

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202111044

田琴, 段涵宁, 王云强, 等. 中国五种仙茅科植物叶形态及其分类学意义 [J]. 广西植物, 2022, 42(10): 1661–1674.

TIAN Q, DUAN HN, WANG YQ, et al. Leaf morphology and taxonomic significance of five species in Hypoxidaceae from China [J]. *Guihaia*, 2022, 42(10): 1661–1674.



中国五种仙茅科植物叶形态及其分类学意义

田 琴^{1,2}, 段涵宁¹, 王云强³, 李海涛³, 李 璐^{1*}

(1. 西南林业大学 生物多样性保护学院, 昆明 650224; 2. 西南林业大学 林学院, 昆明 650224; 3. 中国医学科学院 药用植物研究所云南分所云南省南药可持续利用重点实验室, 云南 景洪 666100)

摘 要: 为澄清仙茅科属间界限不清的分类学问题, 该文以中国仙茅科 3 属 5 种植物为研究对象, 利用显微镜、扫描电镜和石蜡切片技术, 观察了其叶形态、叶表皮显微特征和叶解剖特征。结果表明: (1) 叶形态有小型平整叶、中型波状叶、大型折扇状叶三种。 (2) 叶表皮毛状体结构为单细胞单列, 可分为长柔毛、糙伏毛和星状柔毛三类。 (3) 叶表皮细胞有六边形和五边形, 气孔为平列型和椭圆形, 气孔大小和气孔密度呈反比。 (4) 叶表皮蜡质纹饰有光滑、颗粒、屑状和壳状四类。 (5) 叶中脉横切面分为平整型和龙骨型, 维管束有圆形和椭圆形, 叶表皮厚度与表皮细胞具有正相关性。对 5 种植物的叶形态和叶解剖特征比较分析认为, 一些特征组合有助于理解仙茅科属间的亲缘关系和物种鉴定, 支持大叶仙茅属独立于仙茅属。

关键词: 仙茅科, 仙茅属, 小金梅草属, 大叶仙茅属, 叶形态, 叶解剖

中图分类号: Q944 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)10-1661-14

Leaf morphology and taxonomic significance of five species in Hypoxidaceae from China

TIAN Qin^{1,2}, DUAN Hanning¹, WANG Yunqiang³, LI Haitao³, LI Lu^{1*}

(1. *Department of Biodiversity Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China*; 2. *College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China*; 3. *Key Laboratory of Southern Medicinal Resources of Yunnan, Yunnan Branch Institute of Medicinal Plants, Chinese Academy of Medical Sciences, Jinghong 666100, Yunnan, China*)

Abstract: In order to provide new data for clarification of the generic relationship in Hypoxidaceae, morphology, ultrastructure, and anatomy of leaf from five species in this family were investigated using microscope, scanning electronic microscope (SEM), and paraffin section. It turned out that there were five points of views as below: (1) Three types of leaf shapes were characterized, including small-even, middle-wave, and large-plicate. (2) Trichomes were single-celled and uniseriate, and grouped into pilose, strigose and stellate types. (3) Shapes of leaf epidermal cells were

收稿日期: 2022-03-03

基金项目: 国家自然科学基金 (32060049); 全国第四次中药资源普查项目 (GZY-KJS-2018-004) [Supported by National Nature Science Foundation of China (32060049); the Fourth National Survey on Chinese Material Medical Resources (GZY-KJS-2018-004)]。

第一作者: 田琴 (1994-), 硕士研究生, 研究方向为植物分类学, (E-mail) 3488582237@qq.com。

* 通信作者: 李璐, 博士, 副研究员, 硕士研究生导师, 研究方向为植物系统与进化、植物形态解剖学, (E-mail) lilusaraca@foxmail.com。

hexagon and pentagon, while stomata was paracytic and elliptic with a negative correlation between size and density. (4) Sculptures of wax in epidermis was classified into smooth, granular, scales and crust types. (5) Leaf anatomy revealed two types of vascular bundles, leaf transection of midrib had flat and carinate types, and its shape was divided into round and oblong, with relevance between thickness of epidermis and size of epidermal cells. Based on comparative morphology and anatomy of leaf, it is suggested that complex of some characteristics would be helpful for understanding of generic relationships in *Hypoxis*, *Curculigo* and *Molineria*, while other characteristics for species identifications. In addition, *Molineria* should be regarded as an independent genus from *Curculigo sensu lato*.

Key words: Hypoxidaceae, *Curculigo*, *Hypoxis*, *Molineria*, leaf morphology, leaf anatomy

仙茅科(Hypoxidaceae)约有10属200种,主要分布于南半球,部分见于北半球,在地理分布上形成了非洲南部和印度洋两个分布中心,被放在天门冬目(Asparagales),与兰科(Orchidaceae)具有亲缘关系(Kocyan et al., 2011; APG, 2016)。该科为多年生草本植物,具有以下典型分类学特征(钱啸虎等,1985; Ji & Merrow, 2000; Kocyan et al., 2011)。(1)叶基生,具宿存叶基,有柄或无柄;叶片披针形,具明显的折扇状叶脉,毛被为非腺状型(non-glandular integument)。(2)花单生或总状花序或穗状花序,有时花序轴急剧缩短成头状或伞房状;花为辐射对称,具6枚花被片,排成两轮,外轮较小,背面绿色,内轮较大,为花瓣状,呈金黄色;子房下位,子房顶端常具喙。(3)果为蒴果或浆果。

仙茅科在我国约有4属10种(Liu et al., 2012; 王文广等,2019),分别是小金梅草属(*Hypoxis*)、仙茅属(*Curculigo*)、大叶仙茅属(*Molineria*)和华仙茅属(*Sinocurculigo*)(Liu et al., 2012)。小金梅草属约有100种,广布于热带地区,我国仅有小金梅草1种(*Hypoxis aurea*),为多年生矮小草本,产南方地区。仙茅属约有20种,广布于世界热带和亚热带地区,我国有2种,包括光叶仙茅(*Curculigo glabrescens*)和仙茅(*C. orchioides*),见于华南和西南。大叶仙茅属约10种,分布于热带地区,我国有6种,包括大叶仙茅(*Molineria capitulata*)、短蕊仙茅(*M. breviscapa*)、绒叶仙茅(*M. crassifolia*)、疏花仙茅(*M. gracilis*)、中华仙茅(*M. sinensis*)和喜马拉雅仙茅(*M. prainiana*)(王文广等,2019)。华仙茅属是根据种子不具纵凸纹、柱头具毛、侧膜胎座等形态特征并结合分子证据而成立的单种属,仅包括台山华仙茅(*Sinocurculigo taishanica*)1种,分布于我国广东省台山市(Liu et al., 2012)。

长期以来,仙茅科属间亲缘关系较为复杂,亟待澄清(Kocyan et al., 2011)。一方面,较为突出的

分类学问题是仙茅属和大叶仙茅属间的界限不清。在传统分类系统里,后者的成员常被放置在仙茅属(钱啸虎,1985; Ji & Merrow, 2000)。同时,分子系统学也认为这两个属的物种划分非常困难,本应放在仙茅属的物种常被归为大叶仙茅属,反之亦然(Kocyan et al., 2011)。尽管有研究认为它们在茎干、花、果和种子等组织器官方面差异明显,足以将其分开(Henderson, 1987),但一些关键的分类学特征并不稳定,在属间存在交叉重叠(Kocyan et al., 2011)。早期研究根据果喙的有无来区别仙茅属(有果喙)和大叶仙茅属(无果喙)(Nel, 1914)。然而,这个特征并不稳定,一些被放置在大叶仙茅属的物种也具果喙(Kocyan et al., 2011)。Hilliard和Burt(1978)提出了一个看似较为稳定但并不容易观察的解剖特征,即花药横切面的对称性,对称的是仙茅属,不对称的则为大叶仙茅属。但是,Kocyan和Endress(2001)研究表明,这个特征和果喙一样,在大叶仙茅属的一些物种里,花药横切面既有对称也有不对称,并据此把大叶仙茅属的两个种又放回仙茅属。因此,这两个属的形态鉴别特征需要补充新资料。目前,能较好地区分这两属的特征是种喙的有无,即仙茅属的种子具种喙(指种柄末端的延伸),且种皮表面具条状纹饰;大叶仙茅属的种子无喙,较小,条状种皮纹饰有或无(Henderson, 1987; Wiland-Szymanska, 1997; Nordal, 1998; Kocyan et al., 2011)。另一方面,鉴于仙茅属和大叶仙茅属在分子系统树上并非单系(Kocyan et al., 2011),且华仙茅属也处于这两个属交错镶嵌的分支里(Liu et al., 2012),说明这3个属的亲缘关系有待澄清。此外,在仙茅科的分子系统学里(Kocyan et al., 2011),广布于全球约有100种的小金梅草属,不同产地的物种处于不同分支(clades)表现为非单系(non-monophyletic),许多物种和非洲的樱茅属(*Rhodohypoxis*)构成一支(*Hypoxis* clade),产自澳洲

