

国产萝藦科牛奶菜族11属植物叶表皮形态研究

莫罗坚, 黄久香, 庄雪影, 李秉滔

(华南农业大学林学院, 广东广州 510642)

摘要: 在光学显微镜和扫描电子显微镜下观察了国产萝藦科牛奶菜族11属28种植物叶表皮的外表面和内表面形态特征。该族植物叶片上表皮细胞通常呈多边形, 垂周壁平直或近平直; 角质层有条纹状、乳突状、粗条状和脊状皱褶等结构; 气孔器有平列型和环列型2种类型: 眼树莲属 *Dischidia*、球兰属 *Hoya* 和扇叶藤属 *Micholitzia* 具有环列型气孔器, 其他属均为平列型。结合形态学、细胞学和分子生物学资料, 提出牛奶菜族的气孔器可能是从平列型向环列型进化的。

关键词: 萝藦科; 牛奶菜族; 叶表皮形态; 气孔器; 角质层

中图分类号: Q944 文献标识码: A 文章编号: 1001-411X(2006)02-0056-09

Leaf Epidermis of 11 Genera of Marsdenieae(Asclepiadaceae) of China

MO Luo-jian, HUANG Jiu-xiang, ZHUANG Xue-ying, LI Bing-tao (LI Ping-tao)

(College of Forestry, South China Agric. Univ., Guangzhou 510642, China)

Abstract: Both inner surface and outer surface of leaf epidermis in the plants from 11 genera of Marsdenieae (Asclepiadaceae) of China were described under light microscope and scanning electronic microscope. The results indicated that the shapes of leaf epidermal cells were generally polygonal; the patterns of anticlinal walls were usually straight or nearly straight. Epidermal cuticle was striate, papillate and ridgelike. There were two types of stomatal apparatuses in Marsdenieae: cyclocytic type and paracytic type. The former type was seen in *Hoya*, *Dischidia*, and *Micholitzia*. The other genera had paracytic type of stomatal apparatuses. Combination of morphological, cytological and molecular information, the evolutionary trend of the stomatal apparatuses was from paracytic type to cyclocytic type.

Key words: Asclepiadaceae; Marsdenieae; leaf epidermis; stomatal apparatuses; cuticle

1809年, Robert Brown 根据花粉粒结构和合蕊冠结构特点创建了萝藦科 *Asclepiadaceae*。萝藦科共有48属2800种植物, 产热带及温暖地区^[1], 中国有44属245种, 主要分布于西南及东南部^[2]。该科有许多具有较高经济价值的植物, 如匙羹藤 *Gymnema sylvestre*、牛奶菜 *Marsdenia sinensis* 和娃儿藤 *Tylophora ovata* 等为药用植物, 球兰 *Hoya carnososa* 和豹皮花 *Stapelia pulchella* 等为著名的热带观赏植物。

中国植物志萝藦科分类系统^[2]于1977年出版, 萝藦科分为3亚科7族。其中, 马利筋亚科包括马利筋族 *Asclepiadeae*、牛奶菜族 *Marsdenieae* 和吊灯花族 *Ceropegieae* 3个族。Swarupanandan 等^[3]将萝藦科分

成鲫鱼藤族 *Secamoneae*、马利筋族和豹皮花族 *Stapeliaceae* 3个族, 他们将牛奶菜族、吊灯花族作为亚族放在豹皮花族中。《The Plant Book》^[1]将萝藦科划分为马利筋族、*Fockeeae*、*Gonolobeae*、牛奶菜族和豹皮花族5个族, 其中, 马利筋族、牛奶菜族和豹皮花族在中国有分布。牛奶菜族是萝藦科中争议较大的类群。学者们对该族下属的组成及划分存在争议, 如 Forster^[4]拓宽了牛奶菜属 *Marsdenia* 的界限, 把匙羹藤属 *Gymnema* 等归并入牛奶菜属。最近出版的《Flora of China》^[5]收纳了国际最近研究资料, 对萝藦科部分属种的归属进行了调整和修正, 如将澜沧球兰 *Hoya lantsangensis* 归并到扇叶藤 *Micholitzia obcordata*

收稿日期: 2004-12-20

作者简介: 莫罗坚(1979-), 男, 硕士研究生; 通讯作者: 庄雪影(1961-), 女, 教授, 博士, E-mail: longzh@scau.edu.cn

等^[6].

植物叶表皮及气孔器形态特征可为某些植物类群的分类及植物系统学研究提供参考依据^[7-10].《Systematic Anatomy of the Dicotyledons》^[11]中涉及了部分萝藦科植物,包括马利筋属 *Asclepias*、吊灯花属 *Ceropegia*、球兰属、牛奶菜属、杠柳属 *Periploca*、娃儿藤属 *Tylophora* 等,并指出这些植物的叶表皮气孔器为平列型.徐娜^[12]报道了鹅绒藤属 *Cynanchum*、杠柳属和萝藦属 *Metaplexis* 3属5种植物的叶表皮解剖形态,叶表皮气孔器均为平列型.陆静梅等^[13]报道了生于盐碱地的鹅绒藤 *Cynanchum acutum* 叶表皮扫描电镜形态,指出鹅绒藤叶表皮毛为多细胞表皮毛,气孔器在叶上、下表皮均有分布,且常常下陷,认为这是对干旱、盐碱环境的一种适应结构.除此之外鲜

见有关萝藦科植物其他属的叶表皮形态方面的研究报道.本研究通过对11属28种国产萝藦科牛奶菜族植物叶表皮细胞、气孔器形态及角质层纹饰等的观察研究,探讨了该族植物在叶表皮形态结构上的特点及其分类学意义.

1 材料与方法

1.1 研究材料

选取11属28种国产牛奶菜族具代表性植物的成熟叶片(表1).除少数标本为新鲜叶片外,其余均为存于华南农业大学植物标本馆(CANT)的蜡叶标本(表1).除了进行光学显微镜下叶表皮结构观察外,利用扫描电镜观察了22种植物(表1中†所示植物)的叶表皮形态结构.

