

玉叶金花属及其近缘属植物的叶脉序特征研究

张朵¹, 李进², 段婷婷^{1*}

(1. 广东海洋大学 滨海农业学院, 广东 湛江 524000; 2. 广东海洋大学 化学与环境学院, 广东 湛江 524000)

摘要: 玉叶金花属 (*Mussaenda* L.) 种间变异式样复杂, 属内杂交现象突出, 其分类一直备受争议, 为探索玉叶金花属及其近缘属裂果金花属 (*Schizomussaenda* Li)、假玉叶金花属 (*Pseudomussaenda* Wernham) 叶脉序特征在属间及种间分类学意义, 从而为其作为药用以及园林植物资源的鉴定、开发利用提供依据, 该研究采用洗净法制作叶脉标本, 观察了 22 种该类群的叶脉序特征, 基于叶脉序特征进行了聚类分析, 并编制了分种检索表。结果表明: (1) 玉叶金花属及其近缘属叶脉序特征具有一致性, 一级脉都为羽状脉, 间二级脉频度均为每个脉间区少于一条, 粗二级脉与中脉夹角均为锐角, 三级脉多为贯穿型, 脉间区排列均不规则。(2) 属间或属内种间有分类学价值的叶脉序特征为粗二级脉脉序类型、粗二级脉与中脉夹角、粗二级脉间距、粗二级脉与中脉连接方式、间二级脉及近缘二级脉的存在与否、三级脉贯穿类型、四级脉类型、游离端小脉分支情况、脉间区发育情况。(3) 聚类分析显示该类群聚为 12 支, 聚类分析中, 裂果金花属及假玉叶金花属嵌入玉叶金花属内, 显示了较近的亲缘关系。综上可知, 玉叶金花属及其近缘类群的叶脉序特征可以为其分类提供新的研究资料。

关键词: 茜草科, 玉叶金花族, 玉叶金花属, 叶脉序, 分类学, 聚类分析

中图分类号: Q944

文献标识码: A

Characteristics of leaf venation of *Mussaenda* and its relative genera

ZHANG Duo¹, LI Jin², DUAN Tingting^{1*}

(1. College of Coastal Agricultural Sciences, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524000, Guangdong, China; 2. College of Chemistry and Environmental Sciences, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524000, Guangdong, China)

Abstract: The classification of *Mussaenda* L. has been controversial due to the complex interspecific variation and hybridization within the genus, by exploring the variation patterns and taxonomical significance of the leaf venation characteristics between *Mussaenda* L. and its relative genera (*Schizomussaenda* Li and *Pseudomussaenda* Wernham.), it could be provide data for the identification and utilization when they were regarded as the medical and garden plant resources. The leaf venation characteristics of 22 species of this group were observed by using the cleaning method. The cluster analysis was carried out based on the characteristics of leaf venation, and a classification retrieval table of the species was compiled. The results were as follows: (1) The characteristics of the leaf venation of *Mussaenda* L. and its relative genera had consistency, which were mainly reflected on that the primary veins were all pinnate, the frequency of inter-secondary veins was less than one per areolation, the angle between the major secondary veins and the midvein was acute, the tertiary veins were mostly penetrating, and the arrangement of the

基金项目: 国家自然科学基金 (32000164); 广东海洋大学科研启动基金 (R17071)。

第一作者: 张朵(1996 -), 硕士研究生, 主要研究方向为植物分类学, (E-mail) 744338438@qq.com。

***通信作者:** 段婷婷, 博士, 副教授, 研究方向为植物分类与系统进化, (E-mail) duan_1257@126.com。

areolation were all irregular. (2) The characteristics of the leaf venation with taxonomic value among genera or species within genera included the type of major secondary vein venation, the angle between the major secondary vein and the midvein, the spacing between the major secondary vein and the midvein, the connection between the major secondary vein and the midvein, the existence of inter-secondary veins and intramarginal secondary veins, the penetration of intercostal tertiary veins, the type of quaternary veins, the branching of freely ending veinlets, and the development of areolation. (3) According to the cluster analysis, the 22 species were clustered into 12 branches, and *Schizomussaenda* and *Pseudomussaenda* were not clustered into one branch respectively, showing a relatively close genetic relationship. In conclusion, the leaf venation characteristics of *Mussaenda* and its related taxa can provide new information for the classification of the plants.

