

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.23093

刘志娥, 屈定镰, 谭霄华, 胡丹, 杜巍, 汪小凡. 基于形态学性状的洪平杏与近缘种种间关系研究[J]. 植物科学学报, 2024, 42 (1): 14-22
Liu ZE, Qu DL, Tan XH, Hu D, Du W, Wang XF. Interspecific relationship between *Armeniaca hongpingensis* T. T. Yu & C. L. Li and related species based on morphological characters[J]. *Plant Science Journal*, 2024, 42 (1): 14-22

基于形态学性状的洪平杏与近缘种种间关系研究

刘志娥^{1,3}, 屈定镰², 谭霄华², 胡丹¹, 杜巍^{1*}, 汪小凡¹

(1. 武汉大学生命科学学院, 武汉 430072; 2. 神农架林区林业管理局, 湖北神农架 442499;
3. 太原市第三十七中学, 太原 030012)

摘要: 本研究通过野外调查获得洪平杏 (*Armeniaca hongpingensis* T. T. Yu & C. L. Li)、杏 (*A. vulgaris* Lam.)、梅 (*A. mume* Siebold) 和杏梅 (*A. mume* var. *bungo* Makino) 有关的叶、花、果、果核及枝条的 21 个定量性状和 15 个定性性状, 并对这些数据进行了聚类分析。结果显示, 无论是 PAM 聚类还是 UPGMA 聚类分析都可清晰地 4 种杏属植物分开, 说明物种之间具有明显的区分特征。主成分分析的前 3 个主成分中, 一年生枝颜色、被毛情况, 叶及果实被毛, 叶形指标 (叶形、叶尖、叶基) 和果核表面特征的绝对权重值都在 0.9 以上, 表明这些性状在 4 种杏属植物的分类中具有重要的作用。电镜扫描观察结果发现, 供试花粉均是单粒花粉, 等极, 辐射对称, 具 3 孔萌发沟。杏、梅、杏梅的花粉表面纹饰均为条纹状, 但洪平杏的表面纹饰为间断条纹, 且有不明显穿孔。4 种植物叶上表皮细胞均具条纹状角质增厚。与其他种相比, 洪平杏细胞表面条纹常弯曲、交叠, 无固定走向。根据聚类分析结果和微形态特征, 支持将洪平杏作为区别于梅和杏的一个独立种的处理。

关键词: 洪平杏; 种间关系; 微形态; 孢粉学

中图分类号: S662.2

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837 (2024) 01-0014-09

Interspecific relationship between *Armeniaca hongpingensis* T. T. Yu & C. L. Li and related species based on morphological characters

Liu Zhie^{1,3}, Qu Dinglian², Tan Xiaohua², Hu Dan¹, Du Wei^{1*}, Wang Xiaofan¹

(1. College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China; 2. Shennongjia Forestry Administration, Shennongjia, Hubei 442499, China; 3. Tai Yuan No.37 Middle School, Taiyuan 030012, China)

Abstract: *Armeniaca hongpingensis* T. T. Yu & C. L. Li is a critically endangered species distributed only in Hongping Town, Shennongjia, Hubei Province, China. According to the Flora of China, *A. hongpingensis* and *A. mume* var. *bungo* Makino may be natural hybrids of *A. mume* Lam. and *A. vulgaris* Siebold. To date, however, no morphological study on the relationship between *A. hongpingensis*, *A. vulgaris*, *A. mume*, and *A. mume* var. *bungo* has been conducted. Through field investigations, 21 quantitative and 15 qualitative leaf, flower, fruit, kernel, and branch characters were obtained, followed by cluster analysis. Results showed that both PAM and UPGMA cluster analysis clearly divided the specimens into four species, indicating obvious distinguishing characters among them. Based on principal component analysis, the absolute weight values of annual branch color and hair-covering status, hair-covering status of leaf and fruit, leaf shape index (leaf shape, leaf tip, leaf base), and surface characters of kernel in the first three principal components were all above 0.9, indicating that these traits play important roles in the classification of the four *Armeniaca* species. Based on

收稿日期: 2023-03-31, 接受日期: 2023-05-06。

基金项目: 湖北省科技重大专项 (2020ACA007)。

作者简介: 刘志娥 (1992-), 女, 硕士, 研究方向为植物系统学与进化生物学 (E-mail: 15071231349@163.com)。

* 通信作者 (Author for correspondence. E-mail: wdu@whu.edu.cn)。

electron microscopy, the pollen grains were identified as single grain (monads), isopolar, radially symmetrical, and tri-colporate. The pollen surfaces of *A. vulgaris*, *A. mume*, and *A. mume* var. *bungo* were striate-ornamented, while the pollen of *A. hongpingensis* was discontinuously striped and showed inconspicuous perforation. The epidermal cells of the leaves of the four plants all showed striate keratinization. Compared to the other species, the stripes on the cell surface of *A. hongpingensis* were often curved, overlapped, and without fixed direction. According to cluster analysis and micromorphological characters, *A. hongpingensis* should be treated as an independent species from *A. vulgaris* and *A. mume*.