表1 实验材料及凭证标本

Tab. 1 Materials and specimens cited in the study

| 分类群 ¹⁾ taxon | 采集地 locality | 凭证标本 voucher |
|---|--------------|--------------------------|
| 马兰藤 [†] <i>Dischidanthus urceolatus</i> (Decne.) Tsiang | 广东从化 | 冯志坚 8721271 |
| 尖叶眼树莲 [†] <i>Dischidia australis</i> Tsiang et P. T. Li | 广东龙门南昆山 | 黄久香 NKS0001 |
| 眼树莲 [†] <i>Dischidia chinensis</i> Champ. | 广东肇庆鼎湖山 | 梁宝汉 88319 |
| 台湾眼树莲 <i>Dischidia formosana</i> Maxim. | 台湾 | 细川隆英 6751 |
| 圆叶眼树莲 <i>Dischidia nummularia</i> R. Br. | 海南尖峰岭 | 黄久香 JFL001 |
| 苦绳 <i>Dregea sinensis</i> Hemsl. | 湖北神农架 | 神农架队 21570 |
| 南山藤 [†] <i>Dregea volubilis</i> (L. f.) Benth. ex Hook. f. | 海南尖峰岭 | 黄久香 JFL0099 |
| 匙羹藤 [†] <i>Gymnema sylvestre</i> (Retz.) Schult. | 华南植物园 | 黄久香 ZWY0005 |
| 大叶匙羹藤 <i>Gymnema tingens</i> Spreng | 广西上思 | 高蕴璋 808 |
| 球兰 [†] <i>Hoya carnososa</i> (L. f.) R. Br. | 广东 | CANT 11639 |
| 黄花球兰 [†] <i>Hoya fusca</i> Walls. | 广西上思 | 高蕴璋 955 |
| 荷秋藤 [†] <i>Hoya griffithii</i> J. D. Hook. | 海南 | 黄久香 HN0024 |
| 橙花球兰 [†] <i>Hoya lasiogynostegia</i> P. T. Li | 海南尖峰岭 | 黄久香 JFL0007 |
| 崖县球兰 <i>Hoya liangii</i> Tsiang | 不祥 | CANT 24829 |
| 线叶球兰 [†] <i>Hoya linearis</i> Wallsich. | 云南河口 | 莫云强 2553 |
| 香花球兰 [†] <i>Hoya lyi</i> Lev. | 四川峨眉山 | 熊济华 33115 |
| 铁草鞋 [†] <i>Hoya pottsii</i> Traill | 龙门南昆山 | 黄久香 NKS0002 |
| 假木通 [†] <i>Jamianthes chunii</i> W. D. Stev. et P. T. Li | 湖南两水口 | 李瘦加 267 |
| 黑鳃藤 <i>Jamianthes mucronata</i> (Blanco) W. D. Stev. | 龙门南昆山 | 黄久香 [†] NKS0006 |
| 海南牛奶菜 [†] <i>Marsdenia hainanensis</i> Tsiang | 封开黑石顶 | 黄久香 HSD0001 |
| 牛奶菜 [†] <i>Marsdenia sinensis</i> Hemsl. | 福建毛昂 | 向国生 1809 |
| 蓝叶藤 [†] <i>Marsdenia tinctoria</i> R. Br. | 封开黑石顶 | 黄久香 HSD0002 |
| 扇叶藤 [†] <i>Micholitzia obcordata</i> N. E. Br. | 云南 | 黄久香 73393 |
| 石萝藦 [†] <i>Pentasachme caudatum</i> Wall. ex Wight | 阳春 | 黄久香 YC0001 |
| 夜来香 [†] <i>Telosma cordata</i> (Burm. f.) Merr. | 华南农业大学 | 陈锡沐 UNL0017 |
| 轮环娃儿藤 [†] <i>Tylophora cycleoides</i> Tsiang | 广东黑石顶 | 黄久香 HSD0020 |
| 通天连 [†] <i>Tylophora koi</i> Merr. | 华南植物园 | 黄久香 UNL0011 |
| 娃儿藤 [†] <i>Tylophora ovata</i> (Lindl.) Hook. ex Steud. | 华南植物园 | 黄久香 UNL0028 |

1)†示进行了电子显微镜扫描观察的种类.

1.2 研究方法

1.2.1 叶表皮离析及光学显微镜检测 从叶脉间区域切取约0.5 cm × 0.5 cm的小块,80℃水浴10 min.放入冰醋酸-H₂O₂ (φ = 30%)离析液中,置

于60℃温箱中6~24 h(视材料而定).待上下表皮分离时,清除残留的叶肉组织.

1.2.2 光学显微镜检测 将一部分离析出来的叶表皮用φ = 1%的番红酒精溶液染色约5 min,经酒精

脱水后,用 $\varphi = 50\%$ 的甘油封片,用于光镜检测. 在 Leica (DMLB) 光学显微镜下观察叶表皮形态及拍摄. 在同样倍数下(物镜 $40\times$,目镜 $10\times$)随机选取10个完整视野,记录每个视野的表皮细胞数量和气孔器数量,然后用10个视野的平均细胞数量(E)和气孔数量(S)计算气孔指数(I):

$$I = [S/(E + S)] \times 100.$$

1.2.3 扫描电镜检测 选取11属中具有代表性的22种植物进行扫描电镜观察(表1). 叶表皮内面观的扫描:将经离析出来的叶表皮外表面朝上用双面胶贴于铜台上, $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干,镀膜后,在扫描电镜下观察. 叶表皮外面观的扫描:直接从叶脉间区域切取约 $0.5\text{ cm} \times 0.5\text{ cm}$ 的小块,用 $\varphi = 30\%$ 的 H_2O_2 溶液漂白 0.5 h , $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干,镀膜后,在 Philips XL-30 型 ES-EM 环境扫描电镜下观察、拍照.

本文所叙气孔器、表皮细胞和角质层等特征类型术语基本参考 Wilkinson^[14]和王宇飞等^[15].

2 观察结果

2.1 光学显微镜下叶表皮形态特点

观察结果列于表2. 牛奶菜族植物叶上表皮细胞多数为多边形,垂周壁平直或近平直(图 I:1~9),仅石萝藦属和娃儿藤属出现不规则形、垂周壁浅波状或深波状(图 I:10,11). 此外,牛奶菜的垂周壁边缘加厚状(图 I:9).

在11属28种植物中,观察到2种类型的气孔器:最常见的类型是平列型(paracytic type),其保卫细胞外具1~3个副卫细胞,副卫细胞长轴与保卫细胞平行(图 I:12~22),该类型气孔器见于夜来香属、匙羹藤属、牛奶菜属、南山藤属、马兰藤属、黑鳗

表2 萝藦科牛奶菜族11属叶表皮形态特征光学显微镜下观察结果

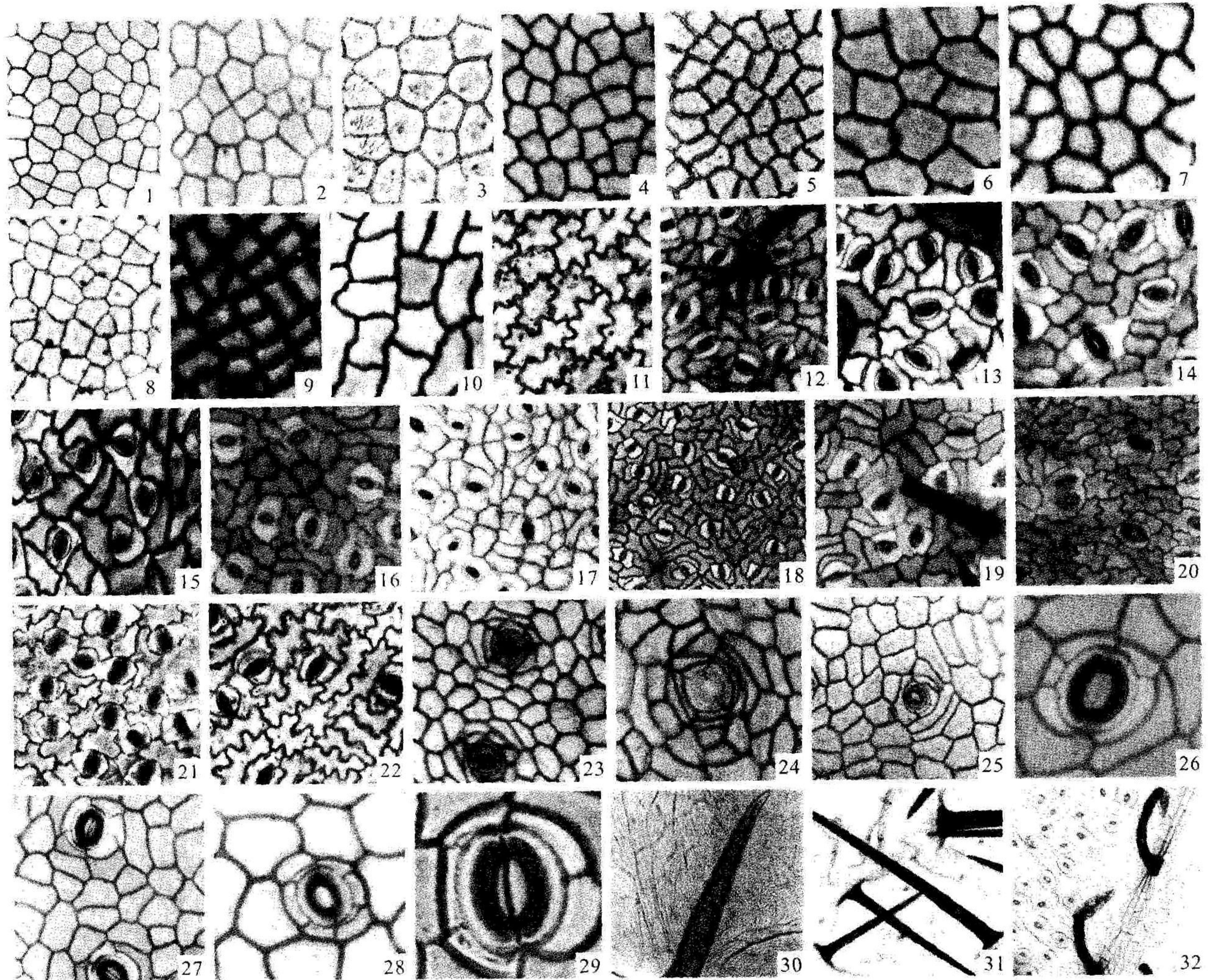
Tab. 2 Leaf epidermal morphology of 11 genera of Marsdenieae under light microscope

