

东北桦木科植物解剖结构特征

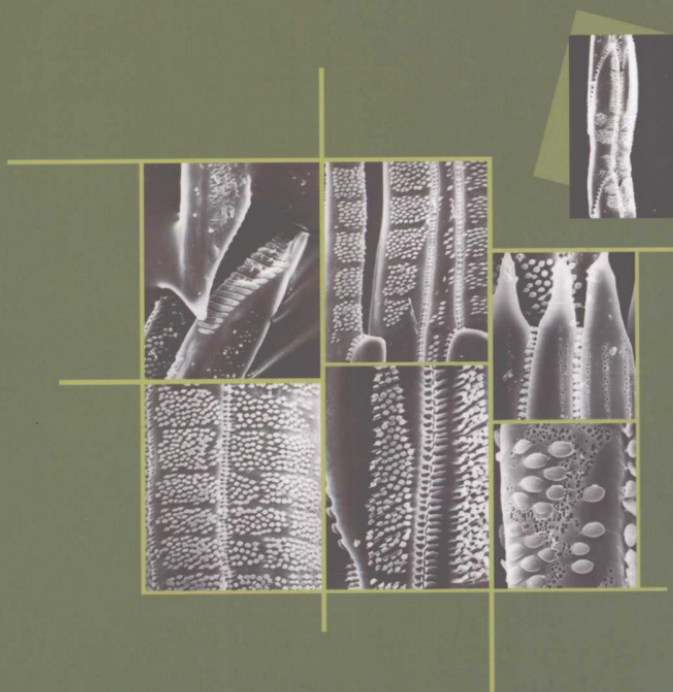
DONGBEI HUAMUKE ZHIWU JIEPOU JIEGOU TEZHENG

与环境适应机制

YU HUANJING SHIYING JIZHI

张大维 邢 怡 著

ZHANG DAWEI XING YI ZHU



东北林业大学出版社



责任编辑：任 俐
封面设计：彭 宇

ISBN 978-7-81131-036-8



9 787811 310368 >

定价：18.00 元

哈尔滨师范大学优秀学术著作出版基金资助项目

东北桦木科植物解剖结构 特征与环境适应机制

张大维 邢 怡 著

东北林业大学出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

东北桦木科植物解剖结构特征与环境适应机制/张大维, 刑怡著. —哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2007.6

ISBN 978-7-81131-036-8

I. 东… II. ①张… ②刑… III. ①桦木科—植物解剖学②桦木科—环境—适应性—东北地区 IV. Q949.736.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 098501 号

责任编辑: 任 俐

封面设计: 彭 宇



NEFUP

东北桦木科植物解剖结构特征与环境适应机制

Dongbei Huamuke Zhiwu Jiepou Jiegou Tezheng Yu Huanjing Shiying Jizhi

张大维 刑 怡 著

东北林业大学出版社出版发行

(哈尔滨市和兴路 26 号)

哈尔滨市工大节能印刷厂印装

开本 850 × 1168 1/32 印张 4 字数 90 千字

2007 年 6 月第 1 版 2007 年 6 月第 1 次印刷

印数 1—1 000 册

ISBN 978-7-81131-036-8

Q·139 定价: 18.00 元

内容简介

植物解剖结构的特征与其环境的适应性的研究是植物基础研究的热点。本书利用扫描电子显微镜和电子显微镜 X 射线显微分析技术,对分布在东北地区的桦木科植物导管分子、叶表皮微观形态结构特征,叶细胞中微量元素含量进行了比较分析研究。全书共 5 章,阐述了桦木科植物导管分子管腔的主要特征,导管分子形态进化的环境适应性;种间分类的超微解剖学特征;桦木科植物叶表皮的超微解剖学结构特征,桦木科植物叶结构特征环境的适应性;讨论了植物微量元素与环境适应的生理意义。为其植物结构在环境上的适应性提供了理论支持。

本书可作为从事植物学、生态学、林学等领域的科研、教学人员和研究生的参考书。

前 言

我国是桦木科植物种类最多的国家之一。桦木科植物是建筑业和家具制造业等领域的重要原料，具有重要的经济价值，是温带植物区系特有的科，其中较多植物种类的分布是以我国为中心的，同时我国在桦木科植物系统研究方面处于较高的地位。目前，从事形态解剖学结构方面的研究较少，尤其是对东北地区不同区域生长环境下的桦木科植物的导管分子、叶细胞中微量元素含量及其与环境之间的关系方面的研究工作还未见有研究，因此桦木科植物解剖学的研究工作具有重要的意义。