的两个种与小鸢梅草属 (*Pauridia*) 和矮金梅草属 (*Saniella*) 聚为一支 (*Pauridia* clade)。

事实上, 仙茅科是一个研究基础较为薄弱的小科, 形态学研究相对较少, 且集中在南半球类群 (Shah & Gopal, 1970; Thompson, 1976, 1978, 1979), 为近缘属及其近缘科 *Asteliaceae* (Rudall et al., 1998) 的系统学提供依据。关于仙茅科植物形态特征的分类学价值, 见于新类群的发表 (Zona et al., 2009; Sanchez-Ken, 2010; Kocyan & Szymanska, 2016; Roy & Vijayan, 2016; Gore & Gaikwad, 2018; Gaikwad, 2019) 和分类系统修订 (Zimudzi, 1994; Snijman & Kocyan, 2013; Snijman, 2014; Tiwari, 2020)。值得注意的是, 我国仙茅科植物的研究也比较缺乏, 除了新类群发表 (Liu et al., 2012; 王文广等, 2019), 其余的仅见于仙茅属药用植物的药材形态鉴定 (李隆云, 2005)、5 种仙茅属药用植物的种子形态观察 (董国明和张汉明, 1998) 及石蒜科 5 种植物 (不包括狭义仙茅科的类群) 的叶形态 (秦卫华等, 2003)。仙茅科的仙茅属和小金梅草属植物都富含丰富的药用化学成分, 为传统的药用植物资源 (钱啸虎, 1985; Perus et al., 2018)。最近的传粉生物学表明, 小金梅草属的花部形态特征对紫外光反射 (Klomborg et al., 2019) 和中国和北美间断分布物种的演化 (Ren et al., 2019) 具有重要的生态学意义。

叶形态特征在植物分类系统中具有重要的一席之地, 尤其在解决一些分类困难的类群时具有重要作用, 如猕猴桃属 (*Actinidia*) (何子灿等, 2000)、藤山柳属 (*Clematoclethra*) (杨晨璇等, 2020)、栎属 (*Quercus*) (罗艳和周浙昆, 2001)、凤仙花属 (*Impatiens*) (张晓霞等, 2013) 和蔷薇属 (*Rosa*) (曾妮等, 2017)。因此, 本文以中国仙茅科 3 属 5 种植物为研究对象, 利用显微镜、扫描电镜和石蜡切片技术, 比较分析它们的叶形态、叶表皮超微特征及叶解剖特征的差异, 为该科的属间界限和物种划分提供形态学证据。

1 材料与方法

1.1 材料

5 种植物的实验材料均采自我国云南省南部, 采集于 2019—2021 年, 小金梅草、仙茅和绒叶仙茅采自景东县无量山 (凭证标本依次为 TQ36、

TQ37、TQ38); 短萼仙茅和大叶仙茅分别采自河口县和勐腊县 (Lilu20190004、Lilu20190003)。凭证标本存于中国医学科学院药用植物所云南分所标本馆 (IMDY)。

1.2 方法

1.2.1 植株叶片形态 在野外, 每种植物随机选 5~10 株, 每株取 2~5 枚成熟叶, 平均每株共选 30 枚叶。利用米尺测量叶柄长度和叶片的极轴 (长) 和赤道轴 (宽) 的最大值, 相机拍照记录毛被的有无, 统计叶片折扇状脉的数目, 据此判断叶片类型。

1.2.2 扫描电镜观察叶表皮超微特征 从标本上取自然晾干的成熟叶片, 沿中脉剪取 2 mm × 2 mm 的小方块各 4 片, 把叶片的背面和正面用导电胶固定在样品台上, 喷金镀膜。利用德国蔡司电子扫描显微镜 (Zeiss Evo LS10) 观察叶表皮的毛被、表皮细胞、气孔器内外孔盖等超微特征。表皮超微特征的判断和术语概念参照相关文献 (Barthlott et al., 1998; Wilhelm et al., 2008)。

1.2.3 光学显微镜观察叶表皮形态 野外采集成熟叶片, 分段固定于 FAA (50% 酒精 : 醋酸 : 甲醛 = 90 : 5 : 5) 24 h 以上。叶表皮形态显微观察, 参照醋酸-过氧化氢法 (孙同兴和江幸山, 2009)。沿叶片中脉剪取 1 cm × 1 cm 的小方块, 浸泡在等比例的 30% 醋酸-过氧化氢溶液中, 置于 60 °C 恒温培养箱中 12~24 h。待叶肉与叶表皮细胞分离后, 用毛笔轻轻刷去叶肉细胞, 置于载玻片上, 制成临时玻片。每个物种选取 5 个样品, 在光学显微镜 (莱卡 DM 750) 下, 每个样品选取 5 个视野, 观察拍照, 记录上下叶表皮的毛被类型、表皮细胞和气孔类型等, 利用 Image J (Java) 软件测量它们的大小等, 随机测量记录 30 个数据, 求平均值。其中, 气孔指数 = 气孔数 / (气孔数 + 表皮细胞数) × 100%, 气孔密度 = 气孔个数 · mm⁻²。

1.2.4 石蜡切片观察叶横切面解剖特征 取 FAA 固定后的成熟叶片各 5 片, 沿中脉取 2 mm × 2 mm 的样品, 经过酒精梯度脱水、二甲苯透明、浸蜡包埋。常规石蜡切片 (厚度为 8 μm), 切片烘干后, 经番红-固绿染色及加拿大树脂胶封片; 烘干后, 在光学显微镜 (莱卡 DM 750) 下观察拍照。观察照片中 5 个样品的叶横切面特征, 包括上下表皮细胞、维管束大小、叶肉细胞等; 利用 Image J (Java) 软件测量叶片厚度、上下表皮厚度、维管束。

2 结果与分析

2.1 仙茅科 5 种植物的叶形态特征

5 种植物的叶片大小及其折扇状脉数目与植株大小具显著相关性(表 1, 图版 I)。株型小的低矮草本, 其叶片也较小, 叶脉数少, 如小金梅草和仙茅(图版 I:1-6)。反之, 株型大的植物, 其叶片也较大, 叶脉数多, 如 3 种大叶仙茅属植物(图版

I:7-15)。5 种植物的叶片毛被类型多样, 可分为 3 种类型, 即长柔毛、糙伏毛、白绒毛, 毛被密度在种间差异显著。长柔毛, 纤细, 最长可达 5 cm, 稀疏分布在叶背面的叶缘和叶脉处, 出现在小金梅草和仙茅(图版 I:2-6)。糙伏毛, 最短, 几乎不足 1 mm, 稀疏分布于叶两面的叶脉隆起处, 出现在大叶仙茅和短葶仙茅(图版 I:7-12)。白绒毛, 较短, 有 2~3 mm 长, 密集覆盖于叶片背部, 呈毛被一层, 只出现在绒叶仙茅(图版 I:15)。

表 1 5 种仙茅科植物的叶形态
Table 1 Leaf morphology of five species in Hypoxidaceae

物种 Species	株高 Plant height (cm)	叶柄长 Petiole length (cm)	叶(长×宽) Leaf (Length×Width) (cm×cm)	次级脉数 Secondary vein number	毛被类型 Trichome type
小金梅草 <i>Hypoxis aurea</i>	< 10	0	(8~30)×(0.2~0.8)	0	长柔毛, 偶见 Pilose, occasionally
仙茅 <i>Curculigo orchiooides</i>	< 40	6~20	(17~38)×(0.8~2.5)	8~12	长柔毛, 偶见 Pilose, occasionally
大叶仙茅 <i>Molineria capitulata</i>	< 200	40~80	(50~120)×(10~26)	10~20	长柔毛, 偶见 Pubescent, occasionally
短葶仙茅 <i>M. breviscapa</i>	< 200	50~78	(92~118)×(9~15)	10~20	糙伏毛, 偶见 Strigose, occasionally
绒叶仙茅 <i>M. crassifolia</i>	< 200	5~40	(40~112)×(2.5~8)	10~16	白绒毛, 密集 White tomentose, densely

本文根据株型、叶片大小、折扇状叶脉数及叶毛被类型, 把 5 种植物的叶片形态划分为 3 类, 平整小型叶、波状中型叶、折扇状大型叶。

第一类, 平整小型叶, 指叶柄不明显; 叶片小、细窄近线性, 长 8~30 cm, 宽不及 1 cm; 平整近光滑, 无折扇状次级叶脉, 主脉明显, 次级脉无; 叶缘及主脉上被稀疏长柔毛; 株高约 10 cm; 见于小金梅草(图版 I:1-3), 生长在高山草坡开阔处。

第二类, 波状中型叶, 指叶柄明显, 长不及 10 cm, 明显短于叶片; 叶片线状披针形, 长可达 40 cm, 宽不及 2 cm; 叶片平整近光滑, 主脉明显, 有 8~12 次级脉, 但不呈褶皱状; 叶缘和中脉处被稀疏长柔毛; 株高可达 50 cm; 见于仙茅(图版 I:4-6), 分布于林下或林缘草地。

