

10 种野生芭蕉属植物的雌蕊和雄蕊的形态解剖特征及超微结构研究

杨添雁，田琴，赵自爱，蒙真铖，张建春，只佳增*

(云南省红河热带农业科学研究所，云南 河口 661300)

摘要：芭蕉属(*Musa* L.)是芭蕉科模式属，种质资源丰富，是香蕉遗传育种的重要基因库。然而，该属种间界定模糊，分类系统存在争议且雌雄蕊的微形态研究匮乏。为明晰芭蕉属野生种雌雄蕊的微形态特征，并评估其在分类学中的价值，该研究以分属真蕉组(*sect. Musa*, $n=x=11$)和美蕉组(*sect. Callimusa*, $n=x=10/9/7$)的10个野生种为材料，利用体视显微镜、石蜡切片及扫描电镜技术，系统观察了其雌雄蕊的宏观形态、解剖结构及超微结构。结果表明：(1)雄蕊特征：真蕉组物种花药长度大于或近等于花丝长度，美蕉组的河口指天蕉(*M. splendida*)花药长度则远小于花丝。花粉均为近球形，外壁纹饰可分为“脑纹瘤状”和“细颗粒/磨砂状”两种主要类型，组间差异显著。花粉直径最大的为美蕉组的河口指天蕉 $[(133.13\pm 8.05)\mu\text{m}]$ ，最小的为真蕉组的朝天蕉(*M. velutina*) $[(73.04\pm 6.19)\mu\text{m}]$ 。(2)雌蕊特征：真蕉组物种柱头多为匙状，美蕉组(*M. splendida*)为头状。所有物种柱头均为湿柱头，花柱多为实心型，仅真蕉组的野蕉(*M. balbisiana*)具开放型花柱道。柱头乳突细胞的形态、排列方式及分泌物状态可稳定区分物种及不同发育时期(可授期、伸长期、衰老期)。该研究认为，芭蕉属雌雄蕊的微形态特征(花药/花丝长度比、花粉外壁纹饰、花柱道类型、柱头乳突细胞形态等)遗传保守性强、性状稳定，可作为属下分组(真蕉组、美蕉组)及种间鉴定的重要形态学依据。该研究为芭蕉属种质资源评价、系统分类学的进一步完善以及香蕉遗传育种中的亲本选择提供了关键的基础数据。

关键词：芭蕉属，雌蕊，雄蕊，微形态学，分类学，形态解剖

中图分类号：Q944.58

文献标识码：A

文章编号：

Morpho-anatomy and ultrastructure of pistil and stamen in ten wild species of *Musa* (Musaceae)

YANG Tianyan, TIAN Qin, ZHAO Ziai, MENG Zhencheng, ZHANG Jianchun, ZHI Jiazeng*

(Honghe Tropical Agriculture Institute of Yunnan, Hekou 661300, Yunnan, China)

Abstract: The genus *Musa* L., the type genus of Musaceae, possesses abundant wild germplasm resources and serves as a crucial gene bank for banana genetic breeding. However, species delimitation within this genus remains ambiguous, leading to taxonomic controversies, and micromorphological studies on its stamens and pistils are scarce. This study aims to clarify the micromorphological characteristics of stamens and pistils in wild *Musa* species and evaluate their taxonomic significance. Using ten wild species representing *sect. Musa* ($n=x=11$) and *sect. Callimusa* ($n=x=10/9/7$), we systematically observed the phenotypic, cellular, and ultrastructural features of stamens and pistils using stereomicroscopy, paraffin sectioning, and scanning electron microscopy (SEM). The results were as follows: (1) Stamen characteristics: In *sect. Musa*, anther length was greater than or nearly equal to filament length, whereas in *M. splendida* (*sect. Callimusa*), anther length was much shorter than the filament. Pollen grains were subspheroidal in all species. The exine ornamentation was classified into two main types: “cerebroid-tuberculate” and “fine-grained/frosted”, with significant differences between the two sections. The largest pollen diameter was observed in *M. splendida* $[(133.13 \pm 8.05)\mu\text{m}]$, and the smallest in *M. velutina* $[(73.04 \pm 6.19)\mu\text{m}]$. (2) Pistil characteristics: Most species in *sect. Musa* possessed a spatulate stigma, while *M. splendida* had a capitate stigma. All stigmas were

基金项目：云南省基础研究计划项目(202501AT070030)；云南省重点研发计划项目(202503AK140037)；云南省技术创新人才培养计划项目(202205AD160038)。

第一作者：杨添雁(1994—)，硕士，助理研究员，主要研究方向为作物遗传育种，(E-mail) 502650413@qq.com。

***通信作者：**只佳增，硕士，助理研究员，研究方向为植物资源学，(E-mail) 303567395@qq.com。

of the “wet” type. The styles were predominantly solid, except for *M. balbisiana* (sect. *Musa*), which had an open stylar canal. The morphology, arrangement, and secretory state of stigma papillary cells could reliably distinguish species and different developmental stages (receptive, elongation, senescence). The study concludes that the micromorphological characteristics of stamens and pistils in *Musa* (anther/filament length ratio, pollen exine ornamentation, stylar canal type, stigma papillae morphology) are highly conservative and stable. These traits serve as valuable morphological evidence for infrageneric classification (sect. *Musa* vs. sect. *Callimusa*) and species identification. This research provides fundamental data for germplasm evaluation, taxonomic refinement, and parental selection in banana genetic breeding programs.

Keywords: *Musa*, pistil, stamen, micromorphology, taxonomy, morpho-anatomy

芭蕉属 (*Musa* L.) 隶属于姜目芭蕉科 (Musaceae), 是芭蕉科物种数量最多及多样性最高的核心类群 (陈文娜, 2014)。全球共记录野生原种及变异类群70~80 种, 自然分布以热带亚洲为核心, 西起东喜马拉雅山脉, 经东南亚、马来群岛, 南至澳大利亚北部 (Ning Fu et al., 2022; Rajeesh et al., 2024)。中国是芭蕉属植物自然分布的边缘区域, 现存野生及归化物种约29 种, 资源主要分布于云南、广西、广东、海南等华南、西南热带亚热带地区 (马金双, 2020)。芭蕉属植物具有极高的经济价值, 全球超4 亿人为主食的栽培品种香蕉 (或大蕉) 绝大部分都源于芭蕉属的野生原始小果野蕉 (*M. acuminata*) 和野蕉 (*M. balbisiana*) 的种内或种间杂交进化, 形成了香蕉产业丰富的品种或类型 (Kitavi et al., 2020)。同时, 多数芭蕉属野生种经过长期自然选择拥有抗性基因, 是遗传育种重要的原始材料和遗传改良的优质基因库 (李伟明等, 2018; 中国科学院中国植物志编辑委员会, 1981)。此外, 许多野生种因其艳丽的苞片而具有较高的观赏价值。

芭蕉属自1753年建立以来, 属下分类系统长期存在争议, 历经多次修订。早期主要基于宏观形态, Sagot (1887)、Baker (1893) 等奠定了初步框架。20世纪中叶, Cheesman (1947) 和Simmonds (1960, 1962) 结合形态与细胞学, 提出了基于染色体基数的五组分类系统, 形成清晰的整体框架。直至2005 年芭蕉属5 个组的框架广泛被接受并沿用至今, 即真蕉组 (Sect. *Musa*, $2n=22$)、红蕉组 (Sect. *Rhodochlamys*, $2n=22$)、南蕉组 (Sect. *Australimus*, $2n=20$)、美蕉组 (Sect. *Callimusa*, $2n=20$) 和 *Ingentimua* 组 (Sect. *Ingentimua*, $2n=14$; $2n=18$)。但是, 近年的分子系统学研究表明, 这5个组并未形成单系群。基于核基因与叶绿体基因的分子系统学研究提出了全新的属下两分法分类体系, 将原有五组归并为两大进化枝: 染色体基数 $x=11$ 的真蕉组 (sect. *Musa*) 与染色体基数 $x=7, 9, 10$ 的美蕉组 (sect. *Callimusa*), 该体系也得到了雄花形态学研究的佐证, 成为目前学界主流的分类框架 (Häkkinen, 2013; 陈文娜, 2014; Inta et al., 2023)。

