

国产润楠属植物的叶表皮特征及其系统学意义

钟 义^{1,2}, 夏念和^{1*}

(1. 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室 华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 对 45 种国产润楠属(*Machilus* Nees)植物的叶表皮进行光学显微镜和扫描电镜观察, 其中 31 种为首次报道。结果表明: 润楠属植物叶表皮细胞形状为多边形或不规则形, 气孔复合体均为平列型且仅分布在下表皮; 上下表皮细胞的垂周壁式样有 5 种类型: 平直、圆滑、浅波、波状、平直-弓形; 下表皮毛被有(稀疏、密集或非常密集)或无; 上表皮平周壁纹饰类型有: 点状、平滑、条纹(或波浪条纹); 下表皮内面平周壁纹饰类型有: 不规则、平滑、粗糙网状、微毛状、颗粒状、鳞片状。这些特征在本属种间存在较显著的差异, 可作为区分种类的辅助特征和种间亲缘关系, 因而对润楠属植物的分类学研究和亲缘关系的确定有较大意义。

关键词: 润楠属; 叶表皮; 分类; 系统学意义

中图分类号: Q944.56

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2010)02-0109-13

Leaf Epidermal Features of *Machilus* (Lauraceae) from China and Their Systematic Significance

ZHONG Yi^{1,2}, XIA Nian-he^{1*}

(1. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Leaf epidermis of 45 species of *Machilus* Nees were observed under light microscope (LM) and scanning electron microscope (SEM), of which 31 species were reported for the first time. The results showed that leaf epidermal cells were polygonous or irregular in shape. Stomatal complexes only present on abaxial epidermis and the stomata was paracytic type. There were five types of anticlinal walls of abaxial and adaxial cells (straight, rounded, undulated, sinuous, straight-curved). Trichomes on abaxial epidermis exist (sparse, dense or very dense) or not. Ornamentation types of periclinal walls could be divided into punctuate, smooth and striate (or wavy striate). Ornamentation of periclinal walls on inner side of abaxial epidermal cells varied widely (irregular, smooth, roughly reticular, micro hairy, granular, scaly). These characters could help to discriminate different species and reveal the relationship within *Machilus*. Therefore, they were of significance in studying on classification and phylogenetic relationship of *Machilus*.

Key words: *Machilus* Nees; Leaf epidermis; Taxonomy; Systematic significance

樟科(Lauraceae)植物广泛分布于世界热带及亚热带地区, 约有 50 属 2500~3000 种, 是被子植物中的基部类群之一, 有化石记录可以追溯至白垩纪中期^[1]。然而, 我们对于樟科植物的亲缘关系了解的并不多, 属或种的鉴定非常困难, 尤其是在缺少花和果的情况下。润楠属(*Machilus* Nees)植物主

要分布于亚洲南部和东南部热带、亚热带地区, 约有 100 种, 中国记载有 82 种 4 变种, 其中 71 种处于濒危状态^[2]。楠属(*Phoebe*)和润楠属关系很近, 外形非常相似, 两属植物在枝条基部都会有数个明显的芽鳞痕, 花被裂片内轮和外轮相等或近相等(赛短花润楠 *M. parabreviflora* 例外, 其花被裂片外

轮明显短于内轮)^[2],在缺少花果的情况下区分两者相当困难。此外,润楠属内的一些种外形也很相似,不容易区分。因此,寻找其他的辅助特征(如叶表皮特征)对润楠属的分类学研究有重要意义。

Irvine 和 Metcalfe 等认为叶表皮特征,如叶形、表皮细胞垂周壁类型、气孔属性等,可作为区分科或属甚至是种的辅助特征^[3-4]。研究者们曾试图利用角质层特征区分樟科植物及它们之间的亲缘关系^[5]。Christophel 等^[6]报道澳大利亚产樟科 11 属 70 多种植物的叶表皮特征,指出叶表皮平周壁纹饰类型和垂周壁式样各不相同。Nishida 等^[7]报道马达加斯加樟科 4 属 38 种植物的叶表皮特征。但他们的研究都未提及润楠属植物。

庄雪影等^[8]报道香港润楠属 11 种植物叶表皮特征,它们的气孔复合体均为平列型,副卫细胞位于保卫细胞一侧或两侧,叶上表皮细胞垂周壁主要有 3 种类型,叶表皮角质突起饰物的形态有差异。林夏珍报道浙江产润楠属 10 种 1 变种的叶表皮形态,指出垂周壁式样有 3 种,气孔器仅分布在下表皮,气孔复合体为平列型,有颗粒状和条状角质突起两种蜡被类型^[9]。本文报道 45 种中国产(主要是华南地区产)润楠属植物的叶表皮特征,为探讨润楠属植物的分类和系统演化提供科学依据。

1 材料和方法

实验材料 全部取自腊叶标本(表 1)。凭证标本存于中国科学院华南植物园标本馆(IBSC)和广西植物研究所标本馆(IBK)。前人^[6-7,9]的研究表明,樟科植物叶表皮特征是稳定的,故每种只选择 1 份较典型的标本。取成熟叶片中部靠中脉部分,剪成 0.5 cm² 的小块,浸泡于 10% 铬酸-10% 硝酸离析液中,放入 80℃ 水浴锅中解离 1.5~2 h。将表皮与叶肉分离,洗净后收集叶表皮。

光学显微镜观察 叶表皮先用 0.5% 番红染液染色 2 min,洗净表面染料后制片,在 Olympus BX41 型光学显微镜(目镜 10 倍、物镜 40 倍)下观察并拍照。

扫描电镜观察 将洗净的下表皮内面朝上直接贴于铜台上,干燥后在离子溅射仪下(JEOL JFC-1600)喷金镀膜,移入 JSM 6360 LV 型扫描电镜下观察,并选择较好的部位进行照相。

描述术语依据 Dilcher 和 Wilkinson^[4,10]。

2 观察结果

2.1 光镜下的叶表皮特征

光学显微镜下,上下表皮细胞形状为多边形或不规则形,一半以上种类的下表皮有表皮毛(或毛基)。上下表皮细胞垂周壁式样主要有:平直(图版 III: 12A,13A,14A,15A, 图版 IV: 16A)、圆滑(图版 I: 2B, 图版 IV: 18B)、平直-弓形(图版 I: 1A,2A,3A, 图版 IV: 18A,19A)、波状(图版 II: 6A,7A,9A,10A, 图版 III: 11A)、浅波(图版 II: 5A,8A);很多种类平直和弓形同时出现,也有弓形和浅波并存。垂周壁增厚类型有:不增厚、均匀增厚、局部增厚、念珠状增厚(图版 II: 9B)和不规则增厚。光学显微镜下,上表皮平周壁纹饰类型有:点状、平滑、条纹(图版 I: 1A,3A, 4A)或波浪条纹(图版 I: 2A);下表皮毛被有(稀疏、密集、非常密集)或无;下表皮附属物除了表皮毛外,还有乳突,如木姜润楠(*Machilus litseifolia*)、灰岩润楠(*Machilus calcicola*)、安顺润楠(*Machilus cavaleriei*)、道真润楠(*Machilus daozenensis*)和刨花润楠(*Machilus pauhoi*)(图版 I: 1B)。气孔复合体仅分布在下表皮,散生状分布于由网脉形成的小穴中,气孔复合体为平列型,由 1 对保卫细胞和 1 对或 1 个副卫细胞组成,副卫细胞位于保卫细胞一侧或两侧,大小相等或不相等。这与 Christophel 报道的澳大利亚樟科植物叶表皮特征一致^[1]。

2.2 扫描电镜下的叶表皮特征

由于绝大部分种类的下表皮有较厚的蜡被覆盖,且不容易除去,扫描电镜下,气孔复合体及下表皮的特征都无法辨认,故本次实验将撕下来的下表皮内面作为观察对象。下表皮内面平周壁纹饰类型有:鳞片状、不规则(图版 IV: 19C)、平滑、粗糙网状(图版 V: 22C)、微毛状(图版 III: 12C)、颗粒状(图版 III: 13C)。气孔复合体的气孔拱盖(下表皮内面观)呈(窄)蝶形(图版 II: 9C,10C, 图版 III: 15C 等)或(厚)唇形(图版 II: 8C, 图版 III: 13C, 图版 IV: 18C 等)。下表皮内面平周壁细胞有下陷的类型(图版 I: 3C, 图版 II: 11C,13C 等)、也有不下陷的类型(图版 III: 17C,18C 等),还有因乳突形成的孔穴(图版 I: 1C);有些种类保卫细胞的一端或两端有三角状增厚。各种的叶表皮特征详见表 2。