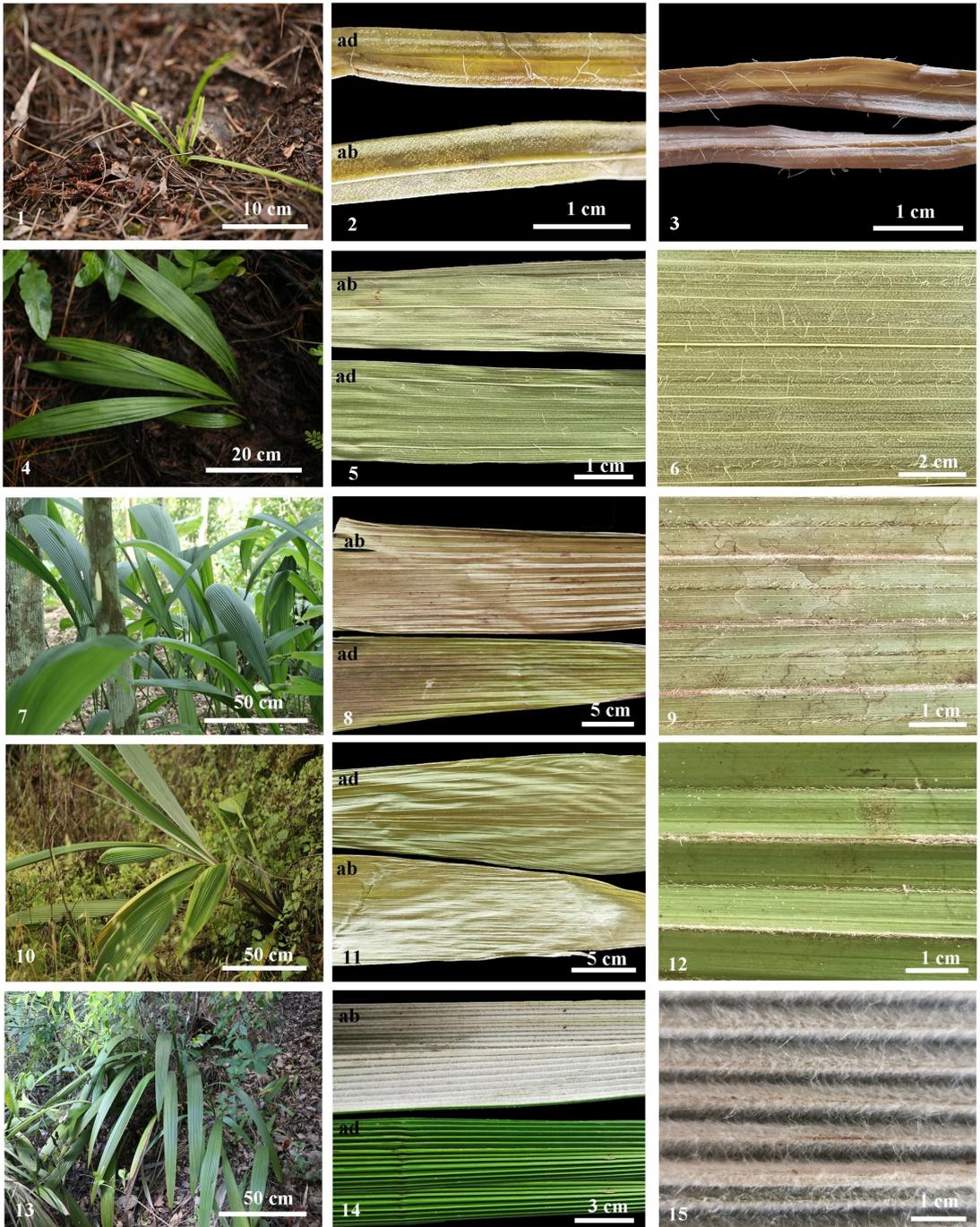
第三类, 折扇状大型叶, 指叶柄明显, 具槽, 短于或等长于叶片, 可达 80 cm; 叶片阔披针形, 长可达 150 cm, 宽为 10~30 cm; 叶片具明显折扇状叶脉, 主脉明显, 具 10~20 次级脉, 呈折扇状突起; 叶正面近光滑, 叶背面或近光滑或具绒毛; 株高可达 2 m; 见于大叶仙茅、短葶仙茅和绒叶仙茅(图版

I:7-15), 均生长在热带和亚热带常绿阔叶林下。

2.2 5 种仙茅科植物的叶表皮毛被显微特征

上述叶形态研究结果表明, 叶的毛被类型及密度在 5 种植物中差异显著。为进一步明确毛被特征的分类学意义, 本文利用显微镜和扫描电镜观察了其叶表皮毛微形态特征。

在显微镜下, 5 种植物的叶表皮均不同密度地被有毛状体, 皆为单列单细胞毛状体, 单生或簇生、基部膨大、具明显毛囊; 其中有 4 个种集中分布在叶缘和叶背中脉处(图版 II:3, 6, 9, 12), 仅有绒叶仙茅密集分布在叶柄和叶背(图版 II:15)。根据毛状体的长度和形态, 将其分为 3 类, 长柔毛(pilose)、星状毛(stellate)和糙伏毛(strigose)。第一类, 长柔毛, 是指毛状体为单列单细胞, 长为 1~2 mm, 通体纤细, 线型缠绕状, 稀疏出现在叶缘和叶背叶脉处, 看似光滑近无毛; 较为常见, 见于小金梅草、仙茅和大叶仙茅(图版 II:3, 6, 9)。第二类, 星状毛, 指长柔毛从同一个毛囊基部出发, 为分叉的星状长柔毛, 密集覆盖于叶背, 肉眼下为厚厚的一层白绒毛; 见于绒叶仙



1-3. 小仙梅草；4-6. 仙茅；7-9. 大叶仙茅；10-12. 短葶仙茅；13-15. 绒叶仙茅。左. 植株；中. 叶背面(上)和叶正面(下)；右. 叶背面。

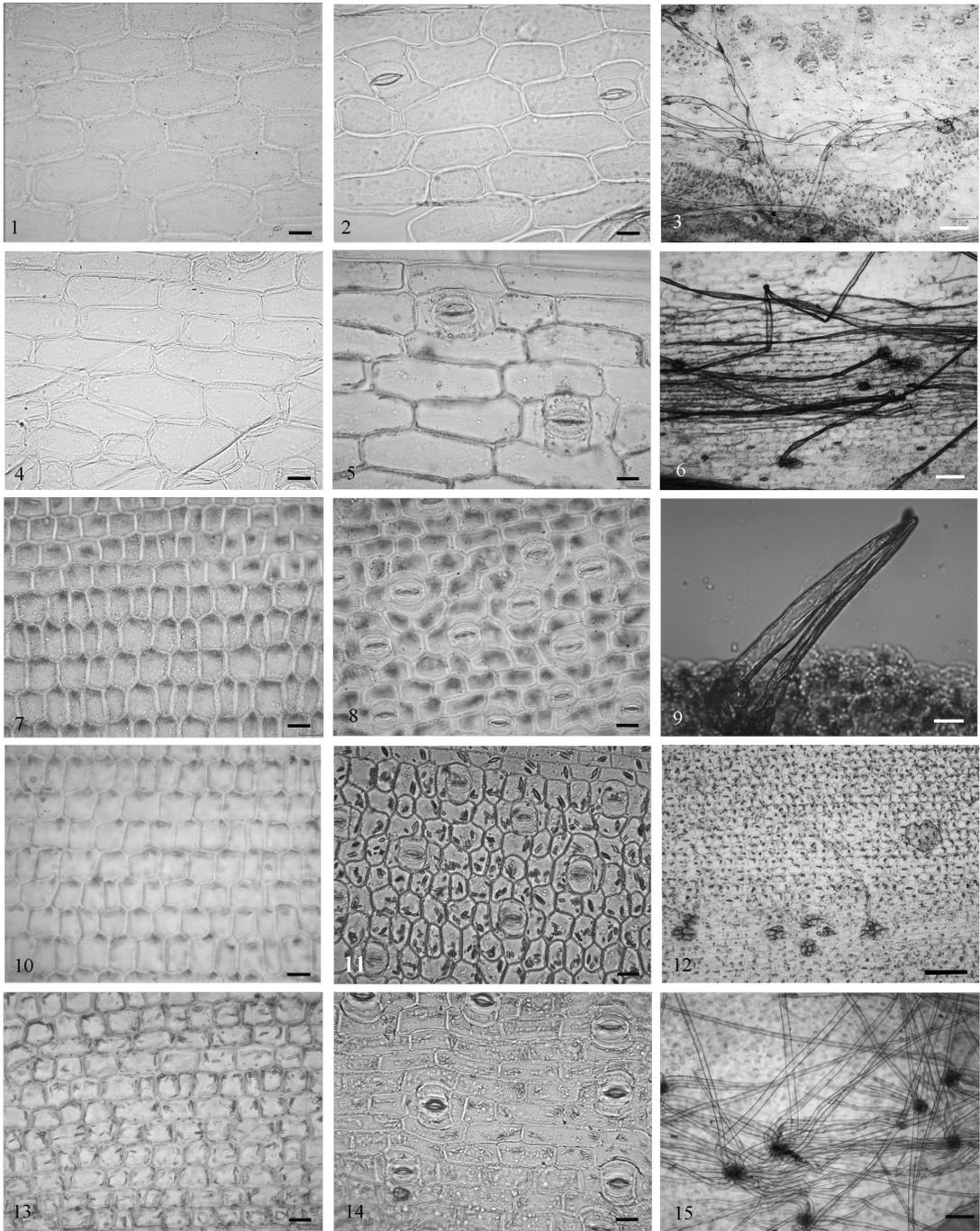
1-3. *Hypoxis aurea*; 4-6. *Curculigo orchiooides*; 7-9. *Molineria capitulata*; 10-12. *M. breviscapa*; 13-15. *M. crassifolia*. **Left.** Plants; **Middle.** Abaxial leaf epidermis (ab) and adaxial leaf epidermis (ad); **Right.** Abaxial leaf epidermis.

