

桦木科植物的系统发育和演化^{*}

陈之端 路安民

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093)

摘要 全面阐述桦木科 6 属 36 种植物叶表皮和花粉的形态及系统学价值;首次揭示中国特有属——虎榛子属胚胎发育的全过程;化石植物有重要发现,发现了美国怀俄明古新世一个化石新属——*Cranea* 和 *Palaecarpinus* 属的两个化石新种,是迄今为止所发现的桦木科榛亚科最早的化石记录;利用形态学资料、*rbcL* 基因序列、*ITS* 序列分别对桦木科及外类群进行分支分析,并根据化石植物提供的证据,将三者结合分析,重建了桦木科的系统发育,建立了桦木科的新分类系统。

关键词 桦木科,系统发育,演化

在被子植物系统和演化的研究中,金縷梅类植物的范畴、系统地位及关系在植物系统学家之间存在很大分歧,因而成为一个令人瞩目的研究课题,曾一度是国际植物学界研究的热点之一。自 1986 年起,该研究组将研究重点聚焦于金縷梅类植物的研究,向国家自然科学基金委员会提出“金縷梅类植物科的谱系分支、地理分布和演化”的项目申请,并得到批准立项。桦木科植物是金縷梅类植物的核心类群之一而成为研究的重点。

1987—1999 年,桦木科植物系统发育和演化的研究,持续得到国家自然科学基金(1 项)和面上基金(2 项)及中国科学院生物分类区系特别支持费(1 项)的资助,使研究得以不断深入。同时,在国家自然科学基金和美国科学基金的资助下,同美国佛罗里达大学自然历史博物馆的古植物学家开展了实质性的合作。主要研究进展可总结为以下几个方面:

1 桦木科叶表皮和花粉形态学研究

用光学显微镜及扫描电镜观察了桦木科 6 个

属 38 种植物的叶表皮,发现桦木科植物成熟叶片的气孔器有四种类型:无规则型、轮列型、不典型辐射型和短平列型。发现叶表皮性状及性状状态对该科内属和族的划分具有重要分类学价值^[1]。利用光学显微镜、扫描电镜和透射电镜观察了桦木科 6 个属 38 种植物花粉形态,发现该科的花粉有三种类型:桦木型、榛型、鹅耳枥型。澄清了前人在带状加厚、孔盖和颗粒层等概念上的模糊认识,不支持把桦木科分成榛科和桦科的观点^[7]。

2 桦木科胚胎学研究

虎榛子属植物需跨年度才能完成其生活史,胚胎学研究难度很大。经过艰苦取样及仔细实验,对这一中国特有属的胚胎学研究获得成功。揭示了该属小孢子发生、雄配子体发育,大孢子发生、雌配子体发育,胚胎发育和胚乳形成的全过程。发现了该属合点端第二个大孢子有时可为机能大孢子,胚胎发育为柳叶菜型等特征在该属中有一定的特殊性^[1]。另外,研究了鹅耳枥的大、小孢子囊发育,雌、雄配子体形成以及胚乳发生过程^[11],并报道了弗吉

尼亚铁木胚珠和胚囊的发育过程,发现该种存在多胚囊现象。这些研究都为桦木科的系统发育提供了重要的新证据^[12]。

3 桦木科化石植物的研究

根据对美国怀俄明中部和北部古新世地层挖掘的果序、叶、雄花序及原位花粉的研究,发表了桦木科榛亚科一个化石新属——*Cranea*。该化石新属种 *Cranea wyomingensis* 的总苞和坚果形态相似于现在只分布于东亚、而为中国所特有的虎榛子属,化石雄花序以及三孔花粉类似于榛亚科植物,化石叶的各种性状又相似于鹅耳枥属和铁木属,根据上述综合性状,完成了对 *Cranea* 化石植物的重建^[5]。另外,还对榛亚科的祖先复合群 *Palaeocarpinus* 进行了大化石和原位花粉的深入研究。根据采自美国怀俄明古新世发掘的果序、雄花序、原位花粉和叶化石,命名了两个化石新种和一个新变种,并做了化石植物的重建^[4],是迄今为止在地层中发现最早的桦木科榛亚科化石记录。这一重大发现为桦木科系统发育提供了最直接的证据,也为北美和东亚植物区系的联系提供了直接佐证。

