

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2017.50639

李冰新, 徐凤霞. 爪哇蒙蒿子 (*Anaxagorea javanica*) 内轮退化雄蕊形态结构及功能[J]. 植物科学学报, 2017, 35(5): 639-646

Li BX, Xu FX. Morphological structure and function of the inner staminodes in *Anaxagorea javanica*[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(5): 639-646

## 爪哇蒙蒿子 (*Anaxagorea javanica*) 内轮退化雄蕊形态结构及功能

李冰新<sup>1,2,3</sup>, 徐凤霞<sup>1,3\*</sup>

(1. 中国科学院华南植物园, 资源保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650;

2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650)

**摘要:** 利用扫描电子显微镜、光学显微镜对爪哇蒙蒿子 (*Anaxagorea javanica* Blume) 可育雄蕊、内轮退化雄蕊和雌蕊的形态、结构进行了观察, 并利用组织化学染色法对内轮退化雄蕊和柱头顶端腺毛化学成分进行了检测。结果显示, 内轮退化雄蕊顶端为长条状腺毛, 柱头顶端有头状和盾状腺毛, 两者顶端的腺毛形态和结构明显不同, 但分泌物成分类似, 都含有蛋白质和脂类物质。内轮退化雄蕊的横切面为一层表皮细胞包围着薄壁组织, 中央有一束维管束, 与可育雄蕊花丝部位的横切面十分相似, 是介于可育雄蕊和雌蕊之间的过渡结构。在雌蕊阶段, 退化雄蕊顶端腺体释放的黏液供传粉昆虫觅食; 在雄蕊阶段, 退化雄蕊顶端覆盖柱头, 呈 S 型, 防止自花授粉。爪哇蒙蒿子薄片状可育雄蕊、内轮退化雄蕊以及可育雄蕊和退化雄蕊腹面上存在气孔等原始性状, 是连接番荔枝科和其外类群的同源特征。

**关键词:** 番荔枝科; 退化雄蕊; 腺毛

中图分类号: Q949.747.3

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)05-0639-08

## Morphological structure and function of the inner staminodes in *Anaxagorea javanica*

Li Bing-Xin<sup>1,2,3</sup>, Xu Feng-Xia<sup>1,3\*</sup>

(1. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, Guangzhou 510650, China)

**Abstract:** Scanning electron microscope (SEM) and light microscope (LM) were used to examine the morphology and structure of stamens, staminodes, and pistils in *Anaxagorea javanica* Blume. The glandular morphology of staminodes and stigma were different, but the chemical compositions were very similar. The cross-section of the stamens and staminodes were also similar. We speculated that the staminodes might be transitional structures between the stamens and pistils. In the female stage, the mucilage released by the staminode apically glandular hairs is used by pollinating insects; in the male stage, the staminodes are S-shaped and cover the stigma to prevent self-pollination. Flaky stamens, staminodes and the large pores which scattered with the ventral side of them are considered original characters in Annonaceae.

**Key words:** Annonaceae; Staminode; Glandular hair

收稿日期: 2016-12-06, 退修日期: 2017-01-10。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31270227)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (31270227).

作者简介: 李冰新 (1991-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物结构与发育生物学 (E-mail: libingxin14@scbg.ac.cn)。

\* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: xfx@scbg.ac.cn)。

番荔枝科 (Annonaceae) 是木兰目 (Magnoliales) 中最大的一个科, 含有 128 属 2000 余种植物, 属泛热带分布, 其中 900 余种分布于新热带地区, 多数生长在低海拔热带雨林<sup>[1, 2]</sup>。中国有 24 属 120 余种, 主要分布在华南及云南南部地区<sup>[3]</sup>。

番荔枝科蒙蒿子属 (*Anaxagorea*) 和木兰目其他类群有很多相似的特征, 被认为是番荔枝科中最原始的属, 对理解番荔枝科的形态进化具有关键意义。在系统发育上, 蒙蒿子属作为整个科的基部类群已经得到了形态学和分子系统学的双重支持<sup>[4-6]</sup>。大量结合形态和分子分析的研究认为, 蒙蒿子属的薄片状可育雄蕊、单粒单孔花粉、内轮退化雄蕊都属于原始特征, 且是联系番荔枝科和姊妹群 Eupomatiaceae 及相关类群 Degeneriaceae 和 Himantandraceae 的同源特征<sup>[7, 8]</sup>。番荔枝科中很多属具有外轮退化雄蕊, 目前已知的有嘉陵花属 (*Popowia*)<sup>[9]</sup>、紫玉盘属 (*Uvaria*)<sup>[10]</sup>、木瓣树属 (*Xylopia*)、澄广花属 (*Orophea*)<sup>[11]</sup>、金钩花属 (*Pseuduvaria*)<sup>[12]</sup>。而内轮退化雄蕊仅存在于蒙蒿子属<sup>[13]</sup>和木瓣树属<sup>[10]</sup>中。蒙蒿子属约有 30 个种<sup>[13, 14]</sup>, 只有 *A. brevipedicellata* 和 *A. luzonensis* 缺乏内轮退化雄蕊<sup>[5]</sup>。Scharaschkin 和 Doyle<sup>[8]</sup>认为内轮退化雄蕊在 *A. brevipedicellata* 和 *A. luzonensis* 中发生独立丢失, 蒙蒿子属部分物种内轮退化雄蕊的独立丢失支持了蒙蒿子属作为番荔枝科其他缺乏内轮退化雄蕊属的姊妹群地位。蒙蒿子属内轮退化雄蕊形态特征多样, 有楔形、圆形和尖形 3 种类型, 且内轮退化雄蕊顶端有具腺毛和不具腺毛两种类型<sup>[8]</sup>。目前关于内轮退化雄蕊顶端腺毛的形态特征和化学成分的相关研究还未见报道。