图版 I 5 种仙茅科植物的叶形态

Plate I Leaf morphology of five species in Hypoxidaceae

茅(图版 I: 14-15; 图版 II: 15)。第三类, 糙伏毛, 是指毛状体为单列单细胞, 长不及 20 μm , 但较

为粗壮, 从基部向顶部变窄, 呈针刺状, 通常单生或两到根簇生; 见于短葶仙茅的叶缘和中脉(图版



1-3. 小金梅草; 4-6. 仙茅; 6-9. 大叶仙茅; 10-12. 短葶仙茅; 13-15. 绒叶仙茅。其他标尺 = 20 μm , 除了图 3、6、9、12、15, 标尺 = 100 μm 。

1-3. *Hypoxis aurea*; 4-6. *Curculigo orchiodes*; 6-9. *Molineria capitulata*; 10-12. *M. breviscapa*; 13-15. *M. crassifolia*. Bars = 100 μm in Fig. 3, 6, 9, 12, 15, and other bars = 20 μm .

图版 II 显微镜下 5 种仙茅科植物的叶下表皮

Plate II Abaxial leaf epidermis of five species in Hypoxidaceae under microscope

II:12)。在扫描电镜下, 本文重点观察了绒叶仙茅的星状长柔毛的超微特征, 揭示了其通体纤长、

相互缠绕, 外壁纹饰光滑、有屑状纹饰等特点(图版 IV:14)。

2.3.5 种仙茅科植物的叶表皮超微特征

在显微镜和扫描电镜下,5种植物的叶表皮显微特征差异显著(表2,图版Ⅱ,Ⅲ),包括表皮细胞垂周壁式样皆为平直-弓形;表皮细胞有两类,六边形(长矩形)和五边形(短矩形);气孔器皆为平列型和椭圆形。

2.3.1 叶表皮细胞特征 在显微镜和扫描电镜下,叶表皮细胞的形态和大小在同种植物的上、下表皮基本一致,但大小差异明显表皮细胞垂周壁式样皆为平直-弓形(表2;图版Ⅱ,Ⅲ,Ⅳ)。根据细胞大小和轮廓,可分为两类,六边形和五边形。前者指表皮细胞平整,为长六边形,呈长矩形;细胞较大,大小平均值为 $89.30\ \mu\text{m} \times 32.63\ \mu\text{m}$,长宽比平均值为2.70;出现在小金梅草和仙茅(图版Ⅱ:1-2,4-5;图版Ⅲ:1-6)。后者指表皮细胞略呈凹陷状,为短五边形,呈短矩形;细胞较小,大小平均值为 $27.47\ \mu\text{m} \times 18.82\ \mu\text{m}$,其长宽比平均值为1.26;出现在大叶仙茅属的3个种(大叶仙茅、短葶仙茅和绒叶仙茅)(图版Ⅱ:7-15;图版Ⅲ:7-9)。从数据分析(表2)来看,两类表皮细胞的大小差异明显,比值大于2。

2.3.2 叶表皮气孔类型 在显微镜和扫描电镜下,5种植物的气孔器均分布于叶下表皮,偶见上表皮,为平列型(paracytic),基本轮廓呈椭圆形,但气孔大小、气孔指数和气孔密度在种间略有变化(表2;图版Ⅱ,Ⅳ)。气孔指数在5种植物里较为稳定,均保持在10以内,均值为7.78。根据气孔大小和密度,可分为2类。第一类,大气孔-低密度,指气孔大小均值为 $35.00\ \mu\text{m} \times 28.88\ \mu\text{m}$;气孔密度较低,其均值为5.56;出现在株型和叶片小的2个种(小金梅草和仙茅)(图版Ⅱ:1-6;图版Ⅳ:1-6)。第二类,小气孔-高密度,指气孔较小,大小均值为 $22.94\ \mu\text{m} \times 17.38\ \mu\text{m}$;气孔密度较高,均值为20.90;出现在大叶仙茅属3种(大叶仙茅、短葶仙茅和绒毛仙茅)(图版Ⅱ:7-12;图版Ⅳ:7-13)。

因此,5种植物的叶表皮细胞和气孔特征在种间差异明显,可把叶表皮超微特征分为2类。第一类,表皮细胞为六边形,呈长矩形、气孔大但密度低,出现在株型矮和叶片小的2个种(小金梅草和仙茅)。第二类,表皮细胞为五边形,呈短矩形、气孔小但密度高,出现在株型高、叶片大的大叶仙茅属3个种(大叶仙茅、短葶仙茅和绒叶仙茅)。

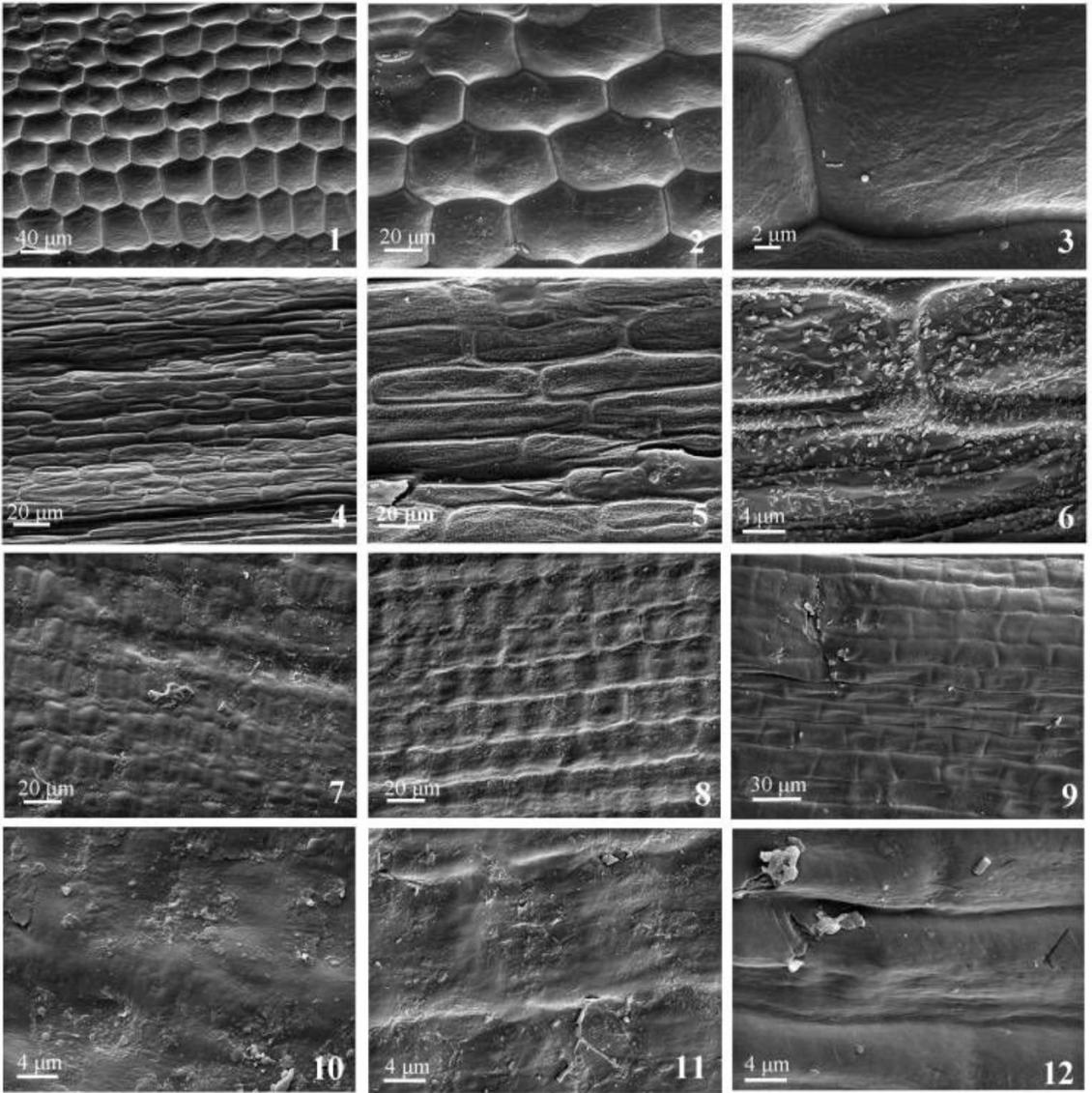
2.3.3 叶表皮蜡质纹饰 扫描电镜下,低倍放大($\times 400 \sim 1\ 000$)条件下,主要观察表皮细胞形态和大小以及气孔类型,蜡质纹饰特征不明显;但在高倍放大($\times 2\ 000 \sim 5\ 000$)条件下清晰可见。蜡质纹饰的类型及分布在同种和不同种植物的叶上、下表皮变化较大(图版Ⅲ,Ⅳ),共观察到4种类型:光滑型、屑状、壳状和颗粒状。光滑型(smooth)是指叶表皮细胞表面光滑平整,蜡质纹饰层较薄、不明显,偶见颗粒状碎屑,出现在小金梅草的上表皮(图版Ⅲ:1-3)。屑状纹饰(scales),是指叶表皮细胞表面有不规则薄片状突起,呈蜡屑状散落,密集分布于仙茅的上表皮(图版Ⅲ:6)和下表皮(图版Ⅳ:5,6),稀疏均有分布在大叶仙茅的下表皮(图版Ⅳ:7-9)。壳状纹饰(crusts)是指蜡质纹饰厚薄不一,为不规则的壳状突起,出现在大叶仙茅和短葶仙茅的上表皮(图版Ⅲ:7-11)。颗粒状纹饰(granular)指蜡质纹饰成大小不一的圆形或方形的颗粒状突起,稀疏出现绒叶仙茅的上表皮(图版Ⅲ:12)或与其他3种纹饰不同程度混合出现在5种植物的叶下表皮(图版Ⅳ)。

