

昆栏树目植物的研究*

陈桂珠

(环境科学研究所)

摘 要

对中国和东亚特有的昆栏树目4个单种或寡种科,即昆栏树科 *Trochodendraceae*、水青树科 *Tetracentraceae*、云叶科 *Eupteleaceae* 和连香树科 *Cercidiphyllaceae* 经过形态学、木材解剖学和花粉学研究,认为昆栏树植物不是直接衍生于木兰植物。昆栏树植物和木兰植物同是被子植物最原始的类群,起源于共同的祖先并一开始就沿着各自路线演化发育。昆栏树植物同样不能纳入金缕梅目,金缕梅目是昆栏树植物演化干线上演发出来的,并进一步演发出“茱萸花序类”。木兰植物作为一个亚纲 *Magnoliidae*,与其平行发展的是昆栏树亚纲 *Trochodendridae* 而不是金缕梅亚纲 *Hamamelididae*。

关键词 昆栏树目,木兰目,金缕梅目,系统演化

关于被子植物起源和系统发育研究方面,学者们对昆栏树目 *Trochodeodrales* 植物的兴趣不亚于木兰目 *Magnoliales*。Takhtajan 认为昆栏树目介于木兰目和金缕梅目 *Hamamelidales* 之间,而更接近于金缕梅目,这就是说昆栏树目来自木兰目,并向前发展出金缕梅目。但这群植物在起源上是否来自木兰目,在系统上是否纳入金缕梅目,仍然值得认真探讨。

1 材料和方法

1.1 材 料

所检查的昆栏树科、水青树科、云叶科和连香树科共60多号腊叶标本均为中山大学生物学系植物标本室所收藏。叶和花粉的材料大多数为腊叶标本。水青树花的材料为四川高宝莼赠送。昆栏树、水青树、云叶科3个科的木材标本为北京林科院成俊卿赠送;连香树木材为四川森林勘察队杨钦周赠送。此外向华南农业大学林学系借了一批昆栏树、连香树以及木兰科、金缕梅科的木材切片供观察参考用。

1.1.1 叶柄和叶片的石腊切片材料 水青树属 *Tetracentron sinense* Oliv. (Gao—315) (Xang—111), 四川。云叶属 *Euptelea pleiosperma* Hook. f. et Thoms. (Gao—316), 四川。连香树属 *Cercidiphyllum Japonicum* Sieb. et Zucc. Var *sinense* Rehd. et Wils. (Gao—315), 四川。

1.1.2 花粉形态研究材料 昆栏树属 *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc. (J. Ohwi—2002), 台湾。水青树属 (Gao—312), 四川。云叶属 (148276), 四川。

1.1.3 花的维管系统研究材料 水青树属 (Gao—312), 四川。

本文修改稿于1987年12月收到

• 张宏达教授指导, 俞诚鸿、何天相先生指导木材解剖实验

1.1.4 木材解剖材料 昆栏树属(W 4876), 日本Kyushu, 水青树属(W 11254), 四川大渡河。领春木属 *Euptelea pleiosperma* (w 8603), 四川北部, 连香树属(Yang—80.6), 四川 天峨。

1.2 方法

叶材料用石蜡切片法, 切片厚度为8—9 μm 。用番红—固绿对染法染色, 中性树脂封片。花的连续切片方法相同。观察叶片气孔的材料用离析液泡渍^[1]后用自来水洗干净, 用甲基绿染色, 甘油胶封片。花粉观察材料用醋酸酐分解法^[2]处理, 供电子显微镜扫描观察或封存固定片之用。花的维管系统的观察材料用5%的氢氧化钠溶液泡渍10—15天, 待花各部均呈透明状态, 用1%番红染色观察^[1]。

木材切片材料按常规木材切片法^[1]处理切片, 厚度为14至16甚至20 μm 。测量管状分子长短所用的离析材料, 煮去软化剂投入离析液泡渍24小时以上, 视离析程度便可洗净染色、捣散, 供观察或封存成固定片^[1]。

2 研究结果与讨论

2.1 昆栏树目与木兰目的关系

Benthum和Hook(1862)、Hutchinson(1932、1959、1964)和Engler(1964)把昆栏树目各科放在木兰目。Cronquist(1968)和Takhtajan(1969, 1980)虽然没有把它们放木兰目, 但认为它们来自木兰目。

