

中国桃叶珊瑚属植物叶表皮微形态特征及其分类学意义¹

兰曜青¹, 范智超¹, 林芷艺¹, 陈倪儿², 曾令甫¹, 潘超美¹, 童毅^{1,3*}

(1. 广州中医药大学 中药学院, 广州 510006; 2. 深圳大学 生命与海洋科学学院, 广东 深圳 518060; 3. 道地药材国家重点实验室, 北京 100700)

摘要: 为揭示桃叶珊瑚属 (*Aucuba*) 的叶表皮微形态特征, 探讨其分类学意义, 给该属植物的种类划分提供较客观的形态学证据, 该研究以中国桃叶珊瑚属 10 种 7 变种为研究对象, 利用光学显微镜和扫描电镜对其叶表皮微形态特征进行系统观察, 结果表明: (1) 桃叶珊瑚属植物气孔器均分布于叶片远轴面, 形状从近圆形到椭圆形不等; 保卫细胞为肾形, 覆盖在 5~7 个未特化的表皮细胞上方, 并被这些表皮细胞环绕, 无副卫细胞, 并揭示这是一种新的气孔器类型——悬铃木型气孔 (*Platanus-Type stoma*)。 (2) 叶表皮微形态聚类分析结果表明, 中国桃叶珊瑚属分为 2 组: Group I 叶表皮角质层表面较光滑且近轴面存在乳突状突起, 表皮细胞垂周壁以浅波状和波状为主, 气孔器形状以近圆形为主; Group II 叶表皮角质层表面附着较多蜡质, 表皮细胞垂周壁以波状和深波状为主, 气孔器形状以亚圆形和椭圆形为主。该结果支持依据综合形态特征划分的“绿花乔木组”和“红花灌木组”的分类处理。 (3) 该研究揭示了部分种间关系与分类处理, 如倾向于将大花桃叶珊瑚 (*A. grandiflora*)、凹脉桃叶珊瑚 (*A. cavinervis*) 处理为独立种; 不支持狭叶桃叶珊瑚作为桃叶珊瑚 (*A. chinensis*) 的变种处理。综上认为, 叶表皮微形态特征对中国桃叶珊瑚属植物在分组水平上有重要分类价值, 在属内部分物种鉴定上具有一定参考价值。

关键词: 桃叶珊瑚属, 物种鉴定, 叶表皮微形态, 系统分类, 气孔

中图分类号: Q943

文献标识码: A

Leaf epidermal micro-morphology of genus *Aucuba*

(Garryaceae) in China and its taxonomic significance

LAN Yaoqing¹, FAN Zhichao¹, LIN Zhiyi¹, CHEN Nier²,

ZENG Lingfu¹, PAN Chaomei¹, TONG Yi^{1,3*}

(1. School of Pharmaceutical Sciences, Guangzhou University of Chinese Medicine, Guangzhou 510006, China; 2. College of Life Sciences and Oceanography, Shenzhen University, Shenzhen 518060, Guangdong, China; 3. State Key Laboratory of Dao-di Herbs, Beijing 100700, China)

Abstract: To reveal the micro-morphological characteristics of leaf epidermis in the genus *Aucuba*, explore their taxonomic significance, and provide objective morphological evidence for species classification within this genus. This study examined 10 species and 7 varieties of Chinese *Aucuba* using light microscopy (LM) and scanning electron microscopy (SEM). The results are as follows: (1) Stomatal apparatuses in *Aucuba* occur exclusively on the abaxial leaf epidermis. They range from nearly round to oval in shape, lack subsidiary cells, and consist of kidney-shaped guard cells surrounded by 5-7 unspecialized epidermal cells. This represents a novel stomatal type

基金项目: 国家自然科学基金青年科学基金 (31700166); 中央本级重大增减支项目“名贵中药资源可持续利用能力建设项目” (2060302); 2017 年国家财政部、国家中医药管理局公共卫生服务补助资金专项“第四次全国中药资源普查” (财社 (2017) 66 号); 广州中医药大学“青年人才培养工程”项目 (QNYC20190105)。

第一作者: 兰曜青 (2001—), 硕士研究生, 主要研究方向为药用植物系统发育及谱系地理学, (E-mail) 20231110179@stu.gzucm.edu.cn。

***通信作者:** 童毅, 博士, 副教授, 研究方向为药用植物分类与中药资源学, (E-mail) tongyi@gzucm.edu.cn。

termed the “*Platanus*-Type”. (2) Cluster analysis of micro-morphological traits revealed that Chinese *Aucuba* species can be divided into two groups: Group I exhibits a relatively smooth cuticular surface, papillae adaxial epidermis, sinuate to sinuous anticlinal walls, and predominantly round stomatal apparatuses; Group II is characterized by cuticles with abundant wax, sinuous to sinuate anticlinal walls, and sub-round to oval stomatal apparatuses. These groupings align completely with the traditional morphological classification of “green-flowered tree group” and “red-flowered shrub group”. (3) Leaf epidermal features supported certain taxonomic revisions, such as recognizing *A. grandiflora* and *A. cavinervis* as distinct species, but do not support the recognition of *A. chinensis* var. *angusta*. In summary, the micro-morphological traits of leaf epidermis have significant taxonomic value at the group level in Chinese *Aucuba* and provide a useful reference for the identification of certain species within the genus.

Key word: *Aucuba*, species identification, leaf epidermal micro-morphological features, taxonomic significance, stoma

桃叶珊瑚属(*Aucuba* Thunb.)隶属于丝缨花科(Garryaceae) (Angiosperm Phylogeny Group et al., 2016), 全世界约 10 种 8 变种 (POWO, 2025), 主要分布于东亚、南亚及东南亚地区, 为亚洲特有属。中国为该属的现代分布中心, 含有约 10 种 7 变种 (Xiang & Boufford, 2005), 在黄河流域以南各省区均有分布 (中国植物志编辑委员会, 1990)。桃叶珊瑚属植物四季常青, 冬季红果, 为庭园绿化的优良观叶观果和抗污染树种 (Xiang & Boufford, 2005)。其中, 花叶青木(*A. japonica* Thunb. var. *variegata* Dombrain)已在东亚、欧洲和北美等温带地区被广泛观赏栽培了几个世纪, 桃叶珊瑚(*A. chinensis* Benth.)常为我国西南地区公园的观赏树种。同时, 该属植物具有一定的药用价值, 全属 6 种 3 变种可作药用 (国家中医药管理局中华本草编委会, 1997; 四川省食品药品监督管理局, 2011; 艾铁民, 2013)。

桃叶珊瑚属植物因其形态特征独特而在真双子叶植物中易于识别, 该属主要的识别特征为: 全枝翠绿, 环状芽鳞痕明显; 叶对生, 边缘具齿; 雌雄异株, 圆锥聚伞花序; 单性花, 花四数, 雄花花药二室, 雌花倒生胚珠一枚; 核果红色。然而, 该属物种的形态高度相似且叶形多变, 导致基于形态学的分类变得困难且复杂 (Xiang & Boufford, 2005), 阻碍了物种鉴定和种质资源的有效保护和利用。目前, 桃叶珊瑚属属下等级的分类依赖于并不稳定的营养器官特征, 如《中国植物志》(中国植物志编辑委员会, 1990)和 *Flora of China* (Xiang & Boufford, 2005)中使用叶缘、叶形、叶面是否有斑点等存在较大变异的特征进行分种, 而并未对物种的形态性状变异样式进行系统而深入地研究。桃叶珊瑚属为雌雄异株植物, 因而难以在同一植株上看到该种的所有特征, 尤其是完整的繁殖特征。同时, 该属是一个新近分化的属 (Huang et al., 2022), 在进化历史中可能存在广泛的杂交、不完全谱系分选和多倍化事件。因此, 仅依靠宏观性状难以解决其分类学问题。

Wilkinson 提出叶表皮形态特征通常在种间较为稳定 (Metcalf & Chalk, 1957)。虽然叶表皮特征在一定程度上受环境和气候的影响 (耿倩倩等, 2019), 但仍可以直观地反映出不同种类间的形态学性状差异, 提供有价值的分类学证据。因此, 叶表皮特征对于理解属间及属内种间的关系有着重要的分类学价值。目前, 国内外对于桃叶珊瑚属植物的叶表皮微形态在分类学和系统学的研究中并不多见, 仅有桃叶珊瑚(*A. chinensis*) (彭创业等, 2008)和峨眉桃叶珊瑚[*A. chinensis* (*A. omeiensis* Fang)] (宋良科等, 2007)在叶表皮微形态方面进行简单的生药学观察。因此, 亟需基于全属全面的叶表皮微形态特征观察, 以发掘新的分类学证据用于该属植物的物种划分。

本研究以中国桃叶珊瑚属植物成熟叶片为研究对象, 通过光学显微镜(light microscope, LM)与扫描电子显微镜(scanning electron microscope, SEM)进行微观形态特征观察, 获取微形态图像数据, 通过数量分类学方法结合微形态信息, 进行聚类分析和主成分分析。本

研究通过进一步完善中国桃叶珊瑚属叶表皮微形态研究的资料,为探讨该属的分类和系统发育关系提供参考依据,亦将回答以下问题:(1)中国桃叶珊瑚属叶表皮微形态有何特征;(2)基于叶表皮微形态可否将桃叶珊瑚属进行属下分类;(3)对比分析桃叶珊瑚属叶表皮微形态在种间是否有差异,并据此揭示可能的分类学意义。

1 材料

实验材料采集于野外或为植物园引种栽培,涵盖中国桃叶珊瑚属的所有种类,共 10 种 7 变种。凭证标本存放于广州中医药大学标本馆(GUCM),具体来源信息见表 1。分类依据参考 *Flora of China*(Xiang & Boufford, 2005)且本研究还补充采集了峨眉桃叶珊瑚(*Aucuba omeiensis*)、大花桃叶珊瑚(*A. grandiflora* C. Y. Wu)、凹脉桃叶珊瑚(*A. cavinervis* C. Y. Wu ex T. P. Soong)的材料进行分析。