表 1 实验所用材料名录

Table 1 List of taxa examined in this study

植物 Species	采集地点 Location	采集人 Collector	采集号 Number	馆藏 Herbarium
* 枇杷叶润楠 <i>M. bonii</i> Lecomte	广西 Guangxi	李荫昆 Y. K. Li	314	IBK
短序润楠 <i>M. breviflora</i> (Benth.) Hemsl.	广东珠海 Zhuhai, Guangdong	陈炳辉 B. H. Chen	703	IBSC
* 灰岩润楠 <i>M. calcicola</i> S. K. Lee et C. J. Qi	湖南 Hunan	林亲众 C. J. Qi	305	IBK
* 安顺润楠 <i>M. cavaleriei</i> H. Lév.	贵州安龙 Anlong, Guizhou	张永田 Y. T. Chang	2990	IBSC
浙江润楠 <i>M. chekiangensis</i> S. K. Lee	广东深圳 Shenzhen, Guangdong	邢福武 F. W. Xing	12242	IBSC
* 黔桂润楠 <i>M. chienkweiensis</i> S. K. Lee	贵州 Guizhou	李永康 Y. K. Lee	8966	IBSC
华润楠 <i>M. chinensis</i> (Benth.) Hemsl.	广东深圳 Shenzhen, Guangdong	陈邦余 P. Y. Chen	1081	IBSC
* 刻节润楠 <i>M. cicatricosa</i> S. K. Lee	海南黎母山 Linu mountain, Hainan	海南木材标本组 Hainan Wood Exped.	124	IBSC
* 道真润楠 <i>M. daozenensis</i> Y. K. Li	贵州 Guizhou	黔北队 North Guizhou Exped.	2306	IBK
* 基脉润楠 <i>M. decursinervis</i> Chun	广西 Guangxi	陈少卿 S. H. Chun	14538	IBSC
* 簇序润楠 <i>M. fasciculata</i> H. W. Li	云南麻栗坡 Malipo, Yunnan	王启无 C. W. Wang	83815	IBK
* 琼桂润楠 <i>M. foonchewii</i> S. K. Lee	广东 Guangdong	陈少卿 S. H. Chun	4455	IBSC
黄心树 <i>M. gamblei</i> King ex Hook. f.	云南 Yunnan	中苏队 Exped. Sino-Soviet	2589	IBSC
* 柔弱润楠 <i>M. gracillima</i> Chun	广西南丹 Nandan, Guangxi	黄志 C. Wang	41072	IBK
* 大苞润楠 <i>M. grandibracteata</i> S. K. Lee & F. N. Wei	广西 Guangxi	陈少卿 S. H. Chun	12586	IBK
黄绒润楠 <i>M. grijsii</i> Hance	广东 Guangdong	左景烈 C. L. Tso	21599	IBSC
* 宜昌润楠 <i>M. ichangensis</i> Rehder & E. H. Wilson	广东乳源 Ruyuan, Guangdong	高锡朋 S. P. Ko	52617	IBSC
* 广东润楠 <i>M. kwangtungensis</i> Yen C. Yang	广东 Guangdong	邓良 L. Teng	5241	IBSC
薄叶润楠 <i>M. leptophylla</i> Hand.-Mazz.	广东 Guangdong	邓良 L. Teng	6311	IBSC
* 利川润楠 <i>M. lichuanensis</i> W. C. Cheng	贵州天柱 Tianzhu, Guizhou	赵儒林 R. L. Zhao	N184	IBK
姜姜润楠 <i>M. litseifolia</i> S. K. Lee	广西临桂 Lingui, Guangxi	陈照宙 Z. C. Chun	50969	IBK
* 乐会润楠 <i>M. lohuiensis</i> S. K. Lee	海南乐会 Lehui, Hainan	钟济新 C. H. Tsoong	439	IBSC
长序润楠 <i>M. longipedunculata</i> S. K. Lee & F. N. Wei	广东 Guangdong	卫兆芬 C. F. Wei	120818	IBSC
* 小果润楠 <i>M. microcarpa</i> Hemsl.	四川峨眉山 Emei Mountain, Sichuan	熊济华 J. H. Xiong	30127	IBSC
* 闽桂润楠 <i>M. minkweiensis</i> S. K. Lee	广西田阳 Tianyang, Guangxi	陈照宙 Z. Z. Chen	185	IBK
* 尖峰润楠 <i>M. monticola</i> S. K. Lee	海南 Hainan	梁向日 H. Y. Liang	64989	IBSC
* 多脉润楠 <i>M. multinervia</i> H. Liu	贵州 Guizhou	简焯波 C. P. Chien	602	IBK
* 纳搞润楠 <i>M. nakao</i> S. K. Lee	海南 Hainan	刘心祈 S. K. Lau	28237	IBSC
* 龙眼润楠 <i>M. oculodracontis</i> Chun	广东 Guangdong	陈焕镛 Chun	8951	IBSC
建润楠 <i>M. oreophila</i> Hance	广东 Guangdong	黄成 S. Wang	164135	IBSC
* 赛短花润楠 <i>M. parabreviflora</i> H. T. Chang	广西 Guangxi	张肇骞 C. C. Chang	12269	IBSC
刨花润楠 <i>M. pauhoi</i> Kaneh.	广西金秀 Jinxiu, Guangxi	大瑶山综考队 Dayaoshan Exped.	11349	IBSC
凤凰润楠 <i>M. phoenixis</i> Dunn	广东清远 Qingyuan, Guangdong	陈汝芬 R. F. Chen	30459	IBSC
* 扁果润楠 <i>M. platycarpa</i> Chun	广东信宜 Xinyi, Guangdong	钟义 Y. Zhong	049	IBSC
* 梨润楠 <i>M. pomifera</i> (Kosterm.) S. K. Lee	海南 Hainan	侯宽昭 F. C. How	73259	IBSC
* 狭叶润楠 <i>M. rehderi</i> C. K. Allen	湖南 Hunan	李泽棠 Z. T. Li	1796	IBSC
粗壮润楠 <i>M. robusta</i> W. W. Sm	广东 Guangdong	丁广奇 Ting et 石国良 G. L. Shi	1190	IBSC
* 柳叶润楠 <i>M. salicina</i> Hance	海南 Hainan	刘心祈 S. K. Lau	26849	IBSC
* 十万大山润楠 <i>M. shiwandashanica</i> H. T. Chang	广西十万大山 Shiwandashan, Guangxi	曾怀德 W. T. Tsang	24757	IBSC
* 芳槁润楠 <i>M. suaveolens</i> S. K. Lee	海南澄迈 Chengmai, Hainan	C. I. Lei	498	IBSC
红楠 <i>M. thunbergii</i> Siebold & Zucc.	广东 Guangdong	邓良 L. Teng	4197	IBSC
绒毛润楠 <i>M. velutina</i> Champ. ex Benth.	广东 Guangdong	陈邦余, 李泽贤 P. Y. Chen et Z. X. Li	332	IBSC
* 黄枝润楠 <i>M. versicolora</i> S. K. Lee & F. N. Wei	湖南江永 Jiangyong, Hunan	谭沛祥 P. T. Tam	62195	IBK
* 柔毛润楠 <i>M. villosa</i> (Roxb.) Hook. f.	云南 Yunnan	李延辉 Y. H. Li	2163	IBSC
信宜润楠 <i>M. wangchiana</i> Chun	广东信宜 Xinyi, Guangdong	高锡朋 S. P. Ko	51382	IBK
* 文山润楠 <i>M. wenshanensis</i> H. W. Li	广西那坡 Napo, Guangxi	张肇骞 C. C. Chang	12609	IBK
* 滇润楠 <i>M. yunnanensis</i> Lecomte	云南 Yunnan	刘慎谔 Liou	13252	IBSC

* : 首次报道 Reported for the first time.

