

# 银缕梅叶器官的宏观与微观结构及系统意义<sup>\*</sup>

方炎明<sup>1</sup> 金岳杏<sup>2</sup> 邓懋彬<sup>2</sup> 杨其生<sup>3</sup> 李碧媛<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>南京林业大学, 南京 210037; <sup>2</sup>江苏省植物研究所; <sup>3</sup>江苏宜兴善卷洞管理处)  
中国科学院

**摘要** 银缕梅 [*Shaniodendron subaequale* (Chang) Deng, Wei et Wang] 叶表皮毛为星状毛, 气孔器为平列式中周缘型, 叶缘齿型为弗特吉型, 叶肉栅栏组织一层细胞厚, 三叶隙三叶迹的节, 从茎节到叶之间的维管束呈分离-合并-分离的变化格局, 并且呈续次合并和续次分离发育模式。这些结果进而说明银缕梅属的独立性, 也从一个侧面证明它应属于狭义的弗特吉族 (Fothergilleae)。

**关键词** 银缕梅; 叶; 节; 结构

**Macro- and micro-structure of leaves in *Shaniodendron subaequale* with consideration of its phylogeny** Fang Yan-Ming<sup>1</sup>, Jin Yue-Xing<sup>2</sup>, Deng Mao-Bin<sup>2</sup>, Yang Qi-Sheng<sup>3</sup> and Li Bi-Yuan<sup>2</sup> (<sup>1</sup>Nanjing Forestry University, Nanjing 210037; <sup>2</sup>Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences; <sup>3</sup>Horticultural Management Division, Yixing County, Jiangsu Province), *J. Plant Resour. & Environ.* 1997, 6(3): 35~41

*Shaniodendron subaequale* (Chang) Deng, Wei et Wang (Hamamelidaceae) was investigated in order to reveal its leaf structure, architecture and node structure. It was recognized that stellate trichomes, paracytic stomatal apparatus with mesoperigenous ontogeny, Fothergilloid teeth, as well as palisade parenchyma with one-cell thickness were present. It is also evident that three vascular bundles at the node with three traces successively unite at the petiole and separate at the base of the blade. These results hold up the establishment of *Shaniodendron*, being a member of the tribe Fothergilleae.

**Key words** *Shaniodendron subaequale* (Chang) Deng, Wei et Wang; leaf; node; structure

80年代末期以来,金缕梅类的系统发育研究相对较多,其中关于叶形态结构的研究占很重要位置,有相当多的报道<sup>[1~7]</sup>,表明叶器官的内部和外部形态学信息可提供实在的系统发育证据。中国特有的单种属——银缕梅属 (*Shaniodendron* Deng, Wei et Wang) 的发现<sup>[8]</sup>,表明中国具有狭义弗特吉族 (Fothergilleae), 从而成为世界上唯一具备金缕梅科所有各亚科和各族的地区。因而,继续深入研究银缕梅的形态结构,并与无花瓣类<sup>[9]</sup>亲缘类群或外类群加以对比,对于研究金缕梅科至金缕梅亚纲的系统发育有重要意义。

## 1. 材料与 方法

用于观察的银缕梅 [*Shaniodendron subaequale* (Chang) Deng, Wei et Wang] 叶器官材料,

\* 国家自然科学基金资助项目

收稿日期 1997-03-03

采自该种的模式产地江苏宜兴善卷洞(海拔 30 m, 邓懋彬和魏宏图 82185, 87453)。为了比较银缕梅与外类群的关系, 还选择 *Fothergilla gardenii* Murray(美国, 陈心启 398)、柳叶水丝李(*Sycopsis salicifolia* Li)(海南, 刘心祈 27856)、杨梅叶蚊母树(*Distylium rancemosum* Sieb. et Zucc.)(南京栽培, 傅立国 109)、悬铃木[*Platanus acerifolia* (Ait.) Willd.](南京栽培, 邓懋彬 89011)等腊叶标本材料(均存于江苏省·中国科学院植物研究所标本馆), 叶和叶柄用 FAA 固定, 常规石蜡切片程序制片, 切片厚约 10  $\mu\text{m}$ , 番红-固绿对染。叶表皮结构的实验方法参照有关方法<sup>[1,2]</sup>。