4 桦木科的分子系统学研究

利用叶绿体 *rbcl* 基因序列和核糖体 ITS 序列分析了桦木科的系统发育;利用 *rbcl* 基因序列研究了代表绝大多数高等金缕梅类植物的系统关系。这些研究结果表明,桦木科是一个单系群,揭示了桦木科属间以及同姐妹群的系统关系。另外,还对全部高等金缕梅类的科(包括马尾树科和桦木科)及其姐妹群进行了分子系统学研究,利用叶绿体 *rbcl* 基因序列分析了它们的系统关系,支持马尾树科和胡桃科有非常近的亲缘关系。同时,分子序列分析的结果也表明,包括桦木科在内的“高等”金缕梅类与蔷薇纲的关系比起与“低等”金缕梅类更加密切^[3]。

5 桦木科的系统发育和演化

利用形态学性状、叶绿体 DNA *rbcl* 基因序列和核糖体 DNA ITS 基因序列分别进行的分支分析所

显示的桦木科系统发育关系是一致的,这大大增加了这一研究结果的可信度。将现代植物所揭示的系统发育关系与桦木科化石植物(包括叶化石、结实器官化石和花粉化石)所显示在地质历史上出现的顺序(化石历史)相结合,重建了桦木科的演化史。从桦木科植物的起源和早期分化的古地理和古环境入手,分析了桦木科起源之后所经历的空间辐射;提出了晚白垩世和早第三纪是桦木科植物分化最重要的时期。从对桦木科植物的花序、花、花粉、果实等植物体各部分的形态演化式样与其所经历环境变化的联系,描述了该科植物祖先可能具有的 11 个原始特征^[8,9]。认为它不可能来源于现存壳斗科或其它近缘科,而是来源于一个共同祖先,可能是正型粉类复合群的某些成员^[2]。

研究一个生物类群的系统发育和演化,须探讨它的形成与发展及各谱系分支之间的亲缘关系。由于大多数类群在地球上出现之后都经历了一个相当漫长的地史演化过程,要搞清它们的系统发育,不仅需要在世界范围内全面研究现存类群的形态、分类、分布和谱系演化,而且要研究类群的起源以及各个地质时期的多样性变化和绝灭的近缘类群。只有这样,才可能详细了解一个类群的起源和起源后的分化与扩散。因此,此类研究对人类深入理解多姿多彩的生物世界具有十分重要的科学价值。

该项研究属于植物大系统(macro-systematics)或大进化(macroevolution)的研究范畴,研究重心是探讨属上类群间的系统与演化,在全球范围内对桦木科植物的系统发育和演化进行较为全面而深入的研究。从方法上,该研究将形态学(广义)和分子生物学方法相结合,植物系统发育和地理分布研究相结合,植物现存环境和古环境研究相结合,现代植物和化石植物研究相结合。所得研究结果能够相互印证,这在目前的研究工作中尚为数不多。

从多学科的研究证据中获得了一系列新的重要发现,例如,揭示了研究难度较大的中国特有虎榛子属的生活史,即大小孢子体发生、雌雄配子体发生、胚胎发生和胚乳发育的全过程;根据在古新世地层中发掘的果序、雄花序、原位花粉和叶化石

命名了一个化石新属和两个化石新种;将形态性状的分支分析结果与根据来自不同基因组的基因或 DNA 片段序列所得到的分支分析结果相整合,重建了桦木科的系统发育等,分支次序与桦木科植物化石出现的年代相吻合,并提出了桦木科系统发育和演化的一系列观点。论述了它的起源地、起源时间和祖先类型的特征以及起源后所经历的演变。

十余年来,该研究小组在 *American Journal of Botany* 和 *International Journal of Plant Science* 等学术刊物上发表论文 12 篇,其中发表在 *American Journal of Botany* 上的论文“Phylogeny and evolution of the Betulaceae as inferred from DNA sequence, morphology, and paleobotany”得到审稿人和国内外同行的良好评价。植物研究所学术委员会对该成果所做的鉴定认为,该研究“在桦木科植物的研究方面达到国际领先水平,为一个类群的系统发育研究提供了典型范例。”

