

花楸属 3 种 1 变种植物茎次生构造的比较

杜婉¹, 王丰², 潘彪², 陈昕^{1*}

(1. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心/生物与环境学院, 南京 210037;

2. 南京林业大学材料科学与工程学院, 南京 210037)

摘要:以蔷薇科花楸属单叶的 2 种植物水榆花楸、棕脉花楸和复叶的 1 种 1 变种植物黄山花楸、少叶花楸为研究对象, 对其次生木质部和次生韧皮部解剖构造进行了比较。结果表明, 3 种 1 变种植物花楸的次生木质部构造和次生韧皮部横切面细胞组成较为相似; 木质部细胞形态和韧皮部细胞排列呈现出一定规律性差异。花楸属 2 种单叶植物的导管长度和木纤维长度均显著大于复叶种类, 横切面上, 2 种单叶花楸属植物的韧皮纤维呈细带状分布而复叶的花楸属植物韧皮纤维则呈团状分布, 单叶种类韧皮纤维的径向间隔远小于复叶种类。同时这 3 项指标的种间差异显著, 为花楸属下类群划分及种间区分提供了一定的理论依据。

关键词:花楸属; 次生木质部; 次生韧皮部

中图分类号: Q944.55

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2017)05-0857-05

Anatomical secondary structures of three species and one variety in the genus *Sorbus* L.

DU Wan¹, WANG Feng², PAN Biao², CHEN Xin¹

(1. Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China / College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037; 2. College of Materials Science and Engineering, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037)

Abstract: A comparative study on anatomical secondary structures of three species and one variety in the genus *Sorbus*, including simple-leaved *S. alnifolia*, *S. dunnii* and compound-leaved *S. amabilis*, *S. hupehensis* var. *paucijuga*, was conducted in this paper. The results indicated that the secondary xylem structure and secondary phloem cell type were very similar among species. However, the xylem cell feature and phloem cell arrangement were significantly different in simple-leaved and compound-leaved species. The vessel and fiber length of xylem in simple-leaved species were significantly larger than those in compound-leaved ones. In addition, phloem fibers were distributed in bands with narrower radial intervals in simple-leaved species, while clustered with larger radial intervals in compound-leaved species. The vessel and fiber length in xylem and cell formulation in secondary phloem might be good references to distinguish simple-leaved and compound-leaved *Sorbus* species for their significant variance.

Key words: *Sorbus* L.; secondary xylem; secondary phloem

花楸属 (*Sorbus* L.) 隶属于蔷薇科苹果亚科 (Maloideae, Rosaceae), 大约 100 种, 中国产 67 种, 是该属资源和多样性分布中心^[1]。花楸属的概念有广义和狭义之分, 广义的花楸属 (*Sorbus* s. l.) 包括单叶和复叶的种类, 我国的植物分类学者和各

种分类著作均采用此概念; 狭义的花楸属 (*Sorbus* s. str.) 仅含部分复叶种类。花楸属是单系还是复系, 不仅经典分类学者观点不同, 基于现代分子技术的研究结论也存在分歧。基于 cpDNA 序列和 nDNA 分子标记研究结果显示花楸属为复系类群, 不支持

收稿日期: 2017-02-13

基金项目: 江苏省自然科学基金(BK20141472), 江苏省林业三新工程(LYSX[5015]42)和江苏高校优势学科建设工程项目(PAPD)共同资助。

作者简介: 杜婉, 硕士。E-mail: 1255781192@qq.com

* 通信作者: 陈昕, 教授。E-mail: chenxinzhou@hotmail.com

广义花楸属的界定^[2-3]；而基于 ITS 序列的研究却呈现相反的结果，为可划分成 6 个小属的复系^[4]，或为单系^[5]。不同分类学者对花楸属种的认知也存在较大差异，就国产种类而言，Lu 和 Spongberg 认为中国有单叶花楸 31 种 6 变种^[1]，而 Aldasoro 等在世界单叶花楸的分类修订中只承认了 22 种^[6]。McAlliste 狭义花楸属分类专著中对产于中国的复叶花楸属植物处理也与国内分类学者的处理相去甚远^[7]。花楸属下类群划分和种的界定仍需更多的研究证据以达成分类共识。

