

**东北豆科植物形态学及系统学研究**

学科专业：遗传学

研究方向：植物发育生物学作者姓名：史传奇

指导教师：刘玫 教授

哈尔滨师范大学二〇一六年六月

博士学位论文

**东北豆科植物形态学及系统学研究**

博 士 研 究 生：史传奇

导 师：刘玫 教授 学 科 专 业：遗传学

答 辩 日 期：2016 年 6 月

授予学位单位：哈尔滨师范大学

**A Thesis Submitted for the Degree of Doctor**

**Study on the morphology and systematics of Leguminosae in Northeastern China**

Candidate ：Shi Chuanqi

Supervisor ：Prof. Liu Mei

Speciality ：Genetics

Date of Defence ：June, 2016

Degree-Conferring-Institution ：Harbin Normal University

目 录

[摘要](#_Toc686799777) 6

**[Abstract](#_Toc686799778)** 6

[第1章 绪论](#_Toc686799779) 6

[1.1 豆科植物形态学研究进展](#_Toc686799780) 7

[1.2 豆科植物系统学研究现状](#_Toc686799781) 7

[1.3 前人研究中存在的问题](#_Toc686799782) 7

[1.4 本研究目的和意义](#_Toc686799783) 8

[第2章 材料与方法](#_Toc686799784) 8

[2.1 材料](#_Toc686799785) 8

[2.2 形态学研究](#_Toc686799786) 8

[2.3 解剖学研究](#_Toc686799787) 8

[2.4 ITS 序列提取、扩增及测序](#_Toc686799788) 8

[5 μl，ddH](#_Toc686799789)[2](#_Toc686799789)[O 31.75μl。其中用于扩增ITS序列（包括5.8S序列）的上游引物为](#_Toc686799789) 9

[2.5 形态学及分子数据处理与分析](#_Toc686799790) 9

[第3章 东北豆科植物叶形态](#_Toc686799791) 26

[3.1 引言](#_Toc686799792) 26

[3.2 材料与方法](#_Toc686799793) 27

[3.3 结果与分析](#_Toc686799794) 27

[3.3.1 东北豆科植物叶形](#_Toc686799795) 27

[3.3.2 东北豆科植物叶表皮微形态](#_Toc686799796) 27

[3.3.3 东北豆科植物叶柄解剖结构](#_Toc686799797) 28

[3.3.4 依据叶形态建立东北豆科植物属检索表](#_Toc686799798) 28

[3.4 本章小结](#_Toc686799799) 29

[第4章 东北豆科植物果实形态](#_Toc686799800) 72

[4.1 引言](#_Toc686799801) 72

[4.2 材料与方法](#_Toc686799802) 72

[4.3 结果与分析](#_Toc686799803) 72

[4.3.1 树锦鸡儿果实发育过程](#_Toc686799804) 72

[4.3.2 东北豆科植物果实形态结构](#_Toc686799805) 72

[4.3.3 东北豆科植物果皮结构](#_Toc686799806) 73

[4.3.4 依据果实形态建立东北豆科植物属检索表](#_Toc686799807) 73

[4.4 本章小结](#_Toc686799808) 74

[第5章 东北豆科植物种子形态](#_Toc686799809) 91

[5.1 引言](#_Toc686799810) 91

[5.2 材料与方法](#_Toc686799811) 92

[5.3 结果与分析](#_Toc686799812) 92

[5.3.1 含羞草种子胚的发育](#_Toc686799813) 92

[5.3.2 含羞草种皮的发育](#_Toc686799814) 92

[5.3.3 东北豆科植物种子外形](#_Toc686799815) 92

[5.3.4 东北豆科植物种子解剖结构](#_Toc686799816) 96

[5.3.5 依据种子形态建立东北豆科植物属检索表](#_Toc686799817) 97

[5.4 本章小结](#_Toc686799818) 98

[第6章 东北豆科植物种苗形态](#_Toc686799819) 130

[6.1 引言](#_Toc686799820) 130

[6.2 材料与方法](#_Toc686799821) 130

[6.3 结果与分析](#_Toc686799822) 130

[6.3.1 含羞草和苦参的种苗发育过程](#_Toc686799823) 130

[6.3.2 含羞草种苗解剖结构](#_Toc686799824) 131

[6.3.3 东北豆科植物种苗类型](#_Toc686799825) 131

[6.3.4 东北豆科植物种苗类型检索表](#_Toc686799826) 131

[6.4 本章小结](#_Toc686799827) 132

[第7章 基于形态特征及ITS序列探讨东北豆科IRLC](#_Toc686799828) 135

[7.1 引言](#_Toc686799829) 135

[7.2 材料与方法](#_Toc686799830) 135

[续表](#_Toc686799831)**[7.1 Continue table 7.1](#_Toc686799831)** 136

[7.3 结果与分析](#_Toc686799832) 142

[7.3.1 基于形态特征的主成分分析](#_Toc686799833) 142

[7.3.2 基于形态特征的聚类分析](#_Toc686799834) 146

[7.3.3 基于ITS序列构建系统发育树](#_Toc686799835) 146

[7.4 本章小结](#_Toc686799836) 147

[第8章 讨论](#_Toc686799837) 202

[8.1 东北豆科植物叶形态及其系统学价值](#_Toc686799838) 202

[8.2 东北豆科植物果实形态及其系统学价值](#_Toc686799839) 202

[8.3 东北豆科植物种子形态及其系统学价值](#_Toc686799840) 203

[8.4 东北豆科植物种苗形态及其系统学价值](#_Toc686799841) 203

[8.5 东北豆科植物系统学](#_Toc686799842) 203

[84 , 164]。ft竹岩黄耆因生活习性为半灌木、龙骨瓣前下角成弓形弯曲、果实腹缝线](#_Toc686799843) 203

[8.6 对后续工作的设想](#_Toc686799844) 203

[8.7 本研究创新之处](#_Toc686799845) 204

[结论](#_Toc686799846) 204

[参考文献](#_Toc686799847) 204

[攻读博士学位发表的学术论文](#_Toc686799848) 209

摘要

本文以东北豆科植物为研究对象，应用石蜡切片、GMA半薄切片及SEM方法，研究了叶、果实、种子及种苗的形态及解剖结构，并利用ITS序列构建东北豆科IRLC的系统发育树，其主要结果如下。

1. 叶：东北豆科植物多为复叶，托叶披针形、半箭头形，草质或干膜质。小叶卵形或椭圆形，表面常具单细胞非腺毛，花木蓝及黄耆属一些物种具丁状毛，菜豆族、野豌豆族等一些物种具头状腺毛，甘草属具鳞片状腺毛。表皮细胞垂周壁弓形或波形，气孔无规则型、不等型及平列型。叶柄横切面为圆形、心形、戟形或弧形，维管组织连续排列或具3、5至多个散生维管束。托叶质地、毛状体类型、主要气孔类型等特征在属内种间一致，可作为属的分类依据。

2. 果实：果实均为荚果，卵形、圆筒形或镰刀形，淡黄色、褐色至黑色。果皮革质或膜质，分为外果皮、中果皮（具维管束）及内果皮（具纤维或石细胞），开裂的果皮在缝线处具分离组织。槐及补骨脂果皮为胶质，不开裂。荚果1室，内具一至多粒种子，含羞草及岩黄耆属果实在种子间分节。果实形状、果皮质地、具种子数及果实分节等特征的差异对属及种的分类具有一定的价值。

3. 种子：含羞草种子胚形成过程中具胚柄及胚根鞘。种皮由外珠被发育而成，成熟种皮分为栅栏层（或具明线）、柱状细胞层及海绵状细胞层。多数物种的种子为肾形，也有卵形、球形，表面光滑，有的具破裂线或侧生环。种脐位于种子侧面，极少位于顶端，圆点状、圆形、椭圆形及线形。种子内无胚乳或具薄胚乳，少见厚的胚乳。胚根轴多为弯曲，极少直立，这些特征可作为3亚科、族及属的划分依据。

4. 种苗：含羞草种子萌发过程中，胚根鞘破裂后脱落，胚根伸长形成根系，子叶出土萌发，上胚轴伸长。种苗外部形态上分为根-下胚轴-子叶和上胚轴苗两个部分。含羞草子叶出土后可进行光合作用，而苦参子叶留土萌发，只具贮藏营养的功能。依据子叶萌发类型、上胚轴是否伸长、前两叶叶型等形态特征，将东北豆科植物种苗分为20种类型。多数属内种苗类型一致，也有一些属内（如黄耆属、甘草属）不止一种，可将其作为属及种的划分依据。

5. 系统学：基于形态特征与分子数据的分析结果均表明ft羊豆族与岩黄耆族关系密切，而车轴草族与野豌豆族关系更近。ft羊豆族的黄耆属与棘豆属亲缘关

系最近，锦鸡儿属与米口袋属靠近岩黄耆属，而甘草属应从ft羊豆族中分出。车轴草族为复系类群，其中苜蓿属与草木犀属关系密切，而车轴草属成为同族剩余属与野豌豆族的基础类群。野豌豆族为单系类群，与野豌豆属相比，豌豆属与ft黧豆属亲缘关系更近。

本研究系统地揭示了东北豆科植物的形态特征，进一步完善了豆科植物形态学，证实了这些形态特征在东北豆科系统学研究中的价值，为豆科类群间划分提供了参考依据。并结合分子方法探讨了东北豆科系统学，为深入研究豆科系统发育提供了佐证。

关键词：豆科； 形态结构； 发育形态； 系统学

**Abstract**

The morphology and anatomical structure of leaf, fruit, seed and seedling of Leguminosae in Northeastern China were studied using paraffin section, GMA semi-section and SEM in this study. Additionally, ITS sequences were used to reconstruct IRLC phylogeny tree of Leguminosae in Northeastern China. The main results are as follows.

1. **Leaf:** Leaf style of Leguminosae in Northeastern China is usually compound. Stipule shape is lanceolate, semi-sagittate, and the texture is herbaceous or scarious. Leaflet is ovate or oblong, usually with single celled non-glandular trichomes. T-shaped trichomes are found in *Indigofera kirilowii* and some species of *Astragalus*. Capitate glandular trichomes are found in some species of Tribe Phaseoleae, Tribe Vicieae, etc, and scaly trichomes occur in *Glycyrrhiza*. The anticlinal wall of epidermal cell is arched or sinuate, and the type of stomata is anomocytic, anisocytic or paracytic. Petiole transected outline is round, cordate, hastate or arched, with continuously arranged vascular tissue or three, five to more scattered larger vascular bundles. These characters, such as stipule texture, trichome type and main stomata type are usually consistent among species in a genus so that they can be served for the generic taxonomy.

2. **Fruit:** Fruits are legumes, ovate, cylindrical or falcate, and faint yellow, brown to black. Pericarp is leathery or membranous which is divided into epicarp, mesocarp (with vascular bundle) and endocarp (with fiber or stone cell). Dehiscent pericarp is with a separation tissue at each suture. *Sophora japonica* and *Psoralea corylifolia* are with indehiscent colloid pericarp. Legume is single locular with one to several seeds. The legumes of *Mimosa pudica* and taxa of *Hedysarum* are segmented between seeds. The morphological differences of fruit shape, pericarp texture number of seed and fruit segmentation, etc, have some extent taxonomic values for generic classification.

3. **Seed:** Suspensor and coleorhiza are present in the process of seed embryo formation of *Mimosa pudica*. Testa developed from outer integument. Mature testa is divided into palisade layer (with light line), hour-glass cell layer and mesophyll cell layer. The seed shape of most species is reniform, as well as ovate and spherical. The

Surface is smooth, with fracture line or pleurogram in some species. Hilum is at the side of seed, seldom on the top. The shape of hilum is punctiform, round, oval or linear. Endosperm is none or thin, scarcely thick. Most of radicle axes are bent, rarely straight. These characters are used as the dividing bases of the 3 subfamilies, tribes and genera.

4. **Seedling:** During the seed germination of *Mimosa pudica*, the coleorhiza ruptures and then falls off. Radicle elongates to form a root system. Cotyledon is epigeal germination and epicotyl elongates. The external morphology of seedling is divided into two parts: root-hypocotyl-cotyledon and epicotyl. The cotyledon of *M. pudica* processes photosynthesis after extension, but the cotyledon of *Sophora flavescens* is hypogeal germination, so it only has nutrition storage function. According to cotyledon germination type, epicotyl elongate or not, type of first two leaves, etc, the seedlings of Leguminosae in Northeastern China are divided into 20 types. Seedling type is consistent in a genus, but more than one type occurs in *Astragalus*, *Glycyrrhiza*, and so on, which can be regarded as the intergeneric and interspecific classification bases.

5. **Systematics:** The results based on the morphological and molecular analyses showed Tribe Galegeae and Tribe Hedysareae have an intimate relationship, and Tribe Trifolieae and Tribe Vicieae are closer. *Astragalus* is close to *Oxytropis* in Tribe Galegeae, but *Caragana* and *Gueldenstaedtia* are close to *Hedysarum*, and *Glycyrrhiza* is apart from the Tribe Galegeae. Tribe Trifolieae is a polyphyletic group, *Medicago* and *Melilotus* are intimate, and *Trifolium* is regarded as the basal group of remaining gerera of Tribe Trifolieae and Tribe Vicieae. Tribe Vicieae is a monophyletic group, the relationship between *Pisum* and *Lathyrus* is closer than *Vicia*.

The morphological characters of Leguminosae in Northeastern China were systematically revealed in this study, which further improved the morphology of Leguminosae, confirmed the taxonomic values of these morphological characters in the systematics study of Leguminosae in Northeastern China, and provided the bases for classifying the groups of Leguminosae. Moreover, combining with the molecular methods, we discussed the systematics of Leguminosae in Northeastern China, which offered the evidences for study on the phylogeny of Leguminosae.

**Key words:** Leguminosae; Morphological structure; Developmental morphology; Systematics

# 第1章 绪论

豆科（Leguminosae或Fabaceae）是以荚果为共同特征的一个大类群，包括约

650属，18000余种，是被子植物的第3大科，几乎遍布于世界各地。木本或草本，

落叶或常绿，多具羽状复叶。根据花的形态，豆科植物被分为3个亚科：含羞草亚科（Mimosoideae），花辐射对称，花瓣镊合状排列，雄蕊多数，有时定数，分离或有时联合；云实亚科（Caesalpinioideae），花两侧对称，花瓣覆瓦状排列，雄蕊定数，分离且不整齐；蝶形花亚科（Papilionoideae或Faboideae），花两侧对称，花冠具突出而显著的旗瓣，雄蕊定数，且联合。热带地区以木本的含羞草亚科和云实亚科为主，而温带地区则以草本的蝶形花亚科为主[1-4]。我国有31族，172属，

1485种[1]，东北地区包括41属、142种、13变种及11变型[5]。

## 1.1 豆科植物形态学研究进展

叶形态学叶形态是植物相对保守和稳定的特征，常被作为植物系统学研究中重要的参考依据[6-9]. Simola[10]提出ft黧豆属（*Lathyrus*）具多对小叶、羽状脉的物种分布于北美和欧亚少数地区；具1对小叶、平行脉物种分布在欧亚大部分及北非地区；而具1对小叶、平行脉的物种为最进化类群，分布于南美。Dogan等[11]运用数量分类学方法，结合花及果实形态特征，证明叶形态特征对土耳其ft黧豆属组间划分具有重要作用，如叶长、小叶数目、托叶形状及叶轴末端是否具卷须等。

叶表面微形态及叶柄解剖结构同样具有重要的分类价值，如陆嘉惠等[12]研究国产甘草属（*Glycyrrhiza*）植物叶表皮形态，结果表明该属具6种类型气孔器，同

一物种可具有2或3种，毛状体分为单毛和鳞片毛，叶表皮细胞垂周壁平直、浅波至深波，这些特征可作为该属下种以上等级的划分依据，为该属一些类群间系统关系研究提供佐证。罗世孝和张奠湘[13]指出中国红豆属（*Ormosia*）35种植物叶表皮细胞为不规则形或多边形，垂周壁式样为平直至深波形，气孔仅存在于下表面，多为平列型，这些种间共有特征支持该属为一个自然类群。康云和张明理[14]指出黄耆属（*Astragalus*）蔟毛黄耆亚属（Subgenus *Pogonophace*）气孔多为无规则型，也有不等型，叶表皮细胞不规则形或多边形，垂周壁平直、浅波、波状及深波，这些特征对组的划分具有一定的意义，而表皮细胞角质层纹饰对种的鉴定

具有一定的价值。Ren等[15]应用扫描电子显微镜，发现土圞儿属（*Apios*）6种和旋花豆属（*Cochlianthus*）两物种叶表皮蜡质纹饰多为片状或颗粒状，也有物种不具蜡质纹饰，气孔外拱盖的內缘通常为浅波状或近平滑，这两个特征在种内较稳定，可用于解决属、种间的系统关系。Mehrabian等[16]研究伊朗黄耆属Section *Incani*叶柄解剖结构时指出，叶柄从外向内依次为表皮、皮层、维管束及髓，有时髓部出现空腔，除*Astragalus glaucophyllus*的维管组织成连续排列之外，其余物种均具散生维管束。其中髓部薄壁细胞层数、远轴面中间维管束直径、维管束数目等特征可以作为种及一些小的自然类群间的分类依据。

果实形态学豆科植物果实为单心皮发育成的荚果[1]，落花生（*Arachis*

*hypogaea*）荚果在初期时形成果针钻入土中，在10~15天期间迅速膨大，果实成熟时，中果皮纤维层发达，与维管束相连，排成一列Y形柱头状机械组织，其间薄壁细胞破裂成空腔[17]。候景贞[18]研究白扁豆（*Dolichos lablab*）果实发育形态提出，该物种果实发育在前期生长快，而中期缓慢，之后干缩变小，果皮颜色及质地也随之相应变化，果皮内因缺少交叉的厚壁组织，并且两条缝线处具有两排木质化细胞的封闭层，所以成熟时不开裂。候景贞和罗瑞新[19]研究决明（*Cassia tora*）果实形成过程同样表明，荚果在发育初期生长较快，而中、后期长度增加缓慢。并提出果皮两缝线处虽有分离组织存在，但成熟时仍不开裂。

荚果形态多样，是豆科植物系统学研究中不可或缺的形态学依据[20]，Gunn[21,

22], Kirkbride等[23]对荚果形状、颜色、表面附属物、具种子数、果皮质地及果皮微形态进行了十分详细的描述，并根据这些形态特征对豆科族和属进行分类。近年对荚果形态特征的研究，侧重于果皮结构及开裂方式，如Wang和Grusak[24]指出蒺藜苜蓿（*Medicago truncatula*）果皮包括外果皮、中果皮及内果皮。外果皮由

1层表皮细胞组成，中果皮由7~14层薄壁细胞组成，内具维管束，而内果皮包括3~5层厚壁细胞及1层内表皮细胞。Behl和Tiagi[25]研究*Vigna catjang*和*V. cylindrica*的成熟果皮时发现，外果皮表皮细胞角质层具乳头状凸起，下皮层几乎不木质化，中果皮内出现溶生性空腔。Heenan[26]提出耀花豆（*Clianthus puniceus*）果皮内纤维收缩而导致开裂，而*Swainsona novae-zelandiae*由于果皮不同层的细胞收缩而开裂。Mlronov和Sokoloff[27]研究岩黄耆族（Tribe Hedysareae）的刺枝豆属（*Eversmannia*）和岩黄耆属（*Hedysarum*）果皮结构表明，两属果皮具有相同的基本结构，但开裂方式具有差异，且前者果实不分节，可以作为两属的区分依据。Le Roux等[28]研究猪屎豆族（Tribe Crotalarieae）12属百余种的果实形态，根据纤维层数将果皮分为

3种类型，类型I具1、2或3层，类型II只具1层，而类型III的内果皮具多层胶

质状纤维和毛状体。并提出果皮厚度、纤维走向、各层比例及木质化程度、是否具毛状体等特征对该族下种间具有重要的分类学价值。

种子形态学豆科植物种子胚形成过程中，合子二分裂形成基细胞与顶细胞，基细胞先分裂，形成形态各异的胚柄，随后顶细胞连续分裂，形成胚体，或基细胞与顶细胞同时参与胚体形成，无胚柄分化[29-32]。胚珠具双珠被，外珠被发育成种皮，种子成熟时种皮高度木质化[33-35]，或不木质化[36]。韩雪梅和屠骊珠[37]报道在沙冬青（*Ammopiptanthus mongolicus*）种皮发育初期，外珠被具3层含淀粉粒的细胞，而内珠被的两层细胞不含淀粉粒，之后，内珠被消失，外珠被细胞壁逐渐加厚，淀粉粒降解，外层细胞发育成栅栏层，内层细胞发育成滴漏层。胡小文等[38]提出苦豆子（*Sophora alopecuroides*）种皮发育包括生长期、营养积累期及成熟期，花后第18 d，种皮栅栏层开始形成，第24 d时出现滴漏状细胞，至第36 d时，种皮完全成熟。刘军和卢萍[39]通过对红豆草（*Onobrychis viciaefolia*）和扁蓿豆

（*Pocockia ruthenica*）的种皮结构进行比较研究，提出成熟种皮一般包括表皮层、表皮下层、再内层3部分构成，两者栅栏层均由活细胞组成，但前者的栅栏层细胞无明线，而后者的种皮不具有角质层。

豆科植物种子形态多样，常被作为系统学研究的参考依据[21, 22, 40]。Corner[41]早期根据胚轴形态将豆科植物分为胚轴直立的Mimosoid-Caesalpinioid和胚轴弯曲的Pailionaceous. Gunn[42, 43]和Kirkbride等[23]较为系统的描述了豆科植物种子形状、大小、种脐形状、附属物及种皮微形态特征，并依据这些形态及结构特征编订了属检索表。张义君[44-48]在豆科植物种子鉴别方法方面做了非常细致的工作，提出了许多常用的测量标准和术语。通过比较野大豆（*Glycina soja*）及大豆（*G. max*）种子形态特征的差异，提出前者种子小、扁，表面粗糙、蜂窝状，种皮横切面的栅栏细胞层厚且紧密、柱状细胞矮小且细胞间距小等特征比较原始，而具有相对形态特征的大豆更为进化。Al-Ghamdi[49]提出木蓝属（*Indigofera*）种子圆形或矩形，褐色至黑褐色，种脐卵形、椭圆形或圆形，这些特征在种间具有较大差异，可作为种的分类依据。Endo和Ohashi[50]应用SEM研究了鹰嘴豆族（Tribe Cicereae）、车轴草族（Tribe Trifolieae）、野豌豆族（Tribe Vicieae）及ft羊豆属（*Galega*）种子解剖结构表明，它们的胚芽较短，有些物种胚芽位于上胚轴内侧，子叶基部有翼。之后他们[51]又进一步证明这种翼状结构为蝶形花亚科植物特有。Zorić等[52]利用主成分分析及多重响应分析，研究了车轴草属（*Trifolium*）38个物种的种子形状、大小、千粒重及种皮微形态特征的分类学价值，结果表明这些形态特征在组间具有一致性，其中种皮微形态特征可作为种的区分依据。

种苗发育形态学豆科植物为典型的陆生双子叶植物，种苗发育形态体现陆生植物的特点，常作为植物种苗发育研究的代表[53-56]。叶能干等[57]、季祥彪和叶能干[58]提出豆科植物种子萌发时，均为胚根最先突破种皮，形成幼苗的主根，向地生长，而之后子叶功能、萌发方式、真叶形态等方面在种间具有差异，根据这些差异，将豆科植物种苗归入蜡梅型、樱型和樟型。Gates[59]和Oliveira[60]提出云实亚科与含羞草亚科植物子叶出土萌发，可进行光合作用；蝶形花亚科多数物种也为出土萌发，如车轴草族，而在菜豆族（Tribe Phaseoleae）、槐族（Tribe Sophoreae）和Tribe Swartzieae中具留土萌发的类型，且留土萌发的物种在真叶展开之前有鳞形叶产生，功能上如同出土萌发的子叶，可进行短暂的光合作用。Vogel[61]提出云实亚科的*Guibourtia*和*Colophospermun*两属植物子叶肉质、肥厚，出土后展开，变绿，可进行一定的光合作用。但之后也有研究表明，云实亚科的*Copaifera*

*langsdorfii*和*Peltogyne venosa* subsp. *densiflora*的子叶虽为出土萌发，但与上胚轴抱合而不平展，几乎不进行光合作用[62, 63]。

子叶萌发方式、先出叶着生方式及叶型常可作为豆科植物族、属间的分类依据[64]。Ye[65]提出云实亚科羊蹄甲属（*Bauhinia*）、决明属（*Cassia*）及扁轴木属

（*Parkinsonia*）和含羞草亚科的金合欢属（*Acacia*）、牧豆树属（*Prosopis*）子叶均为出土萌发，先出叶为具1至多对小叶的复叶，而蝶形花亚科刺桐属（*Erythrina*）子叶留土，先出叶为两片对生的单叶，可作为种苗类型的划分依据。Nozzolillo[66]提出鹰嘴豆属（*Cicer*）与野豌豆族植物种苗发育形态特征具有许多相似之处，如子叶留土萌发、真叶出现之前具鳞形叶，但两者所具腺毛形态有差异，前者具长棒状腺毛，而后者腺毛为头状，可作为两者区分依据。

## 1.2 豆科植物系统学研究现状

被子植物系统发育研究表明，豆科是一个单系类群，起源于蔷薇科（Rosaceae）的梅亚科（Prunoideae），或者与梅亚科有共同的祖先，与远志科（Polygalaceae）、皂皮树科（Quillajaceae）及海人树科（Surianaceae）有较近的亲缘关系，共同归入豆目（Fabales），属于真蔷薇I类植物（eurosids I）[67-69]。豆科植物系统发育中，蝶形花亚科构成最大的分支，Tribe Swartzieae被视为这一大分支的最基础类群[68, 70,

71]. 剩余物种大部分属于50 KB倒转序列分支（50 KB inversion clade）[72]，其中槐族和黄檀族（Tribe Dalbergeae）的一些属最先被分出，剩余的物种分成6个分支：

GEN（染料木族分支，Genistoid clade）、DAL（广义黄檀族分支，Dalbergioid clade

*sens. lat*.）、MIRB分支（Mirbelioid clade）、MILL分支（崖豆藤族分支，Millettioid

clade）、ROB分支（刺槐族分支，Robinioid clade）和IRLC（叶绿体基因组反向重复序列缺失分支，Inverted Repeat Lacking Clade）。ROB分支与IRLC同属于

*Hologalegina*分支，而MIRB分支、MILL分支及*Hologalegina*分支共同组成了The Old World分支[68, 69, 73, 74]。

IRLC包括崖豆藤族（Tribe Millettieae）一些属（如紫藤属，*Wisteria*）及传统分类学中的ft羊豆族（Tribe Galegeae）、岩黄耆族、车轴草族、鹰嘴豆族、野豌豆族等[68, 74]。甘草属隶属ft羊豆族[20]，为一单系类群，但近年报道中将其移出ft羊豆族，作为IRLC的基础类群[69, 75]。黄耆属与棘豆属（*Oxytropis*）关系密切，两者均为单系类群[76-79]，但黄耆属内亚属并非单系[80]，如簇毛亚属（Subgenus

*Pogonophace*）一些物种从黄耆属中独立出来，成立膨果豆属（*Phyllolobium*）[20]。骆驼刺属（*Alhagi*）、丽豆属（*Calophaca*）、锦鸡儿属（*Caragana*）及铃铛刺属

（*Halimodendron*）从ft羊豆族划入岩黄耆族中[20]，其中骆驼刺属成为ft羊豆族的姊妹类群，与岩黄耆族内其他属关系最远[81, 82]。岩黄耆属中分出ft竹子属

（*Corethrodendron*）之后，仍然不是一个单系类群[83, 84]。车轴草族的车轴草属是该族的基础类群[85, 86]，而胡卢巴属（*Trigonella*）可能并入苜蓿属（*Medicago*）[87, 88]。鹰嘴豆族与野豌豆族之间关系比车轴草族更近（ft羊豆属为外系类群时）[50]，但后来人们认为后两族关系更近[68, 73]。野豌豆族的野豌豆属（*Vicia*）和ft黧豆属均为复系类群，野豌豆属中包括兵豆属（*Lens*），而ft黧豆属与豌豆属（*Pisum*）及

*Vavilovia*成为并系[89]。

## 1.3 前人研究中存在的问题

综合以上研究结果可以看出，豆科植物的形态学及系统学均有广泛的研究，但仍有许多方面值得更加深入的探讨，具体问题如下：

1. 前人对豆科植物形态学研究侧重于花的特征，而对其他器官（叶、果实、种子）的形态缺少系统的描述，特别是分布于我国东北地区的物种，导致已有的分类学研究缺少足够的形态学依据。

2. 种子胚发育的研究集中于蝶形花亚科，而云实亚科与含羞草亚科的相关报道很少。在种子胚发育过程中，胚根鞘是否存在以及来源未见报道。

3. 由于豆科植物数量繁多，而已有的种苗发育研究仅限于少数类群，故对种苗发育类型的划分存在诸多争议。

4. 尽管已有的分子系统学研究已涉及豆科的许多类群，但对东北豆科植物，特别是隶属于IRLC物种的系统学研究很少。

## 1.4 本研究目的和意义

研究目的

1. 通过对东北豆科植物代表物种的研究，揭示果实、种子及种苗发育过程，胚柄发育特点及胚根鞘的来源，完善豆科植物发育形态学的研究。

2. 以东北豆科植物为研究材料，比较叶、果实、种子形态结构，依据这些特征在属的水平上进行分类，通过种苗发育形态特征归纳种苗类型，并证明这些特征在豆科系统学研究中具有的重要价值。

3. 将形态特征与分子数据相结合，探讨东北豆科IRLC内族、属及种间亲缘关系及系统地位，完善豆科系统学的研究。

研究意义

豆科植物种类繁多、分布广泛，具有重要的经济价值，也是构成生态系统的重要组成部分。对分布于我国东北地区豆科植物发育过程、形态结构及分子系统学的研究，能够进一步完善豆科植物形态学及系统学，也为实际生产应用提供了不可或缺的理论基础。

# 第2章 材料与方法

## 2.1 材料

所用实验材料为东北的豆科植物16族、29属、101种及1亚种。于2011~2013年完成材料的采集及整理。凭证标本存放于哈尔滨师范大学植物标本馆（HANU, Harbin Normal University）。部分材料取自中国科学院沈阳应用生态研究所东北生物标本馆（IFP, Institute of Forestry and Pedology）。详细信息见表2.1。

## 2.2 形态学研究

叶、果实、种子及种苗形态学研究用具有Olympus DP26数码相机的Olympus

SZX16体视显微镜观察叶、果实、种子及种苗形态并照相，此外对大的材料用Fuji

S1500数码相机拍照。

叶表皮细胞特征及气孔类型研究采用叶片透明法，每一物种取3个叶片，将其置于5 % NaOH水溶液中，24 h后取出，50 %甘油水溶液封片，Olympus BX53显微镜观察，重复观察3次，用Olympus DP26数码相机照相。

毛状体形态学研究采用扫描电子显微镜法，切取正方形（4 mm2）成熟叶片，用双面胶将样品粘在样品台上，Eiko IB-3离子溅射仪导电处理，溅射镀膜厚度约7~8 nm，在Hitachi S-4800型扫描电子显微镜下（加速电压为5 kV）并照相。

## 2.3 解剖学研究

石蜡切片法采集种子胚发育过程的不同时期，用Carnoy固定液（Acetic acid

- Alcohol mixture，冰醋酸：乙醇= 1:3）固定2 h，转入70 %乙醇中保存备用。参考李正理[90]的方法：将材料取出后用滤纸吸干，转入爱氏苏木精染液中整体染色5~7

d. 自来水冲洗3~4 d蓝化。经70 %乙醇、85 %乙醇、95 %乙醇、100 %乙醇（2

次）脱水，各级2~4 h。再经1/2乙醇+1/2二甲苯、二甲苯透明（2次），每步2~4

h. 将材料转入45℃温箱，逐渐加入碎蜡，至二甲苯完全被碎蜡取代。转入60 ℃

温箱，换纯蜡2次，每次4 h。将材料调整到适当位置进行包埋。使用旋转切片机进行连续切片，厚度约6µm。温台上贴片后置于45℃温箱内2~3 d。将切片置于

二甲苯脱蜡（45℃温箱中），重复3次，每次20 min。使用加拿大树胶封固，制成永久装片。切片经Olympus BX53显微镜观察，Olympus DP26数码相机拍照。

**GMA**半薄切片法新鲜材料用FAA(Formalin - Acetic acid - 70 % Alcohol

mixture，福尔马林：冰醋酸：70 %乙醇= 5:5:90）固定，时间不少于24 h。干材料放入热水（约90℃）30 min，待材料充分吸水膨胀后，同样用FAA固定24 h以上。每物种各取不少于3份样本做重复实验。参考Feder和O′Brien[91]及徐是雄[92]的方法：固定后的材料经50 %乙醇、100 %乙醇、异丙醇及正丁醇逐级脱水处理，每步各2次，每次6 h以上。用滤纸吸干正丁醇后，转入GMA（Glycol Methacrylate，乙二醇甲基丙烯酸酯）渗透处理3次，前2次处理各为1 d，第3次处理5~7 d，最后将材料装入胶囊，GMA包埋，置于60℃温箱中，聚合1~2 d。使用Leica Ultralcut

R切片机，切片厚度1~2µm. 温台上贴片后将切片置于DNPH（2, 4-Dinitrophenylhydrazine, 2, 4-二硝基苯肼）的冰醋酸水溶液（DNPH:冰醋酸：水=0.7 g:30 ml:170 ml）中30 min，流水冲洗10 min. 置于浓度为0.75 %的高碘酸水溶液

中10 min，流水冲洗5 min后，再用蒸馏水清洗2次。将切片烘干，置于Schiff试剂内30 min，流水冲洗1~2 min，切片烘干。最后在甲苯胺蓝溶液中染色1~2 min，流水冲洗10 min，烘干后用加拿大树胶封固，制成永久装片。切片经Olympus BX53显微镜观察，Olympus DP26数码相机拍照。

## 2.4 ITS 序列提取、扩增及测序

基因组**DNA**提取取生长10 d左右的幼嫩新鲜叶片，置于液氮中速冻，在

-80℃冰箱中保存备用。采用改良的CTAB法[93]提取基因组DNA：称取样品0.1 g，置于1.5 ml离心管中；加入液氮研磨，向管中加入700μl 65℃预热的2×CTAB

Buffer缓冲液，轻柔混匀，65℃水浴45 min，每5 min轻柔的颠倒混匀；将离心管取出冷却至室温，13000 rpm室温离心10 min；吸取上清液，加入与上清液等体积的Tris-平衡酚和氯仿（1:1）混合液颠倒混匀，4℃，13000 rpm离心10 min；取上清液，向管中加入与上清液等体积的氯仿-异戊醇（24:1）轻轻混匀，4℃，13000

rpm离心10 min；取上清液，加入上清液1/10体积3 mol/L的乙酸钠（pH 5.2）和

2倍体积预冷的无水乙醇，轻轻摇匀至出现絮状沉淀，置于-20℃醇沉30 min；4℃，

13000 rpm离心15 min，弃去上清液；加入500μl预冷的70 %乙醇洗涤，4℃，13000

rpm离心10 min，弃去上清液，空气干燥；加入20μl去离子水溶解。

**PCR**扩增PCR总反应体系为50μl: 10×Buffer 5μl，dNTPs(2.5 mM) 4μl，上、下游引物（10μmol/L）各2μl, *Taq*酶（5 U/μl）0.25μl，模板DNA(30 ng/μl)

### 5 μl，ddH2O 31.75μl。其中用于扩增ITS序列（包括5.8S序列）的上游引物为

5′-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-3′，下游引物为5′-TCCTCCTCCGCTTATTG

ATATGC-3′[94]。反应条件为：94℃预变性5 min, 94℃变性30 s，53℃复性40 s，72℃延伸1 min, 35个循环，最后72℃延伸10 min, 4℃保存。

产物回收及测序PCR产物经1.5 %琼脂糖凝胶电泳，切下目的条带，TaKaRa MiniBEST Agarose Gel DNA Extraction Kit（TaKaRa）回收PCR产物。上海（生工）生物公司进行双向测序。

