

国家二级保护植物台湾水青冈的研究进展

张雪梅

(西华师范大学 生命科学学院, 四川 南充 637009)

摘要:台湾水青冈是中国的特有树种。该物种主要分布于中国台湾的北部山区、湖北、四川、甘肃、陕西的大巴山脉及浙江的清凉峰、永嘉的四海山和庆元等地。由于近年来全球气候变暖,人类干扰加剧,加之其更新能力弱,已被 IUCN 定为国家 2 级重点保护植物-渐危,亟待加强保护。为进一步深入研究台湾水青冈,对台湾水青冈各群落的生态学特征的研究、形态学研究、系统学研究和遗传多样性研究做了相关综述。

关键词:台湾水青冈;生态学特征;形态学特征;系统学;遗传多样性

中图分类号:S792.16 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-2767(2017)05-0148-04 DOI:10.11942/j.issn1002-2767.2017.05.0148

台湾水青冈(*Fagus hayatae* Palibin)是壳斗科(Fagaceae)水青冈属(*Fagus*)的一种落叶乔木,是中国特有树种^[1]。该物种现在主要分布在中国台湾的北部山区,四川、湖北、甘肃、以及陕西的大巴山脉,永嘉的四海山和庆元、浙江的清凉峰等地^[2]。从其分布地来看,台湾水青冈对于研究我国大陆和台湾的植物区系联系及植被类型的关系有非常重要的意义。台湾水青冈通常生长于1 000~2 300 m的山地林中,是常绿落叶阔叶混交林和山地落叶阔叶林的重要组成成分,其树形高大优美、树干直、木材纹理直、结构细、强度适中,是非常重要的材用和造林绿化树种^[3]。近年来由于全球气候变暖和人类干扰的加剧,加上台湾水青冈更新能力弱,该物种种群的延续正面临着困境^[4],目前已被列为国家二级重点保护植物。此外,台湾水青冈的分布区狭窄,野外分布的地区和数量都不多,资源量有限,其栖息地已呈明显的岛屿化,因此亟待加强保护。有关该植物的研究,国内外学者在系统学、形态解剖学、生态学等方面的研究上做了不少工作。本文就该物种已经完成的相关研究进行综述,为进一步保护该植物奠定理论基础。

1 台湾水青冈的生态学特征

张方刚等^[3]研究了分布于浙江清凉峰地区的台湾水青冈分布特点、群落外貌、种类组成和结构等特征,结果表明,浙江清凉峰地区台湾水青冈群落纯度高,有较强的稳定性,是该地区山地落叶阔叶林的重要植被类型之一。翁东明等^[2]对浙江清

凉峰地区台湾水青冈的群落物种多样性进行了研究,认为该地区台湾水青冈群落中各层次的代表物种有明显差异,但木本植物的均匀度指数和多样性指数在空间分布上差异较小,而草本植物的均匀度指数和多样性指数则在空间分布上差异较大;郭瑞等^[5]对浙江清凉峰台湾水青冈种群更新动态及生境关系进行了研究,结果表明,该群落中的台湾水青冈种群结构稳定,对台湾水青冈的生长均有明显影响的生态环境因子分别是海拔、坡度、凹凸度以及坡向;何俊等^[6]研究了湖北七姊妹山台湾水青冈的群落学特征,结果表明该地区的台湾水青冈群落结构呈倒金字塔形,为衰退型,应加强保护;丁文勇等^[7]研究了浙江清凉峰地区台湾水青冈群落优势种群的密度制约效应,结果表明,该群落中仅有少数树种的存活与邻体同种基面积或个体数有显著相关性,并从空间分布格局分析中得出了8个优势树种,其中有6个都受密度制约的影响;熊莉军等^[8]对四川大巴山地区巴山水青冈群落的物种多样性特征进行了研究,结果表明,巴山水青冈群落结构中灌木层的物种多样性主要受环境因素的影响,草本层和乔木层的物种多样性则主要受群落自身特征和环境因子的双重影响。李大东等^[9]对我国四川省米仓山自然保护区的台湾水青冈群落学特征进行了研究,研究表明,该自然保护区内的台湾水青冈种群具有不良的自然更新的特点,其群落特征和多样性水平与沿海地区的台湾水青冈群落相比具有明显的地域特点,这应该和内陆独特的气候和水热环境有关。李金昕等^[10]对四川省米仓山自然保护区台湾水青冈的种群样地进行调查,并根据树木径级划分龄级,编制了种群生命表,结果表明,该区