此外, 芭蕉属种质资源丰富, 种间杂交频繁、多倍化现象普遍、种下变异丰富, 导致物种鉴定与归类争议频发, 诸多类群的分类地位长期模糊。如树头芭蕉 (*M. wilsonii*) 是Tutcher(1902)根据香港植物园栽培的云南引种芭蕉属植物所发表的新种。Cheesman(1947)在建立象腿蕉属时, 将该种处理为 *Ensete wilsonii*。Simmonds (1960) 则认为 *E. wilsonii* 是象腿蕉 (*E. glaucum*) 的异名。刘爱忠 (2001) 等则将 *E. wilsonii* 处理为阿宽蕉 *M. itinerans* 的异名。Häkkinen (2013) 支持将 *E. wilsonii* 处理为阿宽蕉 (*M. itinerans*) 的异名, 并对阿宽蕉进一步细分, 将其处理为西双版纳阿宽蕉 (*M. itinerans* var. *xishuangbannaensis*) 的同时也将 *E. wilsonii* 处理为象腿蕉 (*E. glaucum*) 的异名, 并将其降为变种 *E. glaucum* var. *wilsonii*。

目前, 芭蕉属的分类系统学研究结合了形态解剖学、细胞学、孢粉学、分支系统学及分子生物学等方法, 在形态解剖学方面多为花、种子、叶片等结构的表型分析 (冯慧敏等, 2011; 张茜, 2020; Inta et al., 2023), 对其微形态结构的研究报道只限于种子 (姜燕, 2005)、叶片 (刘爱忠, 2001)。花器官性状具有遗传保守性强、系统演化信号稳定的特征, 是近缘类群区分、属下分组与物种精准鉴定的核心性状, 已广泛应用于多种植物类群的分类修订研究。樊晓静等 (2021) 利用花柱、柱头和花丝等花结构的表皮纹饰、气孔和茸毛纹饰等微形态特征作为识别不同茶树品种的依据。李文娟 (2021) 通过扫描电子显微镜、光学显微镜和透射电子显微镜分析比较了5 种铁线莲雄蕊的形态特征、个体发育、花药和花粉的结构、表皮微形态、花丝蜜腺结构的差异, 为进一步探讨毛茛科雄蕊分化式样及其可能的新功能提供证据。朱琳 (等2023) 通过观察和测量花粉形态特征发现, 黄花型扁蓊豆花粉外壁纹饰与扁蓊豆相近, 与黄花苜蓿差异较明显, 为研究野生黄花型

扁蓊豆分类归属问题，提供了扁蓊豆物种鉴定和分属依据。但目前针对芭蕉属雌雄蕊宏观形态、显微结构及超微结构的微形态系统分类研究仍处于空白状态，无法为最新的两分法分类体系提供形态学支撑，也难以解决该属长期存在的分类争议与物种鉴定难题。

基于此，本研究以芭蕉属两大演化组的10种代表性野生种质为研究材料，涵盖真蕉组9种[阿宽蕉(*Musa itinerans*)、朝天蕉、瑞丽芭蕉(*M. ruiliensis*)、台湾阿宽蕉(*M. itinerans* var. *formosana*)、旋覆蕉(*M. tonkinensis*)、小果野蕉(*M. acuminata*)、野蕉(*M. balbisiana*)、云南芭蕉(*M. yunnanensis*)、紫苞芭蕉(*M. ornata*)]与美蕉组1种(河口指天蕉)，通过体视显微镜、石蜡切片、扫描电镜等技术，系统观测其雌雄蕊宏观表型、显微结构与超微结构特征。旨在筛选芭蕉属真蕉组(*sect. Musa*)和美蕉组(*sect. Callimusa*)的野生种在雌雄蕊的宏观表型、细胞结构和超微结构上具备稳定分类学价值的性状，明确两大组别专属形态鉴别依据，厘清种间及种下类群的形态分化差异，填补芭蕉属花器官微形态研究空白，为芭蕉属属下分类系统完善、野生种质精准鉴定及遗传育种研究提供可靠的形态学理论支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

选取10种芭蕉属野生种(表1)。其中，云南芭蕉采自云南省怒江傈僳族自治州福贡县，其余9种采自云南省红河热带农业科学研究所省级特色热带果树河口种质资源圃(香蕉圃)。凭证标本经形态学鉴定后，保存于云南省红河热带农业科学研究所标本室。每个物种选取3~5株生长正常、无病虫害的成年植株。于盛花期，从每株的花序中、上部采集当日开放的雌花和雄花各5朵，混合后用于后续实验，以减少个体差异。

表1 研究材料信息
Table 1 Information of research materials

组 Section	物种 Species	采集地 Locality	凭证标本号 Voucher No.	采集日期 Collection date
真蕉组 Sect. <i>Musa</i>	阿宽蕉 <i>Musa itinerans</i>	云南河口 Hekou, Yunnan	HHSBJ-Mi-01	2025-05-10
	朝天蕉 <i>Musa velutina</i>	云南河口 Hekou, Yunnan	HHSBJ-Mv-03	2025-06-12
	瑞丽芭蕉 <i>Musa ruiliensis</i>	云南河口 Hekou, Yunnan	HHSBJ-Mr-02	2025-04-18
	台湾阿宽蕉 <i>Musa itinerans</i> var. <i>formosana</i>	云南河口 Hekou, Yunnan	HHSBJ-Mif-01	2025-05-20
	旋覆蕉 <i>Musa tonkinensis</i>	云南河口 Hekou, Yunnan	HHSBJ-Mt-04	2025-07-05
	小果野蕉 <i>Musa acuminata</i>	云南河口 Hekou, Yunnan	HHSBJ-Ma-02	2025-06-25
	野蕉 <i>Musa balbisiana</i>	云南河口 Hekou, Yunnan	HHSBJ-Mb-03	2025-08-01
	云南芭蕉 <i>Musa yunnanensis</i>	云南福贡 Fugong, Yunnan	HHSBJ-My-01	2025-09-15
美蕉组 Sect. <i>Callimusa</i>	紫苞芭蕉 <i>Musa ornata</i>	云南河口 Hekou, Yunnan	HHSBJ-Mo-02	2025-07-18
	河口指天蕉 <i>Musa splendida</i>	云南河口 Hekou, Yunnan	HHSBJ-Ms-01	2025-05-28

1.2 方法

1.2.1 表型观察与形态测量

采集新鲜的雌、雄花，置于 OLYMPUS SZX16 体视显微镜下观察并拍照。使用 ImageJ 软件测量雄蕊的花药长度与花丝长度，以及雌蕊柱头的形态特征。每个物种测量15个样品($n=15$)。

1.2.2 石蜡切片

将新鲜的雌蕊柱头、花柱中部及雄蕊花药、花丝中部剪成0.5 cm × 0.5 cm的小块，立即投入FAA固定液(50%乙醇:福尔马林:冰醋酸 = 90:5:5)中固定48 h。经梯度酒精(70%, 85%, 95%, 100%)脱水、二甲苯透明、石蜡包埋后，用 Leica RM2235 切片机进行连续切片，厚度8-10 μm。切片经苏木精-伊红(H.E)染色或番红-固绿染色后，中性树胶封片。在 Leica DM2500 光学显微镜下观察并拍照。每个样品观察不少于10

个切片。

1.2.3 扫描电镜观察

花粉：将成熟花药置于 2.5 %戊二醛中固定，经梯度酒精脱水、临界点干燥、离子溅射喷金后，于 ZEISS EVO LS10 扫描电镜下观察花粉形态和外壁纹饰。每个物种随机选取 10 粒花粉测量其极轴和赤道轴长度（n=10）。