表 1 桃叶珊瑚属采集信息表
Table 1 Collected information of *Aucuba* species

种名 Species name	采集地 Locality	凭证标本 Voucher
桃叶珊瑚	中国广东省东莞市	童毅 Y. Tong
<i>Aucuba chinensis</i>	Dongguan City, Guangdong Province, China	TY23102301
峨眉桃叶珊瑚	中国四川省峨眉山市	林芷艺等 Z. Y. Lin, <i>et al.</i>
<i>A. chinensis</i> (<i>A. omeiensis</i>)	Emeishan City, Sichuan Province, China	LLFZ20240318002-3
密花桃叶珊瑚	中国广西壮族自治区百色市	童毅 Y. Tong
<i>A. confertiflora</i>	Baise City, Guangxi Zhuang Autonomous Region, China	TY20081412
枇杷叶珊瑚	中国云南省芒市	范智超等 Z. C. Fan, <i>et al.</i>
<i>A. eriobotryifolia</i>	Mang City, Yunnan Province, China	LLF20240717001-1
青木	中国江苏省南京市	林芷艺等 Z. Y. Lin, <i>et al.</i>
<i>A. japonica</i>	Nanjing City, Jiangsu Province, China	LLFZ20240322001-1
花叶青木	中国广西壮族自治区桂林市	范智超等 Z. C. Fan, <i>et al.</i>
<i>A. japonica</i> var. <i>variegata</i>	Guilin City, Guangxi Zhuang Autonomous Region, China	LLF20240724001
斑叶珊瑚	中国重庆市南川区	林芷艺等 Z. Y. Lin, <i>et al.</i>
<i>A. albopunctifolia</i>	Nanchuan District, Chongqing City, China	LLFZ20240322001-1
窄斑叶珊瑚	中国重庆市南川区	林芷艺等 Z. Y. Lin, <i>et al.</i>
<i>A. albopunctifolia</i> var. <i>angustula</i>	Nanchuan District, Chongqing City, China	LLFZ20240321002-4
倒心叶珊瑚	中国广东省清远市	叶幸儿 X. E. Ye
<i>A. obcordata</i>	Qingyuan City, Guangdong Province, China	QYLZ13
少花桃叶珊瑚	中国江西省抚州市	范智超、兰曜青 Z. C. Fan & Y. Q. Lan
<i>A. filicauda</i> var. <i>pauciflora</i>	Fuzhou City, Jiangxi Province, China	LF20241017005
粗梗桃叶珊瑚	中国广西壮族自治区来宾市	童毅 Y. Tong
<i>A. robusta</i>	Laibin City, Guangxi Zhuang Autonomous Region, China	TY20080713
细齿桃叶珊瑚	中国云南省临沧市	范智超等 Z. C. Fan, <i>et al.</i>
<i>A. chlorascens</i>	Lincang City, Yunnan Province, China	LLF20240714001-2
喜马拉雅珊瑚	中国云南省保山市	郭永杰 Y. J. Guo
<i>A. himalaica</i>	Baoshan City, Yunnan Province, China	GYJ202103025001
密毛桃叶珊瑚	中国重庆市石柱土家族自治县	林芷艺、章双玉 Z. Y. Lin & S. Y. Zhang

<i>A. himalaica</i> var. <i>pilossima</i>	Shizhu Tujia Autonomous County, Chongqing City, China	LZ20240322008
倒披针叶珊瑚	中国四川省峨眉山市	林芷艺等 Z. Y. Lin, <i>et al.</i>
<i>A. himalaica</i> var. <i>oblanceolata</i>	Emeishan City, Sichuan Province, China	LLFZ20240318001-9
狭叶桃叶珊瑚	中国四川省峨眉山市	林芷艺等 Z. Y. Lin, <i>et al.</i>
<i>A. chinensis</i> var. <i>angusta</i>	Emeishan City, Sichuan Province, China	LLFZ20240318001-8
长叶珊瑚	中国重庆市北碚区	李娟 J. Li
<i>A. himalaica</i> var. <i>dolichophylla</i>	Beibei District, Chongqing City, China	LJ23022201
纤尾桃叶珊瑚	中国广西壮族自治区桂林市	范智超等 Z. C. Fan, <i>et al.</i>
<i>A. filicauda</i>	Guilin City, Guangxi Zhuang Autonomous Region, China	LLF20240723001-7
凹脉桃叶珊瑚	中国云南省文山市	童毅 Y. Tong
<i>A. filicauda</i> (<i>A. cavinervis</i>)	Wenshan City, Yunnan Province, China	TY23022509
大花桃叶珊瑚	越南河内市	童毅 Y. Tong
<i>A. chinensis</i> (<i>A. grandiflora</i>)	Hà Nội, Vietnam	TY20231228

2 方法

2.1 叶表皮的制片与观察

取植株成熟叶片，剪取叶片中部 1 cm × 1 cm 左右的小块，置于蒸馏水中，90 °C水浴加热约 30 min 后，冷水浸泡 10 min，再将其移至 5%的 NaClO 溶液中浸泡，避光在通风橱内放置数小时（根据叶片质地而定），待材料褪色后，用清水冲洗干净，分别撕取上、下表皮置于载玻片上，1%番红染色 15 min，洗净，滴加蒸馏水，制备临时水装片。将所制玻片置于光学显微镜 OLYMPUS CX23 下观察拍照，并使用软件 kopa capture 和 Image J FIJI 进行测量，结果以“平均值±标准误差”的形式表示。

2.2 扫描电子显微镜观察拍摄

切取面积约 1 cm × 0.5 cm 的叶片样品，用毛笔蘸取 75%乙醇轻刷叶表面，自然干燥后，将上、下表皮分别粘在贴有双面导电胶带的样品台上。使用 Mini Coater 离子溅射镀膜仪在真空条件下将叶片喷铂金镀膜后，在 JSM-IT210 扫描电子显微镜下观察拍照。所用术语参考 Dilcher (1974)、Fahn (1982)和 Barthlott (1998)。

2.3 数据处理

利用 IBM SPSS Statistics 27.0 对表皮细胞长度和宽度、气孔长度和宽度、气孔长宽比、气孔指数、气孔密度等数量性状数据与经过赋值后的上表皮角质层式样、上表皮垂周壁式样、下表皮垂周壁式样、气孔形状、外拱盖与保卫细胞相对位置、外拱盖内缘、非腺毛分布、下表皮细胞毛被密度、下表皮叶轴毛被密度等质量性状数据进行标准化处理，而后将以上 18 个分类性状标准化数据导入 Origin 2024，进行主成分分析和采用欧式距离 UPGMA 法进行系统聚类分析。

3 结果与分析

3.1 叶表皮形态特征

中国桃叶珊瑚属植物 10 种 7 变种的叶表皮微形态特征及具体数据详见表 2 和表 3。

表 2 桃叶珊瑚属植物叶表皮细胞与气孔数量微形态特征（质量性状）

Table 2 Micro-morphological characteristics of leaf epidermis of genus *Aucuba* (quality traits)

分类群 Taxon	上表皮 Adaxial epidermis				下表皮 Abaxial epidermis				
	角质层 Cuticle	垂周壁 Anticlinal wall	垂周壁 Anticlinal wall	非腺毛分布 Non-glandular trichomes distribution	叶脉毛被 密度 Vein trichomes density	表皮毛被 密度 Epidermis trichomes density	气孔器 Stomata		
							外拱盖内缘 Inner margin of outer rim	与保卫细胞 相对位置 Relative to the guard cell	形状 Shape
桃叶珊瑚	乳突状	波状	浅波状	无	无	无	近全缘	突起	近圆形
<i>Aucuba chinensis</i>	Papillae	Sinuuous	Sinuolate	None	None	None	Straight	Rise	Nearly round
峨眉桃叶珊瑚	乳突状	波状	浅波状	无	无	无	近全缘	突起	近圆形
<i>A. chinensis</i> (<i>A. omeiensis</i>)	Papillae	Sinuuous	Sinuolate	None	None	None	Straight	Rise	Nearly round
密花桃叶珊瑚	乳突状	波状	波状	无	无	无	近全缘	突起	近圆形
<i>A. confertiflora</i>	Papillae	Sinuuous	Sinuuous	None	None	None	Straight	Rise	Nearly round
枇杷叶珊瑚	乳突状	波状	波状	无	无	无	近全缘	突起	近圆形
<i>A. eriobotryifolia</i>	Papillae	Sinuuous	Sinuuous	None	None	None	Straight	Rise	Nearly round
青木	近光滑	深波状	波状	无	无	无	波状	突起	亚圆形
<i>A. japonica</i>	Absent	Sinuate	Sinuuous	None	None	None	Sinuuous	Rise	Sub-round
花叶青木	近光滑	波状	波状	无	无	无	波状	突起	亚圆形
<i>A. japonica</i> var. <i>variegata</i>	Absent	Sinuuous	Sinuuous	None	None	None	Sinuuous	Rise	Sub-round
斑叶珊瑚	近光滑	深波状	深波状	无	无	无	近全缘	水平	亚圆形
<i>A. albopunctifolia</i>	Absent	Sinuate	Sinuate	None	None	None	Straight	Level	Sub-round
窄斑叶珊瑚	近光滑	深波状	深波状	无	无	无	近全缘	水平	亚圆形
<i>A. albopunctifolia</i> var. <i>angustula</i>	Absent	Sinuate	Sinuate	None	None	None	Straight	Level	Sub-round
倒心叶珊瑚	近光滑	波状	波状	无	无	无	近全缘	水平	亚圆形
<i>A. obcordata</i>	Absent	Sinuuous	Sinuuous	None	None	None	Straight	Level	Sub-round
少花桃叶珊瑚	近光滑	波状	波状	叶脉	有	无	近全缘	水平	近圆形
<i>A. filicauda</i> var. <i>pauciflora</i>	Absent	Sinuuous	Sinuuous	Vein	Have	None	Straight	Level	Nearly round

粗梗桃叶珊瑚	近光滑	深波状	波状	叶脉	有	无	波状	水平	椭圆形
<i>A. robusta</i>	Absent	Sinuate	Sinuuous	Vein	Have	None	Sinuuous	Level	Oval
细齿桃叶珊瑚	近光滑	深波状	波状	叶脉	有	无	近全缘	水平	亚圆形
<i>A. chlorascens</i>	Absent	Sinuate	Sinuuous	Vein	Have	None	Straight	Level	Sub-round
喜马拉雅珊瑚	近光滑	深波状	深波状	叶脉与表皮	密生	密生	波状	突起	亚圆形
<i>A. himalaica</i>	Absent	Sinuate	Sinuate	Vein and epidermis	More	More	Sinuuous	Rise	Sub-round
密毛桃叶珊瑚	近光滑	深波状	深波状	叶脉与表皮	较多	密生	近全缘	水平	亚圆形
<i>A. himalaica</i> var. <i>pilossima</i>	Absent	Sinuate	Sinuate	Vein and epidermis	Many	More	Straight	Level	Sub-round
倒披针叶珊瑚	近光滑	波状	波状	叶脉与表皮	密生	密生	波状	突起	亚圆形
<i>A. himalaica</i> var. <i>oblanceolata</i>	Absent	Sinuuous	Sinuuous	Vein and epidermis	More	More	Sinuuous	Rise	Sub-round
狭叶桃叶珊瑚	近光滑	波状	深波状	叶脉与表皮	密生	密生	波状	突起	亚圆形
<i>A. chinensis</i> var. <i>angusta</i>	Absent	Sinuuous	Sinuate	Vein and epidermis	More	More	Sinuuous	Rise	Sub-round
长叶珊瑚	近光滑	深波状	深波状	无	无	无	近全缘	突起	亚圆形
<i>A. himalaica</i> var. <i>dolichophylla</i>	Absent	Sinuate	Sinuate	None	None	None	Straight	Rise	Sub-round
纤尾桃叶珊瑚	近光滑	深波状	深波状	叶脉与表皮	密生	有	近全缘	突起	亚圆形
<i>A. filicauda</i>	Absent	Sinuate	Sinuate	Vein and epidermis	More	Have	Straight	Rise	Sub-round
凹脉桃叶珊瑚	近光滑	深波状	波状	无	无	无	近全缘	水平	椭圆形
<i>A. filicauda</i> (<i>A. cavinervis</i>)	Absent	Sinuate	Sinuuous	None	None	None	Straight	Level	Oval
大花桃叶珊瑚	近光滑	深波状	深波状	无	无	无	波状	水平	亚圆形
<i>A. chinensis</i> (<i>A. grandiflora</i>)	Absent	Sinuate	Sinuate	None	None	None	Sinuuous	Level	Sub-round

