

11 种裸子植物筛分子质体的超微结构及分类^{*}

王 艇 苏应娟 张宏达

(中山大学生命科学学院, 广州 510275)

摘 要 透射电镜下观察了红豆杉科、三尖杉科和罗汉松科 11 种裸子植物筛分子质体的超微结构, 测量了筛分子质体的大小及其内含物的平均直径和数目。它们的筛分子质体均属 S 型, 同属植物所含淀粉粒的形态特征相同。红豆杉科内红豆杉属和穗花杉属的特征相近, 白豆杉属和榧树属更为接近。三尖杉科 (属) 的篦子三尖杉筛分子质体的大小、所含淀粉粒的数目和其余植物差异明显, 支持成立篦子三尖杉组。筛分子质体超微结构的观察结果还显示罗汉松科较三尖杉科、红豆杉科更为原始, 竹柏组应保留在罗汉松科内。

关键词 裸子植物, 筛分子质体, 淀粉粒, 超微结构, 分类学
分类号 Q 949^o 66

筛分子质体 (sieve element plastids) 是结构上高度特化的韧皮细胞中的重要组成部分。和其它一些细胞器不同, 它在筛分子的整个个体发育过程中都保持完整, 不随细胞分化解体^[1]。筛分子质体在植物体的适当细胞内均有发现而且不受环境条件影响, 所有的根、枝 (节和节间)、叶、花、贮藏和其它器官都包含相同类型的筛分子质体^[2]。甚至在通过致伤使髓薄壁细胞再生出筛分子这样极端的条件下产生出的筛分子质体仍具有分类群特异性。因此, 筛分子质体是遗传上稳定可信的性状, 迄今已经被作为分类特征广泛应用于探讨科以及其它等级的种子植物系统学问题。

目前, 已经研究了几乎包括被子植物所有科的 2 100 多个种的筛分子质体超微结构, 而到目前为止有记录的只包括分散在 13 个科的 42 种裸子植物^[3]。由于数据缺乏, 至今没有提出过划分裸子植物筛分子质体类型的方案。讨论裸子植物筛分子质体超微结构分类学意义的研究也仅限于 Behnke^[3]的工作。另外, 根据筛分子质体的数量化资料, 来解释各种类型筛分子质体间的相互关系是近年来才兴起的一个研究领域^[4]。采用透射电镜技术观察筛分子质体的超微结构获得数据和资料来研究植物系统学问题, 这方面的具体工作在我国尚未见报道。本文观察和描述了三尖杉科、红豆杉科和罗汉松科部分植物筛分子质体的超微结构特征, 测量了筛分子质体及其内含物的主要数据, 并且由此探讨了一些系统学问题。

1 材料和方法

本文观察和测量了 11 种裸子植物的筛分子质体的超微结构, 其中红豆杉科 4 属 6 种, 三尖杉科 1 属 3 种, 罗汉松科 1 属 2 种。科属定义按照《中国植物志》。所有植物材料均采自

^{*} 国家自然科学基金和广东省自然科学基金资助项目
收稿日期: 1995-11-14 王艇, 男, 27 岁, 博士

武汉植物园。

取新鲜植物树皮,立即投入 4% 戊二醛和 4% 多聚甲醛混合液内固定。纯包埋液固化,在 LKBV 型切片机上切片,铅铀染色。日立 H 600 型透射电子显微镜下观察、照相。用 IBAC 图像分析仪(德国)测定筛分子质体及其内含物的直径大小。

2 观察结果

在本文研究的 11 种裸子植物中,除三尖杉(*Cephalotaxus fortunei* Hook. f.)外,其余 10 种均未见文献报道。Behnke 曾观察三尖杉筛分子质体的超微结构并提供了照片^[3]。本研究结果(图 1 11)和他的完全相同。

11 种裸子植物的筛分子质体均属 S 型,质体内只含有淀粉粒而不具任何种类的蛋白质内含物(图 1)。迄今为止,在裸子植物中仅在松科植物中发现有 P 型质体,而其它成员都是 S 型。我们对三尖杉科、红豆杉科及罗汉松科植物的进一步探索所得的结果仍然与上述事实吻合。

红豆杉科红豆杉属的 3 种植物云南红豆杉、红豆杉和南方红豆杉,它们筛分子质体内所含的淀粉粒呈明显球形,一般周缘密度高而内部密度低可见散布着一些细微颗粒;也存在一些淀粉粒是由均匀分布的细微颗粒组成;淀粉粒间的界限明显(图 1 1, 2, 3)。3 种植物的筛分子质体及其淀粉内含物的形态是高度相似的。值得注意的是,穗花杉筛分子质体及其淀粉粒的形态特征和红豆杉属相同,两者几乎没有差别(图 1 5)。

