

鹅掌楸属次生木质部解剖特征及自然种系统演化

王 丰¹, 潘 彪^{1*}, 唐 菁¹, 伊东隆夫^{1,2}

(1. 南京林业大学材料科学与工程学院, 南京 210037; 2. 京都大学)

摘 要: 比较研究了鹅掌楸属(*Liriodendron*)中国鹅掌楸、北美鹅掌楸和杂交鹅掌楸 3 个树种次生木质部的显微构造。经方差分析, 3 个树种间导管分子、木纤维、轴向薄壁组织和木射线组织等解剖特征存在极显著差异, 杂交鹅掌楸次生木质部结构兼具亲本特征。首次发现中国鹅掌楸中存在单穿孔导管, 约占 4%。中国鹅掌楸较北美鹅掌楸导管分子短、导管端壁穿孔板横隔数少、弦切面木射线组织的宽度、高度小以及轴向薄壁细胞束的细胞个数少。北美鹅掌楸与中国鹅掌楸相比具有更多的原始特征, 中国鹅掌楸较北美鹅掌楸进化。

关键词: 鹅掌楸属; 次生木质部; 解剖特征; 系统演化

中图分类号: S781.1

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2014)03-0451-05

Comparative study on secondary xylem structure in *Liriodendron* and its implication on phylogeny

WANG Feng¹, PAN Biao¹, TANG Jing¹, Takao ITOH^{1,2}

(1. College of Materials Science and Engineering, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037; 2. Kyoto University)

Abstract: A comparative study on secondary xylem structure among three species in *Liriodendron* (*Liriodendron chinensis*, *L. tulipifera* and *L. chinensis*×*tulipifera*) was carried out. Average number of bars in scalariform perforation, the length of vessel elements, the number of length and width of ray tissue and the cell number of parenchyma strands were significantly different among three species. The most features of secondary xylem structure of *L. chinensis*×*tulipifera* were between two natural species. We first found about 4% vessel element with simple perforation in *L. chinensis*. Compared with *L. chinensis*, there were more evolutionary features in *L. chinensis* including shorter vessel member length, less number of bars presented on scalariform perforation, less ray length and width and cell number in parenchyma strands.

Key words: *Liriodendron*; secondary xylem; anatomical features; phylogeny

木兰科(Magnoliaceae)是较原始的被子植物木本科, 其中鹅掌楸属(*Liriodendron*)是木兰科中较为特化的类群, 很早从木兰科分离出来独立演化。大量学者讨论了木兰科属间的系统演化和分类, 认同将木兰科分为木兰亚科(*Magnolioideae*)和鹅掌楸亚科(*Liriodendroidae*)的观点^[1-5]。木兰科鹅掌楸属仅现存两个自然种, 分别为中国鹅掌楸(*Liriodendron chinensis*)和北美鹅掌楸(*L. tulipifera*)。两个自然种经杂交可获得杂交种, 有中国鹅掌楸为母本、北美鹅掌楸为父本培育的杂交鹅掌楸(*L. chinensis*×*tulipifera*), 也有北美鹅掌楸为母本、中国鹅掌楸为

父本培育的杂交鹅掌楸(*L. tulipifera*×*chinensis*)^[6]。国内对上述第一个杂交种的研究较多, 通常将之称为杂交鹅掌楸。杂交鹅掌楸与亲本相比生长迅速、观赏性强、力学和造纸性能较好^[7-8], 但贸易中易被冒充价格相对较高的进口树种北美鹅掌楸而引发纠纷。因此对鹅掌楸属树种次生木质部开展比较研究, 以区分 3 个树种, 具有重要意义。本文对鹅掌楸属树种次生木质部解剖特征进行比较, 分析种间差异; 并从木材解剖学和系统分类学角度, 探讨鹅掌楸属自然种的系统演化, 为鹅掌楸属树种的鉴定、系统演化和分类提供了理论依据。

收稿日期: 2013-09-26

基金项目: 江苏高校优势学科建设工程项目(PAPD)资助。

作者简介: 王 丰, 硕士研究生。E-mail: wangfeng_wfjj@163.com

* 通信作者: 潘 彪, 教授。E-mail: Pan.Biao@163.com

1 材料与方 法

样本选自南京林业大学校园、南京林业大学北大山和南京中山植物园,通过生长锥测定树龄为26至30年,样本详情见表1。C1~C3、H1~H3、T1~T2统计了木质部全部的解剖特征,C4~C5仅为验证中国鹅掌楸具单穿孔导管,随机各选取50个导管作导管端壁穿孔板横隔数统计。