Key words: Rubiaceae, Isertieae, *Mussaenda*, leaf venation, taxonomy, cluster analysis

玉叶金花属 (*Mussaenda* L.) 隶属于茜草科 (Rubiaceae) 金鸡纳亚科 (Cinchonoideae) 玉叶金花族 (Isertieae), 分布于非洲和亚洲, 中国约 30 种, 分布于西南部至西藏、东部至台湾的热带、亚热带地区 (Alejandro et al., 2005; 郑艳, 2019)。玉叶金花属植物一般为缠绕藤本、灌木和小乔木, 主要特征是具有扩大的花瓣状萼裂片, 又称花叶, 果实为浆果。该属的近缘属裂果金花属 (*Schizomussaenda* Li) 和假玉叶金花属 (*Pseudomussaenda* Wernham) 也同样具有花叶, 然其果实为蒴果, 室背开裂而与玉叶金花属不同。玉叶金花属、裂果金花属以及假玉叶金花属因其独特美丽的花叶, 加之花期长, 是优良的园林花卉资源, 如红纸扇 (*Mussaenda erythrophylla* Schumach. & Thonn.)、粉纸扇 (*M. hybrida* ‘Alicia’)、白纸扇 (*M. philippica* A. Rich.)、*M. elegans* Schumach. & Thonn.、裂果金花 [*Schizomussaenda henryi* (Hutch.) X. F. Deng & D. X. Zhang]、假玉叶金花 (*Pseudomussaenda flava* Verdc.) 等。此外, 玉叶金花属部分种类是重要的药用植物资源, 如玉叶金花 (*Mussaenda pubescens* Ait.)、楠藤 (*M. erosa* Champ. ex Benth.) 等具有清热利湿、解毒消肿等功效 (林雀跃等, 2013), 藜花 (*M. shikokiana* Makio.) 的根能祛风、降气、化痰消炎止痛 (龚维等, 2015)。因此, 玉叶金花属及其近缘属, 具有重要的开发价值和广阔的应用前景。药材的种植以及园艺品种的开发, 都必须以准确的物种鉴定为基础, 然而玉叶金花属内及其近缘种的分类和进化关系长久以来存在争议 (Jayaweera, 1963, 1964; Li, 1943; Puff et al., 1993; Duan et al., 2018; 王博强等, 2022)。目前, 玉叶金花属及其近缘属的传统分类多依据叶形、花和果实等形态特征, 尤其是花部特征, 但在功能性雌雄异株的物种中, 功能雌株与功能雄株的花部特征有明显差异, 或者在没有花等情况下, 就难以通过上述特征进行准确的物种鉴定。

叶脉是叶片中输送水分和营养以及起着支撑作用的组织, 在植物生长发育过程中发挥重要作用, 在叶中彼此连通, 形成一个有规律的网状结构 (郑梦迪等, 2019)。叶脉研究起源于 20 世纪, 其稳定性对于植物分类以及植物化石研究具有重要的参考价值 (Kellner et al., 2012)。古植物学家研究叶片化石, 通过其叶片形状、主脉、二级脉和间二级脉、三级脉、叶缘末级脉序特征等鉴定古植物 (Silva et al., 2021)。叶脉序结构不仅在古植物研究中有重要价值, 同样也为现代植物分类研究提供重要的参考价值, 可以作为科、属以及种间的分类依据, 成功解决了不少的分类难题, 已在不同的植物类群中被运用, 如无患子科 (Sapindaceae) (曹丽敏等, 2014)、樟科 (Lauraceae) (De et al., 2021; Rodrigues et al., 2021)、小檗属 (*Berberis* L.) (王永和何顺志, 2015)、花楸属 (*Sorbus* L.) (田昌芬等, 2022)、李属 (*Prunus* L.) (黄文鑫等, 2019) 等。Lima 等 (2019) 对茜草科的叶脉序进行了研究, 发现脉序类型、二级脉间距及数量、三级脉及较高次脉可用于该科植物类群的划分, 但该研究并未涉及该科的大部分属物种。玉叶金花属, 作为茜草科重要的组成部分,

该属及其近缘属的叶脉序特征还未被报道，其在属间或属内种间的分类价值有待深入研究。本研究拟对国产玉叶金花属、裂果金花属和假玉叶金花属的叶脉序特征进行观察和比较，分析在玉叶金花属以及近缘属中叶脉序的特征及变异规律，探讨其在该类群中的分类学意义，以为玉叶金花属及其近缘属的分类提供更多的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料取自腊叶标本，或移栽植株。共选取玉叶金花属及其近缘属植物 22 种，每种取自 1~5 份相同或不同群体的植株，选取成熟、完整、特征稳定的叶片 3~5 枚（表 1）。