蒙蒿子属作为番荔枝科的基部类群, 研究其内轮退化雄蕊的形态和结构特征, 对理解整个番荔枝科的花部形态多样性和传粉机制是非常重要的。本研究通过扫描电子显微镜 (SEM)、光学显微镜 (LM)、组织化学染色法对爪哇蒙蒿子的可育雄蕊、内轮退化雄蕊、柱头的形态结构和化学成分进行观察, 着重讨论了内轮退化雄蕊在传粉生物学上的功能和意义, 可为揭示番荔枝科的花部形态进化提供重要线索。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

自泰国尖竹汶府 (Chanthaburi) 采集待开放的爪哇蒙蒿子 (*Anaxagorea javanica* Blume) 花, 储存于 FAA (70% 酒精 : 福尔马林 : 冰醋酸 = 90 : 5 : 5) 中。

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 扫描电镜观察

从 FAA 中取出爪哇蒙蒿子待开放的花朵, 剥离出可育雄蕊、内轮退化雄蕊、雌蕊, 放入 2.5% 戊二醛中固定 3 次, 每次约 6~8 h, 置换出材料中的 FAA。将经戊二醛固定的材料, 在 2 h 内用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液漂洗 3 次, 系列酒精脱水 (30%、50%、70%、80%、90% 各 1 次, 每次 20 min; 100% 置换 2 次, 每次 10 min), 临界点干燥仪 (Leica EM CPD300) 干燥 1 h, 粘台并喷金镀膜, 最后于 JSM-6360LV 扫描电镜下观察并拍照。

#### 1.2.2 石蜡切片法

从 FAA 中取出爪哇蒙蒿子待开放的花朵, 剥离出可育雄蕊、内轮退化雄蕊、雌蕊, 系列酒精脱水 (70%、80%、90% 各 1 次, 每次 40 min; 100% 置换 3 次, 每次 10 min), 二甲苯透明, 常规石蜡包埋, 切片 (厚度 6~10  $\mu\text{m}$ ), 二甲苯脱蜡, 系列酒精复水, 埃氏苏木精染色 20 min, 蒸馏水冲洗, 中性树脂封片, 于徕卡 DM5500 光学显微镜下观察并拍照。

#### 1.2.3 组织化学染色法

使用碘-碘化钾溶液、苏丹黑溶液、汞溴苯酚兰溶液检测爪哇蒙蒿子可育雄蕊、退化雄蕊、柱头顶端腺毛的内含物成分。淀粉显色反应: 石蜡切片经二甲苯脱蜡 (2 次, 每次 5 min), 复水, 碘-碘化钾染色 5 min, 封片, 置于光镜下观察并拍照。蛋白质显色反应: 石蜡切片经汞溴苯酚兰染色 2 h 后, 于 0.5% 的醋酸溶液中浸泡 8 min, 封片并于光镜下观察并拍照。脂肪显色反应: 石蜡切片复水至 70% 酒精, 60℃ 水浴锅中苏丹黑溶液染色 30 min, 70% 酒精漂洗 2 min, 封片, 置于光镜下观察并拍照。

## 2 结果

### 2.1 野外观察

爪哇蒙蒿子共6枚花瓣呈内外两轮排列,两性花,雌雄蕊异熟,雌蕊先熟(图版I:A)。雌性花阶段,退化雄蕊弯向可育雄蕊(图版I:B);雄性花阶段,退化雄蕊顶端朝花托中央弯曲,部分覆盖柱头(图版I:C)。开花期间,花瓣有浓郁的果香味。