## 2. 观察结果

### 2.1 叶的宏观结构

银缕梅于 3 月中旬萌芽, 长出新叶, 绿色; 10 月叶色发生变化, 可见红、黄、绿和紫红色; 11 月落叶, 但也偶见不落, 即由紫红色变为干枯, 如山胡椒(*Lindera glauca* Bl.) 一样, 到第二年萌动前脱落。开花之年, 叶芽在雄蕊花粉散出后才见萌动, 长枝上的叶芽萌动稍早于短枝(即花枝)。

**2.1.1 叶型** 银缕梅叶为阔倒卵形或长椭圆形, 长为 5cm $\times$ 2.5cm 至 11cm $\times$ 6.5cm(图 1), 偶见 4cm $\times$ 5cm 和 8cm $\times$ 3cm。顶端具长渐尖至短尖。基部两侧不对称或近对称, 圆形或凹圆, 偶楔形。三出脉, 其两侧脉外裸。边缘下半部全缘或具细齿, 上半部具齿, 偶见重锯齿, 长枝(营养枝)多三角状锯齿, 短枝(果枝)多波状锯齿, 波状锯齿中部突出细齿不明。

**2.1.2 表皮毛** 银缕梅叶两面具星状毛, 星状毛为数条簇生, 少数毛基部可重叠着生, 幼嫩时, 上表皮较易见, 之后脱落, 脉纹上则稍迟; 下表皮则较多, 尤其在脉纹上及脉腋间。

**2.1.3 表皮性状** 上表皮细胞形状不规则, 方形或长方形, 垂周壁微波状弯曲(图版 I-1), 与弗特吉族(狭义)各属相近似。下表皮具散生气孔器, 平行式(图版 I-2), 中周缘型, 两个副卫细胞完全包围保卫细胞, 翅状, 大小不等, 与保卫细胞长轴平行。扫描电镜低倍( $\times 100$ )下角质层似条状, 但在高倍( $\times 3000$ )下角质层为鳞片状。

**2.1.4 脉序(叶结构)** 银缕梅叶脉羽状, 上面微凹, 下面突出。中脉微直, 稍有之字弯曲。侧脉(5)6~7 对, 不规则互生, 其交角为 30°~40°。基部一对近于对生, 脉基外侧裸露, 顶端直达叶缘, 也有不达叶缘成脉环, 其他各对脉均直达叶缘, 并突出成齿尖。三次脉多近似平行, 与侧脉成直角, 但基部一对侧脉外侧, 三次脉非平行, 其交角约为 60°~70°。先端可伸至叶缘成齿,



图 1 银缕梅的叶, 示叶型和脉序

Fig 1 Leaf of *Shaniodendron subaequale*, showing the shape and veining of a leaf

约2~6个,也有成脉环,其叶缘为全缘。四次脉形成网眼,边缘末次脉(边脉)为不完全末次脉。叶缘齿型为弗特吉型,也见有近似刺齿型,但尖端稍圆钝。

2.1.5 外类群的表皮结构 *F. gardenii*的表皮细胞为不规则形,垂周壁波状弯曲(图版I-3),形态特征与银缕梅很相似。柳叶水丝李的上表皮细胞不规则形、长方形,垂周壁平直,下表皮细胞不规则,垂周壁无波纹,气孔副卫细胞平列型(图版I-5,6)。杨梅叶蚊母树下表皮细胞大小不整齐,垂周壁微波状弯曲,气孔器平列型(图版I-7)。悬铃木的表皮细胞较大,不整齐,垂周壁较薄,气孔器无副卫细胞(图版I-8)。