参考文献

- 1 Chen Zhiduan, Lu Anming, Pan Kaiyu. The embryology of the genus *Ostryopsis* (Betulaceae). *Cathaya*, 1990, 2: 53—62.
- 2 Chen Zhiduan, Manchester S R, Sun Haiying. Phylogeny and evolution of the Betulaceae as inferred from DNA sequences, morphology and paleobotany. *American Journal of Botany* 1999, 86(8): 1 168—1 181.
- 3 Chen Zhiduan, Wang Xiaoquan, Sun Haiying, *et al.* Systematic position of the Rhoipteleaceae: Evidence from nucleotide sequences of *rbcL* gene. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1998, 36(1): 1—7.
- 4 Manchester S R, Chen Zhiduan. *Palaeocarpinus aspinosa* sp. nov. (Betulaceae) from the Paleocene of Wyoming, USA. *International Journal of Plant Science*, 1996, 157(5): 644—655.
- 5 Manchester S R, Chen Zhiduan. A new genus of Coryloideae (Betulaceae) from the Paleocene of North America. *International Journal of Plant Science*, 1998, 159(3): 522—532.
- 6 Zhang Zhiyun, Chen Zhiduan. Embryology of *Carpinus turczaninowii* (Betulaceae) and its systematic significance. *Cathaya*, 1993, 5: 59—68.
- 7 陈之端. 桦木科植物的花粉形态研究. *植物分类学报*, 1991, 29(6): 494—503.
- 8 陈之端. 桦木科植物的系统发育和地理分布. *植物分类学报*, 1994a, 32(1): 1—31.
- 9 陈之端. 桦木科植物的系统发育和地理分布(续). *植物分类学报*, 1994b, 32(1): 101—153.
- 10 陈之端,路安民. 桦木科植物的起源和早期分化. *中国科学院研究生院学报*, 1995, 12(2): 199—204.
- 11 陈之端,张志耘. 桦木科植物叶表皮的研究. *植物分类学报*, 1991, 29(2): 156—163.
- 12 邢树平,陈之端,路安民. *Ostrya virginiana* (Betulaceae) 的胚珠和胚囊发育及其系统学意义. *植物分类学报*, 1998, 36(5): 428—435.

Phylogeny and Evolution of the Betulaceae

Chen Zhiduan Lu Anmin

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany,
Institute of Botany, CAS, 100093 Beijing)

In the present study, foliar epidermal features and pollen morphology of 36 species representing all 6 genera of the Betulaceae were carefully examined under Light Microscopy, SEM and TEM, and their systematic significance was discussed. The embryology of *Ostryopsis*, an endemic genus to China, was thoroughly observed for the first time. There are some important discoveries on the studies of fossil plants in the family. One new extinct genus, *Cranea*, and two new species of

Palaeocarpinus from the Paleocene of the United States of America, were published. They are the earliest fossil records of Coryloideae up to now. The cladistic analysis was made using the data from morphology, and DNA sequences. Based on the evidence from morphology, molecular systematics, and paleobotany, the phylogeny of the Betulaceae was reconstructed, and a new system of classification in the family was established.

陈之端 男,中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室研究员,博士生导师。1964 年 5 月出生。1985 年 7 月毕业于山东大学生物系,1992 年获植物研究所博士学位。博士论文获中国科学院院长奖学金优秀奖。1993-1999 年主持完成国家自然科学基金面上基金课题两项,1995-1996 年主持完成美国地理学会项目一项,目前主持或联合主持国家自然科学基金重点和面上项目各一项。在国内外学术期刊单独或合作发表论文 30 多篇。

————— * ————— * ————— * —————

(接 198 页)

究的关键是大陆深俯冲的地球动力学及其对岩石圈演化的影响。该项目将继续开拓超高压变质作用的研究,但重点将以大陆深俯冲为主线,研究深俯冲大陆岩板的物理化学变化,造山-造盆过程,水-岩反应,地壳-地幔和岩石圈-软流圈之间的相互作用以及地球物理场异常的机理。

计划 5 年内达到以下目标:

(1)确定大陆岩石圈可俯冲的深度,并查明其俯冲和折返过程中的物理和化学变化以及流体的可能作用;(2)研究大别山-苏鲁碰撞造山带的几何学和运动学,提出合理的超高压变质岩的折返机

理;(3)完成大别山反射地震剖面测量以及苏鲁地区层析成像分析的测量工作,查明大别山-苏鲁碰撞造山带的深部结构;(4)通过合肥盆地和莱阳盆地及相关地层的研究,查明盆山系统对大陆深俯冲和折返的响应;(5)对中国西部有无超高压变质岩提出明确的答案;(6)查明大别山-苏鲁碰撞造山带的古热结构;(7)探究大陆深俯冲的后效作用,特别是岩浆活动和地磁;(8)通过与地球上其它超高压变质地质体的对比研究,初步提出超高压变质作用的时间序列和空间分布规律;(9)完成大陆深俯冲的地球动力学数值模拟。