表 3 桃叶珊瑚属植物叶表皮细胞与气孔数量微形态特征（数量性状）

Table 3 Micro-morphological characteristics of leaf epidermis of genus *Aucuba* (quantitative traits)

分类群 Taxon	上表皮 Adaxial epidermis				下表皮 Abaxial epidermis			
	细胞长度 Cell length (μm)	细胞宽度 Cell width (μm)	细胞长度 Cell length(μm)	细胞宽度 Cell width (μm)	气孔器 Stomata			
					长度 Length (μm)	宽度 Width (μm)	气孔指数 Stomatal index (%)	气孔密度 Stomatal density (ind. $\cdot\text{mm}^{-2}$)
桃叶珊瑚 <i>Aucuba chinensis</i>	69.906 $\pm$ 5.787	47.729 $\pm$ 6.215	61.509 $\pm$ 6.910	41.078 $\pm$ 6.762	35.605 $\pm$ 1.710	32.830 $\pm$ 1.722	13.208 $\pm$ 2.380	137.807 $\pm$ 22.348
峨眉桃叶珊瑚 <i>A. chinensis</i> (<i>A. omeiensis</i>)	73.846 $\pm$ 9.709	49.847 $\pm$ 8.457	59.469 $\pm$ 6.396	38.187 $\pm$ 5.133	39.989 $\pm$ 2.608	36.944 $\pm$ 2.728	13.924 $\pm$ 1.548	136.482 $\pm$ 18.833
密花桃叶珊瑚 <i>A. confertiflora</i>	64.543 $\pm$ 7.638	41.299 $\pm$ 4.952	57.120 $\pm$ 7.331	34.244 $\pm$ 4.520	34.450 $\pm$ 1.848	31.739 $\pm$ 1.179	13.391 $\pm$ 1.312	163.286 $\pm$ 24.407
枇杷叶珊瑚 <i>A. eriobotryifolia</i>	79.482 $\pm$ 10.509	54.692 $\pm$ 7.790	71.369 $\pm$ 12.885	47.874 $\pm$ 9.205	36.659 $\pm$ 2.706	33.126 $\pm$ 3.030	12.894 $\pm$ 2.464	92.314 $\pm$ 19.181
青木 <i>A. japonica</i>	74.746 $\pm$ 9.156	50.959 $\pm$ 5.094	58.747 $\pm$ 7.183	38.231 $\pm$ 6.296	34.365 $\pm$ 1.707	28.797 $\pm$ 2.178	11.159 $\pm$ 0.681	166.882 $\pm$ 21.891
花叶青木 <i>A. japonica</i> var. <i>variegata</i>	79.312 $\pm$ 8.972	57.008 $\pm$ 4.345	72.026 $\pm$ 9.761	49.266 $\pm$ 6.682	35.444 $\pm$ 1.922	29.904 $\pm$ 2.164	10.233 $\pm$ 2.435	87.536 $\pm$ 23.755
斑叶珊瑚 <i>A. albopunctifolia</i>	116.186 $\pm$ 17.094	85.358 $\pm$ 12.852	68.231 $\pm$ 9.454	43.953 $\pm$ 6.383	37.676 $\pm$ 1.844	30.019 $\pm$ 2.449	16.691 $\pm$ 1.879	153.381 $\pm$ 18.909
窄斑叶珊瑚 <i>A. albopunctifolia</i> var. <i>angustula</i>	96.150 $\pm$ 13.159	72.045 $\pm$ 10.806	67.473 $\pm$ 12.416	46.210 $\pm$ 9.117	37.287 $\pm$ 3.216	29.636 $\pm$ 2.270	14.846 $\pm$ 1.369	166.499 $\pm$ 27.234
倒心叶珊瑚 <i>A. obcordata</i>	76.769 $\pm$ 5.979	56.712 $\pm$ 7.914	52.802 $\pm$ 7.344	36.006 $\pm$ 6.783	32.146 $\pm$ 2.277	26.673 $\pm$ 1.650	14.208 $\pm$ 1.913	196.375 $\pm$ 33.123
少花桃叶珊瑚 <i>A. filicauda</i> var. <i>pauciflora</i>	65.955 $\pm$ 6.334	46.618 $\pm$ 6.254	52.463 $\pm$ 6.884	33.486 $\pm$ 5.535	29.550 $\pm$ 2.675	25.809 $\pm$ 2.069	13.596 $\pm$ 1.884	271.187 $\pm$ 44.185

粗梗桃叶珊瑚 <i>A. robusta</i>	82.472±9.670	53.792±5.578	67.422±7.459	46.427±8.736	34.537±1.841	26.568±1.901	12.236±0.758	166.163±17.963
细齿桃叶珊瑚 <i>A. chlorascens</i>	71.618±9.728	47.677±5.490	50.941±9.280	31.812±4.414	31.520±1.948	24.944±2.199	15.209±1.337	231.621±22.344
喜马拉雅珊瑚 <i>A. himalaica</i>	76.224±13.309	50.009±9.760	61.893±11.266	41.838±8.502	31.041±2.076	25.608±2.169	9.882±1.932	113.192±26.209
密毛桃叶珊瑚 <i>A. himalaica</i> var. <i>pilossima</i>	91.905±8.806	63.928±7.888	62.961±10.476	40.031±6.630	32.074±2.175	27.250±2.281	10.500±1.469	154.654±31.994
倒披针叶珊瑚 <i>A. himalaica</i> var. <i>oblanceolata</i>	92.833±15.185	63.508±8.107	56.569±9.199	35.404±5.896	32.819±2.374	28.292±2.944	9.176±1.485	109.715±24.195
狭叶桃叶珊瑚 <i>A. chinensis</i> var. <i>angusta</i>	87.015±10.149	66.915±6.646	53.788±6.532	33.994±4.903	35.428±1.529	29.495±2.796	9.251±1.668	135.785±22.399
长叶珊瑚 <i>A. himalaica</i> var. <i>dolichophylla</i>	101.509±16.767	72.588±13.777	74.022±12.924	50.745±11.722	38.820±3.239	32.359±3.703	12.994±2.492	111.847±46.208
纤尾桃叶珊瑚 <i>A. filicauda</i>	78.440±11.357	57.263±8.567	63.533±6.767	45.551±6.434	37.000±3.311	29.333±2.518	14.667±3.180	155.813±26.967
凹脉桃叶珊瑚 <i>A. filicauda</i> (<i>A. cavinervis</i>)	66.782±7.216	48.118±5.917	53.184±7.889	35.016±5.186	35.233±2.350	26.473±1.554	11.642±1.248	233.635±31.364
大花桃叶珊瑚 <i>A. chinensis</i> (<i>A. grandiflora</i>)	97.889±12.281	72.370±7.861	79.220±11.358	57.602±6.416	40.114±1.685	31.507±1.633	14.095±1.700	102.863±15.888

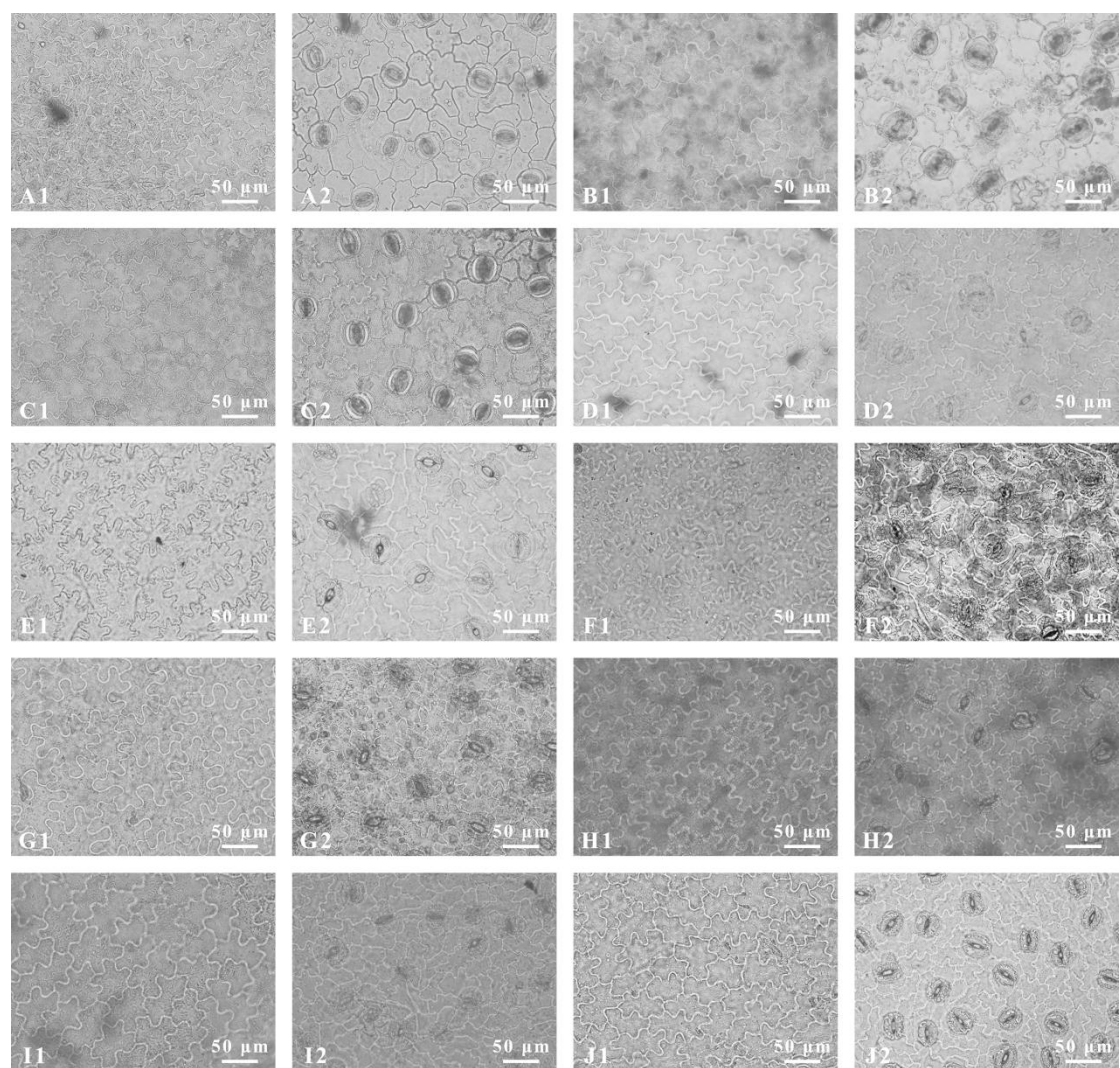
3.2 叶片表皮细胞特征

3.2.1 叶表皮形态、大小、角质层类型及垂周壁式样

如图 1 和图 2 所示,中国桃叶珊瑚属植物的叶表皮细胞均为不规则形,近轴面细胞大小为 $(64.543\sim 116.186)\mu\text{m}\times (41.299\sim 85.358)\mu\text{m}$,其中斑叶珊瑚近轴面细胞最大,细齿桃叶珊瑚最小;远轴面细胞大小为 $(50.941\sim 79.220)\mu\text{m}\times (31.812\sim 57.602)\mu\text{m}$,其中大花桃叶珊瑚远轴面细胞最大,细齿桃叶珊瑚最小。总体来看,中国桃叶珊瑚属近轴面细胞比远轴面细胞大。根据垂周壁的凹凸程度大致分为浅波状、波状和深波状,垂周壁呈凹凸嵌合,无细胞间隙。近轴面角质层仅在桃叶珊瑚、峨眉桃叶珊瑚、密花桃叶珊瑚、枇杷叶珊瑚的表皮细胞中部表面存在圆球式的突起,细胞壁厚,即乳突状突起。