## 2.2 叶片解剖构造(图版II-7)

叶上表皮一层,多为砖形细胞;下表皮细胞圆柱形或腊肠形,气孔器保卫细胞侧面观为翼形,上下表皮均有多细胞分叉毛。

异面叶(叶肉近轴面为栅栏组织,远轴面为海绵组织):叶肉中栅栏组织细胞平均宽度 $9.4\mu\text{m}$ ,平均长度 $17\sim 60\mu\text{m}$ ,密度为69个细胞/ $\text{mm}^2$ (平行于叶表面方向)。栅栏组织单层细胞组成。海绵组织由不规则的近等轴或长形细胞疏松排列而成,空隙面积占海绵组织面积的比例(空隙度)为45%~55%。叶片厚度 $146\mu\text{m}$ 。

叶脉维管束外围有环带状维管束鞘(图版II-4~7),鞘细胞加厚。叶脉与上表皮之间为几层不规则形薄壁细胞。

## 2.3 节和叶柄构造

叶柄维管束源于茎节中柱。节上先分出一大维管束,然后侧面再分出两个小维管束,从而形成三叶隙,三叶迹的节(图版II-1)。随着维管束向上向外分离延伸,在茎中柱与叶柄维管束之间出现芽迹,两侧各有一托叶;至叶柄与茎分离,三个维管束仍保持分离状态(图版II-2),远轴一束较大,位于中央;近轴两束较小,位于两侧。叶柄横切面为半圆形,维管束系统呈新月形。此后,侧面的两个小维管束先后与中央束合并(图版II-3,4),维管系统逐渐由马蹄形演变为圆形,叶柄横切面也变为圆形。随后,叶柄逐渐扁化,在圆形维管束侧面形成一瓣状突起,并逐渐分离,中央束形成羽状脉的中脉,侧面裂瓣形成羽状脉的先出第一侧脉(图版II-5,6);然后,以同样的方式在中央束另一侧形成后出的第二侧脉,至三脉形成以后,脉间开始有叶肉组织出现,叶柄完全转变为叶片。少数情况,第二侧脉在叶片形成以后才完全分离出来。

叶柄表皮细胞排列紧密,表皮下有数层厚角组织,其内部为基本组织。基本组织细胞含晶体,维管系统穿插其中,维管束外围有纤维包围。此外,银缕梅叶柄中时有空隙存在,但有待进一步探索其原因。

## 3. 讨 论

(1) 银缕梅的表皮细胞形状为不规则形,垂周壁有波纹,平列型气孔器,中周源发育格式。这些特征与文献报道的金缕梅亚科中无花瓣类的特征基本一致<sup>[1,2]</sup>,从本文的研究结果来看,虽然银缕梅的叶表皮细胞纹饰与 *F. gardenii* 很相似,与柳叶水丝李和杨梅叶蚊母树不同,但由于叶表皮细胞纹饰在同一属内有几种类型<sup>[2]</sup>,因此,根据这些特征不能判断银缕梅属属于弗特吉族还是蚊母树族的标准,而只能作为鉴定种的依据。