样本均为取自树干胸高处的2 cm×2 cm包含木质部的小块,由于样本树龄相近,为减小木材细胞径向变异的影响,均选取靠近形成层处最近1至2年生的次生木质部为研究对象。

1.1 切片样本的处理和统计方法

样本经FAA固定,酒精系列脱水后用火棉胶包埋。在滑走式切片机上切片,切片厚度15~20 μm,制成永久切片,在OLYMPUS BX51光学显微镜下

观察。1 mm²上导管的数目和木射线宽度的统计分别在横切面和弦切面上进行,利用显微镜观察每个样本最近1至2年生木质部导管的数目,从早材晚材均布选取5个1 mm²的面积进行导管数的统计;在每个样本的弦切面上随机选取100根射线,统计射线宽度和高度(细胞数)。同一个树种的统计值为该种中所有样本的平均值,并计算标准差。

1.2 离析样本的处理和统计方法

离析材料为木质部切成细长条,用富兰克林离析法^[9]离析,番红染色制成临时切片,用OLYMPUS BX51光学显微镜拍照。每个样本随机选取50个细胞取平均值,其中导管端壁穿孔板横隔数每个树种随机选取250根导管,利用Image-Pro Plus6.0软件测定细胞形态和尺寸。同一个树种的统计值为该种中所有样本的平均值,计算标准差,并用Excel进行组间方差分析。

表1 样本来源
Table 1 Origin of samples

| 树种编号 Tree species number | 胸高直径 DBH/cm | 取样地点 Location | 取样时间 Sampling time |
|-----------------------------|----------------|------------------------------------|-----------------------|
| C1 | 21.0 | 南京林业大学校园 Campus of NFU | 2011-11-17 |
| C2 | 28.6 | 南京中山植物园 Zhongshan Botanical Garden | 2012-01-06 |
| C3 | 22.3 | 南京中山植物园 Zhongshan Botanical Garden | 2012-01-06 |
| C4 | 20.4 | 南京中山植物园 Zhongshan Botanical Garden | 2013-03-02 |
| C5 | 20.7 | 南京中山植物园 Zhongshan Botanical Garden | 2013-03-02 |
| T1 | 24.5 | 南京中山植物园 Zhongshan Botanical Garden | 2011-11-17 |
| T2 | 28.3 | 南京中山植物园 Zhongshan Botanical Garden | 2011-11-17 |
| H1 | 30.2 | 南京林业大学北大山 Forest of NFU | 2011-11-16 |
| H2 | 28.3 | 南京林业大学北大山 Forest of NFU | 2011-11-16 |
| H3 | 22.6 | 南京林业大学北大山 Forest of NFU | 2012-01-06 |

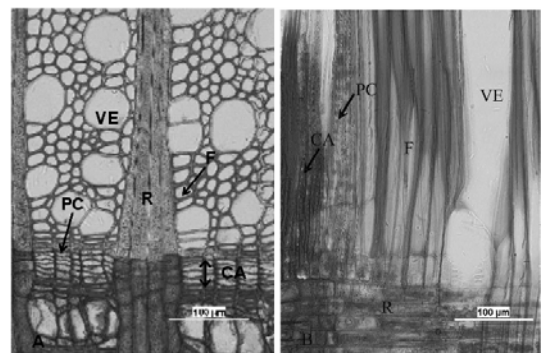
注: C. 中国鹅掌楸; T. 北美鹅掌楸; H. 杂交鹅掌楸。Note: C. *L. chinensis*; T. *L. tulipifera*; H. *L. chinensis*×*tulipifera*。

2 结果与分析

2.1 次生木质部的构造特征

鹅掌楸属树种次生木质部结构相似(图1),横切面上均由多角形导管、纤维、薄壁组织和木射线组成,散孔材,单管孔数多,少数2~4个径列复管孔和管孔团,薄壁组织轮末状,一般1~4层,木纤维壁略薄,不具分隔木纤维。木质部切片在番红染色后为不同程度的红色,表明鹅掌楸属木质部细胞均木质化。

鹅掌楸属树种横切面平均1 mm²上的导管数目有一定差异:中国鹅掌楸为138个±31.03个,北美鹅掌楸为99个±15.72个,杂交鹅掌楸为124个±23.18个。