Key words: *Armeniaca hongpingensis*; Interspecific relationship; Micromorphology; Palynology

自然杂交是物种形成的一个重要途径且在植物的进化中有着重要的作用。在植物中, 约有 25% 的物种会发生种间杂交^[1]。杏属 (*Armeniaca*) 植物在我国约有 10 种^[2]。本属植物因种间隔离较弱, 因而极易发生自然杂交^[3], 如紫杏 (*A. dasycarpa* (Ehrh.) Borkh.) 为杏 (*A. vulgaris* Lam.) 与櫻桃李 (*Prunus cerasifera* Ehrhart) 的天然杂交种^[4]; 华仁杏 (*A. cathayana* (D. L. Fu, B. R. Li & J. Hong Li) Y. H. Tong & N. H. Xia) 系杏和山杏 (*A. sibirica* (L.) Lam.) 的天然杂交种^[5]; 杏梅 (*A. mume* var. *bungo* Makino) 是梅 (*A. mume* Siebold) 与杏的天然杂交^[6]。

洪平杏 (*A. hongpingensis* T. T. Yü & C. L. Li) 是杏属的一个狭域分布种, 目前能够确认的分布地只有湖北神农架红坪镇。根据笔者和当地林业部门的调查结果, 其野生分布母树只有 8 棵, 均长在居民居住点, 且都独立分布; 生长状况良好, 每年可正常开花、结实, 周围可见少量实生苗。根据 IUCN 红色名录评估标准, 洪平杏应定为 CR (极危) 等级。洪平杏一年生枝浅褐色至红褐色, 核椭圆形, 两侧扁平, 这些均与杏相似; 又据其叶两面毛被及果梗长达 7~10 mm 等情况均不同于杏属其他种。同时, 洪平杏叶椭圆形至椭圆状卵形似梅, 且具蜂窝状孔穴的核, 这都是梅的典型特征, 故《中国植物志》^[7] 记述洪平杏可能是杏和梅的天然杂交种。

陈俊愉和包满珠^[8]结合植物学分类和园艺学分类, 认为洪平杏小枝呈古铜色似杏梅, 叶背面具毛似毛梅 (*A. mume* var. *goethartiana* Koehne), 加之核表面具蜂窝状小孔, 故其属于杏梅系 (即洪平杏介乎杏和梅之间), 但与梅关系更近。通过对川、滇、藏地区的野梅调查和数量分类及同工酶测定研究, 包满珠^[9]也阐述了洪平杏与梅有较近亲缘关系的结论。王家琮^[10]通过对杏属形态学

及基于 *ITS* 和 *trnL-F* 的系统发育分析, 支持了洪平杏介乎杏与梅之间的提议。而王家琮等^[11]通过对杏属植物叶和果实的 30 个形态特征的研究发现, 在欧氏距离 6.28 处, 洪平杏可自成一支, 支持将洪平杏作为独立种处理。刘志娥等^[12]通过对包括梅、杏、杏梅等 6 种杏属植物的核基因与叶绿体基因序列进行系统发育分析, 不支持将洪平杏定为杏和梅的天然杂交种的观点, 并推测洪平杏应是一独立物种。

花粉粒具有独特的生物学特性, 蕴含着大量的遗传信息, 受环境影响较小并表现出较强的遗传保守性。因此, 花粉类型、大小、表面纹饰及萌发孔数等可为分类学、系统学等研究提供重要的依据^[13-15], 如悬钩子属 (*Rubus*) 花粉特征在本属物种分类中具有较好的辅助作用^[16, 17]。杏属花粉亚显微结构的研究也显示, 其花粉形态在本属种间分类和鉴定上也具有重要的参考价值^[18-20]。目前, 尚未有对洪平杏孢粉学的相关研究。

综上, 《中国植物志》^[7] 记述洪平杏可能是梅与杏的天然杂交种, 杏梅也是梅与杏的天然杂交种; 有学者依据宏观形态特征认为其应为梅的一个变种^[9]; 也有学者认为从形态上其与梅关系更近, 但为杏属的一个独立种^[11]。目前, 对洪平杏与近缘种的分类关系依然存在争议。在我们前期的研究中发现, 基于核基因和叶绿体基因序列分别构建的系统发育树均显示, 洪平杏的成株及其全部实生苗个体单独聚为一支, 且具有较高的支持率 (分别为 99/79、71/81), 支持洪平杏是一个独立的种^[12]。本研究通过直接观察和电子显微镜观察, 对洪平杏及近缘种的叶、花、果、果核的宏观形态, 以及叶表皮、花粉的微形态进行系统比较, 结合形态学、孢粉学等分析进一步探讨洪平杏与近缘种之间的物种关系, 旨在为该属内种间关系的确定及洪平杏的物种保护提供科学依据。

1 材料与方 法

本研究以洪平杏、杏、梅和杏梅为研究对象。洪平杏采自湖北神农架红坪镇，梅分别采自武汉大学校园、陕西杨陵，杏梅采自武汉东湖梅园，杏采自神农架红坪镇和陕西杨陵。材料标本均存放于武汉大学植物标本馆（WH，1933）。基于野外调查，根据杏属相关研究^[11]及《中国植物志》^[7]对杏属分类中性状的描述，我们选取了杏属 4 种植物的 21 个定量性状（分别是叶长、叶宽、叶柄长、叶长/叶宽、叶柄长/叶长、花冠直径、花梗长、花瓣长、花瓣宽、萼片长、萼片宽、果长、果宽、果厚、果长/果宽、果宽/果厚、核长、核宽、核厚、核长/核宽、核宽/核厚）和 15 个定性性状（表 1）。花粉、叶片采集后用 FAA 固定保存并用于电子显微镜扫描。采样时选取 5 棵生长、发育正常的植株，对叶、花、果进行随机采样，每棵采集 4 个样本。其中，所采叶片均为发育完全的叶。

电镜扫描时，取部分叶片（或花药），用缓冲液 PBS（0.1 mol/L，pH = 7.0）漂洗样品，每次 15 min，共 3 次。用 30%、50%、70% 浓度酒精依次分别脱水 15 min，最后置于 70% 的酒精中室温过夜；扫描前，再用 85%、95%、100%、100% 浓度酒精依次脱水 15 min，乙酸异戊酯漂洗 2 次，每次 15 min。CO₂ 临界点干燥后，将干燥好的叶和花药贴在有导电胶的台子上，并用 IB-5 离子溅射仪（EIKO）喷金处理，最后在 VEGA-3-LMU（TESCAN）扫描电镜下观察记录并拍照。定量性状通过直尺、游标卡尺测量，或对电镜显微图片通过 Image J（NIH）软件进行测量，每个性状的样本量为 20 个。基于 4 种杏属植物的 36 个性状数据作为分析样本，进行主成分分析，并使用 PAM（Partitioning Around Medoid）聚类 and UPGMA（Unweighted Pair-Group method with Arithmetic means）聚类方法对性状数据进行聚类。物种间性状的差异显著性分析通过单因素方差分析完成（One-Way ANOVA，SPSS 20.0）。

