

栲属 11 种植物次生木质部附物纹孔的电镜观测

许贤书¹, 张万超¹, 郭素枝², 辛桂亮¹, 薛秋华¹, 叶露莹¹, 邓传远^{1*}

(1 福建农林大学 园林学院, 福州 350002; 2 福建农林大学 生命科学学院, 福州 350002)

摘要:应用扫描电镜对栲属 11 种植物次生木质部导管附物纹孔的分布和形态进行了详细的观察, 应用 Carnoy 2.0 软件和扫描电子显微镜采集的照片, 测定了附物纹孔丰富度指标和纹孔数量特征指标。电镜观察表明, 栲属 11 种研究植物次生木质部导管分子侧壁附物纹孔的分布和形态变化较大, 附物纹孔丰富度指标的统计描述进一步证实附物纹孔的分布变化大; 3 个附物纹孔丰富度指标分别与管间具缘纹孔数量特征指标的逐步回归分析表明, 导管侧壁附物纹孔丰富度 2 个指标, 即导管外纹孔口附物频率与导管纹孔腔附物频率随纹孔口面积百分比的增大而增大, 推测栲属植物附物纹孔丰富度与纹孔几何构造及数量特征有关。研究认为, 附物纹孔在栲属植物稳定存在, 是可界定栲属植物的木材解剖性状。

关键词:栲属; 附物纹孔分布; 附物纹孔形态; 附物纹孔丰富度; 纹孔数量特征

中图分类号: Q944.55

文献标志码: A

SEM Observations and Measurements on Vestured Pits of Secondary Xylem in 11 Species of Genus *Fraxinus*

XU Xianshu¹, ZHANG Wanchao¹, GUO Suzhi², XIN Guiliang¹,
XUE Qiuhua¹, YE Luying¹, DENG Chuanyuan^{1*}

(1 College of Landscape Architecture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2 College of Life Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: The distribution and micromorphology of vestured pits in secondary xylem of eleven species representing genus *Fraxinus* were investigated in details by means of SEM. Richness indexes of intervacular vestured pits and quantitative features of the bordered pits were measured on SEM images using software Carnoy 2.0. Scanning electron microscopy illustrates that vestured pits in the vessel elements of secondary xylem of studied species varied considerably in distribution and micromorphology, and the statistic description of richness indexes further confirmed the great variable distribution of vestured pits. Stepwise regression analysis between respective richness indexes and quantitative features of the bordered pits indicated that 2 out of 3 richness indexes including frequency of vestured vessel outer aperture and frequency of vestured vessel pit chamber increased significantly with increasing Fap (aperture fraction), suggesting that richness of vestured pits was correlated with geometric structure of the bordered pits. It can be inferred that consistent occurrence of vestured pits in genus *Fraxinus* from the common presence of the vestured pits in studied species. Therefore, the occurrence of vestured pits can delimit the genus *Fraxinus*.

Key words: *Fraxinus*; distribution of the vestured pits; micromorphology of vestured pits; richness of vestured pits; Quantitative characteristics of pits

收稿日期: 2013-12-23; 修改稿收到日期: 2014-03-21

基金项目: 福建省教育厅项目 (JB09295, B11041)

作者简介: 许贤书 (1967—), 男, 硕士, 主要从事园林植物分类与系统演化研究。E-mail: fjxxs@126.com

* 通信作者: 邓传远, 博士, 副教授, 主要从事园林植物分类与系统演化研究。E-mail: dengchuanyuan@163.com

附物是次生木质部组成分子次生壁内表面分枝或形状不规则的细小突起,附物常分布于内外纹孔口或纹孔室构成附物纹孔^[1]。因为一些单系的目或科所包括的植物都具附物纹孔而呈现出高度同质性,木材系统解剖学家认为附物纹孔在界定一些高等级分类群具有重要的意义^[2-7]。木犀科梣属植物具有附物纹孔已有报道^[8-9],但过去的报道倾向于附物纹孔的有无,对附物纹孔的形态变化研究较少,且对附物纹孔形成的内在结构影响因素的研究还未报道。本研究主要对木犀科梣属 11 种植物次生木质部附物纹孔的分布、形态及丰富度进行观测,旨在对木犀科梣属分类群附物纹孔的同质性程度作出准确判断,为木犀科梣属植物系统演化,附物纹孔的功能及影响其形成的因素等基础问题提供基础数据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

实验材料包括木犀科梣属 11 种植物,研究植物种类、采样地点等详见表 1。凭证标本存放在福建林学院标本室(FJFC)。郑清芳和郑世群老师对研究植物的种类进行鉴定。

研究植物的学名和中文名称主要依据中国植物物种信息数据库,并参考《福建植物志(第 4 卷)》,但国外引种植物尖果白蜡、披针叶白蜡依据的是植物园标示牌上的信息。由于 Baas^[9]对木犀科各属的木材解剖特征界定有详细描述,本研究发现 2 种引种植物的木材解剖特征能分别对应 Baas 等^[9]关于梣属植物的木材解剖特征,因此,这 2 种植物也保留在本研究中。

