doi:10.7606/j.issn.1000-4025.2020.06.0997



http://xbzwxb. alljournal. net

中国特有属藤山柳属(猕猴桃科)植物的 叶表皮形态及其分类学意义

杨晨璇^{1, 2},李楚然¹,李 璐^{1*},陈 丽²,罗 艳³

(1 西南林业大学 生物多样性保护学院,昆明 650224;2 中国科学院 昆明植物研究所 东亚植物多样性与生物地理学重点实验 室,昆明 650201;3 中国科学院 西双版纳热带植物园 园林园艺部,云南勐腊 666303)

摘 要:由于形态特征变异和地理分布区域存在重叠,中国特有属藤山柳属(猕猴桃科)的物种划分问题长期以来 存在争议,曾被分为 20 种或修订为含 1 种 4 个亚种的单型属。该研究选取了在形态和地理分布上有代表性的 29 个居群的 184 份标本,利用光学显微镜和扫描电镜观察了叶表皮形态和微形态特征,以探讨它们的分类学意义。 结果表明:(1)藤山柳属植物叶表皮毛被的形态和微形态特征有 3 类,即光滑 短柱状毛、刚毛 长柱状毛/长刺毛、绒 毛-单列多细胞毛,且这些特征在居群间差异明显,并各具明显的地理分布格局,支持把藤山柳属分为 3 类,即光滑 类、刚毛类和绒毛类。(2)3 类藤山柳植物在个别居群表现出部分同域分布现象,在峨眉山不同海拔高度的 3 个居 群存在垂直地带性分布特点。(3)藤山柳属植物叶表皮的其他形态特征,如不规则型表皮细胞、6 类气孔器、叶表皮 初级蜡质纹饰以网状隆起为主,伴随着 2 ~ 4 类次级纹饰,在居群间变化多样等均没有明显的分类学意义。(4)由 于具有相同的叶表皮形态特征和地理分布,建议把繁花藤山柳合并到绒毛藤山柳,故支持藤山柳属是 1 个正处于 分化进程中的单型属,包括 1 个种 3 个亚种。

关键词:猕猴桃科;藤山柳属;叶表皮形态学;毛被;分类学 中图分类号:Q944.56;Q949.758.2 文献标志码:A

Leaf Epidermis Morphology of the Chinese Endemic Genus Clematoclethra (Actinidiaceae) and Its Taxonomic Significance

YANG Chenxuan^{1, 2}, LI Churan¹, LI Lu^{1*}, CHEN Li², LUO Yan³

(1 Department of Biodiversity Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2 Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China; 3 Department of Horticulture and Gardening, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract: Species delimitation of the Chinese endemic genus *Clematoclethra* (Actinidiaceae) has been greatly controversial due to overlapping variations of morphological features and distribution. It was classified into 20 species or treated as a monotypic genus containing 1 species with 4 subspecies. In this study, leaf epidermal morphology of 184 specimens from 29 populations covering its distribution were investigated using light microscope and scanning electron microscope (SEM) in order to provide some clues to its taxonomy. The results indicated that: (1) the leaf trichomes morphology of genus *Clematoclethra* varied greatly

收稿日期:2020-02-08;修改稿收到日期:2020-05-28

基金项目:国家自然科学基金(31260045)

作者简介:杨晨璇(1989一),女,博士研究生,从事植物系统与进化研究。E-mail;yangchenxuan@mail.kib.ac.cn

^{*}通信作者:李 璐,博士,副研究员,从事植物系统与进化研究。E-mail:lilusaraca@foxmail.com

which were grouped into three types (the glabrous type with few short pillar hairs, the setose type with long pillar/stab hairs, the woolly type with the uniserate hairs). And due to the obvious variation of leaf trichomes among the populations, members of *Clematoclethra* should be classified into three groups (the glabrous group, the setose group, and the wooly group) with a disjunctive geographically distribution. (2) Additionally, the three groups of *Clematoclethra* also appeared to be distributed partially with a sympatric pattern in several populations and with a vertical geographically one in 3 populations at different altitudes in Emei Mountain. (3) The other characters of leaf epidermis of *Clematoclethra*, such as the irregular epidermal cells, 6 types of stomata, reticulum waxy sculptures with 2-4 types of secondary waxy sculptures, commonly and randomly observed in all populations, might have no taxonomic significance. (4) Based on the shared features of leaf epidermis and overlapping distribution, it was suggested that *C. scandens* subsp. *hemsleyi* might be grouped into *C. scandens* subsp. *tomentella*. Therefore, it was supported that *Clematoclethra* should be treated as a monotypic genus of ongoing speciation, containing 1 species with 3 subspecies.

Key words: Actinidiaceae; Clematoclethra; leaf morphology; trichomes; taxonomy

中国特有属藤山柳属(Clematoclethra Maxim.)隶属于猕猴桃科(Actinidiaceae),主要分布于 中国横断山脉以东,向东经鄂西延伸至豫西,在南界 零星分布于黔东北和桂东北地区[1]。藤山柳属为多 年生木质落叶藤本,花小、白色,雄蕊有 10 枚,明显 区别于猕猴桃科具有雄蕊群的其余 2 个属,即猕猴 桃属 (Actinidia Lindl.) 和水东哥属 (Saurauia Willd.)^[2]。早期研究认为,藤山柳属是起源于水东 哥属适应于温带的类群[3]。后来的研究认为藤山柳 属和猕猴桃属亲缘较近,为姐妹群¹¹。近年来的细 胞地理学支持猕猴桃科的 3 个属皆为古多倍体,水 东哥属起源比其余 2 个属早^[4]。早期木材形态解剖 学^[5]认为藤山柳属和毒药树属(Sladenia Kurz.)是 广义山茶科(Theaceae s. l.)中的特异属,胚胎学资 料证实前者应该放在猕猴桃科[6],后者则独立为毒 药树科(Sladeniaceae)^[7]。另一方面,藤山柳属的物 种划分争议不断,属内种间界限模糊[3],被视为一个 正在发展变化的类群^[8]。藤山柳属曾被修订为 20 $种 4 变 \Phi^{[2]}$ 。后来,基于有代表性的 473 张标本的 形态分析,并结合地理分布,被处理为多型种的单型 属,包含1种4个亚种^[1]。近来修订的中国猕猴桃 科分类系统也采纳了藤山柳属为单型属的概念^[9]。 藤山柳属种数曾达到 20 种,后又修订为 1 个种,这 样的分类学处理结果是令人吃惊,值得深思和注 意^[10]。藤山柳属的分类学问题,一方面由于类群被 人们过度描述,不同分类学家对物种划分持"小种" 的观点,另一方面是由于分类学基础研究不足,标本 采集不够,研究不够深入,对物种和居群概念缺乏正 确认识而造成的^[10]。同时,通过对居群变异式样、 分类性状、遗传基础、生殖隔离和物种形成机制方面 的研究,发现一些所谓的"种"都是标本数量不足,对 性状变异认识不够造成的^[11]。因此,基于蜡叶标本 形态研究,把藤山柳属处理为1种4亚种的分类学 工作是居群分类学和物种生物学研究的基础,若对 其进行野外观察,进行细胞学、形态解剖学、花粉学、 生殖生物学等物种生物学研究,必然会对该属的分 类学问题有所补充和澄清^[1]。最近,基于14个居群 的花粉形态比较研究认为,藤山柳属的3种花粉类 型与植株毛被和地理分布有一定的相关性,支持把 它处理为多型种的单型属^[12]。微卫星标记分析也 表明藤山柳属具有明显的多态性^[13],为进一步开展 居群遗传和物种分化提供了分子生物学基础。