## 2.5 形态学及分子数据处理与分析

形态学数据参考徐克学[95]的方法，采用无序原则，对形态学质量性状进行编码。应用SPSS 17.0做PCA（主成分分析, Principal Component Analysis），求出各主成分的特征值、贡献率及累计贡献率，并得出前3个主成分中各性状特征的载荷值，基于前3个主成分绘制三维散点图。应用NTSYS pc 2.10e软件包[96]，利用SM（简单匹配系数，Simple Matching）计算相似性矩阵，采用UPGMA法（非加权组平均数法, Unweighted Pair Group Method Using Arithmetic Average）构建基于形态学质量性状的聚类树。Mantel's test[97]检验聚类树与相似性矩阵的一致性。分子数据测序结果利用BLASTN在NCBI数据库中的进行同源性比对。应

用MEGA 6.0软件[98]中Clustal W对ITS序列（包括5.8S序列）进行多序列比对，手工校对。分别利用ML法（最大似然法，Maximum Likelihood Method）、NJ 法

（邻位相连法, Neighbor Joining Method）构建系统发育树，采用自展值分析检验分支的可靠性，重复抽样为1000次。经手工校对后的序列另存为Nexus文件，

ModelTest3.7[99]选择进化模型后，利用MrBayes 3.1.2[100]进行贝叶斯推断（BI, Bayesian Inference）。设置参数为：lset nst=6; mcmc ngen=500000; sumt burnin=1250

contype=allcompat，其余参数为默认值。采用后验概率评价分支的可靠性，应用TreeView 1.6.6[101]编辑树形图。

哈尔滨师范大学博士学位论文

10

表2.1 用于研究的东北豆科物种名称、分类地位、凭证标本信息及采集地[1]

Table 2.1 Taxa of Northeastern in China used in this study including species names, taxonomic status, vouchers information and locality

云实亚科Caesalpinioideae

| 族名 Tribe |  | 属名与编号 Genus & No. | 种名 Species | 凭证标本 Voucher | 采集地 Locality |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 云实族 Caesalpinieae | C1 | 皂荚属 Gleditsia | ft皂荚 G. japonica | 史传奇 Shi C. Q. 8(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
| 决明族 Cassieae | C2 | 决明属 Cassia | 决明 C. tora | 史传奇 Shi C. Q. 81(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |

**含羞草亚科Mimosoideae**

**族名Tribe属名与编号Genus & No.种名Species凭证标本Voucher采集地Locality**

印加树族Ingeae **M1** 合欢属*Albizia*合欢*A. julibrissin*王欣Wang X. s. n.（HANU）辽宁，沈阳Shenyang, Liaoning

含羞草族Mimoseae **M2** 含羞草属*Mimosa*含羞草*M. pudica*史传奇Shi C. Q. 25（HANU）黑龙江，哈尔滨Harbin, Heilongjiang

**蝶形花亚科Papilionoideae**

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **族名 Tribe** |  | **属名与编号 Genus & No.** | **种名 Species** | **凭证标本 Voucher** | **采集地 Locality** |
| 合萌族 Aeschynomeneae | **P1** | 落花生属 *Arachis* | 落花生 *A. hypogaea* | 史传奇 Shi C. Q. 1(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
| 紫穗槐族 Amorpheae | **P2** | 紫穗槐属 *Amorpha* | 紫穗槐 *A. fruticosa* | 史传奇 Shi C. Q. 31(HANU) | 黑龙江，佳木斯 Jiamusi, Heilongjiang |
| ft蚂蝗族 Desmodieae | **P3** | 鸡眼草属 *Kummerowia* | 长萼鸡眼草 *K. stipulacea* | 史传奇 Shi C. Q .12(HANU) | 黑龙江，帽儿ft Maoershan, Heilongjiang |
|  |  |  | 鸡眼草 *K. striata* | 史传奇 Shi C. Q. 13(HANU) | 黑龙江，帽儿ft Maoershan, Heilongjiang |
|  | **P4** | 胡枝子属 *Lespedeza* | 胡枝子 *L. bicolor*  长叶胡枝子 *L. caraganae* | 史传奇 Shi C. Q. 23（HANU） 刘鸣远 Liu M. Y. 573(HANU) | 黑龙江，洪河 Honghe, Heilongjiang  未见 Unknown |
|  |  |  | 短梗胡枝子 *L. cyrtobotrya*  兴安胡枝子 *L. davurica* | 傅沛云 Fu P. Y. 492(IFP)  史传奇 Shi C. Q. 30(HANU) | 辽宁，兴城 Xingcheng, Liaoning  黑龙江，镜泊湖 Jingpohu, Heilongjiang |

第 2 章

材料与方法

11

**续表2.1 Continue table 2.1**

**蝶形花亚科 Papilionoideae**

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **族名 Tribe** |  | **属名与编号 Genus & No.** | **种名 Species** | **凭证标本 Voucher** | **采集地 Locality** |
| ft蚂蝗族 Desmodieae | **P4** | 胡枝子属 *Lespedeza* | 多花胡枝子 *L. floribunda*  阴ft胡枝子 *L. inschanica* | 王 战 Wang Z. 845（IFP） 傅沛云 Fu P. Y. 4536(IFP) | 辽宁，大连 Dalian, Liaoning  辽宁，彰武 Zhangwu, Liaoning |
|  |  |  | 尖叶铁扫帚 *L. juncea*  牛枝子 *L. potaninii*  绒毛胡枝子 *L. tomentosa* | 史传奇 Shi C. Q. 37(HANU)  刘鸣远 Liu M. Y. 113（HANU） 刘鸣远 Liu M. Y. 156(HANU) | 黑龙江，镜泊湖 Jingpohu, Heilongjiang  未见 Unknown  未见 Unknown |
| ft羊豆族 Galegeae | **P5** | 黄耆属 *Astragalus* | 斜茎黄耆 *A. adsurgens*  华黄耆 *A. chinensis*  背扁黄耆 *A. complanatus* | 史传奇 Shi C. Q. 68（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 60（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 62(HANU) | 黑龙江，肇东 Zhaodong, Heilongjiang 黑龙江，洪河 Honghe, Heilongjiang 黑龙江，大庆 Daqing, Heilongjiang |
|  |  |  | 达乌里黄耆 *A. dahuricus*  丹麦黄耆 *A. danicus*  乳白黄耆 *A. galactites* | 史传奇 Shi C. Q. 14（HANU） 刘鸣远 Liu M. Y. 839(HANU)  史传奇 Shi C. Q. 82(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang  内蒙古，根河 Genhe, Inner Mongolia  黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
|  |  |  | 新巴黄耆 *A. hsinbaticus*  草木樨状黄耆 *A. melilotoides*  黄耆 *A. membranaceus* | 傅沛云 Fu P. Y. 45632（IFP） 史传奇 Shi C. Q. 57(HANU)  史传奇 Shi C. Q. 6(HANU) | 内蒙古，呼伦贝尔 Hulun Buir, Inner Mongolia  黑龙江，肇东 Zhaodong, Heilongjiang  黑龙江，牡丹江 Mudanjiang, Heilongjiang |
|  |  |  | 小米黄耆 *A. satoi*  糙叶黄耆 *A. scaberrimus*  小果黄耆 *A. tataricus* | 陈佑安 Chen Y. A. 167989（IFP） 王臣 Wang Ch. 16(HANU)  李冀云 Li J. Y. 16750(IFP) | 黑龙江，大兴安岭 Daxinganling, Heilongjiang  黑龙江，大庆 Daqing, Heilongjiang  内蒙古，呼伦贝尔 Hulun Buir, Inner Mongolia |

哈尔滨师范大学博士学位论文

12

**续表2.1 Continue table 2.1**

**蝶形花亚科 Papilionoideae**

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **族名 Tribe** |  | **属名与编号 Genus & No.** | **种名 Species** | **凭证标本 Voucher** | **采集地 Locality** |
| ft羊豆族 Galegeae | **P5** | 黄耆属 *Astragalus* | 湿地黄耆 *A. uliginosus* | 史传奇 Shi C. Q. 65(HANU) | 黑龙江，洪河 Honghe, Heilongjiang |
|  | **P6** | 锦鸡儿属 *Caragana* | 树锦鸡儿 *C. arborescens* | 史传奇 Shi C. Q. 7(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
|  |  |  | 黄刺条 *C. frutex*  极东锦鸡儿 *C. fruticosa*  金州锦鸡儿 *C. litwinowii* | 史传奇 Shi C. Q. 75（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 78(HANU)  刘鸣远 Liu M. Y. 223(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang  黑龙江，帽儿ft Maoershan, Heilongjiang  辽宁，旅顺 Lvshun, Liaoning |
|  |  |  | 小叶锦鸡儿 *C. microphylla*  红花锦鸡儿 *C. rosea*  乌苏里锦鸡儿 *C. ussuriensis* | 史传奇 Shi C. Q. 77（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 76(HANU)  史传奇 Shi C. Q. 70(HANU) | 黑龙江，帽儿ft Maoershan, Heilongjiang  黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang  黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
|  | **P7** | 甘草属 *Glycyrrhiza* | 刺果甘草 *G.. pallidiflora*  甘草 *G.. uralensis* | 史传奇 Shi C. Q. 3（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 5(HANU) | 黑龙江，齐齐哈尔 Qiqihar, Heilongjiang  黑龙江，齐齐哈尔 Qiqihar, Heilongjiang |
|  | **P8** | 米口袋属 *Gueldenstaedtia* | 狭叶米口袋 *G.. stenophylla*  少花米口袋 *G.. verna* | 傅沛云 Fu P. Y. 86033（IFP） 史传奇 Shi C. Q. 18(HANU) | 辽宁，延平 Yanping, Liaoning  黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
|  | **P9** | 棘豆属 *Oxytropis* | 长白棘豆 *O. anertii* | 孙阎 Sun Y. 2904(HANU) | 吉林，长白ft Changbaishan, Jilin |
|  |  |  | 线棘豆 *O. filiformis*  海拉尔棘豆 *O. hailarensis*  硬毛棘豆 *O. hirta* | 刘鸣远 Liu M. Y. 862(HANU)  刘鸣远 Liu M.Y. 811（HANU） 刘鸣远 Liu M.Y. 856(HANU) | 内蒙古，呼伦贝尔 Hulun Buir, Inner Mongolia  内蒙古，呼伦贝尔 Hulun Buir, Inner Mongolia  黑龙江，泰康 Taikang, Heilongjiang |
|  |  |  | ft泡泡 *O. leptophylla* | 刘鸣远 Liu M.Y. 852(HANU) | 内蒙古，呼伦贝尔 Hulun Buir, Inner Mongolia |

第 2 章

材料与方法

13

**续表2.1 Continue table 2.1**

**蝶形花亚科 Papilionoideae**

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **族名 Tribe** |  | **属名与编号 Genus & No.** | **种名 Species** | **凭证标本 Voucher** | **采集地 Locality** |
| ft羊豆族 Galegeae | **P9** | 棘豆属 *Oxytropis* | 多叶棘豆 *O. myriophylla*  砂珍棘豆 *O. racemosa* | 史传奇 Shi C. Q. 29（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 28(HANU) | 黑龙江，大庆 Daqing, Heilongjiang  内蒙古，呼和浩特 Hohhot, Inner Mongolia |
|  |  |  | 多枝棘豆 *O. ramosissima* | 史传奇 Shi C. Q. 90(HANU) | 内蒙古，包头 Baotou, Inner Mongolia |
| 岩黄耆族 Hedysareae | **P10** | 岩黄耆属 *Hedysarum* | ft岩黄耆 *H. alpinum*  短翼岩黄耆 *H. brachypterum* | 史传奇 Shi C. Q. 48（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 54(HANU) | 黑龙江，嫩江 Nenjiang, Heilongjiang  内蒙古，包头 Baotou, Inner Mongolia |
|  |  |  | 刺岩黄耆 *H. dahuricum*  ft竹岩黄耆 *H. fruticosum*  华北岩黄耆 *H. gmelinii* | 傅沛云 Fu P. Y. 17082（IFP） 李冀云 Li J. Y. 109808(IFP)  李冀云 Li J. Y. 170185(IFP) | 未见，Unknown  辽宁，彰武 Zhangwu, Liaoning  内蒙古，通辽 Tongliao, Inner Mongolia |
|  |  |  | 拟蚕豆岩黄耆 *H. vicioides* | 孙阎 Sun Y. 42(HANU) | 吉林，长白ft Changbaishan, Heilongjiang |
| 木蓝族 Indigofereae | **P11** | 木蓝属 *Indigofera* | 花木蓝 *I. kirilowii* | 史传奇 Shi C. Q. 19(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
| 菜豆族 Phaseoleae | **P12** | 两型豆属 *Amphicarpaea* | 两型豆 *A. edgeworthii* | 史传奇 Shi C. Q. 11(HANU) | 黑龙江，帽儿ft Maoershan, Heilongjiang |
|  | **P13** | 大豆属 *Glycina* | 大豆 *G. max*  野大豆 *G. soja* | 史传奇 Shi C. Q. 16（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 17(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang  黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
|  | **P14** | 菜豆属 *Phaseolus* | 荷包豆 *Ph. coccineus*  绿豆 *Ph. radiatus*  菜豆 *Ph. vulgaris* | 史传奇 Shi C. Q. 36（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 32（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 40(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
|  | **P15** | 豇豆属 *Vigna* | 赤豆 *V. angularis* | 史传奇 Shi C. Q. 45(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |

哈尔滨师范大学博士学位论文

14

**续表2.1 Continue table 2.1**

**蝶形花亚科 Papilionoideae**

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **族名 Tribe** |  | **属名与编号 Genus & No.** | **种名 Species** | **凭证标本 Voucher** | **采集地 Locality** |
| 菜豆族 Phaseoleae | **P15** | 豇豆属 *Vigna* | 豇豆 *V. unguiculata* | 史传奇 Shi C. Q. 46(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
| 补骨脂族 Psoraleeae | **P16** | 补骨脂属 *Psoralea* | 补骨脂 *P. corylifolia* | 史传奇 Shi C. Q. 42(HANU) | 辽宁，沈阳 Shenyang, Liaoning |
| 槐族 Sophoreae | **P17** | 马鞍树属 *Maackia* | 朝鲜槐 *M. amurensis* | 史传奇 Shi C. Q. 34(HANU) | 黑龙江，帽儿ft Maoershan, Heilongjiang |
|  | **P18** | 槐属 *Sophora* | 苦参 *S. flavescens* | 史传奇 Shi C. Q.35(HANU) | 黑龙江，大庆 Daqing, Heilongjiang |
|  |  |  | 槐 *S. japonica* | 史传奇 Shi C. Q. 41(HANU) | 内蒙古，呼和浩特 Hohhot, Inner Mongolia |
| 野决明族 Thermopsideae | **P19** | 野决明属 *Thermopsis* | 披针叶野决明 *T. lanceolata* | 史传奇 Shi C. Q. 38(HANU) | 黑龙江，大庆 Daqing, Heilongjiang |
| 车轴草族 Trifolieae | **P20** | 苜蓿属 *Medicago* | 野苜蓿 *M. falcata* | 刘鸣远 Liu M.Y. 2200(HANU) | 黑龙江，大庆 Daqing, Heilongjiang |
|  |  |  | 天蓝苜蓿 *M. lupulina*  花苜蓿 *M. ruthenica*  紫苜蓿 *M. sativa* | 史传奇 Shi C. Q. 52（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 9(HANU)  史传奇 Shi C. Q. 15(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang  黑龙江，肇东 Zhaodong, Heilongjiang  黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
|  | **P21** | 草木犀属 *Melilotus* | 白花草木犀 *M. albus*  细齿草木犀 *M. dentatus* | 史传奇 Shi C. Q. 43（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 64(HANU) | 黑龙江，七星河 Qixinghe, Heilongjiang  黑龙江，肇东 Zhaodong, Heilongjiang |
|  |  |  | 草木犀 *M. officinalis* | 史传奇 Shi C. Q. 66(HANU) | 黑龙江，帽儿ft Maoershan, Heilongjiang |
|  | **P22** | 车轴草属 *Trifolium* | 延边车轴草 *T. gordejevi*  杂种车轴草 *T. hybridum* | 刘鸣远 Liu M. Y. 4523（HANU） 史传奇 Shi C.Q. 56(HANU) | 吉林，长白ft Changbaishan, Jilin  黑龙江，帽儿ft Maoershan, Heilongjiang |
|  |  |  | 野火球 *T. lupinaster*  红车轴草 *T. pratense* | 孙阎 Sun Y. 335(HANU)  史传奇 Shi C. Q. 76(HANU) | 黑龙江，帽儿ft Maoershan, Heilongjiang  黑龙江，帽儿ft Maoershan, Heilongjiang |

第 2 章

材料与方法

15

**续表2.1 Continue table 2.1**

**蝶形花亚科 Papilionoideae**

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **族名 Tribe** |  | **属名与编号 Genus & No.** | **种名 Species** | **凭证标本 Voucher** | **采集地 Locality** |
| 车轴草族 Trifolieae | **P22** | 车轴草属 *Trifolium* | 白车轴草 *T. repens* | 史传奇 Shi C. Q. 79(HANU) | 黑龙江，帽儿ft Maoershan, Heilongjiang |
| 野豌豆族 Vicieae | **P23** | ft黧豆属 *Lathyrus* | 大ft黧豆 *L. davidii* | 史传奇 Shi C. Q. 71(HANU) | 黑龙江，牡丹江 Mudanjiang, Heilongjiang |
|  |  |  | 矮ft黧豆 *L. humilis*  海滨ft黧豆 *L. japonicus*  三脉ft黧豆 *L. komarovii* | 刘鸣远 Liu M. Y. 269（HANU） 李冀云 Li J. Y. 133669(IFP)  史传奇 Shi C. Q. 53(HANU) | 黑龙江，齐齐哈尔 Qiqihar, Heilongjiang  辽宁，长海 Changhai, Liaoning  黑龙江，嫩江 Nenjiang, Heilongjiang |
|  |  |  | 香豌豆 *L. odoratus*  牧地ft黧豆 *L. pratensis*  毛ft黧豆 *L. palustris* subsp. *pilosus* | 史传奇 Shi C. Q. 51（HANU） 傅沛云 Fu P. Y. 17214(IFP)  史传奇 Shi C. Q. 69(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang  黑龙江，镜泊湖 Jingpohu, Heilongjiang  黑龙江，牡丹江 Mudanjiang, Heilongjiang |
|  |  |  | ft黧豆 *L. quinquenervius*  东北ft黧豆 *L. vaniotii* | 史传奇 Shi C. Q. 67(HANU)  刘鸣远 Liu M. Y. 272(HANU) | 黑龙江，肇东 Zhaodong, Heilongjiang  内蒙古，根河 Genhe, Inner Mongolia |
|  | **P24** | 豌豆属 *Pisum* | 豌豆 *P. sativum* | 史传奇 Shi C. Q. 33(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
|  | **P25** | 野豌豆属 *Vicia* | ft野豌豆 *V. amoena*  黑龙江野豌豆 *V. amurensis* | 史传奇 Shi C. Q. 39（HANU） 史传奇 Shi C. Q. 2(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang  黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |
|  |  |  | 大花野豌豆 *V. bungei*  广布野豌豆 *V. cracca*  索伦野豌豆 *V. geminiflora* | 傅沛云 Fu P. Y. 83724(IFP)  史传奇 Shi C. Q. 10（HANU） 傅沛云 Fu P. Y. 152297(IFP) | 辽宁，沈阳 Shenyang, Liaoning  黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang  内蒙古，呼伦贝尔 Hulun Buir, Inner Mongolia |
|  |  |  | 东方野豌豆 *V. japonica* | 史传奇 Shi C. Q. 20(HANU) | 黑龙江，哈尔滨 Harbin, Heilongjiang |

哈尔滨师范大学博士学位论文

16

**续表2.1 Continue table 2.1**

**蝶形花亚科 Papilionoideae**

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| **族名 Tribe** | **属名与编号 Genus & No.** | **种名 Species** | **凭证标本 Voucher** | **采集地 Locality** |
| 野豌豆族 Vicieae | **P25** 野豌豆属 *Vicia* | 多茎野豌豆 *V. multicaulis*  大叶野豌豆 *V. pseudorobus* | 傅沛云 Fu P. Y. 189451（IFP） 史传奇 Shi C. Q. 24(HANU) | 黑龙江，大兴安岭 Great Khingan, Heilongjiang  黑龙江，牡丹江 Mudanjiang, Heilongjiang |
|  |  | 北野豌豆 *V. ramuliflora*  歪头菜 *V. unijuga*  柳叶野豌豆 *V. venosa* | 史传奇 Shi C. Q. 49(HANU)  史传奇 Shi C. Q. 50（HANU） 刘鸣远 Liu M. Y. 998(HANU) | 黑龙江，丹清河 Danqinghe, Heilongjiang  黑龙江，洪河 Honghe, Heilongjiang  黑龙江，伊春 Yichun, Heilongjiang |

注：各分类阶元皆按拉丁文字母顺序排列，不代表系统地位. Note: The taxonomic categories follow the Latin alphabetic sequence and they can't represent their systematic status.

# 第3章 东北豆科植物叶形态

## 3.1 引言

植物叶形态及微形态是相对保守和稳定的特征，常作为系统学研究的重要依据[6-9]，如豆科野豌豆族的ft黧豆属、豌豆属及野豌豆属植物均具偶数羽状复叶、叶轴末端特化为卷须或刺尖，可作为该族植物的识别特征，而叶表面主要气孔类型、叶柄近轴面是否具沟槽可作为3属的区分依据，小叶数目、气孔分布可用于种间分类[102]。ft羊豆族的甘草属叶柄细胞具单宁，米口袋属叶均为基生，棘豆属小叶叶缘反卷，这些特征对族内属间的划分具有一定的价值，而黄耆属托叶草质或干膜质、托叶与叶柄离生或联合、叶表面具单细胞毛或丁状毛，可用于区分黄耆属种间关系[103]。Zorić等[104, 105]指出车轴草属植物叶表皮常具蜡质层，叶表皮及叶柄有单毛或头状腺毛，这些特征在组间物种较一致，而不同组的气孔类型具有一定差异：Section *Lotoidea*具无规则型气孔，草原车轴草组（Section *Chronosemium*）具不等型气孔，而红车轴草组（Section *Trifolium*）兼具这两种类型的气孔，因此气孔特征可以作为划分组的形态学依据。

然而，豆科植物叶形态研究，侧重于叶型、托叶形状及小叶数目等，缺少系统的叶表皮微形态及叶柄结构的描述。本章的目的是通过详细研究东北豆科植物叶外部形态、叶表皮微形态及叶柄结构，完善豆科植物形态学，并揭示这些形态结构在豆科系统学研究中的价值。

## 3.2 材料与方法

实验材料采集地及凭证标本等详细信息见表2.1。

叶外观形态及微形态观察方法见2.2，绘制模式图。叶柄结构观察采用GMA

半薄切片法，详见2.3。

## 3.3 结果与分析

### 3.3.1 东北豆科植物叶形

#### 3.3.1.1 叶片形态所研究物种的叶为基生或茎生，前者地上茎极短缩，只出现在

棘豆属、米口袋属及黄耆属的一些物种，而其他物种的叶为茎生。除补骨脂（图3.1-14）为单叶外，其余物种均为复叶。合欢（图3.1-1）及ft皂荚（图3.1-8）为二回羽状复叶，含羞草（图3.1-12）具两对羽片，成指状排列。其余物种均为一回复叶，如两型豆（图3.1-2）为羽状三出复叶，ft岩黄耆（图3.1-9）为具多片小叶的奇数羽状复叶，白车轴草（图3.1-16）为掌状三出复叶，野火球（图3.1-17）具

5片小叶的掌状复叶。树锦鸡儿（图3.1-5）为具多对小叶的偶数羽状复叶，决明

（图3.1-7）具3对，而落花生（图3.1-3）只具2对。黄刺条（图3.1-6）的叶轴短缩，呈假掌状。棘豆属一些物种为轮生羽状复叶，如多叶棘豆（图3.1-13）。ft黧豆属、豌豆属与野豌豆属为偶数羽状复叶，叶轴顶端特化为刺尖或卷须，如ft野豌豆（图3.1-18）的叶轴顶端具分支状的卷须，歪头菜（图3.1-19）具刺尖，ft黧豆（图3.1-10）位于植株下部的叶具两片小叶，叶轴顶端为刺尖，而上部的叶具

3对小叶，叶轴顶端为卷须，且叶轴具翅。

小叶的叶形为（根据长度与宽度的比值来划分）：卵形或卵圆形，如两型豆（图3.1-2），小叶的长宽比值小于或等于2；椭圆形或长卵形，如ft岩黄耆（图3.1-9），比值大于2，但小于4；线形或披针形，如多叶棘豆（图3.1-13），比值大于或等于

4. 叶基为楔形或钝圆形，前者如草木樨状黄耆（图3.1-4），黄刺条（图3.1-6），后者如落花生（图3.1-3），补骨脂（图3.1-14）。叶先端尖或钝圆，ft黧豆（图3.1-10）及野火球（图3.1-17）小叶先端多尖，而决明（图3.1-7）及树锦鸡儿（图3.1-5）为钝圆。叶缘全缘或有齿，绝大多数物种的为全缘，如合欢（图3.1-1）及歪头菜

（图3.1-19），而车轴草族的多数物种叶缘具齿，苜蓿属叶缘在先端1/3处具齿，如天蓝苜蓿（图3.1-11），补骨脂属的补骨脂（图3.1-14）叶缘也具稀疏的锐齿。叶缘内卷的情况只出现在棘豆属的部分物种中。

#### 3.3.1.2 托叶形态 托叶形状多样，如两型豆（图3.1-2）、决明（图3.1-7）的为披针形，天蓝苜蓿（图3.1-11）的为卵状披针形，落花生（图3.1-3）的为三角形，树锦鸡儿（图3.1-5）的为刺状，ft黧豆（图3.1-10）及ft野豌豆（图3.1-18）的为半箭头形，豌豆及披针叶野决明（图3.1-15）的托叶呈叶状。多数物种的托叶质地为草质，也有干膜质。木本物种的托叶常早落，如合欢（图3.1-1），或如锦鸡儿属物种特化为硬刺。托叶与叶柄通常分离，或仅在基部稍有联合，如多叶棘豆（图3.1-13），而一些物种的托叶与叶柄部分或全部联合，如野火球（图3.1-17）。各属叶形态见表3.1（本章末尾）。

### 3.3.2 东北豆科植物叶表皮微形态

#### 3.3.2.1 毛状体 毛状体着生在叶的上、下表面及叶缘，分为非腺毛和腺毛。非腺

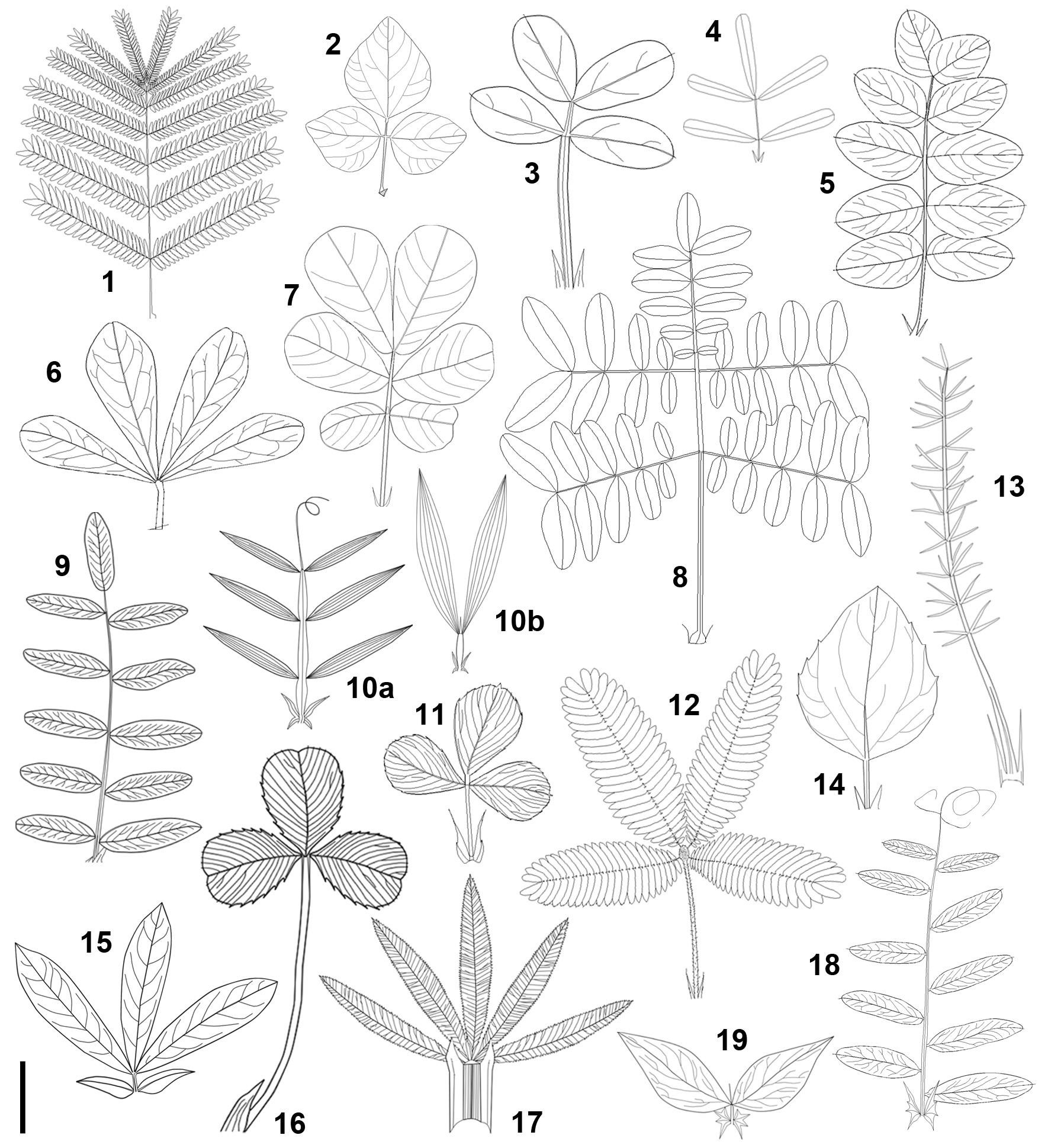


图3.1 东北豆科植物叶形

Fig. 3.1 Leaf shape of Leguminosae in Northeastern China

1. 合欢*Albizia julibrissin*; 2. 两型豆*Amphicarpaea edgeworthii*; 3. 落花生*Arachis hypogaea*; 4.

草木樨状黄耆*Astragalus melilotoides*; 5. 树锦鸡儿*Caragana arborescens*; 6. 黄刺条*C. frutex*

7. 决明*Cassia tora*; 8. ft皂荚*Gleditsia japonica*; 9. ft岩黄耆*Hedysarum alpinum*; 10. ft黧豆*Lathyrus quinquenervius*; 11. 天蓝苜蓿*Medicago lupulina*; 12. 含羞草*Mimosa pudica*; 13. 多叶棘豆*Oxytropis myriophylla*; 14. 补骨脂*Psoralea corylifolia*; 15. 披针叶野决明*Thermopsis lanceolata*; 16. 白车轴草*Trifolium repens*; 17. 野火球*T. lupinaster*; 18. ft野豌豆*Vicia amoena*; 19. 歪头菜*V. unijuga.*

标尺Scale bar: 5 mm in 1, 6, 12; 30 mm in 2, 3, 5, 8, 18, 19; 10 mm in 4, 7, 9~11, 13~17.

毛多为单细胞，如少花米口袋（图3.2-2）、荷包豆（图3.2-3）及ft野豌豆（图3.2-4）具单毛，斜茎黄耆（图3.2-1）具两个细胞组成的丁状毛，其中少花米口袋的毛状体表面具颗粒状凸起。甘草（图3.2-5）具多细胞鳞片状腺毛，荷包豆（图3.2-6）、补骨脂（图3.2-7）及ft野豌豆（图3.2-8）具多细胞头状腺毛。



图3.2 东北豆科植物叶表皮毛状体

Fig. 3.2 Trichomes on leaf epidermis of Leguminosae in Northeastern China

1. 斜茎黄耆的丁状非腺毛T-shaped non-glandular trichome of *Astragalus adsurgens*; 2. 少花米口袋的单细胞非腺毛Single celled non-glandular trichome of *Gueldenstaedtia verna*; 3. 荷包豆的单细胞非腺毛Single celled non-glandular trichome of *Phaseolus coccineus*; 4. ft野豌豆的单细胞非腺毛Single celled non-glandular trichome of *Vicia amoena*; 5. 甘草的鳞片状腺毛Scaly glandular trichome of *Glycyrrhiza uralensis*; 6. 荷包豆的头状腺毛Capitate glandular trichome of *Phaseolus coccineus*; 7. 补骨脂的头状腺毛Capitate glandular trichome of *Psoralea corylifolia*; 8.

ft野豌豆的头状腺毛Capitate glandular trichome of *Vicia amoena.*

标尺Scale bar: 100μm in 1, 2, 4, 7; 60μm in 3, 5, 6, 8.



图3.3 东北豆科植物叶表皮细胞垂周壁及气孔类型

Fig. 3.3 Anticlinal wall and stomata type of leaf epidermis of Leguminosae in Northeastern China

1. 黄耆*Astragalus membranaceus*; 2. 决明*Cassia tora*; 3. ft皂荚*Gleditsia japonica*; 4. 刺果甘草*Glycyrrhiza pallidiflora*; 5. 短翼岩黄耆*Hedysurum brachypterum*; 6. 鸡眼草*Kummerowia striata*; 7. ft黧豆*Lathyrus quinquenervius*; 8. 含羞草*Mimosa pudica*; 9, 10. 天蓝苜蓿; 11. ft泡泡*Oxytropis leptophylla*; 12. 豌豆*Pisum sativum*; 13. 苦参*Sophora flavescens*; 14. 白车轴草*Trifolium repens*; 15. ft野豌豆*Vicia amoena*; 16. 豇豆*Vigna unguiculata*.

注：2, 4, 8, 9, 11为叶上表皮; 1, 3, 5~7, 10, 12~16为叶下表皮.

Note: Leaf adaxial epidermis in 2, 4, 8, 9, 11; Leaf abaxial epidermis in 1, 3, 5~7, 10, 12~16.

标尺Scale bar: 20μm in 1~4, 9~12, 14, 15; 15μm in 5, 6, 8; 10μm in 7; 30μm in 13, 16.