表 1 试验材料及凭证标本

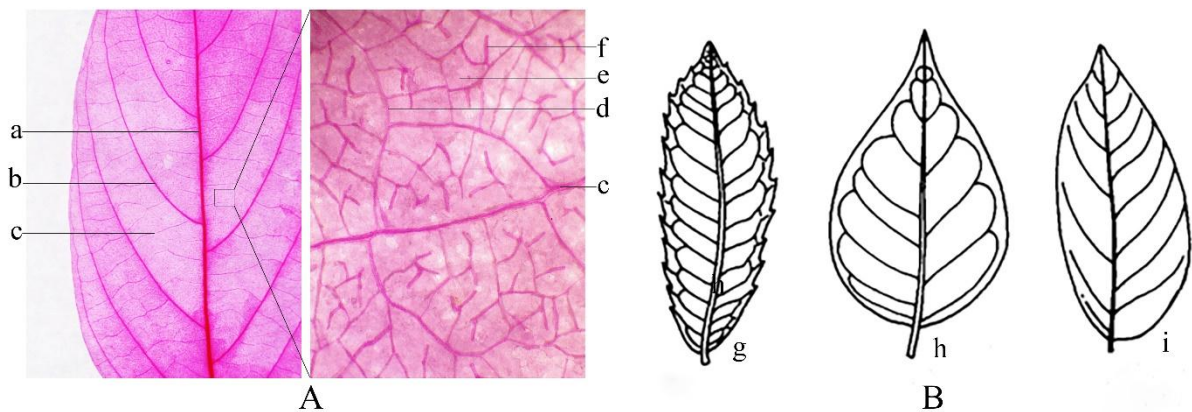
Table 1 Materials and voucher specimens

属 Genera	种 Species	采集地 Location	采集人 Collector	凭证标本 Voucher
玉叶金花属 <i>Mussaenda</i>	大叶玉叶金花 <i>M. macrophylla</i>	云南普洱市宁洱县 Ning'er County, Pu'er City, Yunnan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-84A
	大叶玉叶金花 <i>M. macrophylla</i>	云南普洱市宁洱县 Ning'er County, Pu'er City, Yunnan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-85A
	大叶玉叶金花 <i>M. macrophylla</i>	云南西双版纳傣族自治州景洪市 Jinghong City, Xishuangbanna, Yunnan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-119A
	多毛玉叶金花 <i>M. mollissima</i>	云南红河州绿春县 Luchun County, Honghe, Yunnan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-95
	多毛玉叶金花 <i>M. mollissima</i>	云南楚雄彝族自治州 Chuxiong, Yunnan	袁帅等 Yuan Shuai et al.	YS338
	多毛玉叶金花 <i>M. mollissima</i>	云南红河州绿春县 Luchun County, Honghe, Yunnan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-110
	多脉玉叶金花 <i>M. multinervis</i>	云南红河州绿春县 Luchun County, Honghe, Yunnan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-496
	椭圆玉叶金花 <i>M. elliptica</i>	四川达州市 Dachuan City, Sichuan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-401
	椭圆玉叶金花 <i>M. elliptica</i>	四川达州市 Dachuan City, Sichuan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-412
	椭圆玉叶金花 <i>M. elliptica</i>	四川达州市 Dachuan City, Sichuan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-419
	仁昌玉叶金花 <i>M. chingii</i>	广西百色市田林县 Tianlin County, Baise City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-210
	仁昌玉叶金花 <i>M. chingii</i>	广西百色市田林县 Tianlin County, Baise City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-212
	展枝玉叶金花 <i>M. divaricata</i>	云南文山自治州西畴县 Xichou County, Wenshan, Yunnan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-62A
	展枝玉叶金花 <i>M. divaricata</i>	四川峨眉山市峨眉山 Emei Mountain, Emeishan City, Sichuan	袁帅等 Yuan Shuai et al.	YS187
	红毛玉叶金花 <i>M. hossei</i>	云南普洱市 Pu'er City, Yunnan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-103A
	<i>Mussaenda</i> cf. <i>longipetala</i>	广西防城港市 Fangchenggang City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-005
	广西玉叶金花 <i>M. kwangsiensis</i>	广西防城港市 Fangchenggang City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-49A
	广西玉叶金花 <i>M. kwangsiensis</i>	广西崇左市 Chongzuo City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-21A
	广西玉叶金花 <i>M. kwangsiensis</i>	广西崇左市 Chongzuo City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-23A
	广西玉叶金花 <i>M. kwangsiensis</i>	广西东兴市 Dongxing City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-4A
	广东玉叶金花 <i>M. kwangtungensis</i>	广东惠州市象头山 Xiangtoushan, Huizhou City, Guangdong	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-655
	广东玉叶金花 <i>M. kwangtungensis</i>	广东惠州市象头山 Xiangtoushan, Huizhou City, Guangdong	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-662
	白花玉叶金花 <i>M. pubescens</i> var. <i>alba</i>	广西玉林市容县 Rong County, Yulin City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-52

