

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2019.60719

彭林林, 夏晓飞, 王奥, 赵良成. 华东椴花序苞片和叶片发育及结构特征比较研究[J]. 植物科学学报 2019, 37(6): 719~725

Peng LL, Xia XF, Wang A, Zhao LC. Comparative study on development and structural characteristics of bracts and leaves of *Tilia japonica* Simonk. [J]. *Plant Science Journal*, 2019, 37(6): 719~725

# 华东椴花序苞片和叶片发育及结构特征比较研究

彭林林<sup>1</sup>, 夏晓飞<sup>3</sup>, 王奥<sup>1</sup>, 赵良成<sup>1,2\*</sup>(1. 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083; 2. 北京林业大学博物馆, 北京 100083;  
3. 北京自然博物馆, 北京 100050)

**摘要:** 花序苞片是椴树属最典型的特征, 但它与其他器官的演化关系尚不明确。本文对华东椴(*Tilia japonica* Simomk.)花序苞片和叶片在生长发育上的关联性进行分析, 并对其表面微形态特征和内部解剖结构进行详细比较。结果显示, 华东椴苞片和叶片在生长发育过程中表现出非常相似的规律性, 二者在苞片幼期阶段均生长迅速、中期阶段生长变缓、成熟阶段再有小幅生长。对苞片与叶片形态性状的相关性分析显示, 苞片长、苞片宽、叶长、叶宽的相关性均极显著。在表面微形态特征上, 苞片和叶片总体上非常相似; 在解剖特征上, 苞片没有栅栏组织和海绵组织的分化, 叶片有明显的分化。结合椴树属苞片的化石记录, 我们认为椴树属苞片最早由叶片特化而来, 是一种叶状结构, 二者在表皮微形态特征及解剖结构上的差异, 主要在演化过程中为了适应各自不同功能而逐渐产生的。

**关键词:** 华东椴; 苞片; 叶片; 发育

中图分类号: Q944; Q949.757.2

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2019)06-0719-07

## Comparative study on development and structural characteristics of bracts and leaves of *Tilia japonica* Simomk.

Peng Lin-Lin<sup>1</sup>, Xia Xiao-Fei<sup>3</sup>, Wang Ao<sup>1</sup>, Zhao Liang-Cheng<sup>1,2\*</sup>

(1. School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Museum of Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 3. Beijing Museum of Natural History, Beijing 100050, China)

**Abstract:** Inflorescence bracts are the most typical characteristics of *Tilia* Linn., but their evolutionary relationship with other organs is not clear. In this study, correlations between the growth and development of bracts and leaves of *Tilia japonica* Simomk. were analyzed, and their epidermal micromorphological features and internal anatomical structures were compared. Results indicated that the growth and development processes of the bracts and leaves had very similar regularity. Both grew rapidly in the young stage, slowly in the middle stage, and only slightly in the mature stage. Analysis between the morphological characters of the bract and leaf showed significant correlations between bract length, bract width, leaf length, and leaf width. In addition, epidermal micromorphological features were very similar. Anatomically, compared with the leaf, there was no differentiation between palisade tissue and spongy tissue in the bracts. Combined with the fossil record of *Tilia* bracts, we suggest that the bract is specialized from the leaf and may be regarded as a leaf-like structure. The differences in

收稿日期: 2019-04-02, 退修日期: 2019-05-05。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31370213)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (31370213).

作者简介: 彭林林(1992-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物发育与进化(E-mail: penglinlin0622@163.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: lczhao@bjfu.edu.cn)。

epidermal micromorphological features and anatomical structures are mainly due to adaptations to their different functions during evolution.

