

Q949.71

湖南师范大学硕士学位论文

蓝果树科(Nyssaceae)的系统学研究

A Systematic Study on the Family Nyssaceae

导师 李丙贵、杨保民

作者 贺 军 辉

专业 植 物 学

方向 种子植物资源开发与利用

一九八八年四月

4  
致

谢

本论文是在李丙贵副教授和杨保民副教授指导下完成的。在做论文期间还得到了湖南师范大学生物系王保仁副教授、常桂菊副教授、戴玉池工程师、刘林翰工程师，中南林学院林学系祁承经教授、林亲众讲师、四川大学生物系宋滋圃副教授的帮助，在此作者表示衷心的感谢！

在查阅借阅标本过程中，得到了四川大学标本馆、中南林学院标本馆、中科院华南植物研究所标本馆、中科院昆明植物研究所标本馆的有力支持，长沙矿冶研究院扫描电镜组帮助拍摄了所有电镜扫描照片，在此一并致谢！

敬请彭 庄先生指正。

# 目 录

|               |     |
|---------------|-----|
| 一 摘 要.....    | 1   |
| 二 前 言.....    | 6   |
| 三 分类与分布.....  | 9   |
| 四 花粉形态.....   | 3 1 |
| 五 叶表皮结构.....  | 3 8 |
| 六 木材解剖.....   | 4 6 |
| 七 同工酶分析.....  | 4 8 |
| 八 染色体观察.....  | 5 3 |
| 九 结论与讨论.....  | 5 6 |
| 十 主要参考文献..... | 6 8 |
| 十一 图版与说明..... | 7 5 |

# 蓝果树科 (Nyssaceae) 的系统学研究

贺 军 辉

(湖南师范大学生物系)

摘

要

本论文对蓝果树科共 13 种 6 变种的分类及分布作了简要描述, 并发现湖南产的一新种和一新变种。作者在前人工作的基础上, 从孢粉学、形态学、解剖学、同工酶分析及染色体观察等多学科对该科进行了比较分析, 得到以下结果:

1. 蓝果树科 3 个属的花粉形态存在一系列的相似点, 但各个属之间的形态差别也很明显。从表面纹饰看, *Davidia* 与 *Camptotheca* 较相近, 两者的花粉都具有颗粒—网状纹饰。但从极面观形状、沟及孔来看, *Nyssa* 与 *Camptotheca* 显得更接近, *Davidia* 与 *Nyssa* 相对较疏远。

2. 3 个属的叶表皮都是粘胶质的, 着生具腺体或不具腺体的单细胞毛, 气孔为 Anomocytic 型。 *Davidia* 与 *Nyssa*、*Camptotheca* 之间差异较明显, *Nyssa* 与 *Camptotheca* 则较一致。在 *Nyssa* 中发现有 2 种类型的叶表皮, 一种是下表皮稍平滑的, 另一种则在下表皮有密集的乳头状突起。

3. *Davidia* 的木材解剖特征比 *Nyssa*, 特别是比 *Camptotheca* 要原始, *Nyssa* 与 *Camptotheca* 则有着更多的相似性。然而三者在一些主要特征上相似: 散孔材、导管纤细具棱、梯状穿孔、多数横纹, 管间纹孔梯状, 纤维管胞多具有具缘纹孔,

木射线异型，轴向薄壁组织稀少分散分布等。

4 根的过氧化物酶同工酶分析表明，*Davidia* 与 *Nyssa* 及 *Camptotheca* 各有两条相同的酶带，显示出它与后两者存在较密切的关系，*Nyssa* 与 *Camptotheca* 反而疏远一些。染色体观察结果：*Nyssa* 与 *Camptotheca* 的染色体基数均为  $n = 22$ ，与前人报道相同。

综合各方面的资料，作者讨论了蓝果树科三属之间关系及该科与邻近科的关系，分析了该科植物现代分布成因及种间关系并画出了一个代表种间关系的系统树，最后简略阐述了蓝果树科植物的经济价值及其利用意见。

