

银杏叶生小孢子囊比较形态学及系统意义

邢世岩^{*}, 李士美, 李保进, 王 芳, 韩克杰, 王 利

(山东农业大学林学院, 山东泰安 271018)

摘 要: 运用常规石蜡切片方法, 结合光学显微镜和扫描电镜技术对作者发现的中国第一株叶生小孢子囊银杏的比较形态学及系统意义进行研究。叶生小孢子囊雄株有正常小孢子囊和叶生小孢子囊两种类型。叶生小孢子囊常着生在某些短枝的叶片边缘, 这些叶片明显较正常叶片小, 叶片顶端或两侧常有 1~3 个深裂刻 (lobe), 在裂刻处堆积 1~9 个不等的小孢子叶, 或者小孢子叶 1~3 (5) 个聚生在叶柄叶片交界的叶柄两侧, 小孢子叶无柄。着生小孢子囊的叶片除在小孢子囊着生处叶片加厚外, 解剖结构和正常叶片无明显差异, 均由表皮, 叶肉, 叶脉 3 部分组成, 栅栏组织和海绵组织分化不明显。叶生小孢子囊的数量、着生位置和形态具多样性。正常小孢子囊近椭圆形, 叶生小孢子囊近圆形, 孢子囊壁 4~7 层细胞, 散粉期绒毡层已经退化, 仅留痕迹, 孢子囊内分布大量花粉。叶生小孢子叶的花粉极轴和赤道轴分别为 19.99 和 13.60 μm , 每个叶生小孢子 (花药) 有花粉 1.86 万粒。正常花粉为光滑型, 而叶生小孢子囊花粉为粗糙型。叶生小孢子囊花粉具有萌发能力。叶生小孢子囊银杏的个体发生, 表明银杏的小孢子叶有叶性来源的性质, 叶生小孢子囊银杏可能是一种奇特的嵌合体。对叶生小孢子囊银杏的系统发生进行了探讨。

关键词: 银杏; 叶生小孢子囊; 比较形态学; 系统发育

中图分类号: S 664.3 文献标识码: A 文章编号: 0513-353X (2007) 04-0805-08

Comparative Morphology and Its Systematic Implication on Epiphyllous Microsporangia from *Ginkgo biloba* L.

XNG Shi-yan^{*}, LI Shimei, LIBao-jin, WANG Fang, HAN Ke-jie, and WANG Li

(Forestry College, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: Comparative morphology of epiphyllous microsporangia *Ginkgo*, which was discovered by author for the first time in China, were examined under light microscope (LM), scanning electron microscope (SEM), and its systematic implication was discussed. The research results showed that there exists the normal microsporangia and epiphyllous microsporangia on epiphyllous microsporangia *Ginkgo* tree. These leaves with epiphyllous microsporangia are smaller than that of normal leaves, and with 1 to 3 deep lobes attached by 1 - 9 microsporophyll, sometimes 1 - 3 (5) microsporophyll clustered on the boundary of lamina and petiole, and the microsporophyll without stalklet. There is no significant difference in anatomical structure between the leaves with epiphyllous microsporangia and normal leaves, except the thickening in the site where epiphyllous microsporangia inserted. The transections of both kinds of leaves comprise epidermis, mesophyll and veins, and there is no significant palisade tissue and spongy parenchyma. There is diversity in the number of epiphyllous microsporangia per leaf, inserted site, and morphological features. The normal microsporangia is elliptic, while the epiphyllous microsporangia is almost circular, and the microsporangia wall consists of 4 - 7 layers of cell. At the time of pollen shedding, the tapetum was degenerated to vestige in both kinds of microsporangia. The polar axis and the equatorial axis of pollen produced in epiphyllous microsporangia are 19.99 μm and 13.60 μm , respectively. The number of pollen in epiphyllous microsporangia averages 18 600. Normal pollen

收稿日期: 2007 - 04 - 04; 修回日期: 2007 - 05 - 30

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30671707)

^{*} E-mail: xingsy@sdau.edu.cn

is slippery-grained type, but epiphyllous pollen is rough-grained type. The pollens in epiphyllous microsporangia have capability to geminate. The ontogeny of epiphyllous microsporangia *Ginkgo* indicated that the microsporophyll in *Ginkgo* is of phyllome origin. Possibly, the epiphyllous microsporangia is a peculiar chimera. Phylogeny on epiphyllous microsporangia *Ginkgo* was discussed in the article.