**Key words:** *Tilia japonica*; Bract; Leaf; Development

椴树属(*Tilia* Linn.)在传统分类系统中属于椴树科(*Tiliaceae*)<sup>[1, 2]</sup>，在以分子证据为依据的APG IV系统中，椴树属随椴树科被归并到锦葵科(*Malvaceae*)<sup>[3]</sup>。椴树属的种类分歧较大，约在23~40种之间，新近修订认为全世界有23种14变种，间断分布于欧洲、亚洲和北美地区<sup>[4]</sup>。椴树属是构成北温带落叶阔叶林的特征属或是常绿落叶混交林及针阔混交林的重要组成分子，具有重要的生态功能<sup>[5]</sup>。同时该属树种也具有重要的经济价值，包括用材、纤维、蜜源、园林观赏等。中国有椴树属植物19种(其中15个为特有种)，分布几遍全国各地<sup>[6]</sup>。

椴树属是一个形态特征非常明显的属，最典型的识别特征是其花序梗上有一个大型翅状宿存苞片，从而显著区别于其他类群。该苞片在花期逐渐增大直至果期成熟，且宿存在果序上，其形状、大小及其与花序梗的结合程度是属内重要的分类依据。根据唐亚和诸葛仁<sup>[7]</sup>的描述，现存的椴树属种类中，苞片主要有3种情况：一是苞片宽大，常具长柄，苞片与花序梗仅基部结合或略多；二是苞片较大，常具短柄或无柄，苞片与花序梗结合达1/3~1/2；三是苞片小，质薄，具短柄或长柄，苞片与花序梗结合达1/2或更多。这说明椴树属植物的苞片结构具有多样性，该结构在属内种间演化关系上可能具有一定的意义。关于该苞片的功能，有研究认为，可能与授粉和果实散播有关。苞片呈浅绿色，与深绿色营养叶形成鲜明对比，可引诱传粉者传粉<sup>[8]</sup>，落果时，苞片可借助风力，有助于种子传播<sup>[9]</sup>。

花序苞片作为椴树属最独特和重要的识别特征，同时也具有重要的生物学和生态学功能，但关于其起源以及与其他器官的演化关系尚不明确。Belin等<sup>[10]</sup>曾对欧洲小叶椴(*Tilia cordata* Mill.)苞片的结构特征进行解剖观察，发现苞片的维管束系统与茎的维管束系统相似，而且苞片中没有栅栏组织，只有海绵组织，因此认为该苞片最早来源于茎，是一个扁平茎(*cladode*)结构。另一方面，椴

树属苞片具有羽状脉或掌状脉，在形态上与叶片特征有很多相似之处，我们推测其起源可能和叶片相关，但目前关于苞片与叶片发育及结构方面的比较研究尚没有详细报道。

本研究以华东椴(*Tilia japonica* Simonk.)为研究对象，一方面通过观察和测量，分析比较10个不同发育时期苞片和叶片的形态性状(长度和宽度)；另一方面利用扫描电镜对3个不同发育阶段苞片和叶片的表面微形态特征进行观察比较。同时，为了与Belin等对欧洲小叶椴的研究结果进行比较，也利用石蜡切片对华东椴苞片和叶片的解剖结构进行观察。通过对二者不同角度的比较研究，以期揭示椴树属花序苞片和叶片在形态结构以及发育特征上的相关性，为进一步探讨该苞片的起源与演化提供新的资料和证据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

实验材料来源于北京林业大学校园内栽培的成年华东椴(胸径53 cm)。从2017年4月中旬至6月下旬，早期每隔5 d、中后期每隔10 d，采集同一株、同一高度、同一朝向的华东椴花序苞片，包含从苞片刚长出到苞片成熟(质地变硬，大小基本不再变化)的整个过程。共采集10次，每次随机选取10个完整苞片用于形态学测量，同时选取部分材料用FAA固定液(70%乙醇：福尔马林：冰醋酸=90:5:5)固定，用于扫描电镜和石蜡切片观察。在每次采集苞片的同时，用同样方法采集同一枝条上的营养叶片用于比较研究。

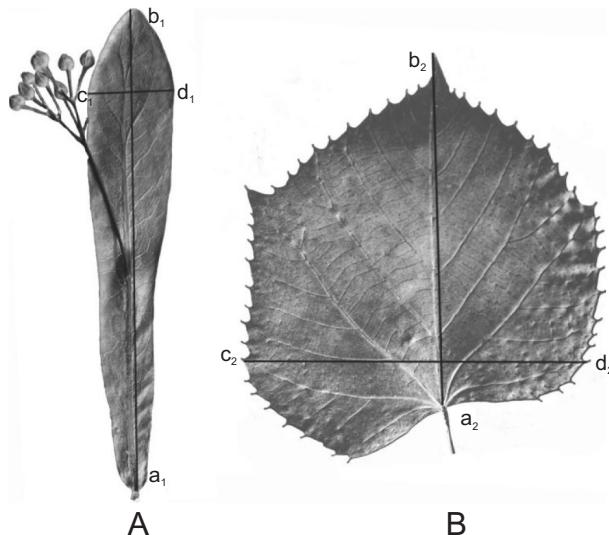
### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 形态学测量