(2) 金缕梅亚科无花瓣类的叶齿型有两种类型<sup>[1]</sup>;狭义的弗特吉族为弗特吉型,蚊母树族

为非典型弗特吉型。前者为羽状脉的2级侧脉在叶缘呈弯曲状,后者为羽状脉的2级侧脉在叶缘直伸,银缕梅的齿型为弗特吉型,从这一特征看,该属靠近狭义的弗特吉族。

(3) Metcalfe 和 Chalk (1957)记录了金缕梅科叶片栅栏组织层次<sup>[10]</sup>。下列各属有一层栅栏组织:*Corylopsis*, *Disanthus*, *Fothergilla*, *Hamamelis*, *Parrotia*;另一些属具有两层栅栏组织:*Altingia*, *Distylium*, *Eustigma*, *Loropetalum*, *Sycopsis*。方炎明\*在金缕梅科14属26种植物的比较研究中证实了 Metcalfe 和 Chalk 的结论,并发现一个属中不同种的栅栏组织层数是一致的,如 *Distylium* (5种)和 *Sycopsis* (2种)均有两层栅栏组织。金缕梅亚科中无花瓣类<sup>[9,11]</sup>,可分为狭义的弗特吉族(包括 *Fothergilla*, *Parrotia*, *Parrotiopsis* 3个属)和蚊母树族(包括 *Distylium*, *Sycopsis* 等5个属); Endress(1989)将上述8个无花瓣的属合并为广义的弗特吉族。虽然 Endress 和 Bogle 等均未考虑栅栏组织在该科分类中的意义,Endress 并声称得到了 *Parrotia* 和 *Sycopsis* 的人工杂种<sup>[12]</sup>,但这一特征的确在各属中呈现有规律的变异,特别在无花瓣类中。狭义的弗特吉族的属具有一层栅栏组织,而属于蚊母树族的属则具两层栅栏组织。银缕梅有一层栅栏组织,与狭义的弗特吉族一致。事实上,据 Bolge 记载<sup>[9]</sup>, Hallier (1903)根据 *Distylium* 和 *Sycopsis* 两属具有两层栅栏组织,而成立了蚊母树族。在地理分布上,狭义的弗特吉族分布在北纬 30°以北,从美国东南部到欧亚大陆的阿富汗、巴基斯坦和伊朗北部及阿塞拜疆南部,生活型为落叶的灌木或小乔木;蚊母树族则主要分布在北纬 30°以南,集中分布在亚洲东南部、中美及墨西哥,生活型为常绿乔木或灌木。因此,北部落叶的类型与一层栅栏组织相关,南部常绿的类型与两层栅栏组织相关,代表了两种适应和进化的方向。作者认为,两个族的成立是恰当的,栅栏组织特征可以作为两族划分的重要依据之一,银缕梅可以归入狭义的弗特吉族。

(4) 茎-节-叶连接处的维管束变化被认为具有重要的系统学意义<sup>[13]</sup>。现已知有3种基本的节部结构模式<sup>[6]</sup>,即三叶隙与三叶迹的节,单叶隙与单叶迹的节以及多叶隙与多叶迹的节。尽管有关金缕梅科节、叶柄和叶基的维管束结构的报道较多,并且研究的种系也不少<sup>[14,15]</sup>,但这些报道对茎-节-叶的维管束连接的认识是不全面的,要么强调茎节,要么强调叶柄与叶基。迄今为止,只有两篇报道<sup>[3,6]</sup>,分别对 *Mytilaria laosensis* 和 *Disanthus cercidifolius* subsp. *longipes* 两个分类群进行了全面的研究。银缕梅茎-节-叶的维管束格局具有双子叶植物的典型特征:维管束由分离到合生,由合生再到分离。但应当看到其自身特点,即合并过程和分离过程各自都不是同时进行的,而是先后合并或先后分离,这反映出其发育上的独特性,本文称其为续次合并或续次分离。结合其羽状脉序的基部两枚侧脉相当靠近,与中脉一起,如同三出,反映出三出脉与羽状脉的过渡性。银缕梅的上述结构显然不同于双花木属<sup>[3]</sup>和壳菜果属<sup>[6]</sup>。双花木属具多叶隙与三叶迹的节,在叶柄中维管束合并,在叶基又同时分出5条脉。而壳菜果属则具多叶隙与多叶迹的节,隙与节的数目多达12,在叶柄中部维管束合并,并在叶基同时分出5条脉。因此,这在一定程度上说明:金缕梅科茎-节-叶结构模式可能有许多类型,在论证亚科间及该科与近缘科的关系方面,具有潜在的重要系统意义。

\* 方炎明. 我国金缕梅科叶部微形态的研究. 南京林业大学硕士论文. 1988.