表 1 洪平杏及其近缘种定性性状及其赋值
Table 1 Selected characters and values for *Armeniaca hongpingensis* and related species

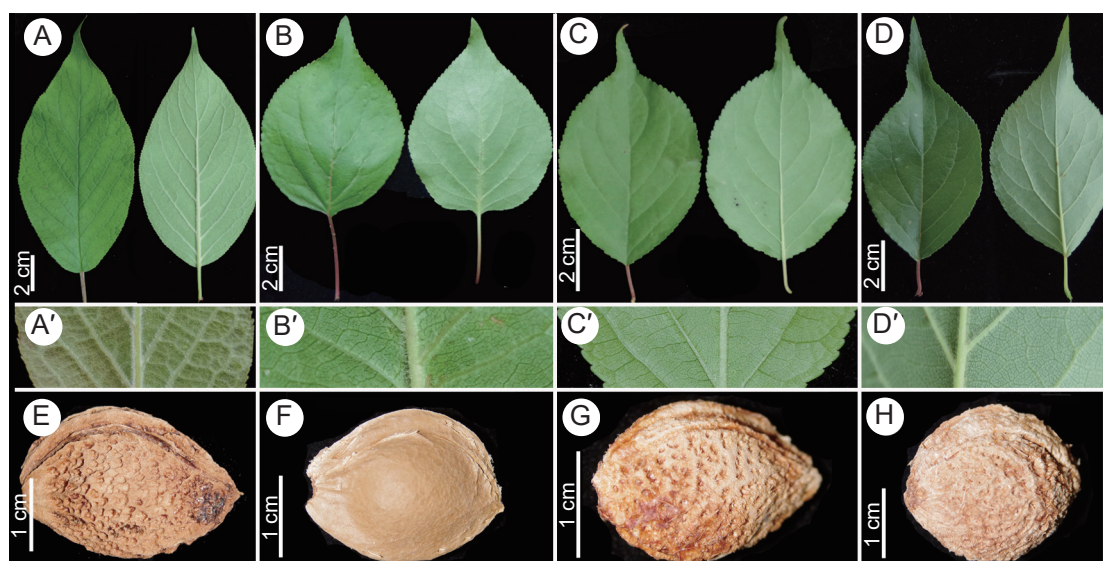
性状 Characters		性状分类及赋值 Classification and values of characters		
一年生枝颜色	浅绿色—0	红褐色—1	紫红色—2	深紫色—3
一年生枝被毛	无—0	有一—1		
叶形	宽卵圆形—0	椭圆到椭圆状卵形—1	卵圆形—2	
叶尖	短渐尖至急尖—0	长渐尖至尾尖—1	尾尖—2	
叶基	宽楔形至圆形—0	圆形至近心形—1		
叶缘	细锐锯齿—0	圆钝锯齿—1		
叶柄腺体	无—0	有一—1		
叶片正面被毛	无—0	有一—1		
叶片背面被毛	无—0	有（密被浅黄褐色柔毛）—1		
叶脉被毛	无或具短柔毛—0	密被浅黄褐色柔毛—1		
果实被毛	微被短柔毛—0	密被浅黄褐色柔毛—1		
核形	卵圆形—0	圆形—1		
核顶端	圆钝—0	小钝尖—1	急尖—2	
核表面	光滑或稍粗糙—0	蜂窝状孔穴—1		
核腹面	龙骨状棱—0	纵沟—1		

2 结果与分析

2.1 宏观性状及聚类分析

从一年生枝的颜色看，洪平杏与杏均为红褐色，梅为绿色，杏梅为深紫色；就被毛情况而言，仅洪平杏的一年生枝被毛，其余 3 个种均光滑、

无毛。从叶的性状看，洪平杏与梅、杏梅、杏最大的区别在于叶正反两面均被毛，洪平杏叶正面疏生短柔毛，背面密被浅黄褐色长柔毛，梅、杏梅、杏仅幼叶有毛，老叶无毛或仅下面叶脉间微被短柔毛（图 1：A~D'）。从果核的性状看，洪平杏、杏、梅的核形为卵圆形，杏梅为圆形。洪平



A、A'、E：洪平杏 (*Armeniaca hongpingensis*)；B、B'、F：杏 (*A. armeniaca*)；C、C'、G：梅 (*A. mume*)；D、D'、H：杏梅 (*A. mume* var. *bungo*)。

图 1 洪平杏及其近缘种叶及果核形态特征
Fig. 1 Morphological characters of leaves and kernels

杏、梅、杏梅核表面具蜂窝状孔穴，杏光滑或稍粗糙；洪平杏、梅、杏梅核腹面具纵沟，杏具龙骨状棱（图 1：E~H）。洪平杏的果核最长，与梅、杏梅、杏都具显著性差异（ $P<0.05$ ）。就核宽而言，洪平杏的核宽明显大于梅。杏梅的核最宽，洪平杏次之，梅较小，杏最小。21 个数性状中，洪平杏有 17 个性状（81%）与梅、杏具有显著差异，有 15 个（71%）性状与杏梅有显著差异（图 1：E~H，表 2）。