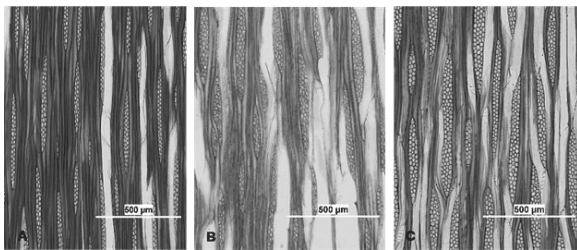
A. 横切面; B. 径切面; VE. 导管分子; CA. 形成层; PC. 薄壁细胞; F. 木纤维; R. 木射线

A. Cross section; B. Radial section; VE. Vessel element; CA. Cambium; PC. Parenchyma; F. Fiber; R. Ray

图1 北美鹅掌楸次生木质部结构

Figure 1 Structure of secondary xylem in *L. tulipifera*

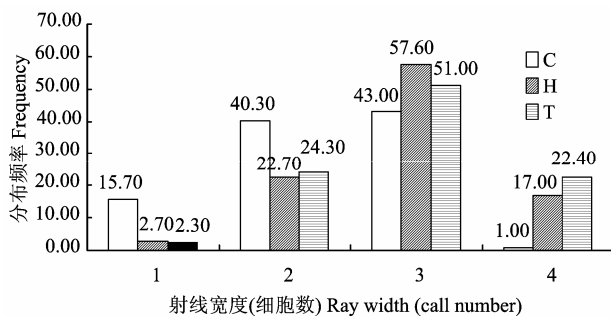
弦切面上木射线的宽度和高度差异极显著(表 2)。射线组织高度(细胞数)分别为:中国鹅掌楸 14.64 个±7.77 个,北美鹅掌楸 16.9 个±6.64 个,杂交鹅掌楸 15.43 个±7.81 个。鹅掌楸属树种射线 1~4 个细胞宽,异 III 异 II 型,平均射线宽(细胞数)分别为:中国鹅掌楸 2.29 个,北美鹅掌楸 2.89 个,杂交鹅掌楸 2.93 个。不同宽度射线分布频率不同,中国鹅掌楸单列射线约占 15.7%, 2 列射线 40.3%, 3 列射线 43.0%, 4 列射线 1.0%, 北美鹅掌楸单列射线约占 2.7%, 2 列射线 22.7%, 3 列射线 57.6%, 4 列射线 17.0%, 杂交鹅掌楸约占 2.3%, 2 列射线 24.3%, 3 列射线 51.0%, 4 列射线 22.4% (图 2 和图 3)。



A. 中国鹅掌楸; B. 北美鹅掌楸; C. 杂交鹅掌楸
A. *L. chinensis*; B. *L. tulipifera*; C. *L. chinensis*×*tulipifera*

图 2 鹅掌楸属弦切面木射线组织形态

Figure 2 Ray in tangential section of *Liriodendron*



C. 中国鹅掌楸; T. 北美鹅掌楸; H. 杂交鹅掌楸
C. *L. chinensis*; T. *L. tulipifera*; H. *L. chinensis*×*tulipifera*

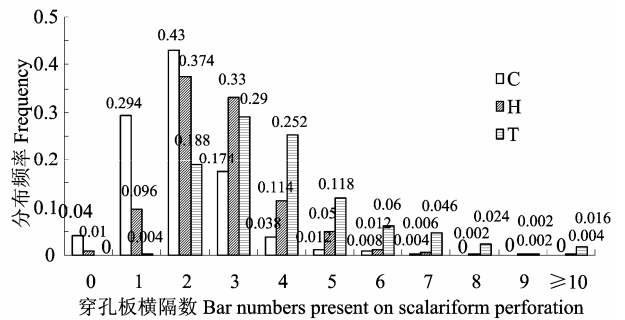
图 3 鹅掌楸属不同宽度射线分布频率

Figure 3 Frequency of different widths (cell number) in *Liriodendron* ray tissue

2.2 次生木质部细胞的解剖特征

2.2.1 导管分子 鹅掌楸属树种导管分子端壁主要为梯状复穿孔, 导管间纹孔梯状对列。在中国鹅掌楸的 5 个样本中均发现了一定数量具单穿孔的导管, 杂交鹅掌楸只在 1 个样本中发现单穿孔导管, 北美鹅掌楸样本中未发现。每个树种统计 250 根导管分子 500 个端壁穿孔板的横隔数, 差异极显著(表 2), 穿孔板横隔数北美鹅掌楸最多, 中国鹅掌楸最