长期以来,叶表皮形态特征被认为是一些关键 类群物种划分的重要证据,如猕猴桃属^[14]、栎属 (Quercus L.)^[15]、山茶科^[16]、黄耆属(Astragalus L.)^[17]、藁本属(Ligusticum L.)^[18]等。同时,以居 群为单位、广泛取样揭示复合群的叶形态特征,为重 要传统药材的物种识别和分类提供了依据,如多花 黄精(Polygonatum cyrtonema Hua)^[19]、黄独(Dioscorea bulbi fera L.)^[20]等。关于藤山柳属的叶表 皮形态特征尚未有报道。因此,本研究选择了有代 表性的来自 29 个居群的 184 份叶片为材料,通过光 学显微镜和扫描电镜观察叶表皮形态特征和微形态 特征,为藤山柳属的物种划分提供形态学证据。

1 材料和方法

研究材料选自 2010 ~ 2013 年期间作者采集的 来自中国 8 省市的 32 个居群的 1 114 份标本(表 1)。根据藤山柳属的自然地理分布和形态变异特 征,选出有代表性的 29 个居群的 184 份标本的叶片

			Table 1 Mat	terial for lea	f morphology	<i>i</i> observation in <i>Clematoclethra</i>	
编号 Number	居群 Population	采集挹 Locality	经纬度 Geographic coordinates	海拔 Altitude /m	样品数 Number of specimens	凭证标本 Voucher	居群所属分类群 ^[1] Taxon
1	EM-01	四川省峨眉山-洗象池 Sichuan, Emei Mountain, Xixiangchi	N 29°33'35.46" E 103°22'13.49"	2 070	13	Lilu0001, Lilu0002, Lilu0003, Lilu0006, Lilu0008, Lilu0015, Lilu0019, Lilu0027, Lilu0074, Lilu0083, Lilu0085, Lilu0086, Lilu0779	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
73	TQ	四川省天全县 Sichuan, Tianquan	N 29°52'54.12" E 102°17'55.03"	2 380	IJ	Lilu0692, Lilu0699, Lilu0704, Lilu0711, Lilu0713	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
m	BX	四川省宝兴县 Sichuan, Baoxing	N 30°32′01.07″ E 102°57′04.59″	2 070	7	Liluo495, Liluo502, Liluo506, Liluo509, Liluo518, Liluo523, Liluo527	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
4	XJ	四川省小金县 Sichuan, Baoxing Xiaojin	N 31°11′19.24″ E 102°33′15.71″	3 000	9	Lilu0728, Lilu0731, Lilu0736, Lilu0738, Lilu0740, Lilu0742	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
IJ	LD	四川省泸定县 Sichuan, Luding	N 29°46'40.64" E 102°03'35.25"	2 424	6	Liluo598, Liluo604, Liluo605, Liluo609, Liluo611, Liluo612, Liluo622, Liluo624, Liluo625	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
9	RT	四川省壤塘县 Sichuan, Rangtang	N 31°47'41.78" E 101°14'28.39"	2 850	7	Liluo657, Liluo669, Lilu0671, Lilu0675, Lilu0681, Lilu0682, Lilu0683	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
2	HS	四川省黑水县 Sichuan, Heishui	N 32°08'59.29" E 102°43'06.94"	2 976	4	Lilu0532, Lilu0540, Lilu0543, Lilu0559	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
œ	KX	甘肃省康县 Gansu, Kangxian	N 33°14'34.67" E 105°48'50.81"	1 269	11	Lilu0315, Lilu0317, Lilu0320, Lilu0321, Lilu0323, Lilu0324, Lilu0325, Lilu0327, Lilu0328, Lilu0335, Lilu0342	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
6	FJS	贵州省梵净山 Guizhou, Fanjing Mountain	N 27°54'37.00" E 108°44'45.80"	2 166	ŝ	Lilu0416. Lilu0422. Lilu0423	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
10	MEK	四川省马尔康州 Sichuan, Markam	N 31°51′03.63″ E 102°18′49.91″	2 688	4	Lilu0749, Lilu0761, Lilu0767, Lilu0768	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
11	JZG	四川省九寨沟 Sichuan, Jiuzhaigou	N 33°02'37.06" E 103°55'57.86"	3 116	11	Liluo179, Liluo180, Liluo181, Liluo561, Liluo562, Liluo563, Liluo566, Liluo574, Liluo573, Liluo583, Liluo1015	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
12	ΡW	四川省平武县 Sichuan, Pingwu	N 32°24'21.90" E 104°28'29.07	1 479	∞	Liluo630, Liluo632, Liluo634, Liluo637, Liluo639, Liluo642, Lilu0654, Liluo656	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
13	ΜX	甘肃省文县 Gansu, Wenxian	N 32°54'15.07" E 104°20'24.36"	2 048	7	Lilu0348, Lilu0367	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
14	TB	陕西省太白山 Shaanxi, Taibai Mountain	N 34°07'52.00" E 107°54'07.29"	1 634	7	Liluo073, Liluo081, Lilu0084, Lilu0095, Lilu0110, Lilu0128, Lilu0246, Lilu0265, Lilu0272	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides
15	FNS	河南省伏牛山 Henan, Funiu Mountain	N 34°39'40.93" E 112°25'25.24"	1 600	1	Lilu0167	猕猴桃藤山柳 C. scandens subsp. actinidioides