昆栏树目和木兰目虽都属原始的被子植物, 形态学上大体相似的特征是大多数为高大木本植物; 单叶互生; 多心皮且离生, 保留原始大孢子叶对折且部分分离; 花柱未完全分化且有下延柱头的形态结构; 胚小而胚乳丰富; 果实属原始类型。具有较原始的次生木质部。染色体形态和数目都比较接近。但这两大类群之间有很大的差别。

木兰目植物的花是向着结构复杂化和花的各部数目减少的方向演化; 花被从不分化花萼花瓣到分化成花萼花瓣; 雄蕊从花丝花药不明显分化到明显分化; 心皮从无花柱到分化花柱并再分化出明显的花柱和柱头。其次是原始类型的单生花大而显著, 多数芳香, 虫媒。花各部数目较多, 大多数螺旋着生花轴上, 少数轮状着生。叶全缘, 简单羽状脉, 革质, 有特殊的球状分泌细胞。花粉一般单沟或单沟花粉系统发育饰变型。

而昆栏树目植物的花演化方向是朝着简化和风媒方向发展: 花被从单被到无被; 花序向蕁荑花序发展; 同时花极小, 无色, 无香, 花各部数目较少到定数, 均轮状着生于花托上; 均组成花序; 雄蕊已分化出纤细的花丝和花药。叶除昆栏树保留羽状脉、革质外, 已出现掌状脉、纸质叶; 均具锯齿状边缘; 除水青树叶肉有管状分泌细胞外均无分泌细胞。花粉三沟(图版—1)。总之, 昆栏树目植物在长期的历史发展过程中获得了较木兰目高级的形态特征, 并且与之有不同的演化倾向。

解剖学上, 昆栏树目植物具有现存被子植物甚至比现存裸子植物还要原始的结构。昆栏树和水青树的木材构造为该目最原始的类型。它们的次生木质部早材管胞具典型梯状具缘纹孔, 管胞壁薄(2~8 μm), 直径小于50 μm (图版—3)。这种管胞占了生长轮的大部分, 通过过渡型过渡到只有少部分的有圆形具缘纹孔的管胞(图版—2)。薄壁组织均为星散型。(见图版—4)。而木兰目中木材构造最原始的林仙科 *Winteraceae*

中, *Illicium* 具导管的木质部无疑要比昆栏树、水青树进化, 就是 *Drimys* 和 *Zygoxylum* 的无导管木质部构造也要比它们进化。 *Drimys* 和 *Zygoxylum* 的木质部有明显消失的梯状纹孔式的倾向^[4]。 *Drimys* 的管胞中出现偶然梯状纹孔式^[4]。可见, 梯状具缘纹孔管胞在两个目的原始种类中出现的频率显然是昆栏树和水青树大于 *Drimys* 和 *Zygoxylum*。 *Drimys* 管胞壁厚 (7~9 μm), 直径48~90 μm, 具圆形具缘纹孔。轴向薄壁细胞星散, 有时轮界型^[6]。从管胞和薄壁组织系统演化的观点看, 昆栏树和水青树的木材构造要比 *Drimys* 和 *Zygoxylum* 原始。昆栏树和水青树木材解剖提出一个有趣的问题, 就是早材管胞 (4~4.5 mm 和 3.5~3.8 mm) 比晚材管胞 (3~3.5 和 2.5~2.7 mm) 长, 早材管胞保持了裸子植物的特征, 晚材管胞保持了阔叶树的特征, 反映了这些植物在演化上介于裸子植物与被子植物之间。

昆栏树目中具导管的云叶科和连香树科的木材构造与木兰目中原始的具导管的木兰科比较, 云叶和连香树导管分子长0.1~1.4 mm; 管孔小, 直径为16~80 μm; 壁薄, 厚度3~4 μm, 数量极多, 每平方毫米125~250个; 管孔形状一般多角形, 单生(图版一5); 具非常倾斜的梯状穿孔板, 横纹密而细(图版一6), 一般30~40多条, 至少13条, 多至70多条。纤维具厚壁窄腔, 在生长轮界上常扁平(图版一5)。射线异形I型(图版一7), 高至200个细胞4 mm, 宽至10个细胞120 μm。轴向薄壁组织呈星散型, 量少。(图版一8)。而木兰科等的导管分子比较短, 为0.8~1.1 mm; 管孔大至很大, 直径47~240 μm; 壁厚度为3~5 μm; 管孔数量多, 每平方毫米5~100个, 一般40个左右; 管孔形状少数为多角形, 多数为卵形至圆形, 单生或管孔链; 穿孔板梯状至单穿孔, 横纹具宽隙, 一般4~10条, 多至20条。纤维具中等厚壁和中等宽的腔, 在生长轮界上无扁平。木射线异形I型到异形II型, 有同形的倾向, 高至15~40个细胞, 低于1 mm; 宽1~3个细胞10~30 μm。轴向薄壁组织轮界型。从上面的比较和根据导管系统发育的观点^[6], 可见木兰科的木材构造比云叶科和连香树科进化。