Key words: *Ginkgo biloba* L.; *Ginkgo biloba* L. var. *epiphylla* Mak.; Epiphyllous microsporangia; Comparative morphology; Phylogeny

银杏 (*Ginkgo biloba* L.) 雌雄异株, 雌雄球花均为腋生。日本学者 Shirai (1891) 最早发现了具有叶生胚珠的银杏——叶籽银杏。此后, 国内外先后进行了其命名以及分类等报道 (李士美等, 2007)。

自 Hirase (1896) 发现银杏具游动的鞭毛精子以来, 关于雄球花发生, 雄配子体发生、发育、精原细胞的超微结构、受精及分类地位等, 国内外诸多学者进行了较系统研究 (Lee, 1955; Gifford & Larson, 1980; Friedman, 1987; 邢世岩和孙霞, 1996; 张仲鸣等, 1999; Liu et al., 2005)。1892年东京帝国大学 Fujii (藤井健次郎) 在日本山梨县 (Yamanashi Prefecture) 身延町上八木泽的宫前神社发现世界上第一株叶生小孢子囊银杏, 并于 1896 年进行了报道 (Sakisaka, 1927; 吉冈金市, 1967; Soma, 1999)。Fujii 对叶生小孢子囊雄株的报道被 Carothers, Sprecheer, Chamberlain 和 Bierhorst 等许多学者引用 (Soma, 1999)。吉冈金市 (1967) 曾引用了 Sakisaka 的一张叶生小孢子囊雄株的原图和手绘图, 但此后则未见关于叶生小孢子囊雄株的报道。直到 1999 年, Soma 对叶生小孢子囊的发现历史进行了简短的表述, 并认为在日本目前只有两株, 而能产生小孢子囊的仅有上八木泽一株生长较旺盛的树, 另一株在山梨县三珠町的药王寺中 (Soma, 1999)。然而, 到目前为止, 关于叶生小孢子囊雄株的比较形态学及进化意义尚未见报道。

2006 年 4 月 7 日, 李士美在采集银杏雄球花时在山东泰山斗母宫发现了中国第一株叶生小孢子囊银杏。该发现对银杏的系统发育研究具有重要意义, 有助于认识裸子植物生殖器官的演化及形态学本质。

1 材料与方法

1.1 材料

研究材料为中国发现的第一株叶生小孢子囊银杏。该银杏雄株位于山东泰山斗母宫内, 树龄约 300 年, 高 19.35 m, 胸径 0.68 m, 枝下高 5 m, 冠幅 9.0 m × 8.0 m。凭证标本采集人邢世岩 (S. Y. Xing), 李士美 (S. M. Li) 和李保进 (B. J. Li), 标本号 20060001, 存放在山东农业大学树木标本馆。

1.2 叶生小孢子囊银杏生境

该树生境年降雨量 723 mm, 年平均蒸发量 1 771.4 mm, 年均气温 12.8℃, 绝对最低气温 -22.4℃ (1月), 绝对最高气温 40.7℃ (7月), 年相对湿度 65%, 日最低小于或等于 0℃ 的日数为 130 d, 年日照时数为 2 633.7 h。初霜期 10 月, 终霜期为翌年 4 月, 平均无霜期 186~196 d。冬寒晴朗, 系属暖温带季风型气候区。土壤干燥瘠薄, 立地条件较差。

1.3 研究方法

2006 年 4 月 7 日~5 月 20 日进行外业调查、标本采集、形态特性调查及内业分析。解剖特性研究采用 FAA 固定。石蜡切片厚度 10~12 μm, 番红—固绿染色, 中性树胶封片, NIKON E220 显微数码图像分析系统观察, 照相。

花粉比较形态学研究应用扫描电镜。在编有不同台号的样品台一端贴上双面胶带, 再将每一样本

的干燥花粉用毛笔弹在胶带上，记录不同样本的对应台号。然后放入 B-5（Eiko）喷金容器中，用 1.8 kV 电压、7 mA 电流、20 nm 金粉喷 3 min，放入 HITACHI S-570（日立）扫描电镜下进行观察，所用电压为 15 kV，工作距离 10 mm。对花粉形状、大小、极面观及赤道面观轮廓进行观察、测量和照相。

2 结果与分析

2.1 叶生小孢子囊雄株长枝和短枝特性

与叶籽银杏相同，叶生小孢子囊雄株有正常小孢子囊和叶生小孢子囊两种类型（表 1）。具有叶生小孢子囊的长枝上，叶生小孢子囊短枝占 8.33%，具有叶生小孢子囊的短枝上发生叶生小孢子囊的叶百分率差异（17.26% ~ 24.66%）不明显，平均 19.9%。

通过对叶生小孢子囊短枝研究发现，每个短枝上具有叶数 7 ~ 9 个，平均 7.8 个，而具叶生小孢子叶球的叶数 1 ~ 3 个。

短枝上叶生小孢子囊数量、形态具多样性（图版，1 ~ 8）。

表 1 叶生小孢子囊银杏比较形态学研究
Table 1 Comparative morphology of Ginkgo with epiphyllous microsporangia