植物茎的次生构造是分类学的重要依据之一，被广泛应用于植物演化和系统分类研究^[8-11]。关于花楸属植物茎次生构造研究报道较少，Zhang 和 Baas^[12-13]对蔷薇科树种的木质部进行系统解剖研究，认为花楸属 3 个组的植物木质部结构高度相似。朱俊义对花楸树 (*S. pohuashanensis* (Hance) Hedl.) 茎次生木质部进行离析研究，发现其导管穿孔板除网状穿孔板和单穿孔板外还有 5 种过度类型^[14]；而张庆等有对花楸树、水榆花楸 (*S. alnifolia* (Sieb. & Zucc.) K. Koch) 茎次生木质部结构比较研究发现，水榆花楸茎次生木质部的导管分子穿孔板均为单穿孔板，认为花楸树、水榆花楸在系统演化过程存在着水平差异，水榆花楸较花楸树更为进化^[15]。本研究以华东地区单、复叶花楸中 3 种 1 变种为研究对象，对其次生木质部、次生韧皮部解剖构造进行比较，希望能发现花楸属属下植物分类的次生构造价值性状，为该属植物全面的茎次生构造研究和分歧种的鉴定提供解剖学方法和依据。

1 材料与方法

1.1 材料

花楸属 3 种 1 变种：水榆花楸、棕脉花楸 (*S. dunnii* Rehd.)、黄山花楸 (*S. amabilis* Cheng ex T. T. Yü & K. C. Kuan)、少叶花楸 (*S. hupehensis* var. *paucijuga* (D. K. Zang & P. C. Huang) L. T. Lu)。试验材料于 2014 年 9 至 10 月采自安徽黄山、山东泰山和崂山，每种取 3 个平行个体，均选择胸径为 10~15 cm、干形饱满和无病虫害的成熟材。

1.2 方法

切片制作。自树干 1.3 m 处取 2 cm×2 cm 小块，深及木质部，用 10% 福尔马林溶液固定 24 h 以上。将样品切成 0.5 cm×0.5 cm×0.5 cm 的小样，抽真空后用火棉胶包埋。而后在滑走式切片机上切片，切片厚度 15~20 μm。由于样本包含木质部、形成层及韧皮部，且经包埋处理，难以制作径切面，因

此仅制作了样本的横切面及弦切面。后用番红-固绿双染色，番红染色 15 min，固绿染色 1 min。在 Olympus BX51 光学显微镜下观察并拍照。

离析。将样本除去外树皮，分离木质部和韧皮部后分别切成细长条，用富兰克林离析法离析，番红染色制成临时切片。采用 Motoc Plus 2.0 显微摄像系统，随机选取 50 个细胞，观察细胞形态并测量木质部导管、纤维长度及宽度，宽度在显微镜下各类细胞宽度最大处测量。

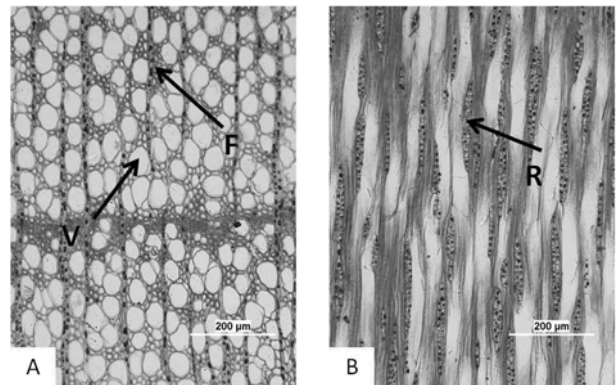
木质部及韧皮部解剖术语及类型划分分别依据国际木材解剖学家协会 IAWA 对阔叶材木质部解剖构造特征的分类^[16]以及树皮解剖特征的分类^[17]进行。

数据分析。运用 SPSS 6.0 软件对所测数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 次生木质部构造