柱头：将新鲜雌蕊柱头用上述方法固定、脱水、干燥、喷金后，于扫描电镜下观察柱头整体形态及乳突细胞特征。

1.3 数据分析

使用 Excel2016 进行数据整理，计算花粉直径的平均值和标准差（ $\bar{x} \pm s$ ）。

2 结果与分析

2.1 雌雄蕊表型特征

如图1所示,10 个野生种的雌雄蕊表型存在明显差异。真蕉组的9 个物种雌蕊柱头多为匙状(spatulate)，其中紫苞芭蕉柱头极小，呈棒状。美蕉组的河口指天蕉雌蕊柱头为头状(capitate)。雄蕊方面，真蕉组所有物种的花药均呈长圆形，长度大于或近等于花丝长度。美蕉组的河口指天蕉花药长度则显著小于花丝长度（图 1：C；表 2）。



A. 阿宽蕉；B. 朝天蕉；C. 河口指天蕉；D. 瑞丽芭蕉；E. 台湾阿宽蕉；F. 旋覆蕉；G. 小果野蕉；H. 野蕉；I. 云南芭蕉；J. 紫苞芭蕉；上. 雌蕊；下. 雄蕊。

A. *M. itinerans*; B. *M. velutina*; C. *M. splendida*; D. *M. ruiensis*; E. *M. itinerans* var. *formosana*; F. *M. tonkinensis*; G. *M. acuminata*; H. *M. balbisiana*; I. *M. yunnanensis*; J. *M. ornata*; Top. Pistil; Bottom. Stamen.

图 1 10 种芭蕉属植物雌雄蕊的表型结构

Fig. 1 Phenotypic structure of stamens and pistils in ten *Musa* species

表 2 10 种芭蕉属植物雄蕊花药与花丝长度比较

Table 2 Comparison of anther and filament lengths of stamens in ten *Musa* species

组 Section	物种 Species	花药长度 Anther length (mm)	花丝长度 Filament length (mm)	比值（花药长度/花丝长度） Ratio (A/F)
真蕉组 Sect. <i>Musa</i>	阿宽蕉 <i>M. itinerans</i>	12.5±0.6	10.1±0.5	1.24
	朝天蕉 <i>M. velutina</i>	8.9±0.4	8.5±0.4	1.05
	瑞丽芭蕉 <i>M. ruiliensis</i>	11.2±0.5	11.8±0.6	0.95
	台湾阿宽蕉 <i>M. itinerans</i> var. <i>formosana</i>	11.3±0.6	12.1±0.6	0.93
	旋覆蕉 <i>M. tonkinensis</i>	14.1±0.7	12.3±0.6	1.15
	小果野蕉 <i>M. acuminata</i>	10.9±0.5	10.5±0.5	1.04
	野蕉 <i>M. balbisiana</i>	13.8±0.6	11.4±0.6	1.21
	云南芭蕉 <i>M. yunnanensis</i>	12.7±0.6	9.8±0.5	1.29
	紫苞芭蕉 <i>M. ornata</i>	9.6±0.3	10.8±0.3	0.88
	美蕉组 Sect. <i>Callimusa</i>			
	河口指天蕉 <i>M. splendida</i>	6.5±0.3	13.2±0.7	0.49

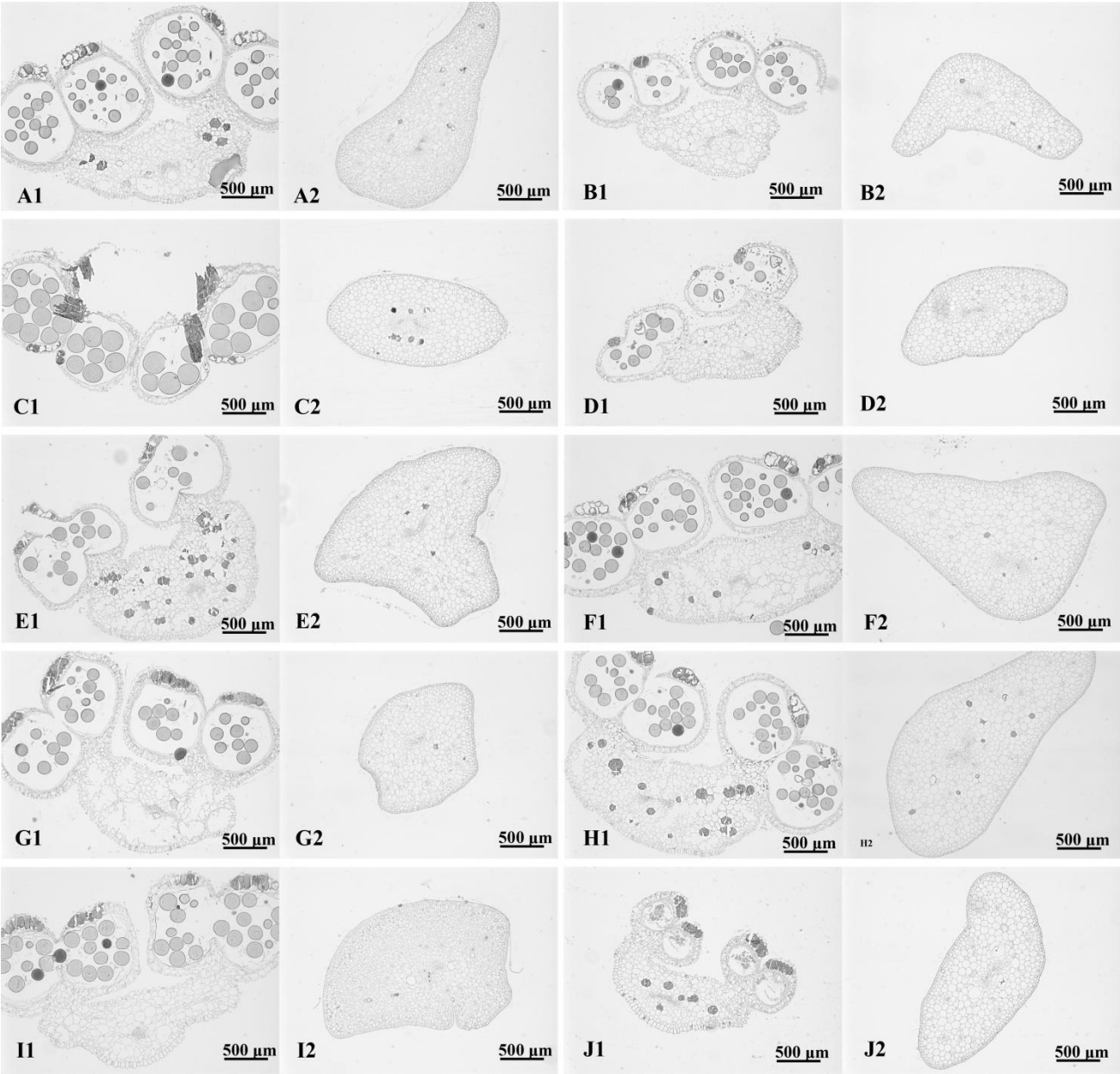
注：比值>1 表示花药长于花丝，≈1 表示近等长，<1 表示花药短于花丝。

Note: Ratio >1 indicates anther longer than filament, ≈1 indicates nearly equal, <1 indicates anther shorter than filament.