表 2 国产润楠属植物叶表皮特征

Table 2 Leaf epidermis characters of genus *Machilus* from China

植物 Species	平周壁纹饰 Ornamentation of periclinal walls		垂周壁增厚情况 Thicken of anticlinal walls		垂周壁式样 Patten of anticlinal walls		附属物 Appendage		图版 Plate
	上表皮 Adaxial	下表皮 Abaxial	上表皮 Adaxial	下表皮 Abaxial	上表皮 Adaxial	下表皮 Abaxial	表皮毛 Trichomes	乳突 Papillae	
安顺润楠 <i>M. cavaleriei</i>	条纹 Striate	鳞片状 Scaly	均匀 Even	念珠状 Beaded	平直-弓形 Straight-curved	圆滑 Round	无 Absent	有 Present	-
刨花润楠 <i>M. pauhoi</i>	条纹 Striate	鳞片状 Scaly	均匀 Even	无 No	平直-弓形 Straight-curved	平直-弓形 Straight-curved	无 Absent	有 Present	I: 1
梨润楠 <i>M. pomifera</i>	条纹 Striate	鳞片状 Scaly	增厚 Thicken	局部 Partial	平直-弓形 Straight-curved	平直-弓形 Straight-curved	密集 Dense	无 Absent	I: 3
文山润楠 <i>M. wenshanensis</i>	条纹 Striate	鳞片状 Scaly	增厚 Thicken	局部 Partial	平直-弓形 Straight-curved	平直-弓形 Straight-curved	密集 Dense	无 Absent	-
利川润楠 <i>M. lichuanensis</i>	条纹 Striate	鳞片状 Scaly	增厚 Thicken	局部 Partial	平直-弓形 Straight-curved	平直-弓形 Straight-curved	密集 Dense	无 Absent	I: 4
闽桂润楠 <i>M. minkweiensis</i>	条纹 Striate	鳞片状 Scaly	无 No	无 No	平直-弓形 Straight-curved	浅波 Undulated	稀疏 Spare	无 Absent	-
纳搞润楠 <i>M. nakao</i>	平滑或条纹 Smooth, striate	粗糙网状 Roughly reticular	无 No	无 No	平直 Straight	平直 Straight	密集 Dense	无 Absent	-
薄叶润楠 <i>M. leptophylla</i>	条纹 Striate	鳞片状 Scaly	无 No	无 No	平直-弓形 Straight-curved	平直-弓形 Straight-curved	密集 Dense	无 Absent	-
扁果润楠 <i>M. platycarpa</i>	波浪条纹 Wavy striate	平滑 Smooth	增厚 Thicken	增厚 Thicken	平直-弓形 Straight-curved	圆滑 Round	非常密集 Very dense	无 Absent	I: 2
滇润楠 <i>M. yunnanensis</i>	点状 Punctuate	粗糙 Coarse	增厚 Thicken	增厚 Thicken	波状 Sinuous	平直-弓形 Straight-curved	无 Absent	无 Absent	II: 6
灰岩润楠 <i>M. calcicola</i>	点状 Punctuate	颗粒状 Granular	增厚 Thicken	无 No	波状 Sinuous	浅波-弓形 Undulated-curved	无 Absent	有 Present	-
柔弱润楠 <i>M. gracillima</i>	点状 Punctuate	近平滑 Nearly smooth	增厚 Thicken	无 No	波状 Sinuous	平直-弓形 Straight-curved	无 Absent	无 Absent	II: 7
乐会润楠 <i>M. lohuiensis</i>	点状 Punctuate	鳞片状 Scaly	无 No	无 No	浅波 Undulated	平直-弓形 Straight-curved	无 Absent	无 Absent	II: 8
短序润楠 <i>M. breviflora</i>	点状 Punctuate	鳞片状 Scaly	无 No	无 No	浅波 Undulated	浅波 Undulated	无 Absent	无 Absent	I: 5
绒毛润楠 <i>M. velutina</i>	点状 Punctuate	鳞片状 Scaly	增厚 Thicken	增厚 Thicken	波状 Sinuous	圆滑 Round	非常密集 Very dense	无 Absent	-
黄绒润楠 <i>M. grisei</i>	点状或平滑 Punctuate, Smooth	平滑 Smooth	无 No	念珠状 Beaded	波状 Sinuous	平直-弓形 Straight-curved	非常密集 Very dense	无 Absent	II: 9
柳叶润楠 <i>M. salicina</i>	点状 Punctuate	鳞片状 Scaly	无 No	无 No	波状 Sinuous	平直-弓形 Straight-curved	稀疏 Spare	无 Absent	III: 11
尖峰润楠 <i>M. monticola</i>	点状 Punctuate	鳞片状 Scaly	无 No	无 No	波状 Sinuous	平直-弓形 Straight-curved	稀疏 Spare	无 Absent	II: 10
小果润楠 <i>M. microcarpa</i>	点状 Punctuate	鳞片状 Scaly	均匀 Even	不可见 Invisible	平直 Straight	不可见 Invisible	无 Absent	无 Absent	III: 14
多脉润楠 <i>M. multinervia</i>	点状 Punctuate	颗粒状 Granular	增厚 Thicken	增厚 Thicken	平直 Straight	平直-弓形 Straight-curved	无 Absent	无 Absent	III: 13
粗壮润楠 <i>M. robusta</i>	点状 Punctuate	微毛状 Micro hairy	增厚 Thicken	无 No	平直 Straight	平直-弓形 Straight-curved	无 Absent	无 Absent	III: 12

续表 (Continued)

植物 Species	平周壁纹饰 Ornamentation of periclinal walls		垂周壁增厚情况 Thicken of anticlinal walls		垂周壁式样 Patten of anticlinal walls		附属物 Appendage		图版 Plate
	上表皮 Adaxial	下表皮 Abaxial	上表皮 Adaxial	下表皮 Abaxial	上表皮 Adaxial	下表皮 Abaxial	表皮毛 Trichomes	乳突 Papillae	
建润楠	点状或平滑	鳞片状	增厚	无 No	平直	平直-弓形	密集	无	-
<i>M. oreophila</i>	Punctuate, smooth	Scaly	Thicken		Straight	Straight-curved	Dense	Absent	
广东润楠	点状	鳞片状	无 No	无 No	平直	平直-弓形	稀疏	无	III: 15
<i>M. kwangtungensis</i>	Punctuate	Scaly			Straight	Straight-curved	Spare	Absent	
宜昌润楠	点状	鳞片状	无 No	无 No	平直	平直-弓形	稀疏	无	-
<i>M. ichangensis</i>	Punctuate	Scaly			Straight	Straight-curved	Spare	Absent	
大苞润楠	点状	鳞片状,颗粒状	增厚	增厚	平直	平直-弓形	稀疏	无	-
<i>M. grandibracteata</i>	Punctuate	Scaly, granular	Thicken	Thicken	Straight	Straight-curved	Spare	Absent	
枇杷叶润楠	点状	近平滑	增厚	无 No	平直	平直-弓形	稀疏	无	IV: 16
<i>M. bonii</i>	Punctuate	Near smooth	Thicken		Straight	Straight-curved	Spare	Absent	
龙眼润楠	点状	颗粒状	增厚	无 No	平直	平直-弓形	稀疏	无	-
<i>M. oculodracontis</i>	Punctuate	Granular	Thicken		Straight	Straight-curved	Spare	Absent	
基脉润楠	点状	不规则	增厚	增厚	平直-弓形	平直-弓形	无	无	IV: 19
<i>M. decursinervis</i>	Punctuate	Irregular	Thicken	Thicken	Straight-curved	Straight-curved	Absent	Absent	
凤凰润楠	点状	鳞片状	增厚	无 No	平直-弓形	平直-弓形	无	无	-
<i>M. phoenicis</i>	Punctuate	Scaly	Thicken		Straight-curved	Straight-curved	Absent	Absent	
红楠	点状	鳞片状	增厚	无 No	平直-弓形	平直-弓形	无	无	-
<i>M. thunbergii</i>	Punctuate	Scaly	Thicken		Straight-curved	Straight-curved	Absent	Absent	
狭叶润楠	点状	鳞片状	增厚	无 No	平直-弓形	平直-弓形	无	无	-
<i>M. rehderi</i>	Punctuate	Scaly	Thicken		Straight-curved	Straight-curved	Absent	Absent	
木姜润楠	点状	不规则	不增厚	无 No	平直-弓形	平直-弓形	无	有	-
<i>M. luseifolia</i>	Punctuate	Irregular	Not thickened		Straight-curved	Straight-curved	Absent	Present	
华润楠	点状	鳞片状	增厚	局部	平直-弓形	圆滑	无	无	IV: 18
<i>M. chinensis</i>	Punctuate	Scaly	Thicken	Partial	Straight-curved	Round	Absent	Absent	
黔桂润楠	点状	鳞片状	增厚	无 No	平直-弓形	平直-弓形	无	无	IV: 17
<i>M. chienkweiensis</i>	Punctuate	Scaly	Thicken		Straight-curved	Straight-curved	Absent	Absent	
信宜润楠	平滑	鳞片状	增厚	无 No	平直-弓形	圆滑	稀疏	无	V: 21
<i>M. wangchiana</i>	Smooth	Scaly	Thicken		Straight-curved	Round	Spare	Absent	
长序润楠	点状	平滑	均匀	增厚	平直-弓形	平直-弓形	稀疏	无	V: 24
<i>M. longipedunculata</i>	Punctuate	Smooth	Even	Thicken	Straight-curved	Straight-curved	Spare	Absent	
浙江润楠	点状	平滑,鳞片状	均匀	均匀	平直-弓形	平直-弓形	稀疏	无	V: 23
<i>M. chekiangensis</i>	Punctuate	Smooth, scaly	Even	Even	Straight-curved	Straight-curved	Spare	Absent	
芳槁润楠	平滑	鳞片状	无 No	不规则	平直-弓形	平直-弓形	密集	无	V: 25
<i>M. suaveolens</i>	Smooth	Scaly		Irregular	Straight-curved	Straight-curved	Dense	Absent	
黄心树	平滑	鳞片状	无 No	不规则	平直-弓形	平直-弓形	密集	无	IV: 20
<i>M. gamblei</i>	Smooth	Scaly		Irregular	Straight-curved	Straight-curved	Dense	Absent	
簇序润楠	点状	鳞片状	增厚	无 No	平直-弓形	平直-弓形	稀疏	无	-
<i>M. fasciculata</i>	Punctuate	Scaly	Thicken		Straight-curved	Straight-curved	Spare	Absent	
琼桂润楠	平滑	不规则 irregular	无 No	无 No	平直-弓形	平直-弓形	稀疏	无	-
<i>M. foonchewii</i>	Smooth				Straight-curved	Straight-curved	Spare	Absent	
十万大山润楠 <i>M.</i>	点状	鳞片状	均匀	无 No	平直-弓形	平直-弓形	稀疏	无	-
<i>shivandashanica</i>	Punctuate	Scaly	Even		Straight-curved	Straight-curved	Spare	Absent	