### 2.2 扫描电镜观察

可育雄蕊呈薄片状,4个花粉囊紧密排列于可育雄蕊背面,每对花粉囊中位于中央的花粉囊,其末梢比边缘的花粉囊稍长,花丝基部变窄,扁平状(图版I:D);腹面较平(图版I:E),大量气孔散乱分布,气孔为平列型,气孔密度为 $6.758\text{个}/\text{mm}^2$ (图版I:H、I);药隔背面观长方形,表面光滑(图版I:D)。内轮退化雄蕊弯曲成S形,中部较宽,两端较窄,背面光滑,无花粉囊分化(图版I:F);腹面较平,平列型气孔散乱分布,气孔密度为 $4.923\text{个}/\text{mm}^2$ (图版I:G、J);顶端呈皱褶的花边状,由长条状单列腺毛紧密排列组成(图版I:K)。柱头呈圆柱形,顶端密被丝状表皮毛和具有分泌功能的腺毛(图版I:Q、V)。

### 2.3 光学显微镜观察

可育雄蕊的花粉囊壁共3~6层:1层表皮、1层带状加厚的药室内壁、1层中层、绒毡层被完全吸收,花药斜向开裂(图版I:L、M)。花丝基部的横切面为一层表皮细胞包围着薄壁组织,中央有一束维管束(图版I:N)。退化雄蕊的横切面为一层表皮细胞包围着薄壁组织,中央有一束维管束。与可育雄蕊花丝部位的横切面十分相似,但退化雄蕊的薄壁组织细胞更大(图版I:O)。退化雄蕊顶端紧密排列着长条状腺毛,长条状腺毛由1个基细胞、2~3个单列排列的柄细胞和1个头细胞组成。基细胞较小;柄细胞呈长方形,细胞质稀少;头细胞呈椭圆形,细胞质浓厚,中央有一个大的细胞核(图版I:P)。柱头上主要存在两类腺毛,即头状腺毛和盾状腺毛。头状腺毛由1或2个基细胞、1至3个柄细胞以及1个头细胞组成;头细胞多数呈尖形,少数为圆球形(图版I:R~U)。盾状腺毛由1个基细胞、1个柄细胞和1个多细胞的头部组成。盾状腺毛的基细胞体积较相邻的表皮细胞大,

柄细胞呈扁平状;头部由多个分泌细胞排列成一层,具有明显的角质层下间隙(图版I:W)。

### 2.4 组织化学观察

可育雄蕊经碘-碘化钾染色,呈深蓝色;经汞溴苯酚兰、苏丹黑染色,呈色较浅(图版II:A~C),说明可育雄蕊含有丰富的淀粉,且花粉粒为淀粉质地,含有少量的蛋白质和脂类物质。退化雄蕊顶端长条状腺毛经碘-碘化钾染色,未被染色;经汞溴苯酚兰染色,呈亮蓝色;经苏丹黑染色,呈色较浅(图版II:D~F),说明退化雄蕊顶端长条状腺毛含有丰富的蛋白质、少量的脂肪,无淀粉。柱头上头状腺毛和盾状腺毛经碘-碘化钾染色,均未被染色(图版II:G~J);头状腺毛经汞溴苯酚兰染色,未被染色(图版II:K~M),而盾状腺毛头部细胞被染成亮蓝色(图版II:N);头状腺毛和盾状腺毛角质层下间隙中的分泌物质经苏丹黑染色,均呈蓝黑色(图版II:O~R),这说明盾状腺毛既分泌脂类物质又分泌蛋白质,而头状腺毛仅分泌脂类物质。

## 3 讨论

爪哇蒙蒿子为两性花,雌雄蕊异熟,且雌蕊先熟(图版I:B、C)。基部被子植物几乎所有的两性花都为雌雄异熟,而且绝大多数是雌蕊先熟<sup>[15]</sup>。雌蕊先熟被认为是被子植物的原始特征<sup>[16]</sup>。爪哇蒙蒿子的可育雄蕊呈薄片状(图版I:D),不同于大多数番荔枝科的盾状雄蕊,而与木兰目的其他类群(Eupomatiaceae、Degeneriaceae和Himantandraceae)的可育雄蕊相似。可育雄蕊和内轮退化雄蕊的腹面均散乱分布着大量气孔,无分泌物(图版I:E、J),在可育雄蕊和内轮退化雄蕊的横切面上不存在分泌和输水结构,因此这种气孔器并不具有分泌和输水功能,类似于叶表皮的气孔器。我们首次观察发现蒙蒿子属可育雄蕊和内轮退化雄蕊腹面上存在气孔器的现象。爪哇蒙蒿子的可育雄蕊呈薄片状,花丝部位较长,在可育雄蕊和内轮退化雄蕊的腹面均散乱分布着大量气孔,这些特征都被认为是番荔枝科的原始性状。

Endress<sup>[17]</sup>研究认为木兰目的内轮退化雄蕊发挥着诸多功能,如形成屏障防止自交、为昆虫提供食物报酬、强化视觉吸引和产生气味吸引传粉昆虫等。在雌性花阶段,爪哇蒙蒿子内轮退化雄蕊顶端