6 **期**

表1 藤山柳属叶表皮形态学材料来源

续表 1	Continued 1	Lable 1					
编号 Number	居群 Population	米集抽 Locality	经纬度 Geographic coordinates	蒋拔 Altitude /m	样品数 Number of Specimens	凭证标本 Voucher	居群所属分类群 ^[1] Taxon
16	EM-02	四川省喚眉山-雷洞坪 Sichuan, Emei Mountain, Leidongping	N 29°34'49.61" E 103°17'29.31"	2 430	ы	Lilu0054, Lilu0058, Lilu0079, Lilu0081, Lilu0084	藤山柳 C. scandens subsp. scandens
17	EM-03	四川省峨眉山-金顶 Sichuan, Emei Mountain, Jinding	N 29°31′32.41″ E 103°20′12.49″	2 540	10	Liluo017, Liluo025, Lilu0031, Lilu0032, Lilu0044, Lilu0060, Lilu0064, Lilu0067, Lilu0070, Lilu0072	藤山柳 C. scandens subsp. scandens
18	BJ	费州省毕节市 Guizhou, Bijie	N 27°18'09.32" E 105°17'02.37"	1 552	4	Lilu0384, Lilu0387, Lilu0392, Lilu0395	藤山柳 C. scandens subsp. scandens
19	ΥL	云南省彝良县 Yunnan, Yiliang	N 27°37′31.51″ E 104°02′53.84″	1 700	ى ا	Lilu0457, Lilu0461, Lilu0463, Lilu0484, Lilu0485	藤山柳 C. scandens subsp. scandens
20	DG	云南大关 Yunnan, Daguan	N 27°44'52.72" E 103°53'28.13"	1 650	Q	Liluo135, Liluo138, Liluo146, Liluo158	藤山柳 C. scandens subsp. scandens
21	LB	四川省雷波县 Sichuan, Leibo	N 28°19'49.86" E 103°27'54.57"	2 035	4	Lilu0426, Lilu0428, Lilu0430, Lilu0445	藤山柳 C. scandens subsp. scandens
22	CK	重庆市城口县 Chongqing, Chengkou	N 31°45′40.60″ E 108°58′15.76″	1 884	9	Liluo307, Liluo308, Liluo309, Liluo311, Liluo313, Liluo314	藤山柳 C. scandens subsp. scandens
23	SNJ-01	湖北省神农梨大龙潭 Hubei, Shennongjia, Dalongtan	N 31°29'17.09" E 110°41'52.52"	2 510	ю	Lilu0211, Lilu0212, Lilu0213, Lilu0216, Lilu0217	绒毛藤山柳 C. scandens subsp. tomentella
24	SNJ-02	湖北省神农架老君山 Hubei, Shennongjia, Laojunshan	N 31°33′37.10″ E 110°47′45.56″	2 548	7	Lilu0219, Lilu0220, Lilu0221, Lilu0223, Lilu0228, Lilu0240, Lilu0241	绒毛藤山柳 C. scandens subsp. tomentella
25	SNJ-03	湖北省神农架刘家屋场 Hubei, Shennongia, Liujiawuchang	N 31°33'13.04" E 110°21'28.21"	1 750	ю	Lilu0168, Lilu0172, Lilu0173, Lilu0176, Lilu01013	绒毛藤山柳 C. scandens subsp. tomentella
26	SNJ-04	湖北省神农架小龙潭 Hubei, Shennongjia, Xiaolongtan	N 31°30'48.94" E 110°44'22.32"	2 496	12	Liluo183, Liluo185, Liluo188, Liluo194, Liluo195, Liluo205, Liluo206, Lilu0207, Lilu0208, Lilu01033, Liluo1027, Lilu01040	绒毛藤山柳 C. scandens subsp. tomentella
27	JFS	重庆市金佛山 Chongqing, Jinfo Mountain	N 29°02'24.91" E 107°11'20.83"	1 750	15	Liluo276, Liluo277, Liluo280, Liluo283, Liluo284, Liluo285, Liluo286, Liluo287, Liluo288, Liluo289, Liluo292, Liluo296, Liluo299, Liluo301, Liluo306	绒毛藤山柳 C. scandens subsp. tomentella
28	SNJ-05	湖北省神农架温水 Hubei, Shennongjia, Wenshui	N 31°33′06.15″ E 110°21′08.64″	1 750	1	Lilu01020	繁花藤山柳 C. scandens subsp. hemsteyi
29	SNJ-06	湖北省神农架红河 Hubei, Shennongjia, Honghe	N 31°39′18.35″ E 110°28′26.49″	1 950	1	Lilu01058	繁花藤山柳 C. scandens subsp. hemsleyi
合计 Total	29	8省/22县市 8 Provinces/22 counties		$1\ 269\!\sim\!3\ 116$	184		1 种 4 个 亚 种 1 species with 4 subspecies

1000

40 **卷**

作为研究对象,在显微镜和扫描电镜下观察它们的 叶表皮形态,包括毛被分布和毛状体的形态和微形 态特征、叶表皮细胞、气孔器类型、叶表皮的超微结 构等。由于居群间的种群数量存在明显差异,且部 分变异形态特征仅为偶见(如繁花类仅见于神农架 的2个居群),所以每个居群观察的样品数不固定(1 ~ 13 份),平均为 6.3 份/居群。凭证标本存于中国 科学院昆明植物研究所标本馆内(KUN),研究材料 信息见表1。

叶表皮制片方法参照醋酸-过氧化氢法[21]。选 取每份标本的成熟叶片。沿叶片中脉和叶缘处剪成 $1 \text{ cm} \times 1 \text{ cm}$ 的小块,浸泡在等比例的 30%的醋酸-过氧化氢溶液中,在 60 ℃的恒温培养箱中放置 12 $\sim 24 h$,待叶表皮与叶肉分离后,除去残存的叶肉 即可制成临时或永久装片。光学显微镜(莱卡 DM 750)下观察记录并拍照。用于扫描电镜观察的叶片 先用 95% 酒精轻轻擦去叶片两面的杂质, 沿叶片中 脉剪成 $1 \text{ cm} \times 1 \text{ cm}$ 的小块,分别将叶片的背面和 腹面粘在样品台上,在德国蔡司扫描电子显微镜 (Zeiss Evo LS10)观察叶表皮超微形态,包括叶表 皮细胞的形状、大小及垂周壁式样、毛被类型、气孔 器类型及大小。叶表皮形态和超微形态特征的专业 术语描述参照前人的研究结果^[14, 22-25]。

2 观察结果

2.1 植物形态学特征

野外调查表明,藤山柳属为多年生落叶木质藤 本,髓实心,叶片卵圆形,花期 $5 \sim 6$ 月,果期 $7 \sim 9$ 月;聚伞花序,由 $3 \sim 7(\sim 12)$ 朵花组成;花辐射对 $称_{,5}$ 基数,花瓣白色,雄蕊 10 枚;浆果状核果,球 形,紫黑或鲜红;一年生枝条和叶片光滑或被刚毛和 柔毛(图版])。在整理标本时,我们发现花果形态 特征在 32 个居群的所有标本中都非常相似,但肉眼 可见的毛被特征在居群间差异显著。按毛被的有无 及类型,可将几乎涵盖了藤山柳属地理分布范围的 1114 号标本分为4组,基本符合1个种4个亚种的 分类学处理^[1](表 1)。

第一组为无毛类(glabrous group),一年生枝 条、叶片和花朵等光滑无毛(图版 $[,1\sim4)$,符合猕 猴桃藤山柳(Clematoclethra scandens subsp. actinidioides)的分类特征。在所有调查的居群中,无 毛类最常见,出现在四川盆地以西的 16 个居群的 742 号标本内,分别占居群总数和总标本数的 50.00%和66.61%。无毛类的地理分布最广,以川 西为中心,向北延伸至陕西太白山直至甘肃文县和 康县等地,在山坡林缘和路边常见。