每种植物取 4 年生(依据生长轮判断),直径约 1.0~1.5 cm 的枝条 3 份,FAA 固定。

1.2 样品的制备与扫描电镜观察

电镜观察样品的制备按照 Jansen 等^[10]的方法进行,考虑到数量特征统计的代表性和附物纹孔分布的复杂性,每种植物采集的 3 个枝条分别制样,共 33 个样品进行切片,切片经 20%次氯酸钠漂洗 2 h(清洗假附物纹孔,防止观察受干扰)后,酒精系列脱水,自然干燥后喷金,在扫描电镜(JSM-5310LV)下观察附物和附物纹孔的形态并拍照。

1.3 数量特征的测量与统计

电镜观察随机采集的照片在电脑中应用 Carnoy 2.0 软件进行附物纹孔等数量特征的测量。数量特征的种间变动用可塑性指数(Plasticity index,PI)参考 Ashton 等^[11]的计算公式:

$$PI=1-x/X$$

式中, x 为最小平均值, X 为最大平均值。

1.4 术语

1.4.1 形态特征术语 本文所用木材解剖结构形态术语根据国际木材解剖学家协会制定的多国文字木材解剖学名词汇编^[1]、Jansen 等^[4-5]的论文及 Carlquist^[3]的专著等提出的标准。附物纹孔的形态分类按照 Ohtani 等^[12]提出的分类。Ohtani 等^[12]根据附物的微形态和分枝状况把附物分为 15 类,本研究仅观察到其中的 5 类,它们是:类型 1:点状附物(Type 1:Dot-shaped or Conical vesture,缩写为 T1);类型 2:块状附物(Massive vesture,缩写为 T2);类型 3:棒状附物(Rod-shaped vesture,缩写为 T3);类型 4:叉状附物(Forked vesture,缩写为 T4);类型 5:小的不规则分枝附物(Irregular small branched vesture,缩写为 T5)。

1.4.2 附物纹孔丰富度数量特征计算方法 应用下列 3 个频率指标来描述附物纹孔的丰富度。即:

表 1 研究材料及采样地点
Table 1 Source of materials

编号 Code	分类群 Taxon	采集地 Locality	凭证标本 Voucher
1	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i> Roxb.	福建南平 Nanping, Fujian	邓传远 (C. Y. Deng) 0810010 (FJFC)
2	光蜡树 <i>F. griffithii</i> C. B. Clarke	福建南平 Nanping, Fujian	邓传远 (C. Y. Deng) 0810006 (FJFC)
3	湖北梣 <i>F. hupehensis</i> S. Z. Qu, C. B. Shang & P. L. Su	北京植物园 Beijing Botanical Garden	邓传远 (C. Y. Deng) 0910001 (FJFC)
4	苦枥木 <i>F. insularis</i> Hemsl.	福建南平 Nanping, Fujian	邓传远 (C. Y. Deng) 0810011 (FJFC)
5	针叶白蜡 <i>F. lanceolata</i> Borkh	北京植物园 Beijing Botanical Garden	邓传远 (C. Y. Deng) 0910003 (FJFC)
6	水曲柳 <i>F. mandshurica</i> Rupr.	北京植物园 Beijing Botanical Garden	邓传远 (C. Y. Deng) 0910004 (FJFC)
7	庐山梣 <i>F. mariesii</i> Hook. f.	福建南平 Nanping, Fujian	邓传远 (C. Y. Deng) 1110013 (FJFC)
8	尖萼梣 <i>F. odontocalyx</i> Hand.-Mazz. ex E. Peter	福建南平 Nanping, Fujian	邓传远 (C. Y. Deng) 1110015 (FJFC)
9	尖果白蜡 <i>F. oxycarpa</i> Willd.	北京植物园 Beijing Botanical Garden	邓传远 (C. Y. Deng) 0910002 (FJFC)
10	美国红梣 <i>F. pennsylvanica</i> Marsh.	福建福州 Fuzhou, Fujian	邓传远 (C. Y. Deng) 0806002 (FJFC)
11	花曲柳 <i>F. rhynchophylla</i> Hance	福建永安 Yong'an, Fujian	邓传远 (C. Y. Deng) 0810015 (FJFC)

导管内纹孔口附物频率(frequency of vested vessel inner aperture, FVIA), 导管外纹孔口附物频率(frequency of vested vessel outer aperture, FVOA) 和导管纹孔室附物频率(frequency of vested vessel pit chamber, FVPC)。这 3 个指标定义为: 切片径切和弦切面电镜观察中, 随机观察 1 根导管分子侧壁, 附物的内纹孔口数量除以总的内纹孔口数量, 或附物的外纹孔口数量除以总的外纹孔口数量, 或附物的纹孔室数量除以总的纹孔室数量的百分比分别为导管内纹孔口附物频率、导管外纹孔口附物频率和导管纹孔室附物频率。