## Abstract

The classification and distribution of the 13 species and 7 varieties in the world were described in this article. A new species and a new variety in Hunan province of China were discovered. Basing on the predecessors' work, the author made a comparative studies of multisubjects such as morphology, anatomy, palynology, isozyme analysis and chromosome observation and following results can be obtained:

1. The pollen morphology of the 3 genera has a series of similarities, while the difference of pollen morphology of each genus is also distinct. *Davidia* seems close to *Camptotheca* in ornamentation, both have the granulate finely reticulate ornamentation; *Nyssa* also appears relate to *Camptotheca* in the characteristic of aperture and the polar view; *Davidia* is relatively remote to *nyssa*.

2. The epidermis of the three genera is mucilaginous and have unicellular trichoms with glandular or not. The type of stomata of the

3 genera is Anomocytic. There are some difference between Davidia and Nyssa or Camptotheca. In Nyssa two kinds of epidermis were discovered: one kind is that the adaxial epidermis is more or less smooth, the other kind is that the adaxial epidermis is densely papillate.

3. The wood anatomic features of Davidia are more primitive than those of Nyssa or especially Camptotheca. Nyssa and Camptotheca have more common features in wood construction, but the principal wood anatomic features of the 3 genera are similar.

4. The analysis of isoperoxidases of root shows that Davidia and Nyssa or Camptotheca have 2 common enzymic bands respectively which indicates Davidia is related to Nyssa and Camptotheca. Nyssa is relatively remote to Camptotheca in view of the isoperoxidases of root, but the analysis of isoperoxidases of seed shows some relationships between them.

5. The result of chromosome observations shows that Nyssa and Camptotheca have the same basic numbers:  $n=22$ .

combining with the predecessors' work, the author discussed the relationships of the 3 genera of Nyssaceae and the relations between Nyssaceae and allied families; analysed the cause of the modern distribution of the plants of the family and the relationships of the species. A phylogenetic tree was drawn. The writer also simply discussed the economic value of the plants of the family and posed some methods to explore them.

蓝果树科 (Nyssaceae) 是一个至多包括 3 个属的小科。其中 *Davidia* 与 *Camptotheca* 为中国特有的单种属, *Nyssa* 有 10 余种间断分布于北美和东南亚地区。本科自 Dumortier 于 1829 年创立以后相当长一段时间内被忽略了其正确位置, 曾被改隶于檀香科 (Santalaceae), 八角枫科 (Alagiaceae) 和山茱萸科 (Cornaceae) 中<sup>[56]</sup>。1898 年, H. Harms<sup>[35]</sup> 以 *Davidia* Baill 为模式属创立了珙桐亚科 (Davidioideae), 以 *Nyssa* L. 为模式属创立了蓝果树亚科 (Nyssoideae) 共隶于山茱萸科中。1909 年 A. Engler<sup>[32]</sup> 把 Nyssaceae 从 Cornaceae 中分离出来而确立为单独的一科, 包括了 *Nyssa*、*Camptotheca* 及 *Davidia* 三个属。1910 年 W. Wangerin<sup>[39]</sup> 又把 Nyssaceae 分为两个亚科 Davidioidea 和 Nyssoideae。后来, A. L. Takhtajan (1954)<sup>[40]</sup> 和李惠林 (1955)<sup>[41]</sup> 主要根据子房室数及花序的不同将 *Davidia* 从 Nyssaceae 中分出成立为单独的一科即 Davidiaceae, 与 Nyssaceae 共隶于 Cornales 中。这种处理得到了一些学者如 H. Melchior 1964<sup>[42]</sup> 和 H. K. Airy Shaw (1966)<sup>[25]</sup> 等的赞同, 但也有一些学者仍坚持 *Davidia* 应放在 Nyssaceae 中, 如 Eyde, R. H. (1963, 1966)<sup>[30]</sup> Hohn M. E. 与 W. G. Meinschein (1976)<sup>[36]</sup> 及 A. Cronquist (1981)<sup>[27]</sup> 等。因此关于 Nyssaceae 的分合, 分类界