3.2.2 叶表皮蜡质纹饰

Barthlott 等(1998)对至少 13 000 种种子植物叶片进行扫描电镜分析,提出了 23 种蜡质类型。本研究发现,中国桃叶珊瑚属大部分物种的表皮细胞具蜡质(图 3-图 6),近轴面蜡质纹饰有 7 种,分别是近光滑(smooth layers)、片状(plates)、鳞片状(platelets)、线状(threads)、壳状(crusts)、片状-线状复合型(syntopism of plates and threads)、片状-鳞片状复合型(syntopism of plates and platelets);远轴面蜡质纹饰有 4 种,分别是片状、线状、片状-线状复合型、鳞片状-线状复合型(syntopism of platelets and threads)。总体以片状和线状蜡质为主。

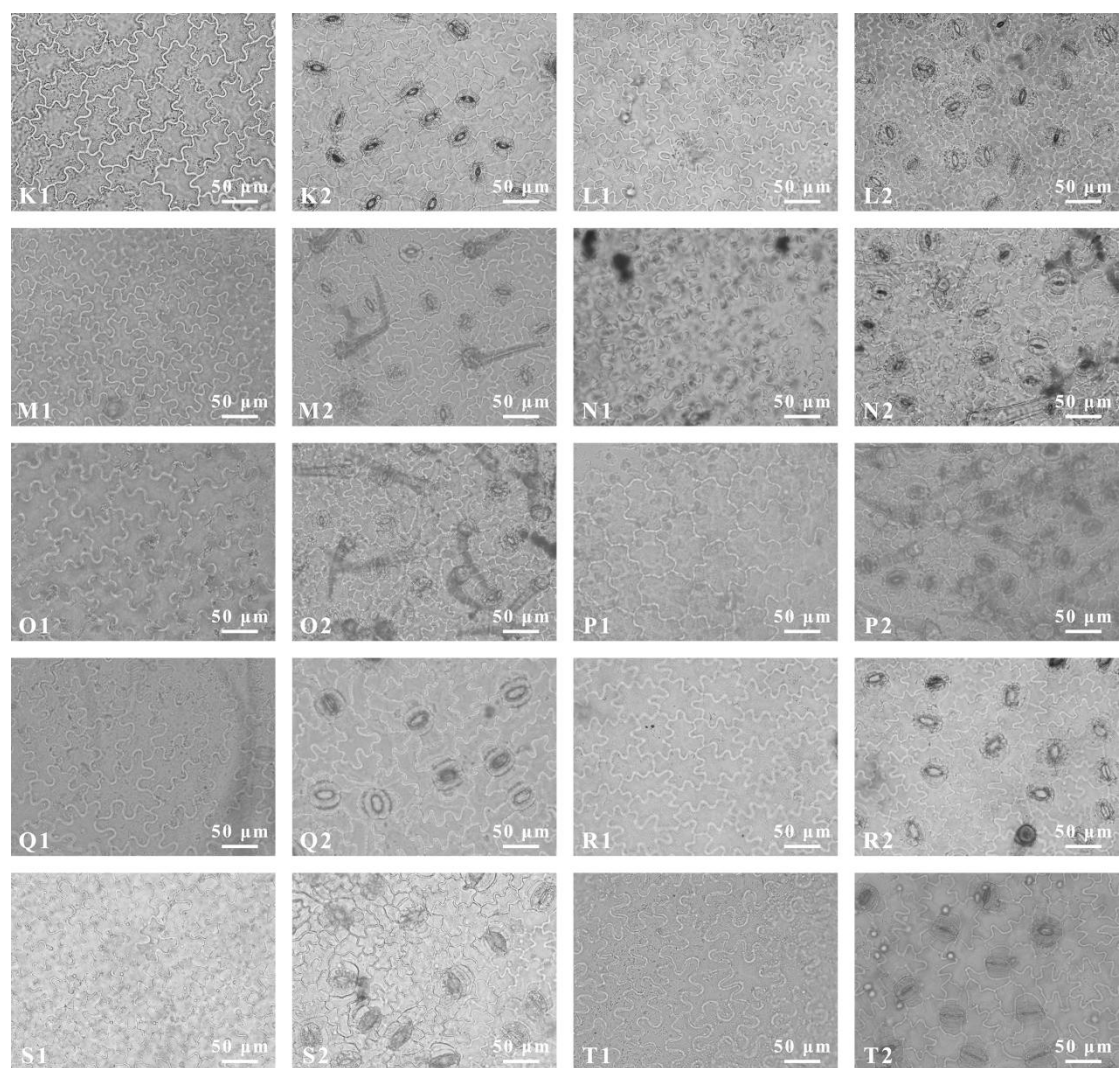


A. 桃叶珊瑚；B. 峨眉桃叶珊瑚；C. 密花桃叶珊瑚；D. 枇杷叶珊瑚；E. 青木；F. 花叶青木；G. 斑叶珊瑚；H. 窄斑叶珊瑚；I. 倒心叶珊瑚；J. 少花桃叶珊瑚。1. 近轴面；2. 远轴面。

A. *A. chinensis*; B. *A. omeiensis*; C. *A. confertiflora*; D. *A. eriobotryifolia*; E. *A. japonica*; F. *A. japonica* var. *variegata*; G. *A. albopunctifolia*; H. *A. albopunctifolia* var. *angustula*; I. *A. obcordata*; J. *A. filicauda* var. *pauciflora*. 1. Adaxial surface; 2. Abaxial surface.

图 1 光学显微镜下桃叶珊瑚属叶表皮特征 (I)

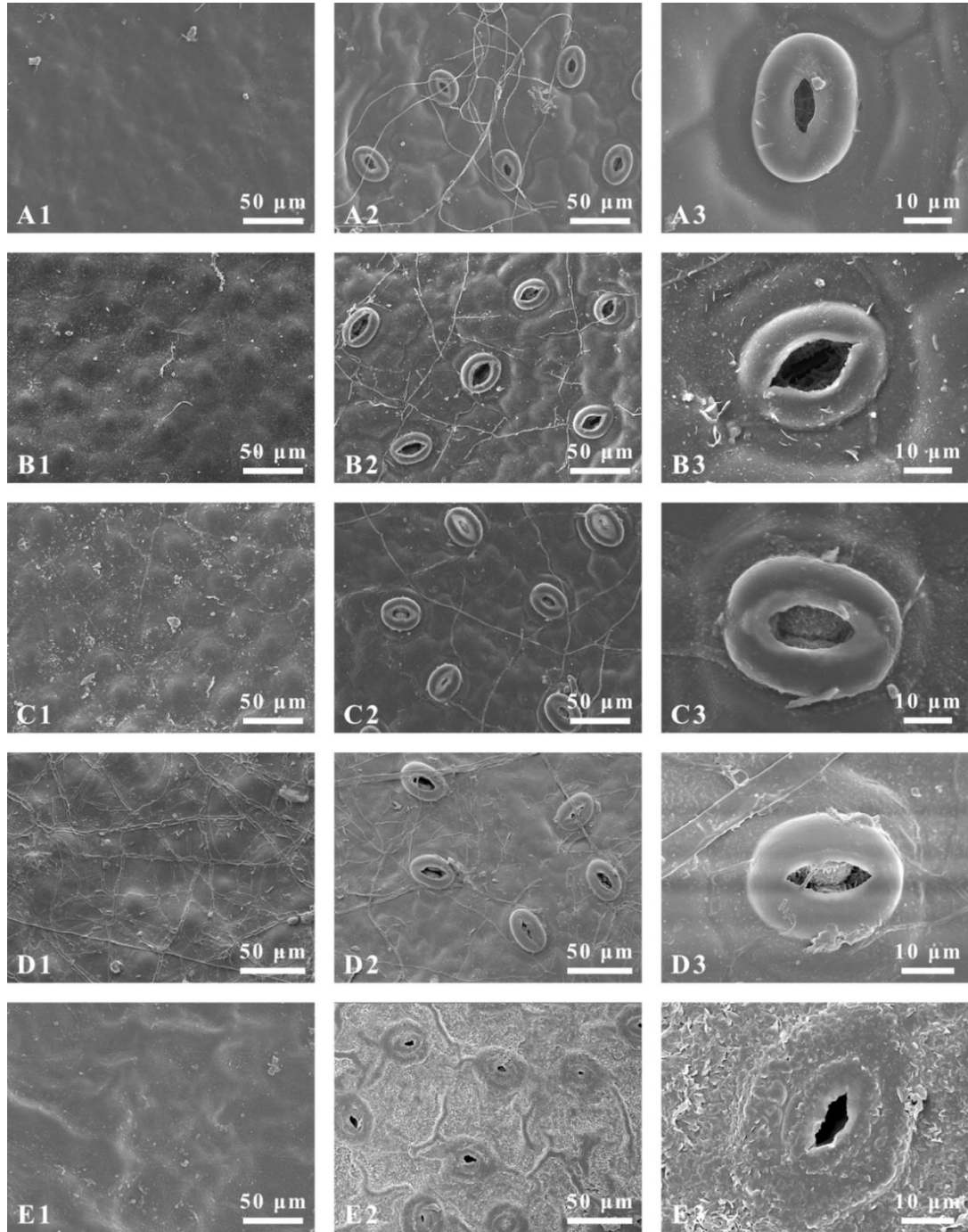
Fig. 1 Characters of leaf epidermal in *Aucuba* under LM (I)



K. 粗梗桃叶珊瑚; **L.** 细齿桃叶珊瑚; **M.** 喜马拉雅珊瑚; **N.** 密毛桃叶珊瑚; **O.** 倒披针叶珊瑚; **P.** 狭叶桃叶珊瑚; **Q.** 长叶珊瑚; **R.** 纤尾桃叶珊瑚; **S.** 凹脉桃叶珊瑚; **T.** 大花桃叶珊瑚。1. 近轴面; 2. 远轴面。
K. *A. robusta*; **L.** *A. chlorascens*; **M.** *A. himalaica*; **N.** *A. himalaica* var. *pilosissima*; **O.** *A. himalaica* var. *oblanceolata*; **P.** *A. chinensis* var. *angusta*; **Q.** *A. himalaica* var. *dolichophylla*; **R.** *A. filicauda*; **S.** *A. cavinervis*; **T.** *A. grandiflora*. 1. Adaxial surface; 2. Abaxial surface.