少(图 5): 中国鹅掌楸 1.96 个±1.04 个, 北美鹅掌楸 3.93 个±1.84 个, 杂交鹅掌楸 2.73 个±1.30 个。导管长度和宽度差异极显著(表 2): 中国鹅掌楸长 728.67 μm±117.38 μm, 宽 69.69 μm±12.95 μm, 北美鹅掌楸 799.75 μm±123.64 μm, 宽 74.66 μm±19.09 μm, 杂交鹅掌楸 718.90 μm±132.07 μm, 宽 76.43 μm±13.82 μm。中国、北美、杂交鹅掌楸穿孔横隔数分别为 2 个、4 个和 3 个的导管最多, 见图 4。



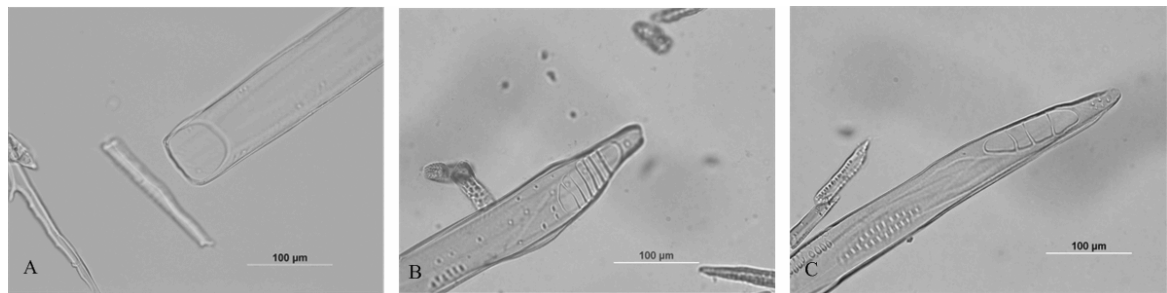
C. 中国鹅掌楸; T. 北美鹅掌楸; H. 杂交鹅掌楸

C. *L. chinensis*; T. *L. tulipifera*; H. *L. chinensis*×*tulipifera*

图 4 鹅掌楸属梯状穿孔不同横隔数导管分子的分布频率
Figure 4 Frequency of different bars presented on scalariform perforation of vessel in *Liriodendron*

2.2.2 木纤维 鹅掌楸属木纤维木质化, 纤维壁较薄, 壁上纹孔较多。中国鹅掌楸和北美鹅掌楸纤维形态尺寸接近差异不明显(表 2), 与杂交鹅掌楸相比纤维形态尺寸差异较大: 中国鹅掌楸纤维长 1638.16 μm±367.11 μm, 宽 32.26 μm±5.65 μm, 长宽比为 50.78; 北美鹅掌楸纤维长 1641.44 μm±418.80 μm, 宽 31.90 μm±5.45 μm, 长宽比为 51.45; 杂交鹅掌楸纤维长 1529.67 μm±303.23 μm, 宽 30.03 μm±6.26 μm, 长宽比为 46.31。可见中国鹅掌楸纤维最长, 杂交鹅掌楸最短。

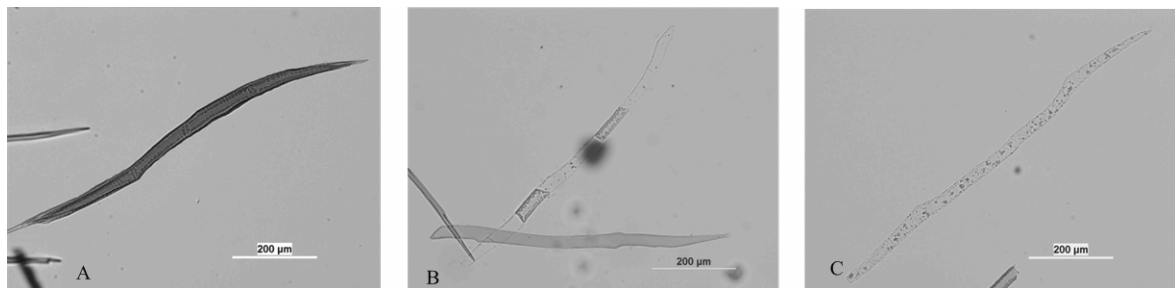
2.2.3 轴向薄壁细胞 鹅掌楸属树种轴向薄壁组织轮末状, 离析后呈束状, 大多数木质化且壁厚, 有的壁厚超过木纤维, 单纹孔明显, 与通常意义上的薄壁组织不同。虽然取样季节为休眠期, 但离析的试样中, 仍发现已木质化的薄壁组织、未木质化的薄壁组织和半木质化的薄壁组织 3 个类型(图 6)。木质化的薄壁组织(厚壁薄壁组织)称为 collenchyma, 是薄壁细胞的一种, 通常被认为是薄壁细胞分化而来, 用于支撑新生组织^[10]。鹅掌楸属树种薄壁细胞束的个数差异极显著(表 2), 分别为: 中国鹅掌楸 5.15 个±1.20 个, 北美鹅掌楸 6.34 个±1.53 个, 杂交鹅掌楸 4.15 个±1.35 个。