对每个时期采集的苞片和叶片用游标卡尺分别测量其长度、宽度，并计算各自的长宽比，各性状如图1所示。测量结果利用Excel和SPSS软件进行数据汇总与分析。

#### 1.2.2 扫描电镜(SEM)观察

选取同一枝条上的苞片和叶片样品，切割成



长度: 中脉顶端到末端的长度( $a_1 \sim b_1$ ,  $a_2 \sim b_2$ ); 宽度: 垂直中脉轴的最大叶片宽度( $c_1 \sim d_1$ ,  $c_2 \sim d_2$ )。

Length: Distance from proximal end of midvein to distal end ( $a_1 - b_1$ ,  $a_2 - b_2$ ); Width: Maximum blade width of vertical midvein ( $c_1 - d_1$ ,  $c_2 - d_2$ ).

图 1 苞片(A)和叶片(B)形态性状示意图

Fig. 1 Illustrations of morphological characteristics of bracts (A) and leaves (B)

5 mm × 5 mm 大小, 分上表面(近轴面)和下表面(远轴面)用双面胶粘于铜台上, 经 HITACHI E-1010 离子溅射仪喷金后, 置于 HITACHI S-3400 扫描电镜下观察和照相。

### 1.2.3 石蜡切片观察

FAA 固定液固定好的材料经清洗、梯度酒精脱水、二甲苯透明、浸蜡、包埋、修块、LEI-CARM2126RT 切片机切片(厚度 8~10 μm)、粘片、展片、脱蜡、番红-固绿对染、中性树胶封片后, 置于配有 DP72 数码成像设备的 Olympus BX51 显微镜下观察、测量并照相。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同发育时期苞片与叶片发育特点比较

测量 10 个发育时期华东椴花序苞片和叶片的长度、宽度, 同时计算各自长宽比(表 1), 各形态指标数据取平均值进行比较分析。

依据苞片的生长发育状况, 将 10 个发育时期划分为 3 个阶段, 分别为幼期阶段(4 月 13 日~28 日)、中期阶段(4 月 28 日~5 月 30 日)和成熟阶段(5 月 30 日~6 月 20 日)。通过对苞片的长度和宽度进行方差分析, 结果每个阶段的差异极显著( $P < 0.01$ ) (表 2)。

从不同阶段苞片和叶片的发育来看(图 2), 在苞片的生长发育过程中, 其长度和宽度随时间表现出相同的生长变化: 在幼期阶段, 苞片长和宽均迅速增加; 中期阶段, 苞片的生长速度逐渐减慢, 其长度和宽度变化不大; 成熟阶段, 苞片长度和宽度又有小幅度伸长, 之后则基本不再变化。在整个期间, 苞片长宽比为 4.33~6.70。在叶片的生长发育过程中, 其长度和宽度也随时间表现出类似的生长变化, 在 4 月 13 日~28 日迅速增加, 随后至 5 月 30 日生长速度变缓, 5 月 30 日~6 月 20 日再小幅生长。在此期间, 叶片长宽比为 1.12~1.60。由此可见, 华东椴苞片的生长发育特点在时间上与叶片的生长发育基本保持同步。

### 2.2 苞片和叶片形态性状的相关性分析

为了进一步了解华东椴花序苞片和叶片在生长发育上的关系, 对苞片长、苞片宽、叶长、叶宽进行了相关性分析(表 3), 结果显示, 苞片长、苞片

表 1 苞片和叶片不同发育时期形态指标统计

Table 1 Morphological traits of bracts and leaves at different developmental stages

