

十大功劳属植物种子形态研究

武建勇¹, 覃海宁^{2*}, 薛达元^{1,3}, 周可新¹

(1. 环境保护部南京环境科学研究所, 南京 210042; 2. 中国科学院植物研究所, 北京 100093; 3. 中央民族大学生命与环境科学学院, 北京 100081)

摘要: 利用光镜(LM)和扫描电镜(SEM)对十大功劳属 24 种植物的种子形态进行观察。结果发现十大功劳属植物种子颜色为黑色,长 3.4~6.7 mm,宽 1.7~3.5 mm,属大型种子,形状多样;外种皮纹饰为网纹状,网眼形状、大小及网脊粗细、凸凹在不同类群间不完全相同,种内变异稳定,据此可将十大功劳属植物种皮纹饰划分为 9 种类型。研究结果表明:种子形态在十大功劳属内具有重要的系统学意义,但不支持 Ahrendt 将十大功劳属下分为 2 个 groups,4 个 sections,14 个 subsections 的观点。

关键词: 十大功劳属; 种子形态; 外种皮纹饰; 系统学意义

中图分类号: Q944.59 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2010)02-0155-06

Study on seed morphology of *Mahonia* (Berberidaceae)

WU Jian-Yong¹, QIN Hai-Ning^{2*}, XUE Da-Yuan^{1,3}, ZHOU Ke-Xin¹

(1. Nanjing Institute of Environmental Sciences, State Environmental Protection Administration, Nanjing 210042, China; 2. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 3. College of Life and Environmental Sciences, Minzu University of China, Beijing 100081, China)

Abstract: Seed morphology of 24 species in the genus of *Mahonia* was studied by using a light microscope (LM) and a scanning electron microscope (SEM). The results show that the seeds are black, large (3.4–6.7 mm × 1.7–3.5 mm) and diverse in shape. The ornamentation of seed coat is reticular, but the shape, size, and reticulation ridge are differ among taxa, but uniform for the same taxon, enabling division of the genus into nine types. Thus seed morphology provides evidence for dividing the genus of *Mahonia*, but does not support Ahrendt's treatment of the genus as 2 groups, 4 sections and 14 subsections.

Key words: *Mahonia*; seed morphology; ornamentation of seed coat; systematic significance

十大功劳属(*Mahonia*)隶属小檗科(Berberidaceae),仅次于小檗属(*Berberis*),为小檗科第二大类,全世界约 60 种,分布于东亚、东南亚、北美、中美和南美;中国有 30 余种,主要分布四川、云南、贵州、西藏东南部(应俊生,2001)。属名 *Mahonia* 是 Nuttall(1818)为纪念 Bernard M'Mahon 而建立的,事实上最早的属名为 *Odostemon*,是 Rafinesque(1817)根据北美物种 *O. aquifolium* 建立的。因此,*Maho-*

nia 是相对于 *Odostemon* 的保留名。至 20 世纪以来,国内外学者(Fedde, 1902; Takeda, 1917; Ahrendt, 1961; Kim & Jansen, 1995, 1998; Kim 等, 2004; Wang 等, 2007)对该属形态学和系统学方面做了大量研究。另外,十大功劳属和小檗属的关系一直存在争议,迄今一些学者(McCain & Hennen, 1982; Moran, 1982; Whetstone 等, 1997; Kim 等, 2004)仍然将十大功劳属 *Mahonia* 和小檗属 *Ber-*

收稿日期: 2008-08-25 修回日期: 2009-11-19

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2006CB403207); 国家科技支撑计划课题(2007BAC03A08); 环境保护部南京环境科学研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(87018)[Supported by National Basic Research Program of China(2006CB403207); National Science and Technology Support Program(2007BAC03A08); Basic Research & Development Operations Special Expenses for Scientific Research Institutes at the Central Level of the Nanjing Institute of Environmental Science of the Environmental Protection Department]

作者简介: 武建勇(1977-),男,内蒙古乌兰察布市人,博士,主要从事植物分类与生物多样性保护工作,(E-mail) wujy1@hotmail.com.