一直存在着争议。尽管 Nyssaceae 是一个小科，但由于它有着悠久的历史渊源而且现代种的分布也比较特殊，引起了许多植物学家的注意，有许多学者从各个方面为该科进行了研究，积累了较为丰富的资料。对化石 Nyssaceae 作过较详细研究的有 Kirchheimer, F. (1938, 1955, 1957)<sup>(43)</sup> Eyde, R.H. 与 Barghoon, E.S.<sup>(31)</sup> Mohana Rao P.R.<sup>(44)</sup> 研究了 *Nyssa sylvatica* 的胚胎发育并讨论了 Nyssaceae 的系统位置, Tanden, S.R. 和 J.M.Herr<sup>(45)</sup> 也研究了 *Nyssa* 在胚胎学上的分类学特征。Hohn, M.E. 等<sup>(36)</sup> 分析了 Nyssaceae 植物的种子油中的脂肪酸含量并指出, *Davidia* 与 *Nyssa* 的种子脂肪酸组成有惊人的相似性。先后曾经有 Woldehouse, R.P. (1935)<sup>(46)</sup>、Erdtman, G. (1952)<sup>(29)</sup>、赵传樱 (1954)<sup>(26)</sup> 和 Sohma, K. (1963)<sup>(47)</sup> 等在光镜下观察了 Nyssaceae 的花粉形态, 席以珍也对该科 3 属 3 种作了光镜及电镜的观察。对 Nyssaceae 的木材解剖作过较详细研究的主要有 Titman, P.W. (1949)<sup>(48)</sup> 和李惠林 (1954) 等<sup>(49)</sup>。1932 年 Dermes, H.<sup>(28)</sup> 首次报道了 *Nyssa* 1 种及 *Davidia involucrata* 的染色体数目, Mehra, P.M. 等 (1969)<sup>(50)</sup> 报道 *Nyssa* 1 种、Goldblatt, D. (1978)<sup>(34)</sup> 报道了 *Nyssa* 3 种、*Camptotheca acuminata* 及 *Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* 的染色体数目。

本文是作者在前人工作的基础上, 试图从花粉学、木材比较解剖、叶表皮结构、同工酶及染色体数目等诸方面的综合分析来探讨 Nyssaceae 究竟是应该分为 2 个科还是维持原来的一个科? 科

内属间关系如何？该科与邻近科的关系如何以及现代种的分布成因和种间关系等问题，以图对该科的系统学研究有所贡献。

## — 分 类 \* 与 分 布

关于 Nyssaceae 的分类 Wangerin, W. (39) 曾作过详细的描述, Eyde, R.H. (30) 对北美分布的种、方文培等 (3) 对中国分布的种也作了细致描述。为便于下文的讨论, 作者将科的特征、各属种的特征及分布简要描述如下。

### Nyssaceae 的特征

落叶乔木。单叶互生, 无托叶, 全缘或边缘锯齿状。花序头状、总状或伞形; 花小, 辐射对称, 单性或杂性, 异株或同株。在两性花和雌花中, 花筒与子房合生。萼片小或缺, 花瓣常 5—10 或缺。雄花有雄蕊 10 个或更多, 成两轮围绕垫状花盘。子房下位 1—2 室或 6—9 室, 每室有一个下垂的倒生胚珠。核果, 萌发时每室由远轴的一个三角形萌发瓣从核的顶端启开。胚直, 胚乳丰富。X=22, 21。

### Nyssaceae 分属检索表

- 1. 子房 1—2 室, 花萼及花瓣覆瓦状, 花柱钻形————  
—————— Nyssoideae Harms
- 2. 花柱单一或二裂, 核果, 内果皮坚硬——1. Nyssa L.
- 2. 花柱三裂, 果实近似翅果, 中果皮木栓质, 核细瘦——  
—————— 2. Camptotheca Decne.
- 1. 子房 6—10 室, 雄花中无花被, 雌花或两性花花被很小,  
花柱圆锥形, 先端辐射分枝, 核果—— Davidioideae Harms
- 特征同亚科—— 3. Davidia Baill.