基于 36 个形态学性状，通过 PAM 聚类分析很容易将 4 种杏属植物分开，说明物种之间具有明显的区分特征。在 UPGMA 聚类图中，在欧氏距离 8 时，80 株样本也可明显分为 4 支，其结果与 PAM 聚类分析的结果相一致（图 2）。根据主成分分析结果可知（附表 1¹⁾），前两个主成分累计贡献率为 61%，前 3 个主成分累计贡献率为 86%。第 1 主成分中，一年生枝被毛、叶正反面被毛、叶脉被毛以及果实被毛的绝对权重均较高（99%），说明这些性状是 4 种杏属植物分类的主要性状。第 2 主成分中，叶形指标（叶形、叶尖、叶基）和核表面特征的绝对权重值较高（93%~97%）；在第 3 主成分中，一年生枝颜色和果核宽的绝对权重值也较高，分别是 91% 和 89%，说明

这些性状在分类中也有较大的作用。

2.2 叶微形态比较

本研究中杏属 4 种植物的叶均具表皮毛，柔毛基部膨大，顶端延伸，直立或弯曲，毛被的分布及密度在物种之间具有差异。洪平杏上下表皮均被毛，上表皮多为短柔毛，且集中分布在叶脉上；下表皮密被长柔毛，且叶片和叶柄均有分布。梅、杏梅、杏叶正面无毛，叶背仅叶脉处分布有少数柔毛，且密度远小于洪平杏（图 1：A~D'；图 3：A~D）。

洪平杏、杏、梅、杏梅叶近轴面表皮细胞表面均呈不规则形，细胞排列不整齐。与其他种相比，洪平杏的表皮细胞最小（ $(39.41\pm5.41)\mu\text{m}\times(25.51\pm3.38)\mu\text{m}$ ）。4 种植物叶上表皮细胞均具条纹状角质增厚，在排列方向与数量上有明显差异（图 3：I~L）。与其余种相比，洪平杏细胞表面条纹常弯曲、交叠，无固定走向。整体看洪平杏、杏梅、杏条纹数少而粗，梅的条纹数多而细。洪平杏表皮细胞条纹数与梅、杏梅、杏有显著差异（表 3）。相比近轴面，叶远轴面表皮细胞未见条纹状角质增厚，表面较光滑。4 种植物的气孔都集中分布在叶的远轴面，孔器形状为椭圆形，形态较为相似，相较其他种，洪平杏气孔较小。

1) 如需查阅附表内容请登录《植物科学学报》网站（<http://www.plantscience.cn>）查看本期文章。

表 2 洪平杏、梅、杏梅及杏的数量性状
Table 2 Morphological quantitative characters of *Armeniaca hongpingensis*, *A. mume*, *A. mume* var. *bungo*, and *A. vulgaris* (mean±SD)

性状 Characters / mm	洪平杏 <i>A. hongpingensis</i>	杏 <i>A. vulgaris</i>	梅 <i>A. mume</i>	杏梅 <i>A. mume</i> var. <i>bungo</i>
叶长	121.22±21.04a	64.49±11.52d	79.22±8.71c	108.86±6.22b
叶宽	57.34±11.37a	50.12±8.49b	41.52±4.63c	61.12±4.94a
叶柄长	17.15±1.74c	24.73±4.92a	11.14±1.58d	18.67±2.18b
叶长/宽	2.13±0.15a	1.29±0.10d	1.91±0.16b	1.79±0.12c
叶柄长/叶长	0.15±0.03c	0.39±0.06a	0.14±0.02d	0.17±0.02b
花冠直径	35.61±2.48a	25.95±1.20c	24.14±0.87d	31.46±2.21b
花梗长	4.19±0.72a	1.33±0.25d	3.47±0.39b	2.70±0.23c
花瓣长	19.09±1.18a	13.00±0.70c	12.14±1.06d	13.89±1.00b
花瓣宽	14.99±1.57a	12.23±0.94b	10.50±1.10c	14.58±1.11a
萼片长	5.11±0.40a	5.05±0.43a	4.43±0.32b	5.07±0.32a
萼片宽	3.55±0.31c	4.53±0.42a	3.73±0.29bc	3.84±0.33b
果长	33.52±1.71c	34.18±3.32a	33.9±1.64b	29.89±1.64c
果宽	33.52±1.70b	35.28±1.96a	28.1±2.13c	35.88±3.76a
果厚	30.55±1.53b	35.2±2.04a	26.5±1.65c	32.10±4.13b
果长宽比	1.09±0.04a	0.096±0.03c	1.04±0.05b	0.99±0.06c
果宽厚比	1.10±0.04a	1.00±0.04c	1.06±0.04b	1.12±0.06a
核长	25.12±1.66a	20.66±0.83c	20.85±2.16c	23.36±1.88b
核宽	17.36±1.19b	16.25±0.58c	14.22±1.32d	19.6±1.55a
核厚	10.27±0.68c	9.52±0.4d	11.23±0.73b	15.09±1.15a
核长宽比	1.45±0.10a	1.27±0.03b	1.48±0.18a	1.19±0.05c
核宽厚比	1.69±0.09a	1.71±0.05a	1.26±0.07b	1.30±0.04b

注：同行不同字母代表差异显著 ($P<0.05$)。下同。
Note: Different letters on same line represent significant differences ($P<0.05$). Same below.