A. 中国鹅掌楸导管; B. 北美鹅掌楸导管; C. 杂交鹅掌楸导管
C. Vessel of *L. chinensis*; T. Vessel of *L. tulipifera*; H. Vessel of *L. chinensis*×*tulipifera*

图 5 鹅掌楸属导管分子形态和梯状穿孔结构

Figure 5 Vessel feature and scalariform perforation structure in *Liriodendron*



A. 完全木质化的厚壁薄壁细胞束; B. 半木质化的薄壁细胞束; C. 未木质化的薄壁细胞束

A. Lignified parenchyma strand; B. Semi-lignified parenchyma strand; C. Not lignified parenchyma strand

图 6 鹅掌楸属轴向薄壁细胞束

Figure 6 Axial parenchyma strand of *Liriodendron*

表 2 鹅掌楸属树种次生木质部解剖特征的 P 值

Table 2 P-value in secondary xylem anatomical features of *Liriodendron*

| 次生木质部解剖特征 Secondary xylem anatomical features | | 组间 P 值 P-value |
|---|--|------------------------|
| 导管分子 Vessel member | 长度 Length | 1.14×10^{-6} |
| | 宽度 Diameter | 4.08×10^{-4} |
| | 穿孔板横隔数 Number of bars presented on scalariform perforation | 4.97×10^{-91} |
| 木纤维 Fiber | 长度 Length | 1.32×10^{-2} |
| | 宽度 Width | 2.55×10^{-1} |
| 薄壁细胞束 Parenchyma strand | 细胞数 Cell number | 8.27×10^{-15} |
| 木射线 Ray | 高度(细胞数) Height(Cell number) | 4.41×10^{-3} |
| | 宽度(细胞数) Width(Cell number) | 2.40×10^{-30} |

3 讨论

19 世纪初期学者将系统发育的概念引入到木材解剖学中, 该学科得到一定发展。很多学者对次生木质部的解剖特征进行分析^[11-16], 讨论树种的系统演化。木兰科不同属的系统演化讨论较为详尽^[1-5, 17], 但鲜有种间系统演化的讨论。鹅掌楸属的 3 个种中, 杂交鹅掌楸为非自然种, 兼具亲本解剖特征, 不宜作系统演化讨论, 故本文仅对鹅掌楸属两个自然种——中国鹅掌楸和北美鹅掌楸的次生木质部特征进行分析, 讨论其系统演化。

导管分子的解剖特征被广泛用于讨论树木不同

属间以及种之间的系统演化, 导管分子的某些特征可作为研究导管分子进化的基础: (1)纹孔式的类型, 梯状纹孔是原始的, 圆形椭圆形的对列或互列纹孔较进化。(2)穿孔板, 长的斜的穿孔板较原始, 单的, 水平的穿孔板较进化。(3)导管分子长度, 比较短的导管分子比较进化。(4)导管分子直径, 直径大的比较进化^[18]。(5)横切面单位面积上导管的数量多的较进化^[16]。鹅掌楸属树种导管纹孔式主要为梯状对列, 是木兰科中较为进化的属。本研究发现, 中国鹅掌楸和北美鹅掌楸导管端壁穿孔板横隔数差异明显, 而且中国鹅掌楸中具有一定数量的单穿孔导管, 表明了中国鹅掌楸木质部明显较北美鹅掌楸

进化。中国鹅掌楸导管长 $728.67 \mu\text{m} \pm 117.38 \mu\text{m}$, 北美鹅掌楸 $799.75 \mu\text{m} \pm 123.64 \mu\text{m}$, 可见中国鹅掌楸木质部较北美鹅掌楸的导管短, 特化程度高, 可能较为进化。中国鹅掌楸木质部单位面积导管数量较北美鹅掌楸多, 也表明中国鹅掌楸木质部较北美鹅掌楸进化。