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: hainingqin@ibcas.ac.cn)

beris 同作为一个属 *Berberis* 来处理。

对十大功劳属最早的较为系统的研究是 Fedde (1902) 对该属的专著性研究, Fedde 在属下划分了 4 个 Groups, 即 Group *Aquifoliatae*、Group *Horridae*、Group *Paniculatae*、Group *Longibracteatae*, 其中, 前三个 Groups 包含的都是美洲物种, 而最后一个 Group 则包含了所有亚洲种类和一个北美物种 *M. nervosa*。英国植物学家 Ahrendt (1961) 对小檗属和十大功劳属进行了专著性的分类学修订研究, Ahrendt 将十大功劳属下分为两个 Groups, 即 Group *Orientalis* 和 Group *Occidentales*, “*Orientalis*”是东方的意思, 故该 Group 主要包含了所有亚洲种类和一个北美种 *M. nervosa*, 其下分为一个 section, 即 section *Longibracteatae*, 而在该 section 下又划分了 10 个 subsections; “*Occidentales*”是西方的意思, 故它包含的是西方的种类, 其下又分了 3 个 sections, 4 个 subsections。其中 Ahrendt 所划分的 4 个 sections 正好与 Fedde 所划分的 4 个 Groups 相对应。应俊生 (2001) 在对《中国植物志》第 29 卷十大功劳部分的编写中, 将 33 个名称处理为异名, 并认为前人 (Ahrendt, 1961) 的属下系统划分不是很合理 (个人交流), 但他没有对属下系统进行详细讨论。综上所述, 前人对十大功劳属下划分 (尤其是低级阶元的划分) 观点存在分歧, 其研究都是基于宏观形态进行的, 很少用微形态的研究来探讨属下关系划分。本研究利用光学显微镜 (LM) 和扫描电镜 (SEM) 对十大功劳属 24 个种植物的种子特征进行了观察, 讨论其在属下的系统学意义, 以期对十大功劳属下系统演化研究提供更多证据。

1 材料与方 法

按照 Ahrendt (1961) 分类系统, 本研究涉及到十大功劳属植物 4 个组 9 个亚组的 24 个种, 实验材料均取自蜡叶标本。种子形态术语描述参照 Werker (1997) 和刘长江等 (2004)。种皮实验材料凭证标本见表 1。

实验材料取自成熟果实, 所用种子为成熟、饱满、发育正常、无破损的种子, 对每种植物尽量在不同分布区取样, 对每号材料选取种子 3~5 粒。实验前, 先在 KQ-300DA 型数控超声波清洗器中震荡 15 min, 更换酒精再震荡 15 min, 以去除种子表皮杂物, 再在双目解剖镜下观察种子色泽; 然后用双面胶粘在

