

# 中国花椒属(广义)叶结构研究

曹明<sup>1,2,3</sup>, 曹丽敏<sup>4</sup>, 张奠湘<sup>2\*</sup>, 张瑞泉<sup>1</sup>

(1. 广西壮族自治区广西植物研究所, 广西桂林 541006; 2. 中国科学院华南植物园, 广州 510650;  
中国科学院  
3. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 4. 湖南衡阳师范学院生命科学系, 湖南衡阳 421008)

**摘要:** 对国产花椒属 32 种 4 变种叶结构特征进行了研究。结果发现, 花椒属叶脉均属于羽状脉弓形脉序类型; 叶齿具全缘、具齿或钝齿 3 种类型; 二级叶脉有分支或不分支; 三级叶脉有分支、网状和及顶 3 种类型; 多数种类叶齿无腺点, 仅 4 种叶齿有腺点。叶结构研究结果支持花椒亚属和崖椒亚属的亚属等级, 它们共同组成广义的花椒属, 并支持花椒属为芸香科中比较原始类群的观点; 但不支持 Engler 将花椒亚属和崖椒亚属独立成属的分类处理。基于重要外部形态学特征和叶结构特征, 重新对花椒属下两个亚属的检索表进行了修订。

**关键词:** 芸香科; 花椒属; 叶结构; 中国

中图分类号: Q944 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2009)02-0163-08

## Leaf architecture of *Zanthoxylum* (Rutaceae) from China and its taxonomic significance

CAO Ming<sup>1,2,3</sup>, CAO Li-Min<sup>4</sup>, ZHANG Dian-Xiang<sup>2\*</sup>, ZHANG Rui-Quan<sup>1</sup>

(1. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China; 2. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 3. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. Department of Life Sciences, Hengyang Normal University, Hengyang 421008, China)

**Abstract:** Leaf architecture of 32 species and 4 variety of *Zanthoxylum* s. l. (Rutaceae) in China were investigated. A comprehensive description of leaf architecture for *Zanthoxylum* was provided. Venation pattern was brochidodromous which represented a comparative primitive type. Tree types of teeth were detected, namely entire, toothed and crenate. The secondary veins were branched or unbranched. The most species were without glands on teeth, except in 4 species. These results did not support Englerian classification of *Zanthoxylum*. Based on comparison of leaf architecture, our results supported the taxonomic treatment of subgenera *Fagara* and *Zanthoxylum* as subgenus rank of *Zanthoxylum* and the genus *Zanthoxylum* as a comparative primitive group within the Rutaceae. A key based on main diagnostic morphologically and leaf architecture characters to the two subgenera of *Zanthoxylum* were revised.

**Key words:** Rutaceae; *Zanthoxylum*; leaf architecture; China

花椒属(*Zanthoxylum* L. s. l.) (广义) 约有 225~250 种 (Stevens, 2001), 广义花椒属包括花椒亚属 (subgen. *Zanthoxylum*) 和崖椒亚属 (subgen. *Fagara*), 前者主要分布在亚洲和北美洲地区, 后者广泛分布于亚洲、非洲、大洋洲、北美洲热带和亚热带

地区 (Engler & Prantl, 1931); 本属是芸香科中种类最多的一个属, 多为乔木、小乔木或木质藤本, 常绿或落叶。中国花椒属有 39 种 14 变种 (黄成就, 1997)。其中花椒亚属有 13 种 7 变种, 除极西部、西北部及东北部、海南岛外, 其他大部分地区均有分

收稿日期: 2007-10-22 修回日期: 2008-06-05

基金项目: 国家自然科学基金 (30860023) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (30860023)]

作者简介: 曹明 (1963-), 男, 湖南桂阳人, 博士, 副研究员, 植物学专业, (E-mail) caoming135@126.com。

\* 通讯作者 (Author for correspondence, E-mail: dx-zhang@scib.ac.cn)

布;崖椒亚属有 18 种 7 变种,除东北和西北部外,其他各地均有分布,以西南和南部各省分布最多。

花椒属中崖椒亚属(subgen. *Fagara*)与花椒亚属(subgen. *Zanthoxylum*)的系统位置一直是芸香科系统学研究争论的焦点(Engler & Prantl, 1931; 黄成就, 1997)。Linné(1759)依据花被片有无萼片与花瓣之分将其划分为崖椒属(*Fagara*)和花椒属(*Zanthoxylum*)这两个属,这一观点得到部分学者支持(Engler & Prantl, 1931; Exell 等, 1963; Albuquerque de Byron, 1969)。但多数学者不支持这一观点(Saunders, 1934; Moore, 1936; Hartley, 1966; Beurton, 1994; Fosberg, 1959; Fish & Waterman, 1973; 屠治本, 1985; 廖亮等, 1988),他们不支持将两个亚属独立成属,仍将其当作亚属处理,共同组成广义花椒属(*Zanthoxylum* L. s. l.)。

植物叶结构特征在鉴别植物化石及系统分类方面具有重要价值(Dicher, 1974; Hickey & Wolfe, 1975; Melville, 1976; Leng, 1999; Li & Hickey, 1988; Hickey & Daylor, 1991; Wilkinson, 1992; 周浙昆等, 1994, 1995; LAWG, 1999; Roth-nebelsick 等, 2001; Luo & Zhou, 2002; 许炳强等, 2007)。目前芸香科花椒属叶结构特征研究前人已有一定积累: Paris 等(1948, 1951)报道了花椒属 4 个种的叶解剖特征; Albuquerque de Byron(1969, 1972)观察了亚马逊河流域崖椒亚属叶脉特征; Ogundipe (2002)报道了非洲西部花椒属的 *Z. boutense*、*Z. buesgenii*、*Z. dinklagei*、*Z. leprieurii*、*Z. rubescens*、*Z. thomense*、*Z. viride*、*Z. gillettii*、*Z. lemairei*、*Z. tessmannii* 和 *Z. zanthoxyloides* 等 11 个种的叶解剖特征,分析了叶脉特征在 11 种间的区别,其结果表明,叶脉特征在花椒属种类区分方面的潜在价值。但国内花椒属叶结构研究还处于空白状态。为此,本文对国产花椒属 32 种 4 变种的叶结构特征进行了综合的研究,旨在通过对国产花椒属叶结构的研究,寻找发现有系统分类意义的叶结构性状,为探讨花椒属下的系统分类关系及种类区分提供资料。