以上 3 项指标测定 100 组数据, 计算平均值与标准差。

1.4.3 纹孔数量特征术语 本文共测定 11 项纹孔数量特征指标, 其中, Dh、Dv、LAOA、SAOA、LAIA 和 SAIA 等 6 项测量指标依据 Schmitz 等^[13]的计算方法(示意图见图 1, E、K), AP_f 和 Fap 等 2 项指标依据 Lens 等^[14]的计算方法, PA、OPA 和 IPA 等 3 项测定指标依据 Jansen 等^[6]的计算方法。测定指标中、英文名称及英文缩写如下: 纹孔膜水平直径(Horizontal pit membrane diameter, 缩写为 Dh); 纹孔膜垂直直径(Vertical pit membrane diameter, 缩写为 Dv); 外纹孔口长轴直径(The longest axis of the outer aperture, 缩写为 LAOA); 外纹孔口短轴直径(The shortest axis of the outer aperture, 缩写为 SAOA); 内纹孔口长轴直径(The longest axis of the inner aperture, 缩写为 LAIA); 内

纹孔口短轴直径(The shortest axis of the inner aperture, 缩写为 SAIA); 外纹孔口长轴与短轴的比率(Aperture shape= ratio of longest axis of outer pit aperture over shortest axis, 缩写为 AP_f); 纹孔口面积百分比(Aperture fraction= pit aperture area per pit membrane area, 缩写为 Fap); 纹孔膜面积(The individual pit membrane area, 缩写为 PA); 外纹孔口面积(Surface area of outer pit aperture, 缩写为 OPA); 内纹孔口面积(Surface area of inner pit aperture, 缩写为 IPA)。

Dh、Dv、LAOA、SAOA、LAIA 和 SAIA 等 6 项测量指标的单位为微米(μm); AP_f 是比值, 没有单位; Fap 为百分比, 没有单位; PA、OPA 和 IPA 等 3 项测量指标的单位为平方微米(μm^2)。以上指标每项测定 300 组数据, 计算平均值和标准差。

2 观测结果

2.1 栲属 11 种植物附物纹孔的分布和形态变化

研究植物次生木质部导管分子侧壁一些纹孔具附物, 构成附物纹孔, 同时也分布着许多不具附物的纹孔(图 1, A~E)。附物在导管侧壁纹孔结构中的分布和各分布区域内的形态变化见表 2, 导管纹孔的附物主要分布在内、外纹孔口和纹孔室(图 1, A~C)。研究植物的内纹孔口、外纹孔口和纹孔室分布着多种形态的附物, 内纹孔口分布着最多形态的附物(表 2)。导管-导管间纹孔对中, 导管侧壁的具缘纹孔常观察到附物(图 1, A~C)。由于栲属 11 种

表 2 栲属植物纹孔附物的分布和微形态的变化

Table 2 Distribution and micromorphological variations of vestures in pits of *Fraxinus* species studied

学名 Species	内纹孔口 Inner pit aperture					外纹孔口 Outer pit aperture					纹孔室 Pit chamber				
	T1	T2	T3	T4	T5	T1	T2	T3	T4	T5	T1	T2	T3	T4	T5
白蜡树 <i>F. chinensis</i>	++	++	+	+	-	++	++	-	-	-	++	++	-	-	-
光蜡树 <i>F. griffithii</i>	++	++	+	-	-	++	++	-	-	-	++	++	-	-	-
湖北栲 <i>F. hupehensis</i>	++	++	+	+	+	++	++	-	-	-	++	++	-	+	-
苦槠木 <i>F. insularis</i>	++	++	+	-	-	++	++	-	-	-	++	++	-	-	-
针叶白蜡 <i>F. lanceolata</i>	++	++	+	+	-	++	++	-	-	+	++	++	-	+	-
水曲柳 <i>F. mandshurica</i>	++	++	+	+	-	++	++	-	-	-	++	++	+	-	-
庐山栲 <i>F. mariesii</i>	++	++	+	+	+	++	++	+	+	+	++	++	-	-	-
尖萼栲 <i>F. odontocalyx</i>	++	++	-	-	-	++	++	-	-	-	++	++	-	-	-
尖果白蜡 <i>F. oxycarpa</i>	++	++	+	-	+	++	++	-	+	+	++	++	-	-	-
美国红栲 <i>F. pennsylvanica</i>	++	++	+	+	-	++	++	-	-	-	++	++	-	-	-
花曲柳 <i>F. rhynchophylla</i>	++	++	-	-	-	++	++	+	-	-	++	++	-	-	-

注: T1、T2、T3、T4、T5 所代表的附物微形态类型见 1.4.1。++ 表示此类型附物容易被观察到。+ 表示此类型附物偶尔被观察到。- 表示此类型附物没有被观察到。

Note: The type of vesture represented by T1, T2, T3, T4 and T5, respectively are listed in 1.4.1. ++. Frequently observed; +. Occasionally observed; -. Absent.