白豆杉筛分子质体的直径较大,淀粉粒近球形,整个淀粉粒的密度都极高,结构致密(图 1 4)。

榧树筛分子质体所含的淀粉粒密度高,淀粉粒间分散有许多小颗粒;它们似乎来自周围的大淀粉粒,大小和着色情况类似糖原颗粒(图 1 6),在 *Cryptomeria japonica* 和 *Sequoiadendron giganteum* 中也曾观察到这种现象^[3]。

三尖杉科三尖杉属的三尖杉和粗榧的筛分子质体大小相近,篦子三尖杉的筛分子质体比两者小得多(表 1);但是,淀粉粒密度高(但是有些密度较低);粗榧和篦子三尖杉具大型淀粉粒(图 1 9, 10)。

罗汉松科的竹柏和罗汉松,它们筛分子质体的直径大。竹柏质体中所含的淀粉粒比罗汉松的形状更为规则,密度也较高(图 1 7, 8)。

11 种裸子植物的定性和定量数据总结于表 1。

3 讨论

比较 11 种裸子植物筛分子质体内所含淀粉粒的形态可以发现,它们的淀粉粒的形态特征相同。但是不同属间的植物所含淀粉粒的形态差异较为明显。这表明筛分子质体内所含淀粉粒的形态特征在属的水平上是稳定的。然而,同属植物内筛分子质体中淀粉的数目却可能相差甚大,例如红豆杉属红豆杉筛分子质体内淀粉粒的数目是 51,而南方红豆杉为 6。

Behnke^[4]提出通过平均测量质体及其内含物的细微结构来分析具相同类型质体的分类群间或具一系列相关类型质体的分类群间的系统排列,并且假设筛分子质体是由大到小,由 S 型到 P 型进化。

图 1 11种植物的筛分子质体

Fig. 1 Sieve element plastids of 11 species

- | | |
|--|--|
| 1 红豆杉 (<i>T. chinensis</i>) ($\times 14\ 000$) | 2 南方红豆杉 (<i>T. chinensis</i> var <i>mairei</i>) ($\times 24\ 500$) |
| 3 云南红豆杉 (<i>T. yunnanensis</i>) ($\times 14\ 000$) | 4 白豆杉 (<i>P. chienii</i>) ($\times 14\ 000$) |
| 5 穗花杉 (<i>A. argotaenia</i>) ($\times 14\ 000$) | 6 榧树 (<i>T. grandis</i>) ($\times 21\ 000$) |
| 7 竹柏 (<i>P. nagi</i>) ($\times 14\ 000$) | 8 罗汉松 (<i>P. macrophyllus</i>) ($\times 14\ 000$) |
| 9 篦子三尖杉 (<i>C. oliveii</i>) ($\times 28\ 000$) | 10 粗榧 (<i>C. sinensis</i>) ($\times 14\ 000$) |
| 11 三尖杉 (<i>C. fortunei</i>) ($\times 14\ 000$) | |

穗花杉筛分子质体所含淀粉粒的形态和大小同红豆杉属极为相近,而白豆杉和榧树的筛分子质体的特征则更为接近,它们的筛分子质体比红豆杉属和穗花杉更大,淀粉粒的密度高且致密.这些资料显示,红豆杉科内红豆杉属和穗花杉属的关系密切,白豆杉属和榧树属

更为接近. 这一发现对探讨红豆杉科属间的系统发育关系具特别的重要意义, 它至少说明穗花杉属应归入红豆杉科, 不支持将穗花杉属单独成立穗花杉科的主张^[5], 也不赞同在红豆杉科内成立穗花杉族和红豆杉族并列的处理方式^[6].

篦子三尖杉的叶片构造和叶表面角质层特征、胚胎发育、茎次生韧皮部的解剖结构、花粉形态及其外壁的超微结构以及叶中双黄酮类化合物的分布情况和三尖杉属的其余成员相比非常特殊; 对筛分子质体的超微结构观察发现, 篦子三尖杉筛分子质体的大小、所含淀粉粒的数目和三尖杉、粗榧差异明显 (见表 1), 支持在三尖杉属内分别建立篦子三尖杉组和三尖杉组的意见^[7].

罗汉松和竹柏筛分子质体的显著特征是质体直径的平均值较大, 罗汉松筛分子质体的平均直径高达 1.84 μm (表 1). 按照筛分子质体由大到小进化的假设, 罗汉松科应较三尖杉科、红豆杉科更为原始. 这种看法也得到了对松柏类植物分支分析、花粉资料以及生殖结构的形态学研究等方面的支持.