	发生率	横切面		小孢子囊 Microsporangia				小孢子叶球 Microstobilus		
小孢子叶球 Microstobilus	Occurrence rate (%)	Transection		长 × 宽 Long × width (mm)	横切面 Transection	囊壁细胞层 Number of cell layer	花粉粒数 Number of pollen	小孢子叶数 Number of microsporophyll	花粉粒数 Number of pollen	花粉类型 Type of pollen
		叶柄 Petiole	球花柄 Peduncle							
正常 Normal	98.0	半圆 Semicircle	椭圆 Elliptic	2.80 × 0.95	椭圆 Elliptic	4 ~ 6	2.55 × 10 ⁴	49.6	126.03 × 10 ⁴	光滑 Slippery-grained
叶生 Epiphyllous	2.0	舟形 Navicular	无球花柄 Without peduncle	1.17 × 0.48	圆形 Circular	4 ~ 7	1.86 × 10 ⁴	3.44	6.83 × 10 ⁴	粗糙 Rough-grained

2.2 叶生小孢子囊银杏形态特征

叶生小孢子囊常着生在某些短枝的叶片边缘，这些叶片明显较正常叶片小，叶片顶端或左侧或右侧常有 1 ~ 3 个深裂刻（lobe），在裂刻处堆积 1 ~ 9 个不等的小孢子叶（图版，1 ~ 8），或小孢子叶 1 ~ 3（5）个聚生在叶柄叶片交界的叶柄两侧（图版，1、4、7），更有甚者整个叶片完全被小孢子囊占据，叶片退化但仍与正常小孢子囊有别。与正常小孢子叶球呈葇荑花序状不同，叶生小孢子叶球的小孢子叶常常纵向排列而且无柄。

与正常小孢子叶球相比，叶生小孢子叶球的所有性状指标均明显变小（少），有的叶生小孢子囊极小，但大多发育正常。花粉粒具有萌发能力（图版，13）。

2.3 解剖学特性

正常叶片、生小孢子囊叶叶片均由表皮、叶肉和叶脉 3 部分组成（图版，19、20）。上表皮一层，平均厚度为 16.5 μm，细胞多呈长形，排列较整齐，明显较下表皮细胞大。下表皮一层，平均厚度为 13.3 μm，细胞多呈近椭圆形，排列不规则，分布有气孔。叶片栅栏组织和海绵组织分化不明显。叶肉细胞较大，近圆形，排列不规则。叶肉中分布有叶脉，叶脉之间有树脂道。叶脉由木质部和韧皮部构成，木质部由管胞和薄壁细胞组织构成，管胞排列不规则，韧皮部由筛胞和韧皮薄壁细胞构成。

叶生小孢子囊着生处叶片加厚，解剖研究发现加厚处由表皮、叶肉和维管组织组成。表皮细胞一层，明显较叶片其它部位的细胞小，细胞排列不紧密。表皮下方 2 ~ 3 层椭圆形的叶肉细胞较大，排列较紧密，其它部位叶肉细胞较小。维管束由木质部和韧皮部构成。木质部由管胞和薄壁细胞组成，管胞排列紧密。韧皮部由筛胞和韧皮薄壁细胞组成。

在横切面上,正常叶柄呈近半圆形(图版,16,表1),主要由表皮、皮层细胞和维管束组织组成。表皮细胞一层,细胞呈近椭圆形,排列紧密。表皮内2~3层细胞较小,细胞壁明显加厚,为厚角组织。厚角组织以内的数层细胞比较大,细胞长椭圆形,排列不规则,为薄壁组织。皮层细胞数层,排列疏松且不规则,细胞较大。维管束两束,周围分布有树脂道。维管束分生呈“八”字形,每枚维管束呈近椭圆形,由木质部和韧皮部组成。木质部由管胞和薄壁细胞组成,管胞排列不紧密。韧皮部新月形,由筛胞和数层较大的韧皮薄壁细胞组成。而叶生小孢子囊叶叶柄呈舟形(图版,17),表皮细胞近圆形,表皮内1~2层细胞,管胞规则排列,其他同正常叶柄。

正常小孢子叶球柄横切面呈椭圆形(图版,18),由表皮、皮层和维管组织组成。表皮细胞一层,细胞较小,近长方形,切向壁大于径向壁,排列紧密。皮层细胞数层,近表皮的2~3层皮层细胞较大,近维管组织的皮层细胞较小。细胞近圆形或不规则形,排列紧密。维管组织两组,呈马蹄形对生,每组包含6~7束维管束。维管束由木质部和韧皮部组成。木质部由管胞和薄壁细胞组成,管胞排列规则紧密。韧皮部由筛胞和韧皮薄壁细胞组成。