属 Genera	种 Species	采集地 Location	采集人 Collector	凭证标本 Voucher
	白花玉叶金花 <i>M. pubescens</i> var. <i>alba</i>	广西东兴市 Dongxing City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-8
	粗毛玉叶金花 <i>M. hirsutula</i>	海南五指山市 Wuzhishan City, Hainan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-78
	<i>Mussaenda</i> cf. <i>divaricata</i>	广西崇左市龙州县	谢智等 Xie Zhi et al.	XZ2697
	单裂玉叶金花 <i>M. simpliciloba</i>	Longzhou County, Chongzuo City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-68A
	<i>Mussaenda</i> cf. <i>pubescens</i>	云南玉溪市 Yuxi City, Yunnan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-132A
	玉叶金花 <i>M. pubescens</i>	Longzhou County, Chongzuo City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-641
	玉叶金花 <i>M. pubescens</i>	华南植物园 South China Botanical Garden	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-642
	玉叶金花 <i>M. pubescens</i>	华南植物园 South China Botanical Garden	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-2
	玉叶金花 <i>M. pubescens</i>	广东茂名市 Maoming, Guangdong	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-75
	海南玉叶金花 <i>M. hainanensis</i>	海南乐东市 Ledong City, Hainan	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-15A
	楠藤 <i>M. erosa</i>	广东海洋大学 Guangdong Ocean University	张朵等 Zhang Duo et al.	DTT-35A
	<i>Mussaenda</i> cf. <i>hirsutula</i>	广西百色市那坡县 Napo County, Baise City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-26A
	尾裂玉叶金花 <i>M. caudatiloba</i>	广西崇左市 Chongzuo City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-128A
假玉叶金花属 <i>Pseudomussaenda</i>	假玉叶金花 <i>P. flava</i>	西双版纳植物园 Xishuangbanna Botanical Garden	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-129A
	假玉叶金花 <i>P. flava</i>	西双版纳植物园 Xishuangbanna Botanical Garden	段婷婷等 Duan Tingting et al.	DTT-17A
裂果金花属 <i>Schizomussaenda</i>	裂果金花 <i>S. henryi</i>	广西崇左市 Chongzuo City, Guangxi	段婷婷等 Duan Tingting et al.	
	裂果金花 <i>S. henryi</i>	华南植物园 South China Botanical Garden	段婷婷等 Duan Tingting et al.	

1.2 研究方法

叶脉制取方法参考 Ellis 等（2009）介绍的清净法。具体步骤如下：根据玉叶金花属植物种类的不同，将成熟叶片或腊叶标本置于质量体积分数 5%~10%NaOH 溶液中静置 10~40 h；待叶肉细胞离析后取出，用毛笔轻轻扫去叶表皮和叶肉组织；接着用 10% NaClO 进行漂洗，待叶脉颜色呈乳白色时取出，用流水冲洗漂洗液，流水清洗后用体积分数 50%、75%和 95%乙醇梯度脱水，再用番红染色 2 min。染色后用流水洗去染色液，然后用清水多次冲洗染色液，得到完整清晰的叶脉标本并封片。在光学显微镜（Nikon E200）下观察叶片最宽处区域、拍照。利用 Image J 软件进行叶脉夹角，间距的测量，取其平均值。叶脉描述术语参考 Ellis 等（2009）（图 1）和孙启高等（1997）介绍的相关术语，并对其进行赋值（表 2），赋值结果如表 3 所示。



A a. 一级脉（主脉）；b. 粗二级脉；c. 三级脉；d. 四级脉；e. 脉间区（网眼）；f. 游离端小脉（盲脉）。
B g. 半达缘脉；h. 简单弓形脉；i. 真曲脉。B 引自孙启高等，1997。
A a. Primary vein; b. Major secondary vein; c. Intercostal tertiary vein; d. Quaternary vein; e. Areolation; f. Freely ending veinlets. **B** g. Semicraspedodromous; h. Simple brochidodromous; i. Eucamptodromous. **B** from Sun et al., 1997.

图 1 叶脉序术语说明
Fig. 1 Terminology of leaf venation

表 2 叶脉性状描述及赋值
Table 2 Description and assignment of vein characters

编号 Number	叶脉 Vein	性状 Character	赋值 Assignment
A	粗二级脉 Major secondary vein	真曲脉 Eucamptodromous	1
		真曲脉顶端变弓形脉 Eucamptodromous becoming brochidodromous distally	2
		简单弓形脉 Simple brochidodromous	3
		半达缘脉 Semicraspedodromous	4
		半达缘-简单弓形脉 Semicraspedodromous -simple brochidocromous	5
		宽锐角 Wide acute angle	1
		中锐角 Medium acute angle	2
B	粗二级脉与中脉夹角 Major secondary angle to midvein	窄锐角 Narrow acute angle	3