金属台上, 喷金后在 HITACHI S-4800 扫描电镜下观察、拍照, 观察其形态、纹饰微形态, 并测量其大小。

表 1 材料来源

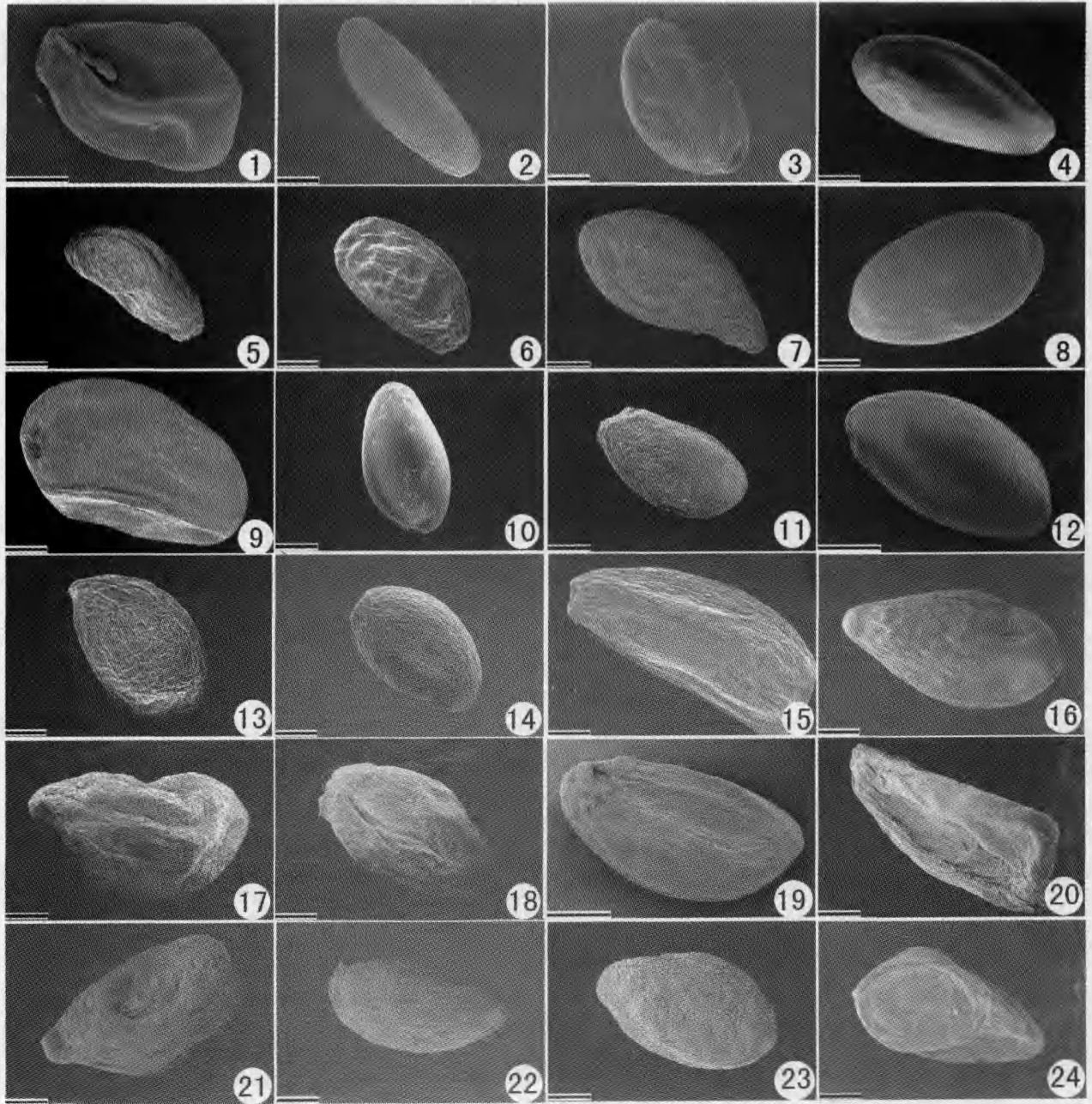
Table 1 Origin of materials

编号 No.	类群 Taxa	地点 Locality	凭证标本 Voucher
1	<i>M. aquifolium</i>	Columbia	T. R. G. Moir 234
2	<i>M. nana</i>	Wyoming	Aven Nelson 7721
3	<i>M. repens</i>	Iowa	R. Crook 348
4	<i>M. dictyota</i>	Arnold Arboretum	Alfred Rehder 266
5	<i>M. pumila</i>	North America	Peck 8095
6	<i>M. pinnata</i>	California	B. Bartholomew 2290
7	<i>M. bracteolate</i>	云南芦山	K. M. Feng 592
8	<i>M. gracilis</i>	Mexico	C. G. Pringle s. n.
9	<i>M. microphylla</i>	广西融安	龙光日 91010
10	<i>M. nevinii</i>	Angeles	C. Darlaud s. n.
11	<i>M. pallida</i>	Mexico	N. P. Taylor & S. G. Knees 553
12	<i>M. swaseyi</i>	United States	A. Coonibes 152
13	<i>M. nervosa</i>	Vancouver Island, B. C.	John Macoun 177
14	<i>M. entriphylla</i>	Mexico	C. H. Mueller 2355
15	<i>M. polydonta</i>	四川米易	青藏队 1179
16	<i>M. lanceolata</i>	Mexico	G. B. H. 4103
17	<i>M. imbricate</i>	贵州雷山	简焯坡等 50184
18	<i>M. retinervis</i>	云南西畴	C. W. Wang 86066
19	<i>M. duclouxiana</i>	云南开远	钟铺勤、匡可任 121
20	<i>M. napaulensis</i>	Bhutan	B. Bartholomen 3927
21	<i>M. eurybracteata</i> subsp. <i>eurybracteata</i>	四川南川	李国风 60260
22	<i>M. calamiaulis</i> subsp. <i>kingdonwardiana</i>	西藏易贡	应俊生, 洪德元 0547
23	<i>M. philippinensis</i>	Philippine Islands	Loher 60
24	<i>M. shenii</i>	广东阳山	两广队 0297