正常小孢子囊横切面近椭圆形(图版,14)。小孢子囊壁由4~6层细胞构成,细胞较大,排列不规则。小孢子囊壁内的绒毡层已经退化,仅留残迹。小孢子囊内分布有大量花粉。叶生小孢子囊横切面近圆形(图版,15)。小孢子囊壁由4~7层细胞构成,其他同正常小孢子囊。

2.4 正常小孢子叶球和叶生小孢子叶球、小孢子囊和花粉性状

研究发现(表1),叶生小孢子叶球均比正常小孢子叶球小(少);生小孢子叶球叶有小孢子叶1~9个,而正常小孢子叶球有小孢子叶49~65个,前者花粉粒数为1.90~15万个,后者120~137万个;叶生小孢子叶球、叶生小孢子囊和花粉诸指标的变异系数(CV)较大。

花粉极轴和赤道轴,正常小孢子叶球和叶生小孢子叶球分别为20.69 μm (CV 8.03%)和13.79 μm (CV 5.21%);19.99 μm (CV 16.39%)和13.60 μm (CV 6.81%)。极轴/赤道轴比分别为1.04和1.02。花粉极面观椭圆形,赤道面观肾形(图版,9、11)。

花粉为两侧对称的舟形,在远极上具一单沟(王开发和王宪曾,1983),沟达两端,一端较大,一端较狭,为花粉的萌发沟。

正常花粉沟长31.46 μm ,叶生小孢子囊花粉沟长27.57 μm 。

除了萌发区以外,整个花粉的厚壁组织部分为分布不规则的纹理构成的瘤状纹饰,正常花粉为光滑型(图版,10),每 μm^2 约2个突起,叶生小孢子囊花粉为粗糙型(图版,12),每 μm^2 约7个突起。

银杏花粉在NPC系统分类上属于 $N_0P_1C_1$ 类型(凌裕平,2003)。凌裕平(2003)发现银杏的花粉表面纹饰分为光滑型、中间型和粗糙型。作者发现正常小孢子叶球的花粉都是光滑型,而叶生小孢子囊的花粉都是粗糙型,没有发现中间类型。

3 讨论

3.1 叶生小孢子囊银杏的系统学意义

银杏的系统发育一直是植物学研究的热点问题,从营养器官的形态解剖或者从生殖器官的胚胎发育来看,银杏一方面与蕨类植物和苏铁有共同之处,另一方面又与松杉类植物相似(王伏雄等,1983;邢世岩和孙霞,1996),分子生物学的研究也存在分歧(Hasebe,1997;Mundry & Stüzel,2004)。

银杏的叶生小孢子囊和叶生胚珠现象与现存的蕨类植物、已经灭绝的前裸子植物和苏铁类植物具有相似性,表明二者可能具有一定的亲缘关系。Takhtajan(1956)把裸子植物纲(Gymnospermae)分为种子蕨亚纲(Pteridospermidae)、叶生裸子植物亚纲(Phyllospemidae,包括苏铁目等3个目)、

衣被裸子植物亚纲 (Chlamydospermidae, 包括麻黄目, 千岁兰目, 买麻藤目) 和轴生裸子植物亚纲 (Stachyospermidae, 包括科达目, 银杏目, 松柏目)。叶生小孢子囊银杏和叶籽银杏的个体发生表明银杏可能是介于叶生裸子植物亚纲和轴生裸子植物亚纲的一种特殊类型, 而不应归入轴生裸子植物亚纲。另外, 银杏的雌配子体含有叶绿素并具有粗光合能力, 也说明银杏可能起源于叶生的前裸子植物。然而, Mundry和 Stüzel (2004) 通过对银杏雄球花和叶的形态发生研究, 认为银杏孢囊柄 (雄蕊) 的发生方式更类似于松柏目 (Coniferales), 买麻藤目 (Gnetales) 和科达目 (Cordaitales), 而与苏铁 (Cycadaceae) 亲缘关系较远。Foster和 Gifford (1974) 则认为银杏小孢子囊的发育像苏铁类一样, 也是厚孢囊型的。

1790年, Goethe在他的著名论文“植物的变态”中曾提出: 子叶、营养叶、苞片以及花的各部分之间没有真正的界线, 它们属于叶的同一类型器官。叶生小孢子囊银杏的个体发生说明银杏的小孢子叶有叶性来源的性质, 而小孢子叶具有更多的叶性性质, 可以看作是特化的雄性可育叶。Sakisaka (1927, 1929) 对叶籽银杏和叶生小孢子囊银杏的初步研究也认为银杏的胚珠和小孢子叶均是叶性器官。Fujii (1896a, 1896b, 1896c) 博士则将叶生胚珠和叶生小孢子囊现象, 分别称为营养叶的心皮化 (carpelbody) 和雄蕊化 (staminody)。值得注意的是, Liu等 (2005, 2006) 认为, 银杏小孢子囊的演化趋势是小孢子囊数目的减少和小孢子叶长度的缩短。因此, 作者认为叶和“花”并没有截然分明的界线, 而叶生小孢子囊和叶生胚珠就是叶和“花”的一种过渡形式。叶生小孢子囊内的花粉具有萌发能力, 也可能说明这种叶生小孢子囊的特征曾在古银杏类中出现过。同时, 银杏叶生小孢子囊的发生说明叶生小孢子囊是一种原始式样, 而现存银杏的生殖器官着生方式应是一种次生性式样。