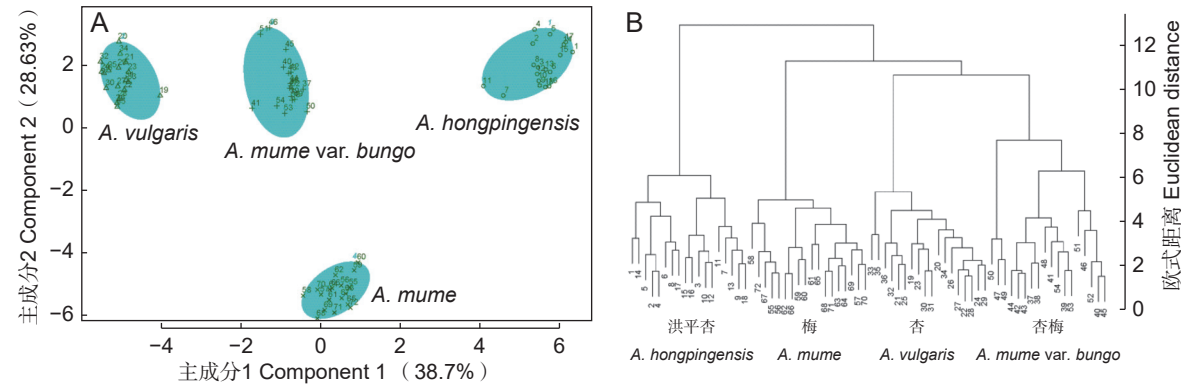


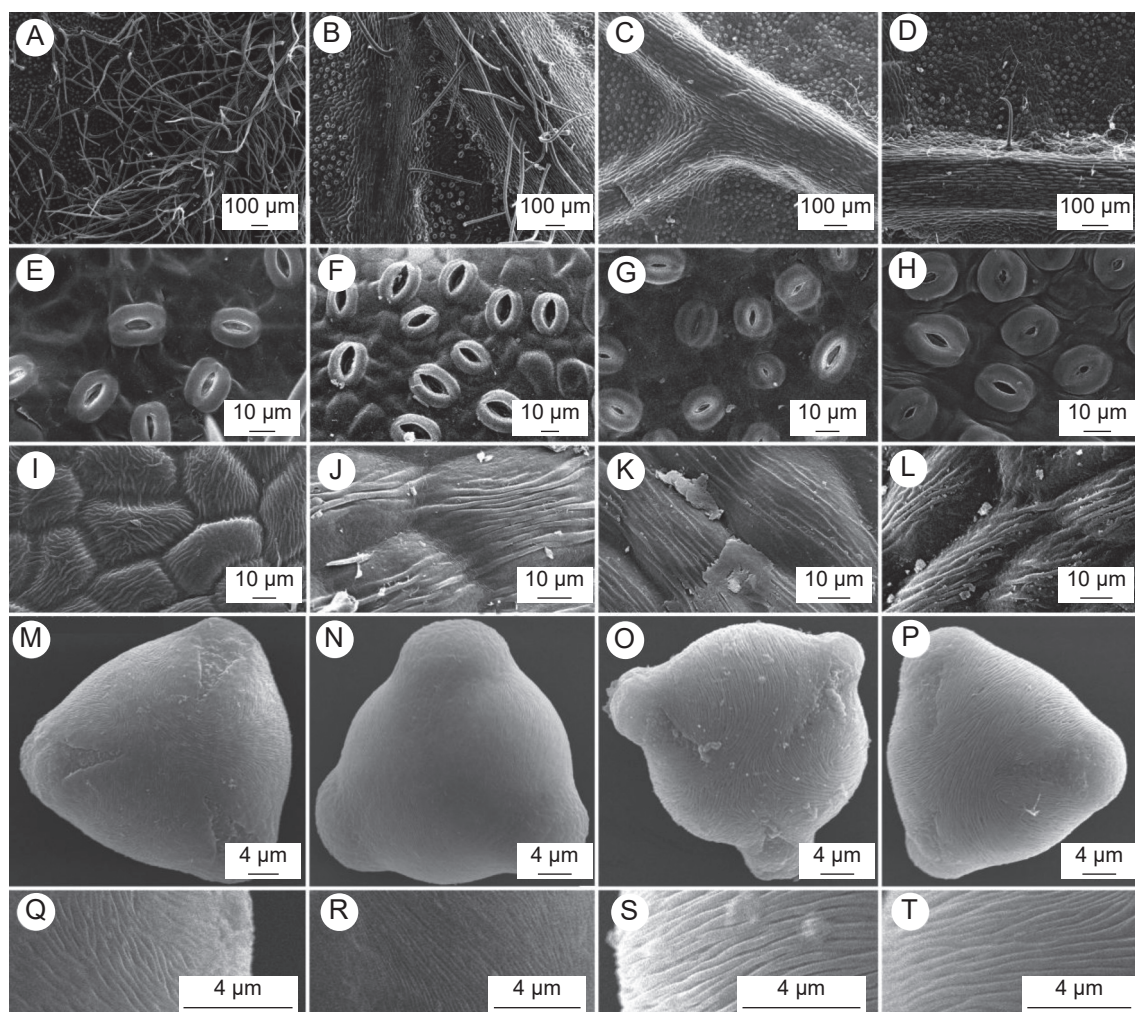
图 2 洪平杏及近缘种的 PAM 和 UPGMA 聚类分析
Fig. 2 PAM and UPGMA cluster analysis of *Armeniaca hongpingensis* and related species

远轴面气孔密度为梅和杏梅较大，洪平杏次之，杏最低（表 3）。

2.3 花粉微形态比较

4 种杏属植物的花粉均以单粒形式存在，等极，辐射对称，具三孔萌发沟，极面观为钝三角形，

赤道面观为扁圆形。依据 Erdtman^[21] 对花粉形状的划分，4 种杏属植物的花粉为长球形（P/E 值处于 1.33~2.00）。杏、梅、杏梅的花粉表面纹饰均为条纹状，但洪平杏的表面纹饰为间断条纹，每条长度短且不连续。另外，洪平杏花粉表面除间断



A、E、I、M、Q：洪平杏 (*Armeniaca hongpingensis*)；B、F、J、N、R：杏 (*A. vulgaris*)；C、G、K、O、S：梅 (*A. mume*)；D、H、L、P、T：杏梅 (*A. mume* var. *bungo*)。

图 3 叶背表皮毛 (A~D)、气孔 (E~H)、叶正面表皮细胞 (I~L) 及花粉 (M~T) 电镜扫描图

Fig. 3 Morphological characters of trichome (A~D), stomata (E~H) on leaf abaxial surface, epidermal cell on leaf adaxial surface (I~L), and pollen (M~T)