朝可育雄蕊弯曲(图版 I : B); 在雄性花阶段, 内轮退化雄蕊朝花托中央弯曲, 遮住了柱头顶端, 呈 S 型(图版 I : C、F)。内轮退化雄蕊在雌雄性花期阶段朝向的变化, 促使了甲虫在雌性花阶段待在花的雌蕊区域, 而在雄性花阶段可以自由地爬向花药已开裂的可育雄蕊觅食花粉, 不受直立的内轮退化雄蕊阻碍, 因此我们认为爪哇蒙蒿子内轮退化雄蕊的功能是在雄蕊群和雌蕊群之间形成的一个物理屏障, 阻止自花授粉。Kamer<sup>[18]</sup> 和 Webber<sup>[19]</sup> 观察到该属另外两个种 *A. brevipes* 和 *A. dolichocarpa* 的内轮退化雄蕊在雌性花阶段结束时覆盖柱头, 限制了自花传粉的可能性, 其内轮退化雄蕊在花粉传播中也起到了物理障碍作用。

爪哇蒙蒿子的内轮退化雄蕊顶端密被分泌性的单列长条状腺毛(图版 I : K), 与木兰目其他类群(如 Eupomatiaceae、Degeneriaceae、Himantandraceae)的内轮退化雄蕊<sup>[8]</sup> 相似。Armstrong 和 Irvine<sup>[20]</sup> 证实在 Eupomatiaceae、Degeneriaceae 传粉昆虫以内轮退化雄蕊为食物, 内轮退化雄蕊分泌的黏液有助于花粉的聚集, 并将花粉黏附于昆虫身上。Gottsberger<sup>[21]</sup> 观察到蒙蒿子属 *A. phaeocarpa* 和 *A. dolichocarpa* 的内轮退化雄蕊和花瓣没有任何被咬的痕迹, 认为内轮退化雄蕊的腺体和柱头上腺体分泌的液体可能在雌性花阶段供传粉昆虫觅食。我们通过组织化学观察发现, 爪哇蒙蒿子的内轮退化雄蕊不含淀粉, 含有丰富的蛋白质以及少量的脂类物质(图版 II : D~F), 认为内轮退化雄蕊顶端腺毛中含有的丰富蛋白质与访花昆虫和传粉者的氮能量需求相关, 昆虫通过取食内轮退化雄蕊或柱头顶端腺毛分泌的黏液来弥补蛋白质缺陷, 且蛋白质黏液具有润滑和保持内轮退化雄蕊顶端湿润的功能<sup>[22, 23]</sup>。我们研究发现, 爪哇蒙蒿子内轮退化雄蕊顶端为长条状单列腺毛(图版 I : K、P), 而柱头上主要存在两类腺毛, 即头状腺毛和盾状腺毛(图版 I : R~W), 内轮退化雄蕊顶端腺体组织与柱头顶端腺体组织形态结构并不相同。退化雄蕊顶端腺毛和柱头上的腺毛均含蛋白质和脂类物质, 内轮退化雄蕊顶端腺毛含有大量的蛋白质和少量的脂类物质; 而柱头顶端腺毛则相反, 其含有大量脂类物质和少量的蛋白质, 两者所含化学成分类似但含量不同。内轮退化雄蕊的横切面为一层表皮细胞包围着薄壁组织, 中央有一束维管束, 与可育雄蕊

花丝部位的横切面十分相似, 但内轮退化雄蕊的薄壁组织细胞更大(图版 I : N、O)。因此我们认为内轮退化雄蕊可能是介于可育雄蕊和柱头之间的过渡结构。Scharaschkin 和 Doyle<sup>[8]</sup> 描述了蒙蒿子属 *A. brachycarpa* 内轮退化雄蕊顶端的腺毛特征, Saunders<sup>[24]</sup> 认为蒙蒿子属 *A. brachycarpa* 内轮退化雄蕊顶端的腺体组织类似改进的柱头, 推测其内轮退化雄蕊的腺体组织是介于可育雄蕊和柱头之间的过渡结构, 腺体分泌物与柱头分泌物应该是同源的。我们的研究结果与 Saunders 的推测一致, 认为爪哇蒙蒿子内轮退化雄蕊可能是介于可育雄蕊和柱头之间的过渡结构。