比较分析认为,叶上表皮的蜡质纹饰在同种植物里较为单一,容易区别,共有4类(光滑、屑状、颗粒和壳状)。例如:前3种类型依次出现在小金梅草(图版Ⅲ:1-3)、仙茅(图版Ⅲ:6)和绒叶仙茅(图版Ⅲ:9,12),而壳状出现在大叶仙茅属的2个种(大叶仙茅和短葶仙茅)(图版Ⅲ:7,10;8,11)。然而,叶下表皮蜡质纹饰相对复杂,为2种类型的混合体,在种间不易区分。例如:颗粒和壳状纹饰稀疏混合出现在小金梅草(图版Ⅳ:1-3),颗粒和壳状密集混合出现在仙茅(图版Ⅳ:4-6),颗粒和屑状不同程度混合出现在大叶仙茅属的3个种(图版Ⅳ:7-12)。因此,蜡质纹饰在叶上表皮的差异显著,而在叶下表皮显得没有规律。

2.4.5 种仙茅科植物的叶横切解剖特征

为揭示叶片横切面解剖特征在种间的差异,本研究观察了5种植物的中脉和侧脉处的叶横切面。结果表明,5种植物的叶横切面解剖特征较为相似,皆由形态显著的表皮层、叶肉组织和维管束3种组织构成。然而,叶中脉横切面形态、上下表皮细胞大小、叶片厚度、叶肉组织厚度和维管束形态等在种间差异明显(表3,图版Ⅴ)。

中脉横切面的轮廓在5种植物略有变化,根据中脉两侧的叶横切面形成的夹角大小,将其分为



1-3. 小金梅草; 4-6. 仙茅; 7, 10. 大叶仙茅; 8, 11. 短葶仙茅; 9, 12. 绒叶仙茅。

1-3. *Hypoxis aurea*; 4-6. *Curculigo orchiooides*; 7, 10. *Molineria capitulata*; 8, 11. *M. breviscapa*; 9, 12. *M. crassifolia*.

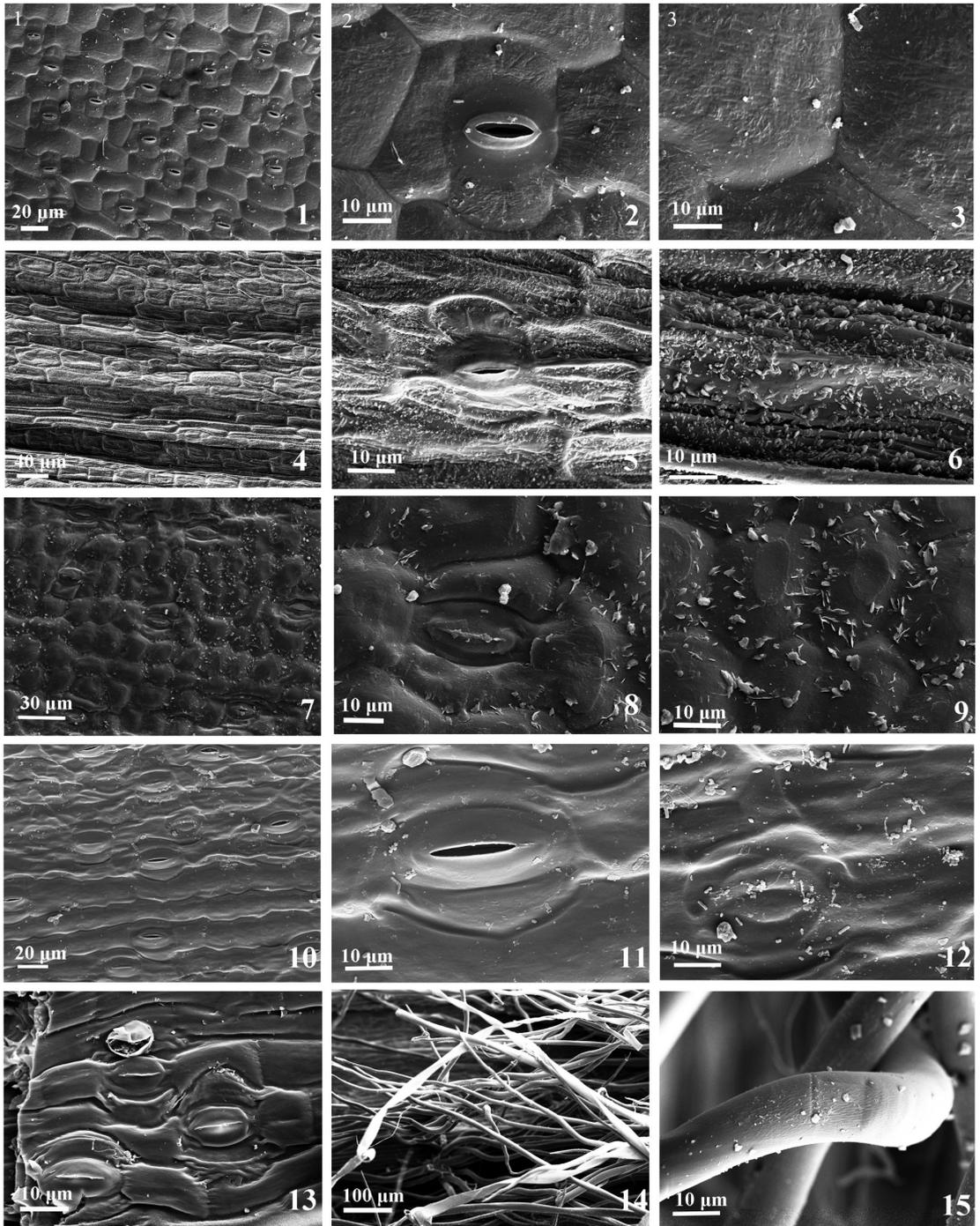
图版 III 扫描电镜下 5 种仙茅科植物的叶上表皮超微形态特征

Plate III Ultrastructure of adaxial leaf epidermis of five species in Hypoxidaceae under SEM

平整型(even)和龙骨状(carinate)。平整型指夹角处于 $160^{\circ}\sim 180^{\circ}$ 范围,切面轮廓看上去近乎平直,为一直线;出现在 3 属 3 种(小金梅草、仙茅和绒叶仙茅)。龙骨状,又称 V-字型,指夹角为 $90^{\circ}\sim 160^{\circ}$ 范围,切面轮廓呈 V-字型;出现在大叶仙茅属的 2 个种(大叶仙茅和短葶仙茅)。

数据分析表明,叶片厚度与叶肉和中脉的厚度虽呈明显的正相关,但与叶型大小却呈负相关,很明显可以分为 2 类。第一类,小叶-厚叶型,出

现在株型矮、叶片小的 2 属 2 种(小金梅草和仙茅)。它们的叶片厚度在 $120\ \mu\text{m}$ 以上(156.51 、 $123.13\ \mu\text{m}$),均值为 139.82 ;叶肉厚度处于保持在 $80\ \mu\text{m}$ 左右(87.56 、 $84.73\ \mu\text{m}$),均值为 $86.14\ \mu\text{m}$;中脉厚度在 $190\ \mu\text{m}$ 及以上($190\sim 320\ \mu\text{m}$),均值为 $254.65\ \mu\text{m}$ 。第二类,大叶-薄叶型,出现在株型高、叶片大的大叶仙茅属 3 个种(大叶仙茅、短葶仙茅和绒叶仙茅)。3 个种的叶片厚度约为 $90\ \mu\text{m}$ (90.65 、 92.86 、 $102.37\ \mu\text{m}$),均值 $95.30\ \mu\text{m}$;叶肉



1-3. 小金梅草；4-6. 仙茅；7-9. 大叶仙茅；10-12. 短萼仙茅；13-15. 绒叶仙茅。

1-3. *Hypoxis aurea*；4-6. *Curculigo orchiooides*；7-9. *Molineria capitulata*；10-12. *M. breviscapa*；13-15. *M. crassifolia*。

图版 IV 5 种仙茅科植物的叶下表皮超微形态特征

Plate IV Ultrastructure of abaxial leaf epidermis of five species in Hypoxidaceae under SEM

厚度约为 $65 \mu\text{m}$ (68.54 、 61.30 、 $64.22 \mu\text{m}$)，均值 $64.68 \mu\text{m}$ ；中脉厚度集中在 $160 \mu\text{m}$ (160.25 、 166.18 、 $159.56 \mu\text{m}$)，均值为 $161.99 \mu\text{m}$ 。因此，叶片厚薄