续表 (Continued)

植物 Species	平周壁纹饰 Ornamentation of periclinal walls		垂周壁增厚情况 Thicken of anticlinal walls		垂周壁式样 Patten of anticlinal walls		附属物 Appendage		图版 Plate
	上表皮 Adaxial	下表皮 Abaxial	上表皮 Adaxial	下表皮 Abaxial	上表皮 Adaxial	下表皮 Abaxial	表皮毛 Trichomes	乳突 Papillae	
黄枝润楠	平滑	粗糙网状	增厚	局部	平直-弓形	弓形-波状	稀疏	无	III: 22
<i>M. versicolora</i>	Smooth	Roughly reticular	Thicken	Partial	Straight-curved	Sinuuous-curved	Spare	Absent	
道真润楠	点状	鳞片状,平滑	无 No	不可见	平直-弓形	不可见	密集	有	-
<i>M. daozenensis</i>	Punctuate	Scaly, smooth		Invisible	Straight-curved	Invisible	Dense	Present	
柔毛润楠	平滑	粗糙网状	无 No	无 No	平直-弓形	平直-弓形	密集	无	-
<i>M. villosa</i>	Smooth	Roughly reticular			Straight-curved	Straight-curved	Dense	Absent	
刻节润楠	平滑	不规则	增厚	不可见	平直-弓形	平直-弓形	稀疏	无	-
<i>M. cicatricosa</i>	Smooth	Irregular	Thicken	Invisible	Straight-curved	Straight-curved	Spare	Absent	
赛短花润楠	点状	鳞片状	无 No	无 No	平直-弓形	平直-弓形	稀疏	无	-
<i>M. parabreviflora</i>	Punctuate	Scaly			Straight-curved	Straight-curved	Spare	Absent	

3 分析和讨论

3.1 系统学和分类意义

从叶表皮特征看,润楠属植物表皮细胞主要为多边形和不规则形,垂周壁呈平直、弓形、波状或浅波状;气孔复合体仅分布在下表皮且都是平列型,气孔器椭圆形或近圆形,由 1 对保卫细胞和 1 对或 1 个副卫细胞组成,副卫细胞位于保卫细胞一侧或两侧;光学显微镜下,上表皮细胞表面纹饰多为点状,也有条纹和平滑;下表皮多有毛被,也有无毛被的种类;这些特征在属级水平上表现一致,表明润楠属是一个自然的类群。

属下组或亚组水平上叶表皮特征有一定的一致性,如光花组(Sect. *Glabriflorae*)植物上表皮平周壁纹饰都为点状、下表皮都没有表皮毛、上表皮垂周壁增厚(木姜润楠不增厚)、下表皮垂周壁不增厚(基脉润楠 *M. decursinervis* 增厚)(图版 II: 7, 图版 III: 14, 图版 IV: 19); 光花组红楠亚组(subsect. *Elongatae*)上下表皮垂周壁均为平直或平直-弓形(图版 III: 14A, 图版 IV: 19A),而短序亚组(subsect. *Brachythyrseae*)植物上表皮垂周壁为波状(图版 II: 7A);滇黔桂组(Sect. *Multinerviae*)上表皮平周壁为平直(或平直-弓形)且都增厚(图版 III: 13A, 图版 IV: 17A, 图版 V: 21A); 绒毛润楠组(Sect. *Tomentosae*)中绒毛润楠(*M. velutina*)和黄绒润楠(*M. grijsii*)的叶表皮特征相似,上表皮平周壁纹饰为点状或平滑,垂周壁式样为波状(图版 II: 9A),而扁果润楠(*M. platycarpa*)、文山润楠(*M. wenshanensis*)、纳槁润楠

(*M. nakao*) 3 种的叶表皮特征相似,上表皮平周壁纹饰为条纹状(或波浪条纹),垂周壁式样为平直或平直-弓形(图版 I: 2A); 大果组(Sect. *Megalocarpaceae*)上表皮平周壁纹饰为点状(梨润楠 *M. pomifera* 为条纹,图版 I: 3A),上表皮平周壁增厚(尖峰润楠 *M. monticola* 不增厚),下表皮平周壁不增厚(梨润楠局部增厚),上下表皮平周壁式样为平直或平直-弓形(尖峰润楠上表皮为波状)(图版 I: 3, 图版 II: 10, 12, 图版 III: 16)。这可作为润楠属组或亚组等级划分的辅助依据,并且支持李树刚用宏观特征对润楠属组或亚组等级的划分。

根据植物叶表皮细胞平周壁纹饰、垂周壁式样和附属物特征等将华南地区润楠属植物分为 4 大类型 8 个亚型:

A 型:上表皮平周壁纹饰为条纹或波浪条纹,上表皮垂周壁式样为平直或平直-弓形。根据下表皮附属物分为 2 个亚型:安顺润楠亚型,下表皮无毛被,有乳突,有安顺润楠和刨花润楠(图版 I: 1); 扁果润楠亚型,下表皮有毛被,没有乳突,有扁果润楠(图版 I: 2),文山润楠,纳槁润楠,梨润楠(图版 I: 3),薄叶润楠 (*M. leptophylla*), 闽桂润楠 (*M. minkweiensis*), 利川润楠 (*M. lichuanensis*) (图版 I: 4)。

B 型:上表皮平周壁纹饰为点状,上表皮垂周壁式样为波状或浅波。根据下表皮附属物分为 2 个亚型:短序润楠亚型,下表皮无毛被,有短序润楠 (*M. breviflora*) (图版 I: 5), 滇润楠 (*M. yunnanensis*) (图版 II: 6), 灰岩润楠,柔弱润楠(*M. gracillima*) (图