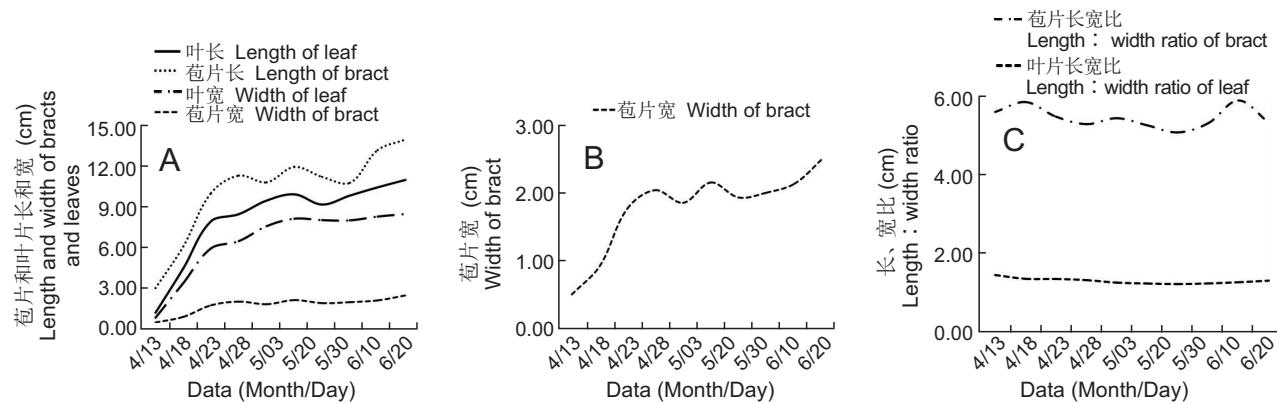
采集日期 Date	苞片 Bract			叶片 Leaf		
	长度(cm) Length	宽度(cm) Width	长宽比 Length/width	长度(cm) Length	宽度(cm) Width	长宽比 Length / width
04/13	3.02 ± 0.34	0.51 ± 0.08	5.58 ± 0.59	1.22 ± 0.28	0.86 ± 0.17	1.44 ± 0.16
04/18	6.05 ± 0.61	0.92 ± 0.24	5.83 ± 0.87	4.45 ± 1.27	3.38 ± 1.11	1.34 ± 0.21
04/23	9.95 ± 0.71	1.76 ± 0.22	5.46 ± 0.54	7.89 ± 1.72	5.91 ± 1.27	1.34 ± 0.14
04/28	11.22 ± 1.44	2.03 ± 0.36	5.27 ± 0.28	8.41 ± 1.32	6.44 ± 1.11	1.31 ± 0.07
05/03	10.73 ± 1.34	1.84 ± 0.27	5.42 ± 0.69	9.40 ± 1.28	7.53 ± 0.87	1.25 ± 0.09
05/13	11.85 ± 1.20	2.14 ± 0.33	5.24 ± 0.25	9.85 ± 1.94	8.08 ± 1.75	1.22 ± 0.04
05/20	11.12 ± 1.04	1.92 ± 0.59	5.06 ± 0.73	9.11 ± 0.88	7.97 ± 1.18	1.21 ± 0.09
05/30	10.69 ± 0.60	1.99 ± 0.11	5.29 ± 0.17	9.76 ± 1.28	7.96 ± 0.89	1.23 ± 0.08
06/10	13.08 ± 1.51	2.12 ± 0.37	5.87 ± 0.54	10.36 ± 1.40	8.23 ± 0.74	1.26 ± 0.10
06/20	13.85 ± 1.61	2.48 ± 0.38	5.31 ± 0.23	10.90 ± 1.26	8.42 ± 0.98	1.30 ± 0.07

表2 苞片不同发育阶段的性状统计及方差分析  
Table 2 Trait statistics and analysis of variance of bracts at different developmental stages

发育阶段 Development stage	苞片长(cm) Length of bract	苞片宽(cm) Width of bract
幼期 Young stage	4.54 ± 1.63	0.71 ± 0.27
中期 Middle stage	11.67 ± 1.39	2.08 ± 0.34
成熟期 Mature stage	11.90 ± 2.22	2.07 ± 0.42
F值 F value	110.62 **	100.24 **

注: \*\* 表示差异极显著( $P < 0.01$ )。

Note: \*\* indicates significant difference at  $P < 0.01$ .