收稿日期:2017-03-18

作者简介:张雪梅(1982-),女,四川省渠县人,博士,讲师,从事系统分类学研究。E-mail:zhangmei103127@sina.com。

域台湾水青冈的种群动态特点为:前期锐减、中期稳定、后期衰退。蒙振思等^[11]对四川米仓山自然保护区内台湾水青冈种群与土壤化学特征的关系进行了研究,认为土壤的化学特征对该地区台湾水青冈种群生长具有明显的制约作用。

2 系统学研究

台湾水青冈本指生长于台湾北部山区的水青冈属植物,在后来的研究中又将浙江水青冈和巴山水青冈并入了台湾水青冈^[12],解剖学研究也发现:浙江水青冈、巴山水青冈和台湾水青冈的叶表面特征非常相似^[13]。对于台湾水青冈的系统学研究,大多主要是基于水青冈属的系统研究。李俊清和陈小勇等利用凝胶电泳法研究了巴山水青冈(现已被并入台湾水青冈)、米心水青冈和亮叶水青冈的遗传多样性,测定并分析了这 3 种水青冈的等位基因频率和遗传距离,结果表明,与巴山水青冈亲缘关系最近的是亮叶水青冈,而米心水青冈则与巴山水青冈亲缘关系较远^[14-15]。吉成均等^[12]对水青冈属植物的 RAPD 聚类分析也表明浙江水青冈、台湾水青冈以及巴山水青冈 3 个物种之间的遗传距离近,赞成将巴山水青冈和浙江水青冈并入台湾水青冈。李建强等^[16]基于细胞核 rDNA ITS 片段的水青冈属的分子系统发育表明,台湾水青冈和欧亚大陆的水青冈属植物聚成一支,对 ITS 基因的分析所得到的属下系统发育关系与基于形态学性状的属下分类系统存在一定的差异,但却与该属现存物种的地理分布格局较为一致,且属内种间 ITS 基因序列差异小,表明属内现存物种的分化时间不太长。Sumiekato 和 Takayoshikoike^[17]对台湾水青冈的线粒体 DNA 研究则表明台湾水青冈与分布于日本的圆齿水青冈遗传特征很相近,可能具有较近的亲缘关系。

3 形态学研究

曹小燕等^[18]对水青冈属 5 种植物叶结构特征进行了深入研究,认为水青冈属植物二级脉与更高级脉序存在种间差异,具有重要的分类学价值。而台湾水青冈的叶结构特征明显区别于其它种类,主要表现为小脉不分枝或缺失,三级脉互生贯穿,张雪梅等^[19-20]对四川米仓山自然保护区台湾水青冈的叶解剖结构和花粉形态进行了研究,结果表明,台湾水青冈的花粉形态为近球形,极面观为三角形或三裂圆形。在电子显微镜下观察到

台湾水青冈花粉类型为三孔沟,萌发沟较短,网状的外壁纹饰以及孢粉表面具有扁平的块状,轮廓线则为不均匀的波浪线;对台湾水青冈的叶解剖结构特征的研究表明其具有旱生植物叶的特点。王东等^[21-22]对四川米仓山自然保护区台湾水青冈的叶表皮特征和导管形态特征进行了研究,发现台湾水青冈仅叶片的主脉有密集的柔毛,其叶表皮细胞的垂周壁式样为深波状,在扫描电镜下该物种的角质膜具条纹状突起及少量鳞片颗粒,气孔上没有鳞片覆盖;而其木质部导管的特点则表现为单穿孔多,导管直径相对较大。