版 II: 7), 乐会润楠(*M. lohuiensis*)(图版 II: 8); 绒毛润楠亚型: 下表皮具有毛被, 有绒毛润楠, 黄绒润楠(图版 II: 9), 尖峰润楠(图版 II: 10), 柳叶润楠(*M. salicina*)(图版 III: 11)。

C 型: 上表皮平周壁纹饰为点状, 上表皮垂周壁式样为平直。根据下表皮附属物分为 2 个亚型: 粗壮润楠亚型, 下表皮无毛被, 有粗壮润楠(*M. robusta*)(图版 III: 12), 多脉润楠(*M. multinervia*)(图版 III: 13), 小果润楠(*M. microcarpa*)(图版 III: 14); 黄心树亚型, 下表皮具毛被, 有建润楠(*M. oreophilla*), 广东润楠(*M. kwangtungensis*)(图版 III: 15), 宜昌润楠(*M. ichangensis*), 大苞润楠(*M. grandibreata*), 龙眼润楠(*M. oculodracontis*), 枇杷叶润楠(*M. bonii*)(图版 IV: 16)。

D 型: 上表皮平周壁纹饰为点状或平滑, 上表皮垂周壁式样为平直-弓形。根据下表皮附属物分为 2 个亚型: 红楠亚型, 下表皮无毛被, 有黔桂润楠(*M. chienkweiensis*)(图版 IV: 17), 华润楠(*M. chinensis*)(图版 IV: 18), 红楠(*M. thunbergii*), 凤凰润楠(*M. phoenicis*), 狭叶润楠(*M. rehderi*), 木姜润楠, 基脉润楠(图版 IV: 19); 建润楠亚型, 下表皮具毛被, 有黄心树(*M. gamblei*)(图版 IV: 20), 信宜润楠(*M. wangchiana*)(图版 V: 21), 簇序润楠(*M. fasciculata*), 琼桂润楠(*M. foonchewii*), 十万大山润楠(*M. shiwandashanica*), 道真润楠, 柔毛润楠(*M. villosa*), 刻节润楠(*M. cicatricosa*), 赛短花润楠, 黄枝润楠(*M. versicolora*)(图版 V: 22), 浙江润楠(*M. chekiangensis*)(图版 V: 23)。

根据叶表皮特征可将润楠属植物简单地分为 4 大类, 但综合考虑其它叶表皮性状(如垂周壁增厚、下表皮内面纹饰、下表皮乳突等), 对这些分类群进行归纳分类就较困难, 因为每种植物的叶表皮都有独特的性状, 比如绒毛润楠与黄绒润楠, 虽然两者上表皮平周壁纹饰都为点状且垂周壁式样为波状, 两者在宏观形态上也很相似, 但前者上下表皮垂周壁都增厚且下表皮内面纹饰为鳞片状, 而后者上表皮垂周壁不增厚, 下表皮呈念珠状增厚, 且下表皮内面纹饰平滑(图版 II: 9)。再如滇润楠和灰岩润楠的上表皮平周壁纹饰为点状, 上表皮垂周壁式样为波状, 下表皮都无毛被, 但前者下表皮平周壁纹饰粗糙, 上下表皮垂周壁均增厚, 无乳突(图版 II: 6); 而后者下表皮平周壁纹饰为颗粒状, 上下表皮垂周壁均不增厚, 有明显乳突。可见, 润楠属植

物叶表皮细胞的综合性状对种的划分具有重要的参考意义。

外形相似的种, 利用叶表皮特征也能较好地区分。如柳叶润楠上表皮垂周壁波状, 下表皮毛被稀疏(图版 III: 11); 而建润楠上表皮垂周壁平直, 下表皮毛被密集。薄叶润楠、刨花润楠、宜昌润楠 3 种中, 薄叶润楠和刨花润楠上表皮平周壁为条纹纹饰(图版 I: 1A), 而宜昌润楠是点状; 薄叶润楠和宜昌润楠上表皮垂周壁都不增厚, 而刨花润楠则是均匀增厚(图 1A); 薄叶润楠下表皮毛被密集, 宜昌润楠和刨花润楠分别是稀疏和无; 只有刨花润楠有乳突(图版 I: 1B, 1C)。

长序润楠(*M. longipedunculata*)和浙江润楠的叶表皮特征非常相似, 上表皮平周壁细胞为多边形, 点状纹饰, 下表皮内面纹饰平滑, 上表皮垂周壁均匀增厚, 下表皮垂周壁增厚, 垂周壁式样均为平直-弓形, 下表皮毛被稀疏没有乳突等(图版 V: 23, 24)。芳槁润楠(*M. suaveolences*)和黄心树上表皮平周壁细胞为多边形, 纹饰平滑, 下表皮内面纹饰鳞片状, 上表皮垂周壁不增厚, 下表皮垂周壁增厚, 垂周壁式样均为平直-弓形, 下表皮毛被密集没有乳突等(图版 IV: 20, 图版 V: 25), 也有很高的相似性。这些叶表皮形态特征支持韦发南等将长序润楠和芳槁润楠分别并入浙江润楠和黄心树的结论^[11]。

3.2 亲缘关系探讨

从叶表皮特征来看, 光花组红楠亚组植物基本属于 D 型的红楠亚型(小果润楠为 C 型的粗壮润楠亚型), 短序亚组植物则在 B 型的短序润楠亚型, 前者上表皮平周壁纹饰为点状或平滑, 上表皮垂周壁式样为平直-弓形, 后者上表皮平周壁纹饰为条纹状或波浪条纹, 上表皮垂周壁式样为平直或平直-弓形, 从植株外部形态上来看, 红楠亚组花序伸长, 花被裂片内面先端有柔毛或绢毛, 短序亚组花序短小, 花被裂片内面无毛, 表明两亚组间亲缘关系较远。滇黔桂组植物主要为 D 型的红楠亚型(多脉润楠为 C 型的粗壮润楠亚型)。绒毛润楠组中亲缘关系很近的绒毛润楠和黄绒润楠为 B 型的绒毛润楠亚型, 而扁果润楠、文山润楠、纳槁润楠则为 A 型的扁果润楠亚型, 从外部形态来看, 绒毛润楠和黄绒润楠叶较小, 花序短小, 果也较小, 而扁果润楠、文山润楠、纳槁润楠叶较大, 花序明显更长, 果明显更大(文山润楠较小), 表明前两种与后三种亲缘关系较远, 建议将绒毛润楠组分为两个亚组: 绒毛润楠

亚组(包含绒毛润楠和黄绒润楠)和扁果润楠亚组(包含扁果润楠、文山润楠和纳槁润楠)。

毛花组中黄心树亚组(subsect. *Bombycinae*)植物主要为 C 型的黄心树亚型和 A 型(乐会润楠为 B 型的短序润楠亚型,浙江润楠为 D 型),其中建润楠和广东润楠的上表皮平周壁纹饰为点状或平滑,上表皮垂周壁式样为平直,薄叶润楠、刨花润楠、利川润楠和闽桂润楠上表皮平周壁纹饰为条纹状,上表皮垂周壁式样为平直-弓形,从外部形态来看,前两种的小枝或嫩枝有毛,亲缘关系较近,而后 4 种的小枝或嫩枝无毛,亲缘关系较近;建润楠亚组(subsect. *Oreophilae*)植物主要为 D 型的建润楠亚型(柳叶润楠为 B 型),亚组内各种植物亲缘关系较近。大果组植物则有 A 型、B 型和 C 型,表明本组植物的亲缘关系有一定距离。这与林夏珍等运用数量分类学对浙江润楠属植物亲缘关系的研究结果^[9]大体相符。但本研究中上表皮平周壁纹饰及下表皮附属物(毛被和乳突)等特征无疑对类型的划分更有帮助。王中生等对樟科植物花序类型进行研究,提出樟科植物花序上的进化趋势是从圆锥花序向总状花序,然后通过花序的逐渐缩短再向伞形花序进化。本研究中圆锥花序类型种类的上表皮垂周壁大都呈平直或平直-弓形,如广东润楠、宜昌润楠、基脉润楠、凤凰润楠等,这些种类可能是属于比较原始的类型;柔弱润楠、灰岩润楠、绒毛润楠、黄绒润楠等具有缩短的花序,这些种类的上表皮垂周壁都为波状或浅波状,可能是较为进化的种类。由此推测,本属植物叶表皮垂周壁演化的途径可能为:平直→平直-弓形→浅波/波状,这与庄雪影等、林夏珍等^[8-9]的研究结果基本一致。进一步推测润楠属的进化关系为:建润楠亚组(原始类群)→红楠亚组、黄心树亚组、滇黔桂组、扁果润楠亚组(中间类群)→枇杷叶润楠亚组(过渡类群)→短序亚组、绒毛润楠亚组(进化类群)。

致谢 感谢广西植物研究所标本馆(IBK)和中国科学院华南植物园标本馆(IBSC)提供实验材料;感谢广西植物研究所韦发南研究员对种鉴定提供帮助;感谢中国科学院华南植物园中心实验室胡晓颖高级实验师在扫描电镜观察上的指导与帮助。

参考文献

[1] Drinnan A N, Crane P R, Fris E M, et al. Lauraceous flowers from the potomacgroup (Mid-Cretaceous) of eastern North America [J].