本书利用扫描电子显微镜和电子显微镜 X 射线显微分析技术，获得了大量翔实的数据。并对生长在东北不同地区桦木科植物的导管分子、叶表皮微观形态结构特征、叶细胞中微量元素含量进行了比较分析研究。全书共分 5 章，具体阐述了桦木科植物导管分子管腔的主要特征，导管分子形态进化的环境适应性；桦木科植物种间分类的超微解剖学结构特征；桦木科植物叶表皮的超微解剖学结构特征，桦木科植物叶微观结构特征与环境的适应性；讨论了植物微量元素与环境适应的生理意义。这些研究结果对桦木科植物的开发和利用具有重要的指导意义，为其植物结构在环境上的适应性提供了理论支持。

在本书的撰写、修改、完成及发表的过程中，得到了我的博士生导师南开大学生命科学学院石福臣教授的指导，东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室聂绍荃教授、哈尔滨师范大学生命与环境科学学院生物学系王凤春教授和于丽杰教授给予的热情鼓励和帮助，同时马立祥博士为本书的出版给予了大力支持。在此对关心和支持本书出版的所有人士表示衷心的感谢。



数据加载失败，请稍后重试！

目 录

1 绪论	(1)
1.1 桦木科植物研究的历史	(1)
1.2 桦木科植物形态解剖学研究简史	(4)
1.3 桦木科植物系统发育和演化的研究	(6)
1.4 研究现状	(7)
2 东北地区的自然概况	(9)
2.1 地理位置及地貌	(9)
2.2 气候条件	(10)
2.3 土壤状况	(11)
2.4 植被分布	(11)
3 材料和方法	(15)
3.1 材料来源	(15)
3.2 植物导管分子扫描电镜实验方法	(22)
3.3 植物成熟叶片扫描电镜样品制备的方法	(24)
3.4 数据的测定	(25)
3.5 电子显微镜 X 射线显微分析的方法	(25)
3.6 植物导管分子描述术语	(27)
3.7 植物叶表皮描述术语	(28)
4 桦木科植物的超微解剖学特征	(31)
4.1 桦木科植物导管分子观察结果与讨论	(31)
4.2 桦木科植物叶表皮形态观察与讨论	(63)
4.3 电子显微镜 X 射线显微分析结果	(90)
4.4 植物微量元素在不同生境中含量及 其与生境的关系	(105)

5 结论与展望	(107)
5.1 结论	(107)
5.2 展望	(110)
参考文献	(112)

1 绪 论

桦木科 (Betulaceae) 是温带植物区系的特有科, 共有 6 属 130 种植物, 主要分布于北半球温带地区, 从墨西哥向南通过中美洲直到阿根廷北部也有分布。该科是一个特化的类群, 起源于白垩纪, 曾经被认为是被子植物中柔荑花序类的较原始类群, 它对于理解被子植物的起源、演化、迁移、扩散、植物区系等方面都有一定的科学意义。

桦木科植物多为乔木, 其经济价值较大, 它不仅在森林植被中占有重要地位, 而且也是建筑、薪炭、家具制造的主要材料。桦木科中某些灌木植物在保持水土、荒山绿化中起着重要作用。

1.1 桦木科植物研究的历史

桦木科 Betulaceae 一词最早是由 S.F.Gray 在 1821 年提出的, 当时的桦木科包括 5 个属: 赤杨属、桦木属、榛属、鹅耳枥属、铁木属。1873 年, Decne 建立了虎榛子属, 直到 1889 年, 才由 Prantl 将所有的桦木科植物 (包括 6 个属) 放在一个科——桦木科里。科以下分为两个族: 榛族和桦木族, 这是最初的桦木科系统。早期时候, 由于受到一些形态解剖学家的影响, 认为壳斗科和桦木科的果苞均为叶性器官, 因此, 也有将桦木科和壳斗科合并为一个科 (Cupuliferae) 的, 这是 Benthams 和 Hooker (1883) 的观点, 此观点未被后来继承者所接受。桦木科有的时候仍被分成两个科——桦木科 (Betulaceae) 和榛科 (Corylaceae), 也因此建立了广义的桦木科概念。在此系统中桦木科仅含两个属, 桦木属和赤杨属, 并且凡是接受广义桦木科概念的人都支持将桦木科