## 1 材料与方 法

实验材料大部分采自中国科学院华南植物园标本馆(IBSC),只有西畴花椒、元江花椒 2 种采自中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN);实验材料为成熟叶片,全部采自腊叶标本。详细资料见表 1。

实验步骤:(1)完整叶片用 15% NaOH 溶液浸泡约 10 d,溶解叶肉等组织;(2)清水漂洗,2% 乙酸中和残留碱,清水洗净;(3)25% 次氯酸钠(NaHClO<sub>2</sub>)中漂白脱色 15 min,清水漂洗;(4)250% 水合氯醛(CCl<sub>3</sub>CH(OH)<sub>2</sub>)透明 24 h;(5)系列酒精脱水,1% 番红(Safranin)染色;(6)中性树脂封片,Olympus 光学显微镜观察拍照和 Sony717 数码相机照相。

叶结构术语主要参照 Hickey(1973),结合俞诚鸿等(1986)及孙启高等(1997)。

## 2 观察结果

本次研究的国产花椒属 32 种 4 变种的叶结构特征详见表 2。

### 2.1 花椒属的叶形态结构特征

观察研究了国产花椒属 32 种 4 变种的叶结构,尽管研究材料只占花椒属的近七分之一、且因受条件限制未能收集到国外花椒属的代表性材料,不足以完整代表花椒属,但已覆盖了国产花椒属的绝大多数种类,因此可以根据本研究结果对国产花椒属叶形态结构特征进行初步总结:叶互生,奇数羽状复叶,稀单叶或 3 小叶,小叶互生或对生,全缘或者在叶缘有小裂齿,齿缝处常有较大油点;叶形大小从 35 cm×30 cm 到 5 mm×4 mm 不等;叶形常为卵状或椭圆形,先端渐尖或钝;叶脉全部属于曲行叶脉类型中的弓形叶脉;二级脉有不分支和分支两种类型;叶齿具腺体或无腺体。其中观察到叶脉全部属于弓形叶脉,与 Ogundipe(2002)的观察结果基本一致,这种一致也表明弓形叶脉是花椒属基本的叶脉类型。

### 2.2 重要的叶结构特征描述

本次主要观察了国产花椒属 32 种 4 变种以下叶结构特征:叶脉类型(venations pattern):所有样品的叶脉均属于羽状曲行叶脉类型(camptodromous)中的羽状弓形叶脉(pinnate brochidodromous),即二级脉彼此相连接形成一系列明显脉环,如毛刺壳花椒(图版 I:4)和狭叶花椒(图版 I:5)。

齿类型(Tooth type):有全缘(entire)、具齿(toothed)和钝齿(crenate)3 种类型。6 种 1 变种叶全缘:叶缘光滑或呈弧状,无明显突起或齿痕,如元江花椒(图版 I:3)等;22 种 3 变种叶具齿:叶缘突起,齿端较尖,如雷波花椒(图版 I:1)和花椒筋(图版 I:2)等;4 种叶钝齿:钝齿光滑,没有尖端,如浪叶花椒(图版 I:6)、小花花椒、异叶花椒和野花椒。

表 1 叶结构研究材料及凭证标本  
Table 1 Materials and voucher specimens  
for leaf architecture

分类群 Taxon	产地 Location	凭证标本 Voucher
崖椒亚属 subgen. <i>Fagara</i>		
椿叶花椒 <i>Zanthoxylum ailanthoides</i>	湖南沅陵	武陵山考察队 640
箭檵花椒 <i>Z. avicennae</i>	广东高要	黄成 162298
石山花椒 <i>Z. calcicola</i>	贵州兴义	贵州考察队 6863
砚壳花椒 <i>Z. dissitum</i>	广西东兰	张肇骞 11399
刺壳花椒 <i>Z. echinocarpum</i>	广东连县	左景烈 22614
毛刺壳花椒 <i>Z. echinocarpum</i> var. <i>tomentosum</i>	云南(具体地点不详)	刘慎涛 018846
贵州花椒 <i>Z. esquirolii</i>	四川泸定	王清泉 22499
密果花椒 <i>Z. glomeratum</i>	广西融水	吕清水 2864
兰屿花椒 <i>Z. integri-folium</i>	台湾(具体地点不详)	张庆恩 14993
拟砚壳花椒 <i>Z. laetum</i>	广东信宜	黄志 31888
雷波花椒 <i>Z. leiboicum</i>	四川雷波	管中天 9340
大花花椒 <i>Z. macranthum</i>	四川峨眉	熊济华 30489
小花花椒 <i>Z. micranthum</i>	四川奉节	方明渊 24883
朵花椒 <i>Z. molle</i>	江西武宁	张吉华 99905
多叶花椒 <i>Z. multijugum</i>	云南澄江	王孝 41511
两面针 <i>Z. nitidum</i>	广东阳江	陈炳辉 983
尖叶花椒 <i>Z. oxyphyllum</i>	云南大理	王汉臣 3405
菱叶花椒 <i>Z. rhombi-foliolatum</i>	四川南川	李国凤 60853
花椒薹 <i>Z. scandens</i>	湖南城步	李泽棠 1811
青花椒 <i>Z. schini-folium</i>	浙江天目山	贺贤育 25300
狭叶花椒 <i>Z. stenophyllum</i>	四川奉节	四川大学考察队 107923
毡毛花椒 <i>Z. tomentellum</i>	云南贡山	王启无 66857
西畴花椒 <i>Z. xichouense</i>	云南石屏	高信芬 431
元江花椒 <i>Z. yuanjiangense</i>	云南元阳	绿春考察队 1401
花椒亚属 subgen. <i>Zanthoxylum</i>		
毛刺花椒 <i>Z. acanthopodium</i> var. <i>timbor</i>	云南永德	俞德俊 16869
毛竹叶花椒 <i>Z. armatum</i> var. <i>ferrugineum</i>	广西龙津	谭沛祥 57091
岭南花椒 <i>Z. austrosinense</i>	广东乳源	高锡朋 52803
花椒 <i>Z. bungeanum</i>	四川南川	熊济华 92525
油叶花椒 <i>Z. bungeanum</i> var. <i>punctatum</i>	四川天全	蒋兴慶 34775
异叶花椒 <i>Z. ovalifolium</i>	海南岛白沙	刘心祈 27551
川陕花椒 <i>Z. piasezkii</i>	四川大金	李馨 75018
微柔毛花椒 <i>Z. pilosulum</i>	四川马尔康	李馨 72333
野花椒 <i>Z. simulans</i>	湖南黔阳	李泽棠 2054
梗花椒 <i>Z. stipitatum</i>	广东乳源	广东考察队 7182
浪叶花椒 <i>Z. undulati-folium</i>	湖北武汉	李洪均 738
屏东花椒 <i>Z. wutaiense</i>	台湾雾台	王昆玉 1019