\* 本论文采用 Wangerin, W. 的系统。

Subfamily Nyssoideae Harms

Nyssoideae (Subfam. Cornaceae) Harms in Engl. u. Prantl. Pflzfam. III 8 (1898) 257; Nyssoideae (subfam. Nyssaceae) Wangerin in Das pflanzenreich Heft 41 (1910): 8——子房1室，萼片及花瓣覆瓦状排列，花柱2——3裂。

/. 蓝果树属——*Nyssa* L.

*Nyssa* ( Gronov. ex L. Gen. (1737) 308; L. syst. (1740) 31) L. Spec. Pl. II (1753) 1058 et Syst. ed. 10 (1759) 1313. ——— *Agathisanthes* Blume, Bijdr. (1825) 645. ——— *Geratostachys* Blume, I. c. 644. ——— *Daphniphyllopsis* Kurz. in Journ. As. Soc. Beng. XLIV (1875) 201. ——— *Tupelo* Adans. Fam. II (1763) 80. ——— *Cynoxylum* Pluk. Almag. (1696) 127, t. 172 f. 6.

落叶乔木，在不利的生长条件下灌木状。叶互生，无托叶，叶片膜质或近革质。花杂性，异株，无花梗或有短的花梗，成头状、伞形或总状花序；雄花萼片小，花瓣5——10，雄蕊8——15，长于花瓣呈两轮排列，外轮雄蕊对瓣，花药内向纵裂。偶尔可见在垫状花盘中央有花柱的残迹。雌花或两性花花筒坛状或钟状，与子房合生；如有花萼时常5，花瓣5——8，雄蕊常明显退化或完全缺如，约与花瓣等长，花盘垫状或圆锥状。子房下位，1室少2室，每室胚珠一粒，花柱钻形，不分裂或上部2裂。核果卵圆形或长筒

圆形，兰黑色、紫色或红色，顶端有宿存的花萼及花盘，内果皮骨质，远轴面具纵脊或纸质的翅，种子每室一粒，种皮膜质。X=22

模式种：Nyssa aquatica L.

### Nyssa L. 分种检索表

- 1. 花有花梗，通常成伞形或总状花序。
  - 2. 叶2型，有的叶叶片沿叶柄下延，果梗短，不超过2毫米——N. decursiva J.H. He ex C.J. Qi et K.W. Liu
  - 2. 叶同型，无叶片下延叶，果梗长于3毫米
    - 3. 小枝、叶柄和花梗有宿存的微绒毛——N. shweliensis (W.W. Smith) Airy show
    - 3. 小枝、叶柄和花梗老时无毛或近无毛。
      - 4. 雌花或两性花具柄3——6朵成伞形花序或短总状花序——N. sinensis Oliver
      - 4. 雌花或两性花单生叶腋，或2——7朵组成腋生头状花序。
        - 5. 头状雌花序具2——8朵花，果核具明显的低而宽的脊，核果长1——2厘米——N. sylvatica Marsh
        - 5. 雌花单独腋生，具长3——5.5厘米的梗。果核有显著凸起的锐脊几成翅状，核果2——3厘米长——N. aquatica L.
- 1. 无花梗或仅雌花有短花梗，通常成头状花序。
  - 6. 结实花单生，具短梗，核果长2——3.5厘米——

----- *N. ogeche* Bartr. ex Marsh

6. 结实花头状

7. 叶片较厚，常为革质

8. 核果较大，通常长2厘米；小枝、花梗和叶有毛或至少幼时有毛。

9. 小枝、花梗和叶下面幼时被短柔毛，后近无毛。---

----- *N. javanica* (Bl.) Wanger.

