sci*, 165(2): 311-324.
- LIN RZ, LI RQ, LU AM, et al, 2016. Comparative flower development of *Juglans regia*, *Cyclocarya paliurus* and *Engelhardia spicata*: homology of floral envelopes in Juglandaceae [J]. *Bot J Linn Soc*, 181(2): 279-293.
- LIU J, CHENG Y, LIU C, et al, 2013. Temporal changes of disodium fluorescein transport in *hazelnut* during fruit development stage [J]. *Sci Hort-amsterdam* (150): 348-353.
- LIU J, CHENG Y, YAN K, et al, 2012. The relationship between reproductive growth and blank fruit formation in *Corylus heterophylla* Fisch [J]. *Sci Hort-amsterdam* (136): 128-134.
- LIU J, ZHANG H, CHENG Y, et al, 2014. Pistillate flower development and pollen tube growth mode during the delayed fertilization stage in *Corylus heterophylla* Fisch [J]. *Plant Reprod*, 27(3): 145-152.
- LIU MQ, 2009. Leaf cuticle, architecture, embryology and geographical distribution of *Castanopsis* (Fagaceae) and Its Related Genera [D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences: 66-89. [刘孟奇, 2009. 壳斗科栲属及其邻近属的叶表皮、

- 叶结构、胚胎发育和地理分布 [D]. 北京:中国科学院研究生院: 66-89.]
- MADDISON WP, MADDISON DR, 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04 [EB]. <http://mesquiteproject.org>.
- MANNING WE, 1940. The morphology of the flowers of the Juglandaceae. II. The pistillate flowers and fruit [J]. *Am J Bot*, 839-852.
- MOGENSEN HL, 1974. Ovule abortion in *Quercus* [J]. *Am J Bot*, 61(5): 60-60.
- OH SH, MANOS PS, 2008. Molecular phylogenetics and cupule evolution in Fagaceae as inferred from nuclear CRABS CLAW sequences [J]. *Taxon*, 57(2): 434-451.
- SHEN LF, XIANG WB, FAN CT, et al, 2015. Biological characteristics of the *Myrica rubra* flower [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 32(2): 278-284. [沈利芬, 项伟波, 范彩廷, 等, 2015. 杨梅开花生物学特性 [J]. *浙江农林大学学报*, 32(2): 278-284.]
- SKENE KR, SPRENT JI, RAVEN JA, et al, 2000. *Myrica gale* L. [J]. *J Ecol*, 88(6): 1079-1094.
- SOGO A, JAFFRE T, TOBE H, 2004a. Pollen-tube growth and fertilization mode in *Gymnostoma* (Casuarinaceae): their characteristics and evolution [J]. *J Plant Res*, 117(3): 249-251.
- SOGO A, Nogucgi J, JAFFRE T, et al, 2004b. Pollen-tube growth pattern and chalazogamy in *Casuarina equisetifolia* (Casuarinaceae) [J]. *J Plant Res*, 117(1): 37-46.
- SOGO A, TOBE H, 2005. Intermittent pollen-tube growth in pistils of *alders* (*Alnus*) [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102(24): 8770-8775.
- SOGO A, TOBE H, 2006a. Delayed fertilization and pollen-tube growth in pistils of *Fagus japonica* (Fagaceae) [J]. *Am J Bot*, 93(12): 1748-1756.
- SOGO A, TOBE H, 2006b. Mode of pollen-tube growth in pistils of *Myrica rubra* (Myricaceae): A Comparison with Related Families [J]. *Ann Bot*, 97(1): 71-77.
- SPORNE KR, 1969. The ovule as an indicator of evolutionary status in angiosperms [J]. *New Phytol*, 68(2): 555-566.
- STAIRS GR, 1964. Microsporogenesis and embryogenesis in *Quercus* [J]. *Bot Gaz*, 125(2): 115-121.
- STEBBINS GL, 1958. Longevity, habitat, and release of genetic variability in the higher plants [C] // New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press: 365-378.
- SZUJKÓ-LACZA J, 1977. Hypostase, embryonic sac and endosperm in *Anethum graveolens* L., and in various families [J]. *Acta Biol Acad Sci Hung*, 29(3): 255-271.
- TILTON VR, 1980. Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and notes on other types of modifications in the chalaza of angiosperm ovules [J]. *Can J Bot*, 58(19): 2059-2066.
- WILLIAMS JH, FRIEDMAN WE, ARNOLD ML, 1999. Developmental selection within the angiosperm style: using gamete DNA to visualize interspecific pollen competition [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 96(16): 9201-9206.
- XING SP, CHEN ZD, LU AM, 1998. Development of ovules and embryo sacs in *Ostrya virginiana* (Betulaceae) and its systematic significance [J]. *J Syst Evol*, 36(5): 428-435. [邢树平, 陈之端, 路安民, 1998. *Ostrya virginiana* (Betulaceae)的胚珠和胚囊发育及其系统学 [J]. *植物分类学报*, 36(5): 428-435.]
- XU HL, CAO HJ, LI TG, 1988. Embryological studies of *Castanea mollissima* Bl.: (I) ovule and embryo sac development, fertilization and embryogenesis [J]. *J Beijing For Univ*, 10(1): 10-16. [许慧玲, 曹慧娟, 李天庆, 1988. 板栗(*Castanea mollissima* Bl.)的胚胎学研究: (I) 胚珠、胚囊发育、受精和胚发生 [J]. *北京林业大学学报*, 10(1): 10-16.]
- XU JS, ZHENG T, MEGURO S, et al, 2004. Purification and characterization of polyphenol oxidase from Henry chestnuts (*Castanea henryi*) [J]. *J Wood Sci*, 50(3): 260-265.
- ZENG CX, SUN WB, 2004. Blooming and fruiting habits, microspore genesis and development of male gametes of *Trigonobalanus doichangensis* [J]. *J Wuhan Bot Res*, 22(2): 98-104. [曾春霞, 孙卫邦, 2004. 三棱栎开花结实习性、小孢子发生及雄配子体发育 [J]. *武汉植物学研究*, 22(2): 98-104.]
- ZHANG Z, CHEN Z, 1993. Embryology of *Carpinus turczaninowii* (Betulaceae) and its systematic significance [J]. *Cathaya*, 5: 59-68.
- ZHANG Z, LU A, WEN J, 1994. Embryology of *Rhoiptelea chiliantha* (Rhoipteleaceae) and its systematic relationship [J]. *Cathaya*, 6: 57-66.