传粉生物学已对蒙蒿子属较多物种进行了研究, 而对内轮退化雄蕊的功能研究很少。前人研究认为在雌性花阶段蒙蒿子属的花瓣通过产生热量增强气味散发, 释放出浓厚的果香味, 吸引一些小型甲虫(露尾甲)作为传粉者, 传粉昆虫和其幼虫以花瓣和雌蕊群为食物。同时, 厚花瓣还可以为传粉者提供一个温暖的保护场所<sup>[25~27]</sup>。本研究认为, 爪哇蒙蒿子在雌性花阶段依靠花瓣释放浓郁的果香气味吸引传粉昆虫进入雌蕊区, 此时内轮退化雄蕊顶端朝可育雄蕊弯曲(图版 I : B), 昆虫可以在雌蕊区自由活动并取食内轮退化雄蕊和柱头顶端腺体分泌的黏液; 在雄性花阶段, 内轮退化雄蕊顶端覆盖柱头, 呈 S 形弯曲(图版 I : C), 传粉昆虫可以不受直立的内轮退化雄蕊阻碍, 自由地进入雄蕊区取食淀粉质花粉, 并在离开时携带走一定量的花粉。

**致谢:** 中国科学院华南植物园邵云云、张勇梅提供部分植物图片, 泰国 Institute of Scientific and Technological Research, Piya Chalermglin 提供植物材料, 在此一并感谢。

## 参考文献:

- [1] The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants; APG III [J]. *Bot J Linn Soc*, 2009, 161(2): 105–121.
- [2] Kessler PJA. Annonaceae [M]//Kubitzki K, Rohrer JG, Bittrich V, eds. *The Families and Genera of Vascular Plants II*. Berlin: Springer-Verlag, 1993: 93–129.
- [3] 蒋英, 李秉滔, 李延辉. 中国植物志: 第 30 卷, 第 2 分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1979: 10–174.
- [4] Doyle JA, Le Thomas A. Cladistic analysis and pollen

- evolution in Annonaceae[J]. *Acta Bot Gallica*, 1994, 141(2): 149–170.
- [5] Doyle JA, Le Thomas A. Phylogenetic analysis and character evolution in Annonaceae[J]. *Bull Mus Natn Hist Nat Sect B Adansonia*, 1996, 18(3–4): 279–334.
- [6] Sauquet H, Doyle JA, Scharaschkin T, Borsch T, Hilu KW, Chatrou LW, Le Thomas A. Phylogenetic analysis of Magnoliales and Myristicaceae based on multiple data sets: implications for character evolution[J]. *Bot J Linn Soc*, 2003, 142(2): 125–186.
- [7] Scharaschkin T, Doyle JA. Phylogeny and historical biogeography of *Anaxagorea* (Annonaceae) using morphology and non-coding chloroplast sequence data[J]. *Syst Bot*, 2005, 30(4): 712–735.
- [8] Scharaschkin T, Doyle JA. Character evolution in *Anaxagorea* (Annonaceae)[J]. *Am J Bot*, 2006, 93(1): 36–54.
- [9] Decraene LPR, Smets E. The floral development of *Popowia whitei* (Annonaceae)[J]. *Nord J Bot*, 1990, 10(4): 411–420.
- [10] Van Heusden ECH. Flowers of Annonaceae: morphology, classification, and evolution[J]. *Blumea*, 1992, 7(1): 1–218.
- [11] Keßler PJA. Revision der Gattung *Orophea* Blume (Annonaceae)[J]. *Blumea*, 1988, 33(1): 1–80.
- [12] Su YC, Smith GJ, Saunders RMK. Phylogeny of the basal angiosperm genus *Pseuduvaria* (Annonaceae) inferred from five chloroplast DNA regions, with interpretation of morphological character evolution[J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2008, 48(1): 188–206.
- [13] Maas PJM, Timmerman A, Westra LYT. Studies in Annonaceae II: A monograph of the genus *Anaxagorea* A. St. Hil. Part 1[J]. *Bot Jahrb Syst*, 1985, 543(1): 73–204.
- [14] Chatrou LW, Pirie MD, Erkens RHJ, Couvreur TLP, Neubig KM, Abbot JR, et al. A new subfamilial and tribal classification of the pantropical flowering plant family Annonaceae informed by molecular phylogenetics[J]. *Bot J Linn Soc*, 2012, 169(1): 5–40.
- [15] Endress PK. The evolution of floral biology in basal angiosperms[J]. *Philos T R Soc B*, 2010, 365(1539): 411–421.
- [16] Webb CJ, Lloyd DG. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy[J]. *New Zeal J Bot*, 1986, 24(1): 163–178.
- [17] Endress PK. The role of inner staminodes in the floral display of some relic magnoliales[J]. *Plant Syst Evol*, 1984, 146(3–4): 269–282.
- [18] Kamer MVD. Floral biology of *Anaxagorea dolichocarpa*, and some notes on flower biology in other Annonaceae[J]. *Annonaceae Newsl*, 1993, 9: 19–24.
- [19] Webber AC. Floral biology and pollination of some neotropical Annonaceae[J]. *Annonaceae Newsl*, 2002, 13: 18–21.
- [20] Armstrong JE, Irvine AK. Functions of staminodia in the beetle-pollinated flowers of *Eupomatia laurina*[J]. *Biotropica*, 1990, 22(4): 429–431.
- [21] Gottsberger G. The reproductive biology of the early-divergent genus *Anaxagorea* (Annonaceae), and its significance for the evolutionary development of the family[J]. *Acta Bot Bras*, 2016, 30(2): 313–325.
- [22] Baker HG. Non-sugar chemical constituents of nectar[J]. *Apidologie*, 1977, 8(4): 349–356.
- [23] Feio AC, Riina R, Meira R. Secretory structures in leaves and flowers of two dragon's blood *Croton* (Euphorbiaceae): new evidence and interpretations[J]. *Int J Plant Sci*, 2016, 177(6): 511–522.
- [24] Saunders RMK. Floral evolution in the Annonaceae: hypotheses of homeotic mutations and functional convergence[J]. *Biol Rev*, 2010, 85(3): 571–591.
- [25] Endress PK, Armstrong JE. Floral development and floral phyllotaxis in *Anaxagorea* (Annonaceae)[J]. *Ann Bot-London*, 2011, 108(5): 835–845.
- [26] Teichert H, Dotterl S, Gottsberger G. Heterodichogamy and nitidulid beetle pollination in *Anaxagorea prinoides*, an early divergent Annonaceae[J]. *Plant Syst Evol*, 2011, 291(1–2): 25–33.
- [27] Gottsberger G. Evolutionary steps in the reproductive biology of Annonaceae[J]. *Rev Bras Frutic*, 2014, 36(1): 32–43.