叶齿腺体(Glands on teeth): 有些种类叶脉齿端可见一群稠密不透明物质, 即腺点。绝大多数材料未见腺点, 仅在两面针(图版 II: 7)、浪叶花椒(图

版 II: 6, 8)、尖叶花椒和屏东花椒等 4 种叶边缘见有腺点。

表 2 花椒属植物叶结构特征  
Table 2 Leaf architecture data in *Zanthoxylum*

分类群 Taxon	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
崖椒亚属 subgen. <i>Fagara</i>						
椿叶花椒 <i>Z. ailanthoides</i>	Bro	T	—	U	P	Br
箭檵花椒 <i>Z. avicennae</i>	Bro	T	—	B	Re	Br
石山花椒 <i>Z. calcicola</i>	Bro	T	—	B	P	Br
砚壳花椒 <i>Z. dissitum</i>	Bro	T	—	B	Re	Br
刺壳花椒 <i>Z. echinocarpum</i>	Bro	En	—	B	Re	Br
毛刺壳花椒 <i>Z. echinocarpum</i> var. <i>tomentosum</i>	Bro	En	—	B	Re	Br
贵州花椒 <i>Z. esquirolii</i>	Bro	T	—	B	Ra	Br
密果花椒 <i>Z. glomeratum</i>	Bro	En	—	B	Re	Br
兰屿花椒 <i>Z. integri-folium</i>	Bro	En	—	U	Re	Br
拟砚壳花椒 <i>Z. laetum</i>	Bro	En	—	B	Re	Br
雷波花椒 <i>Z. leiboicum</i>	Bro	T	—	B	Re	Br
大花花椒 <i>Z. macranthum</i>	Bro	T	—	B	P	Br
小花花椒 <i>Z. micranthum</i>	Bro	Cr	—	U	P	Br
朵花椒 <i>Z. molle</i>	Bro	T	—	B	Re	Br
多叶花椒 <i>Z. multijugum</i>	Bro	T	—	B	P	Br
两面针 <i>Z. nitidum</i>	Bro	T	+	U	Re	Br
尖叶花椒 <i>Z. oxyphyllum</i>	Bro	T	+	B	Re	Br
菱叶花椒 <i>Z. rhombi-foliolatum</i>	Bro	T	—	B	Ra	Br
花椒薹 <i>Z. scandens</i>	Bro	T	—	B	Re	Br
青花椒 <i>Z. schini-folium</i>	Bro	T	—	B	Re	Br
狭叶花椒 <i>Z. stenophyllum</i>	Bro	T	—	B	Re	Br
毡毛花椒 <i>Z. tomentellum</i>	Bro	T	—	B	P	Br
西畴花椒 <i>Z. xichouense</i>	Bro	En	—	B	Re	Br
元江花椒 <i>Z. yuanjiangense</i>	Bro	En	—	B	P	Br
花椒亚属 subgen. <i>Zanthoxylum</i>						
毛刺花椒 <i>Z. acanthopodium</i> var. <i>timbor</i>	Bro	T	—	U	Ra	Br
毛竹叶花椒 <i>Z. armatum</i> var. <i>ferrugineum</i>	Bro	T	—	B	Re	S
岭南花椒 <i>Z. austrosinense</i>	Bro	T	—	U	Ra	Br
花椒 <i>Z. bungeanum</i>	Bro	T	—	U	Re	Br
油叶花椒 <i>Z. bungeanum</i> var. <i>punctatum</i>	Bro	T	—	B	Re	Br
异叶花椒 <i>Z. ovalifolium</i>	Bro	Cr	—	U	P	Br
川陕花椒 <i>Z. piasezkii</i>	Bro	T	—	B	Ra	Br
微柔毛花椒 <i>Z. pilosulum</i>	Bro	T	—	U	Ra	Br
野花椒 <i>Z. simulans</i>	Bro	Cr	—	B	Re	Br
梗花椒 <i>Z. stipitatum</i>	Bro	T	—	B	Ra	Br
浪叶花椒 <i>Z. undulati-folium</i>	Bro	Cr	+	B	Re	Br
屏东花椒 <i>Z. wutaiense</i>	Bro	T	+	B	Re	Br