2 观察结果

2.1 基本形态特征

根据对 24 种十大功劳属植物的形态观察, 十大功劳属植物种子形态多为卵形, 少数为长卵形、椭圆形、卵状椭圆形、卵状长圆形、近三角形和卵状三角形 (图版 I: 1-24), 种子颜色一般为棕黑色。依据 Werker (1997) 的标准, 小型种子长 0.2~0.3 mm, 中型种子长 0.3~2 mm, 大型或超大型种子长大于 2.0 mm。十大功劳属植物种子长 3.4~6.7 mm, 宽 1.7~3.5 mm, 属于大型, 种皮纹饰为网纹状, 十大



图版 I 十大功劳属植物种子扫描电镜照片

Plate I SEM photographs of seeds in *Mahonia* 1. *M. aquifolium*; 2. *M. nana*; 3. *M. repens*; 4. *M. dictyota*; 5. *M. punila*; 6. *M. sax-seyi*; 7. *M. bracteolata*; 8. *M. gracilis*; 9. *M. microphylla*; 10. *M. nevinii*; 11. *M. pallida*; 12. *M. pinnata*; 13. *M. nervosa*; 14. *M. entriphylla*; 15. *M. polydonta*; 16. *M. lanceolata*; 17. *M. imbricate*; 18. *M. retinervis*; 19. *M. duclouxiana*; 20. *M. napaulensis*; 21. *M. eurybracteata* subsp. *eurybracteata*; 22. *M. calamiaulis* subsp. *kingdon-wardiana*; 23. *M. philippinensis*; 24. *M. shenii*. The same below.

功劳属植物种子形态描述见表 2。

差别,种子表皮微观纹饰可以分为 9 个类型(表 3)。

2.2 种皮纹饰

十大功劳种子表皮纹饰基本相似,为网状纹饰,由网眼和网脊组成,网眼轮廓基本规则,但形状、大小不完全相同,网脊的粗细、高低、是否具有附属物等在不同类群间也有差别(图版II:1-24)。根据上述