| 分类群 taxon | 上表皮 upper epidermis | | | 下表皮 lower epidermis | | | |
|-------------------------------------|---------------------------|--|--------------------------------|---------------------------|---|---|---|
| | 细胞形状 shape of cells | 垂周壁式样 pattern of anticlinal walls | 气孔器 stomatal apparatuses | 细胞形状 shape of cells | 垂周壁式样 pattern of anticlinal walls | 气孔器类型 type of stomatal apparatuses | 气孔指数 index of stomatal apparatuses |
| 马兰藤 <i>Dischidanthus urceolatus</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 不规则形 | 浅波状 | 平列型 | 18.0 |
| 尖叶眼树莲 <i>Dischidia australis</i> | 多边形 | 平直 | 有 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 7.0 |
| 眼树莲 <i>Dischidia chinensis</i> | 多边形 | 平直 | 有 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 2.9 |
| 台湾眼树莲 <i>Dischidia formosana</i> | 多边形 | 平直 | 有 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 6.1 |
| 圆叶眼树莲 <i>Dischidia nummularia</i> | 多边形 | 平直 | 有 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 5.3 |
| 苦绳 <i>Dregea sinensis</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 不规则形 | 浅波状 | 平列型 | 12.7 |
| 南山藤 <i>Dregea volubilis</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 不规则形 | 浅波状 | 平列型 | 11.0 |
| 匙羹藤 <i>Gymnema sylvestre</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 不规则形 | 浅波状 | 平列型 | 14.0 |
| 大叶匙羹藤 <i>Gymnema tingens</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 不规则形 | 浅波状 | 平列型 | 16.2 |
| 球兰 <i>Hoya carnosa</i> | 多边形 | 平直 | 无 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 8.7 |
| 黄花球兰 <i>Hoya fusca</i> | 多边形 | 平直 | 无 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 7.7 |
| 荷秋藤 <i>Hoya griffithii</i> | 多边形 | 平直 | 无 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 4.2 |
| 橙花球兰 <i>Hoya lasiogynostegia</i> | 多边形 | 平直 | 无 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 7.2 |
| 崖县球兰 <i>Hoya liangii</i> | 多边形 | 平直 | 无 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 7.4 |
| 线叶球兰 <i>Hoya linearis</i> | 多边形 | 平直 | 无 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 4.4 |
| 香花球兰 <i>Hoya lyi</i> | 多边形 | 平直 | 无 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 6.0 |
| 铁草鞋 <i>Hoya pottsii</i> | 多边形 | 平直 | 无 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 7.2 |
| 假木通 <i>Jasminanthes chunii</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 不规则形 | 浅波状 | 平列型 | 17.1 |
| 黑鳗藤 <i>Jasminanthes mucronata</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 不规则形 | 深波状 | 平列型 | 15.1 |
| 海南牛奶菜 <i>Marsdenia hainanensis</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 不规则形 | 浅波状 | 平列型 | 22.4 |
| 牛奶菜 <i>Marsdenia sinensis</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 不规则形 | 浅波状 | 平列型 | 16.3 |
| 蓝叶藤 <i>Marsdenia tinctoria</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 不规则形 | 浅波状 | 平列型 | 26.4 |
| 扇叶藤 <i>Micholitzia obcordata</i> | 多边形 | 平直 | 无 | 多边形 | 平直 | 环列型 | 7.0 |
| 石萝藦 <i>Pentasachme caudatum</i> | 不规则形 | 浅波状 | 无 | 不规则形 | 深波状 | 平列型 | 15.2 |
| 夜来香 <i>Telosma cordata</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 多边形 | 近平直 | 平列型 | 21.7 |
| 轮环娃儿藤 <i>Tylophora cycleoides</i> | 不规则形 | 深波状 | 无 | 不规则形 | 深波状 | 平列型 | 19.5 |
| 通天连 <i>Tylophora koi</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 不规则形 | 浅波状 | 平列型 | 17.1 |
| 娃儿藤 <i>Tylophora ovata</i> | 多边形 | 近平直 | 无 | 不规则形 | 浅波状 | 平列型 | 15.9 |

藤属、石萝藦属和娃儿藤属;另一类型是环列型(cyclocytic type),其保卫细胞外具多个小副卫细胞,呈单圈或多圈环状排列(图 I :23~29),该类型见于眼树莲属、球兰属和扇叶藤属.除眼树莲属植物气孔器在叶片上、下表皮均有分布(图 I :23~25)外,其他

属植物的气孔器仅分布在下表皮.

部分植物具有表皮毛和晶体,主要有单细胞表皮毛(图 I :30)、单列多细胞表皮毛(图 I :31)和单列多细胞腺毛(图 I :32)3种毛被类型.但这些附属结构在属种间的变化趋势不明显.



1~8:分别为球兰、扇叶藤、夜来香、马兰藤、匙羹藤、娃儿藤、假木通、南山藤,上表皮,示多边形表皮细胞,垂周壁平直,313×;9:牛奶菜,上表皮,示表皮细胞垂周壁加厚,313×;10:石萝藦,上表皮,示不规则形表皮细胞,垂周壁浅波状,313×;11:轮环娃儿藤,上表皮,示不规则形表皮细胞,垂周壁深波状,313×;12~22:分别是夜来香、南山藤、匙羹藤、假木通、马兰藤、牛奶菜、通天连、娃儿藤、黑鳗藤、石萝藦、轮环娃儿藤,下表皮,示平列型气孔器,313×;23:尖叶眼树莲,上表皮,示环列型气孔器,313×;24~29:分别是眼树莲、圆叶眼树莲、铁草鞋、线叶球兰、橙花球兰、扇叶藤,下表皮,示环列型气孔器,313×;30:夜来香,上表皮,示单细胞表皮毛,493×;31:海南牛奶菜,下表皮,示多细胞表皮毛,313×;32:黑鳗藤,下表皮,示多细胞腺毛,313×