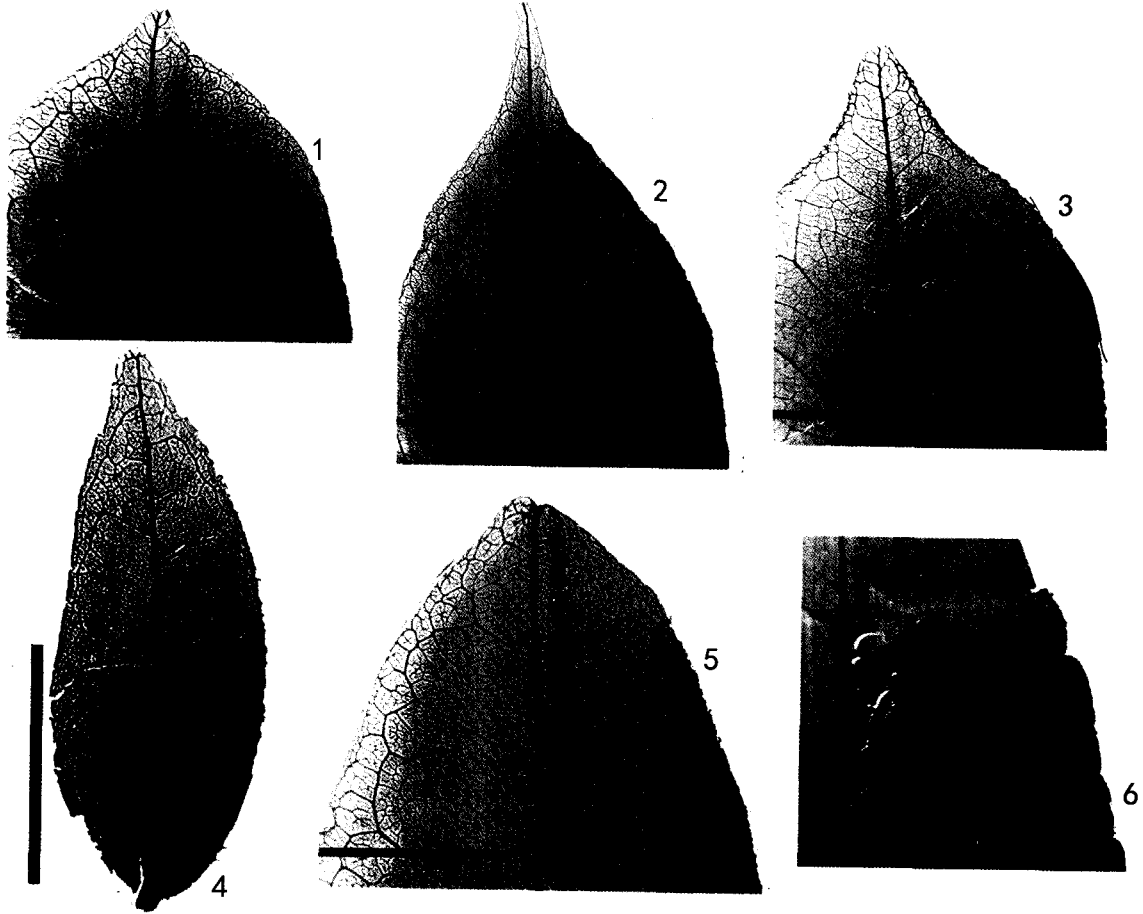
注: (1)叶脉类型; Bro, 弓形叶脉; (2)叶齿类型; En, 全缘; T, 具齿; Cr, 钝齿; (3)腺体的有无; Presence or absence of gland; (4)二级叶脉; B, 分支; U, 不分支; Sin, 深波状; (5)三级叶脉类型; Ra, 分支型; Re, 网状; P, 及顶型; (6)细脉; S, 简单不分支; Br, 分支。

二级叶脉(Secondary veins): 起源于主脉, 从主脉直接分出来比主脉细的叶脉叫二级脉, 有分支(branched)和无分支(unbranched)2 种类型。24 种

3 变种有分支,如密果花椒、雷波花椒和梗花椒等;8 种 1 变种无分支,如兰屿花椒、椿叶花椒、毛刺花椒和岭南花椒等。

三级叶脉(Tertiary veins):比二级脉较细的次

级脉和直接从主脉上分支出的等粗度的脉叫三级脉,有分支型(ramified)、网状(reticulate)和及顶型 3 种类型。分支型:三级脉分支成次级脉,但不与二级脉相连,如贵州花椒、菱叶花椒、川陕花椒和微柔



图版 I 花椒属叶结构 1. 雷波花椒(具齿叶); 2. 花椒筋(具齿叶); 3. 元江花椒(全缘叶); 4. 毛刺壳花椒(羽状弓形叶脉); 5. 狭叶花椒(羽状弓形脉); 6. 浪叶花椒(叶齿具腺体)。

Plate I Leaf architecture in *Zanthoxylum* 1. *Z. leiboicum*; 2. *Z. scanden*; 3. *Z. yuanjiangense*; 4. *Z. echinocarpum* var. *tomentosum*; 5. *Z. stenophyllum*; 6. *Z. undulati* folium. Scale bar=1 cm.