3 结论与讨论

3.1 种子形态特征的分类学意义

种子形态特征是分类证据之一,与其它植物器

表 2 十大功劳属植物种子形态
Table 2 Seed morphology in the genus *Mahonia*

分类群 Taxa	形状 Shape	大小 Size (mm)	纹饰类型 Type	图版 Plate
<i>M. aquifolium</i>	卵形	3.4×2.5	类型 I	图版 I, 图版 II: 1
<i>M. nana</i>	椭圆形	4.8×1.8	类型 I	图版 I, 图版 II: 2
<i>M. repens</i>	卵形	4.4×2.5	类型 I	图版 I, 图版 II: 3
<i>M. dictyota</i>	长卵形	5.2×2.6	类型 I	图版 I, 图版 II: 4
<i>M. pumila</i>	卵形	3.9×2.2	类型 I	图版 I, 图版 II: 5
<i>M. pinnata</i>	卵形	4.0×2.3	类型 I	图版 I, 图版 II: 6
<i>M. bracteolata</i>	卵形	5.3×2.8	类型 I	图版 I, 图版 II: 7
<i>M. gracilis</i>	卵形	5.0×3.1	类型 II	图版 I, 图版 II: 8
<i>M. microphylla</i>	卵形	5.7×3.5	类型 II	图版 I, 图版 II: 9
<i>M. nevinii</i>	卵形	5.1×2.2	类型 III	图版 I, 图版 II: 10
<i>M. pallida</i>	卵形	3.9×2.2	类型 IV	图版 I, 图版 II: 11
<i>M. swaseyi</i>	卵状椭圆形	5.5×3.2	类型 V	图版 I, 图版 II: 12
<i>M. nervosa</i>	卵形	4.4×2.7	类型 V	图版 I, 图版 II: 13
<i>M. entriphylla</i>	卵形	3.9×2.4	类型 V	图版 I, 图版 II: 14
<i>M. polydonta</i>	卵状长圆形	6.5×2.9	类型 V	图版 I, 图版 II: 15
<i>M. lanceolata</i>	卵形	5.3×3.0	类型 VI	图版 I, 图版 II: 16
<i>M. imbricate</i>	卵形	5.0×3.3	类型 VII	图版 I, 图版 II: 17
<i>M. retinervis</i>	卵形	4.7×2.9	类型 VII	图版 I, 图版 II: 18
<i>M. duclouxiana</i>	卵形	4.0×2.2	类型 VII	图版 I, 图版 II: 19
<i>M. napaulensis</i>	近三角形	3.7×1.7	类型 VII	图版 I, 图版 II: 20
<i>M. eurybracteata</i> subsp. <i>eurybracteata</i>	卵形	5.0×2.8	类型 VIII	图版 I, 图版 II: 21
<i>M. calamiaulis</i> subsp. <i>kingdon-wardiana</i>	卵形	4.2×2.2	类型 IX	图版 I, 图版 II: 22
<i>M. philippinensis</i>	卵形	4.4×2.9	类型 IX	图版 I, 图版 II: 23
<i>M. shenii</i>	三角卵形	4.7×2.7	类型 IX	图版 I, 图版 II: 24