3 种 1 变种花楸的次生木质部构造较为相似，均为散孔材，导管横切面为卵圆形，具多角形轮廓；薄壁细胞星散分布，偶见轮界状；木射线宽 1~3 列，均为异形射线 (图 1)。离析的样本中木质部薄壁细胞含量少，难以统计，因而下文仅对样本间的导管分子和木纤维进行了比较分析。



A: 横切面; B: 弦切面; V, F, R 为箭头指示特征名称, 分别为 V: 导管分子; F: 木纤维; R: 木射线

A: transverse section; B: tangential section; V, F and R: indicated with arrows vessel element; F: fiber; R: ray

图 1 花楸属树种次生木质部结构(水榆花楸 *S. alnifolia*)

Figure 1 Secondary xylem structure of *Sorbus* L. (*S. alnifolia*)

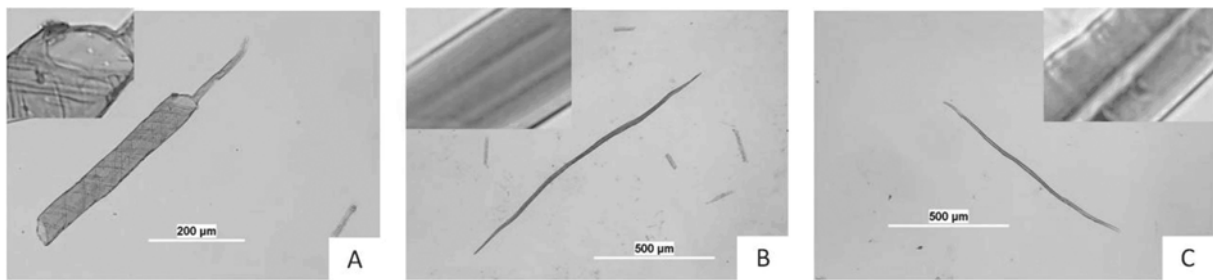
2.1.1 导管分子 3 种 1 变种花楸的导管均为管状分子，两端存在单穿孔的穿孔板，在晚材小导管上偶尔会出现 1~2 个横隔的梯状穿孔板或网状穿孔板。侧壁上有互列的具缘纹孔，具螺纹加厚 (图

2-A)。

导管长度见表 1。由表 1 可见, 种间导管长度差异显著, 单叶的棕脉花楸和水榆花楸导管长度分别为 $(762.51 \pm 163.65) \mu\text{m}$ 、 $(632.74 \pm 34.29) \mu\text{m}$, 显著大于复叶的黄山花楸 $(573.33 \pm 121.09) \mu\text{m}$ 和少叶花楸 $(498.57 \pm 121.98) \mu\text{m}$ 。单叶的水榆花楸和棕脉花楸之间、复叶的少叶花楸和黄山花楸之间导管宽度差异显著, 而水榆花楸和少叶花楸、棕脉花楸和黄山花楸之间差异不显著。以上分析可见, 导管长度在花楸属物种间、单复叶种类之间差异均很显著。

2.1.2 木纤维 供试花楸的木纤维形状相似, 两端尖削, 纤维壁较薄 (图 2-B)。

纤维长、宽特征见表 1。单叶的水榆花楸和棕脉花楸木纤维长度差异显著, 而复叶的黄山花楸和少叶花楸之间差异不显著。根据 IAWA 的木纤维长度分类标准, 黄山花楸和少叶花楸木纤维长度属于 $< 900 \mu\text{m}$ 的等级, 而棕脉花楸和水榆花楸属于 $900 \sim 1600 \mu\text{m}$ 的等级, 单、复叶花楸在木纤维长度上存在较大差异。水榆花楸和棕脉花楸之间、黄山花楸和少叶花楸之间木纤维宽度无显著差异, 但单、复叶之间差异显著, 单叶花楸的木纤维宽度显著大于复叶花楸。



A: 导管 (示单穿孔及螺旋加厚); B: 木纤维 (示纤维壁厚); C: 韧皮纤维 (示纤维壁厚)

A: vessel (simple vessel plate and helical thickening); B: xylem fiber (indicating cell wall thickness); C: phloem fiber (indicating cell wall thickness)