3.2 叶生小孢子囊银杏的分类地位及亲缘关系

目前已报道的叶生小孢子囊银杏仅有 3 株, 而叶籽银杏已见报道的有 40 余株 (邢世岩, 2004; 李士美等, 2007)。

1927年日本植物分类学家 Makino 首次把叶籽银杏定为一个变种, 但是由于当时叶生小孢子囊银杏仅有两株, 未进行命名。

由于银杏是雌雄异株, 且叶生小孢子囊银杏和叶籽银杏发生形式相同, 作者认为也应该是采用同一命名法。郑万钧 (1978) 在《中国植物志》第七卷正式明确了银杏种级之下无变种和变型, 全部为银杏品种的分类方法。美国著名育种学家 Santamour等 (1983) 也将叶籽银杏列为一个品种。吉冈金市 (1967) 认为叶籽银杏属于环境型 (f.)。

然而, 叶生小孢子囊银杏的数量如此之少, 是由于银杏雄花的花期较短不易发现, 还是由于其基因不易表达, 目前尚不清楚。

3.3 叶生小孢子囊银杏的发生机理

叶生小孢子囊银杏和已报道的叶籽银杏可称得上是一对孪生兄妹, 是银杏中极为奇特的种质。基于银杏的叶生小孢子囊和叶生胚珠现象与蕨类植物、已经灭绝前裸子植物 (包括种子蕨类) 的相似性, 可以把叶生小孢子囊银杏理解为一种返祖现象。Sakisaka (1927, 1929) 认为叶生小孢子囊和叶生胚珠均为衰老现象 (senile forms)。中国的这一株叶生小孢子囊银杏的每个正常小孢子叶球有花粉 120 ~ 137 万个, 明显较邢世岩等 (1998) 报道的优良雄株相应的花粉数量还要多, 也不支持叶生小孢子囊银杏是衰老现象的说法。日本山梨县天然纪念物调查负责人石原初太郎 1931 年发现年幼的银杏树上也有叶籽银杏发生。Sakisaka 曾提出“水分供应说” (water supply theory), 即叶籽银杏属于吸水量大于蒸发量的生态类型 (吉冈金市, 1967)。

叶生小孢子囊银杏的发生也可能是一种嵌合体 (chimera), 可能是由于短枝顶芽分化期分生组织的部分细胞发生突变, 小孢子囊原基和叶原基细胞发生了嵌合, 进而表现为小孢子囊原基出现在叶上。不过, 也不能排除在叶内分化的可能性。作者发现, 叶生小孢子囊雄株银杏有正常小孢子叶球和

叶生小孢子叶球两种，正常小孢子囊占 98%，叶生小孢子囊占 2%，这也许支持了上述观点。这种嵌合体比其它的嵌合体，诸如果实嵌合体、叶色嵌合体等都更为奇特和罕见。作者分析叶生小孢子囊银杏的诸多指标均表明该种质与叶籽银杏相似，具有相当多的原始性，同属返祖现象（atavism）。此外，“细胞重建学说”（cell reformation）是否与叶性器官的发生有关也是值得探讨的问题。

综上所述，关于叶生小孢子囊雄株银杏的发生机理目前至少有返祖学说（atavism theory）、衰老学说（senile form theory）和环境诱变学说（environment inducement theory）3种观点，而作者认为也许属于一种嵌合体（chimera）（图 1）。