2.2 雄蕊显微及超微结构

2.2.1 雄蕊花药及花丝的细胞结构

石蜡切片显示，除紫苞芭蕉（图 2：J1）处于小孢子母细胞时期以外，其余 9 种均处于成熟花粉粒或花药开裂期（图 2：A1-I1）。花药横切面为典型四室结构，药室内充满圆形或近圆形的成熟花粉粒。不同种的花粉粒直径差异显著（表 3），其中河口指天蕉（美蕉组，图 2：C1）最大[（133.13±8.05） μm]，朝天蕉（真蕉组，图 2：B1）最小[（73.04±6.19） μm]。花丝横切面结构在不同物种间存在差异，横切面形状从近圆形、椭圆形、方形到不规则形，表皮细胞多为 1~2 层，壁厚，其下为薄壁细胞和维管束（图 2：A2-J2）。



A. 阿宽蕉; B. 朝天蕉; C. 河口指天蕉; D. 瑞丽芭蕉; E. 台湾阿宽蕉; F. 旋覆蕉; G. 小果野蕉; H. 野蕉; I. 云南芭蕉; J. 紫苞芭蕉; 1. 花药; 2. 花丝。
A. *M. itinerans*; B. *M. velutina*; C. *M. splendida*; D. *M. ruiensis*; E. *M. itinerans* var. *formosana*; F. *M. tonkinensis*; G. *M. acuminata*; H. *M. balbisiana*; I. *M. yunnanensis*; J. *M. ornata*; 1. Anther; 2. Filament.

图 2 10 种芭蕉属植物雄蕊花药和花丝细胞结构

Fig. 2 Cellular structure of anthers and filaments in ten *Musa* species

表 3 10 种芭蕉属植物花粉形态与大小比较

Table 3 Comparison of pollen morphology and size in ten *Musa* species

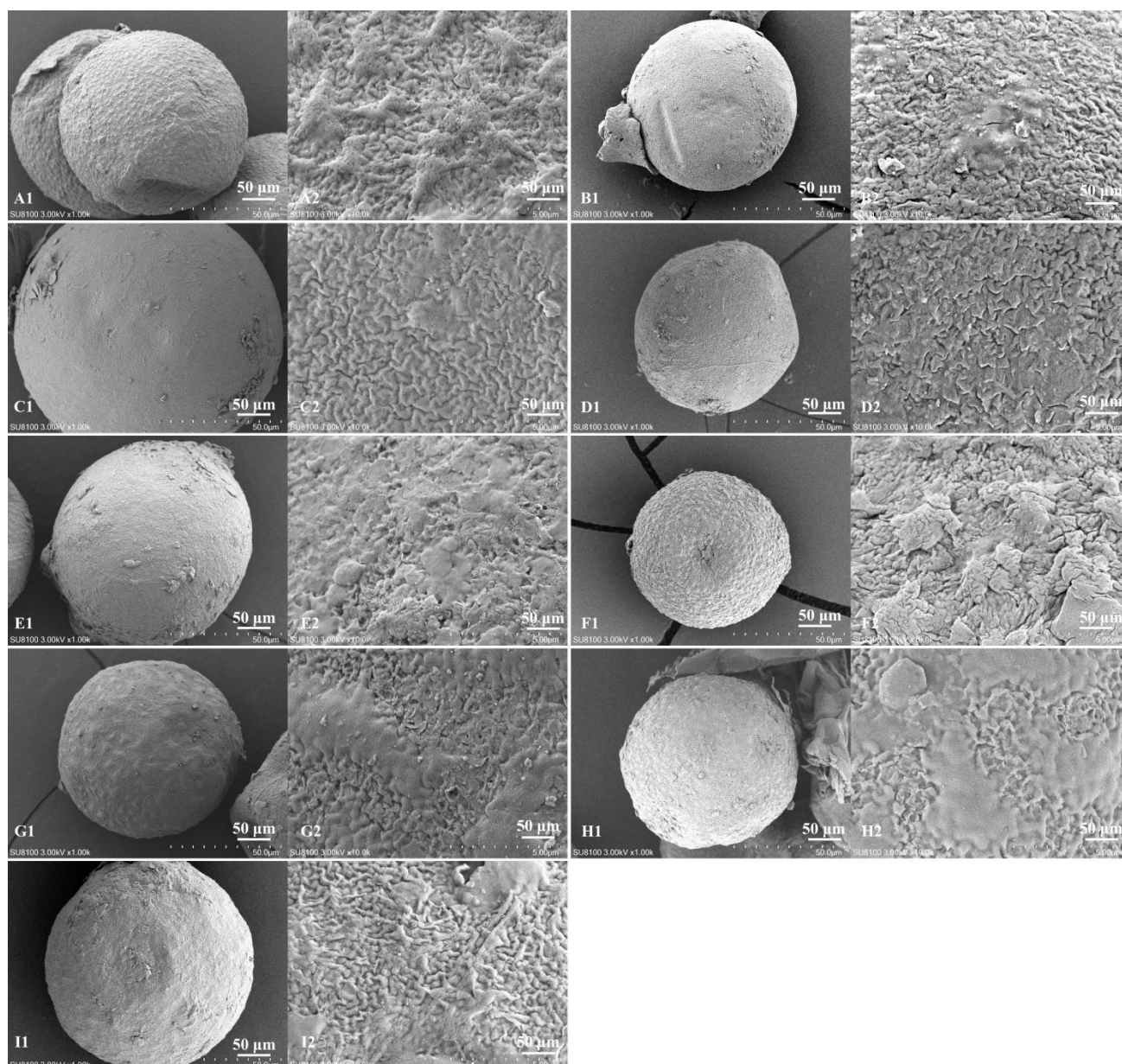
组 Section	物种 Species	花粉形状 Pollen shape	花粉直径 Pollen diameter (μm)	外壁纹饰类型 Exine ornamentation type	外壁纹饰特征描述 Exine ornamentation characteristics
真蕉组 Sect. <i>Musa</i>	阿宽蕉 <i>M. itinerans</i>	近球形 Nearly spherical	79.29±6.23	脑纹瘤状 Cerebroid-tuberculate	脊状凸起连接成脑纹状, 表面极粗糙

				The ridges form a brain-like pattern, and the surface is extremely rough
朝天蕉 <i>M. velutina</i>	近球形 Nearly spherical	73.04±6.19	细颗粒状 Fine-grained	片状结构堆叠，形成细密起伏的磨砂质感 Layers of sheet-like structures are stacked to create a fine, undulating, matte texture
瑞丽芭蕉 <i>M. ruiliensis</i>	近球形 Nearly spherical	78.68±12.17	细颗粒状 Fine-grained	片状/脊状凸起连接，沟壑清晰均匀 Laminate/ridge-like protrusions are connected, with clear and uniform grooves
台湾阿宽蕉 <i>M. itinerans</i> var. <i>formosana</i>	近球形/圆球形 Near-spherical/spherical	88.57±7.80	细颗粒状 Fine-grained	团块状/瘤状凸起与絮状/丝状结构交织，形成非均匀、多尺度的复合纹理 Clump-like/lump-like protrusions intertwine with flocculent/filamentous structures, forming a non-uniform, multiscale composite texture
旋覆蕉 <i>M. tonkinensis</i>	近球形 Nearly spherical	82.10±6.98	脑纹瘤状 Cerebroid-tuberculate	块状凸起堆叠，沟壑深、缝隙大，极粗糙 Lumps are piled up, with deep gullies and wide crevices; the surface is extremely rough.
小果野蕉 <i>M. acuminata</i>	近球形 Nearly spherical	86.86±5.09	细颗粒状 Fine-grained	细小褶皱/絮状结构交织，起伏平缓 Fine folds and fluffy structures intertwine, creating gentle undulations
野蕉 <i>M. balbisiana</i>	近球形 Nearly spherical	81.41±5.01	复合型 Compound	平滑斑块与致密沟壑网纹交错，对比强烈 Smooth patches alternate with a dense network of grooves, creating a striking contrast
云南芭蕉 <i>M. yunnanensis</i>	近球形 Nearly spherical	101.71±8.04	细颗粒状 Fine-grained	条状/脊状凸起交织成网状，起伏平缓