编号 Number	叶脉 Vein	性状 Character	赋值 Assignment
C	粗二级脉间距 Major secondary spacing	Narrow acute angle 窄锐角-中锐角	4
		Narrow-medium acute angle 规则	1
		Regular 不规则	2
		Irregular 向基部渐减	3
		Decreasing proximally	
D	粗二级脉与中脉连接方式 Major secondary attachment to midvein	下延连接	1
		Decurrent 直伸连接	2
		Excurrent 直伸连接和弯曲连接	3
		Excurent and deflected 下延连接和直伸连接	4
		Decurrent and excurrent	
E	间二级脉 Intersecondary vein	有	1
		Present	
		无	2
F	三级脉 Intercostal tertiaries vein	Absent	
		对生贯穿	1
		Opposite percurrent 互生贯穿	2
		Alternate percurrent 混合贯穿	3
		Mixed percurrent 混合型	4
G	四级脉 Quaternary vein	Mixed 对生贯穿	1
		Opposite percurrent 互生贯穿	2
		Alternate percurrent 混合贯穿	3
		Mixed percurrent 不规则网状	4
		Irregular reticulated	
H	小脉分支 Freely ending veinlets branching	不分支	1
		Unbranched	
		0~1 次分支	2
		0~1 branch	
		0~2 次分支	3
I	脉间区发育 Areole development	0~2 branches	
		多次分支	4
		More branches	
		良	1
		Good	
J	近缘二级脉 Intramarginal secondary vein	中	2
		Moderate	
		差	3
		Poor	
		有	1
		Present	
		无	2
		Absent	

表 3 22 种玉叶金花属及近缘属植物叶脉序特征

Table 3 Leaf venation characteristics of *Mussaenda* and its closely related genera

种 Species	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
大叶玉叶金花 <i>Mussaenda macrophylla</i>	2	2	2	1	1	3	4	2	2	2
多毛玉叶金花 <i>M. mollissima</i>	1	2	3	1	1	3	4	3	2	1
多脉玉叶金花 <i>M. multinervis</i>	1	4	2	1	1	3	3	3	2	2
裂果金花 <i>Schizomussaenda henryi</i>	3	2	3	3	2	3	1	2	1	2
椭圆玉叶金花 <i>M. elliptica</i>	1	2	1	1	1	2	2	2	2	2
仁昌玉叶金花 <i>M. chingii</i>	1	2	3	1	2	3	4	2	2	1
展枝玉叶金花 <i>M. divaricata</i>	1	2	1	1	1	2	2	2	2	2
红毛玉叶金花 <i>M. hossei</i>	2	1	2	1	2	3	2	2	2	2
<i>Mussaenda</i> cf. <i>longipetala</i>	4	2	3	1	2	3	4	3	2	1
广西玉叶金花 <i>M. kwangsiensis</i>	2	2	3	1	2	3	3	2	3	2
广东玉叶金花 <i>M. kwangtungensis</i>	3	4	3	4	2	4	4	3	2	2
白花玉叶金花 <i>M. pubescens</i> var. <i>alba</i>	2	2	3	1	2	1	4	2	2	2
粗毛玉叶金花 <i>M. hirsutula</i>	1	4	3	3	1	3	4	2	1	1
假玉叶金花 <i>Pseudomussaenda flava</i>	3	3	3	2	2	1	2	4	2	2
<i>Mussaenda</i> cf. <i>divaricata</i>	3	2	3	1	1	2	3	3	2	2
单裂玉叶金花 <i>M. simpliciloba</i>	1	2	1	3	2	2	2	2	2	1
<i>Mussaenda</i> cf. <i>pubescens</i>	5	4	3	1	1	2	2	2	2	1
玉叶金花 <i>M. pubescens</i>	2	2	3	1	2	1	4	2	3	2
海南玉叶金花 <i>M. hainanensis</i>	2	2	3	1	2	3	4	2	2	2
楠藤 <i>M. erosa</i>	1	1	3	1	2	1	3	2	2	2
<i>Mussaenda</i> cf. <i>hirsutula</i>	1	2	3	1	1	3	2	1	1	2
尾裂玉叶金花 <i>M. caudatiloba</i>	2	2	2	1	2	1	3	3	3	2

注：A-J 对应表 2 中玉叶金花属叶脉序性状的编号。

Note: A-J corresponds to the numbering of leaf venation traits in table 2 for *Mussaenda*.

1.3 数据处理

根据以上叶脉序特征的赋值情况，利用 SPSS 27 将其矩阵数据标准化，然后进行聚类分析，并绘制聚类图。

2 结果与分析

2.1 玉叶金花属以及近缘属的叶脉序特征

玉叶金花属与其近缘属植物叶脉序特征有一定的共性：一级脉均为羽状脉，直行向上无其他分支，间二级脉频度均为每个脉间区少于一条，粗二级脉与中脉夹角均为锐角，三级脉多为贯穿型，脉间区排列均不规则，但也存在差异：二级脉脉序类型分为真曲脉、真曲脉顶端变弓形脉、简单弓形脉、半达缘脉、半达缘脉-简单弓形脉混合型，二级脉间三级脉、四级脉、脉间区和游离端小脉具有多样性（表 3）。

