

不同生境中云南松及其近缘种芽的比较形态解剖学研究

王昌命¹, 王 锦^{1,2}, 姜汉侨²

(1. 西南林学院, 昆明 650224; 2. 云南大学 生命科学学院, 昆明 650031)

摘 要: 对滇东南、滇中以及滇西北地区的 10 个云南松种群及其近缘种的芽进行了比较形态解剖学研究, 云南松种群及其近缘种芽的形态和结构特征表现为多态性, 随着纬度或海拔(样带取样)的增加, 从滇东南—滇中—滇西北, 芽鳞长度和芽鳞排列的紧密程度等随着海拔高度的升高有增加的趋势。针叶的发育为“不对称”叶原基分化, 形成不同针叶数的针束。云南松及其近缘种芽形态结构的多样性是生态环境的复杂性与生态因子组合的多样性共同作用的结果。

关键词: 云南松; 比较形态学; 芽; 生态适应

中图分类号: Q944.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2009)04-0433-05

Shoot apex comparative morphology of *Pinus yunnanensis* and its closely related species under different habitats

WANG Chang-Ming¹, WANG Jin^{1,2}, JIANG Han-Qiao²

(1. Southwest Forestry College, Kunming 650224, China; 2. College of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650031, China)

Abstract: Shoot apex morphology and structure characteristics of *Pinus yunnanensis* and its closely related species, sampled from the south-east, mid-part and north-west of Yunnan Plateau, were extensively investigated, observed and analyzed. The shoot apex morphological characteristics of *P. yunnanensis* and its closely related species presented polymorphism in Yunnan plateau. The length and arrangement tightness of bud scales increased with the altitude heightening. The “anisomorous” needle primordia differentiated the different needle leaves per needle bundle. The morphological and structural polymorphism of *P. yunnanensis* and its closely related species was the joint action of ecological environment complexity and ecological factor combination diversity.

Key words: *Pinus yunnanensis*; comparative morphology; shoot apex; ecological adaptation

云南松(*Pinus yunnanensis*)以云南高原为起源和分布中心, 延伸到西南季风影响下的贵州西部、四川西南部的中亚热带气候地区, 它与我国东部亚热带分布的马尾松(*P. massoniana*)是同属之间的地理替代(吴征镒, 1979)。在云南西北横断山区与高山松(*P. densata*)毗连; 在云南西南部, 则与思茅松

(*P. kesiya* var. *langbianensis*)邻接。在云南的亚热带高原, 从南到北, 从东到西, 从海拔 700 m 河谷至 3 200 m(个别可到 3 435 m)的山地阳坡(王昌命等, 2003, 2004), 云南松均有大面积的分布(占云南省森林面积的 70%), 种群多态性丰富, 生态地理变异突出, 在形态特征上甚至没有完全相同的个体。种群

收稿日期: 2008-03-31 修回日期: 2008-08-13

基金项目: 云南省自然科学基金(2003C009Z); 云南省应用基础研究青年基金(1994C030Q)[Supported by Natural Science Foundation of Yunnan Province(2003C009Z); Youth Project of Applied Basic Research Foundation of Yunnan Province(1994C030Q)]

作者简介: 王昌命(1966-), 河南鹿邑人, 男, 博士, 教授, 主要从事植物形态解剖学、植物生态学和木材学研究, (E-mail) swfcwcm@swfc.edu.cn.