1-8: *Hoya carnos*, *Micholitzia obcordata*, *Telosma cordata*, *Dischidanthus urceolatus*, *Gymnema sylvestre*, *Tylophora ovata*, *Jasminanthes chunii*, *Dregea volubilis*, upper epidermis, showing polygonal epidermal cells, straight anticlinal walls, 313×; 9: *Marsdenia sinensis*, upper epidermis, showing thickening of anticlinal walls of the epidermal cells, 313×; 10: *Pentasachme championii*, upper epidermis, showing irregular epidermal cells, siniolating anticlinal walls, 313×; 11: *Tylophora cycleoides*, upper epidermis, showing irregular epidermal cells, siniolating anticlinal walls, 313×; 12-22: *Telosma cordata*, *Dregea volubilis*, *Gymnema sylvestre*, *Jasminanthes chunii*, *Dischidanthus urceolatus*, *Marsdenia sinensis*, *Tylophora koi*, *Tylophora ovata*, *Jasminanthes mucronata*, *Pentasachme championii*, *Tylophora cycleoides*, lower epidermis, showing paracytic type of stomatal apparatuses, 313×; 23: *Dischidia australis*, lower epidermis, showing cyclocytic type of stomatal apparatuses, 313×; 24-29: *Dischidia chinensis*, *Dischidia nummularia*, *Hoya pottsii*, *Hoya linearis*, *Hoya lasiognostegi*, *Micholitzia obcordata*, lower epidermis, showing cyclocytic type of stomatal apparatuses, 493×; 30: *Telosma cordata*, upper epidermis, showing single-celled hairs, 493×; 31: *Marsdenia hainanensis*, lower epidermis, showing multi-celled hairs, 313×; 32: *Jasminanthes mucronata*, lower epidermis, showing multi-celled glandular hairs, 313×

图 I 萝藦科牛奶菜族植物叶表皮光学显微形态

Fig. I Comparison of leaf epidermal structure of 11 genera of Marsdenieae of China

2.2 扫描电镜下叶表皮形态特征

扫描电镜下,从叶表皮外面观结构来看,眼树莲属、球兰属和扇叶藤属的角质层纹饰比较多样,平周壁平滑(图II:2,8,9)、粗条状(图II:3)或具乳突(图II:6,7,13,24;图III:1)。但这3个属的气孔结构比较相似,具环列型气孔,外拱盖宽,通常呈圆形或近圆形,与表皮细胞间具明显的环沟(图III:7~12)。其他属的叶表皮角质层通常具有条纹或皱褶状结构,如夜来香属上表皮角质层具条纹及结状皱褶(图II:15),南山藤属、匙羹藤属、黑鳗藤属、牛奶菜属、娃儿藤属等上表皮的角质层具条纹及脊状结构(图II:4,5,10~12,14,17,18),但轮环娃儿藤仅具条纹结构(图II:16)。这些属均具平列型气孔,外拱盖较窄,通常呈椭圆形,周围的角质层具明显或不明显的条纹,与气孔纵轴垂直或平行外向延伸(图III:14~19)或环绕气孔(图III:20~24)。各属的表皮细胞形状及垂周壁式样、气孔器类型及副卫细胞数目与光镜下观察结果一致(图III:25~30)。

2.3 各属的叶表皮形态特征

2.3.1 马兰藤属 *Dischidanthus* Tsiang 单种属。上表皮细胞为多边形,垂周壁近平直(图I:4)。下表皮细胞不规则形,垂周壁浅波状(图I:16)。气孔器平列型,两侧各有1~2个副卫细胞(图I:16),气孔指数为18.0。扫描电镜下上表皮外面观具不规则脊状皱褶(图II:1)。下表皮角质层具脊状皱褶(图II:19),气孔外拱盖椭圆形,周围有与气孔轴垂直的条纹状角质(图III:14)。

2.3.2 眼树莲属 *Dischidia* R. Br. 共观察了4种。上、下表皮细胞均为多边形,垂周壁平直(图I:23~25)。气孔器环列型,副卫细胞8~10个,通常呈2~3层排列(图I:23~25),在上、下表皮均有分布。气孔指数为2.9~7.0。扫描电镜下观察了眼树莲和尖叶眼树莲,上、下表皮角质层平滑(图II:2)或具不规则粗条状(图II:3),气孔外拱盖较宽,近圆形,与表皮细胞间有明显的沟环(图III:7~8)。气孔器内面观为环列型,副卫细胞8~10个,排成2~3环(图III:25)。

2.3.3 南山藤属 *Dregea* E. Mey. 共观察了2种。上表皮细胞均为多边形,垂周壁近平直(图I:8)。下表皮细胞均为不规则形,垂周壁浅波状。气孔器平列型,两侧各有1~2个副卫细胞(图I:13)。气孔指数分别为11.0和12.7。这2种都具稀疏的多细胞表皮毛。扫描电镜下观察了南山藤,上表皮角质层同时具有条纹与皱褶结构,条纹细密,覆盖于皱褶上(图II:4)。下表皮角质层也具条纹,围绕气孔盖排列成环状,气孔外拱盖椭圆形(图II:20;图III:24)。

2.3.4 匙羹藤属 *Gymnema* R. Br. 共观察了2种。上表皮细胞为多边形,垂周壁近平直(图I:5)。下

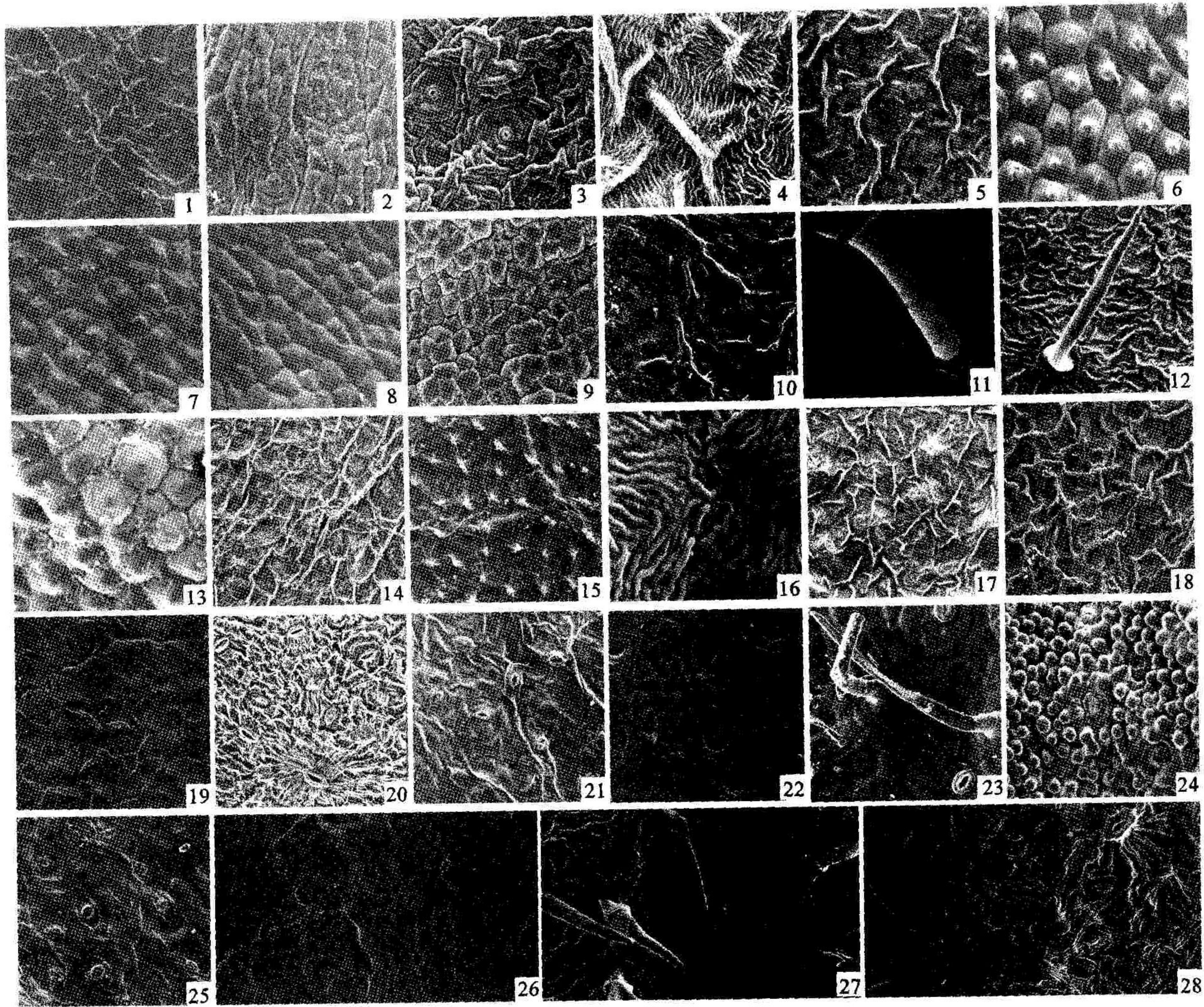
表皮细胞为不规则形,垂周壁浅波状(图I:14),气孔器平列型,两侧通常各有1个副卫细胞。气孔指数分别为14.0和16.2。匙羹藤下表皮被稀疏多细胞表皮毛。扫描电镜下观察了匙羹藤,外表面观上、下表皮角质层仅具较稀疏的脊状皱褶(图II:5,21),气孔外拱盖椭圆形,由向外辐射的条纹所环绕(图III:15)。