#### 3.3.2.2 表皮细胞垂周壁式样 叶表皮垂周壁式样包括弓形和波形，前者如决明叶

上表皮（图3.3-2）及短翼岩黄耆叶下表皮（图3.3-5），后者如刺果甘草小叶上表皮（图3.3-4）、鸡眼草小叶下表皮（图3.3-6）及ft野豌豆小叶下表皮（图3.3-15）。同一物种的上、下表皮细胞垂周壁式样通常是一致的，但在某些物种也存在不一致的情况，如天蓝苜蓿小叶上表皮为弓形（图3.3-9），而其下表皮为波形（图3.3-10）。

#### 3.3.2.3 气孔分布及类型多数草本物种的气孔分布在叶的上、下表面，如大豆属及苜蓿属，而大多数木本植物的气孔只分布在叶的下表面，如木蓝属及马鞍树属。气孔分为无规则型、不等型及平列型。ft皂荚（图3.3-3）、刺果甘草（图3.3-4）、苦参（图3.3-13）主要为无规则型；天蓝苜蓿（图3.3-9，10）、豌豆（图3.3-12）及白车轴草（图3.3-14）主要为不等型；而鸡眼草（图3.3-6）、含羞草（图3.3-8）及豇豆（图3.3-16）以平列型为主。同一片叶上通常有多种类型的气孔，如黄耆（图3.3-1）叶下表面兼具无规则型和不等型，而ft黧豆（图3.3-7）叶下表面具不等型及平列型。棘豆属的一些物种气孔下陷，如ft泡泡（图3.3-11）。

### 3.3.3 东北豆科植物叶柄解剖结构

叶柄横切面轮廓可划分为4种类型：圆形、心形、戟形和弧形。合欢（图3.4-1）、树锦鸡儿（图3.4-3）、野大豆（图3.4-5）、含羞草（图3.4-11）及多叶棘豆（图3.4-13）为圆形，合欢近轴面具一条纵棱，野大豆及含羞草等具两棱；斜茎黄耆（图3.4-2）、紫苜蓿（图3.4-10）的为心形；刺果甘草（图3.4-6）、香豌豆（图3.4-8）及ft野豌豆（图3.4-19）的为戟形，其中香豌豆近轴面具两翼；ft黧豆（图3.4-9）及野火球（图3.4-18）的为弧形，前者具两翼，而后者与托叶联合，界限不十分明显。叶柄近轴面常具凹槽，如横切面轮廓为心形、戟形及弧形的物种，且锦鸡儿属（除树锦鸡儿外）和近轴面具两棱的叶柄也具有凹槽。

如图3.4-17，红车轴草叶柄横切面的表皮由1层细胞组成，紧密排列且外壁平滑，无明显角质层，具腺毛。表皮下为2~4层薄壁细胞构成的皮层，具内含物。位于棱角处的皮层细胞形成厚角组织。短翼岩黄耆（图3.4-7）皮层细胞及内部的薄壁细胞（维管束周围）内可见单宁。维管束内侧为木质部，外侧为韧皮部，两者间具2~4层体积较小的细胞组成的维管形成层（图3.4-17），一些物种的韧皮部外侧有韧皮纤维（图3.4-4）。维管组织连续排列或几个维管束散生，前者如红花锦鸡儿（图3.4-4）、多叶棘豆（图3.4-13）及苦参（图3.4-16），后者如野大豆（图3.4-5）、紫苜蓿（图3.4-10）及长白棘豆（图3.4-12）。连续排列的维管组织形成1个大维管束，如合欢（图3.4-1）、树锦鸡儿（图3.4-3）及含羞草（图3.4-11），斜茎黄耆（图3.4-2）、短翼岩黄耆（图3.4-7）及野火球（图3.4-18）具3个分散排列的维管束，野大豆（图3.4-5）、红车轴草（图3.4-17）及ft野豌豆（图3.4-19）



图3.4 东北豆科植物叶柄解剖结构

Fig. 3.4 Anatomical structure of petioles of Leguminosae in Northeastern China

1. 合欢*Albizia julibrissin*; 2. 斜茎黄耆*Astragalus adsurgens*; 3. 树锦鸡儿*Caragana arborescens*; 4. 红花锦鸡儿*C. rosea*; 5. 野大豆*Glycina soja*; 6. 刺果甘草*Glycyrrhiza pallidiflora*; 7. 短翼岩黄耆*Hedysarum brachypterum*; 8. 香豌豆*Lathyrus odoratus*; 9. ft黧豆

*L. quinquenervius*; 10. 紫苜蓿*Medicago sativa*; 11. 含羞草*Mimosa pudica*; 12. 长白棘豆*Oxytropis anertii*; 13. 多叶棘豆*O. myriophylla*; 14. 绿豆*Phaseolus radiatus*; 15. 豌豆*Pisum sativum*; 16. 苦参*Sophora flavescens*; 17. 红车轴草*Trifolium pratense*; 18. 野火球*T. lupinaster*; 19. ft野豌豆 *Vicia amoena.* cc厚角组织collenchyma; ct皮层cortex; e表皮epidermis; pa 薄壁组织parenchyma; pf 韧皮纤维phloem fiber; ph韧皮部phloem; pc髓腔pith cavity; s托叶stipule; ta单宁tannin; tr腺毛trichome; vc 维管形成层vascular cambium; w翼wing; x木质部xylem.

标尺Scale bar: 400μm in 1~3, 7, 16; 500μm in 4, 6, 8, 10, 12, 19; 200μm in 5, 17; 600μm in 9,

11 13; 1000μm in 14, 15, 18.

具5个，豌豆（图3.4-15）具多个。长白棘豆（图3.4-12）、绿豆（图3.4-14）及豌豆（图3.4-15）叶柄中部的薄壁组织细胞消失，形成大的髓腔。各属叶表皮微形态及叶柄解剖结构见表3.2（本章末尾）。

### 3.3.4 依据叶形态建立东北豆科植物属检索表

1. 单叶…………………………………………………….…………补骨脂属*Psoralea*

1. 复叶 2

2. 叶轴末端不特化 3

2. 叶轴末端特化为卷须或刺尖 4

3. 叶缘全缘 5

3. 叶缘具齿 6

4. 叶表面无毛状体…………………..……..……………..………………豌豆属*Pisum*

4. 叶表面具毛状体7

*5.* 叶表面具鳞片状腺毛……………………….……………………甘草属*Glycyrrhiza*

5. 叶表面无鳞片状腺毛8

*6.* 叶型为掌状复叶………………………………….………………车轴草属*Trifolium*

6. 叶型为羽状三出复叶9

*7.* 主要气孔类型为不等型……………………………..……………ft黧豆属*Lathyrus*

*7.* 主要气孔类型为无规则型……………………………………………野豌豆属*Vicia*

8. 叶表面具刚毛…………………………………...…………………含羞草属*Mimosa*

8. 叶表面不具刚毛10

*9.* 小叶较宽，多在叶缘近1/3处具齿…………………………………苜蓿属*Medicago*

*9.* 小叶较细，叶缘具齿达小叶基部…………………………...……草木犀属*Melilotus*

10. 二回复叶11

10. 一回复叶12

*11.* 主要气孔类型为无规则型…………………..….…………………皂荚属*Gleditsia*

*11.* 主要气孔类型为平列型……………………...………………………合欢属*Albizia*

*12.* 托叶叶状，掌状三出复叶……………………………….……野决明属*Thermopsis*

12. 托叶非叶状，不为掌状三出复叶13

13. 叶柄皮层细胞具单宁14

13. 叶柄皮层细胞不具单宁15

*14.* 叶表面具丁状毛…………………………………….……………木蓝属*Indigofera*

14. 叶表面不具丁状毛16

*15.* 叶轴在小叶着生处具腺体……………………...……………………决明属*Cassia*

15. 叶轴不具腺体 17

16. 奇数羽状复叶 18

16. 羽状三出复叶 19

17. 叶柄横切面轮廓为心形，圆形但不具棱 20

17. 叶柄横切面轮廓为圆形具两棱 21

18. 托叶草质…………………………………...……………………紫穗槐属*Amorpha*

18. 托叶干膜质……………………………………...……………岩黄耆属*Hedysarum*

19. 叶柄横切面轮廓为圆形具两棱，维管组织连续排列…..……胡枝子属*Lespedeza*

19. 叶柄横切面轮廓为心形，维管束散生22

*20.* 主要气孔类型为平列型…………………………………….……落花生属*Arachis*

20. 主要气孔类型为无规则型23

21. 羽状三出复叶24

21. 奇数羽状复叶25

*22.* 托叶干膜质…………………………………………………鸡眼草属*Kummerowia*

22. 托叶草质………………………..…………………………两型豆属*Amphicarpaea*

*23.* 托叶早落，或木质化成刺状……………………………………锦鸡儿属*Caragana*

23. 托叶宿存，不木质化26

24. 叶柄大维管束5个………………………………………………..…大豆属*Glycina*

24. 叶柄大维管束1个27

*25.* 叶上、下表皮细胞垂周壁弓形………………………..………………槐属*Sophora*

*25.* 叶上、下表皮细胞垂周壁波形………………..…………………马鞍树属*Maackia*

26. 叶边缘有时内卷………………………………………………………棘豆属*Pisum*

26. 叶边缘平展，不内卷28

*27.* 叶表皮细胞垂周壁弓形或波形………………………………………豇豆属*Vigna*

*27.* 叶表皮细胞垂周壁波形…………………………………….....…菜豆属*Phaseolus*

*28.* 叶基生，表面具单毛…………………………………..…米口袋属*Gueldenstaedtia*

28. 叶茎生或基生，表面单毛或丁状毛………………..……………黄耆属*Astragalus*

## 3.4 本章小结

本章关于东北豆科植物叶形态结构的研究显示，叶型为单叶或复叶，托叶披针形、三角形或半箭头形，草质或干膜质，通常与叶柄离生，少为联合，木本植

物的托叶早落，锦鸡儿属一些物种的托叶木质化成硬刺。毛状体分为非腺毛和腺毛，多数物种具单细胞非腺毛，丁状毛只发现于花木蓝和黄耆属的部分物种，一些类群（如菜豆族、车轴草族、野豌豆族）具头状腺毛或鳞片状腺毛（甘草属特有）。叶表皮细胞垂周壁为弓形或波形，在多数物种的上、下表皮是一致的。气孔分为无规则型、不等型及平列型。叶柄横切面多为心形，也有戟形、弧形、圆形等，有的具棱或翼。通常木本植物维管组织连续排列，形成的1个大维管束，而

草本物种具3或5个散生排列的大维管束。叶形、叶表面微形态及叶柄结构特征对东北豆科植物族、属及一些种的划分具有重要的价值。

第 3 章

东北豆科植物叶形态

27

表3.1 东北豆科植物叶形态特征

Table 3.1 Leaf morphological characters of Leguminosae in Northeastern China

| 属名 | 着生方式 | 叶型 | 托叶 Stipule |  | 叶轴 Rachis |  |  | 小叶 Leaflet |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Genus | Inserted type | Leaf style | 叶柄联合情况  Combined with petiole | 质地  Texture | 末端  Terminal | 具翼  Wings | 长宽比  Length:width | 叶缘内卷  Involution | 具齿  Serrate |
| 合欢属  Albizia | 茎生  Stem leaf | 二回偶数羽状复叶  Bi-even-pinnate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 4~2 | 否  No | 否  No |
| 紫穗槐属  Amorpha | 茎生  Stem leaf | 奇数羽状复叶  Odd pinnate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 4~2 | 否  No | 否  No |
| 两型豆属  Amphicarpaea | 茎生  Stem leaf | 羽状三出复叶  Pinnate ternate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | ≤ 2 | 否  No | 否  No |
| 落花生属  Arachis | 茎生  Stem leaf | 偶数羽状复叶  Even pinnate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | ≤ 2 | 否  No | 否  No |
| 黄耆属  Astragalus | 兼有  Both | 奇数羽状复叶  Odd pinnate compound leaf | 兼有  Both | 草质或干膜质  Hebaceous  /scarious | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | ≥ 4/4~2 | 否  No | 否  No |
| 锦鸡儿属  Caragana | 茎生  Stem leaf | 偶数羽状或假掌状复叶  Even pinnate/pseudoplam compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 木质  Lignified | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 4~2/≤ 2 | 否  No | 否  No |
| 决明属  Cassia | 茎生  Stem leaf | 偶数羽状复叶  Even pinnate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 4~2 | 否  No | 否  No |
| 皂荚属  Gleditsia | 茎生  Stem leaf | 二回偶数羽状复叶  Bi-even-pinnate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 4~2 | 否  No | 否  No |
| 大豆属  Glycina | 茎生  Stem leaf | 羽状三出复叶  Pinnate ternate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 4~2 | 否  No | 否  No |
| 甘草属  Glycyrrhiza | 茎生  Stem leaf | 奇数羽状复叶  Odd pinnate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 4~2 | 否  No | 否  No |

哈尔滨师范大学博士学位论文

28

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **续表 3.1 Continue table 3.1** |  | | | | | | | |
| **属名** **着生方式** | **叶型** | **托叶 Stipule** |  | **叶轴 Rachis** |  |  | **小叶 Leaflet** |  |
| **Genus** Inserted **type** | **Leaf style** | **叶柄联合情况**  **Combined with petiole** | **质地**  **Texture** | **末端**  **Terminal** | **具翼**  **Wings** | **长宽比**  **Length:width** | **叶缘内卷**  **Involution** | **具齿**  **Serrate** |
| 米口袋属 基生  *Gueldenstaedtia* Rosette leaf | 奇数羽状复叶  Odd pinnate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | ≥ 4/4~2 | 否  No | 否  No |
| 岩黄耆属 茎生  *Hedysarum* Stem leaf | 奇数羽状复叶  Odd pinnate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 干膜质  Scarious | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 4~2 | 否  No | 否  No |
| 木蓝属 茎生  *Indigofera* Stem leaf | 奇数羽状复叶  Odd pinnate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | ≤ 2 | 否  No | 否  No |
| 鸡眼草属 茎生  *Kummerowia* Stem leaf | 羽状三出复叶  Pinnate ternate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 干膜质  Scarious | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 4~2/≤ 2 | 否  No | 否  No |
| ft黧豆属 茎生  *Lathyrus* Stem leaf | 偶数羽状复叶  Even pinnate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 刺尖或卷须  Thorn/tendril | 兼有  Both | ≥ 4/4~2 | 否  No | 否  No |
| 胡枝子属 茎生 | 羽状三出复叶 | 离生或仅基部联合 | 草质 | 无特化 | 无 | 均有 | 否 | 否 |
| *Lespedeza* Stem leaf | Pinnate ternate compound leaf | Detached/only combined at base | Hebaceous | Unspecialized | Absent | All | No | No |
| 马鞍树属 茎生  *Maackia* Stem leaf | 奇数羽状复叶  Odd pinnate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 4~2 | 否  No | 否  No |
| 苜蓿属 茎生  *Medicago* Stem leaf | 羽状三出复叶  Pinnate ternate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 4~2/≤ 2 | 否  No | 是  Yes |
| 草木犀属 茎生  *Melilotus* Stem leaf | 羽状三出复叶  Pinnate ternate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 4~2 | 否  No | 是  Yes |
| 含羞草属 茎生  *Mimosa* Stem leaf | 指状偶数羽状复叶  Fingers even pinnate compound leaf | 离生或仅基部联合  Detached/only combined at base | 草质  Hebaceous | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | ≥ 4 | 否  No | 否  No |

第 3 章

东北豆科植物叶形态

29

**续表3.1 Continue table 3.1**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **属名** | **着生方式** | **叶型** | **托叶 Stipule** |  | **叶轴 Rachis** |  | **小叶 Leaflet** |  |
| **Genus** | **Inserted type** | **Leaf style** | **叶柄联合情况**  **Combined with petiole** | **质地**  **Texture** | **末端**  **Terminal** | **具翼**  **Wings** | **长宽比** **叶缘内卷**  **Length:width** Involution | **具齿**  **Serrate** |
|  |  |  |  | 草质或干膜质 |  |  |  |  |
| 棘豆属  *Oxytropis* | 兼有  Both | 奇数或轮生羽状复叶  Odd/whorled pinnate compound leaf | 兼有  Both | Hebaceous  /scarious | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 兼有  ≥ 4/4~2  Both | 否  No |
| 菜豆属 | 茎生 | 羽状三出复叶 | 离生或仅基部联合 | 草质 | 无特化 | 无 | 否 | 否 |
| *Phaseolus* | Stem leaf | Pinnate ternate compound leaf | Detached/only combined at base | Hebaceous | Unspecialized | Absent | ≤ 2  No | No |
| 豌豆属 | 茎生 | 偶数羽状复叶 | 离生或仅基部联合 | 草质 | 卷须 | 无 | 否 | 否 |
| *Pisum* | Stem leaf | Even pinnate compound leaf | Detached/only combined at base | Hebaceous | Tendril | Absent | 4~2  No | No |
| 补骨脂属 | 茎生 | 单叶 | 离生或仅基部联合 | 草质 | 无特化 | 无 | 否 | 是 |
| *Psoralea* | Stem leaf | Simple leaf | Detached/only combined at base | Hebaceous | Unspecialized | Absent | ≤ 2  No | Yes |
| 槐属 | 茎生 | 奇数羽状复叶 | 离生或仅基部联合 | 草质 | 无特化 | 无 | 否 | 否 |
| *Sophora* | Stem leaf | Odd pinnate compound leaf | Detached/only combined at base | Hebaceous | Unspecialized | Absent | 4~2  No | No |
| 野决明属 | 茎生 | 掌状三出复叶 | 离生或仅基部联合 | 草质 | 无特化 | 无 | 否 | 否 |
| *Thermopsis* | Stem leaf | Palmate ternate compound leaf | Detached/only combined at base | Hebaceous | Unspecialized | Absent | 4~2  No | No |
|  |  |  |  | 草质或干膜质 |  |  |  |  |
| 车轴草属  *Trifolium* | 茎生  Stem leaf | 掌状三出或掌状复叶  Palmate ternate/palmate compound leaf | 大部分或全部联合  Largely/entire combined | Hebaceous  /scarious | 无特化  Unspecialized | 无  Absent | 否  ≥ 4/≤ 2  No | 是  Yes |
| 野豌豆属 | 茎生 | 偶数羽状复叶 | 离生或仅基部联合 | 草质 | 刺尖或卷须 | 无 | 否 | 否 |
| *Vicia* | Stem leaf | Even pinnate compound leaf | Detached/only combined at base | Hebaceous | Thorn/tendril | Absent | ≥ 4/4~2  No | No |
| 豇豆属 | 茎生 | 羽状三出复叶 | 离生或仅基部联合 | 草质 | 无特化 | 无 | 否 | 否 |
| *Vigna* | Stem leaf | Pinnate ternate compound leaf | Detached/only combined at base | Hebaceous | Unspecialized | Absent | ≤ 2  No | No |

哈尔滨师范大学博士学位论文

30

表3.2 东北豆科植物叶表皮微观形态特征及叶柄解剖结构

Table 3.2 Leaf epidermis micro-morphological characters and petiole anatomical structure of Leguminosae in Northeastern China

**叶表皮微观形态Leaf epidermis micro-morphology characters叶柄结构Petiole structure**

| 属名  Genus | 毛状体  Trichome  非腺毛 | 腺毛 | 垂周壁式样  Anticlinal wall pattern  上表皮 下表皮 | | 气孔  Stomata  分布 | | 主要类型 | 叶柄横切面  Petiole transection  轮廓 | 沟槽 | 维管组织  Vascular tissue  数目 排列 | | 单宁  Tannin | |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
|  | Non-glandular | Glandular | Upper Lower | | Distribution | | Main type | Outline | Groove | No. Arrangement | |  | |
| 合欢属  Albizia | 单毛  Simple | 无  None | 弓形  Arched | 波形  Sinuate | 下表皮  Lower | 平列型  Paracytic | | 圆形具单棱  Round with a ridge | 无  Absent | 1 | 连续  Continuous | 无  Absent |  |
| 紫穗槐属  Amorpha | 单毛  Simple | 无  None | 弓形  Arched | 波形  Sinuate | 下表皮  Lower | 不等型  Anisocytic | | 圆形具两棱  Round with 2 ridges | 有  Present | 1 | 连续  Continuous | 有  Present |  |
| 两型豆属  Amphicarpaea | 单毛  Simple | 无  None | 波形  Sinuate | 波形  Sinuate | 下表皮  Lower | 平列型  Paracytic | | 心形  Cordate | 有  Present | 3 | 散生  Distributed | 有  Present |  |
| 落花生属  Arachis | 单毛  Simple | 无  None | 弓形  Arched | 弓形  Arched | 两面  Both | 平列型  Paracytic | | 心形  Cordate | 有  Present | 5 | 散生  Distributed | 无  Absent |  |
| 黄耆属  Astragalus | 丁状或单毛  T-shaped/simple | 无  None | 兼有  Both | 兼有  Both | 两面或下表皮  Both/lower | 无规则型  Anomocytic | | 心形  Cordate | 有  Present | 3 | 散生  Distributed | 无  Absent |  |
| 锦鸡儿属  Caragana | 单毛或无  Simple/none | 无  None | 兼有  Both | 兼有  Both | 两面或下表皮  Both/lower | 无规则型  Anomocytic | | 圆形  Round | 兼有  Both | 1 | 连续  Continuous | 无  Absent |  |
| 决明属  Cassia | 单毛  Simple | 无  None | 弓形  Arched | 弓形  Arched | 两面  Both | 平列型  Paracytic | | 心形  Cordate | 有  Present | 3 | 散生  Distributed | 无  Absent |  |
| 皂荚属  Gleditsia | 单毛  Simple | 无  None | 弓形  Arched | 弓形  Arched | 下表皮  Lower | 无规则型  Anomocytic | | 圆形具两棱  Round with 2 ridges | 有  Present | 1 | 连续  Continuous | 无  Absent |  |
| 大豆属  Glycina | 单毛  Simple | 无  None | 波形  Sinuate | 波形  Sinuate | 两面  Both | 平列型  Paracytic | | 圆形具两棱  Round with 2 ridges | 有  Present | 5 | 散生  Distributed | 无  Absent |  |

**续表3.2 Continue table 3.2**

**叶表皮微观形态Leaf epidermis micro-morphology characters叶柄结构Petiole structure**

第 3 章

东北豆科植物叶形态

31

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
|  | **毛状体** | |  | **垂周壁式样** | | **气孔** | |  | **叶柄横切面** |  | **维管组织** | |  | |
| **属名**  **Genus** | **Trichome**  **非腺毛** | | **腺毛** | **Anticlinal wall pattern**  **上表皮** **下表皮** | | **Stomata**  **分布** | | **主要类型** | **Petiole transection**  **轮廓** | **沟槽** | **Vascular tissue**  **数目** **排列** | | **单宁**  **Tannin** | |
|  | **Non-glandular** | | **Glandular** | **Upper** Lower | | **Distribution** | | **Main type** | **Outline** | **Groove** | **No.** Arrangement | |  | |
| 甘草属  *Glycyrrhiza* | 单毛  Simple | 鳞片状  Scaly | | 波形  Sinuate | 波形  Sinuate | 两面  Both | 无规则型  Anomocytic | | 戟形  Hastate | 有  Present | 3 | 散生  Distributed | 有  Present |  |
| 米口袋属  *Gueldenstaedtia* | 单毛  Simple | 无  None | | 弓形  Arched | 弓形  Arched | 两面  Both | 无规则型  Anomocytic | | 心形  Cordate | 有  Present | 3 | 散生  Distributed | 无  Absent |  |
| 岩黄耆属  *Hedysarum* | 单毛  Simple | 无  None | | 兼有  Both | 兼有  Both | 两面  Both | 无规则型  Anomocytic | | 心形  Cordate | 有  Present | 3 | 散生  Distributed | 有  Present |  |
| 木蓝属  *Indigofera* | 丁状毛  T-shaped | 无  None | | 弓形  Arched | 弓形  Arched | 下表皮  Lower | 不等型  Anisocytic | | 圆形具两棱  Round with 2 ridges | 有  Present | 1 | 连续  Continuous | 有  Present |  |
| 鸡眼草属  *Kummerowia* | 单毛  Simple | 无  None | | 波形  Sinuate | 波形  Sinuate | 两面或下表皮  Both/lower | 平列型  Paracytic | | 心形  Cordate | 有  Present | 3 | 散生  Distributed | 有  Present |  |
| ft黧豆属  *Lathyrus* | 单毛或无  Simple | 头状或无  Capitate/none | | 兼有  Both | 兼有  Both | 两面或下表皮  Both/lower | 不等型  Anisocytic | | 戟形或弧形  Hastate/arched | 有  Present | 5 | 散生  Distribute | 无  Absent |  |
| 胡枝子属  *Lespedeza* | 单毛  Simple | 无  None | | 兼有  Both | 兼有  Both | 两面或下表皮  Both/lower | 平列型  Paracytic | | 圆形具两棱  Round with 2 ridges | 有  Present | 1 | 连续  Continuous | 有  Present |  |
| 马鞍树属  *Maackia* | 无  None | 无  None | | 波形  Sinuate | 波形  Sinuate | 下表皮  Lower | 不等型  Anisocytic | | 圆形具两棱  Round with 2 ridges | 有  Present | 1 | 连续  Continuous | 无  Absent |  |
| 苜蓿属  *Medicago* | 单毛  Simple | 头状或无  Capitate/none | | 兼有  Both | 兼有  Both | 两面  Both | 不等型  Anisocytic | | 心形  Cordate | 有  Present | 3 | 散生  Distributed | 无  Absent |  |
| 草木犀属  *Melilotus* | 单毛或无  Simple | 头状或无  Capitate/none | | 兼有  Both | 兼有  Both | 两面  Both | 不等型  Anisocytic | | 心形  Cordate | 有  Present | 3 | 散生  Distributed | 无  Absent |  |

哈尔滨师范大学博士学位论文

32

**续表3.2 Continue table 3.2**

**叶表皮微观形态Leaf epidermis micro-morphology characters叶柄结构Petiole structure**

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
|  | **毛状体** | **垂周壁式样** | **气孔** | **叶柄横切面** |  | **维管组织** |  |
| **属名**  **Genus** | **Trichome**  **非腺毛** **腺毛** | **Anticlinal wall pattern**  **上表皮** **下表皮** | **Stomata**  **分布** **主要类型** | **Petiole transection**  **轮廓** **沟槽** | **数目** | **Vascular tissue**  **排列** | **单宁**  **Tannin** |
|  | **Non-glandular** Glandular | **Upper** Lower | **Distribution** Main **type** | **Outline** Groove | **No.** | **Arrangement** |  |
| 含羞草属  *Mimosa* | 多细胞刚毛 无  Multi-cell seta None | 弓形 弓形  Arched Arched | 两面 平列型  Both Paracytic | 圆形具两棱 有  Round with 2 ridges Present | 1 | 连续  Continuous | 无  Absent |
| 棘豆属  *Oxytropis* | 单毛 无  Simple None | 兼有 兼有  Both Both | 两面 无规则型  Both Anomocytic | 圆形或心形 兼有  Round/cordate Both | 1/3 | 兼有  Both | 无  Absent |
| 菜豆属  *Phaseolus* | 单毛 无  Simple None | 波形 波形  Sinuate Sinuate | 两面 平列型  Both Paracytic | 圆形具两棱 有  Round with 2 ridges Present | 1 | 连续  Continuous | 无  Absent |
| 豌豆属 | 无 无 | 弓形 波形 | 两面 不等型 | 圆形 无 | 多个 | 散生 | 无 |
| *Pisum* | None None | Arched Sinuate | Both Anisocytic | Round Absent | Many | Distributed | Absent |
| 补骨脂属  *Psoralea* | 单毛 头状  Simple Capitate | 弓形 弓形  Arched Arched | 两面 平列型  Both Paracytic | 心形 有  Cordate Present | 5 | 散生  Distributed | 无  Absent |
| 槐属  *Sophora* | 单毛或无 无  Simple/none None | 弓形 弓形  Arched Arched | 下表皮 无规则型  Lower Anomocytic | 圆形具两棱 有  Round with 2 ridges Present | 1 | 连续  Continuous | 无  Absent |
| 野决明属  *Thermopsis* | 单毛 无  Simple None | 波形 波形  Sinuate Sinuate | 下表皮 无规则型  Lower Anomocytic | 心形 有  Cordate Present | 3 | 散生  Distributed | 无  Absent |
| 车轴草属  *Trifolium* | 单毛或无 头状或无  Simple/none Capitate/none | 兼有 兼有  Both Both | 两面 不等型  Both Anisocytic | 弧形或心形 有  Arched/cordate Present | 3/5 | 散生  Distributed | 无  Absent |
| 野豌豆属  *Vicia* | 单毛 头状  Simple Head | 兼有 波形  Both Sinuate | 两面或下表皮 无规则型  Both/lower Anomocytic | 戟形或心形 有  Hastate/cordate Present | 5 | 散生  Distributed | 兼有  Both |
| 豇豆属  *Vigna* | 单毛 无  Simple None | 波形 兼有  Sinuate Both | 两面或下表皮 平列型  Both/lower Paracytic | 圆形具两棱 有  Round with 2 ridges Present | 1 | 连续  Continuous | 无  Absent |

# 第4章 东北豆科植物果实形态

## 4.1 引言

豆科植物果实为单心皮发育而成的荚果，发育初期果实迅速膨大，而中、后期发育缓慢[17, 18]。果实形态多样，如槐属果实在种子间缢缩，黄耆属与棘豆属果实具隔膜，岩黄耆属果实分节[1, 21-23]，这些特征对豆科系统学研究具有重要的价值[1, 28]。Leite等[106]指出木蓝属植物果实直立、稍弯曲或镰刀形，外果皮细胞1或2层，有的具多细胞头状腺毛，可作为该属下种的区分依据，并提出果实开裂较晚的物种的果皮内不具有开裂组织。Freitas等[107]研究ft蚂蝗属（*Desmodium*）果实形态时发现，该属果实表面存在5种类型的毛状体，即钩状毛、单列细胞毛、单细胞球状毛、多细胞球状毛和锥形毛，并提出毛状体有无及类型、乳头状表皮细胞有无可作为ft蚂蝗属内种的识别特征。

前人对豆科植物果实形态的研究局限于个别属或种，系统的果实形态学研究非常少见。本章通过东北豆科植物果实的形成过程及成熟果实形态结构的研究，旨在完善豆科植物发育形态学，并证实果实形态结构在东北豆科系统学研究中的价值。

## 4.2 材料与方法

实验材料的采集地及凭证标本等详细信息见表2.1。

树锦鸡儿果实发育过程及所研究物种成熟果实外形的观察方法见2.2。树锦鸡儿果实发育不同时期的果皮及所研究物种成熟果皮结构的研究，采用GMA半薄切片法，具体方法见2.3。

## 4.3 结果与分析

### 4.3.1 树锦鸡儿果实发育过程

树锦鸡儿在花蕾期的子房为线形，两侧稍扁平，绿色，无毛，花柱细线形，向腹缝线弯曲（图4.1-1a, b）。子房（FAA固定液浸制）纵剖可见胚珠着生于腹缝线上（图4.1-1c）。花蕾期5~7天，花冠开放，子房迅速伸长生长，花柱也随之

伸长（图4.1-2）。授粉之后，胚珠在果皮腹缝线处凸显，花瓣枯萎、脱落，果实进一步伸长生长，宽度也有所增加，花柱逐渐凋亡（图4.1-3）。此后，胚珠进一步发育成种子，果皮隆起、增厚并革质化。果实长度不再增加，形成圆筒状，钟状花萼宿存，雄蕊有时不脱落，残留的花柱形成喙。果皮进一步革质化，呈棕色或红褐色，干后沿腹缝线和背缝线开裂，果皮卷曲。具长的果柄（图4.1-4~6）。从花蕾期至果实成熟，经历25~30天。



图4.1 树锦鸡儿果实的发育

Fig. 4.1 Fruit development of*Caragana arborescens*

1. 花蕾期的子房Ovary in bud stage, 1a. 花蕾Bud, 1b. 子房Ovary, 1c. 子房纵剖Longitudinally dissected ovary; 2. 授粉后的幼果Young fruit after pollination, 2a. 开花授粉Pollination, 2b. Young fruit; 3~4. 果实逐渐膨大Fruit gradual enlargement; 5. 成熟果实Mature fruit; 6. 果皮开裂Pericarp dehiscent.

b喙beak; cl花萼calxy; cp心皮carpel; d背缝线dorsal suture; f珠柄funiculus; o胚珠ovule; pd果柄peduncle; pr果皮pericarp; r残留的雄蕊residual stamens; se种子seed; st柱头stigma; v腹缝线ventral suture.

标尺Scale bar: 10 mm in 1a, 2; 5 mm in 1b; 2.5 mm in 1c; 15 mm in 3~6.

树锦鸡儿子房由单心皮构成，胚珠通过珠柄与腹缝线相连，背缝线与腹缝线相对。子房横切面的最外层为排列紧密且体积较小的表皮细胞。表皮下的8~10层薄壁细胞排列相对疏松，细胞具内含物。维管束分散在薄壁组织内（图4.2-1, 2）。子房进一步发育，子房壁细胞层数逐渐增多，内层薄壁细胞逐渐分化，内含物减少，排列规则（图4.2-3）。在果实不再进行伸长生长时，可见靠近表皮的3~4细胞的细胞壁增厚，形成由厚壁细胞组成的下皮层，细胞稍大，排列紧密。靠近子房

壁内侧的10余层细胞的细胞壁也随之增厚并纤维化。而中间的10余层细胞仍为具内含物的薄壁细胞（图4.2-4）。果皮最终成熟时，表皮及下皮层组成外果皮；其下的薄壁细胞组成中果皮，有散生的维管束分布；内侧为木质化的纤维，排列无规则，与最内侧1~2层薄壁细胞组成内果皮（图4.2-5）。



图4.2 树锦鸡儿果皮的发育

Fig. 4.2 Pericarp development of*Caragana arborescens*

1. 花蕾期子房横切Transection of ovary in bud stage; 2. 维管组织分化Vascular tissue differentiation; 3. 薄壁细胞分化Parenchyma cell differentiation; 4. 内层薄壁细胞纤维化Inner layer parenchyma cell fibration; 5. 成熟果皮Mature pericarp.

d背缝线dorsal suture; ec外果皮epicarp; en内果皮endocarp; ep表皮epidermis; fi纤维fiber; fu珠柄funiculus; h下皮层hypodermis; m中果皮mesocarp; o胚珠ovule; pa薄壁细胞parenchyma cell; ph韧皮部phloem; s厚壁组织sclerenchyma; vb维管组织vascular bundle; vs 腹缝线ventral suture; x木质部xylem.

标尺Scale bar: 200μm in 1, 3, 4; 150μm in 2; 300μm in 5.

### 4.3.2 东北豆科植物果实形态结构

东北豆科植物果实为荚果，具宿存的花萼，果柄长短不一。荚果外形多样，两侧压扁或稍压扁，如合欢（图4.3-1）、ft皂荚（图4.3-11）、朝鲜槐（图4.3-22）及豌豆（图4.3-33）为带状，前两者长达10 cm以上；花苜蓿（图4.3-24）及白花草木犀（图4.3-26）呈长圆形；达乌里黄耆（图4.3-7）、决明（图4.3-10）及荷包豆（图4.3-31）腹缝线向内弯曲，呈镰刀形；鸡眼草（图4.3-19）、胡枝子（图4.3-21）及刺果甘草（图4.3-13）为卵形；紫苜蓿（图4.3-25）的果实呈螺旋状。有些物种的果实两侧不压扁，如树锦鸡儿（图4.1-5）、少花米口袋（图4.3-15）、花木蓝（图4.3-18）及绿豆（图4.3-32）呈圆筒形；天蓝苜蓿（图4.3-23）及补骨脂（图4.3-34）为肾形；苦参（图4.3-35）及槐（图4.3-36）呈串珠状。一些物种的果皮膨胀，如



图4.3 东北豆科植物果实形态

Fig. 4.3 Fruit morphology of Leguminosae in northeastern China

1. 合欢*Albizia julibrissin*; 2. 紫穗槐*Amorpha fruticosa*; 3. 两型豆*Amphicarpaea edgeworthii*;

4. 落花生*Arachis hypogaea*; 5. 斜茎黄耆*Astragalus adsurgens*; 6. 华黄耆*A. chinensis*; 7. 达乌里黄耆*A. dahuricus*; 8. 黄耆*A. membranaceus*; 9. 糙叶黄耆*A. scaberrimus*; 10. 决明*Cassia tora*; 11. ft皂荚*Gleditsia japonica*; 12. 野大豆*Glycina soja*; 13. 刺果甘草*Glycyrrhiza pallidiflora*; 14. 甘草*G. uralensis*; 15. 少花米口袋*Gueldenstaedtia verna*; 16. ft岩黄耆*Hedysarum alpinum*; 17. 短翼岩黄耆*H. brachypterum*; 18. 花木蓝*Indigofera kirilowii*; 19. 鸡眼草*Kummerowia striata*; 20. ft黧豆*Lathyrus quinquenervius*; 21. 胡枝子*Lespedeza bicolor*;

22. 朝鲜槐*Maackia amurensis*; 23. 天蓝苜蓿*Medicago lupulina*; 24. 花苜蓿*M. ruthenica*; 25. 紫苜蓿*M. sativa*; 26. 白花草木犀*Melilotus albus*; 27. 含羞草*Mimosa pudica*; 28. 长白棘豆*Oxytropis anertii*; 29. 砂珍棘豆*O. racemosa*; 30. 多枝棘豆*O. ramosissima*; 31. 荷包豆*Phaseolus coccineus*; 32. 绿豆*Ph. radiatus*; 33. 豌豆*Pisum sativum*; 34. 补骨脂*Psoralea corylifolia*; 35. 苦参*Sophora flavescens*; 36. 槐*S. japonica*; 37. 披针叶野决明*Thermopsis lanceolata*; 38. 野火球*Trifolium lupinaster*; 39. 东方野豌豆*Vicia japonica*; 40. 赤豆*Vigna*

*angularis*.

b 喙beak; c 花萼calyx; d 背缝线dorsal suture; f 珠柄funiculus; n 果颈neck; pe 果柄

peduncle; pr 果皮pericarp; r 胎座框replum; s隔膜septum; v腹缝线ventral suture.