间多型性明显,并形成了生态小种地盘松(*P. yunnanensis* var. *pygmaea*)和地理小种细叶云南松(*P. yunnanensis* var. *tenuifolia*)(黄瑞复,1993)。

庞大的云南松种群系统的生态地理变异式样反映它正处于激烈的生态分化之中,是研究形态多样性和形态发生的良好材料,关于云南松的森林分类及经营、林木栽培、遗传变异等方面,国内外学者作过广泛的研究(中国科学院中国植物志编辑委员会,1978;中国科学院植物研究所,1989;吴兆录,1993;彭鉴,1984;束传林等,2007;蔡年辉等,2007;戴开结等,2006a,b;云南省林业科学院等,2004;姜汉桥,1984;虞泓等,2000;尹擎等,1995),有关松属芽的研究也有报道(Curtis & Popham,1972;Foster,1938;Gifford,1954;Hanawa,1967;Tepper,1964),但云南松及近缘种长枝芽的解剖结构研究尚未见报道。本项研究采用比较形态学的理论和方法研究云南松种群的芽的形态和结构变化与环境之间的关系,为林木的优树选择、林木定向培育等提供依据。

1 材料方法

1.1 材料采集

云南省是一个多山高原,山地地形极其复杂,生境多样。本研究需要大量样本以尽可能多地收集各种形态性状,因此,在采样时采用了多样性原则、区域性原则和典型性原则(王昌命等,2003,2004)。依据上述原则和方法,本研究共调查统计10个云南松种群(昆明筇竹寺,中甸县虎跳峡,丘北县清水江林场),1个地盘松种群(昆明筇竹寺),1个细叶云南松种群(富宁县剥隘镇),2个高山松种群(中甸县城关,管口),1个思茅松种群(富宁县城关)。取样地点分布见图1。

1.2 切片制作与观察

剥去长枝芽或短枝芽的外层芽鳞,FAA固定,常规石蜡切片,番红固绿染色,光学显微镜(Nikon E400)下观察、拍照。

2 观察结果

松树具有长枝和短枝之分。长枝上有非绿色的鳞叶,呈螺旋状排列。短枝着生于鳞叶腋部,在短枝顶端簇生2~5枚一束的次生针叶(王昌命等,2003,2004)。长枝顶端芽通常具多层芽鳞。

2.1 芽的形态特征

2.1.1 长枝顶芽 长枝顶芽的最大高度和最大直径随着纬度的增加,从滇东南—滇中—滇西北,表现出明显减小的趋势。滇东南地区,细叶云南松长枝顶芽的最大高度和最大直径均小于该区域的云南松。滇中地区地盘松长枝顶芽的特征均小于该区域的云南松。在滇西北地区,高山松长枝顶芽的特征有类似的特征变化。长枝顶芽的高度和直径的变化趋势(图2),与植物的发育节律、气温等相关。

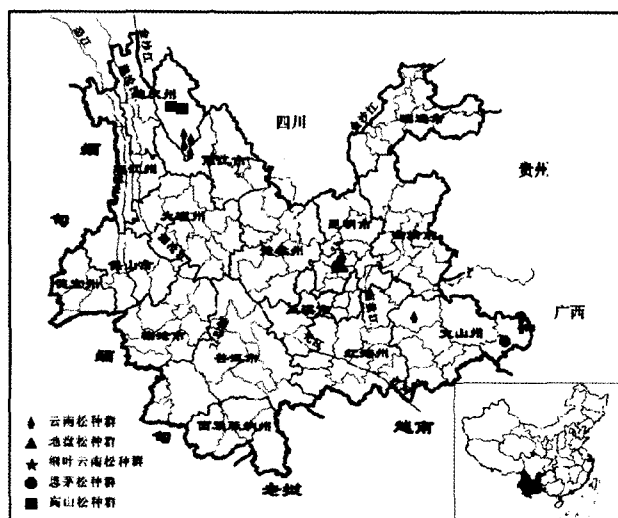


图1 云南松种群取样点的分布示意图
Fig. 1 Sketch map of the distribution of *Pinus yunnanensis* indicating populations sampled