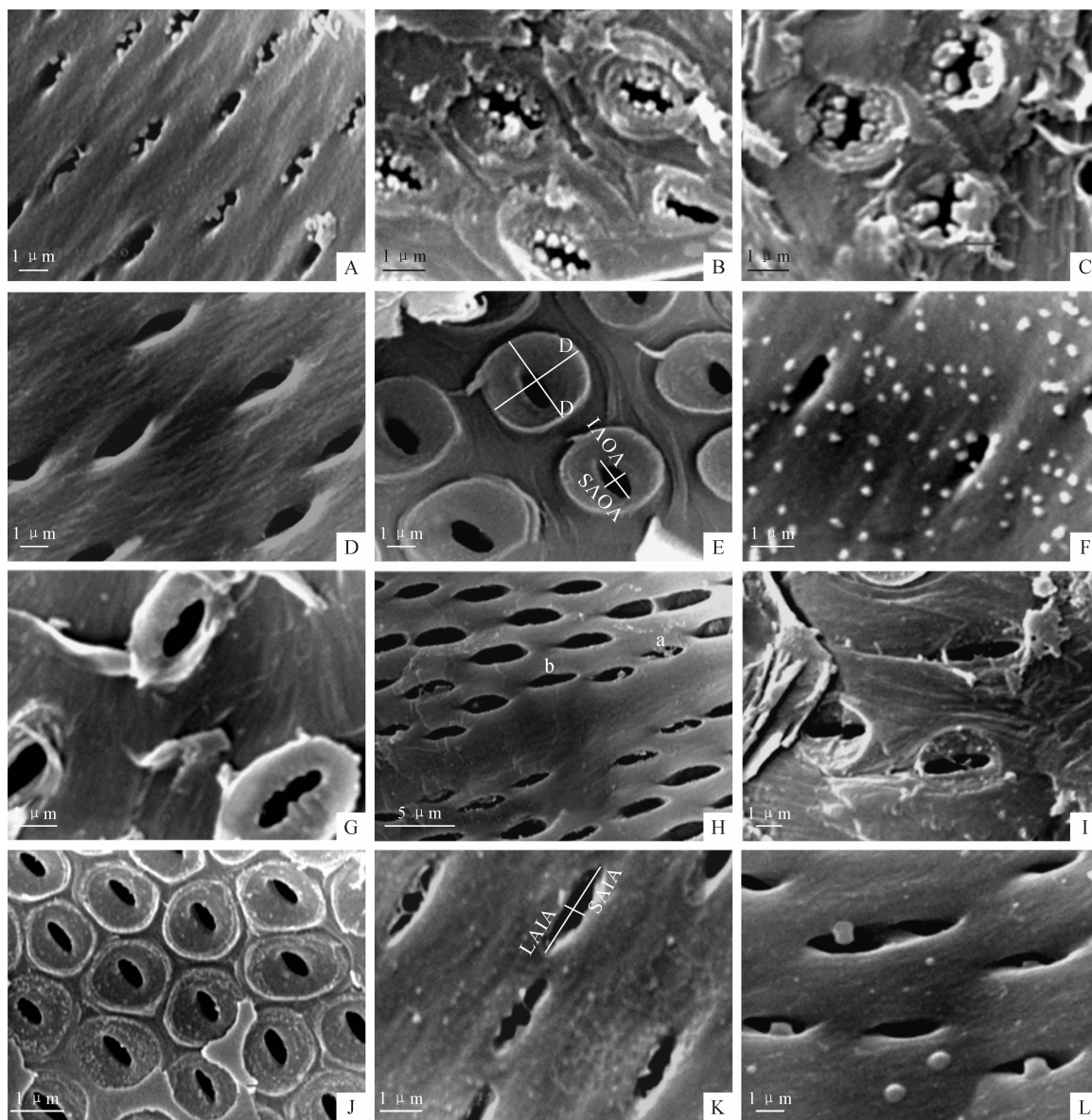


图 1 枹族研究植物附物纹孔的分布与微形态

A. 尖果白腊, 导管分子侧壁内纹孔口具附物; B. 尖萼枹, 导管分子侧壁外纹孔口具附物; C. 水曲柳, 导管分子侧壁外纹孔口和纹孔室具附物; D. 白蜡树, 导管分子侧壁内纹孔口没有附物; E. 苦枥木, 导管分子侧壁外纹孔口和纹孔室没有附物; F. 湖北枹, V-P 纹孔, 导管侧壁内纹孔口具附物; G. 庐山枹, V-P 纹孔, 导管侧壁外纹孔口具附物; H. 尖果白腊, V-P 纹孔, 导管侧壁内纹孔口具附物(a), 导管侧壁内纹孔口不具附物(b); I. 披针叶白腊, V-P 纹孔, 纹孔室发育不全的附物纹孔; J. 花曲柳, 纹孔室具点状附物; K. 美国红枹, 内纹孔口具叉状附物; L. 光蜡树, 内纹孔口具棒状附物

Fig. 1 Distribution and micromorphology of vestured pits in study species of genus *Fraxinus*