和叶片大小呈一定相关性。

从叶横切面轮廓和统计分析比较可以看出，同种植物的叶上、下表皮细胞大小及其厚度差异

表 2 5 种仙茅科植物叶表皮形态特征

Table 2 Characteristics of leaf epidermis of five species in Hypoxidaceae

物种名 Species	上表皮 Adaxial leaf epidermis		下表皮 Abaxial leaf epidermis					
	细胞大小 Epidermal cell ($L_1 \times W_1$)	长宽比 L_1/M_2	细胞大小 Epidermal cell ($L_2 \times W_2$)	长宽比 L_2/M_2	气孔大小 Stomata size ($L_s \times W_s$)	气孔长宽比 L_s/W_s	气孔指数 SI (%)	气孔密度 SD (mm^{-2})
小金梅草 <i>Hypoxis aurea</i>	87.53 (38.87~105.40) × 34.23 (22.86~50.41)	2.56	95.72 (43.16~126.52) × 35.41 (21.89~36.34)	2.70	34.32 (29.49~40.56) × 28.62 (21.89~36.34)	1.20	9.14	6.24
仙茅 <i>Curculigo orchioides</i>	84.33 (21.11~114.66) × 29.38 (24.43~56.42)	2.87	84.63 (41.12~115.57) × 31.50 (21.01~40.98)	2.69	35.69 (28.31~40.01) × 29.13 (25.07~31.72)	1.23	7.52	4.88
大叶仙茅 <i>Molineria capitulata</i>	27.25 (15.84~36.95) × 18.09 (12.33~21.56)	1.51	24.75 (16.40~37.72) × 19.55 (13.93~29.63)	1.27	20.24 (16.88~23.31) × 15.59 (13.93~18.85)	1.30	6.80	16.31
短萼仙茅 <i>M. breviscapa</i>	27.90 (24.01~31.40) × 18.85 (11.90~25.67)	1.48	25.56 (14.32~37.23) × 18.70 (13.01~27.75)	1.29	25.17 (19.04~30.88) × 18.08 (15.54~22.33)	1.35	7.62	21.60
绒叶仙茅 <i>M. crassifolia</i>	26.25 (19.06~32.16) × 20.64 (14.56~27.21)	1.27	33.08 (14.66~63.19) × 17.08 (13.25~22.64)	1.21	23.41 (19.50~28.33) × 18.47 (14.13~25.29)	1.28	7.83	24.80

注: L_1 . 上表皮细胞长度; W_1 . 上表皮细胞宽; L_2 . 下表皮细胞长度; W_2 . 下表皮细胞宽; L_s . 气孔长度; W_s . 气孔宽度; SI . 气孔指数; SD . 气孔密度。单位:微米。

Note: L_1 . Length of adaxial epidermal cell; W_1 . Width of adaxial epidermal cell; L_2 . Length of abaxial epidermal cell; W_2 . Width of abaxial epidermal cell; L_s . Length of stomata; W_s . Width of stomata; SI . Stomatal index; SD . Stomatal density. Unit: μm .

表 3 5 种仙茅科植物叶横切解剖特征

Table 3 Leaf anatomy of five species in Hypoxidaceae

物种 Species	T_L (μm)	T_m (μm)	T_M (μm)	T_{UE} (μm)	T_{LE} (μm)	T_{UE}/T_{LE}
小金梅草 <i>Hypoxis aurea</i>	156.51	87.56	313.19	38.75	28.36	1.37
仙茅 <i>Curculigoorchioides</i>	123.13	84.73	196.11	31.16	28.00	1.11
大叶仙茅 <i>C. capitulata</i>	90.65	68.54	160.25	40.19	14.78	2.72
短萼仙茅 <i>C. breviscapa</i>	92.86	61.30	166.18	40.30	12.32	3.27
绒叶仙茅 <i>C. crassifolia</i>	102.37	64.22	159.56	24.47	17.86	1.54

注: T_L . 叶片厚度; T_M . 中脉厚度; T_m . 叶肉厚度; T_{UE} . 上表皮厚度; T_{LE} . 下表皮细胞厚度。

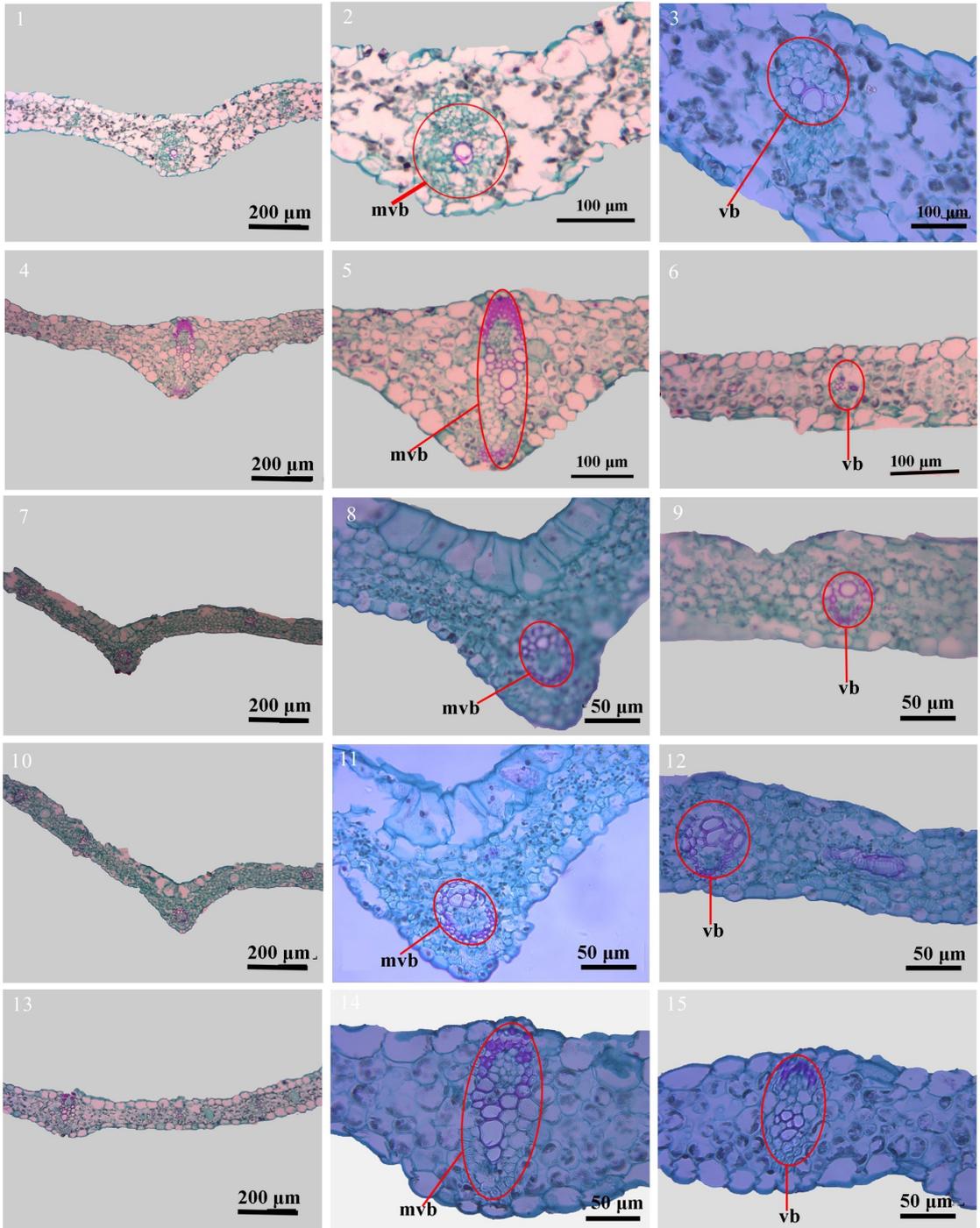
Note: T_L . Thickness of leaf; T_M . Thickness of midrib; T_m . Thickness of mesophyll; T_{UE} . Thickness of upper epidermis; T_{LE} . Thickness of lower epidermis.

显著,尤其在中脉处的上下表皮较为突出(图版 V:2,5,8,11,14),可以分为2类。第一类,等大型表皮细胞,指上、下表皮细胞近等大,其比值为1.10~1.50,出现在2属2种,即小金梅草(1.37)(图版 V:1-3)和仙茅(1.11)(图版 V:4-6)。第二类,不等大型表皮细胞,指上表皮细胞比下表皮细胞大1.5倍以上(1.50~3.50),见于大叶仙茅属的3个种:大叶仙茅(2.72)(图版 V:7-9)、短萼仙茅(3.27)(图版 V:10~12)和绒叶仙茅(1.54)(图版 V:13-15)。

维管束形态在种间差异明显,根据木质部和韧皮部构成的轮廓,可分为2类。第一类,圆形维

管束,指叶中脉横切面上,韧皮部集中分布在木质部周围,在上下表皮细胞之间有明显的叶肉细胞组织相互隔离,形成一个闭合环,见于2属3种(小金梅草、大叶仙茅和短萼仙茅)(图版 V:2,8,11)。第二类,椭圆形维管束,指叶中脉横切面上,韧皮部延伸至上下表皮处,靠上表皮的部位比近下表皮处的细胞数目较多,呈上宽下窄的不规则形态,见于2属2种(仙茅和绒叶仙茅)(图版 V:5,14)。

由此可见,叶横切面解剖特征在种间差异显著。根据叶中脉横切面轮廓、叶片厚度和上下表皮细胞大小等,可分为2类。第一类,中脉平整、



1-3. 小金梅草；4-6. 仙茅；7-9. 大叶仙茅；10-12. 短葶仙茅；13-15. 绒叶仙茅。m vb. 中脉维管束；vb. 侧脉维管束。
 1-3. *Hypoxis aurea*; 4-6. *Curculigo orchiooides*; 7-9. *Molineria capitulata*; 10-12. *M. breviscapa*; 13-15. *M. crassifolia*. m vb. Midrib vascular bundle; vb. Vascular bundle of the secondary veins.