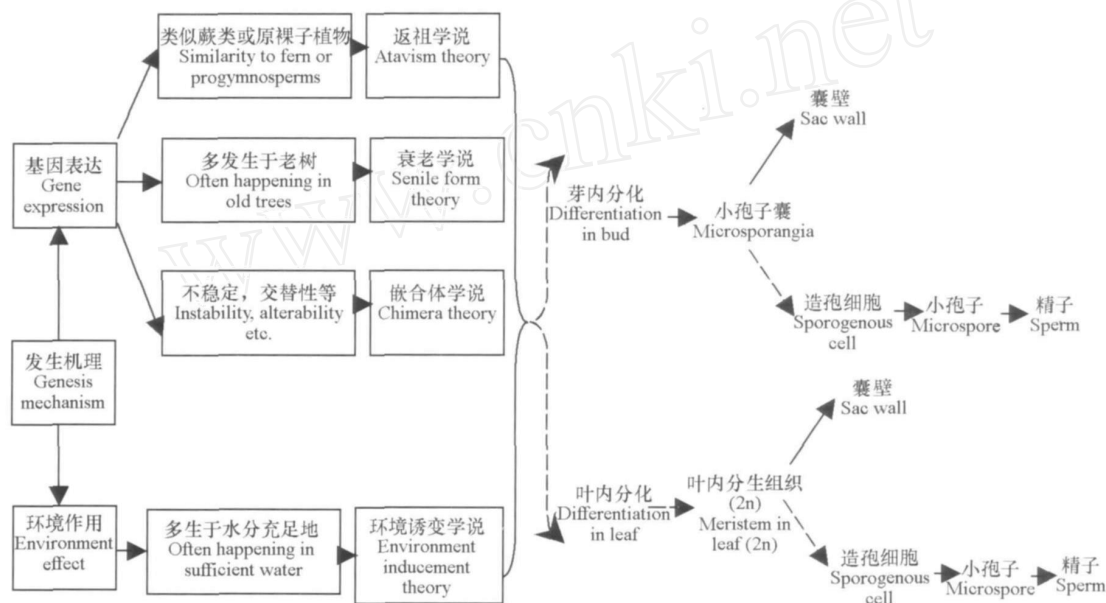


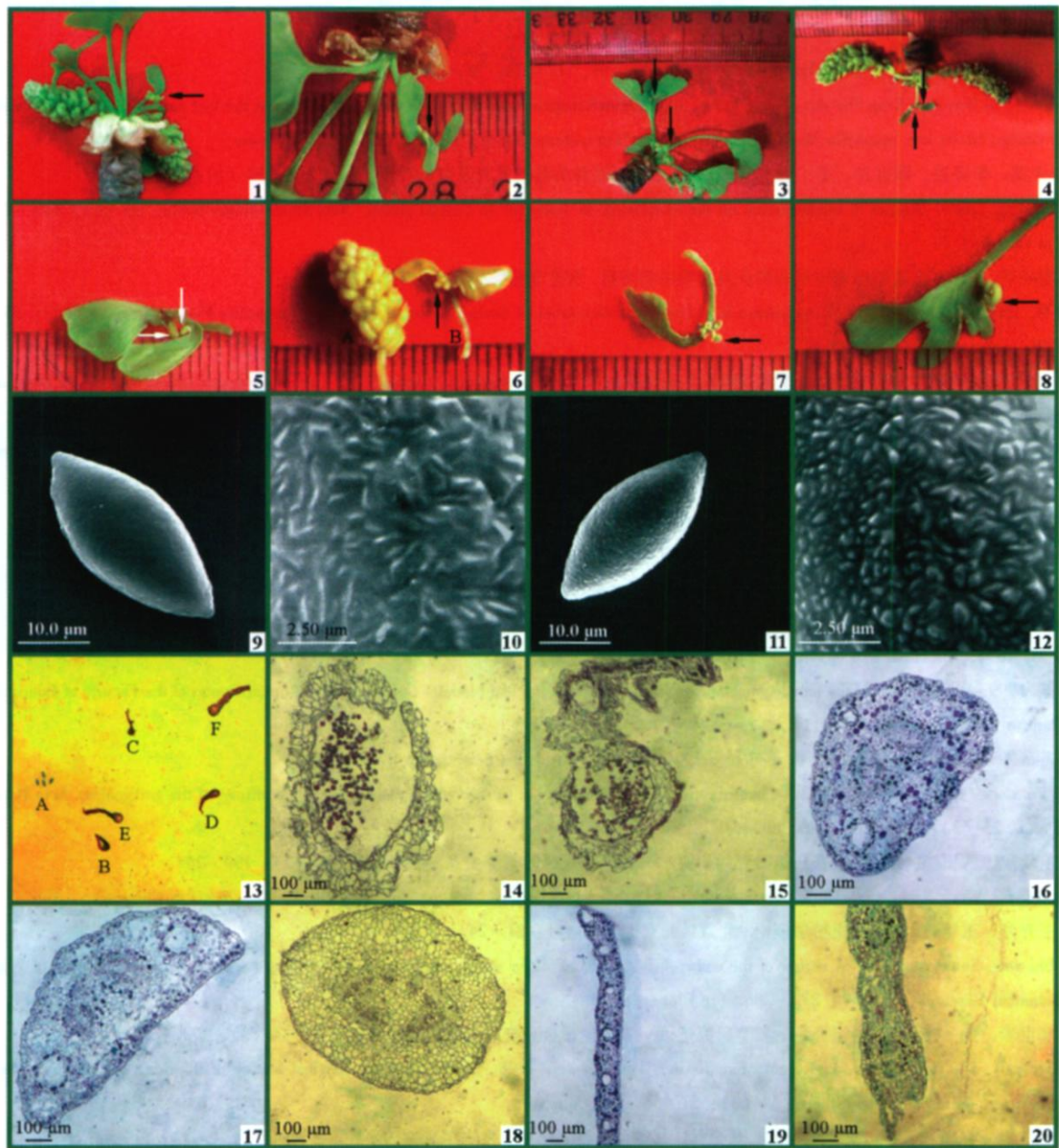
图 1 叶生小孢子囊银杏发生机理推测

Fig 1 The speculation of genesis mechanism on epiphyllous microsporangia *Ginkgo biloba* L.

References

- Erdman G 1969. Handbook of palynology - an introduction to the study of pollen grains and spores. Copenhagen: Munksgaard
- Foster A S, Gifford E M. 1974. Comparative morphology of vascular plants. San Francisco: W H Freeman
- Friedman W E. 1987. Growth and development of the male gametophyte of *Ginkgo biloba* within the ovule (*in vivo*). American Journal of Botany, 74 (12): 1797 - 1815.
- Fujii K. 1896a. On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of *Ginkgo biloba*. The Botanical Magazine, 10 (108): 7 - 8.
- Fujii K. 1896b. On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of *Ginkgo biloba*. The Botanical Magazine, 10 (109): 13 - 15.
- Fujii K. 1896c. On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of *Ginkgo biloba*. The Botanical Magazine, 10 (118): 104 - 110.
- Gifford E M, Larson S. 1980. Developmental features of the spermatogenous cell in *Ginkgo biloba*. American Journal of Botany, 67: 119 - 124.
- Hasebe M. 1997. Molecular phylogeny of *Ginkgo biloba*: close relation between *Ginkgo biloba* and *Cycads*. In: Hori T, Ridge R W, Tulecke W eds. *Ginkgo biloba* - a global treasure from biology to medicine. Tokyo: Springer Verlag. 173 - 181.
- Hirase S. 1896. On the spermatozoid of *Ginkgo biloba*. Botanical Magazine (Tokyo), 10: 325 - 328. (in Japanese)