## 参 考 文 献

- 1 李浩敏, Hickey L J. 金缕梅科(广义)的叶结构及分类. 植物分类学报, 1988, 26(2): 96~110.
- 2 潘开玉, 路安民, 温 洁. 金缕梅科(广义)的叶表皮特征. 植物分类学报, 1990, 28(2): 10~26.
- 3 Pan K Y, Lu A M, Wen J. A systematic study on the *Disanthus* Maxim. (Hamamelidaceae). Cathaya, 1991, 3: 1~28.
- 4 方炎明. 我国金缕梅科叶部微形态的研究: 气孔器的表面微形态. 南京林业大学学报, 1990, 14(4): 30~35.
- 5 方炎明, 樊汝汶. 中国金缕梅科叶表皮毛的变异与演化. 植物分类学报, 1993, 31(2): 147~152.
- 6 Bogle A L. Multilacunar nodal anatomy in *Mytilaria* (Hamamelidaceae). J Arnold Arb, 1990, 71: 111~118.
- 7 Charlton W A. The rotated-lamina syndrome. 5. Partial lamina rotation and related features in Hamamelidaceae. Can J Bot, 1993, 72: 626~634.
- 8 邓懋彬, 魏宏图, 王希冀. 银缕梅属——中国金缕梅科一新属. 植物分类学报, 1992, 30(1): 57~61.
- 9 Bogle A L. Floral morphology and vascular anatomy: the apetalous genera of Hamamelidaceae. J Arnold Arb, 1970, 51(3): 310~363.
- 10 Metcalfe C R, Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Vol. 1, London: Clarendon Press. 1957. 587~593.
- 11 Bogle A L, Philbrick C T. A Generic atlas to Hamamelidaceae pollen. Contributions of the Gray Herbarium, 1980, 210: 29~103.
- 12 Endress P K. A suprageneric taxonomic classification of the Hamamelidaceae. Taxon, 1989, 38(3): 371~376.
- 13 Howard R A. The Stem-node-leaf continuum of the Dicotyledoneae. In: Metcalfe C R, Chalk L ed. Anatomy of the Dicotyledons, ed. 2. Vol. 1, London: Clarendon Press. 1979. 76~86.
- 14 Sinnott E W. Investigations on the phylogeny of the angiosperms. I. The anatomy of the node as an aid in the classification of angiosperms. Amer J Bot, 1914, 1: 303~322.
- 15 Sinnott E W, Bailey I W. Investigations on the phylogeny of the angiosperms. 3. Nodal anatomy and the morphology of stipules. Amer J Bot, 1914, 1: 441~453.

## 图版说明 Explanation of Plates

## 图版 I

1, 2. 银缕梅叶上表皮和下表皮结构; 3, 4. *Fothergilla gardenii* 叶上表皮和下表皮结构; 5, 6. 柳叶水丝李叶上表皮和下表皮结构; 7. 杨梅叶蚊母树的下表皮结构; 8. 悬铃木的下表皮结构。

## Plate I

1, 2. Architecture of upper and lower epidermis in *Shaniodendron subaequale*; 3, 4. Architecture of upper and lower epidermis in *Fothergilla gardenii*; 5, 6. Architecture of upper and lower epidermis in *Sycopsis salicifolia*; 7. Architecture of lower epidermis in *Distylium rancemosum*; 8. Architecture of lower epidermis in *Platanus acerifolia*.

## 图版 II

1~6. 银缕梅节至叶柄先端的横切面; 7. 银缕梅叶片中脉横切面。

## Plate II

1~6. Transverse section from node to petiole apex of *Sh. subaequale*; 7. Transverse section of leaf midrib in *Sh. subaequale*.