图 2 花楸属树种木质部和韧皮部细胞特征

Figure 2 Cells characteristics of secondary xylem and secondary phloem of *Sorbus L.*

表 1 花楸属树种次生木质部和次生韧皮部细胞形态特征

Table 1 Cell morphological characteristics in secondary structure of *Sorbus L.*

细胞形态特征 Cell morphological characteristics	物种 Species			
	水榆花楸 <i>S. alnifolia</i>	棕脉花楸 <i>S. dumii</i>	黄山花楸 <i>S. amabilis</i>	少叶花楸 <i>S. hupehensis var. paucijuga</i>
导管长度 Length of vessels	$632.74 \pm 34.29^{\text{bB}}$	$762.51 \pm 163.65^{\text{aA}}$	$573.33 \pm 121.09^{\text{cC}}$	$498.57 \pm 121.98^{\text{dD}}$
导管宽度 Width of vessels	$53.6 \pm 15.25^{\text{aA}}$	$39.18 \pm 9.01^{\text{bB}}$	$40.15 \pm 8.22^{\text{bB}}$	$50.34 \pm 11.83^{\text{aA}}$
木纤维长度 Length of xylem fiber	$1118.84 \pm 159.77^{\text{bB}}$	$1184.81 \pm 186.29^{\text{aA}}$	$828.82 \pm 155.53^{\text{cC}}$	$830.09 \pm 107.23^{\text{cC}}$
木纤维宽度 Width of xylem fiber	$18.87 \pm 3.06^{\text{aA}}$	$19.12 \pm 3.5^{\text{aA}}$	$16.94 \pm 2.94^{\text{bB}}$	$17.37 \pm 2.39^{\text{bB}}$
韧皮纤维长度 Length of xylem fiber	$846.59 \pm 220.46^{\text{aA}}$	$660.86 \pm 162.15^{\text{bB}}$	$658.9 \pm 138.47^{\text{bB}}$	$570.37 \pm 151.83^{\text{cC}}$
韧皮纤维宽度 Width of xylem fiber	$15.84 \pm 3.01^{\text{bB}}$	$18.54 \pm 4.97^{\text{aA}}$	$15.75 \pm 2.73^{\text{bB}}$	$15.24 \pm 3.01^{\text{bB}}$

注: 不同大小写字母分别表示物种间均值在 0.01 和 0.05 水平存在显著性差异。

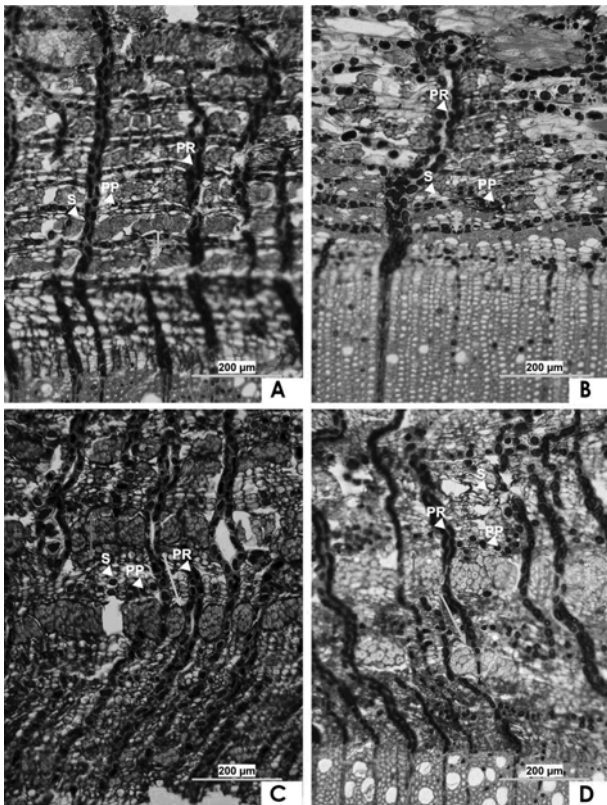
Note: Different capital and lowercase letters in this sheets denote statistical differences among species at 0.01 and 0.05 levels, respectively.