形态学和解剖学特征的比较揭示出木兰目和昆栏树目之间的差异, 反映了它们之间系统演化的趋异性: 在漫长的历史发展过程中, 一个保持着外部形态的原始性而内部结构得到了发展, 另一个外部形态得到较高的特化而内部结构保持古老的特征。所以昆栏树目植物不能放在木兰目。

植物的各种器官的演化不是同步的而是以不同的速率演化的, 所以两个目的植物的外部形态与内部结构的演化水平不一样。对于特殊的昆栏树目植物, 要说明它的系统演化, 采用内部结构特征的证据更为可靠。从木质部古老特征看, 它是现存被子植物中最原始的类群。昆栏树和水青树次生木质部具梯状具缘纹孔不是圆形具缘纹孔联合的结果, 更不是“导管退化”的产物, 而是直接从具梯状具缘纹孔管胞的祖先遗传下来的^[4]。它完全不像针叶树的次生木质部, 而与某些蕨类和古老的裸子植物相似。木兰植物虽然也保留下现存被子植物中古老的外部形态特征, 但它的次生木质部已出现了中等长的导管分子, 甚至在一些进化种类中出现了单穿孔。此外, 木兰科的解剖的复杂性, 子房有下位的倾向, 均已说明木兰目植物已进入了比昆栏树目稍高的演化水平。从管胞和导管分子系统进化的观点和内部结构特征在系统发育研究中的可靠性看, 说“昆栏树目来自木兰目”就等于颠倒了管状分子系统演化的顺序。

2.2 昆栏树目与金缕梅目的关系

Hallier(1903)把昆栏树目4个科全归金缕梅目。McLaughlin^[6]、Cronquist^[8]建议把云叶科和连香树科放金缕梅目。唐耀^[9]从木材解剖特征考虑把连香树科加入金缕梅目。从总的来说,金缕梅植物与昆栏树植物有许多相似性,特别是在朝着花的简化和风媒传粉方向演化上是一致的。金缕梅目中与昆栏树目植物有显著相似性的植物算是金缕梅科。金缕梅科植物的叶普遍存在厚壁异细胞,相似于昆栏树植物。金缕梅植物具掌状脉、边缘具腺状锯齿、有托叶,使人想起水青树和连香树。种子具翅的也与连香树相似。金缕梅科花粉大多数具三沟,具颗粒状沟膜,外壁具网状雕纹,大致与昆栏树目植物的花粉相似。特别是昆栏树属与金缕梅科的 *Disanthus* 的花粉相类似。金缕梅科的木材构造也大体与连香树科相似。

但金缕梅科植物与昆栏树目各科植物之间亦有很大差别:金缕梅科染色体 $n = 12$, 而昆栏树科和水青树科 $n = 20$ 、云叶科 $n = 14$ 、连香树科 $n = 19$ 。金缕梅科叶气孔为茜草科型,而昆栏树目各科的气孔均为毛茛型(图版—9)。更主要的是金缕梅科植物形态特征具多样性,有比昆栏树目更原始的特征,也有比它们更进化的特征。如由单花过渡到花序的双花木的原始花序,与昆栏树各科植物的花序均不同。而金缕梅科的头状花序又比后者进化。金缕梅科的单被花和无被花可以说与昆栏树目相似,但它的异被花显然比昆栏树目原始。它的除下位之外的周位或半上位雄蕊、半下位的子房和复合的2心皮的雌蕊以及蒴果均比昆栏树目进化。昆栏树目多云叶科叶的上表皮脉具简单表皮毛外均无毛,而金缕梅科植物叶普遍具有丛生或簇生毛。虽说金缕梅科木材构造与连香树科相似,但它的木材中有些种类具分泌沟,梯状穿孔板的横沟少于连香树:前者一般少于20条并结网状,穿孔板特别圆;后者阶状穿孔一般30至40条,多到70条,板长圆形并具缘。连香树科木射线为异形I型;金缕梅科有异形II A、B型和III型,稀I型。连香树科的轴向薄壁组织呈星散型,贫乏;金缕梅科轴向薄壁组织呈星散型,但发达且傍管而生。