傅德志^[8]提出把罗汉松属的竹柏组 (*Sect. Nageia*) 或所谓的竹柏属 *Nageia* 从罗汉松科中分离出来建立新科竹柏科 (*Nageiaceae* D. Z. Fu). 比较竹柏和罗汉松筛分子质体的超微结构特征和定性定量数据可以看出两者非常相似, 不同意把竹柏所属的竹柏组独立成为竹柏科的观点.

表 1 11 种裸子植物筛分子质体的定性定量数据

Tab. 1 Qualitative and quantitative data of sieve-element plastids of 11 gymnosperm species μm

| 植物名称 | 质体类型 | 质体直径 平均值 | 淀粉粒 数目 | 淀粉粒直 径平均值 | 淀粉粒直 径最大值 | 淀粉粒直 径最小值 |
|---|------|-------------|-----------|--------------|--------------|--------------|
| 云南红豆杉 <i>Taxus yunnanensis</i> | S | 1.19 | 23 | 0.103 | 0.199 | 0.020 |
| 红豆杉 <i>T. chinensis</i> | S | 0.84 | 51 | 0.093 | 0.142 | 0.029 |
| 南方红豆杉 <i>T. chinensis</i> var. <i>mairei</i> | S | 0.82 | 6 | 0.327 | 0.394 | 0.260 |
| 白豆杉 <i>Pseudotaxus chienii</i> | S | 1.77 | 33 | 0.133 | 0.246 | 0.061 |
| 穗花杉 <i>Amentotaxus argotaenia</i> | S | 0.89 | 21 | 0.071 | 0.121 | 0.027 |
| 榧树 <i>Torreya grandis</i> | S | 1.53 | 13 | 0.245 | 0.393 | 0.026 |
| 三尖杉 <i>Cephalotaxus fortunei</i> | S | 1.19 | 18 | 0.147 | 0.275 | 0.018 |
| 粗榧 <i>Cephalotaxus sinensis</i> | S | 0.87 | 26 | 0.216 | 0.420 | 0.011 |
| 篦子三尖杉 <i>Cephalotaxus oliveri</i> | S | 0.35 | 8 | 0.165 | 0.309 | 0.060 |
| 竹柏 <i>Podocarpus nagi</i> | S | 1.35 | 20 | 0.092 | 0.100 | 0.084 |
| 罗汉松 <i>Podocarpus macrophyllus</i> | S | 1.84 | 25 | 0.071 | 0.131 | 0.015 |

参 考 文 献

- Behnke H D. Sievelement characters. *Nord J Bot* 1981, 1: 381-400
- Behnke H D. Sieveelement plastids and systematic relationships of Rhizophoraceae, Anisophylleaceae and allied group. *Ann Missouri Bot Gard*, 1988, 75: 1387-1409

- 3 Behnke H D. Sieve-element plastids of gymnospermae their ultrastructure in relation to systematics. *Pl Syst Evol*, 1974, 123: 1-12
- 4 Behnke H D. Sieve-element plastids, phloem protein and evolution of flowering plants III Magnoliidae. *Taxon*, 1988, 37: 699-732
- 5 席以珍. 穗花杉属花粉外壁的超微结构及其分类意义. *植物分类学报*, 1986, 24(6): 439-442
- 6 郑万钧. 中国植物志. 第七卷. 北京: 科学出版社, 1978
- 7 傅立国. 三尖杉属的研究. *植物分类学报*, 1984, 22(4): 277-288
- 8 傅得志. 裸子植物一新科——竹柏科. *植物分类学报*, 1992, 30(6): 515-528

The Sieve Element Plastid Ultrastructure of 11 Gymnosperm Species and Its Taxonomical Significance

Wang Ting* Su Yingjuan Zhang Hongda

Abstract 11 species of Taxaceae, Cephalotaxaceae and Podocarpaceae have been investigated with the TEM for ultrastructural characters from their sieve elements, of which 10 species are studied for the first time. Quantitative data from sieve-element plastids (size, as well as average diameter and number of their contents) is also used to deduce the phylogenetic relationship. All of the species tested contain S-type plastids, and the starch grains are of the same shape within genus. In Taxaceae, the ultrastructure of *Taxus* are similar to that of *Amentotaxus*, while *Pseudotaxus* resemble *Torreya*. In Cephalotaxaceae, it is found that *C. oliveri* is quite different from the rest members within the same genus, *Cephalotaxus*, what supports to divide the genus into two sections, Sect. *Pectinatae* and Sect. *Cephalotaxus*. It is reasonable to include Sect. *Nageia* in Podocarpaceae.

Keywords gymnosperm, sieve element plastids, starch grains, ultrastructure, taxonomy

* School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275