						Strip-like/ridge-like protrusions intertwine to form a mesh-like pattern, with gentle undulations.
						小孢子母细胞时期，无成熟花粉
	紫苞芭蕉					During the
	<i>M. ornata</i>					microsporangium stage, there is no mature pollen.
美蕉组	河口指天蕉	近球形	133.13±8.05	细颗粒状	Fine-grained	网状/沟壑状纹理
Sect. <i>Callimusa</i>	<i>M. splendida</i>	Nearly spherical				Net-like/grooved texture

2.2.2 花粉超微结构

扫描电镜观测结果显示，本次研究的 9 个物种成熟花粉粒均呈近球形且无明显萌发孔；其花粉外壁纹饰可划分为脑纹瘤状、细颗粒 / 磨砂状及复合型三类（图 3、表 3）。其中，脑纹瘤状以阿宽蕉与旋覆蕉为代表（图 3：A、F），外壁由不规则脊状、块状凸起相互连接堆叠，形成类似大脑皮层的瘤状粗糙纹理；细颗粒 / 磨砂状多见于多数真蕉组物种（如朝天蕉、小果野蕉等）及美蕉组的河口指天蕉，外壁由细密紧实的颗粒与短褶皱组成，整体呈磨砂质感，尤以河口指天蕉的花粉表面最为平整均匀；复合型仅见于野蕉（图 3：H），其外壁呈现平滑斑块与致密沟壑网纹交错分布的二元结构，纹饰特征辨识度极高。



A. 阿宽蕉; B. 朝天蕉; C. 河口指天蕉; D. 瑞丽芭蕉; E. 台湾阿宽蕉; F. 旋覆蕉; G. 小果野蕉; H. 野蕉; I. 云南芭蕉;
1. 花粉形状; 2. 花粉外壁。

A. *M. itinerans*; B. *M. velutina*; C. *M. splendida*; D. *M. ruiliensis*; E. *M. itinerans* var. *formosana*; F. *M. tonkinensis*; G. *M. acuminata*;
H. *M. balbisiana*; I. *M. yunnanensis*; 1. Pollen shape; 2. Pollen exine.

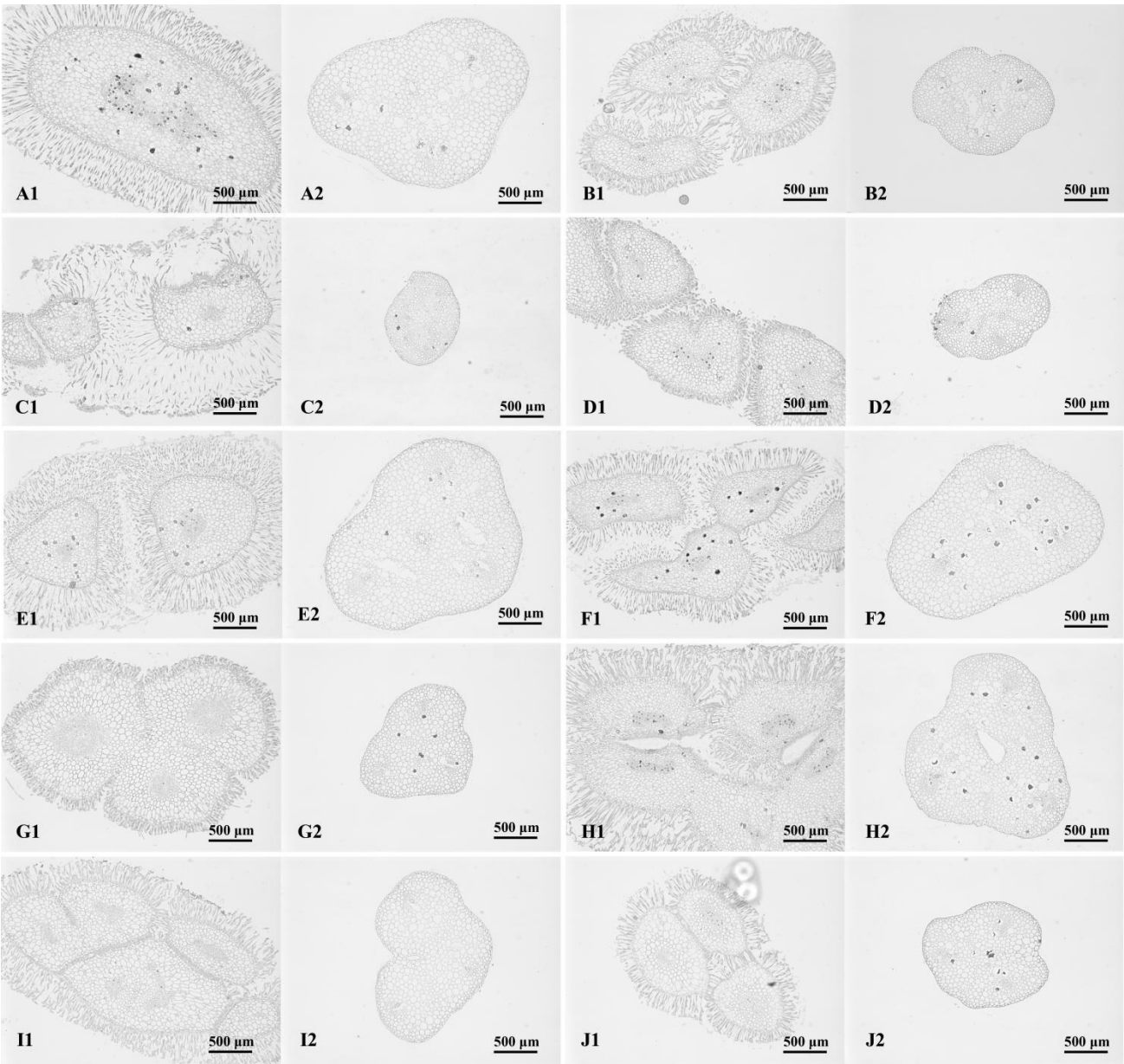
图 3 9 种芭蕉属植物花粉和花粉囊壁的扫描电镜图

Fig. 3 Scanning electron microscope images of pollen and anther walls from nine *Musa* species

2.3 雌蕊显微及超微结构

2.3.1 柱头与花柱细胞结构

石蜡切片显示, 所有物种柱头均为湿柱头 (图 4: A1-J1; 表 4), 表面覆盖乳突细胞。花柱多为实心型, 横切面形状各不相同, 中央为薄壁细胞和维管束, 无中空通道 (图 4: A2-G2、I2、J2; 表 4), 薄壁细胞大小及维管束排列在种间亦有差异 (图 4: A2-J2)。但是, 野蕉的花柱中央具有明显的、由通道细胞围成的开放型花柱道 (图 4: H2), 这是其区别于其他物种的显著特征。



A. 阿宽蕉; B. 朝天蕉; C. 河口指天蕉; D. 瑞丽芭蕉; E. 台湾阿宽蕉; F. 旋覆蕉; G. 小果野蕉; H. 野蕉; I. 云南芭蕉; J. 紫苞芭蕉; 1. 柱头; 2. 花柱

A. *M. itinerans*; B. *M. velutina*; C. *M. splendida*; D. *M. ruiliensis*; E. *M. itinerans* var. *formosana*; F. *M. tonkinensis*; G. *M. acuminata*; H. *M. balbisiana*; I. *M. yunnanensis*; J. *M. ornata*; 1. stigma; 2. Style.