第二组为刚毛类(setose group),一年生枝条、 叶片背面、花梗和花萼等密布着明显的棕黄色刚毛 (图版 [,5~8),符合藤山柳(C. scandens subsp. scandens)的分类特征。刚毛类较常见,主要见于四 川盆地以北的川滇黔交界的7个居群的219 号标 本,分别占居群总数和总标本数 21.88% 和 19.66%。刚毛类地理分布相对集中,主要见于川滇 黔交界处,在林缘路边常见。

第三组为绒毛类(woolly group),一年生枝条、 叶片背面和花梗、花萼等密被白色细绒毛(图版Ⅰ,9 ~12),符合绒毛藤山柳(C. scandens subsp. tomentella)的形态特征。绒毛类常见,主要见于四川 盆地以东的神农架区域 7 个居群和重庆金佛山居群 **的** 133 号标本,分别占居群总数和总标本数18.75% 和11.94%。绒毛类的地理分布集中于神农架林 区,普遍见于山坡林地和林缘溪边。

第四组为绒毛-繁花类(wooly and multi-flowered group),一年生枝条、叶片、花梗、花萼等密布 白色细柔毛,花序上的小花数目明显增多,可达 21 朵花(图版 $[,13\sim16)$,符合繁花藤山柳(C. scandens subsp. hemsleyi),繁花类的植株分布最少见, 仅见于神农架林区的温水和红河 2 个居群的 20 号 标本,分别占居群总数和总标本数的 6.25% 和 1.80%。以4个亚种的概念来说,繁花藤山柳的种 群数量少,以伴生形式出现在以绒毛藤山柳为主的 上述两个居群,表现出2个亚种有同域分布的特点。

此外,上述4类藤山柳除了具有明显的地理分 布隔离外,在部分居群存在同域分布和垂直地带分 布现象。同域分布表现为在以某类藤山柳为主的居 群里,伴生着其他类藤山柳的少许个体。例如:在以 绒毛藤山柳为主的神农架的2个居群,即温水居群 (SNJ-05)和红河居群(SNJ-06)中,发现了绒毛-繁花 藤山柳的部分植株,其种群数量很少,共有 20 丛;在 以绒毛类为主的金佛山居群(JFS)出现了刚毛类藤 山柳一些个体;以无毛类为主的太白山居群(TBS), 发现少量绒毛类植株。藤山柳属的垂直地带分布出 现在峨眉山不同海拔高度的3个居群:在低海拔的 九岭岗(1 900 m)主要为无毛类;至洗象池(2 070 m)以无毛类为主,伴有少许绒毛类;在高海拔的雷 洞坪(2 430 m)以绒毛类为主,混有部分刚毛类;至 金顶(2 540 m)则替代为刚毛类。

1001

2.2 叶表皮毛的微形态特征

为进一步明确毛被特征在藤山柳属的分类学意 义,利用显微镜和扫描电镜下观察了叶表皮微形态 特征。根据毛被细胞组成和形态特征,确定了该属 有4种毛状体,即柱状毛、单列多细胞毛、单细胞毛 和二歧分枝毛,主要分布在叶下表皮和上表皮的叶 脉及叶缘处。通常下表皮的毛状体比上表皮略长, 毛被密度明显比上表皮高。这与野外调查中发现的 叶正面光滑、叶背或多或少被毛等现象一致。毛状 体的类型和密度在居群间差异明显,可以分为3类: 光滑-短柱状毛、刚毛-长柱状毛/长刺毛、绒毛-单列 多细胞毛(图版II),分别见于无毛类、刚毛类、绒毛 类和绒毛-繁花类等代表居群的标本(表 2)。

第一类:光滑-短柱状毛(glabrous with few short pillar hairs),指肉眼可见叶片光滑无毛(图版 $I,1\sim4$),在显微镜下可见叶上表皮光滑无毛,仅在 下表皮叶脉或叶缘处有少量短柱状毛(图版 II,3,9 $\sim 10,21\sim22$)。短柱状毛是柱状毛的一种,指毛被 形态为柱状,其两端至少有 2 列紧密排列的细胞,细 胞壁直,轮廓平整,长度不到 0.60 mm,肉眼看不 见,显微镜下呈倒伏状,形态学描述为糙伏毛(图版 $II,3,9\sim10,21\sim22$)。光滑-短柱状毛见于 15 个居 群和 98 份标本,分别占居群总数和总标本数的 51.72%和53.26%,为最常见类型。这些居群标本在 植株形态上光滑无毛,属于无毛类的猕猴桃藤山柳。

第二类:刚毛-长柱状毛/长刺毛 (setose type with long pillar/ long stab hairs),指肉眼可见棕色 刚毛密布于叶下表皮(图版Ⅰ,5~8),稀疏着生在上 表皮的叶脉及叶缘处。显微镜下,密布在下表皮的 **刚毛为长柱状毛**(long pillar hairs,图版Ⅱ,5、11、 23),长度在 1.00 ~1.60 mm 之间,是最常见的柱 状毛。上表皮叶脉及叶缘处零星分布的刚毛属于长 刺毛(long stab hairs,图版Ⅱ,5~6、12、24),长度超 过 2.95 mm,易折断,有时也着生在叶下表皮的叶 脉。有的个体还稀疏混杂着钝头单列毛(bluntheaded hairs),是指由 $2 \sim 6$ 细胞组成的毛体或弯 或直,绝不交叉的柔毛(图版Ⅱ,15~18、30~31)。 密集-长柱状毛/长刺毛见于7个居群的40号标本, 分别占居群总数和总标本数的 24.14%和 21.74%。 这些标本在植株形态上表现为密被棕褐色刚毛,属 于刚毛类的藤山柳。

第三类: 绒毛-单列多细胞毛(woolly type with uniserate hairs), 指的是肉眼可见叶下表皮密被白色绒毛, 上表皮仅叶脉有稀疏绒毛(图版 $[,9\sim16;$