4 遗传多样性

国外对于水青冈属植物的遗传多样性研究开展得如火如荼^[23-31]。Tomura^[32]研究了圆齿水青冈(*Fagus crenata*)的遗传变异空间格局;Denk 等^[33]采用分子学、古植物学和形态学证据研究了水青冈属植物在欧亚大陆西部的进化历史。而中国的遗传多样性研究则始于 1995 年陈小勇和李俊清等^[14-15]的研究工作;李俊清运用凝胶电泳法对已并入台湾水青冈的巴山水青冈的遗传多样性进行了研究,测定和分析了巴山水青冈的等位基因频率和遗传距离,结果表明,巴山水青冈具有较高的遗传多样性。1999 年李俊清和吴刚对四川南江分布的水青冈属植物的遗传多样性进行了研究^[34],测定并分析了等位基因频率、遗传距离指标、遗传多样性、Hardy-Weinberg 平衡和固定指数,结果表明,巴山水青冈的 2 个种群间多样性和等位基因频率差别较大,原因可能是受酶活性和局部林分条件的影响。而巴山水青冈种内变异较大的原因则可能是因为存在一定的基因交流。随后,李景文等^[35]应用凝胶电泳法测定了水青冈植物的种群遗传多样性,结果表明,在不同地理条件和不同季节气候下,水青冈种内等位基因表达和基因频率都不同,亮叶水青冈和巴山水青冈的共有等位基因数量较多,且频率高,遗传距离最小,相似系数最大。Ju 等^[36]运用 SSR 分子标记的方法研究了台湾地区的台湾水青冈的遗传多样性。Sumiekato 和 Takayoshikoike^[17]对台湾水青冈进行线粒体 DNA 分析,表明台湾水青冈种群的线粒体 DNA 遗传多样性较低,种群具有潜在的灭绝危险。

5 展望

前人对国家二级保护植物台湾水青冈做了很

多的研究,但这些研究总体上是不够的。首先这些研究不管是生态学研究还是形态学和遗传多样性方面的研究都主要存在采样群体较少,局限于某一个自然保护区或某一个地区台湾水青冈群体的问题。在以往的研究中,大部分研究只涉及个别区域的台湾水青冈群体,群体信息的缺失,使得我们无法全面认识具有大陆和台湾间断分布特征的台湾水青冈群体。其次,遗传多样性方面也还存在分子标记信息量不足和群体信息缺失的问题,比如前人采用的 ISSR 等分子标记方法,由于其居群数量少,信息位点不多,实验的可重复性不高,因此很难全面地揭示台湾水青冈群体遗传多样性。

台湾水青冈是我国的特有植物,也是台湾的唯一一种水青冈属植物,但其分布中心还有四川、浙江、甘肃和湖北等地。孢粉学证据表明到第三纪的晚期,水青冈属植物在中国有很广的分布,发现的最早的水青冈属化石是中国抚顺始新世的水青冈化石;第四纪初期,水青冈属植物的分布范围逐步缩小,仅南方亚热带地区有分布^[37]。第四季末冰期,水青冈属的分布区已经南移至雷洲半岛^[38]。王丽娜等^[39]推测我国的水青冈属植物受到了更新世冰期气候变冷的影响,寒冷的气候迫使该属植物的分布范围南移到秦岭以南,而华东和华中则因为其特殊气候和地形成为该属植物的冰期避难所。那么台湾水青冈目前的这种间断分布格局是否受到了冰期的影响,其避难所是否存在?如果存在避难所,第四纪冰期后台湾水青冈是沿怎样的扩散路线迁移形成现在的分布格局的?是否与王丽娜推测的水青冈属植物迁移扩散路径相同?台湾海峡对其分布格局起着什么样的作用?现有的各台湾水青冈种群的形态多样性是怎样分化形成的,这些问题对于台湾水青冈这个物种的研究都是非常重要的,对该植物的保护策略的制定也非常重要。

综上所述,在以后的台湾水青冈的相关研究中,一方面要改进取样策略,因为好的取样策略可以更准确地反映群体的信息,从而对该物种的准确研究、合理利用和有效保护都具有十分重要的意义,另一方面还可以多开展保护遗传学相关研究,在选择最佳取样策略的基础上结合不同基因组水平上的分子标记,进而更准确地反映群体的遗传信息,更有效地揭示台湾水青冈的遗传多样