图 2 光学显微镜下桃叶珊瑚属叶表皮特征 (II)

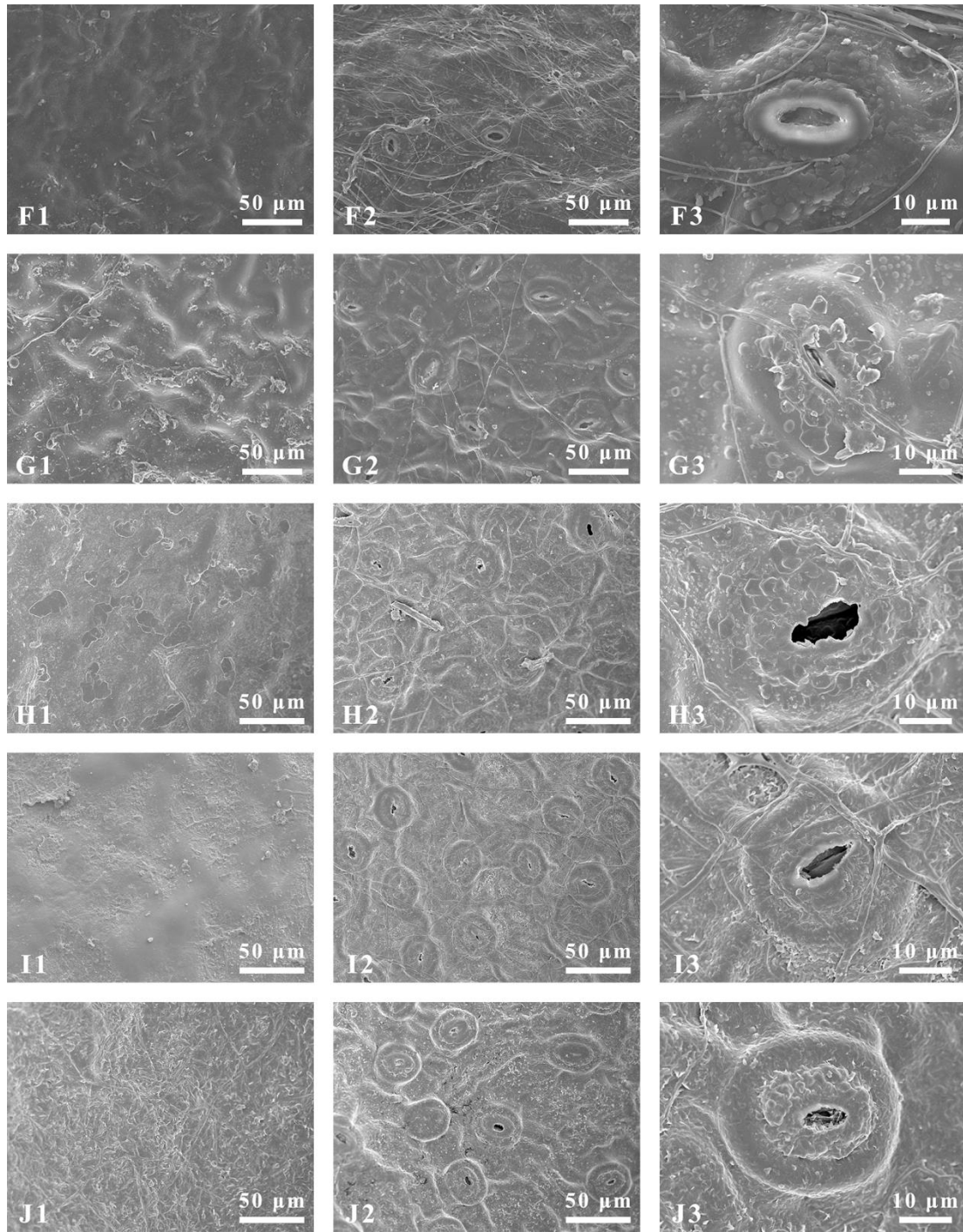
Fig. 2 Characters of leaf epidermal in *Aucuba* under LM (II)



A. 桃叶珊瑚; B. 峨眉桃叶珊瑚; C. 密花桃叶珊瑚; D. 枇杷叶珊瑚; E. 青木。1. 近轴面; 2、3. 远轴面。
A. *A. chinensis*; B. *A. omeiensis*; C. *A. confertiflora*; D. *A. eriobotryifolia*; E. *A. japonica*。1. Adaxial surface; 2, 3. Abaxial surface.

图 3 扫描电子显微镜下桃叶珊瑚属叶表皮特征 (I)

Fig. 3 Characters of leaf epidermal in *Aucuba* under SEM (I)

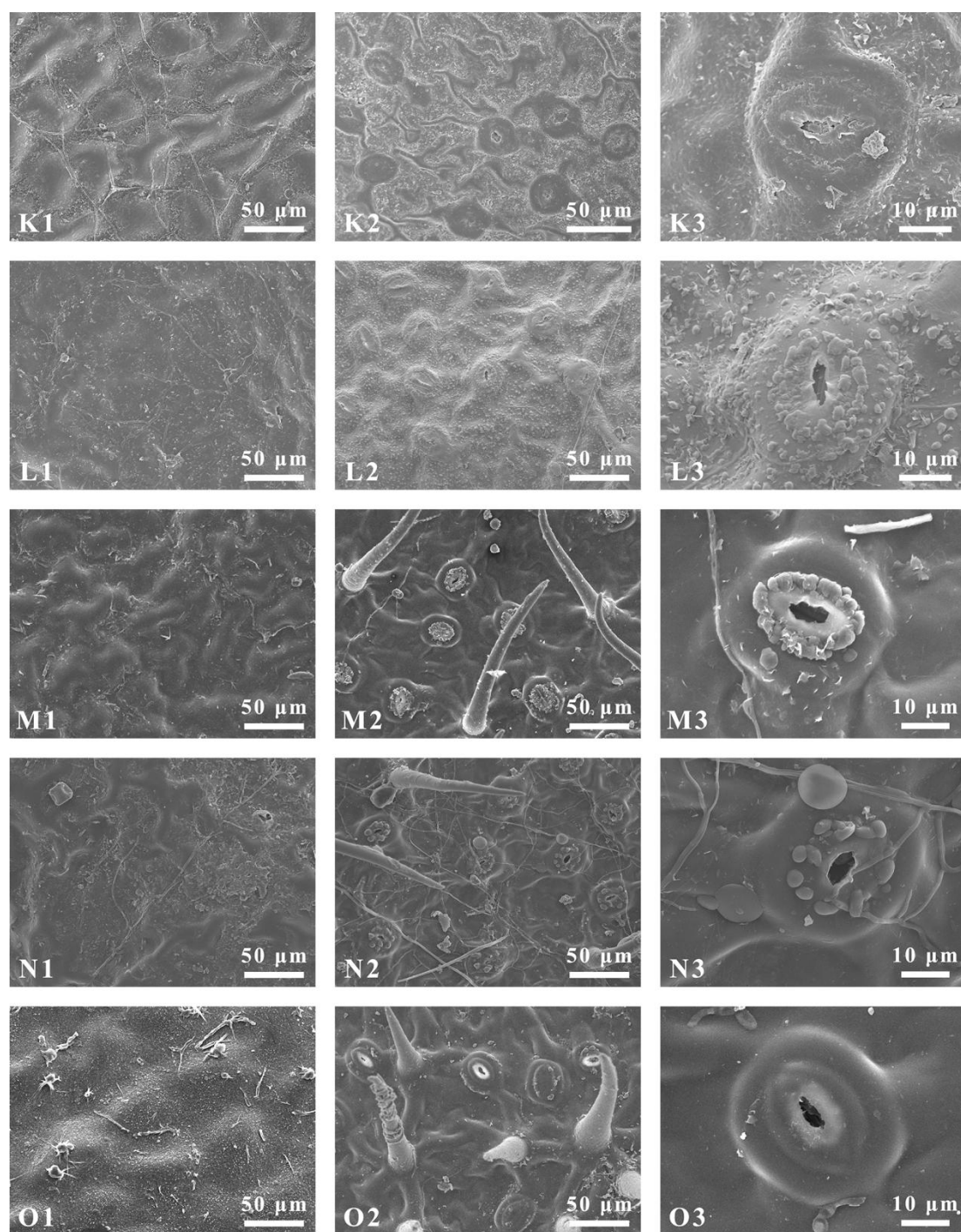


F. 花叶青木; G. 斑叶珊瑚; H. 窄斑叶珊瑚; I. 倒心叶珊瑚; J. 少花桃叶珊瑚。1. 近轴面; 2、3. 远轴面。

F. *A. japonica* var. *variegata*; G. *A. albobunctifolia*; H. *A. albobunctifolia* var. *angustula*; I. *A. obcordata*; J. *A. filicauda* var. *pauciflora*. 1. Adaxial surface; 2, 3. Abaxial surface.

图 4 扫描电子显微镜下桃叶珊瑚属叶表皮特征 (II)

Fig 4 Characters of leaf epidermal in *Aucuba* under SEM (II)