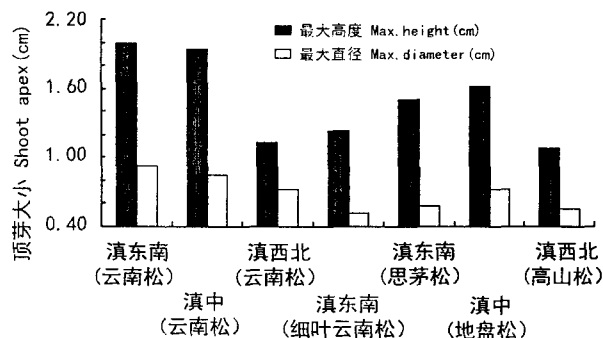


图2 不同生境下主枝顶芽的特征值
Fig. 2 Histogram of maximum height and diameter of apical buds under different habitats

云南松长枝顶芽的最大高度与最大直径的比值表明,滇中地区和滇东南地区云南松的顶芽细长,滇西北地区云南松的顶芽相对较为粗短。云南松顶芽的硬度,滇中地区和滇西北地区相对较硬,滇东南地区较软。

在设定的样带上,随着海拔高度的升高,长枝顶芽的最大高度有降低的趋势,而最大直径则有升高的趋势,长枝顶芽的直径,不同个体之间变化幅度较大,但是从整体上看,表现为相对的稳定(图 3)。长枝顶芽的最大高度随着海拔高度的升高,表现出顶芽缩短的趋势,但同样受到金沙江河谷地带“逆温”现象的影响出现相反的趋势。与针叶随着纬度的增加出现“小型化”的整体趋势一致(王昌命等,2003,2004)。

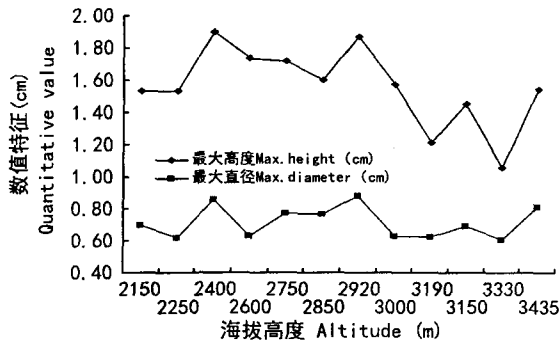


图 3 主枝顶芽的数量特征值随海拔升高的变化
Fig. 3 Relation between the quantitative characteristics of the apical buds and altitude

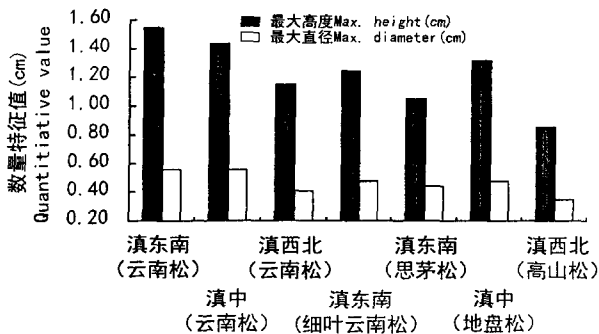


图 4 不同生境下长枝侧芽的数量特征值的变化
Fig. 4 Histogram of the quantitative characteristics of lateral buds under different habitats

2.1.2 长枝侧芽 长枝侧芽的最大高度、最大直径、硬度等特征的变化趋势与长枝顶芽的变化趋势相似。但是长枝侧芽的最大高度与最大直径的比值,在不同纬度下变化幅度较小,这可能与长枝侧芽的发育较顶芽生长发育缓慢有关。不同纬度下的对比材料的侧芽最大高度、最大直径等数量特征值的变化与其长枝顶芽的变化趋势基本一致。无论是云南松还是对比材料,从整体上看,长枝侧芽的最大高度、最大直径等数量特征值变化幅度没有长枝顶芽变化幅度大(图 4)。

长枝侧芽最大高度和最大直径随着海拔高度的升高,最大直径表现出与长枝顶芽相似的变化趋势,但是最大直径则出现增加的趋势(图 5),说明长枝侧芽的伸长生长在一定程度上受到长枝顶芽生长发育的影响,而使侧芽的加粗生长明显。