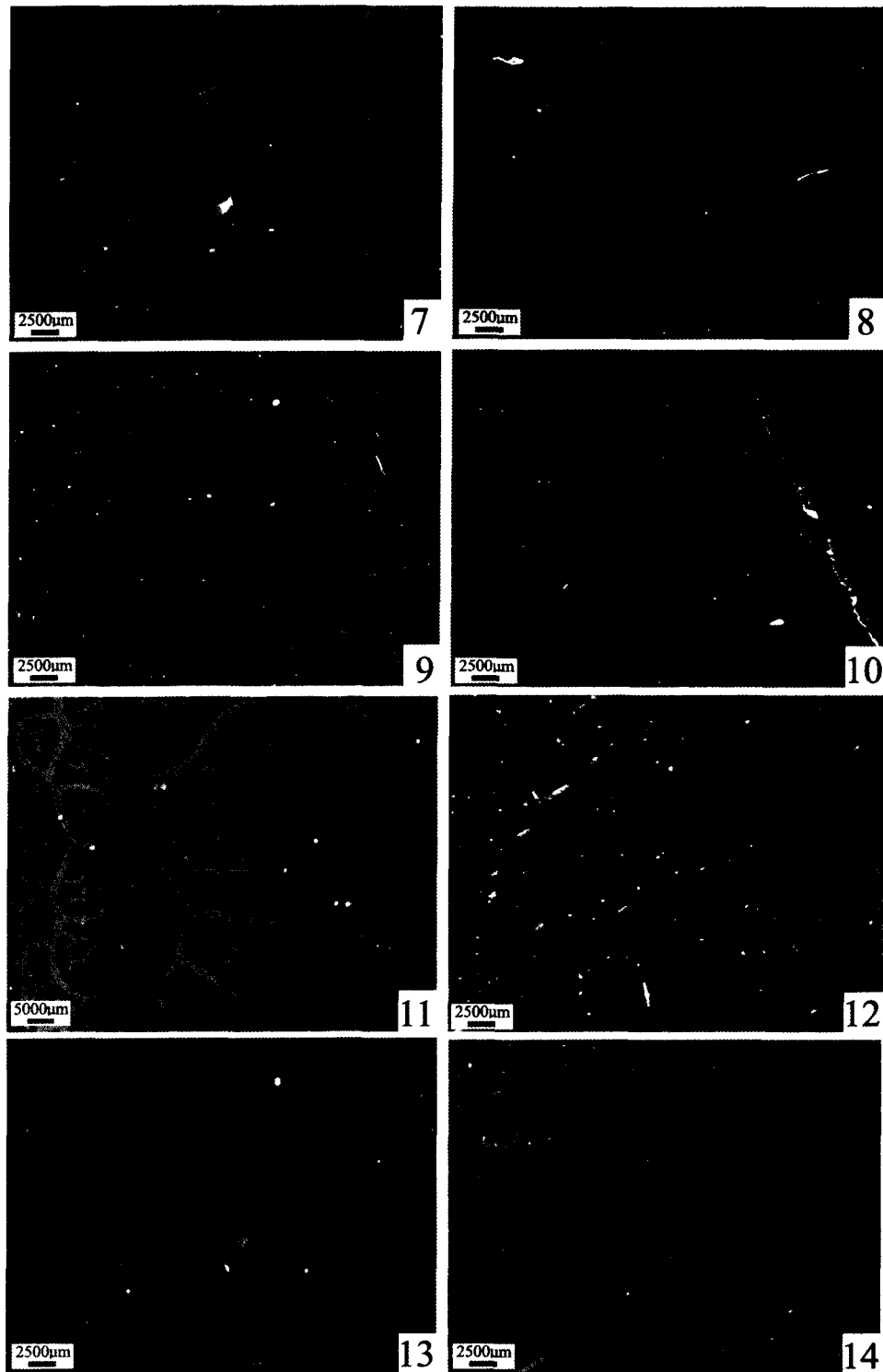
毛花椒等;网状:三级脉与其它三级脉或二级脉构成网状,如兰屿花椒(图版 II:9)、密果花椒(图版 II:10)、雷波花椒(图版 II:11)、刺壳花椒(图版 II:12)、毛刺壳花椒(图版 II:13)、拟壳花椒(图版 II:14)、尖叶花椒(图版 III:15)、箬欏花椒(图版 III:16)、花椒筋(图版 III:17)和壳花椒(图版 III:18)等;及顶型:三级脉与对面的三级脉相连,如小花花椒(图版 III:19)、元江花椒(图版 III:20)、毡毛花椒(图版 III:21)和多叶花椒(图版 III:22)等。

细脉(Veinlets):是叶片任意末级脉(ending ultimate veins)及偶然穿过脉间区向远处延伸的一类脉序。细脉有分支(branched)或无分支(simple),仅见毛竹叶花椒 1 变种的细脉不分支,其余种类的细脉具

分支。

### 3 讨论

Beurton(1994)研究了广义花椒属(*Zanthoxylum* s. l.)的雌蕊和花被,结果发现狭义花椒属(*Zanthoxylum* s. str.)中存在两种类型的单行花被,据此推断狭义花椒属不是一个自然类群,而应与崖椒亚属合并组成广义花椒属(*Zanthoxylum* s. l.)。曹明等(2008)研究了中国广义花椒属叶表皮特征,发现花椒亚属与崖椒亚属在叶表皮细胞形状、气孔器类型及保卫细胞形状等方面有许多共同点,结果表明花椒亚属与崖椒亚属的亚属等级处理是合理的,它们共同组成广义花椒