表 3 十大功劳属植物种子表皮纹饰类型
Table 3 Seed-coat ornamentation in *Mahonia*

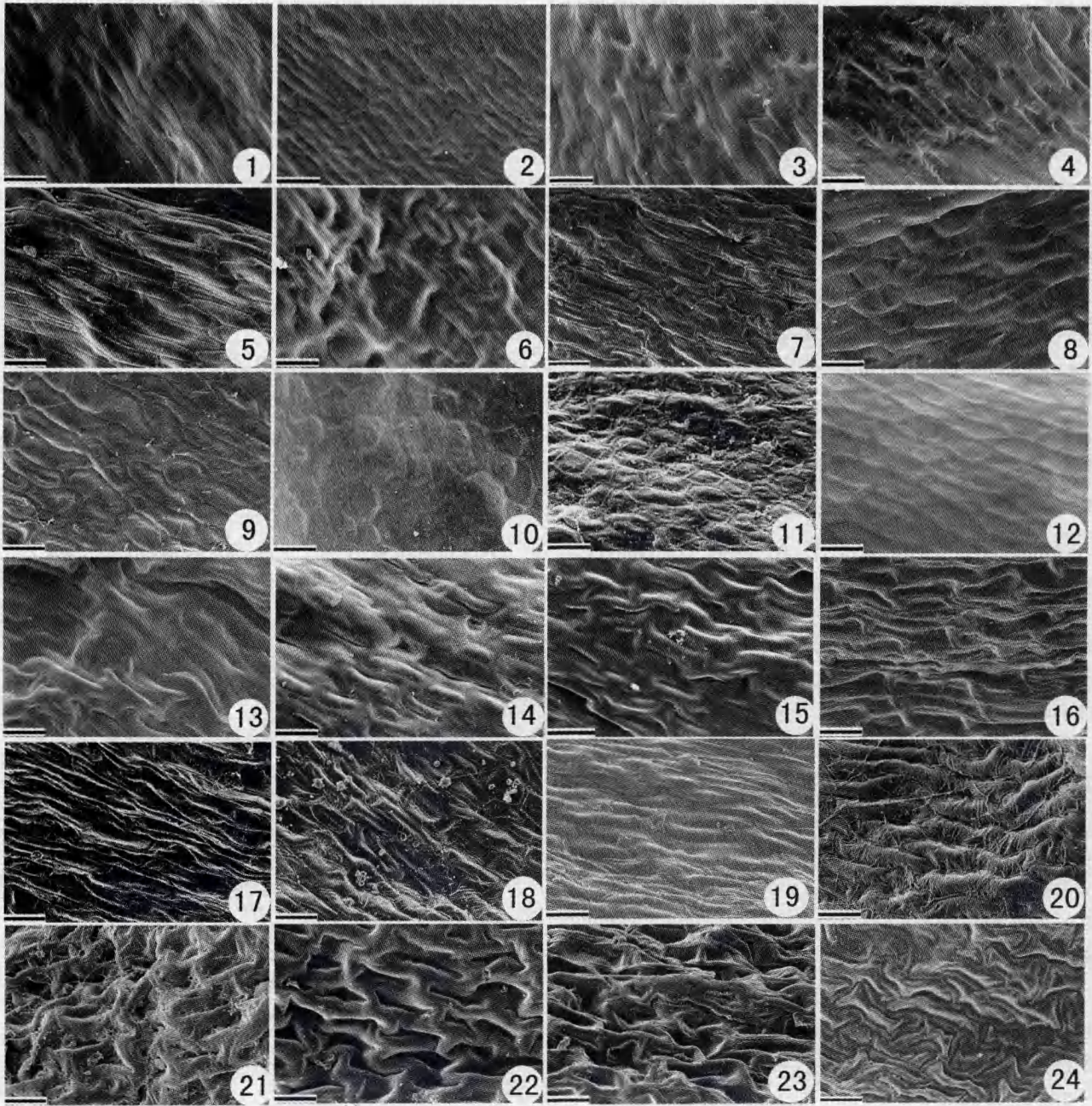
类型 Type	特征 Characters	代表种类 Representative species
类型 I	网脊细, 微凹, 轮廓清晰, 网眼呈细长条形, 大小一致, 表面光滑	<i>M. aquifolium</i> , <i>M. nana</i> , <i>M. repens</i> , <i>M. dictyota</i> , <i>M. pumila</i> , <i>M. pinnata</i> , <i>M. bracteolata</i> (图版 II: 1-7)
类型 II	网脊细, 微凹, 轮廓清晰, 网眼近短长方形, 大小不完全一致, 表面光滑	<i>M. gracilis</i> , <i>M. microphylla</i> (图版 II: 8-9)
类型 III	网脊细, 微凸, 轮廓清晰, 网眼近多边形, 大小一致, 表面光滑	<i>M. nevinii</i> (图版 II: 10)
类型 IV	网脊细, 明显凸起, 轮廓清晰, 网眼近多边形, 大小一致, 表面光滑	<i>M. pallida</i> (图版 II: 11)
类型 V	网脊粗, 微凸, 轮廓清晰, 网眼近长方形, 大小一致, 表面光滑	<i>M. swaseyi</i> , <i>M. nervosa</i> , <i>M. entriphylla</i> , <i>M. polydonta</i> (图版 II: 12-15)
类型 VI	网脊粗, 微凸, 轮廓清晰, 网眼近长方形, 微凸, 大小一致, 表面光滑	<i>M. lanceolata</i> (图版 II: 16)
类型 VII	网脊细, 微凹, 轮廓清晰, 网眼呈细长条形, 大小一致, 表面呈条状	<i>M. imbricate</i> , <i>M. retinervis</i> , <i>M. duclouxiana</i> , <i>M. napaulensis</i> (图版 II: 17-20)
类型 VIII	网脊细, 微凹, 轮廓清晰, 网眼呈细长条形, 大小一致, 表面光滑	<i>M. eurybracteata</i> subsp. <i>eurybracteata</i> (图版 II: 21)
类型 IX	网脊细, 微凹, 轮廓清晰, 网眼呈细长条形, 大小一致, 表面呈条状	<i>M. calamiaulis</i> subsp. <i>kingdonwardiana</i> , <i>M. philippinensis</i> , <i>M. shenii</i> (图版 II: 22-24)