A: 苞片、叶片的长度和宽度发育；B: 示A图中苞片宽度发育的放大；C: 苞片和叶片的长宽比。

A: Development of length and width of bracts and leaves; B: Enlargement of bract width development in A; C: Length to width ratio of bracts and leaves.

图2 不同发育时期的苞片和叶片比较

Fig. 2 Comparison of bract and leaf development at different developmental stages

表3 苞片和叶片形态性状的相关性分析

Table 3 Correlation analysis of morphological traits of bract and leaf

相关系数 Correlation coefficient	苞片长 Length of bract	苞片宽 Width of bract	叶长 Length of leaf	叶宽 Width of leaf
苞片长 Length of bract	1			
苞片宽 Width of bract	0.908 **	1		
叶长 Length of leaf	0.872 **	0.809 **	1	
叶宽 Width of leaf	0.841 **	0.790 **	0.975 **	1

注: \*\* 表示相关性极显著( $P < 0.01$ )。

Note: \*\* indicates significant correlation at  $P < 0.01$ .

宽、叶长、叶宽的相关性均极显著( $P < 0.01$ )，表明苞片和叶片在生长发育过程中其形态变化的一致性很高。

## 2.3 表皮微形态特征观察

### 2.3.1 苞片表皮微形态特征

苞片的上表皮细胞排列紧密，呈不规则多边形，表面较光滑，垂周壁浅波纹状(图版 I : A)。幼期阶段上表皮具密集的星状毛(图版 I : B)，至中期阶段时大多数表皮毛脱落，仅少数星状毛集中分布在主脉的两侧及附近(图版 I : C)，成熟阶段

时表皮毛更为稀疏(图版 I : D)；上表皮细胞在幼期角质层不明显，中期细胞壁逐渐加厚，至成熟期微隆起，形成浅条纹状角质层(图版 I : E)；上表皮无气孔分布。苞片下表皮表皮毛的类型和分布与上表皮类似，在幼期具密集的星状毛(图版 I : F)，中期至成熟期表皮毛显著减少，且集中分布于主脉及两侧的侧脉附近(图版 I : G, H)；下表皮有气孔分布，气孔无副卫细胞，为无规则型，上凸，其外拱盖内缘近平滑，周围角质膜呈细条状纹饰(图版 I : I)。幼期阶段表皮毛密集覆盖下表面，

遮盖气孔, 中期阶段气孔数量增多, 成熟阶段气孔密度达到 68~95 个/mm<sup>2</sup>(图版 I: J)。

### 2.3.2 叶片表皮微形态特征

叶片的上表皮细胞排列紧密, 呈不规则多边形, 表面较苞片更加光滑, 垂周壁浅波纹状(图版 I: K)。幼期阶段上表皮具密集的星状毛(图版 I: L), 中期阶段表皮毛数量显著减少, 仅在主脉及侧脉附近分布有少量的星状毛(图版 I: M), 成熟阶段表皮毛近乎全部脱落(图版 I: N); 上表皮细胞在幼期角质层不明显, 中期细胞壁逐渐加厚, 至成熟期显著隆起, 表面粗糙(图版 I: O); 上表皮无气孔分布。叶片下表皮的表皮毛除星状毛外, 还存在另一种针状毛。在幼期表皮毛更加密集分布(图版 I: P), 至中期数量和类型均减少, 仅具零星的星状毛(图版 I: Q), 成熟期表皮毛几乎全部脱落(图版 I: R); 叶片下表皮有气孔分布, 气孔无副卫细胞, 为无规则型, 上凸, 其外拱盖内缘近浅波状, 周围角质膜呈粗状纹饰, 常因破裂而显得粗糙(图版 I: S)。幼期时气孔被表皮毛覆盖, 中期时数量增多, 成熟期气孔密度可达 357~384 个/mm<sup>2</sup>(图版 I: T)。

### 2.4 苞片和叶片的解剖学特性

对华东椴苞片和叶片解剖结构的观察显示, 二者具有较大的差异。苞片上表皮和下表皮细胞均排列紧密, 大小基本一致, 内部没有栅栏组织和海绵组织分化, 均由不规则的长圆形或圆球形薄壁细胞构成, 细胞大小较均匀, 有规则地紧密排列(图版 I: U)。而叶片上表皮细胞明显大于下表皮细胞(图版 I: W), 叶肉具有明显的栅栏组织和海绵组织分化; 栅栏组织发达, 由排列紧密的长柱形细胞构成, 海绵组织排列疏松, 细胞分布较不均匀, 细胞间隙较大。