表 3 杏属 4 种植物的叶表面气孔及条纹数量特征

Table 3 Stomata and stripe quantitative characters on leaf abaxial surface of four *Armeniaca* species

性状 Characters	洪平杏 <i>A. hongpingensis</i>	杏 <i>A. vulgaris</i>	梅 <i>A. mume</i>	杏梅 <i>A. mume</i> var. <i>bungo</i>
气孔长 / μm	20.96 \pm 2.02a	28.00 \pm 2.47b	20.92 \pm 2.03a	20.67 \pm 1.11a
气孔宽 / μm	15.82 \pm 1.04a	22.15 \pm 2.21c	17.06 \pm 1.41b	17.10 \pm 1.32b
气孔密度 / ind/mm ²	549.25 \pm 114.02a	361.00 \pm 93.45c	809.63 \pm 159.25b	809.25 \pm 88.73b
条纹数	11.18 \pm 2.19a	8.61 \pm 2.40c	18.39 \pm 5.30b	9.32 \pm 2.30c
条纹宽 / μm	0.84 \pm 0.13a	1.29 \pm 0.16c	0.67 \pm 0.13b	0.87 \pm 0.12a

纹饰外，也具不明显穿孔。以条纹粗细和形态看，杏梅和梅最为接近，洪平杏次之，杏的条纹最细 (图 3、表 4)。

4 个种的花粉大小存在差异。依 Erdtman^[22] 对花粉大小的分类标准，即以花粉的最长轴划分，4

个种花粉粒的极轴长为最长轴，长度在 30 μm 左右，故大小为中等。花粉大小为：杏>洪平杏>杏梅>梅。洪平杏的极轴长与杏梅、杏相似，比梅长；洪平杏的赤道轴长显著长于梅、杏梅，而其洪平杏的 P/E 值最小 (表 4)。

表 4 杏属 4 种植物的花粉形态、大小及表面条纹比较
Table 4 Comparison of pollen morphology, size, and stripes among four species of *Armeniaca*

性状 Characters	洪平杏 <i>A. hongpingensis</i>	杏 <i>A. vulgaris</i>	梅 <i>A. mume</i>	杏梅 <i>A. mume</i> var. <i>bungo</i>
花粉形态	长球形	长球形	长球形	长球形
对称性与极性	等级辐射对称	等级辐射对称	等级辐射对称	等级辐射对称
外壁纹饰	间断粗条纹，走向不规则	细条纹，走向规则	粗条纹，走向规则	粗条纹，走向略不规则
极轴长 (P) / μm	33.08 \pm 1.62a	33.61 \pm 1.75a	31.18 \pm 1.13b	32.54 \pm 1.47ab
赤道轴长 (E) / μm	24.59 \pm 0.76a	23.21 \pm 1.50c	20.50 \pm 1.56b	23.00 \pm 1.34c
P/E	1.35 \pm 0.09a	1.45 \pm 0.13bc	1.53 \pm 0.12b	1.42 \pm 0.12ac
条纹宽 / μm	0.34 \pm 0.07a	0.16 \pm 0.03b	0.35 \pm 0.04a	0.34 \pm 0.04a

3 讨论

3.1 洪平杏区别于梅、杏的宏观形态学证据

通过洪平杏、杏、梅、杏梅的形态学性状，洪平杏可明显区别于其余 3 种。洪平杏一年生枝被毛、叶正反两面均被毛且下面密被浅黄褐色长柔毛，果实密被黄褐色长柔毛，这些特征梅、杏、杏梅均无。其中叶的特征是它们之间最明显的区分点之一，这与王家琼等^[11]及 Yilmaz 和 Gurcan^[23]提出的叶的特征是杏属分类的一个重要依据的观点相吻合。洪平杏仅在少数形态特征上与梅、杏具有相似性，如核面具蜂窝状孔穴似梅，一年生枝红褐色似杏。

在 21 个数量性状中，洪平杏有 17 个性状（81%）与梅、杏具有显著差异，有 15 个（71%）性状与杏梅有显著差异（图 1：E~H，表 2），且有些数量性状远大于梅和杏。王家琼等^[11]认为叶片下表面被毛情况、叶形、果核形状、果核宽等可作为杏属植物分类的主要性状。从叶的数量性状看，洪平杏的叶长、叶宽、叶长/宽最大，并远大于梅、杏；叶柄长、叶柄长/叶长远大于梅而小于杏。从果核长和宽看，与梅和杏相比，洪平杏都是是最长的（ $P<0.05$ ）。主成分分析结果也证明叶形、果核形状以及叶和果实的被毛情况在 4 种杏属植物区分中有重要的作用。依据质量性状和数量性状的 PAM 聚类 UPGMA 聚类分析中，4 种杏属植物可以清晰地分为 4 组，并没有出现洪平杏与杏或梅的聚类混合组。因此，我们认为洪平杏是区别于梅和杏的一个独立种，而非二者的杂交种。

依据 PAM 或 UPGMA 聚类结果发现，杏梅和

杏、梅并没有任何的交集，这可能与物种形成过程中形态的变异有关。我们之前的研究也表明，杏梅在属内的位置并不固定。在核基因 *SBEI* 和 *ITS* 构建的系统树中，有一分支和梅呈平行支，而另外一支却和洪平杏较近，且和东北杏（*A. mandshurica* (Maxim.) Skvortsov）、藏杏（*A. holosericea* (Batalin) Kostina）呈平行支；以叶绿体片段 *matK* 和 *ycf1b* 构建的系统树中，杏梅和东北杏、杏呈平行支，和洪平杏表现出较近的亲缘关系。基于 *ITS* 构建的贝叶斯树中，杏梅大部分植株和梅构成一支^[12]。因此，我们认为将杏梅归为梅的变种而非杏、梅的杂交种较为合适。