既然昆栏树目各科与较为接近的金缕梅科有如此大的差别,所以云叶科、连香树科或是整个目似应不放在金缕梅目为恰当。许多人认为金缕梅目植物直接从昆栏树目发展出来,从上面的比较中可以看出这种可能性不大。虽然这个目在许多方面同昆栏树目有联系,但即使是昆栏树目中最原始的昆栏树科,花的形态特征、花序等也要比金缕梅目中的原始类型进化。因此只能解释为金缕梅目与昆栏树目是同一演化干线上的不同类群,只是金缕梅目的演化幅度大些。在这条演化干线上由金缕梅目进一步演发出茱萸花序类。这条演化路线上的产物不应该是金缕梅亚纲^[10,11],更恰切地说,应该是昆栏树亚纲 *Trochodendridae*。这一解释有化石记录支持。

3 小 结

3.1 昆栏树目虽然有比木兰目稍进化的外部形态特征,但昆栏树目有比木兰目原始而古老的次生木质部构造及不迟于木兰目的地质记录史。所以昆栏树目各科不能放在木兰目。根据内部结构特征在系统发育中比外部形态相对稳定的原则,昆栏树目在系统发育中比木兰目要古老。过去一贯公认的“昆栏树目来源于木兰目”的结论过于牵强。

3.2 金缕梅目虽然有许多结构特征相似于昆栏树目植物,但也存在许多重要的差异性:

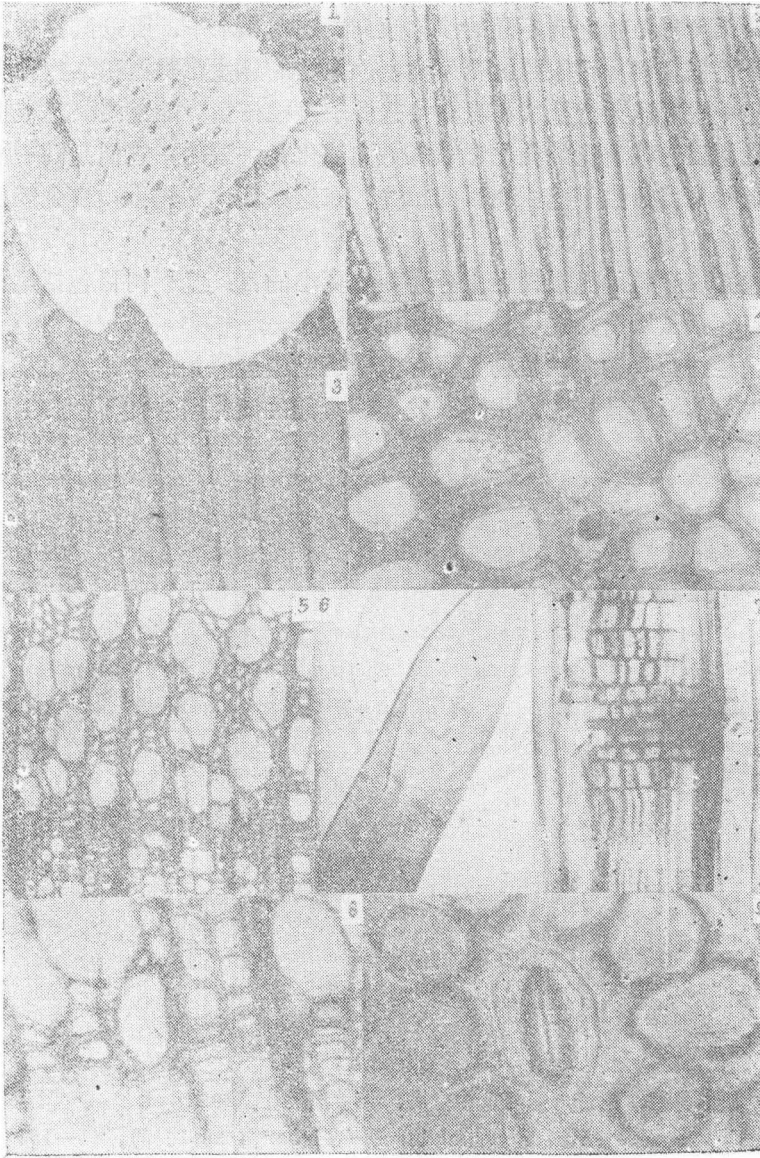


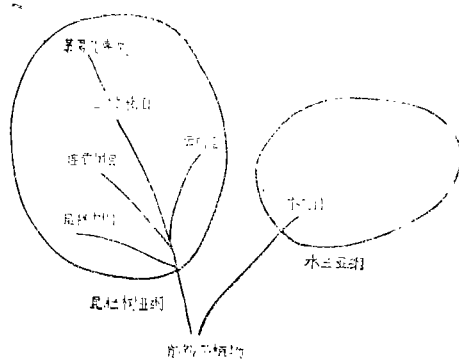
图 版 (本图版为原图片大小的2/3)