Bot Gaz, 1990, 151: 370–384.
[2] Tang S C, Wei F N. *Machilus attenuata* (Lauraceae), A new species from Guangxi, China [J]. J Trop Subtrop Bot, 2008, 16(6): 567–570.
[3] Irvine F R. Woody Plants of Ghana [M]. London: Oxford University Press, 1961: 26–28.
[4] Metcalfe C R, Chalk L. Anatomy of Dicotyledons [M]. 2nd ed. London: Clarendon Press, 1979: 97–162.
[5] Hill R S. Lauraceous leaves from the Eocene of Nerriga, New South Wales [J]. Alcheringa, 1986, 10: 327–351.
[6] Christophel D C, Rowett A I. Leaf and Cuticle Atlas of Australian Leafy Lauraceae [M]. Canberra: Australian Biological Resources Study, 1996: 5–217.
[7] Nishida S, van der Werff H. Are cuticular characters useful in solving generic relationships of problematic species of Lauraceae [J]. Taxon, 2007, 56(4): 1229–1237.
[8] Zhuang X Y(庄雪影), Zhang Y(张粤), Sun T X(孙同兴). Leaf epidermis and their taxonomic significance in *Machilus* of Hong Kong [J]. J S China Agri Univ(华南农业大学学报), 2002, 23(1): 52–54.(in Chinese)
[9] Lin X Z(林夏珍). The Systematical Studies on Species from Genus *Machilus* in Zhejiang Province [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2007: 34–41.(in Chinese)
[10] Dilcher D L. Approaches to the identification in angiosperm leaf remains [J]. Bot Rev, 1974, 40: 1–157.
[11] Wei F N(韦发南), Wang Y G(王玉国), He S Q(何顺清). A taxonomic revision on some species of *Machilus* Nees (Lauraceae) from China [J]. Guihaia(广西植物), 2001, 21(3): 191–194.(in Chinese)

图版说明

A, B. 分别为上、下表皮(光学显微镜) Adaxial surface and abaxial surface under LM, respectively; C. 下表皮内面(扫描电镜) Inner side of abaxial surface under SEM. Scale bars = 10 μm

图版 I

1. 刨花润楠; 2. 扁果润楠; 3. 梨润楠; 4. 利川润楠; 5. 短序润楠;

图版 II

6. 滇润楠; 7. 柔弱润楠; 8. 乐会润楠; 9. 黄绒润楠; 10. 尖峰润楠;

图版 III

11. 柳叶润楠; 12. 粗壮润楠; 13. 多脉润楠; 14. 小果润楠; 15. 广东润楠;

图版 IV

16. 枇杷叶润楠; 17. 黔桂润楠; 18. 华润楠; 19. 基脉润楠; 20. 黄心树;

图版 V

21. 信宜润楠; 22. 黄枝润楠; 23. 浙江润楠; 24. 长序润楠; 25. 芳槁润楠。

Explanation of plates

Plate I

1. *Machilus pauhoi*; 2. *M. platycarpa*; 3. *M. pomifera*; 4. *M. lichuanensis*; 5. *M. breviflora*;

Plate II

6. *Machilus yunnanensis*; 7. *M. gracillima*; 8. *M. lohuiensis*; 9. *M. grijsii*; 10. *M. monticola*;

Plate III

11. *Machilus salicina*; 12. *M. robusta*; 13. *M. multinervia*; 14. *M.*

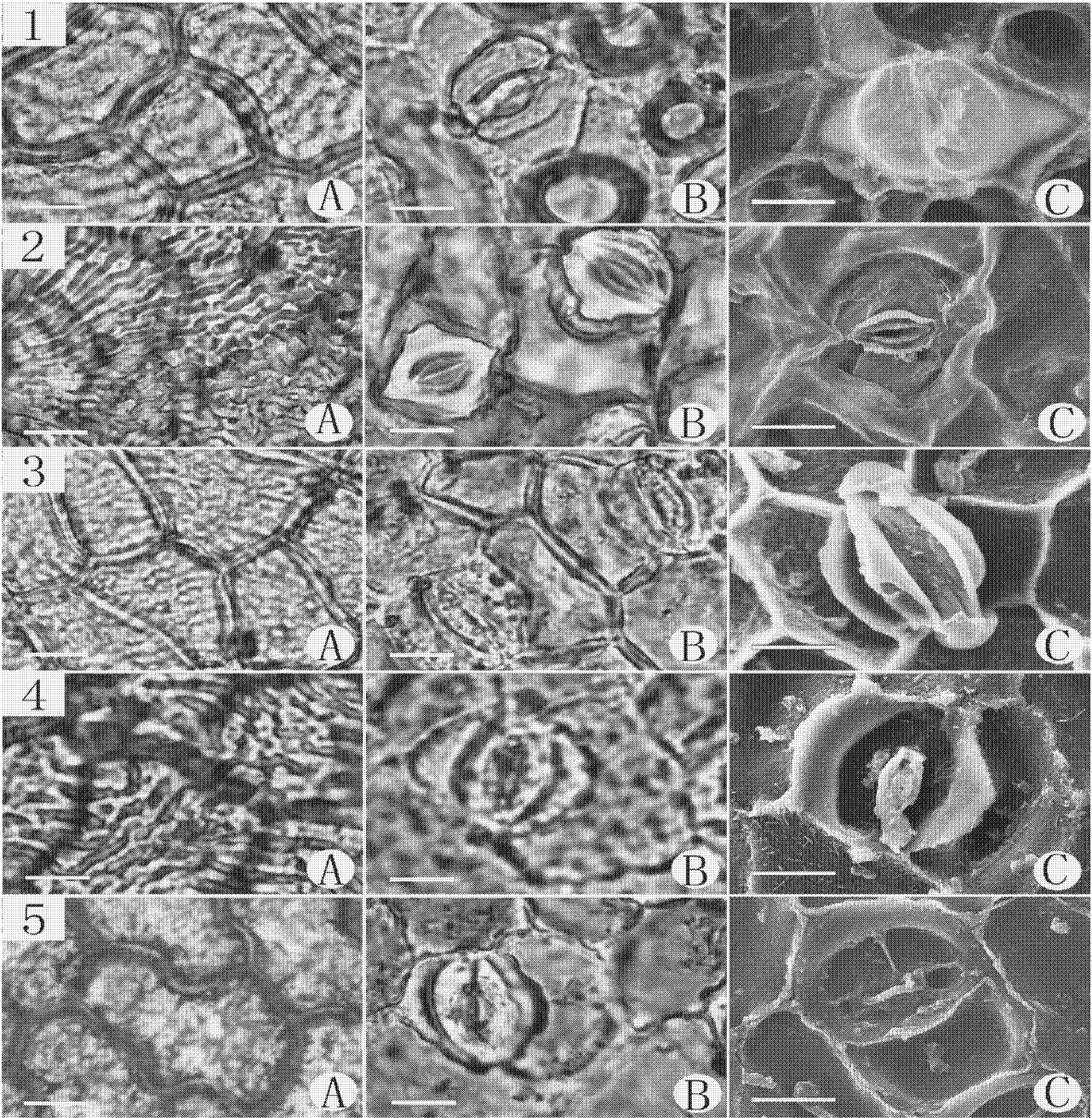
micorcarpa, 15. *M. kwangtungensis*;