3.2 洪平杏区别于梅、杏的叶微形态证据

叶表皮的微形态受环境的影响较小且具有一定的遗传特性^[24]；它们在不同类群中具有多样性，但在一个物种内却相对稳定，因此，叶的微形态常用于分类学的相关研究^[25, 26]。如在簕竹族中，近轴面叶表皮气孔器周围的乳突形态和分布模式在种和属的水平上具有重要的分类学意义^[27, 28]。在樟属（*Cinnamomum*）中，不同的叶上表皮细胞类型验证了本属分子系统发育研究的结果^[29]。

本研究结果显示，叶表皮毛被分布状况及密度，洪平杏明显区别于梅、杏、杏梅。在远轴面表皮细胞表面条纹数目、宽度，洪平杏与梅、杏都具有显著差异；对于细胞条纹数，杏梅与杏较为接近。因此，从叶表皮微形态上看，洪平杏与梅、杏的区别非常明显，可作为杏属种间区分的一个微形态证据。叶微形态在蔷薇科的珍珠梅族^[30]、仙女木亚科^[31]、蔷薇亚科^[32]的分类中已有应用，但针对杏属的叶微形态分类研究依然非常缺乏。

3.3 洪平杏区别于梅、杏的孢粉学证据

花粉的形态特征主要包括花粉的形状、大小、

萌发孔、极性、花粉外壁纹饰及附属物等^[21]。花粉特征相对稳定, 不易受环境的影响, 常作为物种分类和鉴定的依据。4种杏属植物均具有3条萌发沟, 属 $N_3P_4C_5$ 型花粉, 这与刘有春等^[33]和韩雪平等^[34]的研究结果相一致。洪平杏、杏、梅、杏梅的花粉在形状、对称性方面均较为相似, 体现了属的共同特征, 同时在花粉的大小、P/E值和外部纹饰上具有一定的差异, 表现出了花粉的种间差异性。

董英山和郝瑞^[35]、廖明康等^[18]、杨会侠^[19]、Arzani等^[20]对杏属植物的花粉研究结果表明, 杏属植物花粉形态、大小存在差异, 可以作为种间分类的依据。梅、杏梅种花粉表面纹饰较为相似, 这与杏梅是梅的变种的关系相吻合^[6]。与之相比, 洪平杏花粉纹饰并不是十分明显, 且表现更为复杂化(纹饰+穿孔)。杏的花粉表面纹饰, 线条最细且浅。根据Walker^[13]的研究, 花粉外壁由无穿孔覆盖向有穿孔覆盖和半覆盖层、无覆盖层演化, 外壁纹饰由光滑向复杂进化。根据纹饰差异情况, 判断梅、杏梅较为进化, 洪平杏次之, 杏最为原始。

4 结论

通过对洪平杏、杏、梅和杏梅的21个定量性状和15个定性性状数据进行PAM聚类和UPGMA聚类, 结果显示, 4种杏属植物可清晰地分开, 说明物种之间具有明显的区分特征。主成分分析发现一年生枝的颜色、被毛情况, 叶被毛及果实被毛, 叶形指标(叶形、叶尖、叶基)和核表面特征在洪平杏与近缘种的分类中有重要的作用。孢粉学研究发现, 洪平杏花粉表面纹饰为间断条纹状, 且有不明显穿孔, 这与近缘种有明显的区别。洪平杏叶上表皮细胞表面条纹常弯曲、交叠, 无固定走向。根据聚类分析结果和微形态特征证据, 支持将洪平杏作为区别于梅和杏的一个独立种的处理。

参考文献:

- [1] Whitney KD, Ahern JR, Campbell LG, Albert LP, King MS. Patterns of hybridization in plants[J]. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 2010, 12(3): 175–182.
- [2] Lu LD, Bruce B. *Armeniaca* Scopoli[M]//Wu ZY, Raven PH, Hong DY, eds. *Flora of China*: Vol. 9. Beijing: Science Press, 2003: 396–401.
- [3] Mehlenbacher SA, Cociu V, Hough FL. Apricots (*Prunus*) [J]. *Genet Resour Temper Fruit Nut Crops*, 1991, 290: 65–110.
- [4] Byrne DH. Isozyme phenotypes support the interspecific hybrid origin of *Prunus xdasycarpa* Ehrh[J]. *Fruit Var J*, 1993, 47(3): 143–145.
- [5] Li M, Zhao Z, Miao XJ. Genetic diversity and relationships of apricot cultivars in North China revealed by ISSR and SRAP markers[J]. *Sci Hortic*, 2014, 173: 20–28.
- [6] Shimada T, Haji T, Yamaguchi M, Takeda T, Nomura K, Yoshida M. Classification of Mume (*Prunus mume* Sieb. et Zucc.) by RAPD assay[J]. *J Japan Soc Hort Sci*, 1994, 63(3): 543–551.
- [7] 中国科学院植物志编辑委员会. 中国植物志: 第38卷[M]. 北京: 科学出版社, 1986: 24–33.
- [8] 陈俊愉, 包满珠. 中国梅 (*Prunus mume*) 的植物学分类与园艺学分类[J]. *浙江林学院学报*, 1992, 9(2): 119–132.
- [9] 包满珠. 我国川、滇、藏部分地区野梅种质资源及梅的系统学研究[D]. 北京: 北京林业大学, 1991: 1–10.
- [10] 王家琼. 中国杏属植物花粉形态研究、分布及其亲缘关系研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2010: 17–28.
- [11] 王家琼, 吴保欢, 崔大方, 羊海军, 黄峥, 齐安民. 基于30个形态性状的中国杏属 (*Armeniaca* Scop.) 植物分类学研究[J]. *植物资源与环境学报*, 2016, 25(3): 103–111.
- [12] 刘志娥, 王春晖, 刘玮琦, 汪小凡. 基于核基因和叶绿体基因序列的杏属系统发育分析——探讨洪平杏的起源和亲缘关系[J]. *植物科学学报*, 2018, 36(5): 633–641.
- [13] Walker JW. Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms[J]. *Am J Bot*, 1974, 61(8): 891–902.
- [14] Salmaki Y, Jamzad Z, Zarre S, Bräuchler C. Pollen morphology of *Stachys* (Lamiaceae) in Iran and its systematic implication[J]. *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants*, 2008, 203(8): 627–639.
- [15] Song JH, Moon HK, Hong SP. Pollen morphology of the tribe Sorbarieae (Rosaceae) [J]. *Plant Syst Evol*, 2016,