官相比较, 种子作为繁殖器官, 受环境影响较营养器官小的多, 具有很大的稳定性, 因而在探讨植物分类和系统上有重要意义, 种子性状已用于解决分类问题、探讨系统演化关系等多个方面。从 20 世纪 50 年代起, 不少学者 (Corner, 1951; Vaughan, 1968; Chuang & Heckard, 1972; Crow, 1979; Barthlott, 1981; 郭凤根等, 2000; 马成亮, 2003; 马骥等, 2005) 将种子微形态

特征用于植物分类学与系统学研究, 证明了种子微形态结构在科、属、种等不同水平上的分类意义。

3.2 十大功劳属植物种子形态的分类学意义

在十大功劳属植物研究中, 国内外至今尚未有关种子微形态方面的专门研究, 只在一些植物志中有粗略描述。本文对 24 种十大功劳属植物的种子, 运用扫描电镜 (SEM) 观察了种子的形态和表面纹饰, 根据



图版 II 十大功劳属植物种子表面纹饰扫描电镜照片 (1-24, 与图版 I 同)

Plate II SEM photographs of seed ornamentation in *Mahonia*

实验观察表明,十大功劳属植物种子表皮纹饰形态变异式样丰富,且在种内变异较为稳定,尤其表皮纹饰为网状纹饰,根据网眼形状、网脊凸凹等可将其分为 9 种类型,对十大功劳的属下系统划分具有重要的系统学意义。

十大功劳属是小檗科第二大属,性状变异复杂,分类比较混乱,各学者观点分歧大。Ahrendt(1961)

在 Fedde 分类系统基础上,根据花序苞片是否宿存及长度将十大功劳属下分为 2 个 Groups,又根据分为 4 个 sections 和 14 个 subsections。应俊生(2001)在《中国植物志》的编写中,却包含了 33 个新异名,甚至将 Ahrendt 不同亚组的多个种都合并为一个种。Kim 等(2004)基于 ITS 序列证据将十大功劳属(*Berberis* 的复叶种类)分为 3 支,其中一支包含了 sect. *Longi-*

bracteatae 的种类,另外一支包含了 section *Horridae*, 剩下一支包含了 section *Aquifoliatae*/section *Paniculatae*。本研究观察了该属 24 种,发现种皮纹饰变化十分丰富,包括了 9 种不同纹饰类型,但它们无法与 Ahrendt 划分的组或亚组完全吻合。其中类型 I 基本上与 subsect. *Euaquifoliatae* 对应,但也包括了 *M. bracteolata* (sect. *Longibracteatae*); 本研究中涉及到 sect. *Horridae* 两个种 *M. nevinii* 和 *M. swaseyi* 分别被划分到两个不同的表皮纹饰类型;相反,不同 Group 的两个种 *M. microphylla* 和 *M. gracilis* 根据种皮纹饰却被放到了同一个类型里,而 subsect. *Eupaniculatae* 的种皮纹饰类型却表现出两种不同类型,即类型 IV (*M. pallida*) 和类型 VI (*M. lanceolata*); 在类型 V 中却包含了 3 个不同 sections 的 4 个不同 subsections 的种类;其余 3 个类型,分别包含了不同亚组的种类。在本文 9 种类型的种皮纹饰中,类型 I 包含种类最多,在类型 II 中包含的 *M. microphylla* 和 *M. gracilis* 分别为中国种类和北美种类,属于不同的 Group,说明小叶全缘的 *M. microphylla* 可能和北美种类的关系较近。亚洲种类 (sect. *Longibracteatae*) 涉及 6 种类型的种皮纹饰,即类型 I、类型 II、类型 V、类型 VII、类型 VIII、类型 IX。

综上所述,虽然该属种皮纹饰变化丰富,具有重要的系统学意义,本文结果还是不支持 Ahrendt (1961) 的系统划分;可能由于取样数量有限,结合前人基于形态学和 ITS 序列的分析结果,根据种皮纹饰类型分析,无法给出一个合理的系统划分结果;对整个十大功劳属植物来说,迄今未见种子形态报道,本文尚属首次较为全面报道。