标尺Scale bar: 1 cm in 2, 5, 19, 21, 23~26, 29, 30, 34, 38; 2 cm in 3, 6~9, 12, 13, 15~17, 20, 22, 27,

28, 33, 39; 4 cm in 1, 4, 14, 18, 31, 32, 35~37, 40; 10 cm in 10, 11.

华黄耆（图4.3-6a）、黄耆（图4.3-8）及砂珍棘豆（图4.3-29）。野大豆（图4.3-12）、披针叶野决明（图4.3-37）及赤豆（图4.3-40）在种子着生处具明显的胎座框。ft岩黄耆（图4.3-16）、苦参（图4.3-35）及槐（图4.3-36）在种子间形成缢缩。含羞草（图4.3-27）种子间分节。宿存的花柱特化，在果实成熟时形成喙，如长白棘豆（图4.3-28）、多枝棘豆（图4.3-30）及野火球（图4.3-38）。一些物种的果实具果颈，如华黄耆（图4.3-6）、ft岩黄耆（图4.3-16）及披针叶野决明（图4.3-37）。

果皮颜色呈淡黄色，如斜茎黄耆（图4.3-5），褐色，如豌豆（图4.3-33），绿豆（图4.3-32）的果皮为黑色。大多数物种的果皮光滑，如披针叶野决明（图4.3-37）及东方野豌豆（图4.3-39），而补骨脂（图4.3-34）及槐（图4.3-36）的果皮粗糙，落花生（图4.3-4a）、华黄耆（图4.3-6a）及ft黧豆（图4.3-20）果皮具脉纹。刺果甘草（图4.3-13）、短翼岩黄耆（图4.3-17）果皮具长刺，含羞草（图4.3-27）果实腹缝线与背缝线具长刺，成熟时易脱离。野大豆（图4.3-12）及砂珍棘豆（图4.3-29）果皮表面具密毛，紫穗槐（图4.3-2）及甘草（图4.3-14）具瘤状突起，且后者具刺毛状腺体。

果实含种子数有所不同，紫穗槐（图4.3-2）、胡枝子（图4.3-21）及补骨脂（图4.3-34）果实只具1粒种子，白花草木犀（图4.3-26）、野火球（图4.3-38）及东方野豌豆（图4.3-39）具2~4粒种子，而糙叶黄耆（图4.3-9）、荷包豆（图4.3-31）及赤豆（图4.3-40）具多粒种子。含羞草（图4.3-27）果实3~4节，每节具1粒种子。落花生（图4.3-4b）果实只在地下着生，具2粒种子，而两型豆（图4.3-3）地上和地下均有，地上果实具2~4粒种子（图4.3-3a），而地下果实仅具1粒种子

（图4.3-3b）。各属果实形态见表4.1（本章末尾）。

### 4.3.3 东北豆科植物果皮结构

果实通常为单室，如树锦鸡儿（图4.2-1）、落花生（图4.3-4b）。华黄耆（图4.3-6b）及达乌里黄耆（图4.4-1a）背缝线向内延伸，而长白棘豆（图4.4-2）腹缝线向内延伸产生隔膜，形成不完全两室或假两室。隔膜内无维管组织，两侧均为表皮及下皮层，中部为薄壁细胞（图4.4-1c）。腹缝线及背缝线具厚壁细胞组成的分离组织（图4.4-1b, d），在果实成熟时，果皮沿此处开裂（图4.4-2）。

补骨脂和槐的果皮为胶质，成熟时不开裂，不易于种皮分离。而大多数物种的果皮为革质，如两型豆（图4.4-3），外果皮紧邻表皮细胞的下皮层细胞的细胞壁明显加厚，成为厚壁组织。中果皮为薄壁细胞组成，具维管束，而内果皮具多层纤维。ft皂荚（图4.4-5）果皮革质，甚至木质。外果皮的表皮细胞与下皮层细胞的细胞壁均不加厚，但中果皮内的维管束发达，两侧的薄壁细胞内含木质素，且

具两条排列成的带状的含单宁的细胞。内果皮具多层纤维，纵横交错排列，无明显规则。黄耆（图4.4-4）的果皮薄膜质，外果皮及中果皮均为薄壁细胞，而内果皮也不具纤维，只由3~4层石细胞及1层薄壁细胞组成。花苜蓿（图4.4-6）果皮结构同黄耆相似，但其表皮细胞外侧具较厚的蜡质层。各属果皮结构见表4.1（本章末尾）。



图4.4 东北豆科植物果皮结构

Fig. 4.4 Pericarp structure of Leguminosae in Northeastern China

1. 达乌里黄耆*Astragalus dahuricus*, 1a. 果实横切面fruit transection, 1b. 背缝线dorsal suture,

1c. 隔膜septum, 1d. 腹缝线ventral suture; 2. 长白棘豆*Oxytropis anertii*; 3. 两型豆*Amphicarpaea edgeworthii*; 4. 黄耆*Astragalus membranaceus*; 5. ft皂荚*Gleditsia japonica*; 6. 花苜蓿*Medicago ruthenica*.

d背缝线dorsal suture; ec外果皮epicarp; en内果皮endocarp; ep表皮epidermis; f纤维fiber; h下皮层hypodermis; l木质素lignin; m中果皮mesocarp; p薄壁细胞parenchyma cell; sc石细胞sclereid; se隔膜septum; st分离组织separation tissue; t单宁tannin; vt维管组织vascular tissue; vs 腹缝线ventral suture; w 蜡质层wax layer.

标尺Scale bar: 1500μm in 1a; 150μm in 1b~1d; 200μm in 2, 5; 100μm in 3; 50μm in 4, 6.

### 4.3.4 依据果实形态建立东北豆科植物属检索表

1. 荚果存在地上和地下………………………………………两型豆属*Amphicarpaea*

1. 荚果存在地上或地下2

2. 荚果分节3

2. 荚果不分节4

3. 缝线处具刺毛…………………………………………...…………含羞草属*Mimosa*

3. 缝线处无刺毛………………………………...…..……………岩黄耆属*Hedysarum*

4. 荚果地下生长………………………………………...……………落花生属*Arachis*

4. 荚果地上生长5

5. 先端不具喙………………………….……………………………补骨脂属*Psoralea*

5. 先端具喙6

6. 具1粒种子7

6. 具1至多粒种子8

7. 果皮表面具瘤状突起………………………………..…...………紫穗槐属*Amorpha*

7. 果皮表面不具瘤状突起 9

8. 具明显的果颈 10

8. 不具果颈，或果颈不明显 11

9. 表面常具柔毛 12

9. 表面无柔毛…………………….…………………………………草木犀属*Melilotus*

10. 荚果长度10 cm以上13

10. 荚果长度10 cm以下14

11. 果皮膜质…………………………………………...……………车轴草属*Trifolium*

11. 果皮革质15

*12.* 荚果通常被宿存萼包裹，果皮常被长柔毛………...…………胡枝子属*Lespedeza*

*12.* 荚果不被宿存萼包裹，果皮被短柔毛………………..……鸡眼草属*Kummerowia*

*13.* 荚果成熟时深红棕色，果皮厚革质………………….……………皂荚属*Gleditsia*

*13.* 荚果成熟时黄褐色，果皮薄革质……………………………………合欢属*Albizia*

14. 荚果成串珠状…………………………………………………………槐属*Sophora*

14. 荚果不为串珠状 16

15. 具多数种子，不定数 17

15. 具种子数少于 5，多为定数 18

16. 荚果内或具隔膜 19

16. 荚果内无隔膜20

*17.* 荚果长度不超过3 cm，密被柔毛…………….…………米口袋属*Gueldenstaedtia*

17. 荚果长度大于3 cm，稀被柔毛或无毛21

*18.* 具刺毛或刺状腺毛………………………..…………….………甘草属*Glycyrrhiza*

18. 无刺毛或刺状腺毛…………………..……………………………苜蓿属*Medicago*

*19.* 如有隔膜，由腹缝线延伸形成……………………………………棘豆属*Oxytropis*

*19.* 如有隔膜，由背缝线延伸形成…………………......……………黄耆属*Astragalus*

20. 果皮膜质…………………………………………………...…………决明属*Cassia*

20. 果皮革质22

21. 具胎座框23

21. 不具胎座框24

22. 表面具柔毛…………………….……………………………………大豆属*Glycina*

22. 表面光滑无毛25

23. 边缘常有缢缩26

23. 边缘不缢缩27

*24.* 果柄通常较长，具明显的宿存萼………………………………锦鸡儿属*Caragana*

*24.* 果柄短，宿存萼不明显或早落…………………………..………木蓝属*Indigofera*

*25.* 具多数种子，胎座框明显……………………….……………野决明属*Thermopsis*

25. 具2~4粒种子，无胎座框……………………………………………野豌豆属*Vicia*

*26.* 荚果长圆筒形，有时长度可达50 cm…………………………………豇豆属*Vigna*

26. 荚果圆筒形，镰刀形…………………………………...…………菜豆属*Phaseolus*

27. 荚果较宽，带状28

27. 荚果细长，不为带状…………………………………..…………ft黧豆属*Lathyrus* 28. 胎座框不明显…………………..…………………………..……马鞍树属*Maackia* 28. 胎座框明显………………………..…………………………..………豌豆属*Pisum*

## 4.4 本章小结

本章在东北豆科植物荚果形态结构方面的研究结果显示，树锦鸡儿果实为单心皮发育而成的荚果，初期发育迅速，之后生长缓慢，果皮逐渐隆起，木质化。多数物种荚果具宿存萼，基部有果颈，先端具尖喙。两侧压扁形成带状、卵形或不压扁的圆筒形、肾形，黄耆属和棘豆属一些物种的果皮膨胀。果皮表面常为光滑（如野豌豆属），有时具柔毛（如胡枝子属）、刺毛或腺毛（如甘草属）及瘤状

凸起（如紫穗槐属）。荚果多为1室，也有内具隔膜形成不完全两室或假两室（黄

耆属和棘豆属）。种子1至数粒。含羞草及岩黄耆属的荚果分节，每节具1粒种子。果皮革质或膜质，也有胶质，包括外果皮、中果皮及内果皮。中果皮具维管束，内果皮具纤维或石细胞。果皮缝线处常具有开裂组织，在果实成熟时果皮沿此处开裂。对于东北豆科而言，果实形态特征不仅可为一些族的识别提供参考依据，同时对属、种的分类也具有重要的价值。

哈尔滨师范大学博士学位论文

42

表4.1 东北豆科植物果实形态及结构

Table 4.1 Fruits morphology and structure of Leguminosae in Northeastern China

| 属名  Genus | 两侧压扁  Two sides flatten | 分节  Loment | 喙  Beak | 果颈  Neck | 种子数  Seed No. | 膨胀  Swell | 柔毛  Pubescence | 刺毛  Seta | 开裂  Dehiscence | 果皮 Pericarp  缢缩  Constriction | 胎座框  Replum | 隔膜  Septum | 质地  Texture |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 合欢属 | 是 | 否 | 有 | 有 | 多数 | 否 | 无 | 无 | 是 | 有 | 有 | 无 | 革质 |
| Albizia | Yes | No | Present | Present | Many | No | Absent | Absent | Yes | Present | Present | Absent | Leathery |
| 紫穗槐属  Amorpha | 否  No | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 1 | 否  No | 无  Absent | 无  Absent | 否  No | 无  Absent | 无  Absent | 无  Absent | 革质  Leathery |
| 两型豆属\*  Amphicarpaea | 否  No | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 2~4 | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 是  Yes | 无  Absent | 有  Present | 无  Absent | 革质  Leathery |
| 两型豆属\*\*  Amphicarpaea | 否  No | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 1 | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 否  No | 无  Absent | 无  Absent | 无  Absent | 革质  Leathery |
| 落花生属  Arachis | 否  No | 否  No | 有  Present | 有  Present | 2~4 | 是  Yes | 无  Absent | 无  Absent | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 无  Absent | 革质  Leathery |
| 黄耆属 | 兼有 | 否 | 有 | 有 | 2~6/多数 | 兼有 | 兼有 | 无 | 是 | 无 | 兼有 | 兼有 | 革质或膜质 |
| Astragalus | Both | No | Present | Present | 2~6/many | Both | Both | Absent | Yes | Absent | Both | Both | Leathery/membranous |
| 锦鸡儿属 | 否 | 否 | 有 | 无 | 多数 | 否 | 无 | 无 | 是 | 无 | 无 | 无 | 革质 |
| Caragana | No | No | Present | Absent | Many | No | Absent | Absent | Yes | Absent | Absent | Absent | Leathery |
| 决明属 | 是 | 否 | 有 | 有 | 多数 | 否 | 无 | 无 | 是 | 无 | 有 | 无 | 膜质 |
| Cassia | Yes | No | Present | Present | Many | No | Absent | Absent | Yes | Absent | Present | Absent | Membranous |
| 皂荚属 | 是 | 否 | 有 | 有 | 多数 | 否 | 无 | 无 | 否 | 无 | 有 | 无 | 革质 |
| Gleditsia | Yes | No | Present | Present | Many | No | Absent | Absent | No | Absent | Present | Absent | Leathery |
| 大豆属  Glycina | 否  No | 否  No | 有  Present | 有  Present | 2~4 | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 是  Yes | 有  Present | 有  Present | 无  Absent | 革质  Leathery |

**续表 4.1 Continue table 4.1**

**两侧压扁**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **属名**  **Genus** | **Two sides flatten** | **分节**  **Loment** | **喙**  **Beak** | **果颈**  **Neck** | **种子数**  **Seed No.** | **膨胀**  **Swell** | **柔毛**  **Pubescence** | **刺毛**  **Seta** | **开裂**  **Dehiscence** | **缢缩**  **Constriction** | **胎座框**  **Replum** | **隔膜**  **Septum** | **质地**  **Texture** |
| 甘草属 | 是 | 否 | 有 | 无 | 1~2/多数 | 否 | 无 | 兼有 | 是 | 无 | 有 | 无 | 革质 |
| *Glycyrrhiza* | Yes | No | Present | Absent | 1~2/many | No | Absent | Both | Yes | Absent | Present | Absent | Leathery |
| 米口袋属 | 否 | 否 | 有 | 无 | 多数 | 否 | 有 | 无 | 是 | 无 | 无 | 无 | 革质 |
| *Gueldenstaedtia* | No | No | Present | Absent | Many | No | Present | Absent | Yes | Absent | Absent | Absent | Leathery |
| 岩黄耆属  *Hedysarum* | 是  Yes | 是  Yes | 有  Present | 有  Present | 2~6 | 否  No | 兼有  Both | 兼有  Both | 否  No | 有  Present | 有  Present | 无  Absent | 革质  Leathery |
| 木蓝属 | 否 | 否 | 有 | 无 | 多数 | 否 | 无 | 无 | 是 | 无 | 无 | 无 | 革质 |
| *Indigofera* | No | No | Present | Absent | Many | No | Absent | Absent | Yes | Absent | Absent | Absent | Leathery |
| 鸡眼草属  *Kummerowia* | 是  Yes | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 1 | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 否  No | 无  Absent | 无  Absent | 无  Absent | 革质  Leathery |
| ft黧豆属 | 否 | 否 | 有 | 无 | 多数 | 否 | 无 | 无 | 是 | 无 | 有 | 无 | 革质 |
| *Lathyrus* | No | No | Present | Absent | Many | No | Absent | Absent | Yes | Absent | Present | Absent | Leathery |
| 胡枝子属  *Lespedeza* | 是  Yes | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 1 | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 否  No | 无  Absent | 无  Absent | 无  Absent | 革质  Leathery |
| 马鞍树属 | 是 | 否 | 有 | 无 | 多数 | 否 | 无 | 无 | 是 | 无 | 有 | 无 | 革质 |
| *Maackia* | Yes | No | Present | Absent | Many | No | Absent | Absent | Yes | Absent | Present | Absent | Leathery |
| 苜蓿属  *Medicago* | 是  Yes | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 1/2~4 | 否  No | 兼有  Both | 无  Absent | 是  Yes | 无  Absent | 兼有  Both | 无  Absent | 革质  Leathery |
| 草木犀属  *Melilotus* | 是  Yes | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 1 | 否  No | 无  Absent | 无  Absent | 是  Yes | 无  Absent | 无  Absent | 无  Absent | 革质  Leathery |
| 含羞草属  *Mimosa* | 是  Yes | 是  Yes | 有  Present | 有  Present | 2~4 | 否  No | 无  Absent | 有  Present | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 无  Absent | 革质  Leathery |

**果皮Pericarp**

第 4 章

东北豆科植物果实形态

43

哈尔滨师范大学博士学位论文

44

**续表4.1 Continue table 4.1**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **属名**  **Genus** | **两侧压扁**  **Two sides flatten** | **分节**  **Loment** | **喙**  **Beak** | **果颈**  **Neck** | **种子数**  **Seed No.** | **膨胀**  **Swell** | **柔毛**  **Pubescence** | **刺毛**  **Seta** | **开裂**  **Dehiscence** | **果皮 Pericarp**  **缢缩**  **Constriction** | **胎座框**  **Replum** | **隔膜**  **Septum** | **质地**  **Texture** |
| 棘豆属 | 否 | 否 | 有 | 有 | 多数 | 是 | 有 | 无 | 是 | 无 | 无 | 兼有 | 革质或膜质 |
| *Oxytropis* | No | No | Present | Present | Many | Yes | Present | Absent | Yes | Absent | Absent | Both | Leathery/membranous |
| 菜豆属 | 是 | 否 | 有 | 无 | 多数 | 否 | 兼有 | 无 | 是 | 兼有 | 有 | 无 | 革质 |
| *Phaseolus* | Yes | No | Present | Absent | Many | No | Both | Absent | Yes | Both | Present | Absent | Leathery |
| 豌豆属 | 是 | 否 | 有 | 无 | 多数 | 否 | 无 | 无 | 是 | 无 | 有 | 无 | 革质 |
| *Pisum* | Yes | No | Present | Absent | Many | No | Absent | Absent | Yes | Absent | Present | Absent | Leathery |
| 补骨脂属  *Psoralea* | 否  No | 否  No | 无  Absent | 无  Absent | 1 | 否  No | 无  Absent | 无  Absent | 否  No | 无  Absent | 无  Absent | 无  Absent | 胶质  Colloid |
| 槐属  *Sophora* | 否  No | 否  No | 有  Present | 有  Present | 3~6 | 否  No | 无  Absent | 无  Absent | 兼有  Both | 有  Present | 无  Absent | 无  Absent | 革质或胶质  Leathery/colloid |
| 野决明属 | 是 | 否 | 有 | 有 | 多数 | 否 | 无 | 无 | 是 | 无 | 有 | 无 | 革质 |
| *Thermopsis* | Yes | No | Present | Present | Many | No | Absent | Absent | Yes | Absent | Present | Absent | Leathery |
| 车轴草属  *Trifolium* | 是  Yes | 否  No | 有  Present | 无  Absent | 2/2~4 | 否  No | 无  Absent | 无  Absent | 否  No | 有  Present | 有  Present | 无  Absent | 膜质  Membranous |
| 野豌豆属  *Vicia* | 是  Yes | 否  No | 有  Present | 有  Present | 2~4 | 否  No | 无  Absent | 无  Absent | 是  Yes | 无  Absent | 无  Absent | 无  Absent | 革质  Leathery |
| 豇豆属 | 否 | 否 | 有 | 无 | 多数 | 否 | 无 | 无 | 是 | 有 | 有 | 无 | 革质 |
| *Vigna* | No | No | Present | Absent | Many | No | Absent | Absent | Yes | Present | Present | Absent | Leathery |

# 第5章 东北豆科植物种子形态

## 5.1 引言

豆科植物种子胚发育过程中，合子横分裂形成基细胞与顶细胞，前者分化成不同形态的胚柄，后者发育成胚体，或两者共同参与胚体形成，无胚柄分化[30, 108，

109]. 胚珠具双珠被，种皮来源于外珠被[29, 32, 110-114]。高荣岐和席湘媛[115]提出长豇

豆（*Vigna sesquipedalis*）种皮发育过程中，栅栏层最先分化，基本结束后，柱状细胞层开始发育，形成骨状大石细胞，而内部为薄壁细胞组成的海绵组织。徐亮等[116]指出野大豆成熟种皮应分为角质层、栅栏层、柱状细胞层和薄壁细胞层，其中栅栏层具明线。

豆科植物种子形态丰富多样，常被作为系统学研究的参考依据[40-47]。徐兴友等[117]提出胡枝子属植物种皮光滑，常具各色花斑，种脐位于种子腹面的一侧，具环状脐冠，种子无胚乳，这些特征可作为该属的识别特征。Lersten和Gunn[118]指出野豌豆族种子球形、种脐长线状、种皮具疣状突起，而车轴草族的种子不为球形、种脐点状、种皮极少具疣状突起，可用于两族间的区分依据。

前人对豆科植物种子形成过程的研究集中于蝶形花亚科，而对另外两亚科报道较少，且缺少对东北地区豆科植物种子形态特征的系统描述。本章以含羞草为典型实例，观察其种子胚发育和种皮形成过程，及胚根鞘的来源和形态，并通过对东北豆科植物种子形态结构详细的研究，完善豆科植物形态学，揭示种子形态特征在豆科系统学研究中的重要价值。

## 5.2 材料与方法

实验材料的采集地及凭证标本等详细信息见表2.1。

取含羞草种子发育的不同时期，应用石蜡切片法观察种子胚发育过程。取含羞草种子胚发育不同时期的种皮及各物种的成熟种皮，采用GMA半薄切片法，研究种皮的形成过程及成熟种皮结构，具体方法见2.3。种子外形观察方法见2.2。使用精度为0.01 mm的游标卡尺测量各属代表物种的种子长度、宽度及厚度。

## 5.3 结果与分析



图5.1 含羞草种子胚发育

Fig. 5.1 Seed embryo development of*Mimosa pudica*

1. 合子Zygote; 2. 2细胞原胚2-celled proembryo; 3. 顶细胞纵分裂Vertical division of the apical cell; 4. 基细胞横分裂Transverse division of the basal cell; 5. 小球胚Small globular proembryo; 6. 大球胚Large globular proembryo; 7. 心形胚Heart-shaped embryo; 8. 鱼雷胚初期Early torpedo-shaped embryo; 9. 鱼雷胚末期Later torpedo-shaped embryo; 10. 成熟胚初期Early mature embryo; 11. 种子胚Mature embryo.

a顶细胞apical cell; b基细胞basal cell; cr胚根鞘coleorhiza; h 胚轴hypocotyl; m 分生细胞meristemic cell; pl胚芽plumule; pn多倍体细胞核polyploid nucleus; ra胚根radicle; rc根冠root cap; rs残留的胚柄residual suspensor; s胚柄suspensor; z合子zygote.

标尺Scale bars: 10μm in 1~3; 25μm in 4, 5; 40μm in 6; 60μm in 7, 8, 10; 100μm 9; 250μm in

11.

### 5.3.1 含羞草种子胚的发育

含羞草合子时期，可见游离的胚乳细胞核（图5.1-1），合子第一次分裂为横分裂，形成大小相近的两个细胞，靠近珠孔端的为基细胞，合点端的为顶细胞（图5.1-2）。顶细胞的细胞核先纵向分裂（图5.1-3），随后基细胞的细胞核进行横分裂，形成具4个核的原胚（图5.1-4）。之后细胞分裂没有规则，形成具多细胞的小球形原胚，胚乳开始细胞化。在珠孔端，可见基细胞分裂出几个体积较大的细胞，着色较深，其形态不同于胚体细胞（图5.1-5）。在胚体细胞快速分裂形成大球形原胚过程中，这些体积较大的细胞的数量几乎没有增加（图5.1-6）。大球形原胚形成之后，胚体合点端的两个子叶原基开始分化，进入心形胚时期。此时，可见珠孔端这几个体积较大的细胞，进行连续的几次分裂，形成排成4~6列的10多个细胞，组成胚柄，连接胚体与细胞化的胚乳。胚柄与胚体之间没有十分明显的界限（图5.1-7）。



图5.2 含羞草胚根鞘的发生

Fig. 5.2 Coleorhiza formation of*Mimosa pudica*

1. 分生细胞的分裂The divisions of meristematic cells; 2. 胚根鞘形成The coleorhiza formation.

cr胚根鞘coleorhiza; m分生细胞meristematic cells; rc根冠root cap; rs残留的胚柄residual suspensor; s胚柄suspensor.

标尺Scale bar: 70μm in 1; 100μm in 2.

两片子叶进一步发育，进入鱼雷胚时期。胚柄稍有弯曲，偏离珠孔（种孔），伸入完全细胞化的胚乳中。位于胚柄最先端的细胞，其细胞核体积（约3μm）显著大于其他胚柄细胞及胚体细胞的细胞核，应为多倍体核（图5.1-8）。胚根先端具

3~4层着色较深的分生细胞，排列紧密（图5.1-8, 9, 图5.2-1）。随着子叶进一步生长，胚体趋于成熟，胚柄细胞逐渐退化消失，在胚根前端有部分胚柄细胞残留。分生细胞经连续的垂周分裂与平周分裂，形成了4~5层细胞组成初期的根冠，其外的4~5层细胞，与部分残留的胚柄细胞，共同组成胚根鞘（图5.1-10, 图5.2-2）。鱼雷胚后期，胚根轴直立，不弯曲，胚体旋转90°，胚芽原基开始分化。成熟胚时期，胚芽、子叶发育进一步完善，上胚轴极短。胚根与下胚轴的维管组织基本形成，通过子叶柄与子叶内维管组织相连，胚芽内也有初生的维管组织分化（图5.1-11）。

### 5.3.2 含羞草种皮的发育



图5.3 含羞草种皮发育

Fig. 5.3 Testa development of*Mimosa pudica*

1. 合子时期Zygote stage; 2. 原胚时期Proembryo stage; 3. 心形胚时期Heart-shaped embryo stage; 4. 鱼雷胚时期Torpedo-shaped embryo stage; 5. 成熟胚时期Mature embryo stage.

e胚乳endosperm; h柱状细胞hour-glass cell; i内珠被inner integument; li木质素lignin; ll明线light line; m海绵组织mesophyll tissue; n珠心组织nucellus tissue; o外珠被outer integument; p栅栏层palisade layer.

标尺Scale bars: 50μm in 1~3; 25μm in 4, 5.

含羞草胚珠具双珠被，厚珠心。在合子时期（图5.3-1），外珠被由3~4层薄壁细胞组成，最外1层细胞呈正方形，排列紧密，其下2~3层细胞体积稍大，排列无规则，具内含物。内珠被由1层薄壁细胞紧密排列而成，细胞体积小。原胚至心形胚时期（图5.3-2, 3），外珠被细胞层数增加至6~8层，最外的1层细胞形态无明显变化。第2层细胞体积稍小，排列紧密，其下的细胞层数增加，且体积较大。内珠被细胞层数未见增加。随着胚体进一步发育，在鱼雷胚时期（图5.3-4），

外珠被外侧几层细胞逐渐木质化，最外1层细胞径向明显伸长，呈栅栏状，排列致密。第2层细胞体积增大，呈沙漏形，细胞间出现空腔。其下5~6层细胞的内含物减少，细胞壁稍有增厚。内珠被细胞未见变化。

种子胚近成熟时，外珠被细胞逐渐木质化，细胞壁明显增厚，成为大石细胞。最外侧的栅栏层细胞中部产生一条明线，明线上部细胞壁增厚程度比下部高。柱状细胞层的细胞间空腔增大，其下的3~4层大石细胞径向略扁，呈海绵状，内含木质素。在发育过程中，部分没有木质化的细胞、内珠被细胞及残留的珠心组织被大石细胞挤碎而消失。成熟种皮由栅栏层、柱状细胞层及海绵状细胞层构成（图5.3-5）。

### 5.3.3 东北豆科植物种子外形

#### 5.3.3.1 种子形状种子形状主要为肾形，如华黄耆（图5.4-5）、花木蓝（图5.4-15）、补骨脂（图5.4-30）等；也有卵形，如鸡眼草（图5.4-16）、兴安胡枝子（图5.4-19）及含羞草（图5.4-24）等。肾形与卵形种子两侧稍压扁。野大豆（图5.4-11）、ft黧豆（图5.4-17）及豌豆（图5.4-29）等为球形，落花生（图5.4-4）、ft皂荚（图5.4-9）为卵球形，而决明为菱形（图5.4-8）。

#### 5.3.3.2 种子大小属内物种的种子大小相近（栽培种会有一定变化），选出各属的代表种，对种子长度、宽度及厚度进行方差分析及Duncan多重比较，结果见表5.1。荷包豆、落花生种子的长度、宽度及厚度均相对较大，其次如ft皂荚、合欢等。甘草、花木蓝等大小居中，而少花米口袋、白车轴草种子均相对较小。两型豆地上与地下种子的形状相接近，但前者大小约为后者的1/3。

#### 5.3.3.3 种皮表面特征大多数物种的种子表面平滑，如两型豆（图5.4-3）、拟蚕豆岩黄耆（图5.4-14）及多叶棘豆（图5.4-26）；而少花米口袋（图5.4-13）、花苜蓿

（图5.4-21）及ft泡泡（图5.4-25）的种子表面凹凸不平。合欢（图5.4-1）和含羞草（图5.4-24）具U形的侧生环，决明（图5.4-8）具闭合的侧生环；ft皂荚（图5.4-9）及刺果甘草（图5.4-12）种皮具横纹状的破裂线。一些物种从外表可见因胚根轴与子叶间具间隙而出现凹陷，如紫苜蓿（图5.4-22）、细齿草木犀（图5.4-23）及红车轴草（图5.4-33）。同一物种的种皮颜色单一（不同生境下有一定的差异），主要为棕褐色，如树锦鸡儿（图5.4-7）、ft皂荚（图5.4-9）及多叶棘豆（图5.4-26）；颜色稍浅呈黄褐色，如拟蚕豆岩黄耆（图5.4-14）、朝鲜槐（图5.4-20）及红车轴草（图5.4-33）；而颜色深呈黑褐色至黑色，如鸡眼草（图5.4-16）、ft黧豆（图5.4-17）及披针叶野决明（图5.4-32）。也有一些物种的种皮颜色特别，如落花生（图5.4-4）种皮为红褐色、大豆（图5.4-10）为黄色、绿豆（图5.4-28）为绿色、赤豆（图5.4-35）



图5.4 东北豆科植物种子形状及表面特征

Fig. 5.4 Seed shape and surface character of Leguminosae in Northeastern China

1. 合欢*Albizia julibrissin*; 2. 紫穗槐*Amorpha fruticosa*; 3. 两型豆*Amphicarpaea edgeworthii*;

4. 落花生*Arachis hypogaea*; 5. 华黄耆*Astragalus chinensis*; 6. 达乌里黄耆*A. dahuricus*; 7. 树锦鸡儿*Caragana arborescens*; 8. 决明*Cassia tora*; 9. ft皂荚*Gleditsia japonica*; 10. 大豆*Glycina max*; 11. 野大豆*G*. *soja*; 12. 刺果甘草*Glycyrrhiza pallidiflora*; 13. 少花米口袋*Gueldenstaedtia verna*; 14. 拟蚕豆岩黄耆*Hedysarum vicioides*; 15. 花木蓝*Indigofera kirilowii*;

16. 鸡眼草*Kummerowia striata*; 17. ft黧豆*Lathyrus quinquenervius*; 18. 胡枝子*Lespedeza bicolor*; 19. 兴安胡枝子*L. davurica*; 20. 朝鲜槐*Maackia amurensis*; 21. 花苜蓿*Medicago ruthenica*; 22. 紫苜蓿*M. sativa*; 23. 细齿草木犀*Melilotus dentatus*; 24. 含羞草*Mimosa pudica*; 25. ft泡泡*Oxytropis leptophylla*; 26. 多叶棘豆*O. myriophylla*; 27. 荷包豆*Phaseolus coccineus*; 28. 绿豆*Ph*. *radiatus*; 29. 豌豆*Pisum sativum*; 30. 补骨脂*Psoralea corylifolia*; 31. 苦参*Sophora flavescens*; 32. 披针叶野决明*Thermopsis lanceolata*; 33. 红车轴草*Trifolium pratense*; 34. 黑龙江野豌豆*Vicia amurensis*; 35. 赤豆*Vigna angularis*; 36. 豇豆*V*. *unguiculata*.

f破裂线fracture line; h种脐hilum; p侧生环pleurogram; r脐条raphe.

标尺Scale bar: 5 mm in 1, 4, 7~10, 20, 29, 31; 3 mm in 2, 3, 11, 14, 15, 24, 28, 32, 34; 2 mm in 5,

12, 16~18, 21~23, 25, 26, 30, 33; 1 mm in 6, 13, 19; 10 mm in 27, 35, 36.

表5.1 东北豆科植物各属代表物种的种子大小

Table 5.1 Seed size of representative taxa in each genus of Leguminosae in Northeastern China

| 代表物种 Representative species | 长度 Length/mm | 宽度 Width/mm | 厚度 Thickness/mm |
| --- | --- | --- | --- |
| 合欢 Albizia julibrissin | 7.53±0.48 dD | 4.15±0.33 fE | 1.59±0.13 lmJK |
| 紫穗槐 Amorpha fruticosa | 3.65±0.24 hiH | 1.65±0.18 lmnK | 1.09±0.18 nopMN |
| 两型豆 Amphicarpaea edgeworthii\* | 3.75±0.12 hiH | 3.26±0.07 ghFG | 2.20±0.13 ijHI |
| 落花生 Arachis hypogaea | 12.84±0.83 bB | 7.22±0.58 bB | 7.18±0.54 bB |
| 华黄耆 Astragalus chinensis | 2.18±0.05 klKLM | 1.71±0.07 lmK | 1.13±0.05 noLMN |
| 树锦鸡儿 Caragana arborescens | 5.41±0.44 fF | 3.07±0.09 hijGH | 2.80±0.17 fgFG |
| 决明 Cassia tora | 4.63±0.23 gG | 2.45±0.30 kIJ | 2.46±0.23 hiGH |
| ft皂荚 Gleditsia japonica | 9.59±0.55 cC | 6.80±0.34 cC | 3.96±0.32 eE |
| 野大豆 Glycina soja | 3.30±0.11 iHIJ | 2.42±0.13 kIJ | 2.18±0.09 ijHI |
| 甘草 Glycyrrhiza uralensis | 3.29±0.21 iHIJ | 2.89±0.18 ijGH | 2.01±0.22 jkI |
| 少花米口袋 Gueldenstaedtia verna | 1.52±0.05 mnMN | 1.39±0.08 noKL | 0.78±0.06 pqN |
| 拟蚕豆岩黄耆 Hedysarum vicioides | 3.37±0.18 iHI | 2.32±0.11 kJ | 1.55±0.16 lmJKL |
| 花木蓝 Indigofera kirilowii | 3.97±0.23 hH | 3.06±0.26 hijGH | 2.88±0.15 fgFG |
| 鸡眼草 Kummerowia striata | 1.94±0.12 lmM | 1.54±0.11 lmnKL | 0.83±0.08 opqN |
| ft黧豆 Lathyrus quinquenervius | 2.66±0.07 jkJKL | 2.41±0.06 kIJ | 2.46±0.05 hiGH |
| 兴安胡枝子 Lespedeza davurica | 1.84±0.13 lmM | 1.44±0.04 mnoKL | 0.86±0.05 opqMN |
| 朝鲜槐 Maackia amurensis | 7.61±0.19 dD | 4.19±0.24 fE | 2.99±0.13 fF |
| 天蓝苜蓿 Medicago lupulina | 1.52±0.13 mnMN | 1.18±0.08 opLM | 0.77±0.06 pqN |
| 细齿草木犀 Melilotus dentatus | 2.07±0.15 lLM | 1.77±0.06 lK | 1.07±0.10 nopMN |
| 含羞草 Mimosa pudica | 2.77±0.06 jIJK | 2.41±0.13 kIJ | 1.28±0.04 mnKLM |
| 长白棘豆 Oxytropis anertii | 2.66±0.11 jkJKL | 2.28±0.06 kJ | 0.94±0.08 opqMN |
| 豌豆 Pisum sativum | 6.57±0.16 eE | 5.57±0.19 eD | 5.06±0.21 dD |
| 荷包豆 Phaseolus coccineus | 19.53±1.42 aA | 11.46±0.46 aA | 8.07±0.82 aA |
| 补骨脂 Psoralea corylifolia | 3.46±0.14 hiH | 2.20±0.19 kJ | 1.83±0.12 klIJ |
| 苦参 Sophora flavescens | 5.50±0.14 fF | 3.49±0.20 gF | 3.86±0.32 eE |
| 披针叶野决明 Thermopsis lanceolata | 3.83±0.31 hiH | 3.14±0.21 hiFGH | 2.25±0.20 hijHI |
| 白车轴草 Trifolium repens | 1.08±0.10 nN | 0.95±0.12 pM | 0.69±0.06 qN |
| 歪头菜 Vicia unijuga | 3.71±0.23 hiH | 2.78±0.12 jHI | 2.57±0.32 ghFGH |
| 赤豆 Vigna angularis | 7.53±0.31 dD | 5.84±0.22 dD | 5.86±0.15 cC |

注：不同小写字母代表差异显著（*P* <0.05）, 不同大写字母间代表差异极显著（*P* <0.01）; \*两型豆地上种子. Note: Different small letters represent significant difference, different capital letters represent highly significant difference; \* Overground Seeds of *Amphicarpaea edgeworthii.*

为红色。紫穗槐（图5.4-2）及披针叶野决明（图5.4-32）种子表面具光泽，但大

多数物种暗淡而少有光泽。一些物种的种皮具花纹，如两型豆（图5.4-3）、野大豆

（图5.4-11）及豇豆（图5.4-36）。同属下不同物种间是否具花纹或花纹颜色有一定差异，如华黄耆（图5.4-5）无花纹，而达乌里黄耆（图5.4-6）具花纹；胡枝子

（图5.4-18）花纹棕褐色，而兴安胡枝子（图5.4-19）的为黄褐色。同一物种中有时也有差异，如荷包豆（图5.4-27）种皮兼具白色和棕褐色具褐色花纹。



图5.5 东北豆科植物种脐形态

Fig. 5.5 Hilum morphology of Leguminosae in Northeastern China

1. 黄耆*Astragalus membranaceus*; 2. 树锦鸡儿*Caragana arborescens*; 3. ft皂荚*Gleditsia japonica*; 4. 野大豆*Glycina soja*; 5. 刺果甘草*Glycyrrhiza pallidiflora*; 6. 大ft黧豆*Lathyrus davidii*; 7. 苦参*Sophora flavescens*; 8. 红车轴草*Trifolium pratense*.

l脐沟唇lips of hilum groove; r脐条raphe.