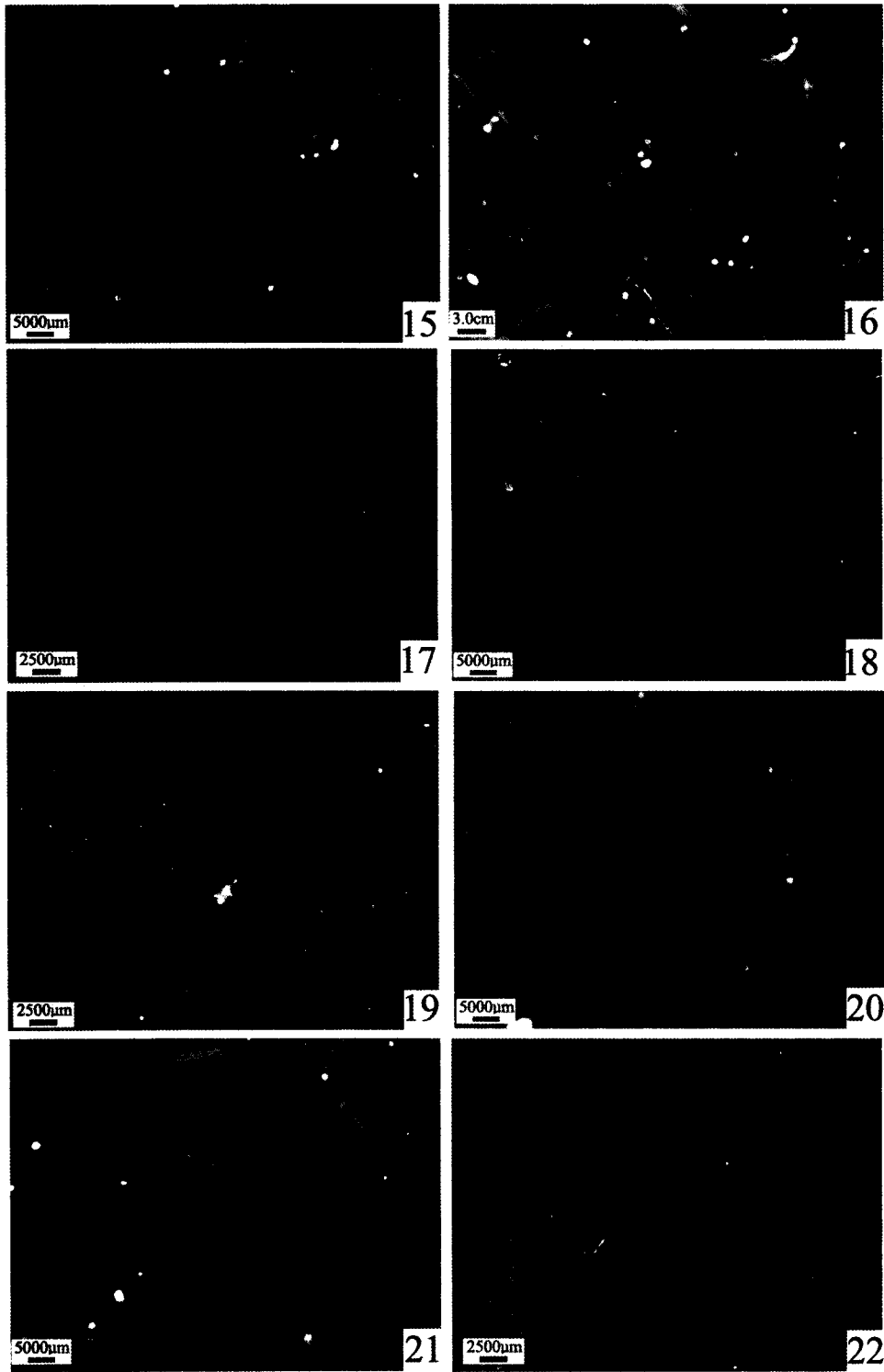


图版 II 花椒属叶结构 7. 两面针(叶齿具腺体); 8. 浪叶花椒(叶齿具腺体); 9. 兰屿花椒(网状三级脉); 10. 密果花椒(网状三级脉); 11. 雷波花椒(网状三级脉); 12. 刺壳花椒(网状三级脉); 13. 毛刺壳花椒(网状三级脉); 14. 拟砚壳花椒(网状三级脉)。

Plate II Leaf architecture in *Zanthoxylum* 7. *Z. nitidum*; 8. *Z. undulati folium*; 9. *Z. integri folium*; 10. *Z. glomeratum*; 11. *Z. leiboicum*; 12. *Z. echinocarpum*; 13. *Z. echinocarpum* var. *tomentosum*; 14. *Z. laetum*.

属。分析花椒属 32 种 4 变种叶结构特征,可以看出叶脉以及叶的其它特征在花椒属内比较稳定,有一定

的系统学意义。崖椒亚属 23 种 1 变种中,16 种叶具齿,6 种 1 变种叶全缘,1 种叶具钝齿;21 种 1 变种叶



图版 III 花椒属叶结构 15. 尖叶花椒(网状三级脉); 16. 箭檫花椒(网状三级脉); 17. 花椒箭(网状三级脉); 18. 砚壳花椒(网状三级脉); 19. 小花花椒(及顶三级脉); 20. 元江花椒(及顶三级脉); 21. 毡毛花椒(及顶三级脉); 22. 多叶花椒(及顶三级脉)。

Plate III Leaf architecture in *Zanthoxylum* 15. *Z. oxyphyllum*; 16. *Z. avicemuae*; 17. *Z. scandens*; 18. *Z. dissitum*; 19. *Z. micranthum*; 20. *Z. yuanjiangense*; 21. *Z. tomentellum*; 22. *Z. multijugum*.

齿无腺体、2种叶齿有腺体; 19种1变种次级脉具分支、4种次级脉不具分支; 7种三级脉及顶、14种1变

种三级脉网状、2种三级脉分支; 23种1变种叶细脉均具有分支。花椒亚属9种3变种中: 6种3变种叶

具叶齿、3 种叶具钝齿; 7 种 3 变种叶齿无腺体、2 种叶有腺体; 有 5 种 2 变种次级脉具分支、4 种 1 变种次级脉不具分支; 有 1 种三级脉及顶、4 种 1 变种三级脉分支、4 种 2 变种三级脉网状; 9 种 2 变种细脉有分支、1 变种细脉无分支。通过上述分析比较可以发现这两个亚属在叶结构特征上具有很多共性, 有很多相同点, 这些相同点揭示它们是有较近亲缘关系的一个自然类群, 也就不能将它们独立为两个属。这些特征在两个亚属中较稳定, 因此, 叶结构研究结果表明: 花椒亚属与崖椒亚属的亚属等级处理是合理的, 它们共同组成广义花椒属。叶结构研究结果支持 Beurton (1994) 花结构及曹明等 (2008) 叶表皮研究结论; 而 Engler & Prantl (1931) 将两个亚属独立成属的分类处理不获叶结构研究结果的支持。

叶结构特征在花椒属两个亚属中较稳定, 两个亚属间既有共性又有一些差异, 因此可依据叶结构特征结果并结合外部形态学特征, 作出国产花椒属分亚属检索表:

1. 花被片两轮排列, 外轮为萼片, 内轮为花瓣, 二者颜色有差异, 数目均 4 片或 5 片; 雄蕊与花瓣同数; 雌花的花柱为挺直的柱状; 叶具叶齿、钝齿或全缘; 次级脉多具分支, 少数不具分支; 三级脉网状、及顶, 少数三级脉分支……崖椒亚属 subgen. *Fagara* (L.) Schneid  
1. 花被片一轮排列, 二者颜色相同, 数目与雄蕊同数, 均 4~8 片; 心皮背部顶侧有较大油点一颗, 花柱分离, 各自向背弯; 叶具有叶齿或钝齿, 没有全缘叶; 次级脉多具分支或不具分支; 三级脉网状、分支, 少数三级脉及顶

……花椒亚属 subgen. *Zanthoxylum* (Raf.) Rehd

Da Silva 等 (1988) 和廖亮等 (1988) 对芸香科进行了化学分类学研究、Stace 等 (1993) 研究了芸香科的细胞进化式样、Poon 等 (2007) 对芸香亚科和飞龙掌血亚科进行了分支分析, 均得出花椒属是芸香原始类群的结论。按照 Hickey (1973)、Hickey & Wolfe (1975) 和 Hickey & Daylor (1991) 的研究结果, 可据次级叶脉及高级叶脉的特征将叶脉分为 1 级、2 级、3 级和 4 级, 并且 1、2 级脉序是较低等植物类群的特征叶脉, 而 3、4 级以上的脉序是较高等植物类群的特征叶脉。本次 32 种 4 变种叶结构研究发现花椒属除少数种类具 3、4 级叶脉, 甚至还有种类具细脉等高级脉序, 如两面针 (图版 II: 7)、兰屿花椒 (图版 II: 9)、密果花椒 (图版 II: 10)、雷波花椒 (图版 II: 11)、毡毛花椒 (图版 III: 21) 和拟砚壳花椒等外, 绝大多数种类以 1、

2 级叶脉为主, 从叶脉等级推断花椒属可能是芸香科中的原始类群。因此, 叶结构研究结果支持 Da Silva (1988)、廖亮等 (1988)、Stace 等 (1993) 和 Poon 等 (2007) 的结论。

从叶结构特征结果来看, 叶脉及叶的其它特征在花椒属内比较稳定, 可以作为划分亚属等级的佐证; 同时发现叶结构特征在亚属内的各个种间还存在一些差异。以崖椒亚属为例, 贵州花椒、菱叶花椒等的叶全缘、三级脉分支, 刺壳花椒、毛刺壳花椒、密果花椒、兰屿花椒、拟砚壳花椒和西畴花椒等的叶全缘、但三级脉网状, 通过对比可看出崖椒亚属内的这些种在叶结构特征上存在一些差异, 这些差异有可能作为组等级水平的划分依据, 因此 Engler 等 (1931) 将国产崖椒亚属全部归入 sect. *Macqueria* Triana et Planch 组 subsect. *Gerontogaeae* Engl. 亚组的分类处理是否合理, 有待进一步研究探讨。

叶结构特征在花椒属种间存在一些差异也可以为某些种类区分提供帮助。例如, 梗花椒 *Z. stipitatum* 是黄成就 (1987) 发表的新种, 它与野花椒 *Z. simulans* 近缘, 在外部形态上梗花椒的花序甚短缩, 花较少, 叶有较多小叶, 小叶较狭窄, 干后黑色或深棕色, 有较多凸起的油点; 在叶结构特征上二者也存在差别, 前者叶缘具齿, 三级叶脉分支, 后者叶缘为钝齿, 三级叶脉网状。再如, 花椒原变种 *Z. bungeanum* 与变种油叶花椒 *Z. bungeanum* var. *punctatum* 之间在外部形态上比较相似, 只是因为后者小叶上有油点相区别; 叶结构特征研究发现花椒原变种的二级叶脉不分支, 变种油叶花椒的二级叶脉分支, 据此可以比较容易地将二者区别。但是种间的这些差异是一个连续而稳定的变异过程, 尚不足以用来区别国产花椒属的每个种, 因此我们尚不能仅凭叶结构特征作出国产花椒属分种检索表。

致谢 感谢中国科学院昆明植物研究所周浙昆研究员对第一作者的帮助和指导, 中国科学院昆明植物研究所标本馆提供部分实验材料, 谨致谢意。

## 参考文献:

- 黄成就. 1997. 中国植物志 第 43 卷 (第 2 分册) [M]. 北京: 科学出版社, 1-53  
喻诚鸿, 陈泽濂. 1986. 华南木本双子叶植物的宏观结构资料. I. 术语与方法 [C] // 中国科学院华南植物研究所集刊. 北京: 科学出版社, 2: 83-97  
Albuquerque de Byron WP. 1969. Contribuizuo An Estudo Da Nervazao Foliar De Plantas Da Flora Amazonica-Genro *Fagara* (Rutaceae) [J]. *Botanica*, 33: 1-74