A. *F. oxycarpa*, vestured inner pit apertures in the wall of a vessel element viewed from the lumen side; B. *Fraxinus odontocalyx*, vestured outer pit apertures in the wall of a vessel element viewed from the outer surface; C. *F. mandshurica*, vestured outer pit apertures and vestured pit chambers in the wall of a vessel element viewed from the outer surface; D. *F. chinensis*, non-vestured inner pit apertures in the wall of a vessel element viewed from the lumen side; E. *F. insularis*, non-vestured outer pit apertures and non-vestured pit chambers in the wall of a vessel element viewed from the outer surface; F. *F. hupehensis*, vestured vessel-ray parenchyma pits in the wall of a vessel element viewed from the lumen side. Vestures occurred in the inner pit apertures and vessel wall; G. *F. mariesii*, vestured vessel-ray parenchyma pits in the wall of a vessel element viewed from the outer surface. Vestures occurred in the outer pit apertures; H. *F. oxycarpa*, vestured vessel-ray parenchyma pits in the wall of a vessel element viewed from the outer surface. The inner pit apertures are vestured(a), or non-vestured (b); I. *F. lanceolata*, vestured vessel-ray parenchyma pits in the wall of a vessel element viewed from the outer surface. Vestures occurred in the pit chambers; J. *F. rhynchophylla*, dot-like vestured intervascular pit chambers in the wall of a vessel element viewed from the outer surface; K. *F. pennsylvanica*, fork-like vestured intervascular inner pit apertures in the wall of a vessel element viewed from the lumen side; L. *F. griffithii*, rod-like vestured intervascular inner pit apertures in the wall of a vessel element viewed from the lumen side

植物单管孔比例高,与导管邻接的多数是薄壁细胞或纤维,因此,除管间纹孔具附物外,导管-纤维间纹孔对或导管-薄壁细胞纹孔对这些半缘纹孔对中,导管侧壁的具缘纹孔具有附物也常观察到(图 1, F~D)。

研究植物导管侧壁纹孔主要有点状(图 1, J)或块状附物(图 1, A~C), 栲属 11 种研究植物导管侧壁纹孔的内外纹孔口和纹孔室较容易观察到点状或块状附物(表 2)。间或有棒状和叉状附物(图 1, K、L)以及小的不规则分枝附物(表 2)。11 种植物仅尖萼栲和花曲柳的内纹孔口未观察到棒状附物,其余 9 种均可观察到,但此类附物仅偶尔被观察到。而仅 2 种植物的外纹孔口和 1 种植物的纹孔室可偶尔观察到棒状附物。6 种植物的内纹孔口, 2 种植物的外纹孔口, 2 种植物的纹孔室可偶尔观察到叉状附物。3 种植物的内纹孔口, 3 种植物外纹孔口可偶尔观察到小的不规则分枝附物, 研究植物的纹孔室未观察到小的不规则分枝附物。因此, 纹孔的不同部位中, 点状或块状附物为主要类型的附物外, 研究植物的内纹孔口能观察到更多不同类型的附物。

块状附物整齐排列于内外纹孔口或稀疏排列于内外纹孔口,并向纹孔口中心突出(图 1, A、B)。纹孔室可观察到呈圆环排列的块状附物和星散排列的点状附物(图 1, C), 圆环排列的块状附物可能阻塞整个纹孔室, 形成非常显著的附物。

2.2 栲属 11 种植物附物纹孔丰富度和导管侧壁具缘纹孔的数量特征

栲属 11 种植物附物纹孔丰富度和导管侧壁具缘纹孔的数量特征见表 3(各项指标的测量、统计方法及英文缩略含义见 1.4.2 和 1.4.3)。从该表可知, 栲属 11 种植物附物纹孔丰富度和导管侧壁具缘纹孔的数量特征有以下特征: (1) 附物纹孔丰富度数量特征的统计结果常常出现均值比标准差小。(2) 附物纹孔丰富度 3 个数量特征指标属内种间的变动比较大。导管内纹孔口附物频率的 PI 值为 0.91, 变动范围从白蜡树的均值 5.54% 到尖萼栲的均值 59.47%; 导管外纹孔口附物频率的 PI 值为 0.86, 变动范围从苦枥木的均值 5.30% 到花曲柳的均值 37.63%; 导管纹孔室附物频率的 PI 值为 0.98, 变动范围从苦枥木的均值 0.76% 到花曲柳的均值 38.43%。(3) ANOVA 和 LSD 分析表明, 栲属 11 种植物导管内纹孔口附物频率均值显著大于导管纹孔室附物频率均值($P=0.049<0.05$), 导管外纹孔口频率均值和导管纹孔室附物频率均值无显著差异

($P=0.737>0.05$), 导管内纹孔口附物频率均值与导管外纹孔口频率均值无显著差异($P=0.096>0.05$)。(4) 对栲属 11 种植物附物纹孔丰富度 3 个指标进行偏相关分析, 结果表明, 导管外纹孔口附物频率与导管纹孔腔附物频率极显著相关($P=0.000<0.01, r=0.923$)。(5) 对附物纹孔丰富度 3 个指标分别与纹孔 11 个数量特征进行逐步回归分析, 结果表明, 导管外纹孔口附物频率与 F_{ap} 和 OPA 显著相关, P 值分别为 0.006 和 0.036, 回归方程为 $Y_{FVOA}=3.523X_{Fap}+28.282X_{OPA}-283.688$, 导管纹孔腔附物频率与 F_{ap} 显著相关, P 值为 0.045, 回归方程为 $Y_{FVPC}=3.331X_{Fap}-13.925$ 。