2.3.5 球兰属 *Hoya* R. Br. 共观察了8种。上、下表皮细胞均为多边形、近等径,垂周壁平直(图I:1)。气孔器为环列型,副卫细胞4~6个,大小不等,且排列成一环(图I:26~28),仅分布于下表皮。气孔指数为4.2~8.7。线叶球兰和香花球兰有稀疏的多细胞表皮毛。铁草鞋具针晶簇(raphids)。扫描电镜下观察了7种(表1),外表面观上表皮细胞垂周壁凹陷,角质层近光滑(图II:8,9),稀具乳突状(图II:6~7)。下表皮气孔外拱盖近圆形,与表皮细胞间有明显环沟,周围角质层光滑(图II:22~24;图III:9~11)。线叶球兰和香花球兰具条形表皮毛,表面密被瘤点(图II:23)。内面观气孔器环列型,副卫细胞4~6个排列成一环(图III:26)。

2.3.6 黑鳗藤属 *Jasminanthes* Thou. 共观察了2种。上表皮细胞为多边形,垂周壁近平直(图I:7)。下表皮细胞有变化:黑鳗藤下表皮细胞垂周壁为深波状(图I:20),假木通为浅波状(图I:15)。气孔器均为平列型,两侧各有1个副卫细胞(图I:15,20)。气孔指数分别为15.1和17.1。假木通具稀疏的多细胞表皮毛,黑鳗藤具多细胞腺毛,顶端细胞膨大(图I:32)。扫描电镜下观察了假木通,外表面观上、下表皮角质层均具脊状增厚(图II:10,25);气孔外拱盖椭圆形,保卫细胞垂周壁隆起,周围具与气孔纵轴垂直的条纹(图III:16)。

2.3.7 牛奶菜属 *Marsdenia* R. Br. 共观察了3种。上表皮细胞均为多边形,牛奶菜上表皮细胞垂周壁边缘通常加厚(图I:9)。下表皮细胞为不规则形,垂周壁浅波状(图I:17)。气孔器均为平列型,两侧各有1~2个副卫细胞(图I:17)。气孔指数为16.3~26.3。3个种均密被多细胞表皮毛(图I:31)。扫描电镜下观察了3种,上表皮角质层具不规则隆起或细密的皱褶(图II:11~12);气孔外拱盖椭圆形,角质层的条纹不规则,环绕气孔(图II:26~28;图III:21~23)。两面光滑或具条形的多细胞表皮毛,表皮毛顶端尖细,表面密被瘤点(图II:11~12)。

2.3.8 扇叶藤属 *Micholitzia* N. E. Br. 单种属。上表皮细胞多边形,垂周壁平直(图I:2)。下表皮细胞为多边形,垂周壁平直。气孔器环列型,副卫细胞4~5个(图I:29)。气孔指数为7.0。扫描电镜下,上、下表皮角质层呈乳突状(图II:13;图III:1),气孔外拱盖近圆形,与表皮细胞间有明显环沟,周围角质层光滑(图III:12)。