图 4 10 种芭蕉属植物雌蕊柱头和花柱细胞结构

Fig. 4 Cellular structure of pistil stigmas and styles in ten *Musa* species

表 4 10 种芭蕉属植物雌蕊柱头和花柱主要特征

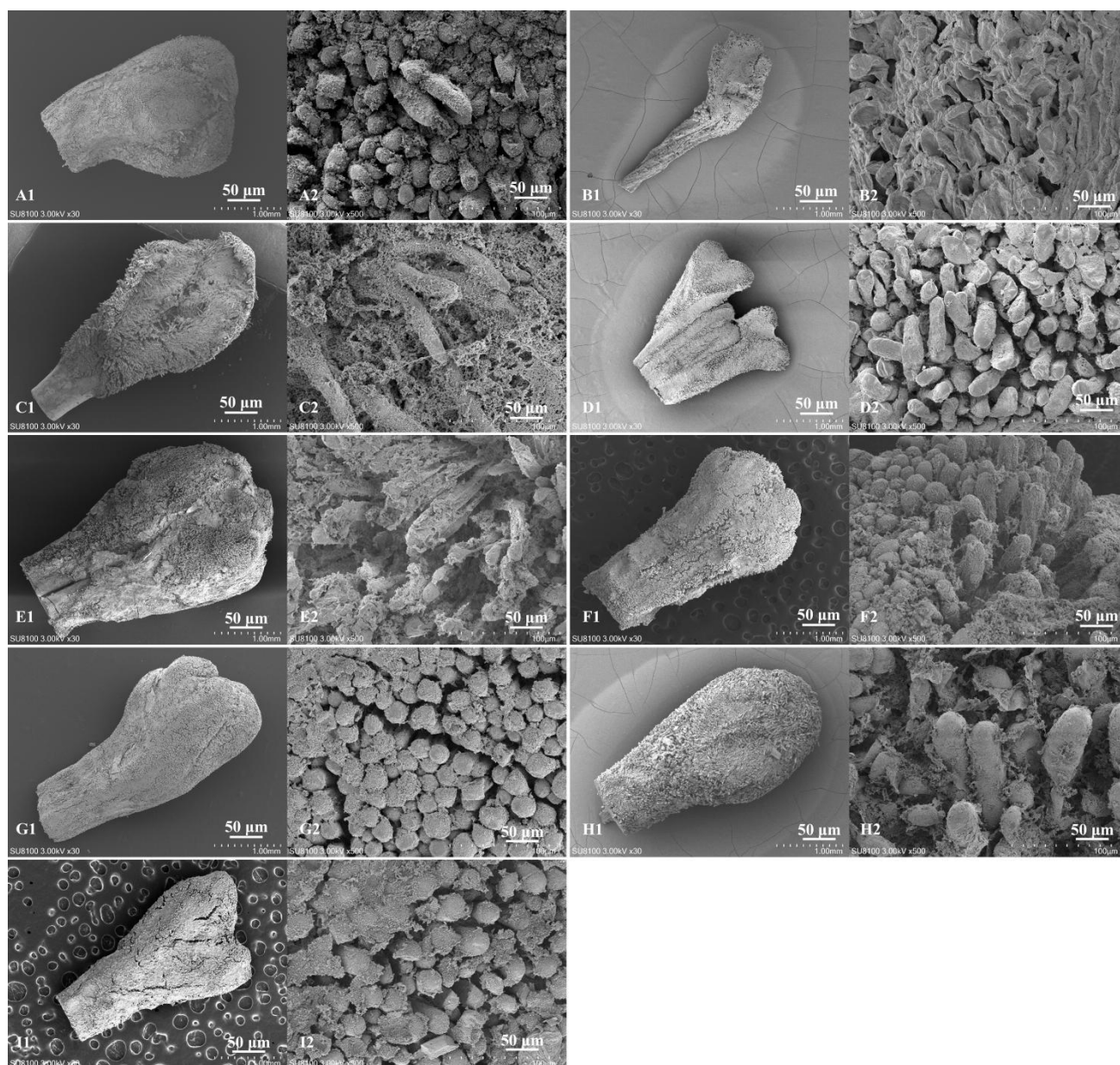
Table 4 Main characteristics of pistil stigma and style in ten *Musa* species

组	物种	柱头形状	花柱道类型	乳突细胞形态（可授期）
Section	Species	Stigma shape	Stylar canal type	Papilla cell morphology (receptive stage)
真蕉组	阿宽蕉	匙状	实心	指状/乳头状，密集排列
Sect. <i>Musa</i>	<i>M. itinerans</i>	Spatulate	Solid	Digitate/papillary, densely arranged

	朝天蕉 <i>M. velutina</i>	匙状 Spatulate	实心 Solid	衰老期细胞干瘪 Cell shrinkage during the aging process
	瑞丽芭蕉 <i>M. ruiliensis</i>	匙状 Spatulate	实心 Solid	短指状/乳头状，放射状排列 Short, finger-like/papillary, arranged in a radial pattern
	台湾阿宽蕉 <i>M. itinerans</i> var. <i>formosana</i>	匙状 Spatulate	实心 Solid	呈高度伸长的棒状/丝状 Highly elongated rod-like/filament-like
	旋覆蕉 <i>M. tonkinensis</i>	匙状 Spatulate	实心 Solid	长圆柱形/棒状，垂直镶嵌排列 Long cylindrical/rod-shaped, arranged in a vertical mosaic pattern
	小果野蕉 <i>M. acuminata</i>	匙状 Spatulate	实心 Solid	短圆状/半球形，镶嵌式平面排列 Short, round/hemispherical, arranged in a flat, inlaid pattern
	野蕉 <i>M. balbisiana</i>	匙状 Spatulate	开放型 Open	不规则的棒状/指状（伸长期后扭曲倒伏） Irregular rod-shaped/finger-like (twisted and lodged after the elongation stage)
	云南芭蕉 <i>M. yunnanensis</i>	匙状 Spatulate	实心 Solid	数据缺失 Data missing
	紫苞芭蕉 <i>M. ornata</i>	棒状 Clavate	实心 Solid	短圆状/半球形，表面覆盖分泌物 Short, round, or hemispherical, with a surface covered in secretions
美蕉组 Sect. <i>Callimusa</i>	河口指天蕉 <i>M. splendida</i>	头状 Capitata	实心 Solid	极度伸长的指状/丝状 Extremely elongated, finger-like/thread-like

2.3.2 柱头超微结构

扫描电镜观察结果进一步明晰了柱头与乳突细胞的微观特征，柱头形态与体视显微镜观测结果相符（图 5：A1–I1；表 4）。乳突细胞的形态及表面分泌物特征随雌蕊发育阶段呈现明显差异，可划分为 3 个时期：可授期以阿宽蕉（图 5：A2）、小果野蕉（图 5：G2）为代表，乳突细胞饱满致密，表面分布少量絮状与颗粒状分泌物；伸长期 / 授粉后响应期可见于河口指天蕉（图 5：C2）、台湾阿宽蕉（图 5：E2），乳突细胞显著伸长，呈指状或丝状，表面覆有大量絮状、网状分泌物；衰老期以朝天蕉（图 5：B2）及授粉后的野蕉（图 5：H2）为典型，乳突细胞表现出明显皱缩、塌陷、倒伏与干瘪现象。



A. 阿宽蕉; B. 朝天蕉; C. 河口指天蕉; D. 瑞丽芭蕉; E. 台湾阿宽蕉; F. 旋覆蕉; G. 小果野蕉; H. 野蕉; I. 紫苞芭蕉; 1. 柱头; 2. 乳突细胞。

A. *M. itinerans*; B. *M. velutina*; C. *M. splendida*; D. *M. ruiensis*; E. *M. itinerans* var. *formosana*; F. *M. tonkinensis*; G. *M. acuminata*; H. *M. balbisiana*; I. *M. ornata*; 1. Stigma; 2. Papilla cells.