对苞片和叶片主脉的解剖结构显示, 二者组织特征基本一致, 皮层薄壁组织均较发达, 仅在维管束形态上略有差异: 苞片主脉维管束为扁圆形, 木质部和韧皮部细胞形态较小(图版 I: V); 叶片主脉维管束为近圆形, 木质部和韧皮部细胞形态较大(图版 I: X)。叶片的木质部和韧皮部均比苞片更厚一些。

## 3 讨论

椴树属的花序苞片是该属最独特和重要的识别

特征。根据化石研究资料, 椴树属的可靠叶片化石记录最早出现于始新世中期<sup>[11]</sup>, 而带有花序苞片的化石从始新世至上新世时期均有发现, 最早是始新世晚期<sup>[12]</sup>。由此可见, 椴树属的苞片很早即出现, 是该属比较原始的特征。值得注意的是, 在北美俄勒冈地区发现的椴树属化石苞片形态非常特殊, 其外形宽大近圆形(长 3.2~6.8 cm, 宽 3.5~6.4 cm), 长宽比 1~1.5, 基部心形, 具有掌状脉, 这些特征均与椴树属的叶片非常相似。具有这种类型苞片的种类已经灭绝, Manchester<sup>[12]</sup>认为该类型苞片属于原始类型。

尽管椴树属苞片的原始类型与叶片非常相似, 但在现代种类中, 关于苞片与叶片发育及结构方面的比较尚没有专门的研究报道。本研究以华东椴苞片和叶片为材料, 首次对二者在生长发育上的关联性进行了分析, 并对其表面微形态特征和内部解剖结构进行了比较。结果显示, 华东椴苞片和叶片的生长发育过程表现出非常相似的规律性, 二者在苞片幼期阶段均生长迅速, 中期阶段生长变缓, 成熟阶段再有小幅生长。在对苞片与叶片形态性状的相关性分析中发现, 苞片长、苞片宽、叶长、叶宽的相关性均极显著。在表面微形态特征上, 二者总体上也非常相似, 差异主要有: 苞片幼期仅有星状毛, 叶片有星状和针状两种表皮毛; 苞片表皮细胞角质层平滑, 叶片表皮细胞角质层更加显著而且粗糙; 苞片下表皮的气孔密度显著少于叶片的气孔密度。苞片和叶片生长的高度同步性和表面微形态特征的高度相似性表明他们之间存在一定的同源性。

在解剖结构上, 华东椴苞片和叶片显示出较大差异性, 主要是苞片内部没有栅栏组织和海绵组织分化, 接近于等面叶的结构特点, 而叶片则有明显的分化, 属于典型的异面叶结构。这一结果与 Belin 等<sup>[10]</sup>对欧洲小叶椴苞片的观察结果相似, 表明椴树属苞片均具有同样的结构。Belin 等进而根据苞片和叶片在解剖结构上的差异以及苞片和茎在维管束系统上的相似性, 认为苞片是一种扁平茎(*cladode*)结构。但苞片没有栅栏组织和海绵组织分化, 并不能说明苞片与叶片有本质上的区别。叶片中栅栏组织和海绵组织的分化以及比例是植物在长期适应不同环境过程中形成的, 主要体现功能与生态环境的关系, 如旱生植物和阳地植物通常具