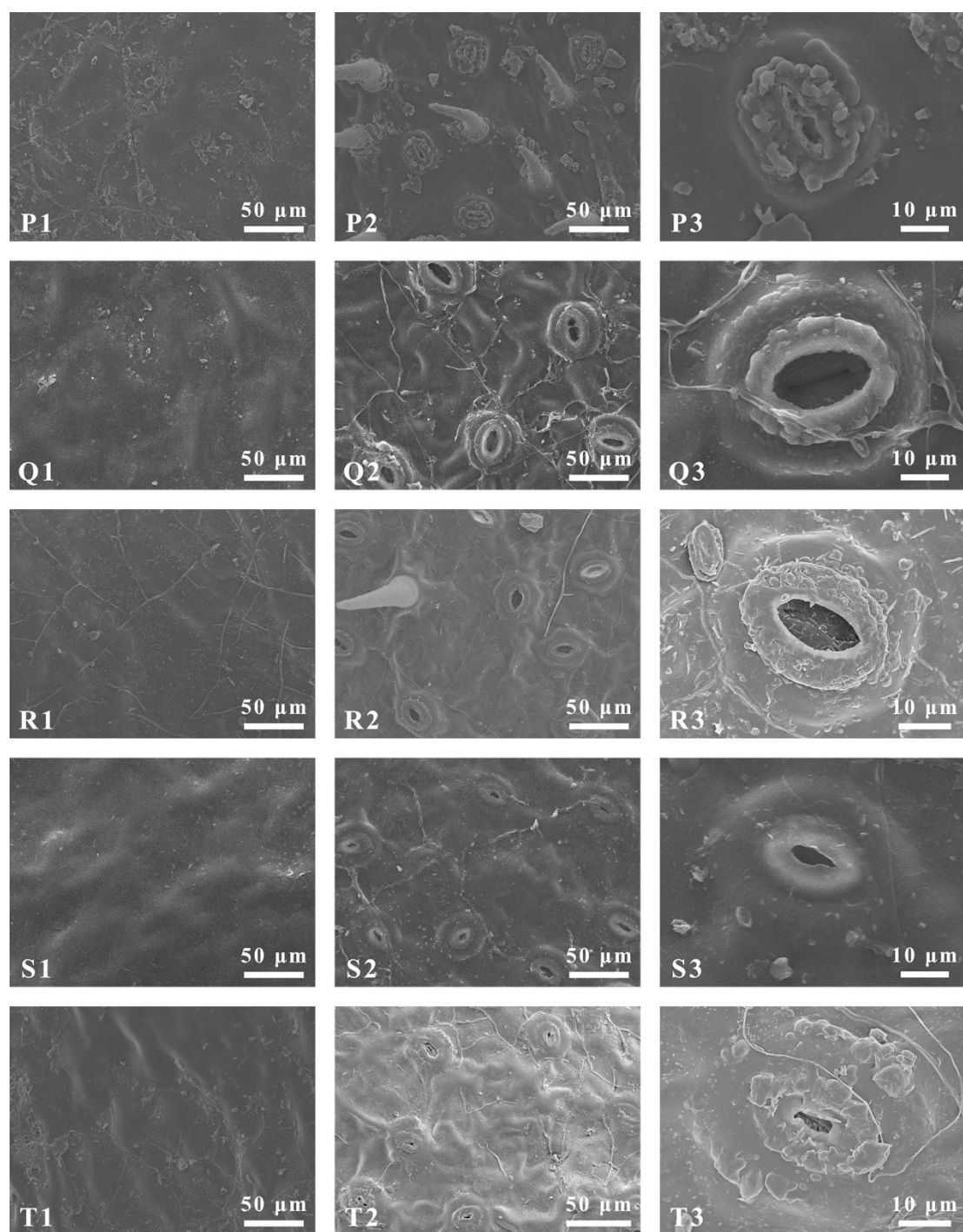


K. 粗梗桃叶珊瑚; L. 细齿桃叶珊瑚: 远轴面; M. 喜马拉雅珊瑚; N. 密毛桃叶珊瑚; O. 倒披针叶珊瑚。
1. 近轴面; 2、3. 远轴面。

K. *A. robusta*; L. *A. chlorascens*; M. *A. himalaica*; N. *A. himalaica* var. *pilosissima*; O. *A. himalaica* var. *oblanceolata*. 1. Adaxial surface; 2, 3. Abaxial surface.

图 5 扫描电子显微镜下桃叶珊瑚属叶表皮特征 (III)

Fig. 5 Characters of leaf epidermal in *Aucuba* under SEM (III)



P. 狭叶桃叶珊瑚; Q. 长叶珊瑚; R. 纤尾桃叶珊瑚; S. 凹脉桃叶珊瑚; T. 大花桃叶珊瑚。1. 近轴面; 2、3. 远轴面。

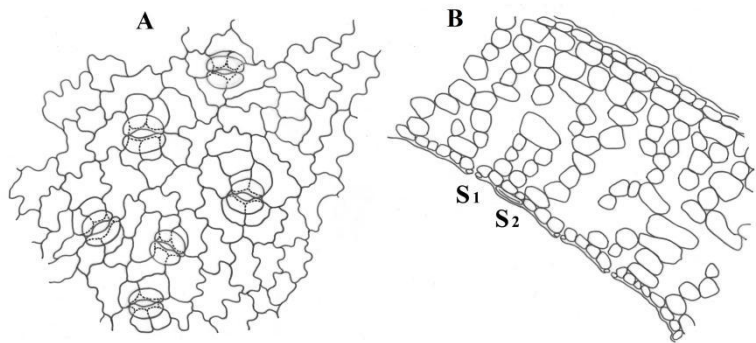
P. *A. chinensis* var. *angusta*; Q. *A. himalaica* var. *dolichophylla*; R. *A. filicauda*; S. *A. cavinervis*; T. *A. grandiflora*. 1. Adaxial surface; 2, 3. Abaxial surface.

图 6 扫描电子显微镜下桃叶珊瑚属叶表皮特征 (IV)

Fig. 6 Characters of leaf epidermal in *Aucuba* under SEM (IV)

3.3 气孔器类型及其特征

中国桃叶珊瑚属气孔器类型均一致,气孔器特征如图 7 所示。气孔均分布于叶片远轴面,为下生气孔,呈随机分布;保卫细胞均为肾形,两极未发现“T 型”加厚,无副卫细胞,与保卫细胞相邻的表皮细胞部分位于保卫细胞下方,部分围绕保卫细胞;保卫细胞表面角质层近于光滑,除桃叶珊瑚、峨眉桃叶珊瑚、密花桃叶珊瑚、枇杷叶珊瑚、凹脉桃叶珊瑚、倒披针叶珊瑚外,其余均具蜡质,蜡质纹饰以片状为主;气孔形状从近圆形到椭圆形不等;气孔外拱盖内缘近全缘或波状,外拱盖突起或水平于保卫细胞。中国桃叶珊瑚属气孔大小为 (29.550~40.114) μm $\times$ (24.893~36.944) μm ,其中窄斑叶珊瑚的气孔最大,细齿桃叶珊瑚最小。气孔指数介于 9.176%~16.691%之间,斑叶珊瑚最大,倒披针叶珊瑚最小。气孔密度范围为 87.536~271.187 ind. $\cdot\text{mm}^{-2}$,少花桃叶珊瑚最大,花叶青木最小。



A. 叶远轴面; B. 叶横切面; S₁. 与孔垂直的气孔; S₂. 与孔平行的气孔。
A. Abaxial surface; B. Transverse section; S₁. stoma sectioned perpendicular to the pore; S₂. Stoma sectioned parallel to the pore.

图 7 桃叶珊瑚属叶片解剖特征示意图

Fig. 7 Schematic diagram of leaf anatomical characteristics of *Aucuba*

3.4 表皮毛

中国桃叶珊瑚属植物成熟叶片表皮毛仅出现于远轴面,类型均为非腺毛(non-glandular trichomes)中的单细胞毛(unicellular trichomes),在叶脉处及表皮表面均有分布。据此可分为 3 类:(1)远轴面无毛被存在(分别为桃叶珊瑚、峨眉桃叶珊瑚、密花桃叶珊瑚、枇杷叶珊瑚、大花桃叶珊瑚、青木、花叶青木、斑叶珊瑚、窄斑叶珊瑚、倒心叶珊瑚和长叶珊瑚);(2)远轴面毛被仅存在于叶脉处(分别为凹脉桃叶珊瑚、细齿桃叶珊瑚、少花桃叶珊瑚和粗梗桃叶珊瑚);(3)远轴面毛被存在于整个叶面(分别为喜马拉雅珊瑚、倒披针叶珊瑚、狭叶桃叶珊瑚、密毛桃叶珊瑚和纤尾桃叶珊瑚)。

3.5 主成分分析

经主成分分析(表 4),特征值大于 1 的共有 4 个主成分,贡献率分别为 30.243%、28.112%、18.833%、8.128%,累计贡献率达 85.316%,已经代表了原始性状的大部分信息,因此选取前 4 个主成分为新选主成分。第一主成分包含气孔宽度、气孔长宽比、气孔形状、上表皮角质层式样、上表皮垂周壁式样、下表皮垂周壁式样、非腺毛分布、下表皮叶轴毛被密度 8 个性状信息;第二主成分包含上表皮细胞长度、上表皮细胞宽度、下表皮细胞长度、下表皮细胞宽度、气孔长度 5 个性状信息;第三主成分包含气孔指数、气孔密度、外拱盖与保卫细胞相对位置、下表皮细胞毛被密度 4 个性状信息;第四主成分包含外拱盖内缘 1 个性状信息。从原 18 个性状在新选 4 个主成分上的因子载荷量可以看出,18 个叶表皮微形态性状在前 4 个主成分上都有较高的载荷量,说明以上性状对于中国桃叶珊瑚属植物等物种划分具有一定的分类意义。

从 18 个叶表皮微形态性状（表 4 指标项）在主成分上的载荷量可以看出，此 18 个性状在前 4 个主成分上都有较高的载荷量。因此，根据前 2 个主成分做二维散点图（图 8），可以发现图中所有个体呈现交错分布状态，虽未能在种水平上进行有效区分，但可将该属 10 种 7 变种植物清晰划分为两大组，即 Group I 和 Group II。

表 4 基于 18 个叶表皮微形态特征主成分分析的载荷矩阵
 Table 4 Loading matrix based on principal analysis of 18 leaf epidermis
 micro-morphological traits

指标 Index	第一主成分 PC1	第二主成分 PC2	第三主成分 PC3	第四主成分 PC4
上表皮细胞长度 Adaxial epidermis cell length	0.442	<u>0.716</u>	0.124	0.419
上表皮细胞宽度 Adaxial epidermis cell width	0.442	<u>0.706</u>	0.074	0.436
下表皮细胞长度 Abaxial epidermis cell length	0.059	<u>0.908</u>	0.202	-0.145
下表皮细胞宽度 Abaxial epidermis cell width	0.118	<u>0.882</u>	0.144	-0.208
气孔长度 Stomatal length	-0.258	<u>0.818</u>	0.102	-0.017
气孔宽度 Stomatal width	<u>-0.706</u>	0.535	0.342	0.093
气孔长宽比 Stomatal length-width ratio	<u>0.784</u>	0.192	-0.451	-0.207
气孔形状 Stomatal shape	<u>0.810</u>	0.085	-0.214	-0.354
气孔指数 Stomatal index	-0.293	0.380	<u>-0.701</u>	0.347
气孔密度 Stomatal density	0.057	-0.568	<u>-0.777</u>	0.108
上表皮角质层式样 Cuticle patterns of adaxial epidermis	<u>-0.905</u>	-0.007	0.202	0.045
上表皮垂周壁式样 Anticlinal wall patterns of adaxial epidermis	<u>0.646</u>	0.409	-0.273	-0.296
下表皮垂周壁式样 Anticlinal wall patterns of abaxial epidermis	<u>0.733</u>	0.356	0.113	0.355
外拱盖内缘 Inner margin of outer rim	0.431	0.019	0.523	<u>-0.552</u>
外拱盖与保卫细胞相对位置 The relative position of outer rim and guard cells	-0.387	-0.038	<u>0.772</u>	-0.157
非腺毛分布 Non-glandular trichomes distribution	<u>0.626</u>	-0.548	0.372	0.209
下表皮叶轴毛被密度 Abaxial epidermis cell trichomes density	<u>0.592</u>	-0.497	0.483	0.212
下表皮细胞毛被密度	0.510	-0.371	<u>0.682</u>	0.298

Abaxial epidermis leaf vein trichomes density					
特征值	Eigenvalue	5.444	5.060	3.390	1.463
累积贡献率	Cumulative contribution (%)	30.243	58.355	77.188	85.316

注：带有下划线的数字表示在该主成分中载荷度较高的特征成分。

Note: Underlined numbers indicate the characteristic component with a higher load in the principal component.