性及遗传分布格局。此外,对于台湾水青冈的一些基础性研究工作,如不同居群的台湾水青冈形态多样性的原因,该物种在各地区的资源量如何,破坏程度怎样,不同分布区居群间的遗传多样性差异大小,稀有和分布区狭小的原因和机制,该物种的生境片段化成因甚至繁育系统情况等都可以开展。

参考文献:

- [1] Huang Chingchieu, Chang Yongtian, Bruce Bartholo. [J]. Flora of China[EB/OL]. [2017-03-18]. http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=3&taxon_id=10338.
- [2] 翁东明,张磊,陈晓栋,等.清凉峰自然保护区台湾水青冈群落物种多样性研究[J].浙江林业科技,2009,29(4):1-6.
- [3] 张方钢.浙江清凉峰台湾水青冈林的群落学特征[J].浙江大学学报,2001,27(4):403-406.
- [4] 陈子英,谢长富,毛俊杰,等.冰河孑遗的夏绿林-台湾水青冈[M].台湾:行政院农业委员会林务局,2011.
- [5] 郭瑞,翁东明,金毅,等.浙江清凉峰台湾水青冈种群 2006-2011 年更新动态及其与生境的关系[J].广西植物,2014,34(4):478-483.
- [6] 何俊,汪正祥,雷耘,等.七姊妹山自然保护区台湾水青冈林群落学特征研究[J].华中师范大学学报:自然科学版,2008,42(2):272-277.
- [7] 丁文勇,翁东明,金毅,等.清凉峰自然保护区台湾水青冈群落优势种群密度制约效应分析[J].浙江大学学报,2014,41(5):583-592.
- [8] 熊莉军,郭柯.四川大巴山巴山水青冈群落的物种多样性特征[J].生物多样性,2007,15(4):400.
- [9] 李大东,董廷发,陈坚,等.四川米仓山自然保护区台湾水青冈群落学特征及多样性研究[J].西北植物学报,2016,36(1):0174-0182.
- [10] 李金昕,吴定军,章世鹏,等.四川米仓山自然保护区台湾水青冈种群生命表及动态分析[J].植物研究,2016,36(1):68-74.
- [11] 蒙振思,向卫,黄尤优,等.四川米仓山自然保护区台湾水青冈种群与土壤化学特征的关系研究[J].西北植物学报,2016,36(8):1671-1677.
- [12] 吉成均,沈海,方精云.基于 RAPD 标记的我国水青冈属植物的分类研究[J].北京大学学报:自然科学版,2002,38(6):817-822.
- [13] 方精云,费松林,赵坤,等.浙江省水青冈属植物的解剖特征及其分类学意义[J].北京大学学报:自然科学版,2000,36(4):509-516.
- [14] 陈小勇.青冈生态遗传学研究[D].上海:上海华东师范大学,1995.
- [15] 李俊清.中国水青冈种内种间遗传多样性研究[J].生物多样性,1996,4(2):63-68.
- [16] 李建强,王恒昌,李晓东,等.基于细胞核 rDNA ITS 片段的水青冈属分子系统发育[J].武汉植物研究,2003,