- Albuquerque de Byron WP. 1972. Contribuizao Ao Estudo Da Nervazao Foliar De Plantas Da Flora Amazonica II-Fagara prancei Albuq. (Rutaceae)[J]. *Acta Amazonica*, **1**:11-13
- Beurton C. 1994. Gynoecium and perianth in *Zanthoxylum* s. l. (Rutaceae)[J]. *Pl Syst Evol*, **189**:165-191
- Cao M(曹明), Zhang DX(张莫湘). 2008. Leaf epidermal morphology of *Zanthoxylum* s. l. (Rutaceae) from Chian(中国花椒属(广义)叶表皮特征初步研究)[J]. *J Syst Evol(植物分类学报)*, **46**(4):628-640
- Da Silva MF, Gottlieb OR, Ehrendorfer F. 1988. Chemosystematics of the Rutaceae; suggestions for a more natural taxonomy and evolutionary interpretation of the family[J]. *Pl Syst Evol*, **161**:97-134
- Dicher D L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains[J]. *Bot Rev*, **40**:1-157
- Engler A, Prantl K. 1931. Rutaceae [M]. In: Die Natürliche Pflanzenfamilien, **19**:214-225
- Exell A, Fernandes A, Wild H. 1963. Rutaceae[M]. In: Flora Zambesiaca. London: Crown Agents, **2**:183-190
- Fisb F, Waterman PG. 1973. Chemosystematics in the Rutaceae II. The Chemosystematics of the Zanthoxylum/Fagara [J]. *Taxon*, **22**(2/3):177-203
- Fosberg FR. 1959. Typification of Zanthoxylum[J]. *Taxon*, **8**:103-105
- Hartley TG. 1966. A revision of the Malesian species of Zanthoxylum(Rutaceae)[J]. *J Arn Arbor*, **47**:171-221
- Hickey LJ. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves[J]. *Am J Bot*, **60**:17-33
- Hickey LJ, Wolfe JA. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology[J]. *Ann Miss Bot Gard*, **62**:538-589
- Hickey LJ, Daylor DW. 1991. The leaf architecture of Ticodendron and the application of foliar characters in discerning its relationships[J]. *Ann Miss Bot Gard*, **78**:105-130
- Huang CC(黄成就). 1987. Materials for Chinese Rutaceae(II)(中国芸香科植物资料)(二)[J]. *Guihaia(广西植物)*, **7**(1):2
- Leaf Architecture Working Group(LAWG). 1999. Manual of leaf architecture morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms[C]. Smithsonian Institution Duplication Services 65p
- Leng Q. 1999. Analysis on the classificaton of deciduous Fagaceae from China based on leaf Architecture[J]. *Palaeoworld*, **12**:65-84
- Li HM(李浩敏), Hickey LJ. 1988. Leaf architecture and systematics of the Hamamelidaceae sensu lato(金缕梅科(广义)的叶结构及分类)[J]. *Acta Phytotax Sin(植物分类学报)*, **26**(2):96-110
- Liao L(廖亮), Li GS(李干孙), Li JB(李杰兵), et al. 1988. Chemical constituents of *Z. myriacanthum* and chemotaxonomy of *Zanthoxylum*(大叶臭花椒的化学成分并论花椒属植物的化学分类)[J]. *Acta Bot Yunnan(云南植物研究)*, **10**(4):445-456
- Linné. 1759. Systema Naturae[M]. Vol. 2. 10th ed. Stockholm: impensis Laurentii Salvii
- Luo Y, Zhou ZK. 2002. Leaf architecture in Quercus subgenus *Cyclobalanopsis* (Fagaceae) from China[J]. *Bot J Linn Soc*, **140**:283-295
- Melville R. 1976. The terminology of leaf architecture[J]. *Taxon*, **25**:549-561
- Moore JA. 1936. Floral anatomy and phylogeny in the Rutaceae [J]. *New Phytol*, **35**:318-322
- Ogundipe OT. 2002. Leaf anatomical studies on eleven species of *Zanthoxylum* Linn(Rutaceae)[J]. *Phytomorphology*, **52**:103-112
- Paris R, Moyses-Maignon H. 1948. Etude Preliminaire du *Fagara viridis* A Chev, *Fagara parvifolia* A Chev[J]. *Ann Pharm Fr*, **6**:409
- Paris R, Moyses-Maignon H. 1951. Etude Preliminaire du *Fagara* Engler[J]. *Ann Pharm Fr*, **9**:479
- Poon WS, Shaw PC, Simmons MP, But PPH. 2007. Congruence of molecular, morphological and biochemical profiles in Rutaceae: a cladistic analysis of the subfamilies *Rutoideae* and *Toddalioideae* [J]. *Systematic Botany*, **32**:837-846
- Roth-Nebelsick A, Uhl D, Mosbrugger V, et al. 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: A Review [J]. *Ann Bot*, **87**:553-566
- Saunders ER. 1934. On carpel morphology IV [J]. *Ann Bot*, **48**:643-692
- Stace HM, Armstrong JA, James SH. 1993. Cytoevolutionary patterns in Rutaceae[J]. *Pl Syst Evol*, **187**:1-28
- Stevens PF. 2001. Angiosperm Phylogeny Website[M]. Version 7, May, 2006
- Sun QG(孙启高), Song SY(宋书银), Wang YF(王宇飞), et al. 1997. Introduction to terminology of classification of dicotyledonous leaf architecture(介绍双子叶植物叶结构分类术语)[J]. *Acta Phytotax Sin(植物分类学报)*, **35**(3):275-288
- Tu ZB(屠治本). 1985. The alkaloids of Zanthoxylum and problem on the combination of two subgenera(花椒属植物生物碱及其两个亚属合并问题)[J]. *Bull Bot Res(植物研究)*, **5**(2):61-69
- Wilkinson HP. 1992. Leaf anatomy of the Pittosporaceae[J]. *Bot J Linn Soc*, **110**:1-59
- Xu BQ(徐炳强), Xia NH(夏念和), Wang SP(王少平), et al. 2007. Leaf venation of *Osmanthus*(Oleaceae) from China and its taxonomic significance(中国木犀属植物叶脉形态及其分类学意义)[J]. *Guihaia(广西植物)*, **27**(5):697-705
- Zhou ZK(周浙昆), Li HM(李浩敏). 1994. Implication of the leaf architecture for systematic studies of *Chloranthaceae* from China [J]. *Chin J Bot*, **6**:12-18
- Zhou ZK(周浙昆), Wilkinson H, Wu ZY(吴征镒). 1995. Taxonomical and evolutionary implications of the leaf anatomy and architecture of *Quercus* subgenus *Quercus* from China[J]. *Cathyu*, **7**:1-34