(Betulaceae) 作为科名保留, 而不用榛科 (Corylaceae) 作为科名。与广义的桦木科概念相对应的产生了狭义的桦木科的提法, 狭义的桦木科仅含桦木属和赤杨属。广义的桦木科概念和狭义的桦木科概念代表着相互对应的两种桦木科分类系统, 对这两种系统的研究, 始终是桦木科植物研究中的焦点。

一个多世纪以来, 世界各国的科学家围绕着广义的桦木科和狭义的桦木科的概念, 就其分类进行了深入的研究, 为建立合乎客观规律的自然分类系统进行了不懈的努力工作, 但研究分歧依然存在。从桦木科的研究历史看, 支持广义的桦木科概念的学者较多, 如 Rendle (1925), Takhtajan (1969, 1980), Thorne (1968, 1973, 1983), Jury (1978), Furlow (1979)。但是在此概念的基础上建的系统又是不尽相同的。从 Prantl (1894) 建立的桦木科系统以来, 最早是被 H. Winkler (1904) 所采用; Koehne (1893) 也支持这种排列, 但把族上升到亚科的等级, 这一处理被许多现代学者所接受, 如 Rendle (1925), Jury (1978), Takhtajan (1980), Thorne (1983), Furlow (1979), 《中国植物志》亦采用了这一系统。

在桦木科属间关系的问题上, 至今仍然存在着重大分歧。多数学者支持桦木科植物祖先的花序是由许多二歧聚伞花序组成的复合花序。在此前提下, 桦木族在桦木科中最原始。在桦木族里, 传统上的桦木属排在赤杨属之前 (Bentham, Hooker, 1883; Prantl, 1894; Spach, 1841; Winkler, 1904), 但是现代学者认为桦木属要比赤杨属特化 (Furlow, 1979; 1983; 1990; Hall, 1952; Kikuzawa, 1982; Takhtaja, 1969, 1980)。其他四属在关系上更加混乱: Winkler (1904) 认为虎榛子属最原始, 铁木属和鹅耳枥属次之, 榛属最进化; Bentham 和 Hooker (1883), Hutchinson (1967) 认为鹅耳枥属最原始, 依次为虎榛子属、铁木属和榛属; Hall (1952) 和 Kikuzawa (1982) 分别根据木材解剖学和生态特征, 提出榛属最原始, 鹅耳枥属最进化; Hjelmqvist (1948) 根据

叶表皮的毛状体形态提出了鹅耳枥属最原始, 榛属最进化; Furlow (1983) 利用不同类型的性状进行了初步分支分析, 得出的结论是鹅耳枥属最原始, 依次为铁木属、虎榛子属和榛属; Crane (1989) 利用少数性状进行了分支分析, 认为榛属最原始, 依次是虎榛子属、鹅耳枥属和铁木属。很显然, 在桦木科, 属间的关系是难以确定的。相信, 随着分类学的不断发展及现代实验技术手段的不断应用, 将会对桦木科属间关系的确立提供科学的依据, 做出科学准确的判断和分析。

关于桦木科的起源和系统位置仍有较多的争论, 其一些原因是尚未获得这类植物祖先清晰的化石记录, 很多的结果仍然是推论性的。假花学派的代表者恩格勒及其追随者 (如 Jussieu) 认为桦木科和其他柔荑花序类在双子叶植物中是最原始的 (Stem, 1973)。然而 Cronquist (1981, 1988), Takhtajan (1980) 和 Thorne (1973, 1983) 都把桦木科放在壳斗科里。在桦木科祖先问题上仍然是一个模糊的概念, 直接的祖先至少在其他现存的科中难以找寻。根据花的结构, Abbe (1938) 提出壳斗科最有可能是桦木科的祖先。然而, 尽管这两个科有许多的相似之处, 但是它们在雌花序和壳斗 (果苞) 方面却有明显的差异, Takhtajan (1969) 认为桦木科和壳斗科可能有共同的祖先, 而桦木科不可能直接来源于壳斗科。Hjelmqvist (1948) 则不认为桦木科和壳斗科有如此直接的关系, 而是强调花的集生方式, 合点受精及其他特征上桦木科和胡桃科非常相似。Tippo (1938) 最早提出桦木科由金缕梅类植物衍生而来, 这种观点也得到一些现代学者的支持。Endress (1977) 强调桦木科和壳斗科可能来自于类似蜡瓣花属植物的祖先, Ehrendorfer (1983) 认为金缕梅亚纲亦是双子叶植物的古老残遗类群, 在被子植物演化的早期它们向风媒发展, 从而也伴随着花的简化。我国学者陈之端 (1994) 对桦木科植物的系统发育和地理分布做了深入的研究和探讨, 认为桦木科植物不可能来源于现存的壳斗科, 而两者可能来源于一个共同的祖先, 它们的祖