- 吉冈金市. 1967. イナヨウの接木交杂. 果树の接木交杂による新种・新品种育の理论と实际. 第 卷. 新科学文献刊行会, 143 - 228.
- Lee C L. 1955. Fertilization in *Ginkgo biloba*. Botanical Gazette, 117 (2): 75 - 100.
- Li Shi-mei, Li Bao-jin, Xing Shi-yan, Wang Fang. 2007. Morphological development of ovule-like organ on the leaf and variation characteristics of *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak (Ohatuki). Acta Horticulturae Sinica, 34 (1): 1 - 6. (in Chinese)
- 李士美, 李保进, 邢世岩, 王 芳. 2007. 叶籽银杏拟胚珠的形态发育及变异特性. 园艺学报, 34 (1): 1 - 6.
- Ling Yu-ping. 2003. Studies of ultrastructure on the morphological character on *Ginkgo* pollen. Acta Horticulturae Sinica, 30 (6): 712 - 714. (in Chinese)
- 凌裕平. 2003. 银杏雄株花粉形态特征及超微结构观察. 园艺学报, 30 (6): 712 - 714.
- Liu J M, Zhang H, Li Y. 2005. Cytoskeleton in pollen and pollen tubes of *Ginkgo biloba* L. Journal of Integrative Plant Biology, 47 (8): 952 - 958.
- Liu X Q, Hueber FM, Li C S, Wang Y F. 2005. Emendation of *Sonsaccus gracilis* Harris 1935, a gymnospermous pollen cone. Acta phytotaxonomica Sinica, 43 (2): 182 - 190.
- Liu X Q, Li C S, Wang Y F. 2006. The pollen cones of *Ginkgo* from early cretaceous of China, and their bearing on the evolutionary significance. Botanical Journal of the Linnean Society, 152: 133 - 144.
- Mundry M, St üzel T. 2004. Morphogenesis of leaves and cones of male short-shoots of *Ginkgo biloba* L. Flora, 199 (5): 437 - 452.
- Sakisaka M. 1927. On the morphological significance of seed-bearing leaves of *Ginkgo biloba*. Botanical Magazine, 41: 273 - 278.
- Sakisaka M. 1929. On the seed-bearing leaves of *Ginkgo*. Journal of Japanese Botany, 4: 219 - 235.
- Santanour F, He S A, McArdle A J. 1983. Checklist of cultivated *Ginkgo*. Journal of Arboriculture, 9 (3): 88 - 92.
- Shirai M. 1891. Abnormal tree of *Ginkgo*. Botanical Magazine, 5: 341 - 342.
- Soma S. 1999. Development of the female gametophyte in the ovules on the leaf blade of *Ginkgo biloba*. Annual Report of the Faculty of Education, Bunkyo University, 33: 112 - 117.
- Takhtajan A L. 1956. Telomophyta. Psilophytales-Coniferales. Academia Scientiarum U. S. S.
- Wang Fu-xiong, Chen Zu-keng. 1983. A contribution of the embryology of *Ginkgo* with a discussion on the affinity of the ginkgoales. Acta Botanica Sinica, 25 (3): 199 - 207. (in Chinese)
- 王伏雄, 陈祖铿. 1983. 银杏胚胎发育的研究——兼论银杏目的亲缘关系. 植物学报, 25 (3): 199 - 207.
- Wang Kai-fa, Wang Xian-zeng. 1983. An introduction to palynology. Beijing: Beijing University Press: 21 - 24. (in Chinese)
- 王开发, 王宪曾. 1983. 孢粉学概论. 北京: 北京大学出版社: 21 - 24.
- Xing Shi-yan, Sun Xia. 1996. A review of the embryology of *Ginkgo biloba* with a discussion on the phylogenetic development. Journal of Wuhan Botanical Research, 14 (3): 279 - 286. (in Chinese)
- 邢世岩, 孙 霞. 1996. 银杏胚胎发育研究述评——兼论银杏系统发育. 武汉植物学研究, 14 (3): 279 - 286.
- Xing Shi-yan, You Xiang-liang, Li Ke-gui, Fan Ji-xin, Dong Jin-wei. 1998. Studies on the biological feature of flowering in *Ginkgo biloba* L. male trees. Scientia Silvae Sinicae, 34 (3): 51 - 58. (in Chinese)
- 邢世岩, 有祥亮, 李可贵, 樊纪欣, 董金伟. 1998. 银杏雄株开花生物学特性的研究. 林业科学, 34 (3): 51 - 58.
- Xing Shi-yan. 2004. Germplasm evaluation and selection of fine cultivar of *Ginkgo*. Beijing: China Environment & Science Press: 501 - 509. (in Chinese)
- 邢世岩. 2004. 银杏种质资源评价及良种选育. 北京: 中国环境科学出版社: 501 - 509.
- Zhang Zhong-ming, Ji Cheng-jun, Yang Xiong, Li Zheng-li. 1999. Cell divisions during microsporogenesis and development of the male gametophyte in *Ginkgo biloba*. Acta Botanica Sinica, 41 (5): 479 - 483. (in Chinese)
- 张仲鸣, 吉成均, 杨 雄, 李正理. 1999. 银杏雄配子体发生发育过程中的细胞分裂. 植物学报, 41 (5): 479 - 483.
- Zheng Wan-jun. 1978. Flora of China, Vol. 7. Beijing: Science Press: 18 - 23. (in Chinese)
- 郑万钧. 1978. 中国植物志 (第七卷). 北京: 科学出版社: 18 - 23.



图版说明：1~4. 短枝上的正常小孢子叶球和叶生小孢子囊，箭头指叶生小孢子囊；5~8. 叶生小孢子囊；6. A: 正常小孢子叶球；B: 叶生小孢子囊；9. 扫描电镜下的正常花粉；10. 正常花粉的表面为光滑型纹饰；11. 扫描电镜下叶生小孢子囊花粉；12. 叶生小孢子囊的花粉为粗糙型纹饰；13. A: 叶生小孢子囊的花粉，B~F: 培养到第9天叶生小孢子囊花粉发芽；14. 正常的小孢子囊横切面；15. 叶生小孢子囊横切面；16. 正常叶片叶柄横切面；17. 叶生小孢子囊叶片叶柄横切面；18. 正常小孢子叶球柄横切面；19. 正常叶片横切面；20. 叶生小孢子囊叶片横切面。

Explanation of plates: 1 - 4. Normal microstobilus and epiphyllous microsporangia on short shoot, arrow point epiphyllous microsporangia; 5 - 8. Epiphyllous microsporangia; 6. A: Normal microstobilus, B: Epiphyllous microsporangia; 9. Normal pollen under SEM; 10. Slippery sculpture of normal pollen; 11. Epiphyllous microspore under SEM; 12. Rough sculpture of pollen produced in epiphyllous microsporangia; 13. A. Pollen produced in epiphyllous microsporangia, B - F: Pollen germination on ninth day cultured on medium; 14. Cross section of normal microsporangia; 15. Cross section of epiphyllous microsporangia; 16. Cross section of petiole of normal leaf; 17. Cross section of petiole of leaf with epiphyllous microsporangia; 18. Cross section of stalk of normal microstobilus; 19. Cross section of normal leaf; 20. Cross section of leaf with microsporangia.