Plate IV

16. *Machilus bonii*; 17. *M. chienkweensis*; 18. *M. chinensis*; 19. *M. decursinervis*; 20. *M. gamblei*;

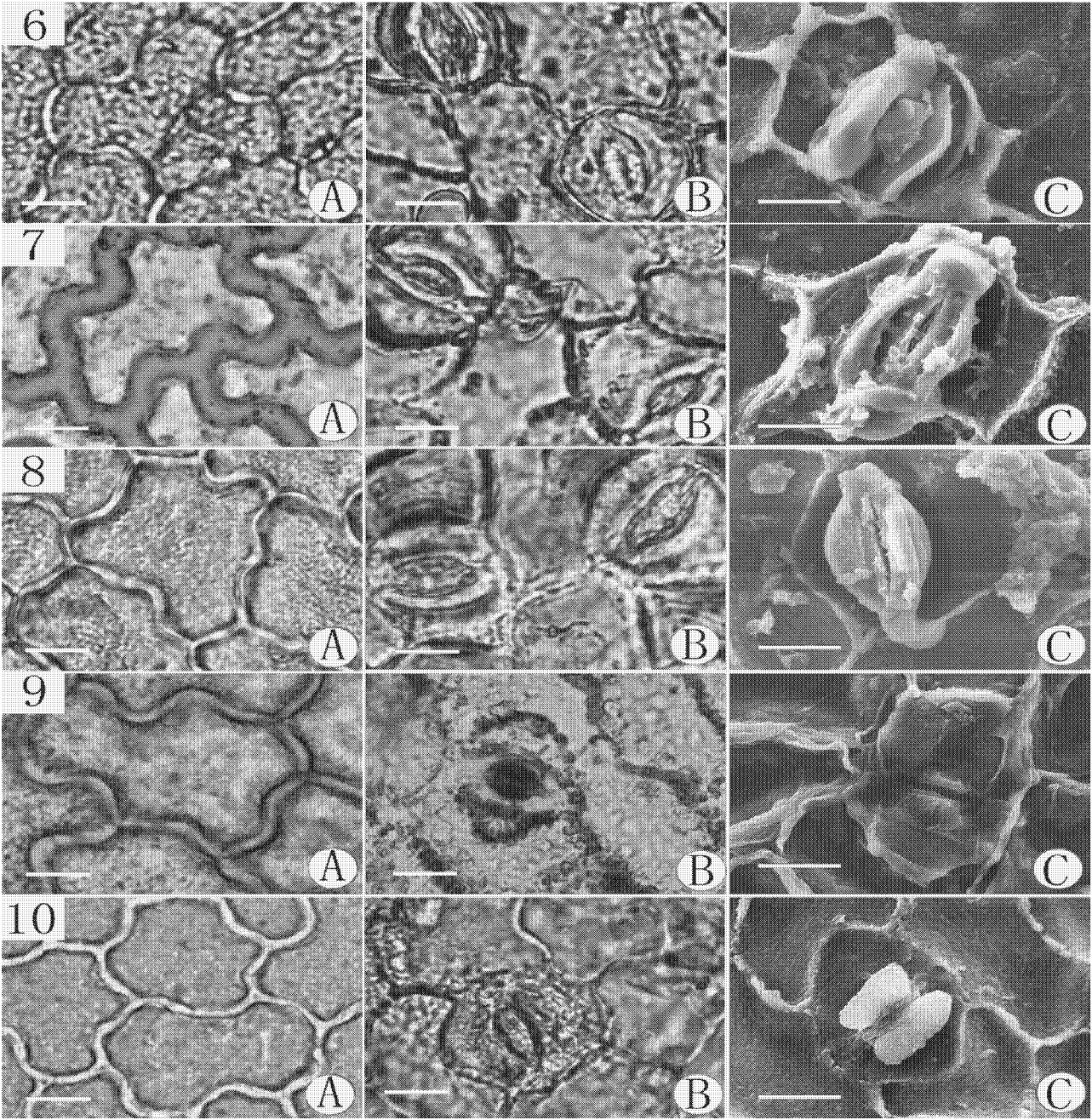
Plate V

21. *Machilus wangchiana*; 22. *M. versicolora*; 23. *M. chekiangensis*; 24. *M. longipedunculata*; 25. *M. suaveolens*.