标尺Scale bar: 1 mm in 1~3, 6~8; 0.5 mm in 4, 5.

#### 5.3.3.4 种脐形态多数物种的种脐为圆形，如黄耆（图5.5-1）、树锦鸡儿（图5.5-2）、刺果甘草（图5.5-5）及红车轴草（图5.5-8）。野大豆（图5.5-4）、绿豆（图5.4-28）及苦参（图5.4-31，图5.5-7）为椭圆形，而大ft黧豆（图5.5-6）、ft黧豆（图5.4-17）及黑龙江野豌豆（图5.4-34）为线形。合欢（图5.4-1）、ft皂荚（图5.4-4、5.5-3）与含羞草（图5.4-24）种脐极小，呈圆点状。合欢（图5.4-1）及决明（图5.4-8）的种脐位于种子顶部，而绝大多数物种均位于侧面。紫穗槐（图5.4-2）、落花生（图5.4-4）及苦参（图5.4-31）位于侧面偏上；华黄耆（图5.4-5）、大豆（图5.4-10）及豇豆（图5.4-36）位于种子侧面中部；兴安胡枝子（图5.4-19）、紫苜蓿（图5.4-22）

及红车轴草（图5.4-33）位于侧面偏下；ft黧豆（图5.4-17）和黑龙江野豌豆（图5.4-34）因种脐为线形而位于种子一侧。

大多数物种的种脐凹陷，如少花米口袋（图5.4-13）及多叶棘豆（图5.4-26），刺果甘草（图5.5-5）与苦参（图5.4-31, 5.5-7）具脐沟唇。ft皂荚（图5.4-9、5.5-3）、野大豆（5.5-4）及大ft黧豆（图5.5-6）的种脐稍有凹陷或不凹陷。一些物种的种脐下部具脐条，颜色较种皮深，如落花生（图5.4-4）、树锦鸡儿（图5.5-2）及苦参（图5.4-31、5.5-7），朝鲜槐（图5.4-20）具容易识别的箭头形脐条。各属种子形态特征见表5.2（本章末尾）。

### 5.3.4 东北豆科植物种子解剖结构

#### 5.3.4.1 胚乳紫穗槐、ft皂荚及含羞草具有较厚的胚乳包围种子胚，黄耆属、ft黧豆属、胡枝子属及野豌豆属物种具薄胚乳（胚乳易液化未提供照片），而合欢属、大豆属、菜豆属等的种子内未发现胚乳存在。

#### 5.3.4.2 子叶所观察的多数物种的种子胚，子叶近轴面均为扁平，而远轴面成片状或稍有凸起，如黄耆（图5.6-4）、刺果甘草（图5.6-9）及槐（图5.6-21）。而落花生（图5.6-3）、大ft黧豆（图5.6-13）、绿豆（图5.6-19）及广布野豌豆（图5.6-24），其子叶远轴面显著凸起，子叶呈半球形。决明（图5.6-6）的两片子叶扁平，且平行折叠。

#### 5.3.4.3 胚根轴 合欢（图5.6-1）、落花生（图5.6-3）、ft皂荚（图5.6-7）及含羞草（图5.6-17）的胚根轴直立，与子叶纵轴平行，子叶全部或部分包围胚根轴，种子胚呈抱根型。其余大部分物种的胚根轴弯曲，子叶几乎不包围胚根轴，种子胚呈折刀型，如两型豆（图5.6-2）、树锦鸡儿（图5.6-5）及野大豆（图5.6-8）。朝鲜槐（图5.6-15）和苦参（图5.6-20）的胚根轴弯曲程度不明显，但与子叶纵轴不平行，同样归为折刀型。而决明（图5.6-6）的子叶折叠成复折型。

胚根轴长度均小于子叶长度，但两者间比例不同，落花生（图5.6-3）、朝鲜槐

（图5.6-15）及苦参（图5.6-20）的比例<1/3；少花米口袋（图5.6-10）、拟蚕豆岩黄耆（图5.6-11）及披针叶野决明（图5.6-22）的比例≥1/3，但<2/3；长萼鸡眼草（图5.6-12）、草木犀（图5.6-16）及白车轴草（图5.6-23）的比例≥2/3。

#### 5.3.4.4 胚芽 在一些物种中，如合欢（图5.6-1）、落花生（图5.6-3）及绿豆（图5.6-19），胚芽发育完善，十分明显，可见先出叶的雏形。但胡枝子（图5.6-14）、长白棘豆（图5.6-18）及披针叶野决明（图5.6-22）种子的胚芽发育程度低，不明显。草木犀（图5.6-16）及白车轴草（图5.6-23）的子叶柄较长，其胚芽被子叶柄包围。各属种子解剖结构见表5.3（本章末尾）。



图5.6 东北豆科植物种子结构

Fig. 5.6 Seed structure of Leguminosae in Northeastern China

1. 合欢*Albizia julibrissin*; 2. 两型豆*Amphicarpaea edgeworthii*; 3. 落花生*Arachis hypogaea*;

4. 黄耆*Astragalus membranaceus*; 5. 树锦鸡儿*Caragana arborescens*; 6. 决明*Cassia tora*; 7.

ft皂荚*Gleditsia japonica*; 8. 野大豆*Glycina soja*; 9. 刺果甘草*Glycyrrhiza pallidiflora*; 10. 少花米口袋*Gueldenstaedtia verna*; 11. 拟蚕豆岩黄耆*Hedysarum vicioides*; 12. 长萼鸡眼草*Kummerowia stipulacea*; 13. 大ft黧豆*Lathyrus davidii*; 14. 胡枝子*Lespedeza bicolor*; 15. 朝鲜槐*Maackia amurensis*; 16. 草木犀*Melilotus officinalis*; 17. 含羞草*Mimosa pudica*; 18. 长白棘豆*Oxytropis anertii*; 19. 绿豆*Phaseolus radiatus*; 20. 苦参*Sophora flavescens*; 21. 槐*S. japonica*; 22. 披针叶野决明*Thermopsis lanceolata*; 23. 白车轴草*Trifolium repens*; 24. 广布野豌豆*Vicia cracca*.

co子叶cotyledon; cp子叶柄cotyledon petiole; p胚芽plumule; r 胚根轴radicle axis; v 叶脉vein.

标尺Scale bar: 3 mm in 1, 2, 5, 6, 8, 9, 11, 13~15, 19, 22, 24; 5 mm in 3, 7, 20, 21; 1 mm in 4, 10,

12, 16~18, 23.

#### 5.3.4.5 种皮种皮结构从横切面上看，外有角质层覆盖（如决明，图5.7-5），其下依次为栅栏层、柱状细胞层和海绵状细胞层（图5.7）。



图5.7 东北豆科植物种皮结构

Fig. 5.7 Testa structure of Leguminosae in Northeastern China

1. 合欢*Albizia julibrissin*; 2. 紫穗槐*Amorpha fruticosa*; 3. 落花生*Arachis hypogaea*; 4. 黄耆*Astragalus membranaceus*; 5. 决明*Cassia tora*; 6. ft皂荚*Gleditsia japonica*; 7. 大豆*Glycina max*; 8. 野大豆*G. soja*; 9. 兴安胡枝子*Lespedeza davurica*; 10. 花苜蓿*Medicago ruthenica*; 11. 菜豆*Phaseolus vulgaris*; 12. 东方野豌豆*Vicia japonica.*

c角质层cuticle; e胚乳endosperm; h柱状细胞hourglass cell; l 明线light line; m海绵状细胞mesophyll cell; pa 栅栏层palisadelayer; pl 侧生环pleuragram.

标尺Scale bar: 100μm in 1, 4; 70μm in 2, 5, 8, 10~12; 40μm in 3; 150μm in 6; 200μm in 7; 50

μm in 9.

栅栏层由1层长矩形的大石细胞组成，细胞壁平直，排列致密，有规则，如合欢（图5.7-1）及兴安胡枝子（图5.7-9），后者的栅栏细胞径向较短。合欢（图5.7-1）种皮侧生环处栅栏层断裂。多数物种的栅栏层具明线，但其位置不同，合欢（图5.7-1）的明线位于栅栏层的中部，ft皂荚（图5.7-6）的位于上部，而黄耆

（图5.7-4）、花苜蓿（图5.7-10）及东方野豌豆（图5.7-12）的近于顶端。明线两

侧的木质化程度不同，其上部（外侧）相对更高。也有一些物种不具明线，如紫穗槐（图5.7-2）、野大豆（图5.7-8）。

柱状细胞层与栅栏层界限明显，由1层具明显空腔的大石细胞组成，多呈沙漏形，有明显的胞间隙，如合欢（图5.7-1）、野大豆（图5.7-8）。除大豆（图5.7-7）的柱状细胞径向较长以外，栅栏层细胞长度比柱状细胞长度大。菜豆（图5.7-11）柱状细胞呈方形，中间具有很大的空腔。而花苜蓿（图5.7-10）的柱状细胞层不十分明显，木质化程度低。海绵状细胞呈椭圆形，长椭圆形，一般具多层，如合欢

（图5.7-1）、东方野豌豆（图5.7-12），而花苜蓿（图5.7-10）、兴安胡枝子（图5.7-9）仅有1~3层。决明（图5.7-5）及ft皂荚（图5.7-6）的木质化程度高，细胞有规则。但多数物种因木质化程度低，细胞壁相对较薄，细胞形状不规则，如花苜蓿（图5.7-10）、东方野豌豆（图5.7-12），甚至有时被挤碎，如黄耆（图5.7-4）、大豆（图

5.7-7）。海绵状细胞层内侧有时具胚乳，如紫穗槐（图5.7-2）和黄耆（图5.7-4）。落花生（图5.7-3）种皮为膜质，不木质化，栅栏层由1层薄壁细胞组成，无柱状细胞，海绵状细胞常被挤碎。各属种皮解剖结构见表5.3（本章末尾）。

### 5.3.5 依据种子形态建立东北豆科植物属检索表

1. 种脐位于种子顶端2

1. 种脐位于种子侧面3

2. 种皮具破裂线……………………………………..….......................皂荚属*Gleditsia*

2. 种皮具侧生环4

3. 种皮膜质，不木质化…………………………………….…………落花生属*Arachis*

3. 种皮木质化5

4. 种子菱形……………………………………………...………………..决明属*Cassia*

4. 种子卵形6

5. 种皮具破裂线………………………………………….…………甘草属*Glycyrrhiza*

5. 种皮无破裂线7

6. 种子具胚乳…………………………………………………...……含羞草属*Mimosa*

6. 种子无胚乳……………………………………………………………合欢属*Albizia*

7. 种子肾形 8

7. 种子非肾形 9

8. 种脐圆形 10

8. 种脐椭圆形 11

9. 种子卵形 12

9. 种子球形 13

10. 种子具薄胚乳 14

10. 种子具厚胚乳 15

11. 种皮柱状细胞兼具沙漏形和方形 16

11. 种皮柱状细胞均为沙漏形 17

12. 种皮具花纹…………………………………….………………胡枝子属*Lespedeza*

*12.* 种皮不具花纹………………………………………………鸡眼草属*Kummerowia*

13. 种皮栅栏层具明线18

*13.* 种皮栅栏层不具明线……………………………………….………大豆属*Glycina*

14. 种皮表面平滑19

*14.* 种皮表面粗糙，凹凸不平………………………..………米口袋属*Gueldenstaedtia*

*15.* 种脐位于种子侧面中部………………………….………………木蓝属*Indigofera*

15. 种脐位于种子侧面，不在中部20

16. 种子具胚乳……………………………………...………….…………豇豆属*Vigna*

16. 种子无胚乳…………………………………………….…………菜豆属*Phaseolus*

17. 种皮具花纹，无胚乳………………………………………两型豆属*Amphicarpaea*

17. 种皮不具花纹，有胚乳21

*18.* 种皮不具花纹，种脐为椭圆形………………………………..………豌豆属*Pisum*

18. 种皮具花纹，种脐多为线形，少为椭圆形 22

19. 种脐位于种子侧面偏上部 23

19. 种脐位于种子侧面偏下部 24

20. 种皮栅栏层具明线 25

20. 种皮栅栏层不具明线 26

21. 脐条箭头形………………………………………………………马鞍树属*Maackia*

21. 脐条线形………………..………………………………….….………槐属*Sophora*

*22.* 种脐线形及椭圆形………………………………………………ft黧豆属*Lathyrus*

22. 种脐仅为线形………..………………………………………………野豌豆属*Vicia*

*23.* 种皮具花纹，栅栏层不具明线……………………….…………紫穗槐属*Amorpha*

*23.* 种皮不具花纹，栅栏层具明线……………………………………棘豆属*Oxytropis*

*24.* 种皮有时粗糙，凹凸不平…………………………………………苜蓿属*Medicago*

24. 种皮均平滑………………………………………………...……草木犀属*Melilotus*

*25.* 胚芽发育较完善，明显可见初生叶雏形………………………锦鸡儿属*Caragana*

25. 胚芽发育不十分完善，或被子叶柄包围27

*26.* 种皮黑色，具光泽……………………………….……………野决明属*Thermopsis*

*26.* 种皮黄褐色，无光泽…………………………….………………补骨脂属*Psoralea*

*27.* 种皮海绵状细胞少于3层………………………………………车轴草属*Trifolium*

27. 种皮海绵状细胞多于3层28

*28.* 种脐位于种子侧面中部…………………………………………黄耆属*Astragalus*

28. 种脐位于种子侧面偏上部………………………………...…岩黄耆属*Hedysarum*

## 5.4 本章小结

本章关于东北豆科植物种子发育及形态结构的研究表明，含羞草种子胚形成过程中具胚柄，但发育晚，分化程度低。胚柄残留细胞与胚根前端的分生细胞分裂产生的几层细胞共同组成胚根鞘，包围胚根。外珠被发育成种皮，成熟种皮分为栅栏层（常具明线）、柱状细胞层及海绵状细胞层。种子多为肾形，也有卵形、球形等。种子大小在多数属内稳定。种皮颜色以棕褐色为主，有的具花纹，表面光滑或粗糙、凹凸不平。种脐常凹陷，圆形或椭圆形，也有线形，位于种子侧面，很少位于顶部。厚的胚乳非常少见，多数物种仅具薄胚乳或无。胚根轴直立或弯曲，与子叶成复折型（仅决明）或抱根型（合欢、ft皂荚、含羞草及落花生），而多数物种为折刀型。菜豆族、野豌豆族等种子胚可见胚芽已经分化出先出叶雏形。种脐形状、胚乳厚薄及有无、明线有无等形态特征在族或属内稳定，可以作为东北豆科属、族，甚至亚科的分类依据。

第 5 章

东北豆科植物种子形态

59

表5.2 东北豆科植物种子形态特征

Table 5.2 Seed morphological characters of Leguminosae in Northeastern China

| 属名  Genus | 形状  Shape | 表面  Surface | 花纹  Pattern | 破裂线  Fracture line | 侧生环  Pleuragram | 种脐形状  Hilum shape | 种脐位置  Hilum position |  | 种脐凹陷  Hilum sunk |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 合欢属 | 卵形 | 平滑 | 无 | 无 | U 形 | 点状 | 顶部 | 否 |  |
| Albizia | Ovate | Smooth | Absent | Absent | U shaped | Punctiform | Apical | No |  |
| 紫穗槐属 | 肾形 | 平滑 | 有 | 无 | 无 | 圆形 | 偏上 | 是 |  |
| Amorpha | Reniform | Smooth | Present | Absent | Absent | Round | Upper | Yes |  |
| 两型豆属 | 肾形 | 平滑 | 有 | 无 | 无 | 椭圆形 | 偏上 | 是 |  |
| Amphicarpaea | Reniform | Smooth | Present | Absent | Absent | Oval | Upper | Yes |  |
| 落花生属 | 卵球形 | 粗糙 | 无 | 无 | 无 | 椭圆形 | 偏上 | 否 |  |
| Arachis | Ovoid | Rough | Absent | Absent | Absent | Oval | Upper | No |  |
| 黄耆属 | 肾形 | 平滑 | 兼有 | 无 | 无 | 圆形 | 中部 | 是 |  |
| Astragalus | Reniform | Smooth | Both | Absent | Absent | Round | Middle | Yes |  |
| 锦鸡儿属 | 肾形 | 平滑 | 无 | 无 | 无 | 圆形 | 偏上 | 是 |  |
| Caragana | Reniform | Smooth | Absent | Absent | Absent | Round | Upper | Yes |  |
| 决明属 | 菱形 | 平滑 | 无 | 无 | 闭合 | 椭圆形 | 顶部 | 是 |  |
| Cassia | Rhombic | Smooth | Absent | Absent | Closed | Oval | Apical | Yes |  |
| 皂荚属 | 卵球形 | 平滑 | 无 | 有 | 无 | 点状 | 顶部 | 否 |  |
| Gleditsia | Ovoid | Smooth | Absent | Present | Absent | Punctiform | Apical | No |  |
| 大豆属 | 球形 | 平滑 | 兼有 | 无 | 无 | 椭圆形 | 中部 | 否 |  |
| Glycina | Spherical | Smooth | Both | Absent | Absent | Oval | Middle | No |  |
| 甘草属 | 肾形 | 平滑 | 无 | 有 | 无 | 圆形 | 偏上 | 是 |  |
| Glycyrrhiza | Reniform | Smooth | Absent | Present | Absent | Round | Upper | Yes |  |
| 米口袋属 | 肾形 | 粗糙 | 无 | 无 | 无 | 圆形 | 偏上 | 是 |  |
| Gueldenstaedtia | Reniform | Rough | Absent | Absent | Absent | Round | Upper | Yes |  |

哈尔滨师范大学博士学位论文

60

**续表5.2 Continue table 5.2**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **属名**  **Genus** | **形状**  **Shape** | **表面**  **Surface** | **花纹**  **Pattern** | **破裂线**  **Fracture line** | **侧生环**  **Pleuragram** | **种脐形状**  **Hilum shape** | **种脐位置**  **Hilum position** |  | **种脐凹陷**  **Hilum sunk** |
| 岩黄耆属 | 肾形 | 平滑 | 无 | 无 | 无 | 圆形 | 偏上 | 是 |  |
| *Hedysarum* | Reniform | Smooth | Absent | Absent | Absent | Round | Upper | Yes |  |
| 木蓝属 | 肾形 | 平滑 | 有 | 无 | 无 | 圆形 | 中部 | 否 |  |
| *Indigofera* | Reniform | Smooth | Present | Absent | Absent | Round | Middle | No |  |
| 鸡眼草属 | 卵形 | 平滑 | 无 | 无 | 无 | 圆形 | 偏下 | 否 |  |
| *Kummerowia* | Ovate | Smooth | Absent | Absent | Absent | Round | Lower | No |  |
| ft黧豆属 | 球形 | 平滑 | 有 | 无 | 无 | 线形/椭圆形 | 中部/一侧 | 否 |  |
| *Lathyrus* | Spherical | Smooth | Present | Absent | Absent | Linear/oval | Middle/side | No |  |
| 胡枝子属 | 卵形 | 平滑 | 有 | 无 | 无 | 圆形 | 偏下 | 否 |  |
| *Lespedeza* | Ovate | Smooth | Present | Absent | Absent | Round | Lower | No |  |
| 马鞍树属 | 肾形 | 平滑 | 无 | 无 | 无 | 椭圆形 | 偏上 | 是 |  |
| *Maackia* | Reniform | Smooth | Absent | Absent | Absent | Oval | Upper | Yes |  |
| 苜蓿属 | 肾形 | 兼有 | 无 | 无 | 无 | 圆形 | 偏下 | 是 |  |
| *Medicago* | Reniform | Both | Absent | Absent | Absent | Round | Lower | Yes |  |
| 草木犀属 | 肾形 | 平滑 | 无 | 无 | 无 | 圆形 | 偏下 | 是 |  |
| *Melilotus* | Reniform | Smooth | Absent | Absent | Absent | Round | Lower | Yes |  |
| 含羞草属 | 卵形 | 平滑 | 无 | 无 | U 形 | 点状 | 顶部 | 否 |  |
| *Mimosa* | Ovate | Smooth | Absent | Absent | U shaped | Punctiform | Apical | No |  |
| 棘豆属 | 肾形 | 兼有 | 无 | 无 | 无 | 圆形 | 偏上 | 是 |  |
| *Oxytropis* | Reniform | Both | Absent | Absent | Absent | Round | Upper | Yes |  |
| 菜豆属 | 肾形 | 平滑 | 兼有 | 无 | 无 | 椭圆形 | 中部 | 是 |  |
| *Phaseolus* | Reniform | Smooth | Both | Absent | Absent | Oval | Middle | Yes |  |

第 5 章

东北豆科植物种子形态

61

**续表5.2 Continue table 5.2**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **属名**  **Genus** | **形状**  **Shape** | **表面**  **Surface** | **花纹**  **Pattern** | **破裂线**  **Fracture line** | **侧生环**  **Pleuragram** | **种脐形状**  **Hilum shape** | **种脐位置**  **Hilum position** | **种脐凹陷**  **Hilum sunk** |
| 豌豆属 | 球形 | 平滑 | 无 | 无 | 无 | 椭圆形 | 中部 | 否 |
| *Pisum* | Spherical | Smooth | Absent | Absent | Absent | Oval | Middle | No |
| 补骨脂属 | 肾形 | 平滑 | 无 | 无 | 无 | 圆形 | 偏上 | 是 |
| *Psoralea* | Reniform | Smooth | Absent | Absent | Absent | Round | Upper | Yes |
| 槐属 | 肾形 | 平滑 | 无 | 无 | 无 | 椭圆形 | 偏上 | 是 |
| *Sophora* | Reniform | Smooth | Absent | Absent | Absent | Oval | Upper | Yes |
| 野决明属 | 肾形 | 平滑 | 无 | 无 | 无 | 圆形 | 偏上 | 是 |
| *Thermopsis* | Reniform | Smooth | Absent | Absent | Absent | Round | Upper | Yes |
| 车轴草属 | 肾形 | 平滑 | 无 | 无 | 无 | 圆形 | 偏下 | 是 |
| *Trifolium* | Reniform | Smooth | Absent | Absent | Absent | Round | Lower | Yes |
| 野豌豆属 | 球形 | 平滑 | 有 | 无 | 无 | 线形 | 一侧 | 否 |
| *Vicia* | Spherical | Smooth | Present | Absent | Absent | Linear | Side | No |
| 豇豆属 | 肾形 | 平滑 | 兼有 | 无 | 无 | 椭圆形 | 偏上/中部 | 兼有 |
| *Vigna* | Reniform | Smooth | Both | Absent | Absent | Oval | Upper/middle | Both |

哈尔滨师范大学博士学位论文

62

表5.3 东北豆科植物种子解剖结构

Table 5.3 Seed anatomical structure of Leguminosae in Northeastern China

| 属名  Genus | 胚乳  Endosperm | 种子胚  Seed embryo | 胚根轴：子叶  Radical axis : cotyledon | 胚芽  Plumule | 种皮明线  Testa light line | 种皮柱状细胞  Testa hourglass cell | 种皮海绵状细胞层数  Testa mesophyll cell layer number | 种皮海绵状细胞木质化  Testa mesophyll cell lignified |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 合欢属  Albizia | 无  None | 抱根型  Investing type | 1/3 ≤ x < 2/3 | 明显  Developed | 中部  Middle | 沙漏形  Hourglass shape | 5 层以上  More than 5 layers | 木质化  Lignified |
| 紫穗槐属  Amorpha | 厚  Thick | 折刀型  Bent type | 1/3 ≤ x < 2/3 | 不明显  Poor | 无  Absent | 沙漏形  Hourglass shape | 1~3 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 两型豆属  Amphicarpaea | 无  None | 折刀型  Bent type | < 1/3 | 明显  Developed | 无  Absent | 沙漏形  Hourglass shape | 3~5 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 落花生属  Arachis | 无  None | 抱根型  Investing type | <1/3 | 明显  Developed | 无  Absent | 无  Absent | 5 层以上  More than 5 layers | 不木质化  Nonlignified |
| 黄耆属  Astragalus | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | 1/3 ≤ x < 2/3 | 不明显  Poor | 顶端  Apical | 沙漏形  Hourglass shape | 3~5 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 锦鸡儿属  Caragana | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | < 1/3 | 明显  Developed | 顶端  Apical | 沙漏形  Hourglass shape | 3~5 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 决明属  Cassia | 厚  Thick | 复折型  Folded type | < 1/3 | 不明显  Poor | 上部  Upper | 沙漏形  Hourglass shape | 5 层以上  More than 5 layers | 木质化  Lignified |
| 皂荚属  Gleditsia | 厚  Thick | 抱根型  Investing type | < 1/3 | 明显  Developed | 上部  Upper | 沙漏形  Hourglass shape | 5 层以上  More than 5 layers | 木质化  Lignified |
| 大豆属  Glycina | 无  None | 折刀型  Bent type | 1/3 ≤ x < 2/3 | 明显  Developed | 无  Absent | 沙漏形  Hourglass shape | 3~5 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 甘草属  Glycyrrhiza | 厚  Thick | 折刀型  Bent type | < 1/3 | 不明显  Poor | 顶端  Apical | 沙漏形  Hourglass shape | 3~5 | 稍木质化  Slightly lignified |

第 5 章

东北豆科植物种子形态

63

**续表5.3 Continue table 5.3**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **属名**  **Genus** | **胚乳**  **Endosperm** | **种子胚**  **Seed embryo** | **胚根轴：子叶**  **Radical axis : cotyledon** | **胚芽**  **Plumule** | **种皮明线**  **Testa light line** | **种皮柱状细胞**  **Testa hourglass cell** | **种皮海绵状细胞层数**  **Testa mesophyll cell layer number** | **种皮海绵状细胞木质化**  **Testa mesophyll cell lignified** |
| 米口袋属  *Gueldenstaedtia* | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | 1/3 ≤ x < 2/3 | 不明显  Poor | 顶端  Apical | 沙漏形  Hourglass shape | 3~5 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 岩黄耆属  *Hedysarum* | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | 1/3 ≤ x < 2/3 | 不明显  Poor | 顶端  Apical | 沙漏形  Hourglass shape | 3~5 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 木蓝属  *Indigofera* | 厚  Thick | 折刀型  Bent type | < 1/3 | 明显  Developed | 无  Absent | 沙漏形  Hourglass shape | 5 层以上  More than 5 layers | 稍木质化  Slightly lignified |
| 鸡眼草属  *Kummerowia* | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | ≥ 2/3 | 不明显  Poor | 无  Absent | 沙漏形  Hourglass shape | 1~3 | 稍木质化  Slightly lignified |
| ft黧豆属  *Lathyrus* | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | < 1/3 | 明显  Developed | 顶端  Apical | 沙漏形  Hourglass shape | 5 层以上  More than 5 layers | 稍木质化  Slightly lignified |
| 胡枝子属  *Lespedeza* | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | 1/3 ≤ x < 2/3 | 不明显  Poor | 无  Absent | 沙漏形  Hourglass shape | 1~3 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 马鞍树属  *Maackia* | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | < 1/3 | 明显  Developed | 无  Absent | 沙漏形  Hourglass shape | 5 层以上  More than 5 layers | 稍木质化  Slightly lignified |
| 苜蓿属  *Medicago* | 厚  Thick | 折刀型  Bent type | 1/3 ≤ x < 2/3 | 不明显  Poor | 顶端  Apical | 沙漏形  Hourglass shape | 1~3 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 草木犀属  *Melilotus* | 厚  Thick | 折刀型  Bent type | ≥ 2/3 | 不明显  Poor | 顶端  Apical | 沙漏形  Hourglass shape | 1~3 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 含羞草属  *Mimosa* | 厚  Thick | 抱根型  Investing type | 1/3 ≤ x < 2/3 | 明显  Developed | 中部  Middle | 沙漏形  Hourglass shape | 5 层以上  More than 5 layers | 木质化  Lignified |
| 棘豆属  *Oxytropis* | 厚  Thick | 折刀型  Bent type | 1/3 ≤ x < 2/3 | 不明显  Poor | 顶端  Apical | 沙漏形  Hourglass shape | 3~5 | 稍木质化  Slightly lignified |

哈尔滨师范大学博士学位论文

64

**续表5.3 Continue table 5.3**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **属名**  **Genus** | **胚乳**  **Endosperm** | **种子胚**  **Seed embryo** | **胚根轴：子叶**  **Radical axis : cotyledon** | **胚芽**  **Plumule** | **种皮明线**  **Testa light line** | **种皮柱状细胞**  **Testa hourglass cell** | **种皮海绵状细胞层数**  **Testa mesophyll cell layer number** | **种皮海绵状细胞木质化**  **Testa mesophyll cell lignified** |
| 菜豆属  *Phaseolus* | 无  None | 折刀型  Bent type | < 1/3 | 明显  Developed | 无  Absent | 沙漏形/方形  Hourglass shape/square | 5 层以上  More than 5 layers | 稍木质化  Slightly lignified |
| 豌豆属  *Pisum* | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | < 1/3 | 明显  Developed | 顶端  Apical | 沙漏形  Hourglass shape | 5 层以上  More than 5 layers | 稍木质化  Slightly lignified |
| 补骨脂属  *Psoralea* | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | 1/3 ≤ x < 2/3 | 不明显  Poor | 无  Absent | 沙漏形  Hourglass shape | 3~5 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 槐属  *Sophora* | 厚/薄  Thick/thin | 折刀型  Bent type | < 1/3 | 明显  Developed | 无  Absent | 沙漏形  Hourglass shape | 5 层以上  More than 5 layers | 稍木质化  Slightly lignified |
| 野决明属  *Thermopsis* | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | 1/3 ≤ x < 2/3 | 不明显  Poor | 无  Absent | 沙漏形  Hourglass shape | 3~5 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 车轴草属  *Trifolium* | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | ≥ 2/3 | 不明显  Poor | 顶端  Apical | 沙漏形  Hourglass shape | 1~3 | 稍木质化  Slightly lignified |
| 野豌豆属  *Vicia* | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | < 1/3 | 明显  Developed | 顶端  Apical | 沙漏形  Hourglass shape | 5 层以上  More than 5 layers | 稍木质化  Slightly lignified |
| 豇豆属  *Vigna* | 薄  Thin | 折刀型  Bent type | < 1/3 | 明显  Developed | 无  Absent | 沙漏形/方形  Hourglass shape/square | 5 层以上  More than 5 layers | 稍木质化  Slightly lignified |

# 第6章 东北豆科植物种苗形态

## 6.1 引言

豆科许多物种被用于种苗发育形态学的研究中[2, 3, 119]，叶能干等[57]将豆科植物种苗归入蜡梅型、樱型和樟型，演化关系从蜡梅型到樱型，再到樟型。3种类型在种子萌发时均是胚根最先突破种皮，形成主根，向地生长，但之后的形态特征在种间具有一定的差异，如子叶出土或留土萌发，先出叶对生或互生，叶型为单叶或复叶。种苗发育形态特征不仅可以在植物幼苗时期快速鉴定出种、变种，甚至品种，分辨出成熟植株高矮，也可为植物系统学研究提供参考依据[58]。如

Nozzolillo[120]提出子叶留土萌发、具有鳞形叶等特征可作为野豌豆属植物的识别依据；Nemotol和Ohashi[121]研究胡枝子属22个物种的种苗发育过程表明，子叶均为出土萌发，先出叶为单叶或三出羽状复叶，按照前两片叶的着生方式将种苗分为互生类型和对生类型，并提出前者是由后者演化而来。

然而，已有的豆科植物种苗发育形态研究仍不够完善，且类型的划分不够细致。本章通过对含羞草和苦参的种苗发育过程及含羞草种苗维管系统的解剖结构的研究，完善豆科植物种苗发育形态学。并通过种苗发育形态特征的比较，对东北豆科植物种苗进行分类，证明这些形态特征对豆科系统学研究所具有重要的价值。

## 6.2 材料与方法

实验材料采集地及凭证标本等详细信息见表2.1。

于2014年4~10月，取各物种成熟饱满的种子5粒以上，划破种皮，在带有浸水滤纸的培养皿中萌发，温度为22℃。模拟外部光照条件，温度在15~25℃，在培养室的砂质土壤中进行种植、培养及观察。各发育时期外观形态观察方法见2.2。幼苗解剖结构研究采用GMA半薄切片法，详细过程见2.3。

## 6.3 结果与分析

### 6.3.1 含羞草和苦参的种苗发育过程

含羞草种子萌发过程中，胚根最先突破种皮，下胚轴伸长（图6.1-1a），在胚根与下胚轴之间有一个过渡区（图6.1-1b），由皮层细胞膨大形成（图6.2-1）。随着胚根进一步伸长、增粗，过渡区以下的胚根鞘破裂，脱落（图6.1-1b）。下胚轴伸长，将子叶和胚芽一同推出土壤表面，即为出土萌发。两片子叶逐渐展开，变绿，进行光合作用（图6.1-2）。上胚轴稍伸长，先出叶展开，为1回偶数羽状复叶，小叶3对（图6.1-3）。上胚轴继续伸长，长出第2片叶，为掌状排列的1对偶数羽

状复叶（图6.1-4、6.1-5）。此后长出的叶与第2片叶同型，第5片叶展开时，子叶变黄、脱落。各叶片均为互生。



图6.1 含羞草和苦参种苗发育

Fig. 6.1 Seedling development of*Mimosa pudica* and *Sophora flavescens*

1~5. 含羞草*Mimosa pudica*; 6~9. 苦参*Sophora flavescens*

cr 胚根鞘coleorhiza; ct 子叶cotyledon; e 上胚轴epicotyl; h 下胚轴hypocotyl; pl 先出叶

prophyll; pr 初生根primary root; r根root; s鳞形叶scale leaf; t过渡区transition zone.