2.2 次生韧皮部构造

供试花楸次生韧皮部的横切面细胞组成较为相似, 均由筛管、韧皮纤维、韧皮薄壁细胞和韧皮射

线组成。筛管和韧皮薄壁细胞交替重复出现, 每隔一段距离就被成弦向带状的纤维带/团间隔, 偶尔还有石细胞星散分布在次生韧皮部之中 (见图 3)。

2.2.1 次生韧皮部细胞排列 由图3可知,单叶的水榆花楸和棕脉花楸次生韧皮部纤维带状比较明显,而复叶的黄山花楸和少叶花楸韧皮纤维呈明显的团状。单叶花楸的韧皮纤维带宽度要小于复叶花楸,供试材料中棕脉花楸韧皮纤维带最窄,径向宽度为1.5个细胞;水榆花楸韧皮纤维带径向宽度为2.2个细胞,带状,略宽于棕脉花楸;黄山花楸和少叶花楸次生韧皮部构造较为接近,韧皮纤维带状不明显,成团分布,黄山花楸韧皮纤维团径向宽度为3.8个细胞,少叶花楸韧皮纤维团径向宽度为4.3个细胞。此外,复叶类花楸韧皮纤维团的径向间隔要远大于单叶类花楸。



A: 水榆花楸; B: 棕脉花楸; C: 黄山花楸; D: 少叶花楸; PP: 韧皮薄壁细胞; PR: 韧皮射线, S: 筛管
单箭头所示为韧皮纤维带,双箭头所示为韧皮纤维带径向间隔

A: *S. alnifolia*; B: *S. dunni*; C: *S. amabilis*; D: *S. hupehensis* var. *paucijuga*; PP: phloem parenchyma cells; PR: phloem ray; S: sieve cells

Other details: single arrow: phloem fiber band; double arrows: radial intervals between neighboring phloem fiber band

图3 花楸属树种次生韧皮部构造

Figure 3 Secondary phloem structure of *Sorbus* L.

2.2.2 韧皮纤维解剖构造 供试花楸的韧皮纤维形状相似,两端尖削,与木纤维相比,纤维壁更厚,

长度短于木纤维(图2-C)。纤维长度变化见表1,水榆花楸的纤维长度显著大于其他3种,少叶花楸的显著小于其他3种,而棕脉花楸和黄山花楸纤维长度差异不显著;韧皮纤维宽度则是棕脉花楸的最大,其他3种之间差异不显著。韧皮纤维长宽在花楸属植物之间有一定差异,但无论是种间、还是单复叶之间都无显著的变化规律。

3 讨论与结论

木材解剖学证据可以作为植物系统发育关系的良好佐证,次生木质部、次生韧皮部的解剖特征被广泛用于分类群系统位置和系统关系探讨^[18-22]。

次生木质部特征研究中,导管分子的解剖特征尤为重要,如:导管分子的纹孔式类型、穿孔板形状、导管分子长度、导管分子直径等等,被广泛用于讨论树木不同属、种间的系统演化关系^[20]。花楸属次生木质部结构相似,植物在进化过程中,导管长度逐渐减小、直径逐渐变大,穿孔由梯状逐渐向单穿孔发展^[21-22]。本研究结果显示单叶的水榆花楸和棕脉花楸导管长度显著大于复叶的黄山花楸和少叶花楸,与Zhang和Baas^[12]对单、复叶花楸木质部的研究结果一致,据此推测单叶种类在花楸属中较为原始,复叶种类木质部系统演化程度可能较单叶种类高,但与张庆有等^[15]通过对花楸属单、复叶植物木质部导管穿孔板类型而得出的演化趋势不同。花楸属单叶和复叶树种的演化趋势仍需从更多的角度进行分析。

次生韧皮部的解剖特征在分类群间也存在一定差异,韧皮部的细胞组成、韧皮纤维的形态和排列形式等等均可作为植物分类和植物鉴定的重要依据^[21],单叶的水榆花楸和棕脉花楸韧皮纤维带状明显,而复叶的黄山花楸和少叶花楸韧皮纤维呈明显的团状,是单、复叶花楸次生构造最直观的差别。可见花楸属植物韧皮纤维排列在花楸属植物分类上具有一定价值,可作为区分花楸属单、复叶种类的参考。