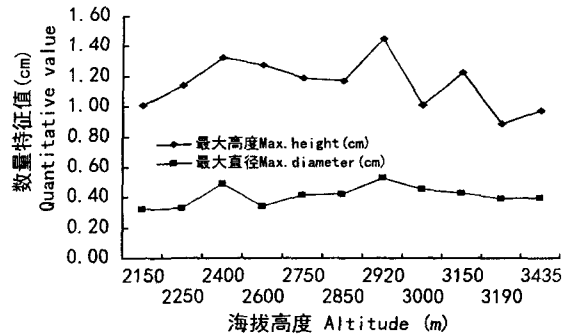


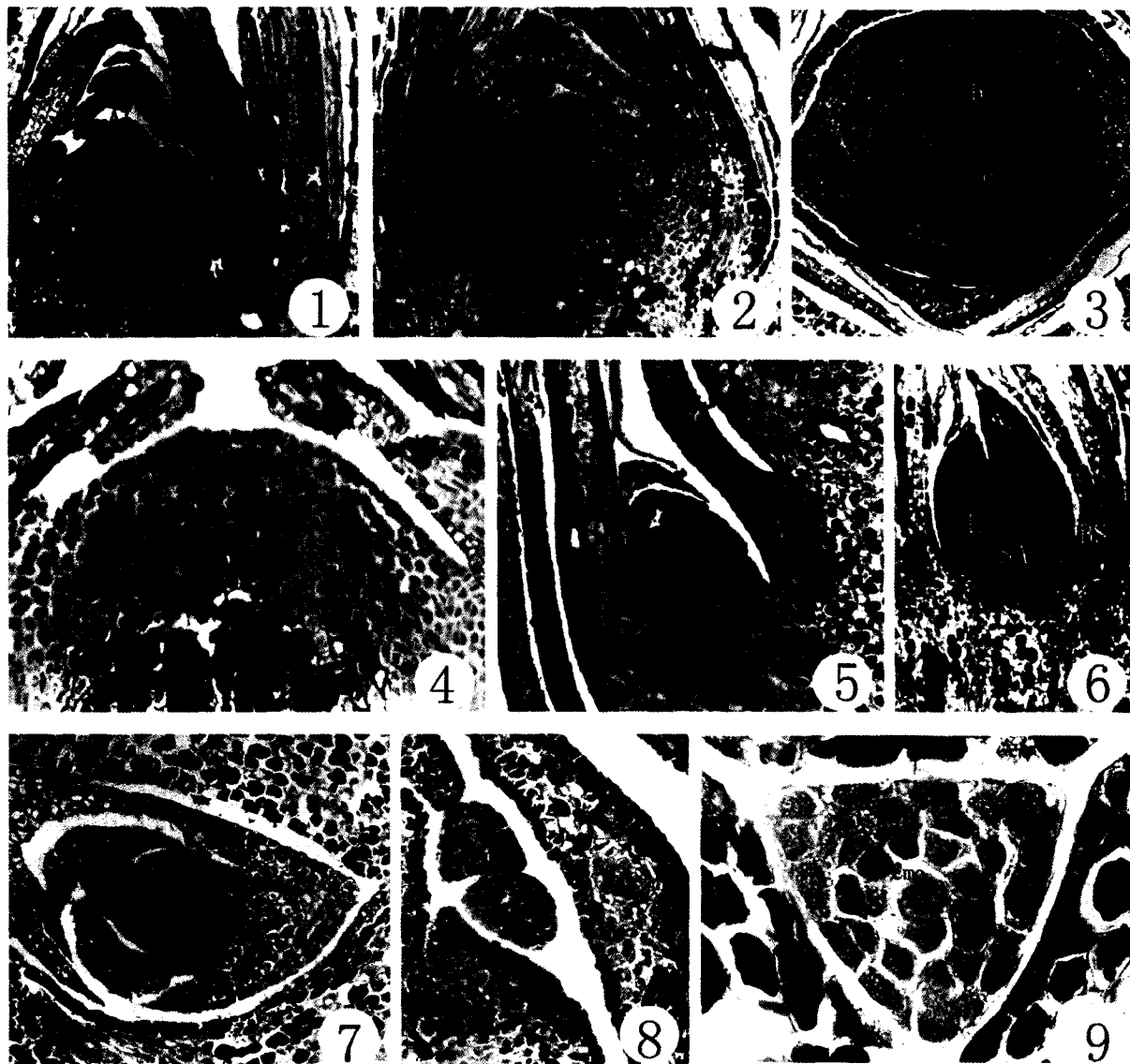
图 5 长枝侧芽的数量特征值随海拔升高的变化
Fig. 5 Relation between the quantitative characteristics of the lateral buds and altitude