表 2 藤山柳属的毛被特征和分布居群

毛被类型 毛状体特征 着生位置 主要分布居群 Type of hairs Characters of trichome Position of trichome Occurred in populations 上表皮主脉、侧脉及叶缘 Adaxial 长 0.10 ~ 0.60 mm, 肉眼不可见 0.10 ~ 0.60 短柱状毛 TQ, XJ, JZG, LD, epidermal main vein, lateral vein Short pillar hairs mm long, microscope FNS, FJS, KX and leaf margin T 柱状毛 上表皮主脉、侧脉及细脉 Adaxial 长柱状毛 长1.00~1.60 mm,肉眼可见1.00~1.60 mm BJ, YL, DG, LB, Pillar epidermal main vein, lateral vein Long pillar hairs long, macroscopic JFS, CK, LDP, JD hairs and veinlet CK, BJ, YL, DG, LB, EM-03, LDP, 下表皮主脉、侧脉及细脉 Abaxial 3. 长刺毛 Long 长度超 2.95 mm,肉眼可见,易折断 Longer than epidermal main vein, lateral vein stab hairs 2.95 mm long, macroscopic, brittle and veinlet TBS 毛体较长,由2~7(~8)个细胞组成,顶端细胞平 上表皮叶脉、下表皮叶脉或完全覆 周壁倾斜,直立,弯曲或常交织在一起,肉眼不可见 Longer and consisted of $2 \sim 7$ (~ 8) cells, the ap-DLT, HH, LJS, LJWC, WS, XLT, 针头单列毛 盖 Adaxial epidermal vein, abaxial Needle-headed hairs epidermal vein or completely cov-JZG, JFS ical cells inclined; erect, curved or often interwoered ven, microscope Ⅱ. 单列多 6细胞组成,毛体或弯或直,但绝不绞缠, EM-03, EM-02, BJ, 细胞毛 钝头单列毛 上表皮或下表皮叶脉 Adaxial epi-肉眼不可见 Composed of 2 ~ 6 cells, bent or YL, DG, LB, TBS, Uniseriate Blunt-headed hairs dermal or abaxial epidermal vein straight, but never twisted, microscope CK hairs 由多个泡状细胞组成,常与其它类型的单列毛混 生,肉眼不可见 Composed of multiple bulbous 3. 泡状毛 Bul-下表皮完全覆盖 Densely through-WS, XLT cells, often mixed with other types of uniseriate out abaxial epidermal bous hairs hairs, microscope 由较细长的单细胞组成,通常细胞壁较厚,肉眼不 下表皮叶脉或叶肉 Abaxial epi-Ⅲ. 单细胞毛 Single-celled 可见 Elongated single cells, usually with thick cell dermal vein or interval vein TBS, LD, RT, JFS hairs walls, microscope Ⅳ. 二歧分枝毛 Dichotomous 单列毛顶端发生分枝的现象,肉眼不可见 Branch-下表皮叶脉或叶肉 Abaxial epi-EM-01, YL hairs ing at the top of a single row of hairs, microscope dermal vein or interval vein

Table 2 Characters and distribution of leaf trichomes of *Clematoclethra*

注:*居群代号同表1

Note: $\star\,$ Codes of population are some as Table

图版 II,7~8);显微镜下,叶下表皮密布的为针头单 列毛(needle-headed hairs,图版 II,13~14、25~ 29),叶上表皮为钝头单列毛。针头单列毛指由 2~ 7(~8)个细胞组成,顶端细胞平周壁倾斜、直立,弯 曲常交织在一起的绒毛,分布密集。密集-单列多细 胞毛见于 7 个居群的 46 号标本,分别占居群总数和 总标本数的 24.14%和 25.00%。这些标本在植株 形态上密布白色绒毛,主要来自于神农架的 6 个居 群和重庆金佛山居群,属于绒毛类的绒毛藤山柳。 其中,包括 2 份花序数目多达 12 朵以上的标本,属 于繁花藤山柳,以伴生形式出现在以绒毛类为主的 2 个居群,即神农架温水(SNJ-05)和红河(SNJ-06)。 因此,绒毛-单列多细胞毛是绒毛藤山柳和繁花藤山 柳的叶表皮微形态特征。

同时,在个别居群还观察到二歧分枝毛(dichotomous hair,图版 [],20、36)和单细胞毛(singlecelled hairs,图版 [],34~35),前者为单细胞毛的顶 端发生了分枝,后者则是枝细胞比较厚的单列细胞 组成的毛状体,两者都比较少见,偶尔见于 $1 \sim 2$ 个 居群的部分个体。

2.3 表皮细胞和气孔器的微形态特征

光学显微镜下,表皮细胞特征在叶上下表皮都 是一致的。大部分居群的表皮细胞多为不规则型 (irregular),细胞垂周壁起伏为波状(sinuous),稀为 浅波状(sinuolate)和深波状(sinuate)(图版 [[],1~ 12),见于 25 个居群,约占样品数的 87.07%。此 外,少部分居群的表皮细胞为多边形(polygonal), 细胞垂周壁呈平直、平直-弓状和浅波状(图版 [[],13 ~20)。上表皮细胞比下表皮细胞略大,分别为: $(35.6 ~ 95.7) \times (21.6 ~ 64.7) \mu m^2 \pi (27.0 ~ 87.2) \times (18.5 ~ 61.4) \mu m^2$ 。

所有居群的样品的气孔器均分布在叶下表皮 (图版Ⅲ, V),属于下生型气孔器。扫描电镜下,气 孔形状多为椭圆形,稀近圆形或长椭圆形,气孔内拱 盖光滑至浅波状,气孔外拱盖常增厚,表面光滑或具 有各种蜡质纹饰(图版Ⅲ,29~32)。扫描电镜下,根 据气孔周围的副卫细胞的数目和结构,可观察到 6 种气孔器类型(图版Ⅲ和V)。它们分别以 2 种以上 的组合(2~5 种)同时出现在同一叶下表皮(图版 Ⅲ,21~28)。最常见的气孔器为无规则型(anomocytic;图版Ⅲ,21~25、29~30;图版V,1、3~6、10~ 11、20)和无规则四细胞型(anomotetracytic;图版 Ⅲ,21、23~27、31),见于所有的居群样品。异列型 (anisocytic;图版Ⅲ,21~23、27~28、32)和极附型 (polocytic;图版Ⅲ,22) 气孔器少见,分别见于 7 个 和 4 个居群。平列型(paracytic;图版Ⅲ,28)和半平 列型(hemi-paracytic;图版Ⅲ,24) 气孔器最少,仅见 于泸定居群的个别样品。总体说来,藤山柳属的气 孔类型在居群间没有显著的分布规律及分类学意 义,表现出复杂的多样性。

2.4 叶表皮细胞的微形态结构特征

扫描电镜下,叶表皮超微形态结构表现为叶表 皮细胞壁具有高度发达的蜡质层,在大部分居群表 现为以网状隆起为主的初级纹饰特征,并伴随着丰 富多变的次级纹饰类型。叶表皮微形态特征在个体 和居群水平上具有高度的多样性,在居群间分布规 律不明显,结果如下。

第一,在低倍(× 400 ~ 1000)扫描电镜下,叶 表皮初级纹饰特征以网状隆起(reticulum,图版IV, $1 \sim 3, 5, 7, 13, 17$)为主,见于 29 个居群的 166 份样 品中,约占总标本数的 90. 22%,具有较高的普遍 性。这是由于叶表皮的角质层比较发达,沿表皮细 胞边缘连续性隆起,构成网格状。同时,在太白山 (TBS)和峨眉山雷洞坪(EM-02)2 个居群的部分个 体中,分别观察到脊状(ridged)和条状(striated)隆 起的次级纹饰。前者指角质层隆起明显为山脊状 (图版IV,15~16),后者隆起不规则,呈条带状(图版 IV,19)。