先和正型粉类复合群有关,可能是正型粉类复合群的某些成员。在桦木科中桦木属的分布以亚洲大陆最为集中,而中国又集中了亚洲桦木属植物的大部分种类,李沛琼(1983)、姜景民(1990)在综合分析桦木属的地理分布情况的基础上,提出了“中国横断山区或者说西南地区可能是桦木属起源中心”的观点,这一观点是否成立,有待于今后的深入研究得以证实。

1.2 桦木科植物形态解剖学研究简史

桦木科植物研究的辉煌时期应是在 20 世纪的上半叶。Winkler (1904) 首先出版了桦木科的专著,接着各地方的编制工作相继开展。至今桦木科的地方性植物志差不多已出齐,并与各个学科的专门研究相配合,这其间的许多研究成果至今仍有很高的参考价值,如花序和花的形态学,木材解剖学和细胞学。其形态解剖学研究工作主要表现在以下几方面。

1.2.1 桦木科植物营养器官的一般特征

研究表明,该科所有属的叶子下表皮均具柔毛,并且在主脉和次级脉的汇合区毛较密集。Hardin 和 Bell (1986) 发现桦木科的表皮毛有六种:针状毛、丝状毛、钩状毛、突锥状毛、具柄腺体和盾状鳞,其中前四种在全科(虎榛子属未观察除外)共有,具柄腺体除桦木属外均有,盾状鳞仅存于赤杨属和桦木属。桦木科表皮毛的大多数类型可见于壳斗科(Hardin, Johnosn, 1985; Jones, 1986),是两科存在亲缘关系的一个证据。我国学者陈之端和张志耘(1991)研究了桦木科植物的叶表皮特征,发现气孔器均分布在叶片的下表面,共有四种类型:无规则型、轮列型、不典型辐射型和短平列型。利用叶表皮特征还证明了 Prandl 有关桦木科族的划分的合理性。

1.2.2 桦木科植物花粉学研究

有关花粉学的研究起步于 20 世纪 50 年代,随之研究工作越来越多(坡克罗夫斯卡娅等, 1950; Erdtman, 1952; 中国科学院北京植物研究所, 1960; Takeoka, Stix, 1963; Kuprianova, 1965; Lieux, 1980; Miyoshi, Ueyama, 1981; 陈之端, 1991)。Kuprianova 根据花粉的形态, 主要是根据孔盖是否存在成立了鹅耳枥科(Carpinaceae), 包括虎榛子属、鹅耳枥属和铁木属, 榛科仅含有榛属, 桦木科包括赤杨属和桦木属。我国学者陈之端(1991)从系统发育的观点出发, 利用光学显微镜、扫描电子显微镜和透射电子显微镜对桦木科植物的花粉形态和外壁的超显微结构进行了综合研究, 对各属之间花粉的性状进行了比较。结果表明: 尽管桦木科植物的花粉可以分为三种类型, 但六属中花粉在萌发孔的排列、外壁纹饰、外壁层次方面极其相似, 为广义的桦木科概念的合理性提供了证据。

1.2.3 桦木科植物果实结构的研究

桦木科植物果实的结构研究表明: 其结构具有相似性, 每个属只是为了适应风、水和动物不同传播方式相应地有所变化。赤杨属和桦木属具有小的、边缘带翅的坚果, 可借助风力传播到很远的地方, 在赤杨属的个别种类果翅退化或消失, 果实明显地适应水媒。鹅耳枥属和铁木属果实也是借助风力传播, 但辅助器官为扩展的果苞, 而且并不是果实本身的翅。榛属的果实进化的非常的惊人, 果实大, 靠动物传播 (Stebbins, 1971; Stone, 1973)。

1.2.4 桦木科植物木材解剖研究

Bailey, Forsaith (1920), Hall (1985, 1986) 讨论了叠生射线在桦木科及其近缘科的存在, 并提出一些性状的演化极性, 其中包括多列射线由单列射线衍生而来。Hoar (1916) 根据叠生射线