除导管外, 木质部的射线以及轴向薄壁细胞的解剖特征在植物系统演化分析中也具有重要意义^[5], Kribs 认为木射线的演化趋势为: 多列射线变小变矮, 单列射线变矮, 多列射线变成单列射线而消失^[19]。弦切面上射线中不同宽度射线所占比例显示中国鹅掌楸木射线比北美鹅掌楸有向单列射线演化的趋势, 说明中国鹅掌楸木质部较北美鹅掌楸进化。木质部轴向薄壁细胞在同一组织束中, 细胞数目由多向少演化^[20], 薄壁细胞束中细胞个数北美鹅掌楸也比中国鹅掌楸多, 也表明北美鹅掌楸木质部较中国鹅掌楸原始。

导管和纤维都是由管胞演化而来, 但纤维由形成层分化后会经历次生加厚和次生伸长, 不适合作系统演化的讨论^[18]。

大多数木材解剖学的特征显示了中国鹅掌楸木质部较北美鹅掌楸进化, 但对鹅掌楸属系统演化的研究则需要更多角度的证据。

致谢: 在实验取样阶段得到了中国科学院植物研究所南京中山植物园殷云龙教授和南京林业大学森林资源与环境学院季孔庶教授的大力支持和指导, 特此感谢!

参考文献:

- [1] 刘德仪, 吴树明, 李正理. 中国木兰属和含笑属导管分子的比较解剖[J]. 植物学报, 1987, 29(1): 22-28.
- [2] 吴树明, 林金星, 李正理. 中国木兰 9 属 66 种植物木射线的比较解剖学研究[J]. 植物学报, 1995, 35(4): 268-279.
- [3] 张冰. 木兰科分类系统初探[J]. 中山大学学报论丛, 1996(2): 76-80.
- [4] 徐凤霞, 陈忠毅, 张莫湘. 木兰科的分支分析[J]. 热带

亚热带植物学报, 2000, 8(3): 207-214.

- [5] 张秀军, 陈玉芹, 柴凤瑞, 等. 中国木兰科各属次生木质部的解剖特征及系统演化[J]. 木本植物研究, 2000, 20(3): 318-323.
- [6] 刘洪镔, 沈湘林, 曹玉亮. 中国鹅掌楸、美国鹅掌楸及其杂种在形态和生长性状上的遗传变异[J]. 浙江林业科技, 1991, 11(5): 18-22.
- [7] 季孔庶, 王章荣, 温小荣. 杂交鹅掌楸生长表现及其木材胶合板性能[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2005, 29(1): 71-74.
- [8] 吴淑芳, 张留伟, 蔡伟健, 等. 杂交鹅掌楸材性、纤维特性及制浆性能研究[J]. 纤维素科学与技术, 2011, 19(4): 28-33.
- [9] 李正理. 植物制片技术[M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 1984.
- [10] Evert R F. Esau's plant anatomy[M]. 3rd ed. New Jersey: A John Wiley & Sons, Incorporated, 2006.
- [11] Baas P, Carlquist S. A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel[J]. IAWA Bulletin, 1985, 6(4): 349-353.
- [12] Carlquist S, Hockman D A. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora[J]. IAWA Bulletin, 1985, 6(4): 319-347.
- [13] 张新英, 高信曾. 十齿花次生木质部和次生韧皮部的解剖学研究[J]. 植物学报, 1995, 37(7): 534-538.
- [14] 林鹏, 林益明, 林建辉. 红树植物次生木质部的结构与进化[J]. 海洋学报, 1998, 20(7): 97-102.
- [15] 朱俊义. 花楸导管分子穿孔板的类型及演化[J]. 植物研究, 2002, 22(3): 285-288.
- [16] 韩丽娟, 周春丽, 吴树明. 国产胡桃科次生木质部导管分子的比较解剖及其系统位置的讨论[J]. 西北植物学报, 2002, 22(6): 1426-1431.
- [17] 孟爱平, 王恒昌, 李建强, 等. 中国木兰科 11 属 40 种植物的核形态研究[J]. 植物分类学报, 2006, 44(1): 47-63.
- [18] Fahn A. 植物解剖学[M]. 吴树明, 刘德仪, 译. 天津: 南开大学出版社, 1990.
- [19] Kribs D A. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons[J]. Bot Gaz, 1935, 96: 547-557.
- [20] 谷安根, 陆静梅. 维管植物演化形态学[M]. 吉林: 吉林科学技术出版社, 1993.