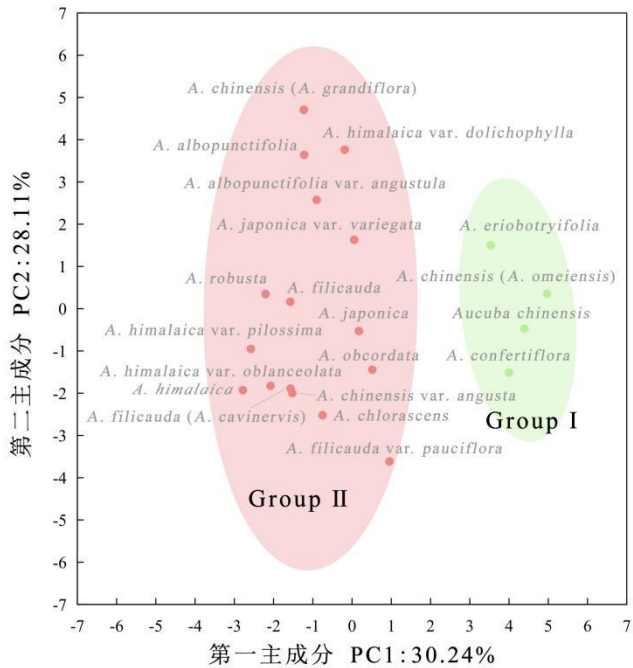


图 8 桃叶珊瑚属叶表皮微形态特征主成分分析散点图

Fig. 8 Scatter plot of principal component analysis on leaf epidermal micro-morphological characteristics of *Aucuba*

3.6 聚类分析

基于叶表皮细胞长宽、气孔长宽等 18 个分类性状进行聚类分析，构建的聚类树如图 9 所示，该属植物在欧氏距离 6.5 处形成两大分支 Group I 和 Group II 。两大分支叶表皮特征主要区别：Group I（由桃叶珊瑚、峨眉桃叶珊瑚、密花桃叶珊瑚和枇杷叶珊瑚构成），其共同特征为叶片上表皮角质层存在乳突状突起，垂周壁式样多为浅波状或波状，气孔形状近圆形；Group II（由青木、花叶青木、大花桃叶珊瑚、斑叶珊瑚、窄斑叶珊瑚、喜马拉雅珊瑚、密毛桃叶珊瑚、倒披针叶珊瑚、纤尾桃叶珊瑚、长叶珊瑚、狭叶桃叶珊瑚、粗梗桃叶珊瑚、细齿桃叶珊瑚、少花桃叶珊瑚、倒心叶珊瑚和凹脉桃叶珊瑚构成），其共同特征为叶片上表皮角质层存在较多蜡质附着，垂周壁式样多为波状或深波状，气孔形状多为亚圆形或椭圆形。

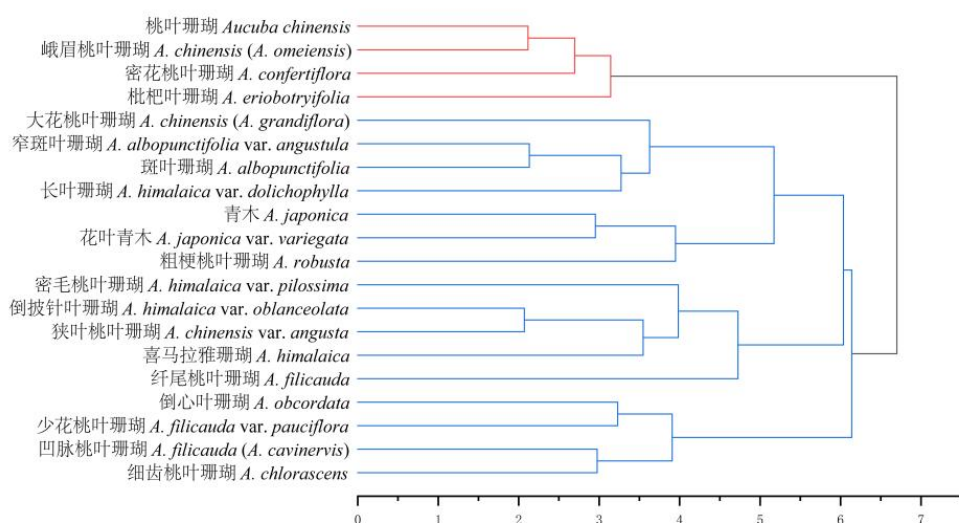


图 9 基于中国桃叶珊瑚属植物 18 个叶表皮微形态特征的聚类分析树状图

Fig. 9 Dendrogram of *Aucuba* based on 18 leaf epidermis micro-morphological characteristics

4 讨论与结论

4.1 中国桃叶珊瑚属叶表皮形态特征

本研究报道了中国桃叶珊瑚属 10 种 7 变种的叶表皮微形态特征。结果表明，虽然该属植物在垂周壁式样、角质层式样、蜡质纹饰、气孔器形状等方面存在差异，但在以下方面具有相同的特征：表皮细胞形状均为不规则形；气孔器均仅分布于叶片远轴面，呈随机分布，保卫细胞为肾型，两极未发现“T 型”加厚且无副卫细胞，表现出一定的稳定性，支持中国桃叶珊瑚属是一个自然分类群。

蜡质是植物表面一层疏水亲脂性化合物，作为植物与外界环境之间交互的界面结构，其具有减少水分流失、抵御外界胁迫等基本功能(Samuels et al., 2008)，对植物与环境之间的相互作用具有生态重要性(Barthlott et al., 1998)。Frölich & Barthlott (1988)认为表皮细胞蜡质纹饰可作为某些植物的分类特征，并发现不同蜡质类型可作为某些单子叶植物的分类特征。如 Hennig 等(1994)依据蜡质类型对木兰亚纲、毛茛亚纲和金缕梅亚纲植物亲缘关系进行讨论。然而，根据现代研究表明，植物表皮蜡质的化学组成、结构、覆盖密度会随着外部环境或者自身机理的改变而发生变化(Baker, 1974; 倪郁等, 2014)。因此，虽然中国桃叶珊瑚属蜡质式样丰富，但将叶表皮蜡质应用于区分桃叶珊瑚属物种仍需进一步观察确定。

4.2 中国桃叶珊瑚属气孔器特征

早在 1957 年 Metcalfe & Chalk (1957)便已将气孔器特征系统运用于植物分类中，气孔器具有遗传稳定性，是植物分类的重要特征之一。Metcalfe & Chalk (1965)最早报道了桃叶珊瑚属的气孔类型为毛茛型气孔（不规则型）；后来的学者，如 Takhtajan (2009)和 Xiang (Kubitzki, 2016)均支持桃叶珊瑚属植物气孔器类型为不规则型。然而，彭创业等（2008）和宋良科等（2007）报道桃叶珊瑚及峨眉桃叶珊瑚的气孔器类型为环式气孔（轮列型）。本研究 and 大多数学者得出的结果有所不同，一方面可能因为前人采用的研究方法仅对叶表皮进行横切面观察，影响了观察结果的准确判断；另一方面，不同研究者对气孔类型的界定标准存在分歧，也会导致判定结果不一致。本研究通过对全属植物新鲜叶片和标本，进行叶表皮横切和纵切观测，并采用 Dilcher 系统(1974)，依据副卫细胞的数目、位置等对气孔类型进行划分，发现该气孔保卫细胞周围的表皮细胞并非与保卫细胞处于同一平面，而是

位于保卫细胞的下方，呈包围状态环绕着保卫细胞。并据此推测该类型气孔可能代表一种新的气孔发育类型。因此，认为桃叶珊瑚属气孔器类型与以往的认知不同，是一种新的气孔器类型。

中国桃叶珊瑚属气孔仅出现于远轴面，平均气孔指数为 12.751%，平均气孔密度为 147.136 ind.·mm²，略微隆起并附着在 5-7 个小表皮细胞上，无副卫细胞，与保卫细胞相邻的表皮细胞部分位于保卫细胞下方，部分围绕保卫细胞，位于保卫细胞下方的表皮细胞垂周壁呈平直或浅波状。该现象只有在光学显微镜下才能辨别出来，在扫描电子显微镜下无法被观测到。该特殊的气孔器类型最早在 Baas (1969)对栗叶悬铃木(*Platanus kerrii* Gagnep.)进行叶表皮研究时被发现，并认为该气孔器并不符合 Metcalfe & Chalk (1957)所提出的任何一种气孔模式。Baas (1969)推测若是该植物后续形成化石，将只能观测到典型的不规则型气孔，并认为这可能是由于位于保卫细胞下方的表皮细胞垂周壁的角质层凸缘(cuticular flanges)和沟槽(cuticular furrows)缺失或发育未完全导致。Fryns-Claessens & Cotthem (1973)通过研究保卫细胞和副卫细胞之间的个体发育，提出了 Fryns-Claessens & Cotthem 气孔系统，认为 Baas 观测到的气孔周围未特化的副卫细胞位置关系复杂，部分在保卫细胞下方，部分环绕保卫细胞，这种情况不符合典型的中源型、中周源型或周源型气孔发育特征，难以判断其发育类型。

该类气孔模式有 5~7 个表皮细胞包围保卫细胞，且靠近保卫细胞的细胞与正常表皮细胞相比并未发生特化，从形态特征来看，该种气孔模式与不规则型相似，但与之不同的地方在于保卫细胞周围的表皮细胞并未与保卫细胞处于同一平面，而是位于保卫细胞下方并包围保卫细胞。因此，作者认为这是一种特殊的不规则型气孔，因其首次报道来自于悬铃木属，故我们将其命名为——悬铃木型气孔(*Platanus-Type stomata*)，关于该气孔类型的发育起源目前并未有定论。同时，悬铃木型气孔是否还出现在除悬铃木属和桃叶珊瑚属植物之外的其他被子植物中，这种气孔是如何起源发育的，以及是否是对某种生态环境的适应性演化，都是值得深入研究的科学问题。

4.3 叶表皮微形态在中国桃叶珊瑚属中的分类学意义

4.3.1 叶表皮微形态特征在属下分组水平上的应用

Tetsuo Ohi (2018)运用 4 个叶绿体基因片段(*rbcL*、*ndhF*、*psbA*、*matK*)和 7 个叶绿体间隔区(*atpB-rbcL*、*trnH-psbA*、*trnT-trnL*、*trnL-trnF*、*accD-psaI*、*trnK* intron、*psbA-trnK*)，结合 ITS 等核基因片段，以及应用流式细胞仪对桃叶珊瑚属植物倍性的测定，发现桃叶珊瑚属分成两个分支，分支 1 包括“绿花-高大乔木”种类，分支 2 包括“红花-低矮灌木”种类，并建议将以上两支系设为桃叶珊瑚属两亚属——桃叶珊瑚亚属(subgenus *Aucuba*)，以青木为模式种，和以桃叶珊瑚为模式种设立的新亚属。李娟等(2023)利用叶绿体基因组序列对 6 种桃叶珊瑚属植物构建系统发育树，也将桃叶珊瑚属分成了两个高支持率的进化支——Clade I(花绿色，生活型为乔木)和 Clade II(花红色，生活型为灌木)，总体上与 Tetsuo Ohi 的结果相似。本研究基于 18 个叶表皮微形态特征的聚类结果与分子结果一致，可将中国桃叶珊瑚属分为两组，符合绿花乔木组和红花灌木组的划分，前者包括桃叶珊瑚、峨眉桃叶珊瑚、密花桃叶珊瑚和枇杷叶珊瑚，共有的微形态特征为叶片上表皮角质层存在乳突状突起；垂周壁式样多为浅波状或波状；气孔形状近圆形。其余种类归入红花灌木组，共有的微形态特征为叶片上表皮角质层存在较多蜡质附着；垂周壁式样多为波状或深波状；气孔形状多为亚圆形或椭圆形。证明使用叶表皮微形态性状在组水平上进行分类具有较显著的分类学意义。