图 5 9 种芭蕉属植物雌蕊柱头和乳突细胞的扫描电镜图

Fig. 5 Scanning electron micrographs of the stigmas and papillae of nine *Musa* species

3 讨论

3.1 雌雄蕊微形态特征在芭蕉属分类学中的价值

芭蕉属形态学分类主要依据花序状态、雄蕊是否覆瓦状、苞片颜色、合生花被片与离生花被片长度等特征区分（李锡文，1978），Inta（2023）结合雄花形态特征与分子系统发生学研究，有力支持了芭蕉科及芭蕉属属内的分类体系，并有助于筛选构建鉴定芭蕉属的关键特征。随着芭蕉属的新种及新变种逐渐被发现鉴定，相较于传统分类依赖的苞片形态、植株习性等易受环境干扰的性状，仅靠以上形态学特征已无法准确鉴

定。而雌雄蕊微形态由遗传物质主导，性状保守性更强，在芭蕉属近缘种划分、种质鉴别工作中具备更高的应用价值。本研究选取分属两大类群的 10 种芭蕉属野生物种，系统观察并对比了雌雄蕊微形态特征。结果表明真蕉组物种的花药长度多大于或接近花丝，柱头以匙状、棒状为主，美蕉组代表物种河口指天蕉则表现为花药显著短于花丝、柱头呈头状。这一结果与 Inta (2023) 描述的雌蕊柱头分为匙状、棒状和头状；雄蕊的花药花丝长度结构特征一致。

本研究结果显示，9 个芭蕉属植物的花粉直径呈显著差异，河口指天蕉（美蕉组）最大[$(133.13 \pm 8.05 \mu\text{m})$]，朝天蕉（真蕉组）最小[$(73.04 \pm 6.19) \mu\text{m}$]。研究发现花粉大小与基因组类型和倍性有关，基因组 B（如野蕉）花粉（平均 $75.54 \mu\text{m}$ ）显著大于基因组 A（如小果野蕉，平均 $58.83 \mu\text{m}$ ）（Sukkaewmanee, 2019）。值得注意的是，本研究中小果野蕉[$(86.86 \pm 5.09) \mu\text{m}$]与野蕉[$(81.41 \pm 5.01) \mu\text{m}$]的花粉直径差异不大，可能因其在减数分裂过程中发生异常（如单倍体、倒位、易位）或外界环境影响花粉发育导致，还需进一步研究。同时，花粉外壁纹饰也是区分两类群的重要孢粉学依据。本研究发现真蕉组花粉外壁纹饰粗糙、瘤状突起发达，美蕉组花粉外壁纹饰整体趋于光滑；同属真蕉组的阿宽蕉和旋覆蕉虽然都具有脑纹瘤状花粉外壁，但也存在差异。后者的瘤状凸起和沟壑更为粗犷、深度更大；而野蕉独特的“复合型”花粉外壁纹饰和其特有的开放型花柱道，使其在该组内极易被识别。白亭玉等（2023）对国产芭蕉属植物花粉形态的扫描电镜观察发现，芭蕉属花粉外壁纹饰存在明显的演化梯度，与本研究结果一致。从更广泛的植物分类研究来看，尽管花粉外壁纹饰类型对属内分组意义有限，但对部分种类的鉴定仍具有参考价值，在近缘种区分中的价值已被反复证实（刘全儒等，1994）。

3.2 雌雄蕊微形态特征与生殖生物学及发育阶段的关联

柱头形态与功能的时序变化是植物长期适应传粉系统的结果。本研究观察发现，芭蕉属柱头乳突细胞形态及表面分泌物状态，与花器官发育阶段高度关联，这一发育规律在其他被子植物类群中也已有相关报道（樊晓静等，2021）。处于可授期的柱头，乳突细胞形态饱满，表面分泌物含量较少，该结构有利于花粉颗粒附着；完成授粉后，柱头乳突细胞快速伸长，同时大量分泌黏液，为花粉吸水萌发、花粉管伸长提供适宜环境；进入衰老阶段后，乳突细胞逐步皱缩、降解，柱头彻底丧失可授能力。Heslop-Harrison 和 Shivanna (1977) 系统总结了被子植物柱头可授性的调控机制，指出柱头乳突细胞的形态变化和分泌物释放是可授性获得的关键标志。Edlund 等（2004）进一步强调，柱头可授性是一个发育上受严格调控的阶段性过程，其形态学和生理学状态与可授性的获得和丧失密切相关。任宗昕和王红（2007）在对芭蕉科植物生殖结构的研究中指出，花部微形态的时序变化是植物长期适应传粉过程形成的生殖策略。本研究明确的柱头动态变化特征，进一步完善了芭蕉属授粉生物学的基础研究内容，也为解析该属植物繁育特性提供了形态学支撑。

在芭蕉属中，Ssebuliba 等（2006）通过系统研究将东非高原香蕉的柱头可授性划分为四个阶段，并发现阶段 III（柱头浅棕色、乳突饱满且分泌物丰富）的种子产量最高，而阶段 I 和 II 尚未达到最佳可授状态，阶段 IV 已完全失去可授性，说明柱头微形态的阶段性变化与育种效率密切相关。此外，Fortescue 和 Turner (2004) 发现野蕉和紫苞芭蕉的花粉活力显著高于小果野蕉，提示不同物种在雌雄蕊发育协调性上可能存在遗传差异，这也部分解释了本研究中某些物种未能获得成熟花粉的原因。

3.3 本研究的局限性与展望

本研究首次针对 10 种芭蕉属野生植物开展雌雄蕊微形态特征的系统性研究，明确了该属植物雌雄蕊的微形态分化特征，可为芭蕉属植物分类修订与种质资源综合评价提供微观形态层面的数据支撑。本研究虽取得一定研究成果，但仍存在若干不足之处：其一，研究物种覆盖范围较为有限，美蕉组仅纳入 1 个物种，后续可补充蕉麻（*M. textilis*）等美蕉组代表性材料，进一步验证该组雌雄蕊微形态特征的组内稳定性与特异性；其二，部分试验材料（紫苞芭蕉花粉、云南芭蕉柱头）因采样时期与器官发育阶段不匹配，造成相关微形态数据缺失。后续研究可结合长期物候动态监测，统一采样标准，保障试验样本的有效性与完整性；其三，本研究仅开展定性形态描述，未进行量化分析。未来可基于花药长度、花丝长度、花粉直径、花粉外壁纹饰量化指标等连续性状，结合柱头类型、花柱道类型等离散性状编码，进行主成分分析以检验分类结论的稳健性。

4 结论

本研究通过对 10 种芭蕉属野生植物雌雄蕊表型、显微及超微结构开展系统性观测，明确了雌雄蕊微形态特征在芭蕉属属下分组、物种鉴定及生殖发育研究中的分类学价值，主要结论如下：

（1）芭蕉属植物雌雄蕊多项微形态性状在组间存在显著分化。其中，花药/花丝长度比值、花粉外壁纹饰类型以及柱头整体形态等特征在真蕉组（sect. *Musa*）与美蕉组（sect. *Callimusa*）内稳定性高、组间差异明显，可作为芭蕉属属下等级划分的核心形态学依据，从微观结构层面佐证并支持芭蕉属两分法分类系统。

（2）多数精细微形态特征具备良好的物种鉴别潜力。花粉外壁纹饰亚型（脑纹瘤状纹饰粗糙程度、复合型特殊纹饰等）、花柱道结构类型（实心型与开放型）、柱头乳突细胞形态及其排布模式等性状种间辨识度较高，能够有效弥补传统宏观形态鉴定的不足，可作为破解芭蕉属种间物种鉴定难题的关键指标。

（3）柱头乳突细胞形态结构具有明显的发育时空特异性。乳突细胞外部形态、分泌物分布状态会随雌蕊发育进程（可授期、伸长期、衰老期）发生规律性动态变化，二者高度耦合，这一结果揭示统一采样发育时期，是芭蕉属分类学与生殖生物学相关研究获取可靠试验数据的重要前提。