图版说明

图版 I：爪哇蒙蒿子花部形态以及可育雄蕊、退化雄蕊和柱头的形态结构。D~K、Q、V：扫描电镜观察；L~P、R~U、W：光镜观察。A：花外观；B：雌蕊阶段的内轮退化雄蕊形态；C：雄蕊阶段的内轮退化雄蕊形态；D：可育雄蕊背面观；E：可育雄蕊腹面观；F：内轮退化雄蕊背面观；G：内轮退化雄蕊腹面观；H：可育雄蕊腹面气孔散乱分布；I：可育雄蕊腹面气孔，呈平列型；J：内轮退化雄蕊腹面气孔散乱分布；K：内轮退化雄蕊顶端腺毛；L：可育雄蕊花药部位横切面；M：花粉囊横切面；N：可育雄蕊花丝基部横切面；O：内轮退化雄蕊横切面；P：内轮退化雄蕊顶端腺毛；Q：柱头呈圆柱形，顶端密被丝状表皮毛及腺毛；R~U：头状腺毛由 1 或 2 个基细胞、1 至 3 个柄细胞以及 1 个头细胞组成；V：盾状腺毛；W：盾状腺毛由 1 个基细胞、1 个柄细胞和 1 个多细胞的头部组成。St：退化雄蕊；S：可育雄蕊；C：心皮；Ep：表皮细胞；En：药室内壁；ML：中层；Bc：基细胞；Hc：头细胞；Sc：柄细胞；VB：维管束。

图版 II：光镜下爪哇蒙蒿子可育雄蕊、退化雄蕊和柱头顶端腺毛组织化学染色。A：使用碘-碘化钾染色，可育雄蕊呈深蓝色；B：使用汞溴苯酚兰染色，可育雄蕊呈色较浅；C：使用苏丹黑溶液染色，花粉壁呈蓝黑色；D：使用碘-碘化钾染色，退化雄蕊顶端腺毛未被染色；E：使用汞溴苯酚兰染色，退化雄蕊顶端腺毛呈亮蓝色；F：使用苏丹黑溶液染色，退化雄蕊顶端腺毛呈较浅的蓝黑色；G~J：使用碘-碘化钾染色，柱头顶端腺毛均未被染色；K~M：使用汞溴苯酚兰染色，柱头顶端头状腺毛未被染色；N：使用汞溴苯酚兰染色，盾状腺毛头细胞呈亮蓝色；O~R：使用苏丹黑溶液染色，头状腺毛和盾状腺毛头部角质层间隙均呈蓝黑色。