图版 V 5 种仙茅科植物叶横切面结构特征

Plate V Anatomical features of leaf transection of five species in Hypoxidaceae

叶片厚、表皮细胞等大,出现在 2 属 2 种(小金梅草和仙茅)。第二类,中脉突起-叶片薄、表皮细胞

不等大,见于大叶仙茅属的 3 个种(大叶仙茅、短葶仙茅和绒叶仙茅)。

3 讨论与结论

针对仙茅科研究资料较少,属间界限不清的分类问题争议较大的现象,本文选择了我国 3 属 5 种植物为研究对象,利用显微镜、扫描电镜和石蜡切片技术,观察了其叶形态、叶表皮显微特征和叶横切面解剖结构,比较分析了叶形态特征在属间和种间的差异,探讨了分类学意义,集中在以下五个方面。

第一,叶形态在种间的差异可以作为属间界限划分依据。前人研究了分布在南半球的 3 个属 (*Spiloxene*、*Empodium*、*Pauridia*) 10 种植物的叶片特征 (Thompson, 1976),根据叶型和中脉维管束特征,把叶形态分为 4 种:龙骨状突起叶 (carinate)、管槽叶 (cannalculatate)、圆柱叶 (terete) 和折扇状叶 (plicate);前 3 种类型出现在 *Spiloxene*,可以用于鉴定该属的不同种 (Garside, 1942),后一种类型出现在 *Empodium*。在仙茅科的分类修订研究中,小金梅草属通常被描述为无叶柄、叶片非折扇状的小型叶片 (Rudall et al., 1998);仙茅属和大叶仙茅属常被记录为有叶柄具折扇状的大型叶 (Zimudzi, 1994; Ji & Merrow, 2000; 王文广等, 2019)。可见,根据次级叶脉数反映折扇状叶脉特征,具有分类学意义。本研究观察到的 3 种类型叶片,可用于属间物种划分。例如:小金梅草属的小金梅草为平整小型叶;仙茅属的仙茅具波状中型叶;大叶仙茅属的 3 个种 (大叶仙茅、短葶仙茅和绒叶仙茅) 都为折扇状大型叶。

第二,叶表皮细胞形态-气孔类型-中脉特征-叶片厚度-叶表皮层 5 个特征组合,在属间具有一定的分布规律。上述 5 个特征构成的组合,可截然不同分为 2 类,出现在不同的属。第一类组合,指表皮细胞长矩形 (六边形)、气孔大-密度低、中脉平整、叶片厚、表皮细胞等大;该组特征出现在株型小叶片小的 2 属,即小金梅草和仙茅。相反,与上述 5 个特征相对应、且相反的第二类组合,指表皮细胞短矩圆形 (五边形),气孔小且密度高、中脉隆起、叶片薄、表皮细胞不等大;这种组合集中见于大叶仙茅属的 3 个种。因此,本文支持大叶仙茅属应该独立于仙茅属外 (Henderson, 1987),也暗示着小金梅草属和仙茅属较为近缘,也为小金梅草属是多系的观点 (Kocyan et al., 2011) 提供了新线索。事实上,

小金梅草属的叶表皮细胞类型较多样,常以五边形和六边形为主,偶见四边形 (Wiland-Szymanska, 2009)。

第三,毛被特征可以作为仙茅科物种鉴定依据。例如,小金梅草、仙茅、大叶仙茅的叶片特征均为:叶片近光滑-长柔毛型的毛被,见于 3 个种的叶缘处和叶背中脉。短葶仙茅的叶片为近光滑-糙伏毛型,疏生于叶缘和中脉处。其中,绒叶仙茅的毛被特征很典型,叶背密被白色绒毛,显微镜下为分叉的星状长柔毛。这在我国 10 种仙茅科植物里很少见,识别度较高。值得注意的是,本文观察到的 3 属 5 种植物的叶片毛被皆为单细胞单列,与南半球分布的仙茅科普遍具有的叶形态特征 (多细胞、多列、分叉星状柔毛) (Thompson, 1986; Rudall et al., 1998; Wiland-Szymańska, 2001) 截然不同。因此,本文结果为分布在东亚的仙茅科分类提供了新资料。同时,小金梅草属的毛被特征较为多样,既有多细胞多列长柔毛,也有单细胞单列组成的分叉星状柔毛 (Rudall et al., 1998; Wiland-Szymańska, 2001)。因此,仙茅科毛被特征的分类学意义值得进一步研究。

第四,5 种植物的叶表皮蜡质纹饰,在叶下表皮较为复杂,是以颗粒和碎屑或和壳状不同组合出现的,在种间难以区别。然而,叶上表皮的蜡质纹饰在种间差异明显,可作为物种鉴定依据。例如,小金梅草为光滑型,仙茅为屑状,大叶仙茅为颗粒状,短葶仙茅和绒叶仙茅为壳状。这说明,与其他 3 个种相比,后两种亲缘关系较近。

第五,叶横切面维管束形态 (圆形和椭圆形) 在属内种间差异明显,可用于物种鉴定。例如,大叶仙茅属 2 种 (大叶仙茅和短葶仙茅) 具圆形维管束;而绒叶仙茅为椭圆形。此外,其余 2 属 2 种 (仙茅和小金梅草) 为椭圆形。值得一提的是,两种类型在小金梅草属里都比较普遍 (Wiland-Szymańska, 2001)。

综上所述,本文观察到的我国仙茅科 3 属 5 种植物的叶形态和解剖特征,在属间和种间差异显著,具有一定的分类学意义。叶片的 5 个特征组合 (叶形态+表皮细胞+气孔类型+叶片+上、下表皮细胞厚度) 在属间差异明显,可用于属间界限划分。其余特征,包括毛被类型、表皮蜡质纹饰和叶中脉横切面的维管束等在种间各有特点,可作为物种鉴定依据。据此,为更好地理解叶形态特征的分类学意义,特编制了我国仙茅科 3 属 5 种植物分类检索表。

我国 5 种仙茅科植物分属及分种检索表——基于叶形态解剖特征

1. 植株小型, 高不超过 50 cm; 叶片小, 最宽处小于 2.5 cm, 长不超过 40 cm; 叶柄不明显; 叶缘和中脉处具长单细胞毛; 表皮细胞五边形; 气孔较大, 气孔密度低; 中脉平整, 叶片较厚, 上下表皮细胞等大 (2)
2. 根状茎球形; 无叶柄, 表皮细胞呈长椭圆, 上表皮蜡质纹饰光滑, 中脉维管束圆形。 小金梅草 (*Hypoxis aurea*)
2. 根状茎圆柱状; 草质叶柄, 叶上表皮蜡质纹饰屑状, 中脉维管束椭圆形。 仙茅 (*Curculigo orchioides*)
1. 植株大型, 可达 200 cm; 叶片大, 最宽处可达 20 cm, 长可达 200 cm; 木质叶柄, 几与叶片等长; 叶片毛被多样; 表皮细胞六边形; 气孔较小, 密度高; 中脉隆起, 叶片较薄, 上下表皮细胞不等大。 大叶仙茅属 (*Molineria* Colla) (3)
3. 叶背密集白色星状毛; 叶上表皮具稀疏颗粒状纹饰; 中脉维管束椭圆形。 绒叶仙茅 (*M. crassifolia*)
3. 叶缘及背面中脉处被稀疏毛; 叶表皮密具壳状纹饰; 中脉维管束圆形 (4)
4. 花茎长, 果序高于地面; 叶缘和背面中轴处被单细胞长柔毛; 叶下表皮蜡质纹饰为颗粒状和屑状混合。 大叶仙茅 (*M. capitulata*)
4. 花茎极度缩短, 果序聚集于根部; 叶缘和背面中脉处被单细胞短糙伏毛; 叶下表皮蜡质纹饰为稀疏颗粒状。 短茎仙茅 (*M. breviscapa*)

致谢 西南林业大学云南生物多样性研究院提供实验平台, 中国科学院西双版纳热带植物园公共技术服务中心唐霆高级工程师协助扫描电镜观察。

参考文献:

ANGIOSPRM PHYLOGENY GROUP (APG), 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plant: APG IV [J]. Bot J Linn Soc, 181(1): 1-20.

BARTHOLOTT W, NEINHUIS C, DAVID C, et al., 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes [J]. Bot J Linn Soc, 126(3): 237-260.