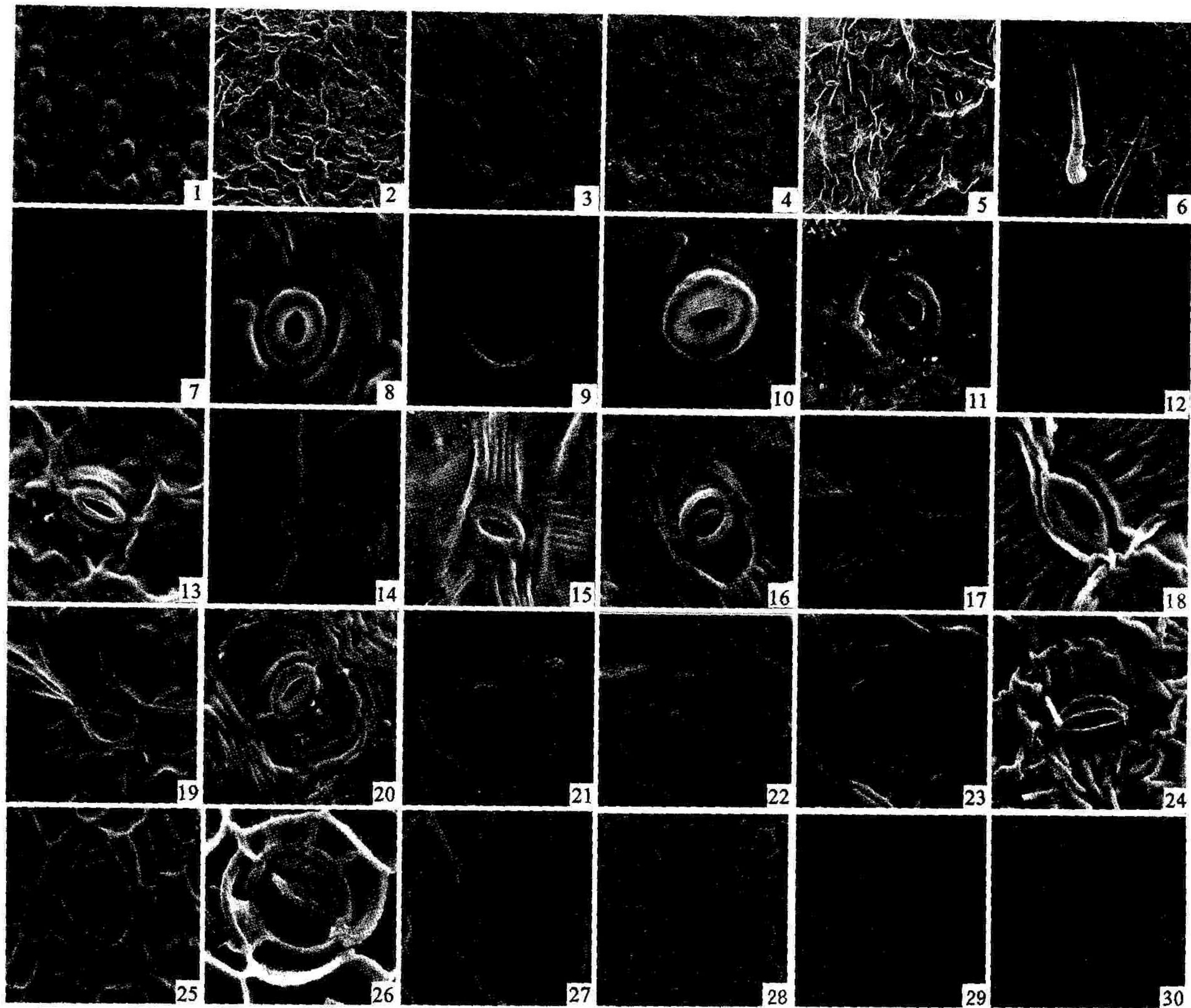


1: 马兰藤, 上表皮, 示不规则脊状皱褶, 313 ×; 2: 尖叶眼树莲, 上表皮, 示角质层平滑, 313 ×; 3: 眼树莲, 上表皮, 示角质层呈粗条状, 313 ×; 4: 南山藤, 上表皮, 示条纹和皱褶, 469 ×; 5: 匙羹藤, 上表皮, 示脊状皱褶, 313 ×; 6: 橙花球兰, 上表皮, 示乳突状结构, 313 ×; 7: 黄花球兰, 上表皮, 示不规则乳突, 313 ×; 8: 线叶球兰, 上表皮, 示角质层平滑, 313 ×; 9: 铁草鞋, 上表皮, 示角质层平滑, 313 ×; 10: 假木通, 上表皮, 示角质脊状皱褶, 313 ×; 11: 海南牛奶菜, 上表皮, 示毛被及皱褶, 313 ×; 12: 牛奶菜, 上表皮, 示毛被和不规则细密皱褶, 313 ×; 13: 扇叶藤, 上表皮, 示乳突, 313 ×; 14: 石萝藦, 上表皮, 示脊状皱褶, 313 ×; 15: 夜来香, 上表皮, 示结状皱褶, 313 ×; 16: 轮环娃儿藤, 上表皮, 示条纹, 1251 ×; 17: 通天连, 上表皮, 示脊状皱褶, 313 ×; 18: 娃儿藤, 上表皮, 示脊状皱褶, 313 ×; 19: 马兰藤, 下表皮, 示角质纹饰及气孔器, 313 ×; 20: 南山藤, 下表皮, 示角质条纹结构及气孔器, 313 ×; 21: 匙羹藤, 下表皮, 示脊状皱褶及气孔器, 313 ×; 22: 球兰, 下表皮, 示角质层平滑及气孔器, 313 ×; 23: 线叶球兰, 下表皮, 示毛被及气孔器, 313 ×; 24: 铁草鞋, 下表皮, 示乳突及气孔器, 313 ×; 25: 假木通, 下表皮, 示稀疏脊状皱褶及气孔器, 313 ×; 26: 海南牛奶菜, 下表皮, 示稀疏脊状皱褶及气孔器, 313 ×; 27: 牛奶菜, 下表皮, 示毛被、密集脊状皱褶及气孔器, 313 ×; 28: 蓝叶藤, 下表皮, 示密集脊状皱褶及气孔器, 313 ×

1: *Dischidanthus urceolatus*, upper epidermis, showing irregular ridges of the cuticle, 313 ×; 2: *Dischidia australis*, upper epidermis, showing the smooth cuticular ornamentation, 313 ×; 3: *Dischidia chinensis*, upper epidermis, showing wide striae of the cuticle, 313 ×; 4: *Dregea volubilis*, upper epidermis, showing striae and wrinkles of the cuticle, 469 ×; 5: *Gymnema sylvestre*, upper epidermis, showing ridges of the cuticle, 313 ×; 6: *Hoya lasiogynostegia*, upper epidermis, showing papillae of the cuticle, 313 ×; 7: *Hoya fusca*, upper epidermis, showing irregular papillae of the cuticle, 313 ×; 8: *Hoya linearis*, upper epidermis, showing the smooth cuticular ornamentation, 313 ×; 9: *Hoya pottsii*, upper epidermis, showing the smooth cuticular ornamentation, 313 ×; 10: *Jasminanthes chunii*, upper epidermis, showing ridges of the cuticle, 313 ×; 11: *Marsdenia hainanensis*, upper epidermis, showing hairs and wrinkles of the cuticle, 313 ×; 12: *Marsdenia sinensis*, upper epidermis, showing hairs and irregular intense wrinkles of the cuticle, 313 ×; 13: *Micholitsia obcordata*, upper epidermis, showing papillae of the cuticle, 313 ×; 14: *Pentasachme caudatum*, upper epidermis, showing ridges of the cuticle, 313 ×; 15: *Telosma cordata*, upper epidermis, showing maculose wrinkles of the cuticle, 313 ×; 16: *Tylophora cycleoides*, upper epidermis, showing striae of the cuticle, 1251 ×; 17: *Tylophora koi*, upper epidermis, showing ridges of the cuticle, 313 ×; 18: *Tylophora ovata*, upper epidermis, showing ridges of the cuticle, 313 ×; 19: *Dischidanthus urceolatus*, lower epidermis, showing striae of the cuticle and stomatal apparatuses, 313 ×; 20: *Dregea volubilis*, lower epidermis, showing striae of the cuticle and stomatal apparatuses, 313 ×; 21: *Gymnema sylvestre*, lower epidermis, showing ridges of the cuticle and stomatal apparatuses, 313 ×; 22: *Hoya carnosa*, lower epidermis, showing the smooth cuticular ornamentation and stomatal apparatuses, 313 ×; 23: *Hoya linearis*, lower epidermis, showing hairs and stomatal apparatuses, 313 ×; 24: *Hoya pottsii*, lower epidermis, showing papillae of the cuticle and stomatal apparatuses, 313 ×; 25: *Jasminanthes chunii*, lower epidermis, showing ridges of the cuticle and stomatal apparatuses, 313 ×; 26: *Marsdenia hainanensis*, lower epidermis, showing ridges of the cuticle and stomatal apparatuses, 313 ×; 27: *Marsdenia sinensis*, lower epidermis, showing hairs, dense ridges of the cuticle and stomatal apparatuses, 313 ×; 28: *Marsdenia tinctoria*, lower epidermis, showing dense ridges of the cuticle and stomatal apparatuses, 313 ×

图 II 萝藦科牛奶菜族植物叶表皮扫描电镜显微形态(外表面观)

Fig. II Comparison of leaf epidermal structure of 11 genera of Marsdenieae of China under scanning electronic microscope(outer surface)