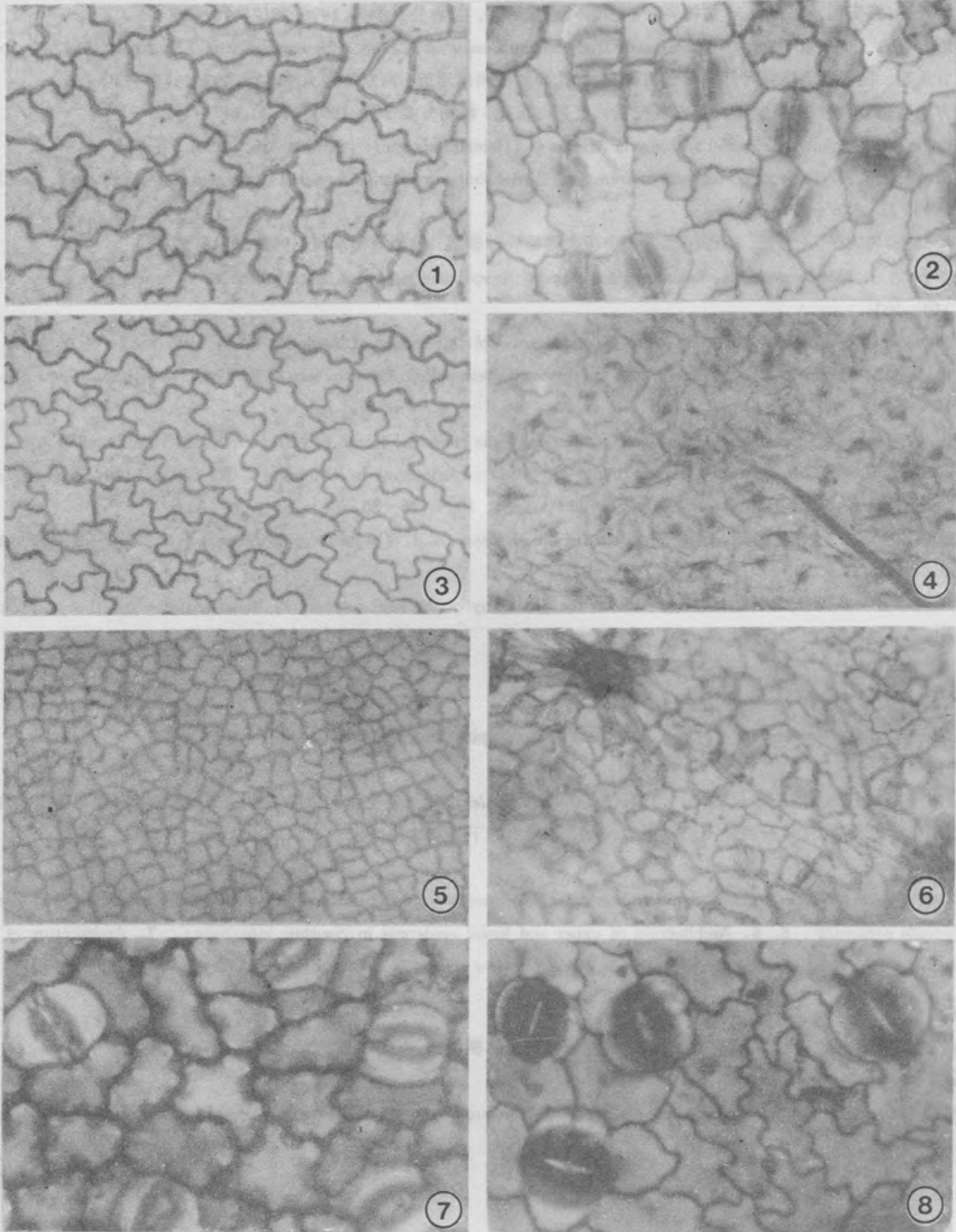
(责任编辑: 许定发)

方炎明等:银缕梅叶器官的宏观与微观结构及系统意义

图版 I

Fang Yan-Ming *et al*: Macro- and micro-structure of leaves in *Shaniodendron subaequale* with consideration of its phylogeny