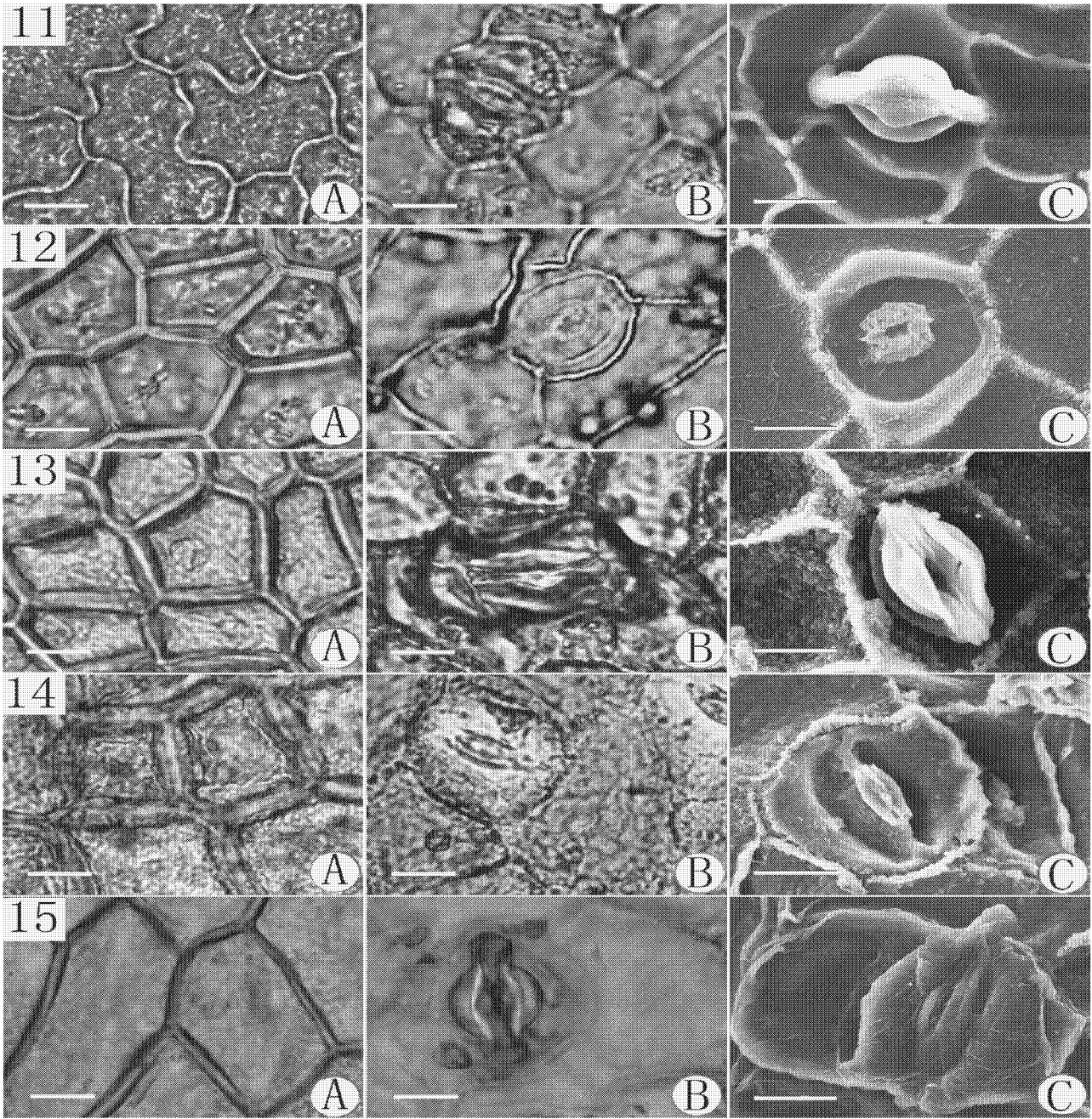
钟义等: 图版 I

ZHONG Yi, et al.: Plate I



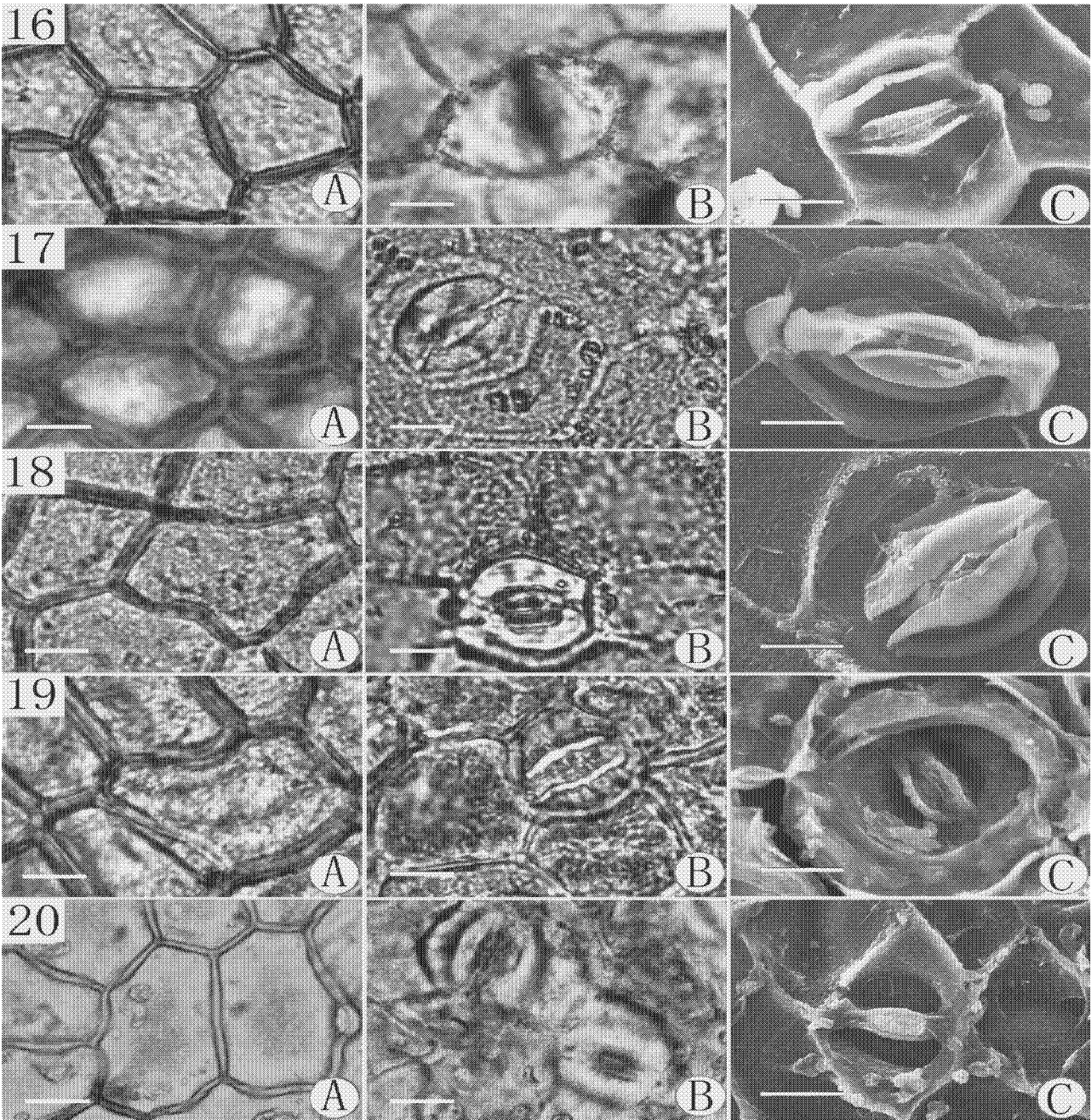
钟义等: 图版 II

ZHONG Yi, et al.: Plate II



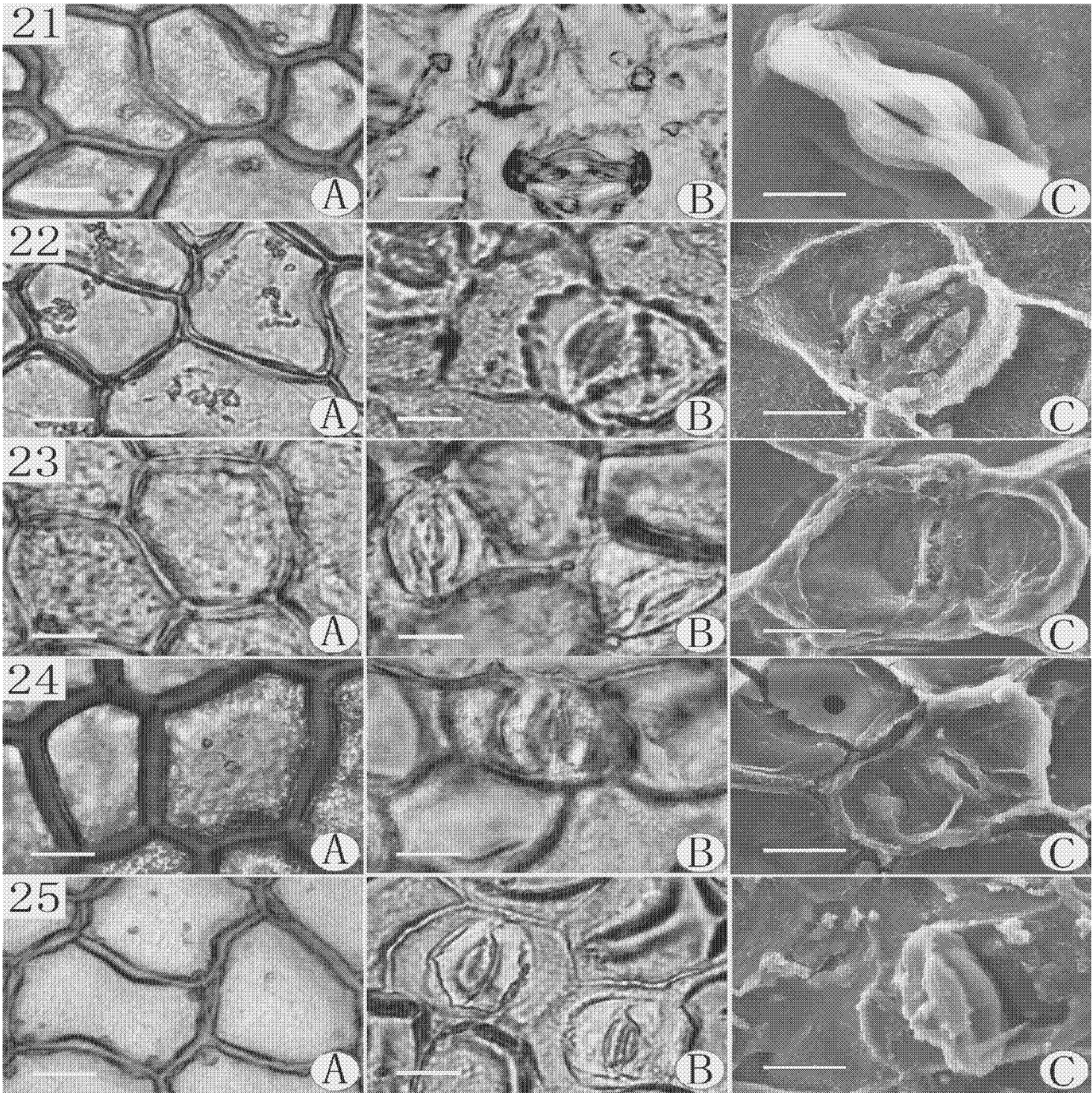
钟义等: 图版 III

ZHONG Yi, et al.: Plate III



钟义等: 图版IV

ZHONG Yi, et al.: Plate IV



钟义等: 图版 V

ZHONG Yi, et al.: Plate V