Explanation of plate

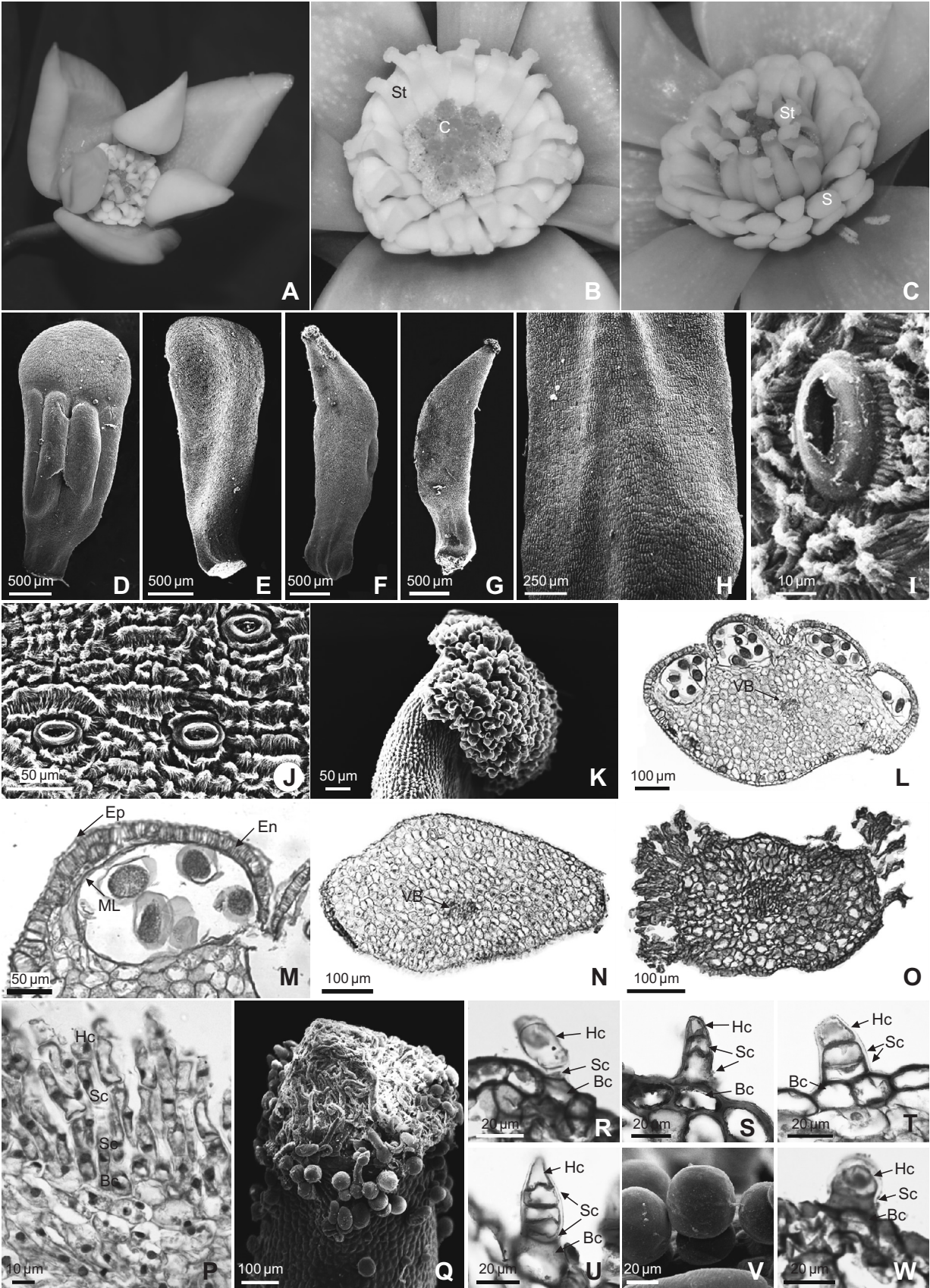
Plate I：Floral morphology and structures under scanning electron microscope and light microscope. D–K, Q, V: Scanning electron microscope; L–P, R–U, W: Light microscope. A: Floral morphology of *Anaxagorea javanica*; B: Staminodes of *A. javanica* in pistil stage; C: Staminodes of *A. javanica* in stamen stage; D: Stamen from dorsal side; E: Stamen from ventral side; F: Staminode from dorsal side; G: Staminode from ventral side; H: Stomata scattered in ventral stamens; I: Paracytic stomata in stamens; J: Stomatal distribution in ventral staminodes; K: Staminode apically glandular hairs; L: Cross-section of anther in stamens; M: Cross-section of pollen sac; N: Cross-section of stamen filament; O: Cross-section of staminodes; P: Glandular trichomes of staminodes; Q: Cylindrical stigma densely covered by filamentous and glandular hairs; R–U: Capitate trichomes with 1 or 2 basal cells, 1–3 stalk cells and 1 head cell; V: Peltate trichomes; W: Peltate trichomes with 1 basal cell, 1 stalk cell, and multicellular head. St: Staminode; S: Stamen; C: Carpel; Ep: Epidermal cell; En: Endothecium; ML: Middle lamella; Bc: Basal cell; Hc: Head cell; Sc: Stalk cell; VB: Vascular bundle.