2.1.1 二级脉、细二级脉和间二级脉

由图 2 可知，二级脉脉序类型有真曲脉（多毛玉叶金花、仁昌玉叶金花、椭圆玉叶金花、展枝玉叶金花、粗毛玉叶金花、单裂玉叶金花、楠藤、*Mussaenda* cf. *hirsutula*），真曲脉顶端变弓形脉（大叶玉叶金花、红毛玉叶金花、广西玉叶金花、白花玉叶金花、玉叶金花、海南玉叶金花、尾裂玉叶金花），简单弓形脉（裂果金花、假玉叶金花、广东玉叶金花、*Mussaenda* cf. *divaricata*），半达缘脉（*Mussaenda* cf. *longipetala*），半达缘脉-简单弓形脉混合型（*Mussaenda* cf. *pubescens*）5 种类型。其中，*Mussaenda* cf. *hirsutula* 具有由粗二级脉上分支出来并向叶缘方向延伸的细二级脉且不达缘，基部一条二级脉达缘。具有间二级脉一条或多条，间二级脉多为简单型，少数为复合型（*Mussaenda* cf. *divaricata*）且频度均为每个脉间区少于一条，长度多短于下端相邻二级脉的一半，少数长度长于下端相邻二级脉的一半（多毛玉叶金花）。一部分存在近缘二级脉（多毛玉叶金花、仁昌玉叶金花、*Mussaenda* cf. *longipetala*、*Mussaenda* cf. *pubescens*、海南玉叶金花、

粗毛玉叶金花、单裂玉叶金花)和边缘二级脉(尾裂玉叶金花)。粗二级脉数量在10~20条之间。二级脉间距有规则、不规则、向基部渐减三种类型。粗二级脉与主脉夹角多为中锐角($45^{\circ}\sim 65^{\circ}$),少数为窄锐角(假玉叶金花)和宽锐角(红毛玉叶金花和楠藤),红毛玉叶金花、粗毛玉叶金花、*Mussaenda cf. pubescens* 夹角不一致,其余夹角均一致。粗二级脉与主脉连接方式多为下延连接,少数为直伸连接(假玉叶金花),直伸连接和弯曲连接(裂果金花、粗毛玉叶金花、单裂玉叶金花),下延连接-直伸连接(广东玉叶金花)。

2.1.2 二级脉间三级脉和较高级脉特征及脉间区发育情况

由图3可知,二级脉间三级脉多数为贯穿型,包括对生贯穿(白花玉叶金花、玉叶金花、楠藤、尾裂玉叶金花、假玉叶金花),互生贯穿(椭圆玉叶金花、展枝玉叶金花、单裂玉叶金花、*Mussaenda cf. pubescens*、*Mussaenda cf. divaricata*),混合贯穿(大叶玉叶金花、多毛玉叶金花、多脉玉叶金花、裂果金花、仁昌玉叶金花、红毛玉叶金花、广西玉叶金花、粗毛玉叶金花、海南玉叶金花、*Mussaenda cf. longipetala*、*Mussaenda cf. hirsutula*),其次为混合型(既有贯穿型也有网状:广东玉叶金花)。中脉上三级脉向轴端垂直中脉、成锐角、钝角、锐角-直角,离轴端均平行于二级脉间三级脉。另外,多脉玉叶金花叶外缘三级脉在近叶缘处分支并连接成花环状。

由图3可知,较高级脉序表现如下:玉叶金花属植物最高次脉有六级脉,但五六级脉通常混在一起,并构成游离端小脉,为网状脉和自由分支,通常将第四至第七次脉统称为较高次脉。四级脉具有对生贯穿(裂果金花),互生贯穿(椭圆玉叶金花、展枝玉叶金花、红毛玉叶金花、假玉叶金花、单裂玉叶金花、*Mussaenda cf. hirsutula*、*Mussaenda cf. pubescens*),混合贯穿(多脉玉叶金花、广西玉叶金花、楠藤、*Mussaenda cf. divaricata*、尾裂玉叶金花),不规则网状(大叶玉叶金花、多毛玉叶金花、仁昌玉叶金花、海南玉叶金花、粗毛玉叶金花、玉叶金花、广东玉叶金花、白花玉叶金花、*Mussaenda cf. longipetala*)4种类型。五级脉为不规则网状(多脉玉叶金花、裂果金花、假玉叶金花、广西玉叶金花、展枝玉叶金花、单裂玉叶金花、*Mussaenda cf. divaricata*、*Mussaenda cf. pubescens*、尾裂玉叶金花)和规则网状(椭圆玉叶金花、红毛玉叶金花、楠藤、*Mussaenda cf. hirsutula*)。