达的栅栏组织,而水生植物和阴地植物栅栏组织则退化。有时即使在同种植物中,阳生叶中栅栏组织发达,阴生叶中则海绵组织发达<sup>[13]</sup>。

通过对华东椴苞片和叶片在生长发育上的关联性分析以及在微形态和解剖结构上的比较,结合已发现的化石记录中原始苞片类型的特征,我们认为椴树属苞片和叶片在本质上是一致的,具有高度同源性,苞片最早由叶片特化而来,是一种叶状结构。二者在表皮微形态特征以及解剖结构上的一些差异,主要是在演化过程中由于适应各自不同功能而逐渐产生的。叶片始终向着增强光合作用以及降低蒸腾、防止水分过度蒸发两方面的功能发展,表现特征上就是下表皮气孔数量多、密度大,叶肉栅栏组织发达,叶脉维管束内输送水分的木质部以及输送光合产物的韧皮部较厚,细胞较大,幼叶表皮毛类型和数量更多,表皮细胞角质层显著加厚;而苞片在由叶片演化的过程中则向着辅助传粉和果实传播的方向发展,逐渐减少或丧失了叶片光合作用及降低蒸腾的功能,其表现特征就是下表皮气孔密度远小于叶片,叶肉栅栏组织退化,主脉维管束内木质部和韧皮部较叶片薄,细胞较小,表皮毛类型和数量较少,表皮细胞角质层平滑不显著。本研究结果可为进一步揭示椴树属苞片乃至该属的起源与演化提供新的资料和证据。

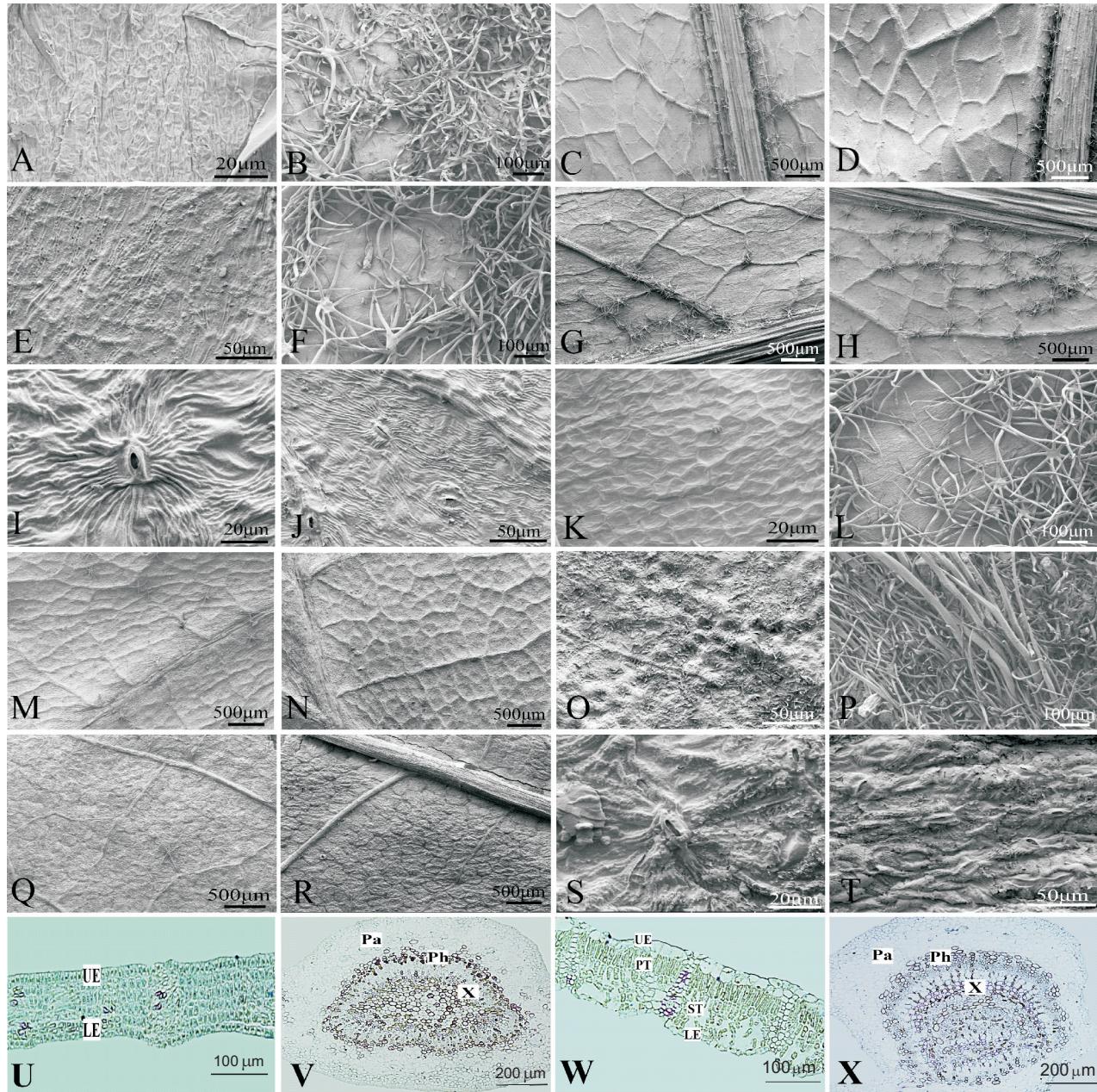
## 参考文献:

- [1] Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien [M]. Berlin: Borntraeger, 1921.
- [2] Cronquist A. An Intergrated System of Classification of Flowering Plants [M]. New York: Columbia University Press, 1981.

- [3] The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV [J]. *Bot J Linn Soc*, 2016, 181: 1–20.
- [4] Pigott D. Lime-trees and Basswoods: A Biological Monograph of the Genus *Tilia* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2012: 1–10.
- [5] 吴征镒, 汤彦承, 路安民, 陈之端, 李德铢. 中国被子植物科属综论 [M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- [6] Tang Y, Gilbert MG, Dorr LJ. Tiliaceae in Flora of China: Vol. 12 [M]. Beijing: Science Press, 2007.
- [7] 唐亚, 诸葛仁. 椴树属的地理分布 [J]. 植物分类学报, 1996, 34(3): 254–264.  
Tang Y, Zhu GR. Geographical distribution of *Tilia* Linn. [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1996, 34(3): 254–264.
- [8] Anderson GT. The pollination biology of *Tilia* [J]. *Am J Bot*, 1976, 63(9): 1203–1212.
- [9] Jones GN. Taxonomy of the American Species of Linden (*Tilia*) [M]. Urbana: University of Illinois Press, 1968, 39: 1–156.
- [10] Belin M, Éric Fernandez, Marull S, Fromageot C. Caractérisation histologique de la bractée inflorescentielle de *Tilia cordata* [J]. *Acta Bot Gallica*, 2013, 157 (3): 505–512.
- [11] Wolfe JA, Wehr WC. Middle Eocene dicotyledonous plants from Republic, northeastern Washington [J]. *U. S. Geological Survey Bulletin*, 1987: 1–25.
- [12] Manchester SR. Inflorescence bracts of fossil and extant *Tilia* in north America, Europe, and Asia: patterns of morphologic divergence and biogeographic history [J]. *Am J Bot*, 1994, 81(9): 1176–1185.
- [13] 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, 2017.

彭林林等: 图版 I

Peng Lin-Lin et al.: Plate I



苞片和叶片不同发育阶段表皮微形态特征及解剖特征。A~J. 苞片表皮微形态特征: A~E. 上表皮(A, B. 幼期; C. 中期; D, E. 成熟期); F~J. 下表皮(F. 幼期; G. 中期; H~J. 成熟期)。K~T. 叶片表皮微形态特征: K~O. 上表皮(K, L. 幼期; M. 中期; N, O. 成熟期); P~T. 下表皮(P. 幼期; Q. 中期; R~T. 成熟期)。U~X. 苞片和叶片解剖结构特征: U, V. 苞片; W, X. 叶片。Pa. 薄壁组织; Ph. 韧皮部; X. 木质部; UE. 上表皮; PT. 栅栏组织; ST. 海绵组织; LE. 下表皮。

**Epidermal micromorphological features of bracts and leaves at different developmental stages and anatomical structures. A~J. Bract: A~E. Upper epidermis (A, B. Young stage; C. Middle stage; D, E. Mature stage); F~J. Lower epidermis (F. Young stage; G. Middle stage; H~J. Mature stage). K~T. Leaf: K~O. Upper epidermis (K, L. Young stage; M. Middle stage; N, O. Mature stage); P~T. Lower epidermis (P. Young stage; Q. Middle stage; R~T. Mature stage). U~X: Anatomical structures of bract and leaf: U, V. Bract; W, X. Leaf. Pa. Parenchyma; Ph. Phloem; X. Xylem; UE. Upper epidermis; PT. Palisade tissue; ST. Sponge tissue; LE. Lower epidermis.**