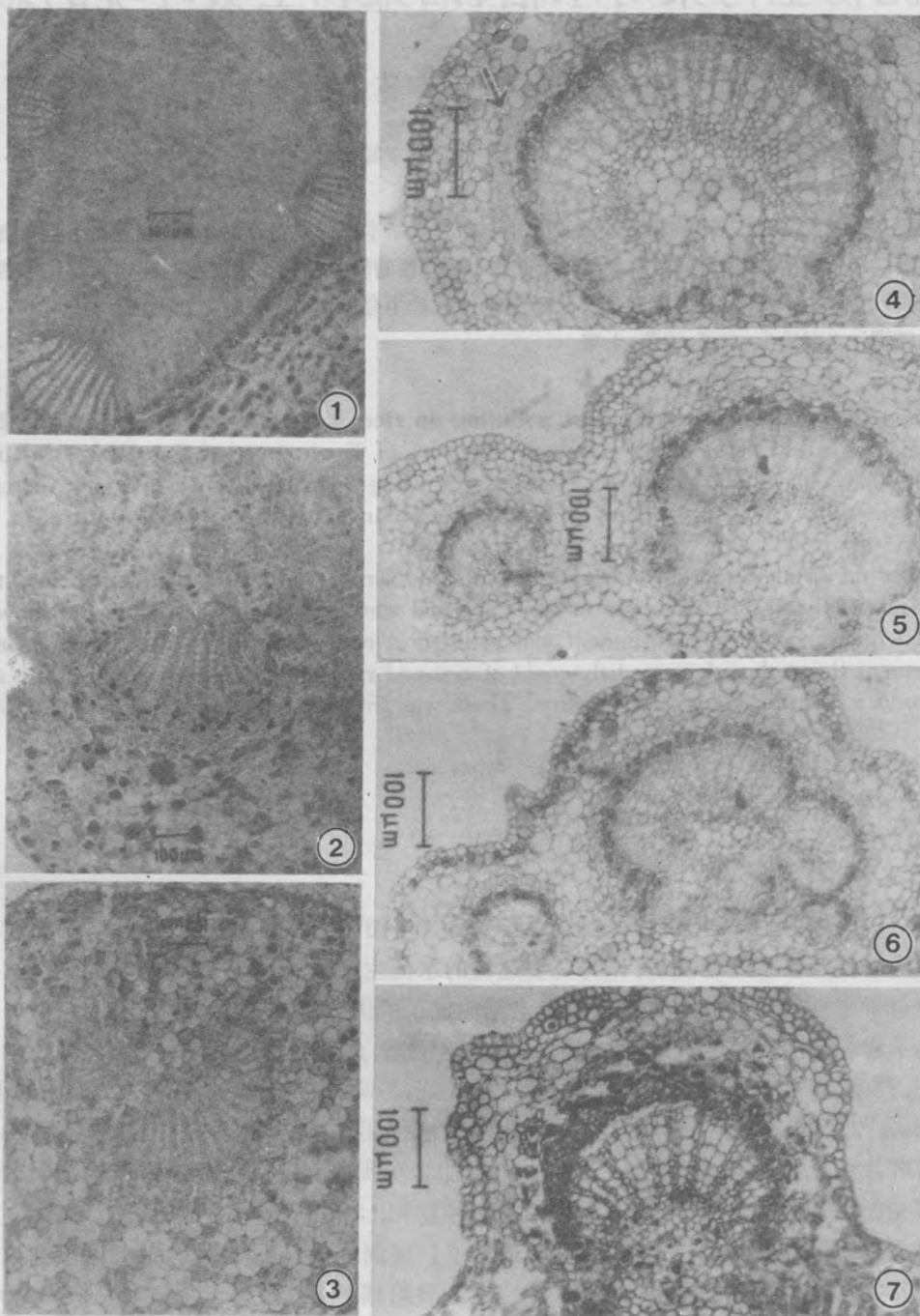
Plate I



See explanation of the end of text

### 方炎明等:图版 II

Fang Yan-Ming *et al*: Plate II



See explanation of the end of text