标尺Scale bar: 10 mm in 1a, 2~9; 2.5 mm in 2b.

苦参种子为留土萌发，胚根突破种皮后，胚根鞘破裂，脱落，但不十分明显。下胚轴稍伸长，与此同时，上胚轴快速伸长，胚芽伸出地面，鳞形叶展开，子叶仍留在土中，不脱出种皮（图6.1-6, 7）。胚根进一步伸长，形成完整根系。小叶依次展开，均为羽状三出复叶（图6.1-8, 9）。

### 6.3.2 含羞草种苗解剖结构

含羞草种苗发育过程中，在第2片叶展开时，上胚轴、子叶节、下胚轴及根的界限较为明显（图6.1-4）。各部分横切面仅见初生结构。上胚轴表皮细胞1层，

皮层细胞3~4层，具内含物。维管束木质部与韧皮部相对排列（图6.2-2）。子叶节表皮细胞1层，其下的1层皮层细胞体积小，其余2~3层皮层细胞体积大。维管组织呈两个弧形，木质部与韧皮部间具发达的形成层，韧皮部外侧具弧形的韧皮纤维（图6.2-3）。



图6.2 含羞草种苗解剖结构

Fig. 6.2 Seedling anatomical structure of*Mimosa pudica*

1. 初生根纵切Longitudinal section of primary root; 2. 上胚轴横切Transection of epicotyl; 3. 子叶节横切Transection of cotyledon node; 4. 下胚轴横切Transection of hypocotyl; 5. 根横切Transection of root.

ca 形成层cambium; cr 胚根鞘coleorhiza; co 皮层cortex; e 表皮epidermis; pf 韧皮纤维

phloem fiber; ph 韧皮部phloem; pi 髓pith; t过渡区transition zone; x木质部xylem.

标尺Scale bar: 1 mm in 1; 100μm in 2, 3; 200μm in 4; 150μm in 5.

下胚轴横切面呈四棱形，表皮细胞较大，外壁突起，皮层细胞不明显，而维管组织十分明显，木质部及其外围的形成层连续排列，近正方形。在正方形“边”的相对处，为韧皮部，外侧具发达的韧皮纤维（图6.2-4）。根的表皮细胞也为1层，但皮层非常发达，具10~12层细胞，木质部与韧皮部相间排列，为四原型（图6.2-5）。

### 6.3.3 东北豆科植物种苗类型

根据子叶萌发情况、子叶形态，先出叶叶型等特征，将东北豆科29属植物种苗分为20种类型。两型豆属（图6.3-XII, 表6.1-P12）、马鞍树属（图6.3-XV, 表6.1-P17）、ft黧豆属（图6.3-XX, 表6.1-P23）等为子叶留土萌发，而多数物种为子叶出土萌发，如锦鸡儿属（图6.3-VIII, 表6.1-P6）、皂荚属（图6.3-I, 表6.1-C1）、野决明属（图6.3-XVIII, 表6.1-P19）。子叶出土萌发后，进行光合作用，但落花生属（图6.3-IV, 表6.1-P1）、大豆属（图6.3-XIII, 表6.1-P13）等的子叶仅露出至地表附近，不脱出种皮而不进行或只进行短暂的光合作用。留土萌发的子叶柄不伸长，子叶基部微凹，包围子叶柄。出土萌发的子叶柄略伸长，基部呈微凹、楔形或钝圆，前者如决明属（图6.3-II, 表6.1-C2）、含羞草属（图6.3-III, 表6.1-M2），而绝大多数物种为楔形，如岩黄耆属（图6.3-VIII, 表6.1-P10）、棘豆属（图6.3-IX, 表6.1-P9）及苜蓿属（图6.3-X, 表6.1-P20），鸡眼草属（图6.3-VI, 表6.1-P3）和木蓝属（图6.3-XII, 表6.1-P11）的子叶基部为钝圆。上胚轴伸长或短缩，多数物种属于前一种类型，而后者只出现在米口袋属（图6.3-IX, 表6.1-P8）、棘豆属

（图6.3-IX, 表6.1-P9）及黄耆属（图6.3-IX, 表6.1-P5b）的部分物种中。

槐属（图6.3-XVII, 表6.1-P18b）、ft黧豆属（图6.3-XX, 表6.1-P23）、豌豆属（图6.3- XX, 表6.1-P24）及野豌豆属（图6.3- XX, 表6.1-P25）在先出叶展开之前，有鳞形叶产生，可进行光合作用，具鳞形叶的物种只在子叶留土萌发的一些类型中出现。先出叶单生或两片单叶对生，前者如米口袋属（图6.3-IX, 表6.1-P8）、马鞍树属（图6.3-XV, 表6.1-P17）及草木犀属（图6.3-X, 表6.1-P21）。后者如鸡眼草属（图6.3-VI, 表6.1-P3）、两型豆属（图6.3-XII, 表6.1-P12）及豇豆属（图6.3-XIII, 表6.1-P15）。先出叶叶型可为单叶，如紫穗槐属（图6.3-V, 表6.1-P2）、苜蓿属（图6.3-X, 表6.1-P20）及车轴草属（图6.3-XIX, 表6.1-P22），也有羽状三出复叶，如锦鸡儿属（图6.3-VIII, 表6.1-P6）及岩黄耆属（图6.3-VIII, 表6.1-P10）。ft黧豆属（图6.3-XX, 表6.1-P23）、豌豆属（图6.3-XX, 表6.1- P24）与野豌豆属（图6.3-XX, 表6.1- P25）的先出叶为具2片小叶的偶数羽状复叶，叶轴末端特化为刺尖或卷须。皂荚属（图6.3-I, 表6.1-C1）和合欢属（图6.3-III, 表6.1-M1）的先出叶为具多片小叶的一回偶数羽状复叶。一些属的第2叶与先出叶同型，如棘豆属（图6.3-IX, 表6.1-P9）、补骨脂属（图6.3-XIV, 表6.1-P16），但多数物种中两者不同型，如合欢属（图6.3-III, 表6.1-M1）、两型豆属（图6.3-XII, 表6.1-P12）、大豆属（图6.3-XIII, 表6.1-P13）。马鞍树属的朝鲜槐（图6.3-XV, 表6.1-P17）的第2叶有的为单叶或为羽状三出复叶。



图6.3 东北豆科植物种苗类型

Fig. 6.3 Seedling type of Leguminosae in Northeastern China

注: C1, C2, M1, M2, P1~P25为属名编号； 罗马数字为种苗类型编号.

Note: C1, C2, M1, M2, P1~P25 code for generic names; Roman numbers code for seedling types.

属内种间种苗类型一致，但也有一些属下种间存在差异，如黄耆属存在4种类型：如黄耆型（图6.3-VIII, 表6.1-P5a），上胚轴伸长，前两片叶的叶型均为羽状三出复叶）；达乌里黄耆型（图6.3-IX，表6.1-P5b，上胚轴短缩，前两片叶的叶

型均为单叶）；背扁黄耆型（图6.3-X，表6.1-P5c，上胚轴伸长，先出叶叶型为单叶，第2叶叶型为羽状三出复叶）及斜茎黄耆型（图6.3-XI，表6.1-P5d，上胚轴伸长，前两片叶的叶型均为单叶）。甘草属的刺果甘草型（图6.3-X, 表6.1-P7a）第2叶叶型为羽状三出复叶，而甘草型（图6.3-XI, 表6.1-P7b）第2叶叶型为单叶。胡枝子属的胡枝子型（图6.3-VI, 表6.1-P4a）第2叶为羽状三出复叶，而兴安胡枝子型（图6.3-VII, 表6.1-P4b）的第2叶为单叶。菜豆属的荷包豆型（图6.3-XII, 表6.1-P14a）子叶为留土萌发，菜豆型（图6.3-XIII, 表6.1-P14b）的子叶为出土萌发。槐属的槐型（图6.3-XVI, 表6.1-P18a）与苦参型（图6.3-XVII, 表6.1-P18b）明显不同，前者子叶出土萌发，前两片叶的叶型均为具5片小叶的奇数羽状复叶，而后者子叶留土萌发，具鳞形叶，且前两片叶的叶型均为羽状三出复叶。种苗发育类型见表6.1（本章末尾）。

### 6.3.4 东北豆科植物种苗类型检索表

1. 子叶出土萌发 2

1. 子叶留土萌发 3

2. 子叶出土至地表附近，不进行光合作用 4

2. 子叶伸出地表，可进行光合作用 5

3. 具鳞形叶 6

3. 不具鳞形叶 7

4. 先出叶为一回羽状复叶具多对小叶，单生 IV

4. 先出叶为两片单叶，对生 XIII

5. 子叶柄长，明显 8

5. 子叶柄短，不明显 9

6. 前两片叶为羽状三出复叶 XVII

6. 前两片叶为偶数羽状复叶 XX

7. 先出叶为两片单叶 XII

7. 先出叶为一片单叶 XV

8. 子叶基部钝形 XIV

8. 子叶基部楔形 10

9. 先出叶对生 11

9. 先出叶单生 12

10. 上胚轴伸长 13

10. 上胚轴短缩 IX

11. 第 2 叶为羽状三出复叶 VI

11. 第2 叶为单叶 VII

12. 前两片叶为单叶 V

12. 前两片叶为复叶 14

13. 先出叶为三出复叶 15

13. 先出叶为单叶 16

14. 前两片叶均为奇数羽状复叶 XVI

14. 前两片叶均为偶数羽状复叶 17

15. 先出叶为羽状三出复叶 VIII

15. 先出叶为掌状三出复叶 XVIII

16. 第 2 叶为单叶 XI

16. 第 2 叶为三出复叶 18

17. 前两片叶各具2 对小叶 II

17. 前两片叶各具多对小叶 19

18. 第 2 叶为羽状三出复叶 X

18. 第 2 叶为掌状三出复叶 XIX

19. 第 2 叶为一回偶数羽状复叶 I

19. 第 2 叶为二回偶数羽状复叶 III

## 6.4 本章小结

本章对东北豆科植物种苗发育形态结构的研究表明，含羞草种子萌发过程中，胚根伸长，胚根鞘破裂、脱落。初生根形成之后，下胚轴伸长，子叶出土萌发，上胚轴伸长，先出叶展开，进行光合作用。根据维管系统将含羞草种苗外部形态分为根-下胚轴-子叶和上胚轴苗两个部分。苦参在初生根形成根系后，上胚轴快速伸长，只将胚芽推至地上，而子叶留在土壤中，为留土萌发类型，先出叶展开之前，有鳞形小叶产生，进行光合作用。落花生及菜豆族植物子叶虽出土，但不进行或只进行短暂的光合作用。除米口袋属、棘豆属及黄耆属一些物种的上胚轴短缩以外，其余物种上胚轴均伸长。先出叶单生或对生，单叶或复叶。根据子叶、鳞形叶、上胚轴及前两片叶形态特征的差异，将东北豆科植物种苗发育划分为20种类型。多数属内种间的类型一致，但甘草属、胡枝子属、菜豆属及槐属兼具两种类型，而黄耆属具4种类型。因此，种苗类型的划分对东北豆科属的界定及部分物种的区分具有重要价值。

哈尔滨师范大学博士学位论文

72

表6.1 东北豆科植物种苗类型

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **编号**  **No.** | **属名**  **Genus** | **萌发**  **Germination** | **光合作用**  **Photosynthesis** | **子叶柄**  **Petiole** | **基部**  **Base** | **Scale leaf** | **上胚轴**  **Epicotyl** | **着生方式**  **Arrangment** | **叶型**  **Leaf pattern** | **小叶数**  **Leaflet No.** | **叶型**  **Leaf pattern** | **小叶数**  **Leaflet No.** |
| C1 | 皂荚属  *Gleditsia* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 短  Short | 微凹  Retuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 一回偶数羽状复叶  Simple even pinnate compound leaf | 多对  Many pairs | 一回偶数羽状复叶  Simple even pinnate compound leaf | 多对  Many pairs |
| C2 | 决明属  *Cassia* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 短  Short | 微凹  Retuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 一回偶数羽状复叶  Simple even pinnate compound leaf | 2 对  2 pairs | 一回偶数羽状复叶  Simple even pinnate compound leaf | 2 对  2 pairs |
| M1 | 合欢属  *Albizia* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 短  Short | 微凹  Retuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 一回偶数羽状复叶  Simple even pinnate compound leaf | 多对  Many pairs | 二回偶数羽状复叶  Bi-even-pinnate compound leaf | 多对  Many pairs |
| M2 | 含羞草属  *Mimosa* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 短  Short | 微凹  Retuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 一回偶数羽状复叶  Simple even pinnate compound leaf | 多对  Many pairs | 二回偶数羽状复叶  Bi-even-pinnate compound leaf | 多对  Many pairs |
| P1 | 落花生属  *Arachis* | 出土  Epigeal | 否  No | 短  Short | 微凹  Retuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 一回偶数羽状复叶  Simple even pinnate compound leaf | 2 对  2 pairs | 一回偶数羽状复叶  Simple even pinnate compound leaf | 2 对  2 pairs |
| P2 | 紫穗槐属  *Amorpha* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 短  Short | 钝形  Obtuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | 单叶  Simple leaf | 1 |
| P3 | 鸡眼草属  *Kummerowia* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 短  Short | 钝形  Obtuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 对生  Opposite | 单叶  Simple leaf | 2 | 羽状三出复叶  Pinnate ternate compound leaf | 3 |

Table 6.1 Seeding type of Leguminosae in Northeastern China

**子叶Cotyledon鳞形叶**\***先出叶Prophyll第2叶Secondary leaf**

**续表6.1 Continue table 6.1**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **编号**  **No.** | **属名**  **Genus** | **萌发**  **Germination** | **光合作用**  **Photosynthesis** | **子叶柄**  **Petiole** | **基部**  **Base** | **鳞形叶\***  **Scale leaf** | **上胚轴**  **Epicotyl** | **着生方式**  **Arrangment** | **叶型**  **Leaf pattern** | **小叶数**  **Leaflet No.** | **叶型**  **Leaf pattern** | **小叶数**  **Leaflet No.** |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  |
| P4a | 胡枝子属  *Lespedeza* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 短  Short | 钝形  Obtuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 对生  Opposite | 单叶  Simple leaf | 2 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
| P4b | 胡枝子属  *Lespedeza* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 短  Short | 钝形  Obtuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 对生  Opposite | 单叶  Simple leaf | 2 | 单叶  Simple leaf | 1 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  |
| P5a | 黄耆属  *Astragalus* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 羽状三出复叶  Pinnate ternate leaf | 3 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
| P5b | 黄耆属  *Astragalus* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 短缩  Short | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | 单叶  Simple leaf | 1 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  |
| P5c | 黄耆属  *Astragalus* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
| P5d | 黄耆属  *Astragalus* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | 单叶  Simple leaf | 1 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  | 羽状三出复叶 |  |
| P6 | 锦鸡儿属  *Caragana* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | Pinnate ternate compound leaf | 3 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  |
| P7a | 甘草属  *Glycyrrhiza* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |

**子叶Cotyledon**

**先出叶Prophyll第2叶Secondary leaf**

第 6 章

东北豆科植物种苗形态

73

**续表6.1 Continue table 6.1**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **编号**  **No.** | **属名**  **Genus** | **萌发**  **Germination** | **光合作用**  **Photosynthesis** | **子叶柄**  **Petiole** | **基部**  **Base** | **鳞形叶\***  **Scale leaf** | **上胚轴**  **Epicotyl** | **着生方式**  **Arrangment** | **叶型**  **Leaf pattern** | **小叶数**  **Leaflet No.** | **叶型**  **Leaf pattern** | **小叶数**  **Leaflet No.** |
| P7b | 甘草属  *Glycyrrhiza* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | 单叶  Simple leaf | 1 |
| P8 | 米口袋属  *Gueldenstaedtia* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 短缩  Short | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | 单叶  Simple leaf | 1 |
| P9 | 棘豆属  *Oxytropis* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 短缩  Short | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | 单叶  Simple leaf | 1 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  | 羽状三出复叶 |  |
| P10 | 岩黄耆属  *Hedysarum* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | Pinnate ternate compound leaf | 3 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  |
| P11 | 木蓝属  *Indigofera* | 留土  Hypogeal | 否  No | 短  Short | 微凹  Retuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 对生  Opposite | 单叶  Simple leaf | 2 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  |
| P12 | 两型豆属  *Amphicarpaea* | 留土  Hypogeal | 否  No | 短  Short | 微凹  Retuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 对生  Opposite | 单叶  Simple leaf | 2 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  |
| P13 | 大豆属  *Glycina* | 出土  Epigeal | 否  No | 短  Short | 微凹  Retuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 对生  Opposite | 单叶  Simple leaf | 2 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  |
| P14a | 菜豆属  *Phaseolus* | 留土  Hypogeal | 否  No | 短  Short | 微凹  Retuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 对生  Opposite | 单叶  Simple leaf | 2 | Pinnate ternate | 3 |

**子叶Cotyledon**

**先出叶Prophyll第2叶Secondary leaf**

哈尔滨师范大学博士学位论文

74

**续表6.1 Continue table 6.1**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **编号**  **No.** | **属名**  **Genus** | **萌发**  **Germination** | **光合作用**  **Photosynthesis** | **子叶柄**  **Petiole** | **基部**  **Base** | **鳞形叶\***  **Scale leaf** | **上胚轴**  **Epicotyl** | **着生方式**  **Arrangment** | **叶型**  **Leaf pattern** | **小叶数**  **Leaflet No.** | **叶型**  **Leaf pattern** | **小叶数**  **Leaflet No.** |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  |
| P14b | 菜豆属  *Phaseolus* | 出土  Epigeal | 否  No | 短  Short | 微凹  Retuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 对生  Opposite | 单叶  Simple leaf | 2 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  |
| P15 | 豇豆属  *Vigna* | 出土  Epigeal | 否  No | 短  Short | 微凹  Retuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 对生  Opposite | 单叶  Simple leaf | 2 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
| P16 | 补骨脂属  *Psoralea* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 钝形  Obtuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | 单叶  Simple leaf | 1 |
| P17 | 马鞍树属  *Maackia* | 留土  Hypogeal | 否  No | 短  Short | 微凹  Retuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | 单叶或羽状三出复叶  Simple or pinnate ternate compound leaf | 1 或 3  1 or 3 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  | 奇数羽状复叶 |  | 奇数羽状复叶 |  |
| P18a | 槐属  *Sophora* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 短  Short | 钝形  Obtuse | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | Odd pinnate compound leaf | 5 | Odd pinnate compound leaf | 5 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  | 羽状三出复叶 |  |
| P18b | 槐属  *Sophora* | 留土  Hypogeal | 否  No | 短  Short | 微凹  Retuse | 有  Present | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | Pinnate ternate compound leaf | 3 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  | 掌状三出复叶 |  | 掌状三出复叶 |  |
| P19 | 野决明属  Thermopsis | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | Palmate ternate compound leaf | 3 | Palmate ternate compound leaf | 3 |

**子叶Cotyledon**

**先出叶Prophyll第2叶Secondary leaf**

第 6 章

东北豆科植物种苗形态

75

\*本研究中鳞形叶不作为先出叶。The scale leaf is not considered as prophyll in this study.

**续表6.1 Continue table 6.1**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **编号**  **No.** | **属名**  **Genus** | **萌发**  **Germination** | **光合作用**  **Photosynthesis** | **子叶柄**  **Petiole** | **基部**  **Base** | **鳞形叶\***  **Scale leaf** | **上胚轴**  **Epicotyl** | **着生方式**  **Arrangment** | **叶型**  **Leaf pattern** | **小叶数**  **Leaflet No.** | **叶型**  **Leaf pattern** | **小叶数**  **Leaflet No.** |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  |
| P20 | 苜蓿属  *Medicago* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 羽状三出复叶 |  |
| P21 | 草木犀属  *Melilotus* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | Pinnate ternate compound leaf | 3 |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 掌状三出复叶 |  |
| P22 | 车轴草属  *Trifolium* | 出土  Epigeal | 是  Yes | 长  Long | 楔形  Cuneate | 无  Absent | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 单叶  Simple leaf | 1 | Palmate ternate compound leaf | 3 |
| P23 | ft黧豆属  *Lathyrus* | 留土  Hypogeal | 否  No | 短  Short | 微凹  Retuse | 有  Present | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 偶数羽状复叶Even pinnate compound leaf | 2 片带刺尖或 卷 须 2 with thorns  or tendril | 偶数羽状复叶Even pinnate compound leaf | 2 片带刺尖或 卷 须 2 with thorns  or tendril |
| P24 | 豌豆属  *Pisum* | 留土  Hypogeal | 否  No | 短  Short | 微凹  Retuse | 有  Present | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 偶数羽状复叶Even pinnate compound leaf | 2 片带刺尖或 卷 须 2 with thorns  or tendril | 偶数羽状复叶Even pinnate compound leaf | 2 片带刺尖或 卷 须 2 with thorns  or tendril |
| P25 | 野豌豆属  *Vicia* | 留土  Hypogeal | 否  No | 短  Short | 微凹  Retuse | 有  Present | 伸长  Elongate | 单生  Solitary | 偶数羽状复叶Even pinnate compound leaf | 2 片带刺尖或 卷 须 2 with thorns  or tendril | 偶数羽状复叶Even pinnate compound leaf | 2 片带刺尖或 卷 须 2 with thorns  or tendril |

**子叶Cotyledon**

**先出叶Prophyll第2叶Secondary leaf**

哈尔滨师范大学博士学位论文

76

\*本研究中鳞形叶不作为先出叶。The scale leaf is not considered as prophyll in this study.

# 第7章 基于形态特征及ITS序列探讨东北豆科IRLC

系统发育

## 7.1 引言

随着豆科分子系统学研究的深入，传统分类学中许多类群（族、属及种）间关系及系统地位发生了变化，如将槐族及野决明族作为蝶形花亚科的基础类群，

ft蚂蟥族及补骨脂族置于广义菜豆族（Tribe Phaseoleae *sens. lat*.），ft羊豆属被移出ft羊豆族[1, 68, 73]。分子系统学研究常依据叶绿体DNA和核核糖体DNA片段构建系统发育树，其中ITS（Internal Transcribed Spacer）序列是核核糖体DNA上介于18S、5.8S和26S之间的内转录间隔区，进化速率快，并且长度不大，种内具有高度保守性，是植物系统发育研究中常用的分子标记方法之一[94]，如用于黄耆属、锦鸡儿属、岩黄耆属的属内及与近缘属之间系统关系的研究中[83, 122, 123]。

东北豆科多数物种属于蝶形花亚科的IRLC，包括传统分类学中的ft羊豆族、岩黄耆族、车轴草族及野豌豆族[5, 20, 68]，而单以形态特征或分子数据探讨系统发育各有其缺点[124]。因此，本章选取隶属于东北豆科IRLC的54个代表物种，将其形态特征与ITS序列结合分析，更加全面的揭示东北豆科IRLC类群间系统关系。

## 7.2 材料与方法

本章所选的代表植物共59种及1亚种（包括作为外系类群的6个物种），标本详细信息见表2.1。本研究中测序的18个物种（接收号以KU开头）及下载于

GenBank的42个物种的ITS序列（包括5.8S序列）的接收号和各物种编号信息见表7.1。

表7.1 东北豆科IRLC物种及序列接收号

Table 7.1 IRLC species of Leguminosae in Northeastern China and sequence accession numbers

| 属名 Genus | 种名 Species | 接收号 Accession No. | 编号 No. |
| --- | --- | --- | --- |
| 黄耆属 Astragalus | 斜茎黄耆 A. adsurgens | HQ199326 | As1 |
|  | 华黄耆 A. chinensis | AF121681 | As2 |
|  | 背扁黄耆 A. complanatus | AF521950 | As3 |
|  | 达乌里黄耆 A. dahuricus | LM653272 | As4 |
|  | 草木樨状黄耆 A. melilotoides | HM142302 | As5 |

### 续表**7.1 Continue table 7.1**

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| **属名 Genus** | **种名 Species** | **接收号 Accession No.** | **编号 No.** |
| 黄耆属 *Astragalus* | 黄耆 *A. membranaceus* | KU956933 | As6 |
|  | 糙叶黄耆 *A. scaberrimus* | AB051988 | As7 |
|  | 湿地黄耆 *A. uliginosus* | KU951148 | As8 |
| 锦鸡儿属 *Caragana* | 树锦鸡儿 *C. arborescens* | FJ537262 | Ca1 |
|  | 黄刺条 *C. frutex* | FJ537285 | Ca2 |
|  | 极东锦鸡儿 *C. fruticosa* | KU956934 | Ca3 |
|  | 小叶锦鸡儿 *C. microphylla* | FJ537265 | Ca4 |
|  | 红花锦鸡儿 *C. rosea* | FJ537272 | Ca5 |
|  | 乌苏里锦鸡儿 *C. ussuriensis* | FJ537273 | Ca6 |
| 甘草属 *Glycyrrhiza* | 刺果甘草 *G. pallidiflora* | KU956935 | Gl1 |
|  | 甘草 *G. uralensis* | AB280738 | Gl2 |
| 米口袋属 *Gueldenstaedtia* | 狭叶米口袋 *G. stenophylla* | GQ246109 | Gu1 |
|  | 少花米口袋 *G. verna* | KU956936 | Gu2 |
| 岩黄耆属 *Hedysarum* | ft岩黄耆 *H. alpinum* | AB854490 | He1 |
|  | ft竹岩黄耆 *H. fruticosum* | KP338133 | He2 |
|  | 拟蚕豆岩黄耆 *H. vicioides* | HM142304 | He3 |
| 鸡眼草属 *Kummerowia\** | 长萼鸡眼草 *K. stipulacea* | KU956937 | Ku1 |
|  | 鸡眼草 *K. striata* | GU572168 | Ku2 |
| ft黧豆属 *Lathyrus* | 大ft黧豆 *L. davidii* | AY839350 | La1 |
|  | 矮ft黧豆 *L. humilis* | AY839360 | La2 |
|  | 海滨ft黧豆 *L. japonicus* | AY839361 | La3 |
|  | 三脉ft黧豆 *L. komarovii* | KU956938 | La4 |
|  | 香豌豆 *L. odoratus* | AY839377 | La5 |
|  | 牧地ft黧豆 *L. pratensis* | AB546784 | La6 |
|  | 毛ft黧豆 *L. palustris* subsp. *pilosus* | KU956939 | La7 |
|  | ft黧豆 *L. quinquenervius* | KU956940 | La8 |
|  | 东北ft黧豆 *L. vaniotii* | AY839402 | La9 |
| 胡枝子属 *Lespedeza\** | 胡枝子 *L. bicolor* | JN402405 | Le1 |
|  | 兴安胡枝子 *L. davurica* | JN402427 | Le2 |
|  | 尖叶铁扫帚 *L. juncea* | KU956941 | Le3 |
|  | 牛枝子 *L. potaninii* | JN402471 | Le4 |
| 苜蓿属 *Medicago* | 天蓝苜蓿 *M. lupulina* | KU956942 | Md1 |
|  | 花苜蓿 *M. ruthenica* | KU956943 | Md2 |
|  | 紫苜蓿 *M. sativa* | KJ999385 | Md3 |
| 草木犀属 *Melilotus* | 白花草木犀 *M. albus* | DQ006009 | Me1 |
|  | 细齿草木犀 *M. dentatus* | JF461318 | Me2 |
|  | 草木犀 *M. officinalis* | KU956944 | Me3 |
| 棘豆属 *Oxytropis* | 长白棘豆 *O. anertii* | EF685971 | Ox1 |
|  | 线棘豆 *O. filiformis* | HQ199321 | Ox2 |

**续表7.1 Continue table 7.1**

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| **属名 Genus** | **种名 Species** | **接收号 Accession No.** | **编号 No.** |
| 棘豆属 *Oxytropis* | 海拉尔棘豆 *O. hailarensis* | FR839000 | Ox3 |
|  | 砂珍棘豆 *O. racemosa* | GQ422814 | Ox4 |
| 豌豆属 *Pisum* | 豌豆 *P. sativum* | AB546786 | Pi |
| 车轴草属 *Trifolium* | 延边车轴草 *T. gordejevi* | DQ312059 | Tr1 |
|  | 杂种车轴草 *T. hybridum* | EU348779 | Tr2 |
|  | 野火球 *T. lupinaster* | KU956945 | Tr3 |
|  | 红车轴草 *T. pratense* | KU956946 | Tr4 |
|  | 白车轴草 *T. repens* | KP338223 | Tr5 |
| 野豌豆属 *Vicia* | ft野豌豆 *V. amoena* | KU956948 | Vi1 |
|  | 黑龙江野豌豆 *V. amurensis* | JQ309789 | Vi2 |
|  | 广布野豌豆 *V. cracca* | KU956949 | Vi3 |
|  | 东方野豌豆 *V. japonica* | KJ417923 | Vi4 |
|  | 多茎野豌豆 *V. multicaulis* | JQ309791 | Vi5 |
|  | 大叶野豌豆 *V. pseudorobus* | KJ417924 | Vi6 |
|  | 北野豌豆 *V. ramuliflora* | JQ309793 | Vi7 |
|  | 歪头菜 *V. unijuga* | KU956950 | Vi8 |

注: \*为本研究所选的外系类群. Note: \* marked for outgroup in this study.

参考《中国植物志》[1]记载的生活习性和4个花的形态特征，结合本研究中叶、

果实、种子及种苗发育的39个形态特征，对44个质量性状进行编码，详见表7.2，编码矩阵见表7.3（表7.2及7.3均见本章末尾）。ITS序列（包括5.8S序列）的提取、扩增及测序方法见2.4。数据处理及分析方法见2.5。参考前人[68, 73]报道，将

ft蚂蟥族的鸡眼草属与胡枝子属作为IRLC的外系类群。

## 7.3 结果与分析

### 7.3.1 基于形态特征的主成分分析

依据44个质量性状进行主成分分析，结果见表7.4。第1主成分贡献率为

25.698 %，前3个主成分累计贡献率为53.600 %，至第5主成分时，达到70 %以

上。说明各性状间具有一定的独立性。前3个主成分中包括21个绝对权重值大于

0.5的性状。第1主成分可概括为种子和种苗发育形态特征，绝对权重值在0.7以上，第2和第3主成分可归纳为叶形态结构方面。果实的形态特征中，只有果颈有无这一特征出现在第2主成分中，绝对权重值仅0.675（表7.5）。生活习性和花序特征均出现在第3主成分中。

表7.4 基于44个质量性状的主成分分析结果

Table 7.4 PCA results based on 44 qualitative characters

| 主成分  Principal component | 特征值  Eigen value | 贡献率  Contribution (%) | 累计贡献率  Accumulated contribution (%) |
| --- | --- | --- | --- |
| 1 | 11.307 | 25.698 | 25.698 |
| 2 | 6.930 | 15.750 | 41.448 |
| 3 | 5.347 | 12.152 | 53.600 |
| 4 | 4.278 | 9.722 | 63.322 |
| 5 | 2.945 | 6.692 | 70.014 |

表7.5 前3个主成分中具有较高权重值的性状

Table 7.5 Characters with higher factor loadings in the first 3 principal components

| 性状 | 编号 | 第 1 主成分 | 第 2 主成分 | 第 3 主成分 |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Characters | No. | PC 1 | PC 2 | PC 3 |
| 习性 Habitate | 1 |  |  | 0.884 |
| 花 Flower | 2 |  |  | 0.717 |
| 叶 Leaf | 7 |  | 0.872 |  |
|  | 8 |  |  | 0.648 |
|  | 10 | 0.965 |  |  |
|  | 12 |  | 0.778 |  |
|  | 13 |  | -0.572 |  |
|  | 17 |  |  | -0.612 |
|  | 18 |  | 0.663 |  |
|  | 19 | 0.599 |  |  |
|  | 21 |  |  | 0.924 |
| 果实 Fruit | 24 |  | -0.675 |  |
| 种子 Seed | 34 | 0.965 |  |  |
|  | 35 | 0.813 |  |  |
|  | 36 | 0.964 |  |  |
|  | 37 | -0.965 |  |  |
|  | 38 |  | -0.707 |  |
|  | 39 | 0.790 |  |  |
| 种苗 Seedling | 41 | 0.965 |  |  |
|  | 43 | 0.875 |  |  |
|  | 44 | 0.879 |  |  |



图7.1 基于东北豆科IRLC的44个质量性状的前3个主成分构建的三维散点图

Fig. 7.1 3-D scatter plot based on the first 3 principal components of 44 qualitative characters of IRLC in Northeastern China

依据前3个主成分中各性状特征的得分，绘制三维散点图（图7.1）。第1 主

成分中，种子外形、种脐处是否凹陷、子叶萌发类型及叶轴末端特化的绝对权重值均为0.965，种苗特征如先出叶叶型（0.875）、第2叶叶型（0.879）也具有较高的绝对权重值，这些形态特征将野豌豆族的3个属与其余属明显区分开，其中豌

豆属的豌豆与ft黧豆属关系较近。但第1主成分对其余9个属的区分并不十分明

显。从第2主成分轴上可以看出，叶的形态特征对车轴草属的划分最为明显，且

对黄耆属、棘豆属、岩黄耆属及属下种间关系也有一定的区分作用。苜蓿属的 3

个物种与草木犀属的3个物种聚在一起，界线不明显。第3主成分对锦鸡儿属的区分十分显著，叶柄维管束排列方式（0.924）、托叶质地（0.648）等成为该属重要的识别特征。前3个主成分对甘草属的两个物种的区分均不明显，米口袋属两个物种聚在一起而未能区分开。

### 7.3.2 基于形态特征的聚类分析



图7.2 基于东北豆科IRLC的44个质量性状构建的聚类树（非加权组平均数法）

Fig. 7.2 Clustering tree(UPGMA) based on 44 qualitative characters of IRLC in Northeastern China

聚类树与相似性矩阵具有较好的一致性（t=35.565, r=0.881）。如图7.2，在

SM系数接近0.55时，野豌豆族的3个属与其余属分开，成为一个大类群，3个属的SM系数接近0.82。豌豆属与ft黧豆属更为接近，野豌豆属各物种的SM系数接近0.95，甚至黑龙江野豌豆与广布野豌豆，东方野豌豆、多茎野豌豆与北野豌豆的相似系数达到1，说明本研究中所选的形态特征在这些种间相似。SM系数在0.60附近，车轴草属被分出，红车轴草与白车轴草关系密切。之后为锦鸡儿属（0.62），其中树锦鸡儿与同属下其他物种差异较大。岩黄耆属在SM系数为0.67附近时被分出，ft竹岩黄耆与同属另外两物种有一定的差异。SM系数在0.70附近，剩余

的6个属被分为两个类群，先分出的类群包括甘草属、苜蓿属及草木犀属，其中草木犀属包含于苜蓿属。棘豆属、黄耆属与米口袋属的SM系数接近0.73，棘豆属被分出后，糙叶黄耆在0.80附近被黄耆属分出，米口袋属两个物种的SM系数接近1，共同包含于黄耆属。

### 7.3.3 基于ITS序列构建系统发育树

60个代表物种的ITS序列经多序列比对，分别运用ML法、NJ法及BI法分析，得到了3棵拓扑结构相近的系统发育树，除黄耆属和ft黧豆属之外，其余各属均为单系类群。



图7.3 基于ITS序列构建的东北豆科IRLC系统发育树（最大似然法）

Fig. 7.3 Phylogeny tree(ML) based on ITS sequence of IRLC in Northeastern China

注： 分支下数字为≥50 %的自展值. Note: Bootstrap value≥50 % showed below the branch.

ft蚂蟥族的鸡眼草属与胡枝子属作为IRLC的外系类群时（均获得100 %的支持率），ML树（图7.3）与NJ树（图7.4）将IRLC分为两个大的分支，一个分支

包括了ft羊豆族和岩黄耆族，另一个分支包括车轴草族和野豌豆族。前一分支的自展支持率均不高，而后一分支均得到了100 %的自展值。BI树（图7.5）中，甘草属最先分出，其余11属组成一个分支（后验概率仅为60 %），ft羊豆族的剩余属与岩黄耆族组成了一个大的分支，支持率较低，车轴草族与野豌豆族组成的大分支，后验概率达到100 %。



图7.4 基于ITS序列构建的东北豆科IRLC系统发育树（邻位相连法）

Fig. 7.4 Phylogeny tree(NJ) based on ITS sequence of IRLC in Northeastern China

注： 分支下数字为≥50 %的自展值. Note: Bootstrap value≥50 % showed below the branch.