参考文献:

[1] LU L T, SPONGBERG S A. *Sorbus* Linnaeus[M]/WU Z Y, RAVEN P H, HONG D Y. Flora of China: vol. 9. Beijing: Rosaceae. Science Press, 2003: 144-170.
[2] CAMPBELL C S, EVANS R C, MORGAN D R, et al. Phylogeny of subtribe Pyrinae (formerly the Maloideae, Rosaceae): limited resolution of a complex evolutionary history[J]. *Plant Syst Evol*, 2007, 266(1): 119-145.
[3] POTTER D, ERIKSSON T, EVANS RC, et al. Phylogeny and classification of Rosaceae [J]. *Plant Syst Evol*, 2007,

- 266(1/2):5-43.
- [4] LO E Y Y, DONOGHUE M J. Expanded phylogenetic and dating analyses of the apples and their relatives (Pyreae, Rosaceae)[J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2012, 63(2): 230-243.
- [5] 王国勋, 张明理. 应用核 DNA ITS 序列探讨广义花楸属(*Sorbus* L.)属下系统关系[J]. *园艺学报*, 2011, 38(12): 2387-2394.
- [6] ALDASORO J J, AEDO C, GARMENDIA F M, et al. Revision of sorbus subgenera aria and torminaria (*Rosaceae-Maloideae*)[J]. *Syst Bot Monog*, 2004, 69: 1-148.
- [7] MCALLISTER H. The genus sorbus -mountain ash and other rowans [M]. Kew: Royal Botanic Gardens, 2005.
- [8] FHITSCH F E. The use of anatomical characters for systematic purposes[J]. *New Phytol*, 1903, 2(8): 177-184.
- [9] 喻诚鸿. 木材解剖在植物分类研究中的意义[J]. *植物学报*, 1956, 5(4): 411-423.
- [10] LIU DH, GAO XZ. Comparative anatomy of the secondary phloem of ten species of *Rosaceae*[J]. *IAWA J*, 1993, 14(3): 289-298.
- [11] 郑宝江, 李国秀. 茶藨子属次生木质部导管分子形态学研究[J]. *北京林业大学学报*, 2015, 37(11): 48-58.
- [12] ZHANG S Y, BAAS P. Wood anatomy of trees and shrubs from China. III. *Rosaceae*[J]. *IAWA J*, 1992, 13(1): 21-91.
- [13] ZHANG S Y. Systematic wood anatomy of the *Rosaceae*[J]. *Blumea*, 1992, 37(1): 81-158.
- [14] 朱俊义. 花楸 (*Sorbus pohuashanensis*) 导管分子穿孔板的类型及演化[J]. *植物研究*, 2002, 22(3): 285-287.
- [15] 张庆有, 邓志刚, 肖智. 花楸树, 水榆花楸茎次生木质部结构比较研究[J]. *通化师范学院学报*, 2006, 27(2): 71-72.
- [16] IAWA Committee. IAWA list of microscopic features for hardwood identification: With an appendix on non-anatomical information[J]. *IAWA Bulletin, New Series*, 1989, 10(3):219-332.
- [17] IAWA Committee. IAWA list of microscopic bark features[J]. *IAWA Journal*, 2016, 37(4): 517-615.
- [18] Carlquist S, Hoekman D A. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora[J]. *Iawa J*, 1985, 6(4): 319-347.
- [19] 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.
- [20] FAHN A F. 植物解剖学[M]. 吴树明, 刘德仪, 译. 天津:南开大学出版社, 1990.
- [21] EVERT RF. *Esau's plant anatomy* [M]. 3rd ed. New Jersey: A John Wiley & Sons, Incorporated, 2006.
- [22] 王丰, 潘彪, 李伊乐. 鹅掌楸属 3 个树种次生韧皮部显微构造的比较[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2013, 37(5): 113-118.