2.2 针叶束发育及变化规律

滇东南、滇中、滇西北分布的云南松地区性种群具有各自的优势特征。滇东南地区:3 针 1 束的比例最高,针叶及叶鞘的长度最长,针叶较为柔软;芽大且软(图版 I:1);茎干通常较直。滇西北地区:3 针 1 束的比例、针叶及叶鞘的长度最短,且针叶较硬;芽小而硬,云南松的树干通常较直。滇中地区:3 针 1 束的比例、针叶及叶鞘的长度均居中等地位;芽的大小和硬度中等;云南松的茎干多样,有直干、弯曲、扭曲等类型整体上表现出最为复杂的类群。

每个短枝顶端针叶束的针叶数与短枝的发育密切相关,针叶束来自短枝的顶端,短枝来源于长枝上芽鳞间的侧芽(图版 I:5),在发育初期,侧芽首先形成芽鳞来保护顶端分生组织,顶端分生组织为细胞相对较小,细胞质浓厚,顶端分区结构不如顶芽明显,随着细胞分裂地进行,侧芽进行伸长生长(图版 I:7),在伸长生长的过程中分化出一大一小不对称的两个针叶原基,大的叶原基进一步分化形成三个针叶原基(图版 I:3)。在针叶原基不对称的分化过程中,进而发育成幼嫩的针叶(图版 I:6,8)。依据针叶原基的不对称发育和分化,如果温湿条件较好,或受到异常因素如机械损伤,不对称的两个或三个针叶原基可以进一步分化成 4 个或 5 个针叶原基。

不同比例的针束是短枝发育过程中,叶原基分化时受到生长环境的影响而造成的。解剖结构表明,叶原基的形成和发育是有两个不等同的原基形



图版 I 1. 云南松(直干), 顶芽纵切, 示顶端原始细胞群(AD), 中央母细胞区(Cmc), 勒状分生组织(RM), 侧生分生组织(PZ), $\times 60$; 2. 地盘松, 顶芽纵切面, 示密集的芽鳞, $\times 60$; 3. 云南松(直干), 短枝横切面, 示 3 针叶的不对称发育(a, b, c)及密集的芽鳞(BS), $\times 60$; 4. 细叶云南松, 顶芽纵切面, $\times 150$; 5. 云南松(直干), 短枝纵切, $\times 60$; 6. 云南松(丘北), 短枝纵切面, 示针叶(L)、芽鳞(BS)、茎端(SA), $\times 60$; 7. 思茅松, 纵切面, 示短枝发育, $\times 150$; 8. 高山松, 短枝横切面, $\times 150$; 9. 云南松(弯曲), 示短枝茎端的组织结构(Cmc), $\times 600$ 。

Plate I 1-9. LM Photographs; 1, 3, 5, 6, 9. *P. yunnanensis*; 2. *P. yunnanensis* var. *pygmaea*; 4. *P. yunnanensis* var. *tenuifolia*; 7. *P. kesiya* var. *langbianensis*; 8. *P. densata* 1-3, 5, 6, $\times 60$; 4, 7, 8, $\times 150$; 9. $\times 600$.