ML树与NJ树中，ft羊豆族与岩黄耆族组成的大分支均将甘草属最先分出，剩余属成为一个分支，但自展值很低。3棵系统树中，黄耆属与棘豆属均处在一个支持率为100 %的分支中。ML树与NJ树中背扁黄耆成为棘豆属及黄耆属其余物种的基础类群，而BI树中只作为棘豆属的基础类群，但支持率较低。黄耆属中的斜茎黄耆与达乌里黄耆、华黄耆与黄耆近缘，且均具有较高的支持率。NJ树与BI

树中棘豆属4个物种的系统关系一致。ML树中岩黄耆属作为黄耆属与米口袋属的基础类群，而BI树中成为ft羊豆族（除甘草属）的基础类群，NJ树中将其放在锦鸡儿属与米口袋属分支中，但自展值低于50 %。3棵系统树中锦鸡儿属的树锦鸡儿和小叶锦鸡儿的关系最近，岩黄耆属的ft竹岩黄耆与同属另外两物种关系远。



图7.5 基于ITS序列构建的东北豆科IRLC系统发育树（贝叶斯推断法）

Fig. 7.5 Phylogeny tree(BI) based on ITS sequence of IRLC in Northeastern China

注：分支下数字为≥50 %的后验概率. Note: Posterior probability≥50 % showed below the branch.

车轴草族与野豌豆族所组成的另一大分支中，前者为复系类群。ML树与BI树中，草木犀属成为这一大分支的基础类群，但NJ树将车轴草属作为该大分支的基础类群。ML树与BI树中车轴草属5个物种关系一致，延边车轴草与野火球的关系较近，草木犀属的草木犀与另外两个物种关系较远。ML树与NJ树中花苜蓿与紫苜蓿的关系近，但自展值均不高，而BI树中，花苜蓿与天蓝苜蓿关系更近，且后验概率达到100 %。野豌豆族为一个单系类群，且具有90 %以上的支持率。

豌豆属包含于ft黧豆属，与毛ft黧豆关系近缘，但支持率不高。牧地ft黧豆与ft黧豆、大ft黧豆与东北ft黧豆关系近缘，而三脉ft黧豆与香豌豆的系统地位在3可系统树中各有差异。野豌豆属为一个单系类群，但在BI树中支持率较低。该属

8个物种在ML树与NJ树中的系统关系一致，广布野豌豆作为野豌豆属的基础类群，黑龙江野豌豆与北野豌豆、大叶野豌豆与歪头菜具有较近的亲缘关系。

## 7.4 本章小结

本章中依据形态特征的主成分分析不仅能够反映出所选的44个形态特征在东北豆科IRLC系统学研究中的价值，同时也在一定程度上反映出属及种间的亲疏关系。叶型、种子形状、子叶萌发情况等形态特征对东北豆科IRLC各类群间划分具有重要价值。聚类分析与主成分分析结果基本一致，其中米口袋属包含于黄耆属，草木犀属包含于苜蓿属。鸡眼草属和胡枝子属作为外系类群时，基于不同算法构建的系统发育树均能较好的反映出东北豆科IRLC内族及属间关系，但对种间关系划分不相一致。东北豆科IRLC分为两个大分支，ft羊豆族（BI树中除甘草属）和岩黄耆族组成一个大分支，车轴草族与野豌豆族组成另一个大分支，且后一分支的支持率达到100 %。除黄耆属与ft黧豆属之外，其余10属均构成单系类群。4棵树的拓扑结构显示ft羊豆族与车轴草族为复系类群，前者与岩黄耆族界限不明显，而野豌豆族为单系类群。甘草属应被分出ft羊豆族，锦鸡儿属与岩黄耆属关系近缘，而豌豆属与ft黧豆属关系更近。

表7.2 东北豆科IRLC物种44个质量性状及编码

Table 7.2 44 qualitative characters and codes of IRLC taxa of Leguminosae in Northeastern China

**1习性**：灌木-0/草本-1 Habitate: Shrub-0/Herbal-1**花Flower**

2花序：单生或并生-0/簇生-1/总状-2/伞形-3/球形-4

Inflorescence: Single or pair-0/Fasciation-1/Raceme-2/Umbel-3/Sphere-4

3花萼：钟状-0/管状钟形-1/管状-2/筒形-3

Calyx: Mitriform-0/Tubulous mitriform-1/Tubulous-2/Cylindrical-3

4龙骨瓣具喙：否-0/是-1 Keel with beak: No-0/Yes-1

5花药顶部联合：否-0/是-1

Anther joined at apex: No-0/Yes-1

**叶Leaf**

6叶着生方式：茎生-0/基生-1

Leaf inserted type: Stem leaf-0/Rosette leaf-1

7叶型：奇数羽状-0/轮生羽状-1/偶数羽状-2/假掌状-3/羽状三出-4/掌状-5

Leaf style: Odd-pinnately-0/Whorled-1/Even-pinnately-2/Palmately-3/Ternately pinnate-4/Palm-5

8托叶质地：木质-0/草质-1/干膜质-2

Stipule texture: Lignified-0/Herbaceous-1/Scarious-2

9托叶与叶柄：离生或近基部联合-0/联合至全部合生-1

Stipule and petiole: Detached or only combined at base-0/Partialy to completely combined-1

10叶轴末端特化：无-0/刺尖-1/卷须-2

Achis terminal specialization: None-0/Thorn-1/Tendril-2

11叶轴具翼：无-0/有-1

Rachis with wings: Absent-0/Present-1

12叶缘：全缘-0/先端有齿-1/全锯齿-2

Leaflet margin: Entire-0/Apex serrate-1/Entirely serrate-2

13非腺毛：无-0/单毛-1/丁状毛-2

Non-glandular trichome: Absent-0/simple-trichome-1/T-shaped trichome-2

14腺毛：无-0/头状-1/鳞片状-2

Glandular trichome: Absent-0/Capitate-1/Scaly-2

15上表皮细胞垂周壁式样：弓形-0/波形-1

Anticlinal wall style of adaxial epidermis cell: Ached-1/Sinuate-1

16下表皮细胞垂周壁式样：弓形-0/波形-1

Anticlinal wall style of abaxial epidermis cell: Ached-1/Sinuate-1

17气孔分布：两面-0/下表面-1

Distribution of stomata: Both surfaces-0/Only on abaxial-1

18主要气孔类型：无规则型-0/不等型-1

Main type of stomata: Anomocytic-0/Anisocytic-1

**续表7.2 Continue table 7.2**

**叶Leaf**

19叶柄横切面轮廓：近圆形-0/心形-1/戟形-2/弧形-3

Transection outline of petiole: Nearly round-0/Cordate-1/Hastate-2/Arched-3

20叶柄近轴面沟槽：无-0/有-1

Groove on adaxial surface of petiole: Absent-0/Present-1

21叶柄维管组织排列方式：连续-0/散生-1

Vascular tissue arrangement of petiole: Continuous-0/Discontinuous-1

**22**叶柄细胞具单宁：是-0/否-1 Tannin in petiole cell: Yes-0/No-1**果实Fruit**

23果实分节：否-0/是-1

Fruit articulate: No-0/Yes-1

24果颈：无-0/有-1

Fruit neck: Absent-0/Present-1

25果皮膨胀：否-0/是-1 Pericarp swell: No-0/Yes-1

26果皮表面具柔毛：无-0/有-1

Pubescence on pericarp surface: Absent-0/Present-1

27果皮表面刺毛：无-0/刺状非腺毛-1/刺状腺毛-2

Seta on pericarp surface: Absent-0/Spinous non-glandular trichome-1/Spinous glandular trichome-2

28缢缩：否-0/是-1 Constriction: No-0/Yes-1

29胚座框：无-0/有-1

Replum: Absent-0/Present-1

30开裂：否-0/是-1 Dehiscence: No-0/Yes-1

31隔膜：无-0/背缝线形成隔膜-1/腹缝线形成隔膜-2

Septum: Absent-0/Development from ventral suture-1/Development from dorsal suture-2

32具种子数：4粒以上-0/2~4粒-1/只有1粒-2 Seed number: more than 4-0/2~4-1/single-2

33果皮质地：革质-0/膜质-1

Pericarp texture: Leathery-0/Membranous-1

**种子Seed**

34 形状：肾形-0//球形-1

Shape: Reniform-0/Globular-1

35花纹：无-0/有-1

Ornamentation: Absent-0/Present-1

36种脐形状：圆形-0/卵形-1/线形-2 Hilum shape: Round-0/Ovate-1/Linear-2

**续表7.2 Continue table 7.2**

**种子Seed**

37种脐凹陷：不凹陷-0/凹陷-1 Hilum sunk: Not sunk-0/Sunk-1

38胚乳：厚-0/薄-1

Endosperm: Thick-0/Thin-1

39胚芽发育程度：不明显-0/明显-1

Level of plumule development: Unobvious-0/Obvious-1

40种皮明线：无-0/有-1

Light line on seed coat: Absent-0/Present-1

**种苗Seedling**

41子叶萌发：出土-0/留土-1

Cotyledon germination: Epigeal-0/Hypogeal-1

42上胚轴：伸长-0/短缩-1 Epicotyl: Elongate-0/Short-1

43先出叶叶型：单叶-0/羽状三出-1/偶数羽状具卷须或刺尖-2

Prophyll style: Simple-0/Ternately pinnate-1/Even-pinnately with tendril or thorn-2

44第2叶叶型：单叶-0/羽状三出-1/掌状-2/偶数羽状具卷须或刺尖-3

Style of second leaf: Simple-0/Ternately pinnate-1/Palm-2/Even-pinnately with tendril or thorn-3

哈尔滨师范大学博士学位论文

90

表7.3 东北豆科IRLC物种形态特征的编码矩阵

Table 7.3 Matrix of morphological character code of IRLC taxa of Leguminosae in Northeastern China

**属特征编码Character code**

| Gen. | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 20 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 30 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 40 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| As1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| As2 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| As3 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| As4 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| As5 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| As6 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| As7 | 1 | 2 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| As8 | 1 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Ca1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Ca2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Ca3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Ca4 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Ca5 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Ca6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Gl1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Gl2 | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Gu1 | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Gu2 | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| He1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| He2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| He3 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |

**续表 7.3 Continue table 7.3**

**属**

**特征编码Character code**

第 7 章

基于形态特征及 ITS 序列探讨东北豆科 IRLC 系统发育

91

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **Gen.** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | **8** | **9** | **10** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | **8** | **9** | **20** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | **8** | **9** | **30** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | **8** | **9** | **40** | **1** | **2** | **3** | **4** |
| **La1** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **La2** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **La3** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **La4** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **La5** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **La6** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **La7** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **La8** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **La9** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **Md1** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| **Md2** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| **Md3** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| **Me1** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| **Me2** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| **Me3** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| **Ox1** | 1 | 2 | 3 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| **Ox2** | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| **Ox3** | 1 | 2 | 3 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| **Ox4** | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| **Pi** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **Tr1** | 1 | 3 | 3 | 0 | 0 | 0 | 5 | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| **Tr2** | 1 | 4 | 3 | 0 | 0 | 0 | 5 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 |

**续表 7.3 Continue table 7.3**

**属**

**特征编码Character code**

哈尔滨师范大学博士学位论文

92

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **Gen.** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | **8** | **9** | **10** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | **8** | **9** | **20** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | **8** | **9** | **30** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | **8** | **9** | **40** | **1** | **2** | **3** | **4** |
| **Tr3** | 1 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| **Tr4** | 1 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| **Tr5** | 1 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| **Vi1** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **Vi2** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **Vi3** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **Vi4** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **Vi5** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **Vi6** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **Vi7** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |
| **Vi8** | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 3 |

# 第8章 讨论

## 8.1 东北豆科植物叶形态及其系统学价值

东北豆科植物除补骨脂属具单叶外，其余物种均具复叶，叶的形态（如叶着生方式、叶型、小叶数目）与前人[1]报道基本一致。叶型在一些族内是一致的，如岩黄耆族具奇数羽状复叶，菜豆族具羽状三出复叶。主成分分析表明，野豌豆族植物具叶轴末端特化成刺尖或卷须的偶数羽状复叶，可作为该族与其余族的划分依据。托叶是豆科植物重要的识别特征之一[20]，其形状变化多样[125, 126]。本研究显示野豌豆属有的物种托叶形状在不同植株上有差异，甚至同一植株的不同部位也会有所不同，如ft野豌豆植株下部托叶多为半箭头形，但上部可有狭披针形，因此我们认为这一特征不宜作为该属内物种分类的依据。豆科植物托叶质地为草质或干膜质，有的木质化成硬刺[5]，一些物种托叶与叶柄联合[127]。如车轴草属托叶既有草质，也有干膜质，第3主成分表明这一特征可作为该属内种的区分依据。

刺果甘草与甘草具鳞片状腺毛，虽然这一特征并不普遍存在于甘草属中[128]，但在东北豆科植物中，这一特征仍可作为该属的识别依据。张雪梅[129]指出豆科植物表皮细胞垂周壁分为平直、平直-弓形、浅波形至深波形，可作为种间划分依据。但本研究显示平直和弓形界限不明显，浅波形与深波形可发生在同一物种，故将前两者归为弓形，后两者统称为波形。由于这一特征在同属物种间有差异，如ft黧豆属的牧地ft黧豆上表皮为弓形，下表皮为波形，ft黧豆均为弓形，而三脉ft黧豆均为波形，因此可将其作为属内种的分类依据。鸡眼草属的长萼鸡眼草因小枝毛向上、花梗有毛，鸡眼草小枝毛向下、花梗无毛而分开[1]。我们发现前者叶两面均具气孔，而后者只分布于下表面，这一特征同样可以区分这两个物种。豆科植物同一叶片可具有多种类型的气孔[12, 130, 131]，如蔟毛黄耆亚属气孔多为无规则型，也有不等型[14]。我们经过多次重复观察，统计出各物种的主要气孔类型，如

ft黧豆属与野豌豆属均具无规则型和不等型气孔，但前者主要为不等型，而后者主要为无规则型。主要气孔类型在属内种间一致，可以作为属的分类依据。

Mehrabian等[16]报道黄耆属叶柄维管组织连续排列或几个维管束散生。本研究显示该属物种均具3个大维管束，散生排列。Zorić等[105]提出叶柄横切面轮廓与近轴面凹槽有无及深浅有关。我们发现横切面轮廓与维管组织的排列及厚角组织有

一定的相关性：横切面为圆形的物种，维管组织成连续排列，形成1个大维管束，

外侧无厚角组织，如合欢、槐；横切面成心形、戟形或弧形，维管束3或5个，散生排列，其外侧的皮层细胞形成厚角组织，如红车轴草、ft野豌豆。此外，维管束排列方式在多数属内是一致的，可作为属间的划分依据，如锦鸡儿属叶柄横切面轮廓为圆形，维管组织连续排列，主成分分析表明这些特征可作为该属与其余属的区分依据。而这些特征在棘豆属内种间却有差异，仅可用于区分该属种间关系。

## 8.2 东北豆科植物果实形态及其系统学价值

豆科植物荚果由单心皮发育而来[1]，发育过程呈先快后慢的趋势，荚果幼期果皮绿色，可进行光合作用[24, 25]。我们观察到树锦鸡儿荚果同样在初期生长迅速，而中、后期只见果皮逐渐隆起，但长度不再增加，随着果皮细胞内含物逐渐减少，颜色加深，成熟果皮呈褐色革质，不再进行光合作用。

前人[24, 26]将荚果的果皮分为外果皮、中果皮及内果皮，中果皮具维管束，内果皮由纤维组成。除胶质果皮外，本研究多数物种果皮为革质或膜质，同样分成这3部分，其中革质果皮的内果皮具多层交叉排列的纤维（如ft皂荚），但也有一些物种革质果皮同膜质果皮一样，内果皮只由石细胞组成而无纤维（如紫苜蓿）。果皮在成熟时常开裂，但开裂的原因却有所不同，如耀花豆因内果皮纤维收缩而导致果皮开裂，而*Swainsona novae-zelandiae*由于不同层的细胞收缩而开裂[26]。也有一些物种的果皮内因缺少交叉的厚壁组织，且两条缝线处具有两排木质化细胞组成的的封闭层使果皮不开裂[18]。决明果皮虽在两缝线处有分离组织存在，但果实成熟时仍不开裂[19]。我们发现一些不开裂的果皮（胶质果皮除外），在果实干燥时可在局部开裂，如决明、豇豆。因此我们认为，果皮缝线处具有分离组织是果皮开裂的结构基础，而纤维或不同层的细胞收缩是因果皮干燥所导致，应是导致其开裂的诱因。

荚果形态丰富多样，常作为豆科植物的分类依据[27, 28, 106]。本研究显示荚果形态在同属或同属下不同物种间具有较大差异，可作为东北豆科族下属或种间的划分依据。如野豌豆族的ft黧豆属和豌豆属具多粒种子，而野豌豆属具2~4粒种子，可作为属的区分依据。荚果特征在一些属内具有共性，如岩黄耆属果实分节、槐属果实呈串珠状，对属的识别具有重要价值。此外，果实特征在属下不同种间会有差异，如黄耆属的黄耆果皮膜质、单室，而华黄耆果皮革质、假两室；而有些物种荚果具有容易识别特征，如紫苜蓿的荚果螺旋状、含羞草缝线具长刺，这些

特征均可作为种的区分依据。棘豆属和黄耆属具有较近的亲缘关系[76-79]，两属划分依据除前者龙骨瓣具凸起外，果实隔膜的来源也有差别，前者来源于腹缝线，而后者来源于背缝线[126]。本研究同样观察到两属的隔膜来源具有差异，并通过果皮横切面结构更加清晰的证实了这一观点。

## 8.3 东北豆科植物种子形态及其系统学价值

前人[29, 30, 110, 132]指出多数豆科植物胚胎发育为柳叶菜型，我们研究显示含羞草胚胎发育同属这种类型。Guigard[110]和Narasimhachar[133]认为含羞草不具胚柄，

Lersten[30]进一步提出含羞草亚科除银合欢（*Leucaena leucocephala*）外，均没有胚柄。但本研究发现含羞草同银合欢的种子胚形成过程相似，也具有胚柄结构，只是分化较晚、发育程度低。合欢的胚柄分化方式与含羞草相同（未发表），为此，我们推断胚柄在豆科植物种子胚形成过程中应是普遍存在的，只是分化时间和发育程度在不同物种间具有较大差异。苏铁属（*Cycas*）、萱草属（*Hemerocallis*）及禾本科（Poaceae）植物具有胚根鞘，其来源常与胚柄有关[134-139]。本研究发现，含羞草成熟胚时期，胚柄残留的细胞参与胚根鞘形成，包围胚根，说明双子叶植物胚根鞘来源与裸子植物及单子叶植物的相似，都与胚柄有关。成熟种子是否具胚乳及其厚薄与胚柄发育程度有关[32]。菜豆具有发达的胚柄[30]，我们观察其成熟种子无胚乳，子叶肥厚，应是子叶通过发达的胚柄将胚乳内大量营养物质吸收并储存的结果。而含羞草胚柄发育程度低，子叶吸收胚乳营养的能力受到限制，成熟种子内留下较厚的胚乳，子叶呈片状。因此，我们认为胚乳丰富度与胚柄发育程度呈负相关。

含羞草种皮发育过程与豆科多数物种[110-115]基本一致，内珠被细胞被挤碎、消失，外珠被发育成种皮。王书运等[140]提出赤豆和豌豆种皮无柱状细胞层，绿豆种皮中也不易见到，但本研究发现3者均具有柱状细胞层。落花生种皮是豆科植物坚硬种皮中的一个特例，韩梅等[141]将落花生种皮分为细胞壁均不加厚的外表皮层和薄壁细胞层，张义君[47]认为这是其柱状细胞被薄膜代替的结果。我们同样发现落花生种皮为膜质，不木质化，没有栅栏层和柱状细胞层的分化。有学者[142-145]认为栅栏层的明线是真实存在的结构，是种子不透水的原因之一。也有学者认为明线的有无及是否明显可能与细胞壁厚度有关，只是一种光学现象[146, 147]。我们发现含羞草的明线是随着细胞壁逐渐增厚而产生的，明线外层的细胞壁相对更厚，因此我们支持明线是因栅栏层细胞壁木质化程度不同而产生的光学现象，并非独立的结构。闫冲等[148]提出种皮栅栏层的明线特征可以作为一些物种间的鉴别依据。

我们发现明线特征在部分族内具有一致性，如ft羊豆族、车轴草族及野豌豆族均有明线，而ft蚂蟥族、菜豆族、槐族等均不具有，因此可将其作为族间的划分依据。

种子及种脐形状常可作为豆科植物的分类依据[21-23, 118]，如ft羊豆族种子肾形、种脐圆形，菜豆族种子肾形、种脐椭圆形，可作为两族的区分依据。第1主成分

中，野豌豆族种子球形、具花纹、种脐线形且不凹陷可作为该族与其余3族的划

分依据。Taia[149]提出种皮颜色及光滑程度等特征可以作为车轴草族5属植物的分类依据，徐兴友等[117]也认为种皮颜色及花斑特征可以用来区分胡枝子属部分物种。但邹璞等[150]认为种皮颜色随种子成熟度不同而有变化，且张义君[45]认为豆科植物种皮颜色、光滑程度及花纹易受环境影响，只可作为鉴别种子的辅助特征。我们同样发现这些特征在种间会有很大的变化，可用于识别一些物种，但不宜作为种以上等级的分类依据。

依据花的形态特征，豆科植物被分为3亚科[1]。本研究中，云实亚科种子具闭合的侧生环或破裂线，含羞草亚科具U形侧生环，两亚科种脐均是小而不明显、位于顶端，且多具厚胚乳；蝶形花亚科无侧生环或破裂线（除甘草属外），种脐明显、位于侧面，多数物种只具薄胚乳或无胚乳，这些特征同样可以作为3亚科的划分依据，且可用于区分蝶形花亚科族及属间关系。De Candolle[151]将胚轴直立的云实亚科与含羞草亚科归为Rectembriae类群，而将胚轴弯曲的蝶形花亚科归为

Curvembriae类群。之后Corner[41]将胚轴直立物种的划为Mimosoid-Caesalpinioid类型，而弯曲的归为Pailionaceous类型。我们发现蝶形花亚科的落花生的胚根轴直立，与子叶成抱根型，与蝶形花亚科其余物种不同，应归入另外两个亚科所在的类型中。而朝鲜槐、苦参的胚轴虽然直立，但与子叶纵轴不平行，成折刀型，仍应归为蝶形花亚科所在的类型中。Oliveira[35]提出云实亚科植物种子的胚芽发育良好，非常明显，而Endo和Ohashi[50]认为蝶形花亚科的车轴草族、野豌豆族植物的胚芽较短，有些物种胚芽位于上胚轴内侧，不明显。我们不仅发现云实亚科胚芽发育良好，含羞草亚科及蝶形花亚科的菜豆族、槐族也是如此，且野豌豆族的胚芽也十分明显。ft羊豆族黄耆属胚芽不明显，但同族的锦鸡儿属胚芽可见初生叶的雏形，说明种子胚时期胚芽形态可在一定范围内作为亚科、族及属间的划分依据。

## 8.4 东北豆科植物种苗形态及其系统学价值

前人[134-139]研究表明苏铁属及单子叶植物具胚根鞘，在种子萌发时期对胚根的

生长起保护作用。本研究发现含羞草胚根鞘在胚根进一步伸长时破裂并凋亡，并在豆科植物金合欢（*Acacia farnesiana*）、银合欢、落花生等种子萌发时我们同样观察到这一现象，因而确认双子叶植物具有胚根鞘，其功能类似于根冠。

赵丽辉等[152]按照子叶节区理论，将大豆幼苗分成上胚轴苗区、子叶节区和下胚轴根区，王晓慧[153]研究野大豆幼苗形态也赞成这一观点。然而，黄俊哲[154]将刺槐（*Robinia pseudoacacia*）幼苗外部形态分为根-下胚轴-子叶和上胚轴苗两部分。杨菁和董忠民[155]提出双子叶植物初生维管组织在根-下胚轴-子叶中形成连续的系统，并完成了根与子叶叶迹间的过渡转变，上胚轴中维管组织则视为第二维管系统，与根之间没有维管组织的过渡和转变。本研究发现，种子萌发过程中，胚根最先突破种皮，下胚轴稍伸长，初生根形成完整根系。初生根维管组织经下胚轴过渡到子叶，无论子叶是否出土萌发，初生根-下胚轴-子叶均具有完整而独立的维管系统，与上胚轴之间没有必然联系，因此本研究支持将豆科植物种苗外部形态分为根-下胚轴-子叶和上胚轴苗两个部分。

种苗发育形态常可为植物系统学研究提供参考依据[59-64]。如第1主成分中，野豌豆族植物子叶留土萌发，且前两片叶均为具两片小叶的偶数羽状复叶，可作为该族的识别特征。叶能干等[57]，季祥彪和叶能干[58]将豆科植物幼苗类型归为蜡梅型、樱型和樟型。蜡梅型的子叶出土萌发，进行光合作用，初生叶常对生，之后对生或互生[57]，如本研究中的类型VI和VII中的鸡眼草属和胡枝子属。樱型的子叶出土或半出土萌发，可进行一定程度的光合作用，子叶具光合兼贮藏功能，真叶与蜡梅型相似[57]，东北豆科多数物种属于这一类型，如锦鸡儿属、菜豆属。樟型的子叶留土，具鳞形叶[57]，如类型XX的野豌豆族3属。Nemotol和Ohashi[121]将胡枝子属幼苗分为幼叶对生类型和互生类型，本研究显示胡枝子型为对生类型，而兴安胡枝子型为互生类型。甘草和刺果甘草位于不同的组[1]，前者第2叶叶型为单叶，而后者为羽状三出复叶，因而支持二者分属不同组。Rodrigues和Tozzi[55]对槐族3属9种植物种苗发育形态的研究表明，该族种苗发育形态多样，种间区别较大。我们的研究进一步证实了该族种苗具多种类型，如槐属具苦参型及槐型，马鞍树属的朝鲜槐第2叶叶型为单叶或三出复叶，在一定程度上支持了前人[68, 73]认为该族为复系类群的观点。Léonard[156]认为在一个“好”的属内，种苗应属同一类型，而属下种间存在差异的，说明该属可能不是一个自然类群。本研究的大豆属、苜蓿属等属内种苗类型一致，而菜豆属、胡枝子属等各具两种类型。黄耆属具4种类型，其中黄耆型与锦鸡儿属、岩黄耆属同型；达乌里黄耆型与米口袋属和棘豆属同型；背扁黄耆型与甘草属的刺果甘草型、苜蓿属及草木犀属同型；斜

茎黄耆型同甘草属的甘草型一致，因此，黄耆属、甘草属、胡枝子属、菜豆属及槐属应不是自然类群。

## 8.5 东北豆科植物系统学

云实亚科与含羞草亚科植物在东北地区自然分布极少，大部分物种集中于蝶形花亚科[5]。其中合萌族、紫穗槐族、菜豆族及补骨脂族多为栽培物种，而木蓝族、槐族及野决明族的物种数不多，剩余物种属于ft蚂蟥族和IRLC[5, 68]. ft蚂蟥族包含于广义菜豆族，与IRLC有一定的亲缘关系[68, 73]，本研究中将该族的鸡眼草属及胡枝子属作为探讨IRLC系统学的外系类群。

基于IRLC的4族植物形态特征的主成分分析与聚类分析结果基本一致，4棵树的拓扑结构有一致之处，也有一些差异。其中聚类树与NJ树相接近，而NJ树更符合现今被广泛接受的豆科系统学研究。从树状图上看，ft羊豆族与岩黄耆族关系较近，而车轴草族与野豌豆族关系更为紧密。甘草属隶属于ft羊豆族[1, 20]，是一个单系类群[68, 73]，但孟雷[75]认为该属不应归入ft羊豆族。本研究中，聚类分析表明甘草属与ft羊豆族其他属的关系较远，且ML和NJ分析将甘草属作为ft羊豆族剩余属与岩黄耆族组成的大分支的基础类群，支持将该属移出ft羊豆族，而BI树支持Hu等[157, 158]提出的将甘草属作为IRLC剩余物种的姊妹类群的观点。

黄耆属是被子植物第一大属，被认为是一个单系类群[74, 76-79, 159]，但属下的亚属并非单系[80]。原簇毛亚属的背扁组（Section *Phyllolobium*）、膨果组（Section

*Bibracteola*）等的一些物种从黄耆属中独立出来，成立膨果豆属，背扁黄耆更名为背扁膨果豆（*Phyllolobium chinense*）[1, 20]。本文中分子数据支持将背扁黄耆从黄耆属分出，虽然形态数据并未支持，但它们均表明传统分类学中的黄耆属不是一个单系类群。棘豆属为单系类群，与黄耆属的关系密切[77, 160]。本研究支持这一观点

（且支持率达到100 %）。棘豆属种间关系在NJ树与BI树中一致，但与ML树及聚类树却有所不同。线棘豆与另外3个物种处于不同的亚属[1, 5]，高静等[161]提出长白棘豆与砂珍棘豆的关系近缘，但只有ML树与之相接近，因此4个物种的种间关系仍需进一步研究。

锦鸡儿属原属于ft羊豆族的黄耆亚族（Subtribe Astragalinae）[1]，近年研究将其置于岩黄耆族[20, 68]。聚类树、ML树及BI树中，锦鸡儿属与黄耆属及棘豆属相距较远，而NJ树中该属与岩黄耆属（及米口袋属）置于同一个分支，因此我们支持将其放入岩黄耆族。Basiner[162]建立了ft竹子属（*Corethrodendron*），之后被作为岩黄耆属的木本组（Section *Fruticosa*）[1, 5, 163]，而近年又将其移出作为独立的属[20,

### 84, 164]。ft竹岩黄耆因生活习性为半灌木、龙骨瓣前下角成弓形弯曲、果实腹缝线

具沟槽而从岩黄耆属中分出，归入ft竹子属[20]。本研究中形态特征及分子数据均显示ft竹岩黄耆与另外两个物种关系较远，且获得很高的支持率，这在一定程度上支持了将ft竹子属独立的观点。聚类分析表明米口袋属两物种共同处于黄耆属中，但分子数据显示米口袋属与锦鸡儿属处在一个分支，支持Ahangarian等[82]提出米口袋属与锦鸡儿属共处于Chesneya-Caragana分支上作为Astragalean 和

Hedysaroid分支的基础类群的观点，同时也说明传统ft羊豆族为一个复系类群。米口袋属的两个物种因叶宽和花长有差异而分开[1, 5]，但后来被作为一个物种处理

[20]. 本研究中两物种SM系数达到1，说明形态特征极为相近，因此我们支持将两者作为同一物种的处理方法。

车轴草族为复系类群，其中车轴草属作为该族剩余属和野豌豆族的基础类群[85,

86, 165-167]。主成分分析与聚类分析均表明车轴草属和苜蓿属及草木犀属关系较远，

ML树及BI树将草木犀属作为基础类群，而NJ树支持将车轴草属作为两族的基础类群。基于3属间关系，支持车轴草族为复系类群。草木犀属与苜蓿属均为单系类群[85, 88]，分子数据支持这一观点，且均获得100 %的支持率，但形态特征不易划分两属关系。苜蓿属种间关系十分复杂[168, 169]，本研究中ML树与NJ树显示花苜蓿与紫苜蓿近缘，但自展值低于50 %，而花苜蓿与天蓝苜蓿具有更多相近的形态特征，且BI树中得到100 %的后验概率，因此我们认为，与紫苜蓿相比，花苜蓿与天蓝苜蓿的关系更近。

野豌豆族为一个单系类群[68]，本研究形态特征及分子数据均支持这一观点。如第1主成分中，叶（如叶轴末端具卷须或刺尖）、种子（如种子球形）、种苗发

育（如子叶留土萌发）形态特征在该族3属内具有共性。比较3属之间的关系，豌豆属与ft黧豆属关系更近[170]。聚类分析表明两者的SM系数接近0.88，且分子数据显示豌豆包含于ft黧豆属，与毛ft黧豆近缘，虽然支持率不高，但足以证明两者关系比野豌豆属更近。依据形态特征与分子数据，ft黧豆属与野豌豆属种间关系得到了不同的结果，差异较大，因此对两属种间关系划分仍需更进一步的研究。

## 8.6 对后续工作的设想

1. 目前对豆科植物发育形态学的研究只局限于个别物种，如胚柄、胚根鞘是否普遍存在，还需要更多物种提供证据。

2. 形态学的研究需要进一步完善，尤其在微形态方面仍需要更深入的研究。

3. 豆科植物系统发育的研究需要加入更多形态及结构特征，并需要提供更多序列信息，使系统发育树更加稳定可靠。

## 8.7 本研究创新之处

1. 首次提出胚柄在豆科植物种子发育过程中普遍存在。证明双子叶植物豆科也有胚根鞘存在，并揭示其来源与胚柄有关。

2. 系统地观察了种苗发育过程及解剖结构，归纳出东北豆科植物种苗的类型，并证明其系统学价值。

3. 将形态特征与分子数据相结合探讨东北豆科植物IRLC系统学。

结论

本文系统研究了东北豆科植物除花以外的生殖器官（果实、种子）及营养器官（叶、种苗）的形态及解剖特征，并证明这些特征对豆科系统学研究具有重要的价值。结合分子数据探讨了东北豆科类群间系统关系，为豆科系统发育研究提供依据。

1. 叶东北豆科植物除补骨脂具单叶外，均具复叶。托叶披针形、半箭头形，草质或干膜质，锦鸡儿属托叶早落或木质化成硬刺，是该属的识别特征之一。小叶卵形或椭圆形，先端尖或钝圆，基部钝圆形或楔形。多数物种的叶表面具单细胞非腺毛，丁状毛只见于花木蓝及黄耆属一些物种。也有一些物种具多细胞腺毛，头状（如菜豆族、野豌豆族）或鳞片状（甘草属特有）。毛状体类型可作为属的分类特征。叶表皮细胞垂周壁弓形或波形，常可作为种的划分依据。气孔无规则型、不等型及平列型。叶柄横切面为圆形、心形、戟形或弧形，圆形时维管组织多呈连续排列，形成一个大维管束，而其余类型具3、5或多个散生的大维管束。主要气孔类型及叶柄结构在多数属内一致，可作为属的分类依据。

2. 果实果实均为荚果，初期生长迅速，但果皮细胞基本不分化，中、后期果实长度不再增加，果皮逐渐分化成外果皮、中果皮（具维管束）及内果皮（具纤维或石细胞），开裂的果皮在缝线处产生分离组织。荚果卵形、圆筒形或镰刀形，淡黄色、褐色至黑色，基部具果颈，先端具喙。果皮革质或膜质，槐及补骨脂果皮为胶质。黄耆属与棘豆属一些物种果实膨胀，有的具隔膜，可作为两属及属下种的区分依据。鸡眼草属、胡枝子属果实具1粒种子，而多数物种具2~4粒或多粒，含羞草及岩黄耆属果实分节，每节具1粒种子，可用于区分属及种间关系。

3. 种子豆科植物种子胚形成过程中，胚柄应是普遍存在的，只是分化时期及发育程度不同。成熟胚时期残留的胚柄细胞参与胚根鞘形成。种皮由外珠被发育而来，成熟种皮分为栅栏层（或具明线）、柱状细胞层及海绵状细胞层，外具角质层。种子多为肾形，也有卵形，野豌豆族种子为球形，可作为该族物种的识别特征之一。云实亚科种脐位于顶端、圆点状，具破裂线或闭合侧生环，具厚胚乳，胚根轴直立；含羞草亚科与其相似，但无破裂线，且侧生环为U形；蝶形花亚科种脐位于侧面，圆形、椭圆形及线形，无侧生环或破裂线（除甘草属外），胚乳多为薄或无，胚根轴极少直立。这些特征既可作为3亚科的区分依据，也可用于划分族及属的系统关系。

4. 种苗种苗发育过程中，胚根最先突破种皮，胚根鞘破裂后脱落。下胚轴稍伸长，将胚根推入土壤深处，形成根系，子叶出土或留土萌发。多数物种的上胚轴伸长形成茎，而米口袋属、棘豆属及黄耆属一些物种的上胚轴不伸长，茎极短缩，可作为属及种的识别特征。根据维管系统将种苗外部形态分为根-下胚轴-子叶和上胚轴苗两个部分。出土萌发的子叶可进行光合作用（如含羞草），或仅进行短暂的光合作用（如落花生），而子叶留土萌发的种苗多具鳞形叶（如苦参），也可进行光合作用。先出叶单生或对生，单叶或复叶，第2叶多为复叶。依据种苗发育形态特征，将东北豆科植物种苗分为20种类型，多数属内种苗类型一致，但黄耆属、甘草属、胡枝子属、菜豆属及槐属不止一种，可将其作为属及种间的区分依据。

5. 东北豆科植物系统学东北豆科大部分物种归属于IRLC的ft羊豆族、岩黄耆族、车轴草族及野豌豆族。形态特征及分子数据的分析结果能够较好的反映出族及属间关系，但对种间关系划分不相一致。其中ft羊豆族与岩黄耆族关系紧密，而车轴草族与野豌豆族关系更近。ft羊豆族为复系类群，甘草属分出作为该族剩余属及岩黄耆族的基础类群（或成为IRLC的基础类群）。黄耆属、棘豆属与米口袋属形态特征相近，分子数据支持前两属的关系近，但将米口袋属与锦鸡儿属及岩黄耆属放于一个分支。分子数据将背扁黄耆从黄耆属分出，但形态学并未支持，而形态特征与分子数据均支持ft竹岩黄耆应从岩黄耆属分出。车轴草族为复系类群，苜蓿属与草木犀属关系密切，而车轴草属作为同族剩余属和野豌豆族的基础类群。野豌豆族为单系类群，得到了90 %以上的支持率，与野豌豆属相比，豌豆属与ft黧豆属关系更近，且分子数据将豌豆置于ft黧豆属分支中。

参考文献

[1] 中国科学院中国植物志编委会. 中国植物志第39~42卷. 北京: 科学出版社. 1988~1998.