9. 小枝、花梗和叶的下面被宿存的微绒毛-----

----- *N. yunnanensis* W.C. Yin

8. 核果较小，常不超过1.2厘米；小枝，总花梗和革质的叶均无毛-----

----- *N. shanszeensis* Fang et Soong

7. 叶较薄，通常为纸质

10. 总果梗纤细；叶近椭圆形长4—5厘米，宽3—3.5厘米，侧脉微显著，叶柄长7—10厘米—

— *N. leptophylla* Fang et soong Chen

10. 总果梗粗壮；叶近矩圆形，长8—10厘米，宽4—5厘米，侧脉显著，叶柄长1.5—2厘米—

--- *N. wenshanensis* Fang et Soong

1. 短梗蓝果树 新种 (未发表)

*Nyssa decursiva* J.H. He ex C.J. Qi et K.W.

Liu sp. nov.

Species affinis *N. sinensis* Oliver, sed fol-

iis late ovato-lanceolatis, quaneloque basi decursinis, carpopodiis brevioribus differt.

Arbor 10m alat et 20cm diam; Ramuli brunnei usque cinereo-brunnescentibus, teres grossi glabri, lenticellis conspicuis. Folia crasso-papyracea late ovato-lanceolata 6 --- 11cm longa, 3.5 --- 5 cm lata, apice breviter acuta, mucronibus, basi rotundata vel secus petiolum decursina; Costa superne paulo impressa, subtus elevata, nevis lateribus utrinsecus 6 --- 9, superne paulo conspicuis, subtus elevatis, utroque glabra vel subtus secus costam pilosa; petioli 0.7 --- 1.5 cm longi glabri. Flos ignotus. Inflorescentiae fructiferae capitatae, fructibus 3 --- 4, carpopodiis 1cm longis; pedunculi fuctiferes 2.2 --- 3.2 cm longi, glabri lenticellati; Drapa sub maturitate caerulea, 9 --- 11 mm longa, 6 --- 8 mm lata, 4 --- 5 mm crossa, apice discis concavis persistentibus; Endocarpa ossea, leviter compressa, raphibus 8 --- 9, aliquantum prnminentibus.

Hunan. Tongdao Xian Zangli alt. 200 m Sept. 20 1984 Liu Ke-wang 32879 (Typus! Herbarium of Central-south Forestry Institution of China)

乔木，高达10米，胸径20厘米；小枝褐色至灰褐色，圆柱形，粗壮无毛，具显著的皮孔。叶厚纸质，宽卵状披针形，长6—11厘米，宽3.5—5厘米，先端短尖，具短尖头，基部圆形或沿叶柄下沿；中脉在上面微凹陷，在下面凸起，侧脉每边6—9条；叶柄0.7—1.5厘米长，无毛。花未知。果实头状，有果3—4枚，果梗长1毫米；总果梗长2.2—3.2厘米，无毛，上有皮孔；核果在成熟时蓝色，卵圆形，长9—11毫米，宽6—8毫米，厚4—5毫米，顶端有宿存的凹陷花盘；内果皮骨质，稍压扁，具8—9条微凸起的脊。

产湖南通道县章里山沟，海拔200米。

本种与 *Nyssa sinensis* Oliv. 相似，但叶子宽卵状披针形，较小，有时基部下延，果梗较短易区别。(图版一 图1)

## 2 瑞丽蓝果树

*Nyssa shweiliensis* (W.W.smith) Airy-show  
in Kew Bull. 23:311 (1969) ——— *Alagium shweiliensis* W.W.Smith in Not.Bot.Gard.Edinb. 13: 152 (1921); ——— *N. sinensis* act.non.Oliv.:  
Bloemb.in Bull. Jard.Bot.Buitenz. III 16 (2):244 (1939), p.p., quoad syn.cit.: *Alangium shweiliensis* W.W.Smith.

乔木，高达15米；小枝近圆柱形，当年生枝淡绿色，密被淡黄色微绒毛，多年生枝深褐色，近无毛。叶纸质，卵形或卵状椭圆形，稀卵状披针形，顶端锐尖或长短尖，基部近圆形，略向下延伸，