- 21(1):31-36.
- [17] Sumiekato, Takayoshikoike. Analysis of mitochondrial DNA of an endangered beech species, *Fagus hayatae* Palibin ex Hayata[J]. New Forests, 2000, 19: 109-114.
- [18] 曹小燕, 曹明, 邓敏. 中国水青冈属(壳斗科)叶结构及分类学意义[J]. 植物分类与资源学报, 2014, 36(1): 1-6.
- [19] 张雪梅. 米心水青冈和台湾水青冈叶解剖结构比较研究[J]. 黑龙江农业科学, 2016(3): 89-92.
- [20] 张雪梅. 台湾水青冈和米心水青冈的花粉形态比较研究[J]. 现代农业科技, 2016(8): 154-155.
- [21] 王东, 张雪梅, 甘小洪, 等. 2 种水青冈属植物次生木质部导管分子形态特征比较观察[J]. 中国农学通报, 2016(4): 14-20.
- [22] 王东, 张雪梅, 吴定军, 等. 台湾水青冈和米心水青冈叶表皮微形态特征的比较[J]. 安徽农业科学, 2016(6): 26-30.
- [23] Demesure B, Comps B, Petit R J. Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe[J]. Evolution, 1996, 50: 2515-2520.
- [24] Sander T, König S, Rothe G M, et al. Genetic variation of European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an altitudinal transect at mount Vogelsberg in Hesse, Germany[J]. Molecular Ecology, 2000, 9: 1349-1361.
- [25] Tanaka K, Tsumura Y, Nakamura T. Development and polymorphism of microsatellite markers for *Fagus crenata* and the closely related species, *F. japonica*[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 99: 11-15.
- [26] Van der Knaap W O, Van Leeuwen J F N, Finsinger W, et al. Migration and population expansion of *Abies*, *Fagus*, *Picea*, and *Quercus* since 15000 years in and across the Alps, based on pollen-percentage threshold values[J]. Quaternary Science Reviews, 2005, 24: 645-680.
- [27] Asuka Y, Tomaru N, Nisimura N, et al. Heterogeneous genetic structure in a *Fagus crenata* population in an old-growth beech forest revealed by microsatellite markers[J]. Molecular Ecology, 2004, 13: 1241-1250.
- [28] Asuka Y, Tani N, Tsumura Y, et al. Development and characterization of microsatellite markers for *Fagus crenata* Blume[J]. Molecular Ecology Notes, 2004b, 4: 101-103.
- [29] Fujii N, Tomaru N, Okuyama K, et al. Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan[J]. Plant Systematic and evolution, 2002, 232: 21-33.
- [30] Rowden A, Robertson A, Allnutt T, et al. Conservation genetics of Mexican beech, *Fagus grandifolia* var. *Mexicana*[J]. Conservation Genetics, 2004, 5: 475-484.
- [31] Vettori C, Vendramin G G, Anzidei M, et al. Geographic Distribution of chloroplast variation in Italian populations of beech (*Fagus sylvatica* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109: 1-9.
- [32] Tomura N, Takhashi M, Tsumura Y, et al. Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* mitochondrial DNA [J]. American Journal of Botany, 1998, 85(5): 629.
- [33] Denk T, Grimm G W, Stoecker K, et al. The evolutionary history of *Fagus* in western Eurasia: Evidence from genes, morphology and the fossil record[J]. Plant Systematic and Evolution, 2002, 232: 213-236.
- [34] 李俊清, 吴刚. 四川南江两种水青冈种群遗传多样性初步研究[J]. 生态学报, 1999, 19(1): 42-49.
- [35] 李景文, 李俊清. 欧亚大陆水青冈种群遗传多样性对比分析[J]. 北京林业大学学报, 2005, 27(5): 1-9.
- [36] Ju Liping, Shih Hueichuan, Chiang Yuchung. Microsatellite primers for the endangered beech tree, *Fagus hayatae* (Fagaceae)[J]. American Journal of Botany, 2012, 99(11): 453-456.
- [37] 郑芬. 福建省明溪组早更新世孢粉组合特征[J]. 中国区域地质, 1989(3): 226-232.
- [38] 雷作洪, 郑卓. 雷州半岛田洋火山口盆地第四纪孢粉植物群与古气候[J]. 植物学报, 1993(S): 128-138.
- [39] 王丽娜. 山毛榉科水青冈属的分子系统发育关系和生物地理研究[D]. 武汉: 华中师范大学, 2012.

Research Progress of *Fagus hayatae*: Plant of the Second-class Protection in China

ZHANG Xue-mei

(College of Life Science, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009)

Abstract: *Fagus hayatae* is one of the second class nationally protected plants which endemic to China. It distributed in Taiwan, Hubei, Sichuan, Shanxi and Zhejiang. Due to the warming climate and destruction of natural habitats, the natural regeneration of its wild population is difficult, which makes it had been listed by IUCN as an endangered species and it should be strengthen protected. In order to intensive study of *Fagus hayatae*, some progress of ecological and morphology, the phylogeny and genetic diversity of *Fagus hayatae* were reviewed. This program aims to propose the theoretical base for intensive study of *Fagus hayatae*.

Keywords: *Fagus hayatae*; ecological characteristic; morphology characteristic; phylogeny; genetic diversity