1:扇叶藤,下表皮外面观,示乳突及气孔器,313×;2:石萝藦,下表皮外面观,示密集脊状皱褶及气孔器,313×;3:夜来香,下表皮外面观,示稀疏条纹及气孔器,313×;4:轮环娃儿藤,下表皮外面观,示条纹及气孔器,313×;5:通天连,下表皮外面观,示脊状纹饰及气孔器,313×;6:娃儿藤,下表皮外面观,示脊状纹饰及气孔器,313×;7~12:分别为尖叶眼树莲、眼树莲、球兰、线叶球兰、铁草鞋、扇叶藤,下表皮外面观,示近圆形气孔外拱盖及凹环,1 251×;13:石萝藦,下表皮外面观,示椭圆形气孔外拱盖及光滑表面,1 251×;14~19:分别为马兰藤、匙羹藤、假木通、夜来香、通天连、娃儿藤,下表皮外面观,示椭圆形气孔外拱盖及辐射状条纹,1 251×;20~24:分别为轮环娃儿藤、海南牛奶菜、牛奶菜、蓝叶藤、南山藤,下表皮外面观,示椭圆形气孔外拱盖及环状条纹,1 251×;25:圆叶眼树莲,下表皮内面观,示2环副卫细胞,626×;26:线叶球兰,下表皮内面观,示1环副卫细胞,1 251×;27:娃儿藤,下表皮内面观,示平行型气孔器,1 251×;28~30:分别为铁草鞋、扇叶藤、娃儿藤,上表皮内面观,示多边形表皮细胞,313×

1: *Micholitsia obcordata*, outer surface of the lower epidermis, showing papillae of the cuticle and stomatal apparatuses, 313×; 2: *Pentasachme caudatum*, outer surface of the lower epidermis, showing ridges of the cuticle and stomatal apparatuses, 313×; 3: *Telosma cordata*, outer surface of the lower epidermis, showing striae of the cuticle and stomatal apparatuses, 313×; 4: *Tylophora cycleoides*, outer surface of the lower epidermis, showing striae of the cuticle and stomatal apparatuses, 313×; 5: *Tylophora koi*, outer surface of the lower epidermis, showing ridges of the cuticle and stomatal apparatuses, 313×; 6: *Tylophora ovata*, outer surface of the lower epidermis, showing ridges of the cuticle and stomatal apparatuses, 313×; 7-12: *Dischidia australis*, *Dischidia chinensis*, *Hoya carnea*, *Hoya linearis*, *Hoya pottsii*, *Micholitsia obcordata*, outer surface of the lower epidermis, showing nearly circular outer stomatal rims and grooves, 1 251×; 13: *Pentasachme caudatum*, outer surface of the lower epidermis, showing elliptical outer stomatal rims and the smooth surface, 1 251×; 14-19: *Dischidanthus urceolatus*, *Gymnema sylvestre*, *Jasminanthes chunii*, *Telosma cordata*, *Tylophora koi*, *Tylophora ovata*, outer surface of the lower epidermis, showing elliptical outer stomatal rims and radiative striae, 1 251×; 20-24: *Tylophora cycleoides*, *Marsdenia hainanensis*, *Marsdenia sinensis*, *Marsdenia tinctoria*, *Dregea volubilis*, outer surface of the lower epidermis, showing elliptical outer stomatal rims and circular striae, 1 251×; 25: *Dischidia nummularis*, inner surface of the lower epidermis, showing two loops of subsidiary cells, 626×; 26: *Hoya linearis*, inner surface of the lower epidermis, showing one loop of subsidiary cells, 1 251×; 27: *Tylophora ovata*, inner surface of the lower epidermis, showing paracytic type of stomatal apparatuses, 1 251×; 28-30: *Hoya pottsii*, *Micholitsia obcordata*, *Tylophora ovata*, inner surface of the upper epidermis, showing the polygonal epidermal cells, 313×

图 III 萝藦科牛奶菜族植物叶表皮扫描电镜显微形态

Fig. III Comparison of leaf epidermal structure of 11 genera of Marsdenieae of China under scanning electronic microscope

2.3.9 石萝藦属 *Pentasachme* Wall. ex Wight 观察了1种. 上表皮细胞不规则形,垂周壁浅波状(图 I:10). 下表皮细胞不规则形,垂周壁深波状;气孔器平列型,两侧各有1个副卫细胞(图 I:21). 气孔指数为15.2. 扫描电镜下,上、下表皮角质层具脊状皱褶(图 II:14;图 III:2);气孔外拱盖椭圆形,隆起,周围具稀疏的条纹(图 III:13).

2.3.10 夜来香属 *Telosma* Coville 观察了1种. 上表皮细胞多边形,垂周壁近平直(图 I:3). 下表皮细胞多边形,垂周壁近平直. 气孔器平列型,两侧各有1个副卫细胞,或仅一侧具副卫细胞(图 I:12). 有稀疏的单细胞表皮毛(图 I:30). 扫描电镜下,上、下表皮角质层具条纹及结状皱褶(图 II:15;图 III:3),气孔外拱盖椭圆形,周围具辐射条纹状角质增厚(图 III:17).

2.3.11 娃儿藤属 *Tylophora* R. Br. 共观察了3种. 上表皮细胞为多边形,垂周壁近平直(图 I:6),下表皮细胞不规则形,垂周壁浅波状(图 I:18,19);仅轮环娃儿藤上、下表皮细胞垂周壁均为深波状(图 I:11,22). 气孔器平列型,保卫细胞两侧各有1~2个副卫细胞(图 I:18,19,22). 娃儿藤和通天连有多细胞表皮毛(图 I:19). 扫描电镜下观察了3种(表1),上、下表皮角质层均呈条纹状(图 II:16;图 III:4)或脊状皱褶(图 II:17,18;图 III:5,6),气孔外拱盖椭圆形,外具环绕气孔排列的条纹(图 III:20)或条纹状角质层皱褶(图 III:18,19). 内面观上表皮细胞多边形,垂周壁平直,与光学显微镜下结果一致(图 III:30),下表皮气孔器平列型,副卫细胞2~3个(图 III:27).

3 讨论

3.1 牛奶菜族植物叶表皮细胞综合形态特征

牛奶菜族植物具有2种类型的气孔器,大多数属种具平列型气孔器,气孔外拱盖椭圆形,仅分布于下表皮,此特征在萝藦科马利筋族植物鹅绒藤中也有报道^[12]. 球兰属、扇叶藤属和眼树莲属具有环列型气孔器,气孔外拱盖近圆形,此结果却与《Systematic Anatomy of the Dicotyledons》^[11]所记载的“球兰属具平列型气孔器”有出入. 据笔者的观察,在以上3个属中,球兰属和扇叶藤属的气孔器仅分布于下表皮,副卫细胞4~6个,围绕保卫细胞形成1环;眼树莲属的气孔器在上、下表皮均有分布,副卫细胞8~10个,围绕保卫细胞形成2~3环.

上表皮细胞以多边形为主,少数为不规则形(石萝藦);垂周壁多数平直或近平直,少数为浅波状(石

萝藦)、深波状(轮环娃儿藤)或加厚(牛奶菜);角质层光滑或具脊状及条状纹饰,少数具乳突(夜来香、扇叶藤、橙花球兰). 下表皮细胞为不规则形或多边形,垂周壁浅波状或深波状;角质层纹饰条纹状或脊状,少数具乳突(扇叶藤、铁草鞋).

从毛被类型来看,多数属种具单列多细胞表皮毛,仅黑鳗藤的表皮毛为单列多细胞腺毛,夜来香具单细胞表皮毛. 此外,在匙羹藤和球兰属一些种的表皮细胞中见有方晶或针状晶簇,但这类附属物特征变化无规律性.