脉间区发育具有差(广西玉叶金花、尾裂玉叶金花、玉叶金花),中(大叶玉叶金花、多脉玉叶金花、多毛玉叶金花、仁昌玉叶金花、广东玉叶金花、椭圆玉叶金花、展枝玉叶金花、红毛玉叶金花、白花玉叶金花、*Mussaenda cf. pubescens*、楠藤、海南玉叶金花、单裂玉叶金花、*Mussaenda cf. divaricata*、假玉叶金花、*Mussaenda cf. longipetala*),良(裂果金花、粗毛玉叶金花、*Mussaenda cf. hirsutula*)3个等级(图3),不存在脉间区缺失的情况且所有玉叶金花属植物种类所构成的网眼均不规则。

2.1.3 游离端小脉分支以及边缘脉

游离端小脉分支情况(图3)如下:具有不分支(*Mussaenda cf. hirsutula*),0~1次分支(大叶玉叶金花、椭圆玉叶金花、展枝玉叶金花、红毛玉叶金花、裂果金花、仁昌玉叶金花、广西玉叶金花、白花玉叶金花、粗毛玉叶金花、单裂玉叶金花、玉叶金花、*Mussaenda cf. pubescens*、海南玉叶金花、楠藤),0~2次分支(多毛玉叶金花、多脉玉叶金花、广东玉叶金花、*Mussaenda cf. divaricata*、尾裂玉叶金花)、多次分支(假玉叶金花)等类型存在,同一片叶上会同时出现几种分支类型,但多数以不分支和一次分支为主。

边缘脉情况(图4)如下:具有边缘二级脉(楠藤、尾裂玉叶金花),边缘三级脉且结环(白花玉叶金花、假玉叶金花、*Mussaenda cf. divaricata*),边缘末级脉类型有钉状(*Mussaenda cf. longipetala*)和不完整(多脉玉叶金花、*Mussaenda cf. divaricata*、楠藤)两种类型。

表 4 玉叶金花属及其近缘属叶脉序特征

Table 4 Leaf venation characteristics of *Mussaenda* and its related genera

种 Species	粗二级脉 数量 Number of major secondary	粗二级脉 Major secondary	夹角 Angle	粗二级脉间 距粗二级脉 Major secondary spacing	粗二级脉与 中脉连接方 式 Major secondary attachment to midvein	间二级 脉 Interseco ndary vein	三级脉 Intercostal tertiaries vein	四级脉 Quaternary vein	游离端小 脉分支 Freely ending veinlets branching	脉间区发 育 Areole developme nt	近缘二 级脉 Intramargi nal secondar y vein	边缘二 级脉 Marginal secondary vein	边缘三 级脉 Marginal tertiary vein	边缘末级脉 Marginal terminal vein	细二级脉 Minor secondary vein
大叶玉叶金花 <i>Mussaenda macrophylla</i>	17	真曲脉顶端变弓形脉 Eucamptodromous becoming brochidodromous distally	中锐角 Medium acute	不规则 Irregular	下延连接 Decurrent	简单型 Simple	混合贯穿 Mixed percurrent	不规则网 状 Irregular reticulated	0~1 次分支 0~1 branch	中 Moderate	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
多毛玉叶金花 <i>M. mollissima</i>	16	真曲脉 Eucamptodromous	中锐角 Medium acute	向基部渐减 Decreasing proximally	下延连接 Decurrent	简单型 Simple	混合贯穿 Mixed percurrent	不规则网 状 Irregular reticulated	0~2 次分支 0~2 branches	中 Moderate	有 Present	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
多脉玉叶金花 <i>M. multinervis</i>	20	真曲脉 Eucamptodromous	窄锐角- 中锐角 Narrow- medium acute	不规则 Irregular	下延连接 Decurrent	简单型 Simple	混合贯穿 Mixed percurrent	混合贯穿 Mixed percurrent	0~2 次分支 0~2 branches	中 Moderate	无 Absent	无 Absent	无 Absent	不完整 Incomplete	无 Absent
裂果金花 <i>Schizomussaenda henryi</i>	17	简单弓形脉 Simple brochidodromous	中锐角 Medium acute	向基部渐减 Decreasing proximally	直伸连接和 弯曲连接 Excurrent and deflected	无 Absent	混合贯穿 Mixed percurrent	对生贯穿 Opposite percurrent	0~1 次分支 0~1 branch	良 Good	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
椭圆玉叶金花 <i>Mussaenda elliptica</i>	14	真曲脉 Eucamptodromous	中锐角 Medium acute	规则 Regular	下延连接 Decurrent	简单型 Simple	互生贯穿 Alternate percurrent	互生贯穿 Alternate percurrent	0~1 次分支 0~1 branch	中 Moderate	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
仁昌玉叶金花 <i>M. chingii</i>	12	真曲脉 Eucamptodromous	中锐角 Medium acute	向基部渐减 Decreasing proximally	下延连接 Decurrent	无 Absent	混合贯穿 Mixed percurrent	不规则网 状 Irregular reticulated	0~1 次分支 0~1 branch	中 Moderate	有 Present	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
展枝玉叶金花 <i>M. divaricata</i>	12	真曲脉 Eucamptodromous	中锐角 Medium acute	规则 Regular	下延连接 Decurrent	简单型 Simple	互生贯穿 Alternate percurrent	互生贯穿 Alternate percurrent	0~1 次分支 0~1 branch	中 Moderate	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
红毛玉叶金花 <i>M. hossei</i>	15	真曲脉顶端变弓形脉 Eucamptodromous becoming brochidodromous distally	宽锐角 Wide acute	不规则 Irregular	下延连接 Decurrent	无 Absent	混合贯穿 Mixed percurrent	互生贯穿 Alternate percurrent	0~1 次分支 0~1 branch	中 Moderate	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
<i>Mussaenda</i> cf. <i>longipetala</i>	13	半达缘脉 Semicraspedodromous	中锐角 Medium acute	向基部渐减 Decreasing proximally	下延连接 Decurrent	无 Absent	混合贯穿 Mixed percurrent	不规则网 状 Irregular reticulated	0~2 次分支 0~2 branches	中 Moderate	有 Present	无 Absent	无 Absent	钉状 Spiked	无 Absent
广西玉叶金花 <i>M. kwangsiensis</i>	11	真曲脉顶端变弓形脉 Eucamptodromous becoming brochidodromous distally	中锐角 Medium acute	向基部渐减 Decreasing proximally	下延连接 Decurrent	无 Absent	混合贯穿 Mixed percurrent	混合贯穿 Mixed percurrent	0~1 次分支 0~1 branch	差 Poor	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
广东玉叶金花 <i>M. kwangtungensis</i>	10	简单弓形脉 Simple brochidodromous	窄锐角- 中锐角 Narrow- medium acute	向基部渐减 Decreasing proximally	下延连接和 直伸连接 Decurrent and excurrent	无 Absent	混合型 Mixed	不规则网 状 Irregular reticulated	0~2 次分支 0~2 branches	中 Moderate	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
白花玉叶金花	11	真曲脉顶端变弓形脉	中锐角	向基部渐减	下延连接	无	对生贯穿	不规则网	0~1 次分支	中	无	无	环状	无	无