第二,在高倍(\times 2000 ~ 4000)扫描电镜下,叶 表皮次级蜡质纹饰特征变异丰富,同一个居群有几 种纹饰混合出现。在大部分居群中,常见的有4种: 壳状纹饰(crusts)、颗粒状纹饰(granules)、花团纹 饰(rosettes)和线状纹饰(threads),后2种经常伴 生。其中,壳状纹饰是指厚度超过 1 μ m 的呈壳状 突起的蜡质纹饰(图版 Ⅳ,1~4),见于叶上表皮。颗 粒状纹饰是指蜡质纹饰表面具不同大小的颗粒物突 \mathbf{L} ,稀疏(图版V,5~8)或密布(图版V,1~6)于叶 上表皮或下表皮。花团纹饰是指突起为有规则排列 的细鳞片状,如晶体簇生呈花团状,密集(图版V,7 ~ 10)或稀疏(图版 $V, 11 \sim 12$)分布叶下表皮。线状 纹饰为大型纹饰,指蜡质突起呈线状或带状,常两两 交叉重叠(图版 $\mathbb{N}, 9 \sim 12;$ 图版 $\mathbb{V}, 13 \sim 18),$ 常与其 他纹饰伴生,如花团状(图版V,15~16)或颗粒状 $(图版V, 17 \sim 18)$ 疏密伴生叶上下表皮。此外,还有 2种纹饰比较少见,仅见于部分居群,且与其他纹饰 伴生。光滑(smooth layers)指表皮细胞的蜡质纹饰 较薄、不明显,光滑无任何突起(图版Ⅳ,13~16;图 版V,19~20)。 屑状纹饰(scales)为蜡质突起呈片

状稀疏或密集散(图版Ⅳ,17~20)。

3 讨 论

在被子植物分类系统中,毛被形态特征对于属 内物种划分及亲缘关系具有重要意义,例如猕猴桃 属^[14]、黄耆属^[17,26]、铃子香属(*Chelonopsis* Miq.)^[27] 等。针对藤山柳属存在的形态变异和地理分布重叠 导致的物种划分混乱的分类学问题^[1,9],本研究以 居群为单位,挑选出在形态变异和地理分布有代表 性的标本,系统地研究了藤山柳属的叶表皮形态和 微形态特征在居群间的分布规律,讨论了它们的分 类学意义。

第一,藤山柳属的叶毛被形态和微形态特征具 有重要的分类学意义。叶毛被形态和微形态在藤山 柳属居群间差异明显,具有明显的地理分布隔离,可 以分为 3 类,符合 3 个亚种的划分^[1]。第一类广泛 分布在四川盆地以西的无毛类,叶表皮微形态特征 表现为叶面光滑、稀被短柱状毛,为猕猴桃藤山柳。 第二类集中分布在四川盆地以南的川滇黔交界处的 刚毛类,叶表皮微形态特征表现为叶背密布长柱状 毛/长刺毛,属于藤山柳。第三类集中分布在四川盆 地以东向北延伸的神农架林区常见的绒毛类,叶表 皮毛微形态特征表现为叶背密布单细胞多列毛,包 括绒毛藤山柳和繁花藤山柳。值得注意的是,绒毛 藤山柳和繁花藤山柳具有相同的毛被类型和花粉形 态[12],以伴生形式具有部分同域分布现象,唯一的 区别在于前者花序的花朵数目超过了 7,多达 12 朵 以上[1]。根据其花朵数目多、个体数量少、且无明显 地理分布隔离,本文认为繁花藤山柳可能是绒毛藤 山柳的变异类型,建议这2个亚种合并为1个亚种。 因此,叶表皮形态特征支持把藤山柳属处理为1种 3亚种的单型属。

第二,上述 3 类藤山柳除了具有明显的地理分 布隔离外,在个别居群存在同域分布和垂直地带分 布特点,与前人的研究结果一致^[1]。以绒毛类为主 的金佛山居群(JFS)混生着部分刚毛类个体,以无 毛类为主的太白山居群(TBS)出现了稀疏的绒毛类 植株。峨眉山不同海拔的 3 个居群,从低到高替代 性地分布着无毛、绒毛和刚毛等 3 类藤山柳,还伴随 着部分类型的过渡。考虑到种和亚种之间的物种划 分处理,形态特征和地理分布上的时空隔离是必要 的,而且亚种之间允许有一定数量的中间类型存 在^[1],因此,本研究支持藤山柳属是一个正在分化过 程中的多型属^[1,8]。

第三,藤山柳属的叶表皮细胞类型多为无规则型,但气孔器类型和表皮蜡质纹饰的超微结构特征 在个体水平变异较大,在居群内表现出丰富的多样 性,在居群间没有明显的分布规律。植物叶表皮的 表皮细胞类型、气孔器特征和表皮蜡质纹饰通常受 周围环境因子的影响而产生不同的形态变异。这在 同一个属里比较明显,例如:青兰属(Dracocephalum L.)^[28]、野豌豆属(Vicia L.)^[29]、百合属(Lilium L.)^[20]和山芹属(Ostericum Hoffm.)^[31],甚至 是同一个种的不同居群个体中都有类型多变的特 征,如紫花针茅(Stipa purpurea Griseb.)和小叶棘 豆[Oxytropis microphylla (Pall.) DC.]^[32]。因 此,藤山柳属的叶表皮形态特征在居群内和居群间 表现出的变异和丰富度,从另一侧面反映了该属植 株个体适应环境的不同响应。

总而言之,本研究以居群为研究单位,选择有代 表性的标本研究了叶表皮的形态和微形态特征,建 议繁花藤山柳和绒毛藤山柳合并为一个亚种,支持 藤山柳属为一个正处于分化进程中的单型属,包括 1种3亚种。

致谢:论文设计得到中国科学院昆明植物研究所彭华研究员的指导;野外调查和标本采集得到以下朋友的帮助:重庆三 峡医药高等专科学校易思荣研究员、峨眉山当地村民漆大军先生、湖北省神农架林区木鱼镇村民王祖东先生、陕西省眉县向 导白根录先生等。扫描电镜实验得到中国科学院西双版纳热带植物园公共技术服务中心王力博士和唐霆高级工程师的帮助。

参考文献:

1989, **27**(2): 81-95.

- [1] 汤彦承,向秋云. 重订藤山柳属的分类——续谈植物分类学 工作方法[J]. 植物分类学报,1989,27(2):81-95.
 TANG Y C, XIANG Q Y. A reclassification of the genus *Clematoclethra* (Actinidiaceae) and further note on the methodology of plant taxonomy[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*,
- [2] 梁畴芬,陈永昌,王育生.藤山柳属[M]//方克明.中国植物
 志(第49卷第2分册).北京:科学出版社,1984:268-284.
- [3] AIRY SHAW H K. Clematoclethra actinidioides [J]. Curtis's Botanical Magazine, 1936, 159: 943.
- [4] HE Z C, LI J Q, CAI Q, et al. The cytology of Actinidia, Saurauia and Clematoclethra (Actinidiaceae) [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2005, 147(32): 369-374.