Plate II：Histochemical examination of stamens, staminodes, and stigma glandular hairs under light microscope. A: Stamens stained by iodine-potassium iodide for large amounts of starch; B: Stamens stained by mercury bromophenol blue for little protein; C: Pollen wall stained by Sudan black for total lipids; D: Glandular hair of staminodes negative to iodine-potassium iodide; E: Glandular hair at staminode top stained by mercury bromophenol blue for rich protein; F: Glandular hair in staminodes stained by Sudan black for small amounts of total lipids; G–J: Stigma head glandular hair negative to iodine-potassium iodide; K–M: Capitate trichomes negative to mercury bromophenol blue; N: Peltate trichomes head stained by mercury bromophenol blue for rich protein; O–R: Capitate trichomes and peltate trichomes subcuticular space stained by Sudan black for total lipids.



李冰新等：图版 I

Li Bing-Xin *et al.*: Plate I

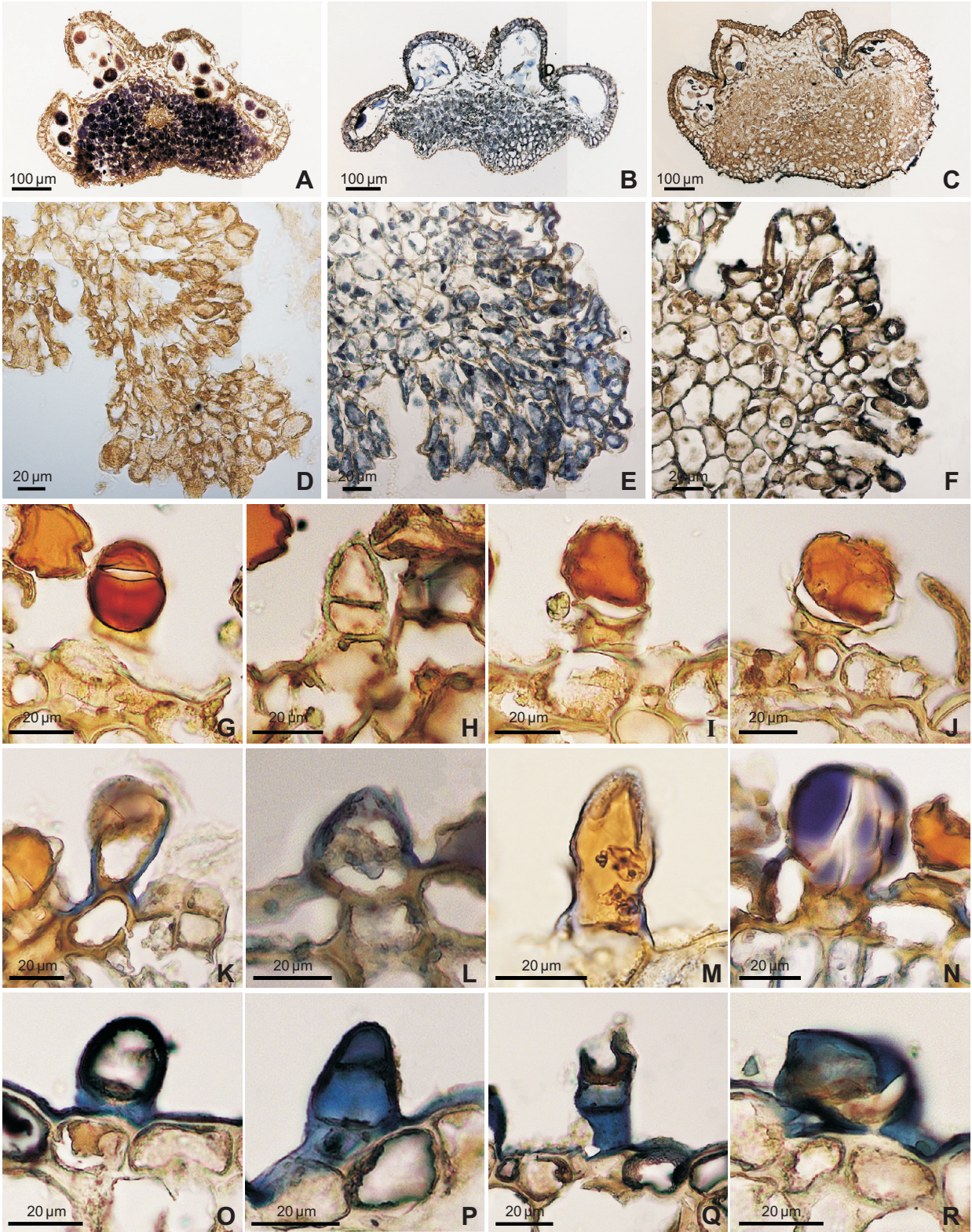


See explanation at the end of text



李冰新等：图版 II

NI Yi-Chen *et al.*: Plate II



See explanation at the end of text

(责任编辑：张 平)