3 讨 论

3.1 栲属 11 种植物附物纹孔形态、分布的变化特点及其原因

Baas 等^[8]观察了 6 种原产中国或中国广泛栽培的栲属植物的木材结构, Baas 等^[9]研究了 22 种全球分布的栲属植物的木材结构, 这些文献仅涉及到栲属植物管间纹孔附物有无的描述, 但这些文献没有涉及到附物纹孔的微形态描述, 已有的研究表明导管侧壁纹孔附物的微形态变化很大, 种间和种内不同导管间具有多种类型的附物, 相邻导管的附物, 甚至就同一导管的不同纹孔上的附物, 形态也不一致^[12]。本研究观察了 11 种栲属植物附物纹孔的形态变化, 结果表明栲属研究植物附物纹孔与非附物纹孔同时存在于次生木质部的管状分子中, 从具显著的附物到残余的附物到缺乏附物在同一种类或同一样品同时存在, 逐渐变化。Ohtani 等^[12]根据附物的微形态和分枝状况把纹孔的附物分为 15 类, 本研究表明栲属 11 种研究植物具有 15 类附物中的 5 类, 并且点状附物和块状附物是内外纹孔口和纹孔室附物的基本类型(表 2)。一些学者注意到附物的微形态与纹孔类型和纹孔的形态特征有关^[12, 15-16]。栲属 11 种研究植物管状分子侧壁主要有管间纹孔、导管-薄壁细胞间纹孔和导管-纤维细胞间纹孔, 尽管纹孔类型不同, 但这 3 类纹孔具有的附物形态比较相似。

栲属植物木材结构的已有研究尚未涉及到附物纹孔的丰富度描述^[8-9]。本研究观察了 11 种栲属植物附物纹孔的分布, 并对附物纹孔丰富度等数量特征进行了统计。结果表明, 栲属附物纹孔分布不均匀, 附物纹孔丰富度的数量特征($FVIA$ 、 $FVOA$ 、 $FVPC$)可以进一步反映附物纹孔分布不均匀; 栲属

表 3 栲属 11 种植物附物纹孔丰富度和管间纹孔的数量特征 (均值±标准差)*
Table 3 Richness indexes of intravascular vestured pits and quantitative features of intravascular
bordered pits in 11 species of *Fraxinus* genus(Average values± standard deviation)*

分类群 Taxon	FVIA	FVOA	FVPC	PHD	PVD	LOPA	SOPA	LIPA	SIPA	AP _i	Fap	PA	OPA	IPA
1	5.54±20.70	30.94±45.62	28.69±42.74	3.22±0.98	3.15±0.93	1.97±0.82	0.88±0.26	2.64±1.31	0.95±0.32	2.41±1.21	6.49±3.38	7.85±3.04	1.24±0.69	1.91±1.25
2	23.40±42.76	17.65±29.32	12.77±34.97	2.43±0.44	2.39±0.51	1.30±0.48	0.56±0.21	1.42±0.59	0.46±0.24	2.38±1.09	7.69±3.49	5.77±2.09	0.53±0.26	0.38±0.20
3	45.88±47.64	16.13±37.39	21.97±40.36	2.78±0.51	2.47±0.52	1.10±0.41	0.41±0.16	1.15±0.32	0.41±0.10	2.94±1.28	7.17±3.00	5.37±1.89	0.39±0.24	0.39±0.17
4	17.78±31.76	5.30±13.98	0.76±3.55	3.83±0.65	2.81±0.26	1.33±0.49	0.50±0.15	1.28±0.38	0.55±0.17	2.77±1.03	6.17±2.70	8.48±1.78	0.55±0.35	0.57±0.30
5	30.21±41.04	31.58±47.76	27.63±44.79	2.69±0.73	1.73±0.38	1.69±0.32	0.39±0.23	1.61±0.60	0.48±0.15	7.01±1.95	12.84±4.83	3.05±1.15	0.37±0.18	0.66±0.41
6	18.96±29.84	15.52±35.31	15.02±35.22	2.59±0.54	2.06±0.55	1.37±0.28	0.21±0.05	1.85±0.86	0.46±0.18	7.18±2.67	12.00±2.41	3.84±1.21	0.22±0.07	0.73±0.50
7	18.22±29.30	7.33±18.83	1.57±5.77	3.62±0.83	2.63±0.43	1.33±0.48	0.50±0.15	1.46±0.63	0.43±0.16	2.77±1.02	7.78±4.82	7.65±2.55	0.55±0.35	0.68±0.49
8	59.47±45.13	17.51±39.52	10.01±32.75	3.44±0.59	2.26±0.51	1.60±0.58	0.44±0.15	2.02±1.19	0.68±0.33	3.47±1.08	7.62±2.19	8.37±2.28	0.60±0.18	1.27±0.51
9	54.64±46.31	15.43±35.66	11.11±31.87	3.54±0.51	2.85±0.47	1.61±0.38	0.48±0.10	2.22±1.26	0.63±0.29	3.51±1.19	7.84±2.34	8.07±2.11	0.61±0.21	1.31±0.76
10	41.34±36.63	13.75±39.22	18.61±36.28	2.91±0.69	2.43±0.52	1.57±0.43	0.50±0.21	1.93±0.67	0.58±0.24	3.43±1.27	9.43±3.82	5.72±2.38	0.57±0.26	0.84±0.46
11	5.88±24.25	37.63±44.66	38.43±44.39	3.88±0.90	3.18±0.75	1.77±0.62	0.62±0.15	2.71±1.07	0.79±0.23	2.93±1.14	10.67±4.81	9.35±3.55	0.93±0.39	1.76±0.96
PI	0.91	0.86	0.98	0.37	0.46	0.44	0.76	0.58	0.57	0.67	0.52	0.67	0.82	0.80