- [5] METCALFE C R, CHALK L. Anatomy of the Dicotyledons: Leaves, Stem, and Wood, in Relation to Taxonomy, with Notes on Economic Uses [M]. Oxford: Clarendon press, 1950; 181-193.
- [6] 李 璐,张梓袁,孔冬瑞,等.中国特有属藤山柳属(猕猴桃 科)的花药和胚珠发育及其分类学意义[J].植物研究,2017, 37(4):508-513.
 LI L, ZHANG Z Y, KONG D R, *et al.* Anther and yound

ovule development in *Clematoclethra* (Actinidiaceae) with taxonomic implications [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2017, **37**(4): 508-513.

- [7] LI L, LIANG H X, PENG H, et al. Sporogenesis and gametogenesis in Sladenia and their systematic implication [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2003, 143 (3): 305-314.
- [8] 吴征镒,孙 航,周浙昆,等.中国植物区系中的特有性及其 起源和分化 [J].云南植物研究,2005,27(6):577-604.
 WU Z Y, SUN H, ZHOU Z K, et al. Origin and differentiation of endemism in the flora of China [J]. Acta Botanica Yunnanica, 2005, 27(6): 577-604.
- [9] LI J Q, LI X W, SOEJARTO D D. Clematoclethra [M]// WU CY, RAVEN P (eds). Flora of China, (Vol. 12) Beijing: Science Press, and St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2007: 334-360.
- [10] 杨亲二, 左家晡. 高等植物的特有现象及研究方法[M]//宋 延龄, 杨亲二, 黄永青, 物种多样性研究与保护. 杭州: 浙江 科学出版社, 1998: 79-87.
- [11] 洪德元,葛 颂,张大明,等. 植物濒危机制研究的原理和方 法[C]. 生物多样性研究进展, 1995: 125-133.
- [12] 杨晨璇,陈 丽,王 娟,等.中国特有属藤山柳属(猕猴桃 科)的花粉形态及其分类学意义[J].植物分类与资源学报, 2014,36(5):569-577.
 YANG C X, CHEN L, WANG J, et al. Pollen morphology of the Chinese Endemic Clematoclethra (Actinidiaceae) and

its taxonomic implications [J]. Plant Diversity and Resources, 2014, 36(5): 569-577.

- [13] LI L, CHEN L, ZHANG Z R, et al. Isolation and characterization of microsatellite markers from Clematoclethra scandens (Actinidiaceae) [J]. American Journal of Botany, 2012, 99(6), e258-61. https://doi.org/10.3732/ajb.1100556.
- [14] 何子灿,钟 扬,刘洪涛,等.中国猕猴桃属植物叶表皮毛 微形态特征及数量分类分析 [J]. 植物分类学报,2000,38 (2):121-136.
 HE Z C, ZHONG Y, LIU H T, et al. Quantitative taxonomic analyses of Actinidia (Actinidiaceae) in China based on micromorphological characters of foliar trichomes [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2000, 38(2): 121-136.
- [15] 罗 艳,周浙昆. 栎属青冈亚属 (壳斗科)的叶表皮研究
 [J]. 植物分类学报, 2001, 39(6): 489-501.
 LUO Y, ZHOU Z K. Leaf epidermis of Quercus subgen. cyclobalanopsis (Oerst.) Schneid (Fagaceae) [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2001, 39(6): 489-501.
- [16] 邓禹君,李 懿,贺 萍,等. 20种山茶科植物的叶表皮微

形态研究 [J]. 西北植物学报, 2018, **38**(8): 108-118. DENG Y J, LI Y, HE P, *et al.* Study on leaf epidermal micro-morphology of 20 species of Theaceae [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(8): 108-118.

- [17] 黄 姗,杨 韩,苏 春,等.中国黄耆属糙叶组叶表皮毛状体微形态学特征 [J].西北植物学报,2018,38(9):82-94.
 HUANG S, YANG H, SU C, et al. The leaf micro-morphological features of Astragalus sect. trachycersis Bunge from China [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2018,38(9):82-94.
- [18] ZHOU J, LIU Z. Comparative morphology of the leaf epidermis in Ligusticum (Apiaceae) from China [J]. American Journal of Plant Sciences, 2018, 9(6): 1 105-1 123.
- [19] 李金花,周守标,王 影,等.多花黄精五个居群叶片的比较解剖学研究 [J]. 广西植物,2007,27(6):826-831.
 LIJH, ZHOUSB, WANGY, et al. Leaf comparative anatomy of *Polygonatum cyrtonema* from five population [J]. Guihaia, 2007, 27(6):826-831.
- [20] 彭 斌,周义峰,舒 璞,等. 黄独(Dioscorea bulbifera L.)
 不同居群叶表皮微形态特征的比较观察 [J]. 植物资源与环境学报, 2011, 20(2): 19-27.
 PENG B, ZHOU Y F, SHU P, et al. Camparative observation on micro-morphological characters of leaf epiderm is of Dioscorea bulbifera L. from different populations [J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2011, 20(2): 19-27.
- [21] 孙同兴, 江幸山. 简便有效的叶表皮离析方法——过氧化氢-醋酸法 [J]. 广西植物, 2009, 29(1): 44-47.
 SUN T X, JIANG X S. H₂ O₂-CH₂ COOH maceration—— a simple and perfect method for leaf epidermis [J]. Guihaia, 2009, 29(1):44-47.
- [22] DILCHER D L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains [J]. The Botanical Review, 1974, 40 (1): 1-157.
- [23] WILKINSON H P. The plant surface (mainly leaf) [M]// METCALFE CR, CHALK L (eds). Anatomy of the dicotyledons, Vol. 1, 2nd Edition. Oxford: Clarendon Press, 1979: 97-165.
- [24] PAYNE W W. A glossary of plant hair terminology [J]. Brittonia, 1978, 30(2): 239-255.
- [25] 邓德山. 猕猴桃属植物形态描述术语辨析 [J]. 武汉植物学研究, 2001, 19(4): 347-352.
 DENG D S. On the definition of descriptive terms for the genus Actinidia Lindl. [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2001, 19(4): 347-352.
- [26] 刘小林,常朝阳. 黄耆属裂萼亚属 6 种植物叶表皮微形态特 征研究 [J]. 西北植物学报, 2017, 37(12): 2 403-2 409. LIU X L, CHANG Z Y. Micro-morphological characteristics of leaf epidermis for Astragalus subgen. cercidothrix and the taxonomical significance [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(12): 2 403-2 409.
- [27] 向春雷,陈 丽,陈亚萍,等. 铃子香属的叶表皮形态特征及 其分类学意义 [J]. 植物分类与资源学报, 2013, **35**(1): 1-10.