DONG GM, ZHANG HM, 1998. Character of seed micro-morphology in five species of *Curculigo* [J]. Chin J Chin Mat Med, 23(1): 6-7. [董国明, 张汉明, 1998. 5 种仙茅属植物种子表面显微特征观察 [J]. 中国中药杂志, 23(1): 6-7.]

GAIKWAD SP, GORE RD, GARAD KU, et al., 2019. *Curculigo sabui* sp. nov. (Hypoxidaceae), a new species from Balaghat Ranges of Maharashtra, India [J]. Nord J Bot: e02340

GORE RD, GAIKWAD SP, 2018. *Curculigo janarthanamii* (Hypoxidaceae), a new species from Maharashtra, India [J]. Phytotaxa, 357(1): 72-76.

HENDERSON RJ, 1987. *Molineria* [M]// GEORGE AS. Flora of Australia. Melbourne: CSIRO, 45: 192-193.

HE ZC, ZHONG Y, LIU HT, et al., 2000. Quantitative taxonomic analyses of *Actinida* (Actinidaceae) in China based on micro-morphology characters of foliar trichomes [J]. Acta Phytotax Sin, 38(2): 121-136. [何子灿, 钟扬, 刘洪涛, 等, 2000. 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, 38(2): 121-136.]

JI ZH, MEEROW AW, 2000. Amaryllidaceae [M] // WU ZY, RAVEN PH. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 24: 264-273.

KLOMBERG Y, KOUDE RD, BARTO M, et al., 2019. The role of ultraviolet reflectance and pattern in the pollination system of *Hypoxis camerooniana* (Hypoxidaceae) [J]. Aob Plants, 11:plz057.

KOCYAN A, ENDRESS PK, 2001. Floral structure and development of *Apostasia* and *Neuwiedia* (Apostasioideae) and their relationships to other Orchidaceae [J]. Plant Syst Evol, 229:187-216.

KOCYAN A, DEIRDRE A, SNIJMAN, et al., 2011. Molecular phylogenetics of Hypoxidaceae-evidence from plastid DNA data and inferences on morphology and biogeography [J]. Mol Phylogenet Evol, 60(1): 122-136.

KOCYAN A, SZYMANSKA JW, 2016. *Friedmannia*: a new genus from the Seychelles and the beginning of a generic realignment of *Curculigo* (Hypoxidaceae) [J]. Phytotaxa, 283(1): 54-64 .

LI LY, 2005. Study on the germplasm and quality of *Curculigo orchioides* [D]. Chengdu: Chendu University of Traditional Chinese Medicine. [李隆云, 2005. 仙茅种质资源与质量研究 [D]. 成都: 成都中医药大学.]

LIU KW, XIE GC, CHENLJ, et al., 2012. A new genus of Hypoxidaceae from China based on molecular and morphological evidence [J]. PLoS ONE, 7(6): e38880.

LUO Y, ZHOU ZK, 2001. Leaf epidermis of *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* (Qerst.) Schneid. (Fagaceae) [J]. Acta Phytotax Sin, 39(6): 489-501. [罗艳, 周浙昆, 2001. 栎属青冈亚属(壳斗科)的叶表皮研究 [J]. 植物分类学报, 39(6): 489-501]

NEL G, 1914. Studienüber Amaryllidaceae-Hypoxideae, unter besonderer Berücksichtigung der afrikanischen Arten

- [J]. Bot Jahrb Syst, 51: 234-286.
- NORDAL I, 1998. Hypoxidaceae [M]// KUBITZKI K. The families and genera of vascular plants. III. Flowering Plants. Monocotyledons. Berlin: Springer: 286-295.
- ODYUO N, ROY DK, KHAMDI HB, 2016. *Molineria fakimense* (Hypoxidaceae), a new species from Nagaland, India [J]. Rheedeia, 26(2): 131-135.
- QIN WH, WANG HY, ZHOU SB, et al., 2003. A primary comparative study on leaf epidermis of 6 species in genera of family Amaryllidaceae [J]. J W Anhui Univ, 19(2): 48-51. [秦卫华, 汪恒英, 周守标, 等, 2003. 石蒜科 6 属 6 种植物叶表皮的初步比较研究 [J]. 皖西学院学报, 19(2): 48-51.]
- QIAN XH, CHEN XQ(SC), 1985. Amaryllidaceae [M]// PEI J, DING (TING) ZZ. Flora Republicae Popularis Sinicae. Vol. 16(1)[M]. Beijing: Science Press. [钱啸虎, 陈心启, 1985. 石蒜科[M]// 裴鉴, 丁志遵, 中国植物志. 第 16 卷第一分册. 北京: 科学出版社.]
- REN ZX, BERHARDTP, EDENS MR, et al., 2018. Comparative pollen-pistil interactions and insect pollination in two *Hypoxis* species (Hypoxidaceae) in China and North America [J]. Plant Syst Evol, 305(3): 115-126.
- ROY DK, VIJAYAN D, 2016. *Molineria garoens* (Hypoxidaceae), a new species from Meghalaya, India [J]. Pleione, 10(2): 366-369.
- RUDALL PJ, CHASE MW, CUTLER DF, et al., 1998. Anatomical and molecular systematics of Asteliaceae and Hypoxidaceae [J]. Bot J Linn Soc, 127: 1-42.
- SNIJMAN D, KOCYAN A, 2013. The genus *Pauridia* (Hypoxidaceae) amplified to include *Hypoxis* sect. *Ianthe*, *Saniella* and *Spiloxene*, with revised nomenclature and typification [J]. Phytotaxa, 116(1): 19-33.
- SNIJMAN DA, 2014. A taxonomic revision of the genus *Pauridia* (Hypoxidaceae) in southern Africa [J]. Phytotaxa, 182(1): 1-114.
- SHAH GL, GOPAL BV, 1970. Structure and development of stomata on the vegetative and floral organs of some Amaryllidaceae [J]. Ann Bot, 34(3): 737-749.
- SUN TX, JIANG XS, 2009. H₂O₂-CH₂COOH maceration, a simple and perfect method for leaf epidermis [J]. Guihaia, 29(1): 44-47. [孙同兴, 江幸山, 2009. 简单有效的叶表皮离析法——过氧化氢-醋酸法 [J]. 广西植物, 29(1): 44-47.]
- TIWARI AP, 2020. Taxonomic identity of *Molineria garoense* and lectotypification of *Hypoxis trichocarpa* (Hypoxidaceae) [J]. Phytotaxa, 458(1): 77-82.
- THOMPSON MF, 1976. Studies in the Hypoxidaceae. I. Vegetative morphology and anatomy [J]. Bothalia, (12)1: 111-117.
- THOMPSON MF, 1978. Studies in the Hypoxidaceae. II. Floral morphology and anatomy [J]. Bothalia, (12)3: 429-435.
- THOMPSON MF, 1979. Studies in the Hypoxidaceae. III. The genus *Pauridia* [J]. Bothalia, 12(4): 621-625.
- WANG WG, LIU BL, MA XD, et al., 2019. *Molineria prainiana* Deb, a newly recorded species of *Molineria* (Hypoxidaceae) in China [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 39(10): 1881-1883. [王文广, 刘必龙, 马兴达, 等, 2019. 中国仙茅科一新记录种——喜马拉雅仙茅 [J]. 西北植物学报, 39(10): 1881-1883.]
- WILAND-SZYMANSKA J, 1997. The genus *Curculigo* (Hypoxidaceae) in Central Africa (Zaire, Rwanda, Burundi) [M]//Fragm. Flor. Geobot. 42: 9-24.
- WILAND-SZYMANSKA J, 2001. The genus *Hypoxis* (Hypoxidaceae) in Central Africa [J]. Ann Miss Bot Gard, 88: 302-350.
- WILAND-SZYMANSKA J, 2009. The genus *Hypoxis* L. (Hypoxidaceae) in the East Tropical Africa: variability, distribution and conservation status [J]. Biod Conserv, 14: 1-129.
- WILHELM B, CHRISTOPH N, DAVID C, et al., 2008. Classification and terminology of plant epicuticular waxes [J]. Bot J Linn Soc, (3): 237-260.
- YANG CX, LI CR, LI L, et al., 2020. Leaf epidermis morphology of the Chinese endemic genus *Clematoclethra* (Actinidaceae) and its taxonomic significance [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 40(6): 997-1010. [杨晨璇, 李楚然, 李璐, 等, 2020. 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 [J]. 西北植物学报, 40(6): 997-1010.]
- ZENG N, ZHANG JR, CHANG ZY, 2017. Micro-morphological characteristics of leaf epidermis and systematic significance of *Rosa* L. from China [J]. Guihaia, 37(2): 169-185. [曾妮, 张建茹, 常朝阳, 2017. 中国蔷薇属植物叶表皮微形态特征及其系统学意义 [J]. 广西植物, 37(2): 169-185.]
- ZHANG XX, ZHANG HY, XU WB, et al., 2013. Leaf epidermal characters and their taxonomic significance in Balsaminaceae, China [J]. Guihaia, 33(4): 528-537. [张晓霞, 张海燕, 许为斌, 等, 2013. 中国凤仙花科植物叶表皮特征及其分类学意义(英文) [J]. 广西植物, 33(4): 528-537.]

(责任编辑 李莉)