注:分类群编号同表 1;*, 各项指标的测量、统计方法及英文缩略含义见 1.4.2 和 1.4.3。

Note: The number in column Taxon represent the study species, whose scientific name are the same as those in Table 1; *, The richness indexes of intravascular vestured pits and quantitative feature indexes of bordered pits are abbreviated in the table. Their full name, measurement and statistic methods see 1.4.2 and 1.4.3.

研究植物附物纹孔数量特征指标的计算结果可以看出,属内种间附物纹孔的数量特征变化很大,PI 值的计算结果分析支持这一结果(表 3),这粗略反映附物纹孔分布不均匀。更关键的是,3 项数量特征指标的标准差常常大于均值(表 3),出现这种结果的原因是,附物纹孔的分布极不均匀,常常一些区域有附物纹孔,而一些区域完全缺乏附物纹孔。因此,FVIA、FVOA、FVPC 的单个数值统计常为 0,导致标准差的计算结果大于平均值。

对 InsideWood 数据库的数据分析表明,在小到中等大小的纹孔($\leq 4 \sim 10 \mu\text{m}$)有附物纹孔的种类是具大纹孔($\geq 10 \mu\text{m}$)的种类的 2 倍^[17]。但 Jansen 等^[5]没有发现不同种类附物纹孔有无与纹孔数量特征有关联的证据。本研究表明,导管侧壁附物纹孔丰富度 2 个数量特征指标,即导管外纹孔口附物频率和导管纹孔腔附物频率与纹孔口面积百分比显著相关,这些统计分析可以推测,栲属附物纹孔丰富度与纹孔几何构造及数量特征有关。

3.2 附物纹孔在栲属植物系统分类中的意义

Baas 等^[8]观察到 6 种栲属植物具显著或不显著的附物纹孔,Baas 等^[9]观察到 22 种栲属植物具附物纹孔,本研究观察到 11 种栲属植物具附物纹孔,并根据附物的微形态发现点状和块状附物是研究植物都具有的附物,且块状附物在纹孔室环状排列阻塞了大部分纹孔室,形成显著的附物纹孔。本研究和前人的研究表明,共有 29 种栲属植物具附物纹孔,不同学者界定的种数目不同,有学者认为全世界约有栲属植物 43 种左右^[18],因此,可能还有一些种类附物纹孔的状况没有详细研究,但许多研究表明附物纹孔在属级分类单位基本是稳定存在的,而显著的附物纹孔更能指示属级分类单位此性状的同质性^[5],即只要一个属部分植物具显著的附物纹孔,那么就可推断本属的植物具附物纹孔。因此,附物纹孔可能是栲属植物稳定存在的一个显著的木材解剖性状。

系统植物学的进展很大程度上依赖于关键性状的研究,性状研究倾向于界定性状或根据对性状同源性的精准解释界定性状状态,这是系统演化关系构建的基本前提。性状状态的获取主要依靠一个分类单位全面研究后得到的结构变动幅度的完整知识和数据收集的标准方法。由于生物分子技术的综合应用形成了强有力的植物系统演化研究工具和方法,植物系统学进入了另一个新时期,大量分子数据

集的分析构建了被子植物系统演化的基本框架。现在许多分子系统研究直接针对被子植物各分类群系统演化关系的阐明。这对评估木材解剖形状在分类群中的同源性是新的机会和挑战。分子系统学研究表明,栲属是一个单系类群,并且栲属独立构成了栲亚族^[19],附物纹孔的形态变化比较大,且不同微形态的附物常有重叠现象,因此,以往的研究常用附物纹孔的有无作为一些分类单位的同源性状。本研究所观察的种类没有涵盖栲属所有植物,但本研究的所有植物导管侧壁的纹孔都具有点状或块状附物,且块状附物在内外纹孔口或纹孔室形成显著的附物,结合前人的研究种类,本研究进一步认为点状或块状附物及块状附物形成的显著附物可能在栲属植物共同存在,是栲属植物固有的一个同源性结构。最近的分子系统学研究把栲属植物分成 6 组^[19],本研究主要涵盖了其中 4 组的部分植物,但本研究发现,栲属植物种间不同导管间虽具有多种类型的附物,但除尖萼栲仅有 2 类附物,其它研究种类都有 3 类以上附物,在部分种类存在的叉状附物和小的不规则分枝附物仅偶尔被观察到,是星散存在的,可能不足作为组间的界定关系。