XIANG C L, CHEN L, CHEN Y P, et al. Leaf epidermal microfeatures of *Chelonopsis* (Lamioideae) and its taxonomical significance [J]. *Plant Diversity and Resources*, 2013, **35**(1): 1-10.

- [28] 王 虹,王 磊,范林仙,等.新疆14种青兰属植物叶表皮微形态结构研究[J].西北植物学报,2014,34(10):2004-2019.
 WANG H, WANG L, FAN L X, et al. Leaf epidermal micro-morphology structures of fourteen Dracocephalum L. species from Xinjiang [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(10):2004-2019.
- [29] 雒宏佳,刘亚斌,常朝阳. 29 种中国野豌豆属植物叶表皮微形态特征及其系统学意义 [J].西北植物学报,2015,35 (1):76-88.
 LUO H J, LIU Y B, CHANG Z Y. Leaf epidermal feature of 29 species of the genus Vicia L. from China [J]. Acta Botan-
- ica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35(1): 76-88.
 [30] 侯 珺,肖菲菲,张延龙,等.中国野生百合叶表皮特征及 系统学意义 [J].西北植物学报, 2015, 35(8): 1 560-1 573.

图版Ⅰ

HOU J, XIAO F F, ZHANG Y L, *et al.* Structural characters of leaf epidermis and their systematic significance in the 20 wild *Lilium* species of China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, **35**(8): 1 560-1 573.

- [31] 李曼凌,廖晨阳,叶 晨,等. 伞形科山芹属叶表皮微形态 特征研究 [J]. 西北植物学报,2017,37(8):1540-1549.
 LI M L, LIAO C Y, YE C, et al. Analysis of leaf epidermal micromorphological characters of Ostericum Hoffm. (Apiaceae) [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(8):1540-1549.
- [32] 王东超,吴 杰,杨永红,等.叶表皮蜡质纹饰特征的种内 变异——以青藏高原地区的紫花针茅和小叶棘豆为例 [J]. 植物分类与资源学报,2013,35(3):348-354.
 WANG D C, WU J, YANG Y H, et al. Intraspecies variation of leaf epidermal cuticle waxes under scanning electronic microscope: Stipa purpurea and Oxytropis microphylla from the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Plant Diversity and Resources, 2013, 35(3): 348-354.



1~4. 无毛类(猕猴桃藤山柳);5~8. 刚毛类(藤山柳);9~12. 绒毛类(绒毛藤山柳);13~16. 绒毛-繁花类(繁花藤山柳) Plate [Plant morphology of *Clematoclethra* in different populations, showing 4 groups based on trichomes, correlated with

藤山柳属不同居群的植株形态特征,示4种毛被形态符合4个亚种的分类特征

16



图版Ⅱ 藤山柳属的叶表皮毛形态特征:扫描电镜(1~20)和显微镜(21~36)

1~3. 光滑 稀短柱毛类型;4~6. 密布-长柱状毛/长刺毛;7~8. 密集-单列多细胞毛;9~10、21~22;短柱状毛;11、23. 长刺毛;13~14、 25~29. 针头单列毛;15~18、30~31. 钝头单列毛;19、32~33;泡状毛;20、36;二歧分支毛;34. 短单细胞毛;35. 长单细胞毛

Plate II Micro-morphology of leaf trichoms under SEM(1-20) and microscope(21-36)

Fig. 1-Fig. 3. Glabrous with few short pillar hairs; Fig. 4-Fig. 6. Densely with long pillar / long stab hairs; Fig. 7-Fig. 8. Densely with uniserate hairs; Fig. 9-Fig. 10, Fig. 21-Fig. 22. Short pillar hair; Fig. 11, Fig. 23. Long pillar hair; Fig. 13-Fig. 14, Fig. 25-Fig. 29. Needle-headed hair; Fig. 15-Fig. 18, Fig. 30-Fig. 31. Blunt-headed hair; Fig. 19, Fig. 32-Fig. 33. Bulbous hair; Fig. 20, Fig. 36. Dichotomous hair; Fig. 34. Short single-celled hair; Fig. 35. Long single-celled hair



图版Ⅲ 藤山柳属叶表皮细胞和气孔器特征:显微镜(1~28)和扫描电镜(29~32)

1~12. 不规则型表皮细胞:1~4. 浅波状;5~8. 波状;9~12. 深波状;13~20. 多边型表皮细胞:13~14. 平直;15~16. 平直-弓形; 17~20. 浅波状;21~28. 气孔器以 2~5种类型的组合同时出现在叶下表皮;29~30. 无规则型;31. 无规则四细胞型;32. 异列型。字母 缩写:a. 无规则型气孔器;b. 无规则四细胞型气孔器;c. 异列型气孔器;d. 极附型气孔器;e. 平列型气孔器;f. 半平列型气孔器

Plate Ⅲ Micromorphology of leaf epidermal cells and stomata under microscope (1-28) and SEM (29-32)

Fig. 1-Fig. 12. Irregular epidermal cells with anticlinal walls; Fig. 1-Fig. 4. Sinuolate; Fig. 5-Fig. 8. Sinuous; Fig. 9-Fig. 12. Sinuate; Fig. 13-Fig. 20. Polygonal epidermal cells with anticlinal walls: Fig. 13-Fig. 14. Straight; Fig. 15-Fig. 16. Straight-arched; Fig. 17-Fig. 20. Sinuolate; Fig. 21-Fig. 28. Distribution of stomata; Fig. 29-Fig. 30. Anomocytic; 31. Anomotetracytic; 32. Anisocytic. Abbreviations: a. Anomocytic; b. Anomotetracytic; c. Anisocytic; d. Polocytic; e. Paracytic; f. Hemi-paracytic



图版Ⅳ 扫描电镜下的叶上表皮微形态特征

1~4. 壳状;5~8. 颗粒状;9~12. 丝状;13~16. 光滑;17~20. 屑状

Fig. 1-Fig. 4. Crust; Fig. 5-Fig. 8. Granules; Fig. 9-Fig. 12. Threads; Fig. 13-Fig. 16. Smooth layers; Fig. 17-Fig. 20. Scales



图版 V 扫描电镜下的叶下表皮超微形态特征

 $1\sim 6$. 颗粒状纹饰; $7\sim 12$. 花团状纹饰; $13\sim 14$. 丝状纹饰; $15\sim 16$. 丝状-花团状; $17\sim 18$. 丝状-花团状-颗粒状纹饰; $19\sim 20$. 光 滑纹饰

Plate V Micro-morphology of abaxial leaf epidermis under SEM

Fig. 1-Fig. 6. Granules; Fig. 7-Fig. 12. Rosettes; Fig. 13-Fig. 14. Threads; Fig. 15-Fig. 16. Threads-rosettes; Fig. 17-Fig. 18. Threads-rosettes-granules; Fig. 19-Fig. 20. Smooth layers

(编辑:潘新社)