- 302(7): 853–869.
- [16] Lechowicz K, Wrońska-Pilarek D, Bocianowski J, Maliński T. Pollen morphology of Polish species from the genus *Rubus* L. (Rosaceae) and its systematic importance[J]. *PLoS One*, 2020, 15(5): e0221607.
- [17] Xiong XH, Zhou XM, Li M, Xu B, Deng HN, et al. Pollen morphology in *Rubus* (Rosaceae) and its taxonomic implications[J]. *Plant Syst Evol*, 2019, 305(8): 705–716.
- [18] 廖明康, 张平, 郭丽霞, 车凤斌. 新疆杏属植物花粉形态的观察[J]. 西北农业学报, 1994, 3(4): 13–16.
- Liao MK, Zhang P, Guo LX, Che FB. An observation of Xinjiang apricot pollen morphology[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 1994, 3(4): 13–16.
- [19] 杨会侠. 中国杏属植物花粉形态研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2000: 6–21.
- [20] Arzani K, Nejatian MA, Karimzadeh G. Apricot (*Prunus armeniaca*) pollen morphological characterisation through scanning electron microscopy, using multivariate analysis[J]. *N Z J Crop Hort Sci*, 2005, 33(4): 381–388.
- [21] Erdtman G. Handbook of Palynology: Morphology, Taxonomy, Ecology[M]. New York: Hafner, 1969: 1–486.
- [22] Erdtman G. Pollen Morphology and Plant Taxonomy: Angiosperms: Vol. 1[M]. Stockholm: Almqvist och Wiksell, 1952: 1–539.
- [23] Yilmaz KU, Gurcan K. Genetic diversity in apricot[M]// Caliskan M, ed. Genetic Diversity in Plants. Rijeka: In Tech, 2012: 297–301.
- [24] Hamzeh'ee B, Attar F, Assareh MH, Maassoumi AA, Kazempour S. Comparative micromorphological characteristics of lower surface of leaf epidermis and seed surface in two series of *Crataegus* L. (Rosaceae) and their taxonomical role[J]. *Iran J Bot*, 2016, 22(2): 125–137.
- [25] Attar F, Esfandani-Bozchaloyi S, Mirtadzadini M, Ullah F, Zaman W. Foliar and stem epidermal anatomy of the tribe Cynoglosseae (Boraginaceae) and their taxonomic significance[J]. *Microsc Res Tech*, 2019, 82(6): 786–802.
- [26] Ullah F, Ayaz A, Saqib S, Parmar G, Bahadur S, Zaman W. Taxonomic implication of leaf epidermal anatomy of selected taxa of Scrophulariaceae from Pakistan[J]. *Microsc Res Tech*, 2021, 84(3): 521–530.
- [27] Yang HQ, Wang H, Li DZ. Comparative morphology of the foliage leaf epidermis, with emphasis on papillae characters, in key taxa of woody bamboos of the Asian tropics (Poaceae: Bambusoideae) [J]. *Bot J Linn Soc*, 2008, 156(3): 411–423.
- [28] Zhang YX, Zeng CX, Li DZ. Scanning electron microscopy of the leaf epidermis in Arundinarieae (Poaceae: Bambusoideae): evolutionary implications of selected micromorphological features[J]. *Bot J Linn Soc*, 2014, 176(1): 46–65.
- [29] Geng Z, Liu B, Rohwer JG, Ferguson DK, Yang Y. Leaf epidermal micromorphology defining the clades in *Cinnamomum* (Lauraceae) [J]. *PhytoKeys*, 2021, 182: 125–148.
- [30] Song JH, Hong SP. Taxonomic significance of the leaf micromorphology in the tribe Sorbarieae (Spiraeoideae: Rosaceae) [J]. *Korean J Plant Taxon*, 2016, 46(2): 199–212.
- [31] Babosha A, Ryabchenko A, Kumachova T, Komarova G, Yatsenko I. Micromorphology of the leaf surface in some species of Dryadoideae (Rosaceae) [J]. *Micron*, 2023, 167: 103428.
- [32] Khadgi A, Weber CA. Morphological characterization of prickled and prickle-free *Rubus* using scanning electron microscopy[J]. *HortScience*, 2020, 55(5): 676–683.
- [33] 刘有春, 陈伟之, 刘威生, 刘宁, 张玉萍, 刘硕. 仁用杏起源演化的孢粉学研究[J]. 园艺学报, 2010, 37(9): 1377–1387.
- Liu YC, Chen WZ, Liu WS, Liu N, Zhang YP, Liu S. Palynological study on the origin and systematic evolution of kernel-using apricots[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2010, 37(9): 1377–1387.
- [34] 韩雪平, 薛晓敏, 王金政, 王贵平. 基于花粉微观特征的5个杏品种孢粉学研究[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(14): 124–127.
- Han XP, Xue XM, Wang JZ, Wang GP. Study on palynology of five apricot cultivars based on pollen microscopic characteristics[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2018, 46(14): 124–127.
- [35] 董英山, 郝瑞. 西伯利亚杏、普通杏及东北杏亲缘关系探讨[J]. 吉林农业大学学报, 1991, 13(1): 24–27.
- Dong YS, Hao R. Studies of the sibship of *Prunus sibirica* L., *Prunus armeniaca* L. and *Prunus mandshrica* Koehne[J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 1991, 13(1): 24–27.

(责任编辑: 周媛)