附物纹孔是探讨植物系统演化重要性状。由于一些目和科植物具显著的附物纹孔呈现出高度同源性,因此,附物纹孔在界定一些高等级分类群(如目和科)具有重要的意义^[2-7]。但木樨科是例外^[5],木樨科有 25 个属,但仅有 12 个属有附物纹孔的记录^[5,8-9]。依分子系统学^[19],木樨科分为 5 个族,这 12 属分别处于木樨科基部分支的雪柳族(*Fontanesieae*)和最衍生的族木樨榄族(*Oleeae*),因此,附物纹孔可能存在过几次独立起源或在演化过程中某些分类单位完全散失的情况。木樨榄族包括女贞亚族(*Ligustrinae*)、木梨树族(*Schreberinae*)、栲亚族(*Fraxininae*)和木樨榄亚族(*Oleinae*),附物纹孔也是星散分布于亚族下各属,同时,分子系统学还未能阐明木樨榄亚族(*Oleinae*)内各分类单位的系统演化关系^[19],因此,附物纹孔在木樨榄族的起源及演化还需在稳定的分类单位系统演化基础上进一步探讨。

综合本论文研究和前人的研究结果表明,附物纹孔在栲属植物稳定存在,具同源性,但在更高等级分类单位和属下分类单位的系统演化意义不明显,需进一步研究。

参考文献:

- [1] IAWA COMMITTEE. IAWA list of microscopic features for hardwood identification[J]. *International Association of Wood Anatomists New Series*, 1989, **10**(3): 219—332.
- [2] BAAS P. Dicotyledonous wood anatomy and the APG system of angiosperm classification[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2000, **134**(1—2): 3—17.
- [3] CARLQUIST S. Comparative wood anatomy, 2nd ed[M]. Berlin: Springer, 2001.
- [4] JANSEN S, SMETS E, BAAS P. Vestures in woody plants: a review[J]. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 1998, **19**(4): 347—382.
- [5] JANSEN S, BAAS P, SMETS E. Vestured pits; their occurrence and systematic importance in eudicots[J]. *Taxon*, 2001, **50**(1): 135—167.
- [6] JANSEN S, PLETTERS A, RABAEY D, *et al.* Vestured pits; a diagnostic character in the secondary xylem of Myrtales[J]. *Journal of Tropical Forest Science*, 2008, **20**(4): 147—155.
- [7] RABAEY D, LENS F, SMETS E, *et al.* The phylogenetic significance of vestured pits in Boraginaceae[J]. *Taxon*, 2010, **59**(2): 510—516.
- [8] BAAS P, ZHANG X Y. Wood anatomy of trees and shrubs from China. I. Oleaceae[J]. *International Association of Wood Anatomists Bulletin n. s.*, 1986, **7**(3): 195—220.
- [9] BAAS P, ESSEL P M, VAN DEL WESTEN M E T, *et al.* Wood anatomy of the Oleaceae[J]. *International Association of Wood Anatomists Bulletin n. s.*, 1988, **9**(2): 103—182.
- [10] JANSEN S, KITIN P, DE PAUW H, *et al.* Preparation of wood specimens for transmitted light microscopy and scanning electron microscopy[J]. *Belgian Journal of Botany*, 1998, **131**(1): 41—49.
- [11] ASHTON P M S, OLANDER L P, BERLYN G P, *et al.* Changes in leaf structure in relation to crown position and tree size of *Betula papyrifera* within fire-origin stands of interior cedar-hemlock[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1998, **76**(7): 1 180—1 187.
- [12] OHTANI J, ISHIDA S. Study on the pit of wood cells using scanning electron microscopy. 5. Vestured pits in Japanese dicotyledonous woods[J]. *Research Bulletins of the College Experiment Forests, College of Agriculture, Hokkaido University*, 1976, **33**(2): 407—435.
- [13] SCHIMITZ N, JANSEN S, VERHEYDEN A, KAIRO J G, *et al.* Comparative anatomy of intervessel pits in two mangrove species growing along a natural salinity gradient in Gazi Bay, Kenya[J]. *Annals of Botany*, 2007, **100**(2): 271—281.
- [14] LENS F, SPERRY J S, CHRISTMAN M A, *et al.* Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*[J]. *New Phytologist*, 2011, **190**(3): 709—723.
- [15] MEYLAN B A, BUTTERFIELD B G. Occurrence of vestured pits in the vessels and fibres of New Zealand woods[J]. *New Zealand Journal of Botany*, 1974, **12**(1): 3—18.
- [16] WU J, OHTANI J, FUKAZAWA K. SEM observations on the vessel wall modifications in Yunnan hardwoods[J]. *Research Bulletins of the College of Experimental Forests, Hokkaido University*, 1989, **46**(4): 847—939.
- [17] WHEELER E A, BAAS P, RODGERS S. Variations in wood anatomy; a global analysis based on the Inside Wood database[J]. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 2007, **28**(3): 229—258.
- [18] WALLANDER E. Systematics of *Fraxinus* (Oleaceae) and evolution of dioecy[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2008, **273**(1—2): 25—49.
- [19] WALLANDER E, ALBERT V A. Phylogeny and classification of Oleaceae based on *RPS 16* and *TRNL-F* sequence data[J]. *American Journal of Botany*, 2000, **87**(12): 1 827—1 841.