成的(图版 I : 2, 9), 不同的生境下, 叶原基的进一步发育、分化或不分化, 形成了不同针叶比例的针束。当然, 叶原基的发育除了受环境条件的影响外, 如果受到外界机械因素的损伤、病虫害等, 也有利于叶原基的进一步发育和分化。滇中和滇西北地区没有发现 4 针 1 束的情况, 一是可能与生境有关, 也可能与调查统计的数量受限有关。但可以肯定一点, 滇东南地区的湿热环境造成了云南松和细叶云南松

高针束比例的出现。

3 结论与讨论

从滇东南—滇中—滇西北, 云南松种群的芽形态特征的“小型化”与生态因子之间有明显的相关关系, 与月平均气温, 月平均降水逐渐降低的趋势一致, 与王昌命等(2003)研究针叶的结论一致。

云南松种群的分化, 由于云南高原地理环境的异质性, 并被分割成许多相对独立的生境, 又加剧了云南松的分化, 也加剧了云南松、思茅松和高山松种群间的区别。云南松已有两个变种, 即地盘松和细叶云南松。滇中地区, 云南松和地盘松同时生长在同一环境下, 但两者之间也有明显的区别, 该地区, 由于受到人类活动的强大干扰, 云南松林受到砍伐、火烧和放牧等人为干扰, 破坏严重。优良林分已所剩无几, 强大人为干扰的压力, 导致种群内弯曲低劣性状增加。滇东南地区的云南松林也遭到大规模的砍伐, 相比之下, 滇西北地区的云南松林受到人为干扰和破坏的程度相对较低, 原始天然林保留面积较大, 优良林分较多, 种群中原始性状保留较多。在云南松分布区, 由于大面积砍伐后, 人工造林和飞播造林, 造成云南松分布区种源混杂不清(吴征镒, 1979; 姜汉桥, 1984)。正是这种种源背景的复杂性, 在一定程度上导致了云南松种群的分化激烈程度。

云南松的形态结构特征与生态地理的异质性有着密切关系, 滇东南—滇中—滇西北一线, 细叶云南松、云南松、高山松呈明显的地理替代, 而且形态特征变化规律相一致。滇东南分布的细叶云南松在形态上和思茅松很相似。尽管思茅松一年内长两轮枝叶, 但是在木材的宏观构造下仍然只表现为一个生长轮(王昌命等, 2003, 2004), 滇中分布的地盘松与滇西北分布的高山松在针叶、芽等特征相似(吴兆录, 1993)。

由于云南高原生态地理环境的错综复杂和生境中生态因子组合的多样性与复杂性, 大大增加了云南松种群变异的多样性和复杂性。云南松种群不仅具有足够的当前适合度, 而且具备更大的进化灵活性, 进化潜力很大。

参考文献:

- 云南省林业科学院, 云南大学, 西南林学院, 等. 2004. 云南松 [M]. 昆明: 云南科技出版社
- 中国科学院植物研究所. 1989. 松树——形态结构与发育 [M]. 北京: 科学出版社, 53—65
- 中国科学院中国植物志编辑委员会. 1978. 中国植物志(第七卷) [M]. 北京: 科学出版社, 253—259
- Cai NH(蔡年辉), Li GQ(李根前), Zhu CF(朱存福), et al. 2007. A comparison study on the community structure between artificial and natural forests of *Pinus yunnanensis* (云南松人工林与天然林群落结构的比较研究) [J]. *J Northwest Fore Univ* (西北林学院学报), 22(2): 1—4
- Curtis JK, Popham RA. 1972. The developmental anatomy of long-branch terminal buds of *Pinus banksiana* [J]. *Amer J Bot*, 59(2): 194—202
- Dai KJ(戴开结), He F(何方), Shen YX(沈有信), et al. 2006a. Advances in the research on *Pinus yunnanensis* (云南松研究综述) [J]. *J Central South Fore Univ* (中南林学院学报), 26(2): 138—142
- Dai KJ(戴开结), He F(何方), Shen YX(沈有信), et al. 2006b. Biomass and its allocation of *Pinus yunnanensis* seedlings under phosphorus deficiency (低磷胁迫下云南松幼苗的生物量及其分配) [J]. *Guihaia* (广西植物), 26(2): 183—186
- Foster AS. 1938. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba* [J]. *Bull Torrey bot Club*, 65: 531—566
- Gifford EM Jr. 1954. The shoot apex in gymnosperms [J]. *Bot Rev*, 20: 477—529
- Hanawa J. 1967. Growth and development in the shoot apex of *Pinus densata* II. Ontogeny of the dwarf shoot and the lateral branch [J]. *Bot Mag Tokyo*, 80(948—949): 248—256
- Huang RF(黄瑞复). 1993. Study on population genetics and evolution of *Pinus yunnanensis* (云南松的种群遗传与进化) [J]. *J Yunnan Univ (Nat Sci Ed)* (云南大学学报·自然科学版), 15(1): 50—63
- Jiang HQ(姜汉桥). 1984. Some problems concerning the study of *Pinus yunnanensis* (关于云南松研究的若干问题) [J]. *J Yunnan Univ (Nat Sci Ed)* (云南大学学报·自然科学版), 1: 1—5
- Peng J(彭鉴). 1984. A Study of the *Pinus yunnanensis* var. *pygmaea* community of the Kunming region (昆明地区地盘松群落的研究) [J]. *J Yunnan Univ (Nat Sci Ed)* (云南大学学报·自然科学版), 6: 21—32
- Shu CL(束传林), Huang YX(黄永祥), Cai NH(蔡年辉), et al. 2007. Effects of near-nature cutting with *Pinus yunnanensis* (云南松林近自然化采伐的改造效果) [J]. *Shaanxi Fore Sci and Tech* (陕西林业科技), (2): 14—17
- Tepper HB. 1964. Ontogeny of the shoot apex of seedlings of *Pinus ponderosa* [J]. *Amer J Bot*, 51: 859—865
- Wang CM(王昌命), Wang J(王锦), Jiang HQ(姜汉桥). 2003. A study on the comparative morphology of *Pinus yunnanensis* needles under different habitats (云南松针叶的比较形态学研究) [J]. *J Southwest Fore Coll* (西南林学院学报), 23(4): 4—7
- Wang CM(王昌命), Wang J(王锦), Jiang HQ(姜汉桥). 2004. A study on the comparative anatomy of *Pinus yunnanensis* needles under different habitats (云南松针叶比较解剖学研究) [J]. *J Southwest Fore Coll* (西南林学院学报), 24(1): 1—5
- Wu ZL(吴兆录). 1993. The preliminary study on the relationships of *Pinus yunnanensis*, *P. densata* and *P. kesiya* var. *lanbianensis* (云南松、高山松、思茅松相互关系的初步分析) [J]. *J Shanxi Norm Univ (Nat Sci Ed)* (山西师大学报·自然科学版) (增刊), 2: 45—49
- Wu ZY(吴征镒). 1979. The regionalization of Chinese flora (论中国植物区系的分区问题) [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 1(1): 1—22
- Yin Q(尹擎), Luo FS(罗方书), Pi WL(皮文林), et al. 1995. Studies on the geographical province of *Pinus yunnanensis* (云南松地理种源的研究) [J]. *Guihaia* (广西植物), 15(1): 52—56
- Yu H(虞泓), Ge(葛颂), Huang RF(黄瑞复), et al. 2000. A preliminary study on genetic variation and relationships of *Pinus yunnanensis* and its closely related species (云南松及其近缘种的遗传变异与亲缘关系) [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), 42(1): 107—110