4.3.2 叶表皮微形态特征在种水平上的鉴定

Flora of China (Xiang & Boufford, 2005)将大花桃叶珊瑚并入桃叶珊瑚。在本研究中，桃叶珊瑚近轴面角质层有乳突状突起，垂周壁式样波状或浅波状，气孔为近圆形且外拱盖突

起于保卫细胞；而大花桃叶珊瑚近轴面角质层平坦，垂周壁式样深波状，气孔为亚圆形且外拱盖水平于保卫细胞。因此，作者倾向于将大花桃叶珊瑚处理为独立的种。汪发缙（1949）发表了新变种狭叶桃叶珊瑚，而吴征镒在《云南植物志》（中国科学院昆明植物研究所，1992）中将狭叶桃叶珊瑚 *Aucuba angustifolia* (Rehd.) C. Y. Wu 提升为种。从本研究来看，狭叶桃叶珊瑚近轴面角质层平坦；垂周壁式样波状或深波状；气孔为亚圆形；毛被密布于整个叶面。因此，作者认为狭叶桃叶珊瑚不宜作为桃叶珊瑚的变种，但其系统位置有待后续深入探究。同时，狭叶桃叶珊瑚在表皮毛、垂周壁式样、气孔器特征等方面与倒披针叶珊瑚均类似，表明二者之间关系较近，但仍需综合其他形态证据来确定两者的关系。

另一方面，*Flora of China* (Xiang & Boufford, 2005) 还将凹脉桃叶珊瑚归并至纤尾桃叶珊瑚。纤尾桃叶珊瑚垂周壁式样为深波状，气孔为椭圆形且外拱盖突起于保卫细胞，同时其毛被分布于整个叶面且毛被密生；而凹脉桃叶珊瑚垂周壁式样为波状或深波状，气孔为亚圆形且外拱盖水平于保卫细胞，其毛被均仅分布在叶脉处且较为稀少。两者明显不同，因此，从叶表皮形态来看，更倾向于将凹脉桃叶珊瑚处理为独立的种。

在《四川植物志》（《四川植物志》编辑委员会，1981）中倒披针叶珊瑚被处理为喜马拉雅珊瑚的变种，而祁承经（2000）认为倒披针叶珊瑚特征稳定而独特，不宜作为喜马拉雅珊瑚的变种处理，因此将倒披针叶珊瑚 *A. oblanceolata* (Fang et Soong) C. J. Qi 提升为种。从本研究结果来看，倒披针叶珊瑚和喜马拉雅珊瑚的叶表皮特征相近，仅在上表皮垂周壁式样略有差异，现有的叶表皮观察结果不足以区分倒披针叶珊瑚和喜马拉雅珊瑚。

《四川植物志》（《四川植物志》编辑委员会，1981）还将峨眉桃叶珊瑚 [*A. chinensis* Benth. subsp. *omeiensis* (Fang) Fang et Soong] 作为桃叶珊瑚的亚种处理，《中国植物志》（中国科学院中国植物志编辑委员会，1990）延续此种分类处理；《云南植物志》（中国科学院昆明植物研究所，1992）将峨眉桃叶珊瑚 (*A. omeiensis* Fang) 作为独立的种；而 *Flora of China* (Xiang & Boufford, 2005) 将峨眉桃叶珊瑚归并于桃叶珊瑚中。李娟等（2023）构建系统发育树认为峨眉桃叶珊瑚与密花桃叶珊瑚的亲缘关系更近。在叶表皮微形态结果中，桃叶珊瑚、峨眉桃叶珊瑚、密花桃叶珊瑚三者角质层式样、气孔器特征等方面均类似，但密花桃叶珊瑚在垂周壁式样上与桃叶珊瑚、峨眉桃叶珊瑚略有不同，因此在叶表皮微形态聚类分析树上桃叶珊瑚与峨眉桃叶珊瑚的关系更近。此三者同属于 Group I 且在叶片宏观形状及植株整体形态上极为相似，在叶质、叶缘、叶基及叶片形状等均无明显差异，此三个种可能代表同一物种，但三者的最终分类处理仍有待获得染色体、孢粉学和遗传学等证据后的进一步研究来确定。

致谢 特别感谢郭永杰、廖帅和叶幸儿老师在样品采集工作中给与的大力帮助。

参考文献:

- AI TM, 2013. Medicinal Flora of China [M]. Beijing: Peking University Medicinal Press, 7: 279-287. [艾铁民, 2013. 中国药用植物志 [M]. 北京: 北京大学医学出版社, 7: 279-287.]
- Angiosperm Phylogeny Group IV, 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 181(1): 1-20.
- BAAS P, 1969. Comparative anatomy of *Platanus kerrii* Gagnep. [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 62(4): 413-421.
- BAKER E, 1974. The influence of environment on leaf wax development in *Brassica oleracea* var. *gemmifera* [J]. New Phytologist, 73(5): 955-966.
- BARTHOLOTT W, NEINHUIS C, CUTLER D, et al., 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 126(1): 237-260.

- DILCHER DL, 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains [J]. Botanical Review, 40(1): 1-157.
- Editorial Board of Flora Sichuanica, 1981. Flora Sichuanica: Vol. 1 [M]. Chengdu: Sichuan People's Press: 474-475. [《四川植物志》编辑委员会, 1981. 四川植物志: 第一卷 [M]. 成都: 四川人民出版社: 474-475.]
- Editorial Committee of Chinese Materia Medica of the State Administration of Traditional Chinese Medicine, 1997. Chinese materia medica [M]. Shanghai: Science and Technology Press, 5: 734-737. [国家中医药管理局中华本草编委会, 1997. 中华本草 [M]. 上海: 科学技术出版社, 5: 734-737.]
- FAHN A, 1982. Plant Anatomy [M]. New York: Pergamon Press: 144-164.
- Editorial Committee of the Flora of China, Chinese Academy of Sciences, 1999. Flora Reipublicae Popularis Sinicae: Vol. 56 [M]. Beijing: Science Press: 37-51. [中国科学院中国植物志编辑委员会, 1999. 中国植物志: 第五十六卷 [M]. 北京: 科学出版社: 37-51.]
- FRÖLICH D, BARTHLOTT W, 1988. Die Mikromorphologie der epicuticularen Wachse und das System der Monocotylen [J]. Tropische und subtropische Pflanzenwelt, 63: 1-135.
- FRYNS-CLAESSENS E, VAN COTTHEM W, 1973. A new classification of the ontogenetic types of stomata [J]. Botanical Review, 39(1): 71-138.
- GENG QQ, YANG JY, LI FS, et al., 2019. Adaptative characteristics of leaf epidermis micromorphology of *Caragana* sp. in different climates and environments in Inner Mongolia Plateau [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 25(2): 281-290. [耿倩倩, 杨九艳, 李奉时, 等, 2019. 内蒙古高原锦鸡儿属地理替代种植物叶表皮微形态对不同气候环境的适应特征 [J]. 应用与环境生物学报, 25(2): 281-290.]
- HENNIG S, BARTHLOTT W, MEUSEL I, et al., 1994. Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der Magnoliidae, Ranunculidae und Hamamelididae [J]. Tropische und subtropische Pflanzenwelt, 90: 5-60.
- HUANG Y, FAN L, HUANG J, et al., 2022. Plastome Phylogenomics of *Aucuba* (Garryaceae) [J]. Frontiers in Genetics, 13: 753719.
- KUBITZKI K, 2016. The Families and Genera of Vascular Plants Volume XIV [M]. Berlin: Springer: 37.
- Kunming Institute of Botany Chinese Academy of Sciences, 1992. Flora Yunnanica: Vol. 5 [M]. Beijing: Science Press: 1-140. [中国科学院昆明植物研究所, 1992. 云南植物志: 第五卷 [M]. 北京: 科学出版社: 270-281.]
- LI J, TONG JY, FAN ZC, et al., 2023. Chloroplast genome structure characteristics and phylogenetic analysis of genus *Aucuba* [J]. Guihaia, 43(11): 2008-2023. [李娟, 童家赞, 范智超, 等, 2023. 桃叶珊瑚属植物的叶绿体基因组结构特征及系统发育分析 [J]. 广西植物, 43(11): 2008-2023.]
- METCALFE CR, CHALK L, 1957. Anatomy of the dicotyledons: Vol I [M]. Oxford: Clarendon Press: 97-165.
- METCALFE CR, CHALK L, 1965. Anatomy of the dicotyledons: Vol II [M]. Oxford: Clarendon Press: 736.
- NI Y, SONG C, WANG XQ, 2014. Investigation on Response Mechanism of Epidermal Wax on *Arabidopsis thaliana* under Cold Stress [J]. Scientia Agricultura Sinica, 47(2): 252-261. [倪郁, 宋超, 王小清, 2014. 低温胁迫下拟南芥表皮蜡质的响应机制 [J]. 中国农业科学, 47(2): 252-261.]

- OHI T, 2018. Approach to adaptive and phylogenetic evolution of *Aucuba* from genome information [R/OL]. <https://kaken.nii.ac.jp/ja/grant/KAKENHI-PROJECT-15K07181/>.
- PENG CY, LIN J, DONG K, 2008. Pharmaceutical Research on *Aucuba chinensis* [J]. Journal of Li-shizhen Traditional Chinese Medicine, 158(10): 2374-2375. [彭创业, 林静, 董可, 2008. 桃叶珊瑚的生药学研究 [J]. 时珍国医国药, 158(10): 2374-2375.]
- POWO, 2025. Plants of the World Online [DB/OL]. Facilitated by the Royal Botanic Gardens Kew, <https://powo.science.kew.org/>.
- QI CJ, LIN QZ, 2000. Woody Flora of Hunan [M]. Changsha: Hunan Science and Technology Press: 550. [祁承经, 林亲众, 2000. 湖南树木志 [M]. 长沙: 湖南科学技术出版社: 550.]
- SAMUELS L, KUNST L, JETTER R, 2008. Sealing Plant Surfaces: Cuticular Wax Formation by Epidermal Cells [J]. Annual Review of Plant Biology, 59(1): 683.
- Sichuan Food and Drug Administration, 2011. Standards for Traditional Chinese Medicine Materials in Sichuan Province (2010) [S]. Sichuan: Sichuan Science and Technology Press: 497-500. [四川省食品药品监督管理局, 2011. 四川省中药材标准: 2010年版 [S]. 四川: 四川科学技术出版社: 497-500.]
- SONG LK, WEI Y, JIANG SY, et al., 2007. Research on *Aucuba omeiensis* Fang the Peculiar Plant in Sichuan [J]. Special Wild Economic Animal and Plant Research, 117(3): 19-20. [宋良科, 魏屹, 蒋树阳, 等, 2007. 四川特产药材峨眉桃叶珊瑚的研究 [J]. 特产研究, 117(3): 19-20.]
- TAKHTAJAN A, 2009. Flowering Plants [M]. Berlin: Springer: 455-457.
- WANG FT, 1949. Plantae novae generis *Aucuba* [J]. Contributions from the institute of Botany National Academy of Peiping, 6(4): 201-208.
- XIANG QY, BOUFFORD DE, 2005. Flora of China [M]. Beijing: Science Press: 222-226.