综上所述，雌雄蕊相关微形态性状稳定性强、区分度高，具备极高的分类学应用价值。该类性状可有效用于芭蕉属野生种质资源精准鉴定、属下分类系统修订工作，同时也能为香蕉杂交育种的亲本筛选工作提供重要的微观形态参考依据。

参考文献：

- Argent G C G, 1976. The wild bananas of Papua New Guinea[J]. Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh, 35(1): 77-114.
- Bai T Y, Qin X W, Su F, 2023. Electron microscopic study of tropical plant pollen[M]. Beijing: China Agriculture Science and Technology Press.[白亭玉, 秦晓威, 苏凡, 2023. 电镜下的热带植物花粉[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社.]
- Baker J G, 1893. A synopsis of the genera and species of Museae[J]. Annals of Botany, 7(26): 189-222.
- Cheesman E E, 1947. Classification of the bananas: the genus *Musa* L[J]. Kew Bulletin, 2(2): 106-117.
- Chen W N, 2014. Molecular systematics and biogeography of Musaceae (Zingiberales)[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences: 18-19.[陈文娜, 2014. 芭蕉科（姜目）的分子系统学及生物地理学研究[D]. 北京: 中国科学院大学: 18-19.]
- Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences, 1981. Flora of China[M]. Beijing: Science Press, 16 (2): 6. [中国科学院中国植物志编辑委员会, 1981. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 16 (2): 6.]
- Edlund A F, Swanson R, Preuss D, 2004. Pollen and stigma structure and function: the role of diversity in pollination[J]. The Plant Cell, 16(suppl_1): S84-S97.
- Fan X J, Yu W T, Cai C P, et al., 2021. Floral micromorphological trait of tea germplasm resources[J]. Journal of Southern Agriculture, 52(3):700-710.[樊晓静, 于文涛, 蔡春平, 等, 2021. 茶树种质资源花器官微形态特征观察[J]. 南方农业学报, 52(3):700-710.]

- Feng H M, Chen Y, Li B, et al., 2011. The diversity study of Wild *Musa* species in China by phenotypic characteristics and SSR molecular markers[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 32(4): 708-714. [冯慧敏, 陈友, 李博, 等, 2011. 中国芭蕉属野生种表型性状和 SSR 多样性分析[J]. 热带作物学报, 32(4): 708-714.]
- Fortescue J A, Turner D W, 2004. Pollen fertility in *Musa*: viability in cultivars grown in Southern Australia[J]. Australian Journal of Agricultural Research, 55(10): 1085-1091.
- Fu N, Ji M, Rouard M, et al. 2022. Comparative plastome analysis of Musaceae and new insights into phylogenetic relationships[J]. BMC genomics, 23(1): 223.
- Häkkinen M, 2008. Taxonomic Identity of *Musa nagensium* (Musaceae) in Southeast Asia[J]. Journal for Botanical Nomenclature, 18(3):336-339.
- Häkkinen M, 2013. Reappraisal of sectional taxonomy in *Musa* (Musaceae)[J]. Taxon, 62(4): 809-813.
- Heslop-Harrison Y., Shivanna K. R, 1977. The Receptive Surface of the Angiosperm Stigma[J]. Annals of Botany, 41(6): 1233-1258.
- Inta W, Traiperm P, Ruchisansakun S, et al., 2023. Evolution and classification of Musaceae based on male floral morphology[J]. Plants, 12(8): 1602.
- Jiang Y, 2005. Study on Morphological and Molecular Systematics of China mostly *Musa* germplasm[D]. Chongqing: Southwest Agricultural University. [姜燕, 2005. 中国主要蕉类形态学与分子系统学研究[D]. 重庆: 西南农业大学.]
- Kitavi M, Cashell R, Ferguson M, et al., 2020. Heritable epigenetic diversity for conservation and utilization of epigenetic germplasm resources of clonal East African Highland banana (EAHB) accessions[J]. Theoretical and Applied Genetics, 133(9): 2605-2625.
- Li X W, 1978. The Musaceae of Yunnan[J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 16(3): 54-64.[李锡文, 1978. 云南芭蕉科植物[J]. 植物分类学报, 16(3): 54-64.]
- Li W J, 2021. A Study on the Morphological Development and diversification of stamens in five species of the Genus *Clematis*[D]. Shanxi: Shaanxi Normal University. [李文娟, 2021. 毛茛科铁线莲属 (*Clematis*) 五种植物雄蕊的形态发育及其多样性分化研究[D]. 西安: 陕西师范大学.]
- Li W M, Chen J J, Duan Y J, et al., 2018. Research Advances on Taxonomy, Geo-distribution and Molecular Phylogenetics of Wild Banana Germplasm Resources[J]. Acta Horticulturae Sinica, 45(9):1675-1687.. [李伟明, 陈晶晶, 段雅婕, 等, 2018. 香蕉野生种质资源的分类, 分布和分子系统发育研究进展[J]. 园艺学报 45(9):1675-1687..]

- Liu A Z, 2001. Phylogeny and biogeography of Musaceae (s. s.)[D]. Kunming: Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. [刘爱忠, 2001. 芭蕉科的系统演化与生物地理学[D]. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所.]
- Liu Q R, Yin Z T, 1994. Pollen morphological observations of the genus *Spiraea* L. from the north of China and its taxonomic significance[J]. Guihaia, 14(3): 231-236.[刘全儒, 尹祖棠, 1994. 中国北部绣线菊属的花粉形态及分类学意义[J]. 广西植物, 14(3): 231-236.]
- Ma J S, 2024. China mother of gardens in the twenty-first century. Volume 6[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2024:84-129. [马金双, 2024. 中国二十一世纪的园林之母.第 6 卷[M]. 北京: 中国林业出版社, 84-129.]
- Rajeesh E P, Hareesh V S, Amrutha A, et al., 2024. Re-evaluation of the identity of *Musa sabuana* and *Musa balbisiana* var. *andamanica* (Musaceae), based on morphology, anatomy, seed micromorphology and molecular phylogeny[J]. Brittonia, 76(4): 319-332.
- Ren Z X, Wang H, 2007. Morphological comparison of floral nectaries in Musaceae, with reference to its pollinators[J]. Biodiversity Science, 15(6): 652-657. [任宗昕, 王红, 2007. 芭蕉科花蜜腺形态比较: 兼论其与传粉者的关系[J]. 生物多样性, 15(6): 652-657.]
- Sagot M P, 1887. Sur le genre bananier[J]. Bulletin de la Société botanique de France, 34(7): 328-330.
- Simmonds N W, 1960. Notes on banana taxonomy[J]. Kew Bulletin, 14(2): 198-212.
- Simmonds, N. W, 1962.The evolution of the bananas[M]. London: Longmans: 22-36.
- Ssebuliba R, Magambo M, Talengera D, et al, 2006. Biological factors affecting seed production in East African Highland Bananas[J]. Journal of Crop Improvement, 16(1/2): 67-79.
- Sukkaewmanee P, 2019. Pollen morphology of native banana cultivar (*Musa acuminata* Colla) in Surat Thani Province[J].The Journals of Gerontology. Series A, Biological Sciences and Medical Sciences, 8: 49-52.
- Tutcher W J, 1902. A new Chinese *Musa*[J]. Gardener's Chronicle, ser. 3, 32(3): 450 – 451.
- Zhang Q, 2020. Studies on micromorphology and molecular systematics of *Impatiens* L. in Southwest Sichuan[D]. Kunming: Southwest Forestry University. [张茜, 2020. 川西南凤仙花属植物微形态及分子系统学研究[D]. 昆明: 西南林业大学.]
- Zhu L, Li Y X, Li H Y, et al., 2023. Observation and comparison of the pollen morphology in three relative Leguminosae forage species[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 24(6):1669-1675. [朱琳, 李悦煊, 李鸿雁, 等, 2023. 三种近缘豆科牧草植物花粉形态特征观察与比较[J]. 植物遗传资源学报, 24(6): 1669-1675.]