的存在,说明了桦木科在双子叶植物中是非常原始的。Hall (1952) 对桦木科木材解剖的比较研究说明了桦木科是非常自然的一个类群,他发现赤杨属和桦木属与鹅耳枥属、榛属、虎榛子属、铁木属相比导管无螺旋加厚,也不具单穿孔,因而是原始的, Hall 还提出真正的管胞也只存在于赤杨属和桦木属。然而, Kasapligil (1964), Yagmaie 和 Catling (1984) 在鹅耳枥属和榛属的木材中也发现了管胞。

1.3 桦木科植物系统发育和演化的研究

研究一个生物类群的系统发育和演化,须探讨它的形成与发展及各谱系分支之间的亲缘关系。由于大多数类群在地球上出现之后都经历了一个相当漫长的地史演化过程,因此要清楚它们的系统发育,不仅要在世界范围内全面研究现存的类群形态、分类、分布和演化谱等,而且还要研究类群的起源以及在各个地质时期的多样性变化和灭绝的近缘类群。只有这样,才可能详细了解一个类群的起源和演化后的分化与扩散。我国学者陈之端利用形态学性状,对桦木科叶绿体 DNA 和线粒体 DNA 基因序列进行了分支分析。结果显示:桦木科系统发育关系是一致的,将现代植物所揭示的系统发育关系与桦木科化石植物所显示的在地质历史上出现的顺序(化石历史)相结合,重建了桦木科演化史。从桦木科起源早期分化的古地理和古环境入手,分析起源之后所经历的空间辐射,提出“晚白垩纪和早第三纪是桦木科植物分化的重要时期”的观点。从桦木科花序、花、花粉、果实等植物体各部分的形态演化式样与其所经历的环境变化相联系。描述了该科植物祖先可能具有的 11 个原始特征。认为它不可能来源于现存的壳斗科,而是来源于一个共同的祖先,可能是正型粉类复合群的某些成员。

1.4 研究现状

我国是桦木科植物种类最多的国家之一，在系统研究方面处于较高的地位。据匡可任和李沛琼（1979）记载，中国桦木科植物 6 属均有分布，共约 70 种，虎榛子属 *Ostryopsis decne* 为我国特产。其中不少种类的分布是以我国为中心，因此对我国桦木科植物的解剖学研究有着重要的意义。在东北地区，桦木科植物有 5 属 24 种 6 变种（傅沛云，1995）。在我国桦木科植物的研究上已有了较好的基础，已积累了一些解剖学研究的工作。我国学者先后对这一地区植物进行了研究：刘慎谔（1955，1959）较全面地阐述了东北的桦木科植物的研究成果；董世林（1981）系统而且全面地对东北的桦木科植物进行了修订。但是，较为系统地对该地区的桦木科植物进行解剖学研究尚未见报道。

近年来学者提出了木质部进化的生态学途径。Carlquist（1975）认为，在现存的植物木质部中结构上的差异是功能适应于不同生境进化变化的结果，这种适应性变化是由各种植物类群的不同环境的选择压力引起的。从生态学和导管分子进化关系的角度来看，Carlquist（1999a）提出，如果单位时间内水流速对穿孔板的简化是一个选择性因素，那么导管分子端壁与侧壁没有差异的种，说明其生长在水流速慢且稳定的环境中，否则就是生长在可利用处于极端的环境中；就植物的性状来讲，它是由遗传因子和环境因子共同作用而形成的，即遗传的多样性决定了植物的多样性，环境的多样性又深刻地影响着植物的多样性。植物适应环境的“对策”也依然是多样性的，反映在叶器官结构上也不例外；本书对东北地区桦木科植物 5 属 17 种 2 变种 2 变型植物的导管分子、叶表皮结构进行了扫描电子显微镜解剖学超微结构的比较研究。采用电子显微镜 X 射线微量元素分析技术，测定了东北地区桦木科植物叶细胞中微量元素 K, Na, Ca, Mg, Cl 的

含量。

目的在于弄清：桦木科植物导管分子管腔的主要特征；导管分子形态进化的环境适应性；种间分类的超微解剖学特征；叶表皮的超微解剖学结构特征；叶表皮特征环境适应性；讨论植物微量元素与环境适应的生理意义。