[2] 吴国芳, 冯志坚, 马炜梁, 等. 植物学(第二版). 北京: 高等教育出版社. 1992, 268-272.

[3] 马炜梁, 王幼芳, 李宏庆. 植物学. 北京: 高等教育出版社. 2009, 302-307.

[4] 中国科学院植物研究所. 中国主要植物图说-豆科. 北京: 科学出版社. 1955.

[5] 傅沛云. 东北植物检索表(第二版). 北京: 科学出版社. 1995.

[6] Hare C. L. The Anatomy of the Petiole and Its Taxonnmic Value. Proceedings of the Linnean Society of London, 1943, 155: 223-229.

[7] Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons (Vol. 1). Oxford: Clarendon Press. 1950.

[8] Howard R. A. The Vascular Structure of the Petiole as a Taxonomic Character. Proceedings of the 15th International Horticultural Congress, Nice, 1958. Pergamon Press, 1962: 7-13.

[9] 逯永满. 新疆阿勒泰地区黄耆属和棘豆属分类及叶表皮特征研究. 乌鲁木齐: 新疆大学. 2010.

[10] Simola L. K. Comparative Studies on Number of Leaflets, Venation, and Epidermal Structure in the genus *Lathyrus*. Canadian Journal of Botany, 1968, 46(1): 71-84.

*[11]* Dogan M., Kence A., Tigin C. Numerical Taxonomic Study on Turkish *Lathyrus*(Leguminosae). Edinb. J. Bot., 1992, 49(3): 333-341.

[12] 陆嘉惠, 李学禹, 周玲玲, 等. 甘草属植物叶表皮特征及其系统学意义. 云南植物研究, 2005, 27(5): 525-533.

[13] 罗世孝, 张奠湘. 中国红豆属植物的叶表皮形态学. 热带亚热带植物学报, 2004, 12(4): 298-308.

[14] 康云, 张明理. 中国黄耆属簇毛黄耆亚属的叶表皮特征及其系统学意义. 植物研究, 2009, 29(1): 25-32.

[15] Ren B., Zhu X. Y., Jiang Y. C. Systematic Significance of Leaf Epidermis Features in *Apios* and *Cochlianthus* (Leguminosae). Acta Phytotaxonomica Sinica, 2007, 45(3): 274-284.

[16] Mehrabian A. R., Zarre S. H., Azizian D., *et al*. Petiole Anatomy in *Astragalus* Sect. Incani DC. (Fabaceae) in Iran (a phylogenetical approach). Iran Journal of Botany, 2007, 13(2): 138-145.

[17] 罗葆兴, 李煜祥, 温桂芳, 等. 花生荚果发育的形态解剖学研究. 作物学报, 1982, 8(4): 217-227.

[18] 候景贞. 白扁豆荚果形态发育过程的研究. 西北植物学报, 1986, 6(2): 127-132.

[19] 候景贞, 罗瑞新. 决明荚果发育过程的研究. 西北大学学报, 1988, 18(2): 79-85.

[20] Xu L. R., Chen D. Z., Zhu X. Y., *et al.* Flora of China, Volume 10. Beijing: Science Press. 2010.

[21] Gunn C. R. Fruits and Seeds of Genera in the Subfamily Mimosoideae (Fabaceae). U. S. Department of Agriculture. 1984.

[22] Gunn C. R. Fruits and Seeds of Genera in the Subfamily Caesalpinioideae (Fabaceae). Port Royal Springfield: U. S. Department of Agriculture. 1991.

[23] Kirkbride J. H., Gunn C. R., Weitzman A. L. Fruits and Seeds of Genera in the Subfamily Faboideae (Fabaceae). United States Department of Agriculture. 2003.

[24] Wang H. L., Grusak M. A. Structure and Development of *Medicago truncatula* Pod Wall and Seed Coat. Annals of Botany, 2005, 95: 737-747.

[25] Behl H. M., Tiagi B. Seed and Fruit Development in *Vigna*. Proc. India Acad. Sci. (Plant Sci.), 1980, 89(2): 143-149.

*[26]* Heenan P. B. Fruit Anatomy of *Clianthus puniceus* and *Swainsona novae-zelandiae*(Fabaceae-Galegeae). New Zealand Journal of Botany, 1997, 35: 1, 119-123.

[27] Mlronov E. M., Sokoloff D. D. A Carpological Study of *Eversmannia subspinosa* (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch. (Leguminosae, Hedysareae). Feddes Repertorium, 2000, 111(1-2): 1-8.

[28] Le Roux M. M., Van Wyk B. E., Boatwright J. S., *et al*. The Systematic Significance of Morphological and Anatomical Variation in Fruits of *Crotalaria* and Related Genera of Tribe Crotalarieae (Fabaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, 2011, 165(1): 84-106.

[29] Prakash N. Embryology of the Leguminosae. In: Stirton CH, ed(s). Advances in legume systematics: part 3. Kew, Royal Botanic Gardens. 1981, 241-278.

[30] Lersten N. R. Suspensors in Leguminosae. The Botanical Review, 1983, 49: 233-257.

[31] Johri B. M. Embryology of Angiosperms. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 1984.

[32] 胡适宜. 被子植物生殖生物学. 北京: 高等教育出版社. 2005.

*[33]* Izaguirre P., Mérola S., Beyhaut R. Seed Ontogeny in *Adesmia securigerifolia*(Fabaceae-Adesmieae). Nordic Journal of Botany, 1994, 14: 547-556.

*[34]* Sharma N. K., Sharma K. C. Development and Structure of Seed Coat in *Tephrosia*Pers. (Leguminosae). Feddes Repertorium, 1994, 105(5-6): 287-292.

*[35]* Oliveira D. M. T., Paiva E. A. S. Anatomy and Ontogeny of *Pterodon emarginatus*(Fabaceae: Faboideae) Seed. Brazilian Journal of Biology, 2005, 65(3): 483-494.

[36] De Pelegrin C. M. G., Valls J. F. M., De Araujo M. J. E. Pericarp Ontogenesis in Wild Species of *Arachis* L. (Leguminosae; Papilionoideae). Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2013, 208(2): 118-127.

[37] 韩雪梅, 屠骊珠. 沙冬青(*Ammopoptanthus mongolius* Maxim Cheng f.)种子发育的研究. 内蒙古大学学报(自然科学版), 1993, 24(1): 67-74.

[38] 胡小文, 武艳培, 王彦荣. 苦豆子种子休眠的形成及其解剖结构变化. 西北植物学报, 2009, 29(1): 16-21.

[39] 刘军, 卢萍. 红豆草和扁蓿豆种子种皮结构的比较研究. 内蒙古师范大学学报(自然科学汉文版), 2005, 34(3): 369-371.

[40] Kopooshian H. Seed Character Relationships in the Leguminosae. Retrospective Theses and Dissertations. 1963.

[41] Corner E. J. H. The Leguminosae Seed. Phytomorphology, 1951, 1: 117-150.

[42] Gunn C. R. Seeds of Leguminosae. In R. M. Polhill and P. H. Raven [eds.] Advances in Legume Systematics, Royal Botanic Gardens, Kew. 1981, Volume 2, 913-925.

[43] Gunn C. R. Seed Topography in the Fabaceae. Seed Science and Technology, 1981, 9: 737-757.

[44] 张义君. 豆科种子鉴别方法的研究I种子形状标准和图解. 种子, 1982, (4): 39-52.

[45] 张义君. 豆科种子鉴别方法的研究II种子的外部特征. 种子, 1983, (2): 12-16.

[46] 张义君. 豆科种子鉴别方法的研究III种子大小的测量和表示方法. 种子, 1984, (4): 32-35.

[47] 张义君, 周琦霞. 豆科种子鉴别方法的研究IV种子内部结构. 种子, 1986, (1):

14-17.

[48] 张义君. 野生大豆和栽培种大豆种子形态和种皮结构的比较研究. 种子, 1985, (4): 26-27.

[49] Al-Ghamdi F. A. Seed Morphology of Some Species of *Indigofera* (Fabaceae) from Saudi Arabia (Identification of species and systematic significance). American Journal of Plant Science, 2011, 2: 484-495.

[50] Endo Y., Ohashi H. Cladistic Analysis of Pphylogenetic Relationships among Tribes Cicereae, Trifolieae, and Vicieae (Leguminosae). American Journal of Botany, 1997, 84(4): 523-529.

[51] Endo Y., Ohashi H. The Features of Cotyledon Areoles in Leguminosae and Their Systemtic Utility. American Journal of Botany, 1998, 85(6): 753-759.

[52] ZorićL., Merkulov L., LukovićJ., *et al*. Comparative Seed Morphology of*Trifolium* L. Species (Fabaceae). Periodicum Biologorum, 2010, 112(3): 263-272.

[53] Compton R. H. An Investigation of the Seedling Structure in the Leguminosae. Journal of the Linnean Society of London, Botany, 1912, 41(279): 1-122.

[54] Hegde U., Tilak V. D. Anatomy of the Seedling of the Leguminosae-I. Proceedings: Plant Sciences, 1982, 91(4): 281-287.

[55] Rodrigues R. S., Tozzi A. M. G. de A. Systematic Relevance of Seedling Morphology in *Acosmium*, *Guianodendron*, and *Leptolobium* (Leguminosae, Papilionoideae). Brittonia, 2008, 60(3): 287-296.

[56] 叶能干. 植物幼苗的形态. 植物学通报, 1985, 3(4): 7-12.

[57] 叶能干, 季强彪, 廖海民, 等. 种子植物幼苗形态学. 贵阳: 贵州科技出版社. 2002.

[58] 季祥彪, 叶能干. 双子叶植物幼苗类型及其可能的演化关系. 植物分类学报, 2003, 41(5): 447-464.

[59] Gates R. R. Epigeal Germination in the Leguminosae. Botanical Gazette, 1951, 113(2): 151-157.

[60] Oliveira D. M. T. Morfologia Comparada de Plântulas e Plantas Jovens de Leguminosas Arbóreas Nativas: Espécies de Phaseoleae, Sophoreae, Swartzieae e Tephrosieae. Revista Brasileira de Botânica, 2001, 24: 85-97.

[61] Vogel E. F. Seedling of Dicotyledons. Washigton: Centre for Agricultural Publishing and Documentation. 1980.

[62] Guerra M. E. D. C., Filho S. M., Gallão M. I. Seed, Seedlings and Germination Morphology of *Copaifera langsdorfii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae). Cerne, Lavras, 2006, 12(4): 322-328.

[63] Félix-da-Silva M. M., Bastos M. D. N. D. C., Gurgel E. S. C. Taxonomic and Morphological Aspects of the Germination and Seedling of *Peltogyne venosa* subsp. *densiflora* (Spruce ex Benth.) M. F. Silva (Leguminosae-Caesalpinioideae). Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi. Cienc. Nat., Belém, 2009, 4(3): 291-302.

[64] 张义君. 豆科种子鉴别方法的研究V幼苗鉴别. 种子, 1987, 4: 1-4.

[65] Ye N. G. Studies on the Seedling Types of Dicotyledonous Plants. Phytologia, 1983, 54(3): 161-189.

[66] Nozzolillo C. Seedling Morphology and Anatomy of Eight *Cicer* Species and Their Taxonomic Value. Canadian Journal of Botany, 1985, 63: 1-6.

[67] APG IV. An Update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the Orders and Families of Flowering Plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society, 2016, 1-20.

[68] LPWG-Legume Phylogeny Working Group. Legume Phylogeny and Classification in the 21st century: Progress, Prospects and Lessons for Other Species-rich Clades. Taxon, 2013, 62: 217-248.

[69] Stevens P. F. Apweb: [www.](http://www/) mobot. org/MOBOT/research. Apweb, 2016.

[70] Pennington R. T., Klitgaard B. B., Ireland H., *et al*. New Insights into Floral Evolution and Basal Papilionoideae from Molecular Phylogenies. Advances in Legume Systematics, Part 9, 2000, 233-248.

[71] Lavin M., Herendeen P. S., Wojciechowski M. F. Evolutionary Rates Analysis of Leguminosae Implicates a Rapid Diversification of Lineages during the Tertiary Emergence. Systematic Biology, 2005, 54: 575-594.

[72] Pennington R. T., Lavin M., Ireland H., *et al*. Phylogenetic Relationships of Aasal Papilionoid Legumes Based upon Sequences of the Chloroplast *trn*L intron. Systematic Botany, 2001, 26(3): 537-556.

[73] Lewis G., Schrire B., Mackinder B., *et al.* Legumes of the World. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond. 2005.

[74] Wojciechowski M. F., Sanderson M. J., Steele K. P., *et al.* Molecular Phylogeny of the" temperate herbaceous tribes" of Papilionoid Legumes: A supertree Approach.

In Herendeen P. S., Bruneau A. (eds), Advances in Legume Systematics, Part 9. Royal Botanic Gardens, Kew. 2000, 277-298.

*[75]* 孟雷. 甘草属(*Glycyrrhiza* L.)的系统学研究-兼论与假甘草属(*Glycyrrhizopsis*Boiss. & Bal.)的关系. 北京: 中国科学院植物研究所. 2005.

[76] Wojciechowski M. F., Sanderson M. J., Hu J. M., *et al*. Evidence on the Monophyly of *Astragalus* (Fabaceae) and Its Major Subgroups Based on Nuclear Ribosomal DNA ITS and Chloroplast DNA *trn*L Intron Data. Systematic Botany, 1999, 24: 409-437.

[77] Wojciechowski M. F. *Astragalus* (Fabaceae): A molecular Phylogenetic Perspective. Brittonia, 2005, 57(4): 382-396.

[78] Scherson R. A., Choi H. K., Cook D. R., *et al*. Phylogenetics of New World *Astragalus*: Screening of Novel Nuclear Loci for the Reconstruction of Phylogenies at Low Taxonomic Levels. Brittonia, 2005, 57: 354-366.

[79] Scherson R. A., Vidal R., Sanderson M. J. Phylogeny, Biogeography and Rates of Diversification of New World *Astragalus* (Leguminosae) with an Emphasis on South American radiations. American Journal of Botany, 2008, 95: 1030-1039.

[80] Osaloo S. K., Maassoumi A. A., Murakami N. Molecular Systematics of the Genus *Astragalus* L. (Fabaceae): Phylogenetic Analyses of Nuclear Ribosomal DNA Internal Transcribed Spacers and Choroplast Gene *ndh*F Sequences. Plant Systematics and Evolution, 2003, 242: 1-32.

[81] Khodaverdi M., Movafeghi A., Dadpour M. R., *et al*. Comparative Study of Floral Development in *Onobrychis melanotricha*, *Hedysarum varium* and *Alhagi persarum* (Leguminosae: Papilionoideae: Hedysareae). Flora, 2014, 209: 23-33.

[82] Ahangarian S., Osaloo S. K., Maassoumi A. A. Molecular Phylogeny of the Tribe Hedysareae with Special Reference to *Onobrychis* (Fabaceae) as Inferred from nrDNA ITS Sequences. Iranian Journal of Botany, 2007, 13(2): 64-74.

[83] Amirahmadi A., Osaloo S. K., Moein F. Molecular Systematics of the Tribe Hedysareae (Fabaceae) Based on nrDNA ITS and Plastid *trn*L-F and *mat*K Sequences. Plant Systematics and Evolution, 2014, 300(4): 729-747.

[84] Duan L., Wen J., Yang X., *et al*. Phylogeny of *Hedysarum* and Tribe Hedysareae (Leguminosae: Papilionoideae) Inferred from Sequence Data of ITS, *mat*K, *trn*L-F and *psb*A-*trn*H. Taxon, 2015, 64(1): 49-64.

[85] Gazara M., Kamel W., Haider A. Cladistic Analysis of the Genera: *Trifolium*, *Trigonella* and *Melilotus* (Fabaceae: Papilionaceae) in Egypt. Proceedings of the First International Conference (Egyptian British Biological Society), 2001, 3: 161-170.

[86] Steele K. P., Yang L., Sabir M., *et al*. Phylogenetic Relationships of the Tribes Trifolieae and Vicieae (Fabaceae) Using Sequences of Mendel's Stem Length Gene. Le. Department, American Journal of Botany, 1997, 84(10): 1407-1419.

[87] Bena G. Molecular Phylogeny Supports the Morphologically Based Taxonomic Transfer of the" medicagoid" *Trigonella* Species to the Genus *Medicago* L. Plant Systematics and Evolution, 2001, 229(3-4): 217-236.

[88] Steele K. P., Ickert-Bond S. M., Zarre S., *et al.* Phylogeny and Character Evolution in *Medicago* (Leguminosae): Evidence from Plastid *trn*K/*mat*K and Nuclear *GA3ox1* Sequences. American Journal of Botany, 2010, 97: 1142-1155.

[89] Schaefer H., Hechenleitner P., Guerra A. S., *et al*. Systematics, Biogeography, and Chararcter Evolution of the Legume Tribe Fabeae with Special Focus on the Middle-Atlantic Island Lineages. BMC Evolutionary Biology, 2012, 12: 250.

[90] 李正理. 植物制片技术. 北京: 人民教育出版社. 1978.

[91] Feder N., O' Brien T. P. Plant Microtechnique: Some Principles and New Methods. American Journal of Botany, 1968, 55(1): 123-142.

[92] 徐是雄. 植物材料的薄切片超薄切片技术. 北京: 北京大学出版社. 1981.

[93] Porebski S., Bailey L. G., Baum B. R. Modification of a CTAB DNA Extraction Protocol for Plants Containing High Polysaccharide and Polyphenol Components. Plant Molecular Biology Reporter, 1997, 15(1): 8-15.

[94] 王建波, 张文驹, 陈家宽. 核rDNA的ITS序列在被子植物系统与进化研究中的应用. 植物分类学报, 1999, 37(4): 407-416.

[95] 徐克学. 生物数学. 北京: 科学出版社. 1999.

[96] Rohlf F. J. NTSYS-pc. Version 2.10e. Applied Biostatistics Inc. New York. 2000.

[97] Mantel N. A. The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. Cancer Research, 1967, 27: 209-220.

[98] Tamura K., Stecher G., Peterson D., *et al*. MEGA 6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. Molecular Biology and Evolution, 2013, 30: 2725-2729.

[99] Posada D., Crandall K. A. Modeltest: Testing the Model of DNA Substitution. Bioinformatics, 1998, 14: 817-818.

[100] Ronquist F., Huelsenbeck J. P. MrBayes 3: Bayesian Phylogenetic Inference under Mixed Models. Bioinformatics, 2003, 19: 1572-1574.

[101] Page D. M. TreeView Win32 Version 1.6.6. 2001. http: // taxonomy. zoology. gla. ac. uk/rod/rod. html/.

[102] 史传奇, 刘玫, 王臣, 等. 东北野豌豆族植物叶形态结构的研究及其分类学意义. 草业学报, 2014, 23(6): 157-166.

[103] 史传奇, 刘玫, 王臣. 东北豆科ft羊豆族4属植物叶形态特征及数量分类学研究. 草业学报, 2015, 24(5): 180-189.

[104] Zorić L., Merkulov L., Lukovic J., *et al*. Leaf Epidermal Characteristics of*Trifolium* L. Species from Serbia and Montenegro. Flora, 2009, 204(3): 198-209.

[105] ZorićL., Merknlow L., Lukovic J., *et al*. Comparative Analysis of Qualitative Anatomical Characters of *Trifolium* L. (Fabaceae) and Their Taxonomic Implications: Preliminary Results. Plant Systematics and Evolution, 2012, 298(1): 205-219.

[106] Leite V. G.., Marquiafável F. S., Morsed D. de P., *et al*. Fruit Anatomy of Neotropical Species of *Indigofera* (Leguminosae, Papilionoideae) with Functional and Taxonomic Implications. Journal of the Torrey Botanical Society, 2009, 136(2): 203-211.

[107] Freitas D. M., Reis A., Bortoluzzi R. L. C., *et al*. Morphological and Micro- morphological Characteristics of *Desmodium* Fruits (Leguminosae: Papilionoideae). Revista de Biologia Tropical, 2014, 62(4): 1597-1608.

[108] 史刚荣. 膜荚黄芪的胚胎学研究. 淮北煤师院学报, 2003, 24(1): 28-34.

[109] 李慧蓉, 田国伟, 申家恒. 大豆胚胎学研究. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 1990, 6(3): 61-70.

[110] Guignard M. L. Recherches d'embryologie Végétale Comparée. 1st Memoire: Legumineuses. Ann. Sci. Nat. Bot. serie VI, 1881, 12: 5-166.

[111] Riahi M., Zarre S. Seed Development in *Astragalus cemerinus* and *A. ruscifolius* (Fabaceae), and Its Systematic Implications. Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica, 2009, 51(1): 111-117.

[112] Riahi M., Zarre S., Chehregani A., *et al*. Seed Development in Two Species of

Medifixed Hairy *Astragalus* (Fabaceae). Flora, 2003, 198: 211-219.

[113] 申瑞田, 高瑞岩. 红小豆胚胎学研究: III 胚的发育. 河北农业大学学报, 1989, 12(2): 124-127.

[114] 单憬岗, 张义, 耿世磊. 豆科两型豆地上、地下花的比较胚胎学研究. 北京大学学报(自然科学版), 2009, 45(3): 395-401.

[115] 高荣岐, 席湘媛. 长豇豆种皮和种脐的发育. 西北植物学报, 1993, 13(4): 277-281.

[116] 徐亮, 李建东, 殷萍萍, 等. 野生大豆种皮形态结构和萌发特性的研究. 大豆科学, 2009, 28(4): 642-646.

[117] 徐兴友, 李顺才, 孟宪东, 等. 四种胡枝子属饲用植物荚果与种子特征. 种子, 2005, 24(8): 67-68.

[118] Lersten N. R., Gunn C. R. Testa Characters In Tribe Vicieae, with Notes About Tribes Abreae, Cicereae, and Trifolieae (Fabaceae). United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service. 1982.

[119] 胡正海, 植物解剖学. 北京: 高等教育出版社. 2010.

[120] Nozzolillo C. Identification of *Vicia* Seedlings. Canadian Journal of Botany, 1977, 55: 2439-2462.

[121] Nemotol T., Ohashi H. Seedling Morphology of *Lespedeza* (Leguminosae). Journal of Plant Research, 1993, 106(2): 121-128.

[122] Dizkirici A., Ekici M., Kaya Z. Comparative Molecular Phylogenetics of *Astragalus* L. Sections from Turkey with New World *Astragalus* Species Using nrDNA ITS Sequences. Plant systematics and evolution, 2014, 300(1): 163-175.

[123] 康红梅, 白娟, 陈康, 等. 从ITS序列探讨锦鸡儿属(*Caragana* Fabr.)植物系统关系. 西南农业学报, 2011, 24(3): 1099-1103.

[124] 兰芙蓉. 基于ITS序列和*trn*L-F序列探讨中国岩黄耆属植物的系统学关系. 杨凌: 西北农林科技大学. 2011.

[125] 夏振岱. 中国野豌豆属的分类研究. 植物分类学报, 1996, 34(4): 421-433.

[126] 辽宁省林业土壤研究所. 东北草本植物志: 第五卷. 北京: 科学出版社. 1976.

[127] 刘丽, 赵一之. 内蒙古棘豆属植物分支分类的初步探讨. 内蒙古大学学报(自然科学版), 1996, 27(1): 72-82.

[128] 冯元忠, 闫平. 甘草属植物叶表面气孔类型的观察. 石河子农学院学报, 1995, 29(1): 1-4.

[129] 张雪梅. 豆科五种植物叶表皮微观形态研究. 黑龙江农业科学, 2011, 8: 57-58.

[130] 萨仁, 苏德毕力格, 陈家瑞. 黄华属植物叶表皮特征及其生物学意义. 草地学报, 2000, 8(1): 65-76.

[131] 萨仁, 陈家瑞. 豆科黄华属植物种子表面特征的研究. 植物分类学报, 2000, 38(6): 582-587.

[132] Johansen D. A. Plant Embryology. Chronica Botanica, Waltham, Mass. 1950.

[133] Narasimhachar S. G. An Embryological Study of *Mimosa pudica* Linn. Proceedings of Indian Academy of Sciences-Section B, Springer India, 1951. 33(4): 192-198.

[134] Sargant E., Arber A. The Comparative Morphology of the Embryo and Seedling in the Gramineae. Annals of Botany, 1915, (2): 161-222.

[135] Avery G. S. Comparative Anatomy and Morphology of Embryos and Seedlings of Maize, Oats, and Wheat. Botanical Gazette, 1930. 89(1): 1-39.

[136] Sargent J. A., Osborne D. J. A Comparative Study of the Fine Structure of Coleorhiza and Root Cells during the Early Hours of Germination of Rye Embryos. Protoplasma, 1980, 104: 91-103.

[137] Zhang X. X., Liu M., Wang M. Y., *et al*. Developmental and Morphological Study of the Coleorhizae in *Hemerocallis* (Liliaceae). Pakistan Journal of Botany, 2013, 45(5): 1673-1676.

[138] Pant D. D., Sing R. Unusual Orthotropous Germination in Seeds of *Cycas rumhii* Miq. and the Morphological Nature of Cycad Coleorhiza. Plant Science Bulletin, 1991, 2: 9-14.

[139] Robbertse H. P. J., Grobbelaar N., Du Toit E. Origin of the Coleorhiza in Cycad Seedlings and Its Structural Homology with that of the Poaceae. The Botanical Review, 2011, 77(1): 1-10.

[140] 王书运, 孙京田, 谢英渤. 几种豆科植物种皮结构及元素分析. 广西大学学报(自然科学版), 1993, 18, 增刊: 111-114.

[141] 韩梅, 樊绍钵, 杨利民, 等. 落花生、扁豆、黑大豆、绿豆和豇豆的生药学显微鉴定. 吉林农业大学学报, 1992, 14(4): 30-33.

[142] Esau K. Plant Anatomy. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons Inc., 1965: 339-340. 143 Bhalla P. L., Slattery H. D. Callose Deposits Make Clover Seeds Impermeable toWater. Annals of Botany, 1984, 53(1): 125-128.

[144] Rangaswamy N. S., Nandakumar L. Correlative Studies on Seed Coat Structure,

Chemical Composition, and Impermeability in the Legume *Rhynchosia minima*. Botanical Gazette, 1985: 501-509.

[145] Valenti G. S., Ferrando C. M., Modenesi P. Structural and Histochemical Features of *Stylosanthes scabra* (Leguminosae: Papilionoideae) Seed Coat as Related to Water Entry. Canadian Journal of Botany, 1993, 71: 834-839.

[146] Harris W. M. On the Development of Macrosclereids in Seed Coats of *Pisum sativum* L. American Journal of Botany, 1983: 1528-1535.

[147] 姜华, 唐佩华, 郭仲琛. 田菁种皮的结构及其与透性的关系. 植物学报, 1992, 34(3): 197-202.

[148] 闫冲, 刘红菊, 赵丽丽. 黄芪及其混淆品种子的种皮组织结构鉴定. 海峡药学, 2007, 19(4): 55-56.

[149] Taia W. K. Tribe *Trifolieae*: Evidence from Seed Characters. Pakistan Journal of Biological Sciences, 2004, 7(7): 1287-1302.

[150] 邹璞, 廖景平, 张奠湘. 羊蹄甲属植物种子表面微形态观察. 广西植物, 2008, 28(1): 24-32.

[151] De Candolle. Memoires. Sur la Famille des Legumineuses. 1825, 15 menones: 515.

[152] 赵丽辉, 王立军, 谷颐. 大豆幼苗初生维管系统的解剖学研究. 吉林农业大学学报, 1998, 20(1): 42-45.

[153] 王晓慧. 野生大豆幼苗初生维管系统的解剖学研究. 长春: 东北师范大学. 2008.

[154] 黄俊哲, 古松, 黄雅楠, 等. 刺槐幼苗根茎过渡区初生维管组织的观察. 热带亚热带植物学报, 2007, 15(3): 219-223.

[155] 杨菁, 董忠民. 双子叶植物出土幼苗根茎转变区微管组织发育动态. 西北植物学报, 2003, 23(7): 1111-1115.

[156] Léonard J. Genera des Cynometreae et des *Amberstieae africaines*, Esai de Blastogenie Appliquéa la Systematique. Mem. Acad. Roy. Belg. Classe des Sci, 1957, 30(2): 1-312.

[157] Hu J. M., Lavin M., Wojciechowshi M. F., *et al*. Phylogenetic Systematics of the Tribe Millettieae (Leguminosae) Based on Chloroplast *trn*K/*mat*K Sequences and Its Implications for Evolutionary Patterns in Papilionoideae. American Journal of Botany, 2000, 87(3): 418-430.

[158] Hu J. M., Lavin M., Wojciechowshi M. F., *et al*. Phylogenetic Analysis of Nuclear

Ribosomal ITS/5.8S Sequences in the Tribe Millettieae (Fabaceae): *Poecilanthe*-*Cyclolobium*, the Core Millettieae, and the *Collerya* group. Systematic Botany, 2002, 27(4): 722-733.

[159] Kazempour O. S., Maassoumi A. A., Murakami N. Molecular Systematics of the Old World *Astragalus* (Fabaceae) as inferred from nrDNA ITS sequence data. Brittonia, 2005, 57: 367-381.

[160] 李云霞, 兰芙蓉, 常朝阳, 等. 基于ITS和*trn*L-F序列的青藏高原棘豆属植物分子系统学研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2011, 39(11): 187-193.

[161] 高静, 卢萍, 王金妞, 等. 基于5.8SrDNA/ITS序列的几种内蒙古棘豆属植物分子系统学研究. 华北农学报, 2009, 24(6): 168-173.

[162] Basiner T. F. J. Enumeratio Monographica Specierum Generis Hedysari. Mém Acad Imp. Sci. St. Pétersbourg, 1845, 6: 45-97.

*[163]* Fedtschenko B. A. Generis Hedysari revisio. Acta Horti Petrop, 1902, 19: 183-342. 164 Choi B. H., Ohashi H. Generic Criteria and an Infrageneric System for *Hedysarum*and Related Genera (Papilionoideae-Leguminosae). Taxon, 2003, 52(3): 567-576.

[165] Ellison N. W., Liston A., Steiner J. J., *et al*. Molecular Phylogenetics of the Clover Genus (*Trifolium*-Leguminosae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 2006, 39(3): 688-705.

[166] Steele K. P., Wojciechowski M. F. Phylogenetic Analyses of Tribes Trifolieae and Vicieae, Based on Sequences of the Plastid Gene *mat*K (Papilionoideae: Leguminosae). Advances in Legume Systematics, 2003, part 10, 355-370.

[167] Wojciechowski M. F., Lavin M., Sanderson M. J. A Phylogeny of Legumes (Leguminosae) Based on Analysis of the Plastid *mat*K Gene Resolves Many Well-supported Subclades within the Family. American Journal of Botany, 2004, 91: 1846-1862.

[168] Small E., Jomphe M. A Synopsis of the Genus *Medicago* (Leguminosae). Canadian Journal of Botany, 1989, 67(11): 3260-3294.

[169] Maureira-Butler I. J., Pfeil B. E., Muangprom A., *et al.* The Reticulate History of*Medicago* (Fabaceae). Systematic Biology, 2008, 57(3): 466-482.

[170] Kenicer G. J., Kajita T., Pennington R. T., *et al*. Systematics and Biogeography of *Lathyrus* (Leguminosae) Based on Internal Transcribed Spacer and cpDNA Sequence Data. American Journal of Botany, 2005, 92(7): 1199-1209.

## 攻读博士学位发表的学术论文

[1]. **C. Q. Shi**, M. Liu, X. X. Zhang, X. Y. Cheng, C. Wang. Developmental and Morphological Studies of the Suspensor and Coleorhizae in Some Taxa of the Subfamily Mimosoideae (Fabaceae). Pakistan Journal of Botany. 2015, 47(1): 341-345.

[2]. **史传奇**, 刘玫, 王臣, 张欣欣, 程薪宇. 东北野豌豆族植物叶形态结构的研究及其分类学意义. 草业学报. 2014, 23(6): 157-166.

[3]. **史传奇**, 刘玫, 王臣. 东北豆科ft羊豆族4属植物叶形态特征及数量分类学研究. 草业学报. 2015, 24(5): 182-189.

[4]. **史传奇**, 刘玫, 程薪宇. 含羞草(*Mimosa pudica*)胚后及种苗发育形态学研究. 中国植物学会八十周年年会. 论文摘要汇编. 南昌, 江西高校出版社, 2013, 76.



致谢

本文是在导师刘玫教授的精心指导下完成的，从论文选题、实验设计到具体的实验指导，再到论文的撰写及修改，倾注了导师巨大的心血。是导师孜孜不倦的教诲将我带入了科研领域，是导师兢兢业业的指导，使我感受到科学研究的无穷乐趣。感谢四年来导师对我无微不至的帮助，不仅培养了我的实验操作技能、撰写论文的方法，更多的是教会了我做人和做学问的道理，愿恩师身体健康，桃李满园。

在此，也要特别感谢刘鸣远先生和王臣老师多年来给予我的关心和帮助，两位老师治学严谨的作风及渊博的知识使我受益匪浅，平易近人的性格和积极乐观的态度深深的感染着我，愿两位老师健康快乐。

同时，感谢遗传学专业的李集临先生、郭长虹老师、郭东林老师、王晓萍老师、束永俊老师和白琰老师在实验方法及论文撰写方面给予的指导，是遗传学专业提供了这个平台，使我迈向新的阶段，愿各位老师工作顺利。

感谢师姐张欣欣，师兄孙阎、程薪宇，同学张卫东、张金波、刘凤岐、刘佳莉、刘佳明。我们一起研究实验方法、讨论文献的场景历历在目，是你们让我的学习生活更加丰富多彩，因为你们的陪伴让我在学习与生活中从未孤单寂寞，希望未来的日子里我们共同进步。

感谢我的父母，正是因为你们的不断鼓励与支持让我的学习生涯又有了一个完满的结局，是你们无私的关爱和无悔的付出陪伴我一直坚定的走下来，未来的生活中我会更加努力，以求用最好的方式回报我挚爱的亲人们。

史传奇

2016年6 月