致谢 衷心感谢 IBK, PE, KUN, IBSC, SZ, CD-BI, K, BM, A, E, P 等标本馆提供标本借阅及种子试验材料! 植物所肖荫厚老师在该本部内容实验中给予的帮助。

参考文献:

- 应俊生. 2001. 中国植物志(第 29 卷)[M]. 北京:科学出版社: 214—249
- Ahrendt LW. 1961. *Berberis* and *Mahonia*-A taxonomic revision [J]. *J Linn Soc Bot*, 57:296—359
- Barthlott W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects [J]. *Nord J Bot*, 1:345—355
- Chuang TI, Heckard LR. 1972. Seed coat morphology in *Cordylanthus* (Scrophulariaceae), and its taxonomic significance [J]. *Am J Bot*, 59(2):258—265
- Corner EJH. 1951. The Leguminosae Seed. Phytomorphology [J], 1(1):5—17
- Crow GE. 1979. The systematic significance of seed morphological in *Sagina* (Caryophyllaceae) under SEM [J]. *Brittonia*, 31(1):52—63
- Fedde F. 1902. Versuch einer Monographie der Gattung *Mahonia* [J]. *Bot Jahrb Syst*, 31:30—133
- Guo FG (郭凤根), Li YH (李扬汉). 2000. Seed morphology of *dodders* in Yunnan (滇产菟丝子种子形态的观察) [J]. *Guihaia* (广西植物), 20(4):332—334
- Kim YD, Jansen RK. 1995. Phylogenetic implications of chloroplast DNA variation in the Berberidaceae [J]. *Pl Syst Evol*, 9 (Suppl.):341—349
- Kim YD, Jansen RK. 1998. Chloroplast DNA restriction site variation and phylogeny of the Berberidaceae [J]. *Am J Bot*, 85 (12):1766—1778
- Kim YD, Kim SH, Landrum LR. 2004. Taxonomic and phylogeographic implications from ITS phylogeny in *Berberis* (Berberidaceae) [J]. *J Plant Res*, 117:175—182
- Liu CJ (刘长江), Lin Q (林祁), He JX (贺建秀). 2004. Methods and terminology of study on seed morphology from China (中国植物种子形态学研究方法和术语) [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 24(1):178—188
- Ma CL (马成亮). 2003. Studies on the seed morphology of *Rorippa* in Shandong and its systematic taxonomy significance (山东才蕒菜属种子形态学研究及其系统分类学意义) [J]. *Guihaia* (广西植物), 23(2):145—148
- Ma J (马骥), Li XR (李新荣), Zhang JG (张景光), et al. 2005. Progress in research on microstructure features of seeds (我国种子微形态结构研究进展) [J]. *J Zhejiang Normal Univ: Nat Sci Edi* (浙江师范大学学报·自然科学版), 2:121—126
- McCain JW, Hennen JF. 1982. Is the taxonomy of *Berberis* and *Mahonia* (Berberidaceae) supported by their rust pathogens *Cumminsiaella santa* sp. nov. and other *Cumminsiaella* species (Uredinales) [J]. *Syst Bot*, 7:48—59
- Mroeon RV. 1982. *Berberis claireae*, a new species from Baja California; and why not *Mahonia* [J]. *Phytologia*, 52:221—226
- Takeda H. 1917. Contributions to the knowledge of the old world species of the genus *Mahonia* [J]. *Notes Bot Gard Edinb*, 6:209—248
- Vaughan JG. 1968. *Seed Anatomy and Taxonomy*. London [M]. Academic Press:5—251
- Wang W, et al. 2007. Phylogenetic and biogeographic diversification of Berberidaceae in the Northern Hemisphere [J]. *Sys Bot*, 32(4):731—742
- Werker E. 1997. *Seed Anatomy* [M]. Berlin: Stuttgart Bomtraeger:1—65
- Whetstone RD, Atkinson TA, Spaulding DD. 1997. Berberidaceae. In: Flora of north America editorial committee. Flora of North America, Vol. 3 [M]. New York: Oxford University Press:272—286