1. 昆栏树的花粉. 700×
2. 昆栏树木材弦切面, 示早材梯状具缘纹孔通过过渡类型至圆型具缘纹孔. 150×
3. 昆栏树早材径切面, 示梯状具缘纹孔. 400×
4. 昆栏树木材横切面, 示呈散型薄壁组织(射线旁). 1200×
5. 连香树木材横切面, 示管孔多角形; 轮界上纤维厚壁、平扁, 窄腔. 300×
6. 领春木木材离析片, 示非常倾斜的梯状穿孔板. 500×
7. 连香树木材径切面, 示异形射线. 300×
8. 连香树木材横切面, 示呈散型薄壁组织(在轮界上). 600×
9. 领春木叶表皮离析材料, 示毛茛型气孔. 1600×

它有比金缕梅目更原始或更进化的特征;反之后者也有比前者更原始或更进化的特征。反映出这两大类群植物之间不同的演化倾向、速率和水平。所以昆栏树目植物不能放在金缕梅目。根据金缕梅目原始的花序类型、原始的异被花类型和某些种类的典型虫媒花习性,过去一些人认为“金缕梅目直接来源于昆栏树目”的说法缺乏根据。只能说金缕梅目与昆栏树目在朝着花的简化和风媒方向演化是一致的,它们是同一演化路线上的不同类群。金缕梅目衍生于昆栏树目的祖先。在这条演化路线上,由金缕梅目衍发出茱萸花序类。

3.3 原来包括4个科的昆栏树目应分为3个更小的目:昆栏树目包括昆栏树科和水青树科,云叶目包括云叶科,连香树目包括连香树科。

3.4 设想昆栏树植物和木兰植物是现存被子植物中最原始的类群,可能来自共同的祖祖先,并很早就沿着各自的演化路线发展。可能的演化路线如下图:



参 考 文 献

- [1] 郑国锷, 生物显微技术, 人民教育出版社, 1978
- [2] G 额尔特曼, 花粉形态与植物分类, 科学出版社, 1962
- [3] Bailey I W et al., *Journal Arnold Arbor.*, 26(1945), 143—154
- [4] Metcalfe C R et al., *Anatomy of the Dicotyledons*, Vol. 1, Oxford at the Clarendon Press, 1957
- [5] McLaughlin R P, *Trop. Woods.*, 34(1933), 3—32
- [6] 喻诚鸿, 植物学报, 1954, 2
- [7] Thompson W P et al., *Mem. N. Y. Bot. Gdn.*, 6(1916), 27—32
- [8] Cronquist A, *The Evolution and Classification of Flowering Plants*, Nelson London, 1968
- [9] 唐耀, 云南热带亚热带木材, 科学出版社, 1973
- [10] Takhtajan A, *Flowering plants; origin and Dispersal*, Oliver and Boyd, Edinburgh, 1969
- [11] Takhtajan A, *The Botanical Review*. 46(1980), 3

A Study on Plant *Trochodendrales*

Chen Guizhu*

Abstract

The order *Trochodendrales* consists of four families, *Trochodendraceae*, *Tetracentraceae*, *Eupteleceae*, and *Cercidiphyllaceae*. Having studied on morphology, wood anatomy, and pollen morphology, the order *Trochodendrales* dose not be considered derived from *Magnoliales* directly, and belonged in *Magnoliales* or *Hamamelidales*. It is only to say that *Trochodendrales* and *Magnoliales* may be the most primitive groups of living angiosperms and have a common origin, and at the very beginning they went different ways and had evolved and developed along each own way. *Hamamelidales* may be derived from the ancestry of *Trochodendrales* and may have a similar evolutionary level with that. They further derived the "amantiferous". *Trochodendrales* may be revised into *Trochodendrales*, *Cercidiphyllales*, and *Eupteleales*. If *Magnoliales* can be known as *Magnoliidae*, those parallel developed can also be known as *Trochodendridae*, not *Hamamelididae*.

Keywords *Trochodendrales*, *Magnoliales*, *Hamamelidales*, systematic evolution

* Research Institute of Environmental Sciences