3.2 叶表皮形态的进化趋势探讨

本研究揭示了眼树莲属、球兰属和扇叶藤属均具有环列型气孔器,气孔密度较低,气孔外拱盖较宽,近圆形,反映了这3个属可能具有较密切的亲缘关系. 该结果与分子生物学研究结果^[16]一致. 根据 Potgieter 等^[16]对夹竹桃科和萝藦科113属146种植物叶绿体基因序列的聚类分析结果,眼树莲属、球兰属和扇叶藤属3个属聚在一起,形成独立的分支. 从习性及其叶部形态结构来看,这3个属植物也具有比较相近的生态习性,如均为攀援和附生性草本植物,茎多具不定根;叶片多为肉质、多汁等^[2],反映了环列型气孔器可能是对环境的适应. Albers 等^[17]在研究萝藦科植物染色体时发现球兰属的染色体在牛奶菜族中长度最短,认为该属是比较进化的类群;而夜来香属和牛奶菜属的一些种类的染色体长度比其他各属的都长,2属为该族里面的原始类群. 在花部形态上,眼树莲属、球兰属和扇叶藤属均具有花冠肉质、花冠裂片镊合状、副花冠肉质等特点,在萝藦科中均为比较进化的特征. 综合上述观点,笔者认为牛奶菜族植物的气孔器是从平列型(夜来香属和牛奶菜属)向环列型(眼树莲属、球兰属和扇叶藤属)进化的,即平列型是原始的,环列型是进化的.

3.3 球兰属和扇叶藤属的关系探讨

从气孔结构和表皮细胞形态来看,扇叶藤与球兰属十分相近,如气孔器均为环列型,副卫细胞只有1层,仅分布于下表皮,气孔外拱盖近圆形,且与表皮细胞间具有环沟;上表皮细胞多边形,垂周壁平直;角质层呈乳突状等均与部分球兰属植物相似,反映了该种与球兰属具有较密切的联系. 蒋英等^[2]曾将该种放入球兰属,但因该植物花萼内面基部无腺体,花冠圆筒状,花冠裂片向左覆盖,柱头长喙状,《Flora of China》将其独立为扇叶藤属^[5]. 有关该种的系统地位还需作进一步的研究.

参考文献:

- [1] MABBERLEY D J. The Plant Book [M]. Cambridge:

- Cambridge Press, 1997: 59-60.
- [2] 蒋英, 李秉滔. 中国植物志: 第63卷[M]. 北京: 科学出版社, 1977: 249-617.
- [3] SWARUPANANDAN K, MANGALY J K, SONNY T K, et al. The subfamilial and tribal classification of the family Asclepiadaceae[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1996, 120: 327-369.
- [4] FORSTER P I. Circumscription of *Marsdenia* (Asclepiadaceae, Marsdenieae), with a revision of the genus in Australia and Papuaia[J]. Australian Systematic Botany, 1995, 8: 703-933.
- [5] LI Ping-tao, GILBERT M G, STEVENS W D. Apocynaceae[M] // WU Zheng-yi, RAVEN P H. Flora of China: Vol 16. Beijing: Science Press, 1995: 189-270.
- [6] 陈锡沐, 李秉滔. 中英文版《中国植物志(萝藦科)》的比较[J]. 武汉植物学研究, 1998, 16(3): 232-240.
- [7] 陈之端, 张志耘. 桦木科植物叶表皮的研究[J]. 植物分类学报, 1999, 29(2): 156-163.
- [8] 潘开玉, 路安民, 温洁. 金缕梅科(广义)的叶表皮特征[J]. 植物分类学报, 1999, 28(1): 10-26.
- [9] 任辉, 潘开玉, 陈之端, 等. 葡萄科植物叶表皮特征及其系统学意义[J]. 植物分类学报, 2003, 41(6): 531-544.
- [10] 庄雪影, 张粤, 孙同兴. 香港润楠属植物叶表皮形态及分类学意义[J]. 华南农业大学学报, 2002, 23(1): 52-54.
- [11] SOLEREDER H. Systematic Anatomy of the Dicotyledons: Vol 1[M]. New Delhi: Ajay Book Service Press, 1986: 528-537.
- [12] 徐娜. 东北萝藦科三属比较解剖[J]. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 1994, 4, (10): 75-84.
- [13] 陆静梅, 李建东. 松嫩草地五种盐碱植物叶表皮的观察[J]. 东北师大学报: 自然科学版, 1994, 3: 79-82.
- [14] WILKINSON H P. The plant surface (mainly leaf)[M] // METCALFE C R, CHALK L. Anatomy of the Dicotyledon: Vol 1. 2nd ed. Oxford: Clarendon Press, 1979: 97-114, 143-161.
- [15] 王宇飞, 陶君容. 植物角质层分析术语新体系[J]. 植物学通报, 1991, 8(4): 6-13.
- [16] POTGIETER K, ALBERT V A. Phylogenetic relationships within Apocynaceae s l based on *trnL* intron and *trnL-F* spacer sequence and propagule characters[J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 2001, 88: 523-549.
- [17] ALBERS F, MEVE U. A karyological survey of Asclepiadoideae, Periplocoideae and Secamonoideae, and evolutionary considerations within Apocynaceae s l [J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 2001, 88: 624-656.

【责任编辑 李晓卉】

(上接第47页)

的致病力也不同; FA 的产出量有差异; 寄主范围也有所不同, 冬瓜枯萎病菌寄主范围的鉴定与谢双大等^[5]的结果相似, 而节瓜枯萎病菌的寄主范围不同于冬瓜枯萎病菌的。从而本文认为冬瓜枯萎病菌与节瓜枯萎病菌可能不是同一病原物。它们是同一专化型下的不同小种, 还是将节瓜枯萎病菌自尖孢镰刀菌冬瓜专化型分出而建立瓜类枯萎病菌第8种专化型——节瓜专化型, 仍有待于进一步深入研究。

参考文献:

- [1] 张笑伟. 西瓜抗枯萎病鉴定方法研究[J]. 果树科学, 1991, 8(4): 219-224.
- [2] 吴营昌. 瓜类枯萎病原鉴定及专化型初步研究[J]. 植物病理学报, 1994, 24(1): 95.
- [3] VAKALOUNAKIS D J, FRAGKIADKIS G A. Genetic diversity of *Fusarium oxysporum* isolates from cucumber: Differentiation by pathogenicity, vegetative compatibility, and RAPD fingerprinting[J]. Ecology and Population Biology, 1999, 89(2): 161-168.
- [4] GERTAGH M, ESTER A. *Fusarium oxysporum* f sp *benincasae*, a new adaptation of *Fusarium oxysporum* to cucurbitaceous crop [J]. Mededelingen van Faculteit Landbou Wetenschappen Rijksuniversiteit Gent, 1985, 50 (3b): 1 045-1 048.
- [5] 谢双大, 朱天圣, 虞皓. 冬瓜与节瓜枯萎病菌专化型鉴定[J]. 植物病理学报, 1994, 24(3): 244.
- [6] 孙妍芳, 李爱华. 尖孢镰刀菌冬瓜专化型鉴定初报[J]. 陕西农业科学, 1995(5): 26.
- [7] 曾永三, 孙伟, 梁关生, 等. 节瓜枯萎病原鉴定及生物学特性研究[J]. 仲恺农业技术学院学报, 2003, 16(1): 23-27.
- [8] 谢大森, 何晓明, 彭庆务, 等. 培养条件对瓜类枯萎病菌镰刀菌酸产率的影响[J]. 华北农学报, 2003, 18(增): 71-73.
- [9] 谢大森, 何晓明, 何素娟. 冬瓜与节瓜枯萎病菌人工接种技术研究[J]. 广西农业生命科学, 2003, 22(2): 92-95.
- [10] 李树德, 方智远, 李明远, 等. 中国主要蔬菜抗病育种进展[M]. 北京: 科学出版社, 1995: 378-380.
- [11] 冯东昕. 黄瓜枯萎病病原菌研究及抗病育种进展[J]. 中国蔬菜, 1994(5): 56-58.

【责任编辑 柴焰】