种 Species	粗二级脉 数量 Number of major secondary	粗二级脉 Major secondary	夹角 Angle	粗二级脉间 距粗二级脉 Major secondary spacing	粗二级脉与 中脉连接方 式 Major secondary attachment to midvein	间二级 脉 Interseco ndary vein	三级脉 Intercostal tertiaries vein	四级脉 Quaternary vein	游离端小 脉分支 Freely ending veinlets branching	脉间区发 育 Areole developme nt	近缘二 级脉 Intramar ginal secondar y vein	边缘二 级脉 Marginal secondar y vein	边缘三 级脉 Marginal tertiary vein	边缘末级脉 Marginal terminal vein	细二级脉 Minor secondary vein
<i>M. pubescens</i> var. <i>alba</i>		Eucamptodromous becoming brochidodromous distally	Medium acute	Decreasing proximally	Decurrent	Absent	Opposite percurrent	状 Irregular reticulated	0~1 branch	Moderate	Absent	Absent	Looped	Absent	Absent
粗毛玉叶金花 <i>M. hirsutula</i>	12	真曲脉 Eucamptodromous	窄锐角- 中锐角 Narrow- medium acute	向基部渐减 Decreasing proximally	直伸连接和 弯曲连接 Excurrent and deflected	简单型 Simple	混合贯穿 Mixed percurrent	不规则网 状 Irregular reticulated	0~1 次分支 0~1 branch	良 Good	有 Present	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
假玉叶金花 <i>Pseudomussaenda</i> <i>flava</i>	12	简单弓形脉 Simple brochidodromous	窄锐角 Narrow acute	向基部渐减 Decreasing proximally	直伸连接 Excurrent	无 Absent	对生贯穿 Opposite percurrent	混合贯穿 Mixed percurrent	多次分支 More branches	中 Moderate	无 Absent	无 Absent	环状 Looped	无 Absent	无 Absent
<i>Mussaenda</i> cf. <i>divaricata</i>	14	简单弓形脉 Simple brochidodromous	中锐角 Medium acute	向基部渐减 Decreasing proximally	下延连接 Decurrent	复合型 Complex	互生贯穿 Alternate percurrent	混合贯穿 Mixed percurrent	0~2 次分支 0~2 branches	中 Moderate	无 Absent	无 Absent	环状 Looped	不完整 Incomplete	无 Absent
单裂玉叶金花 <i>M. simpliciloba</i>	17	真曲脉 Eucamptodromous	中锐角 Medium acute	规则 Regular	直伸连接和 弯曲连接 Excurrent and deflected	无 Absent	互生贯穿 Alternate percurrent	互生贯穿 Alternate percurrent	0~1 次分支 0~1 branch	中 Moderate	有 Present	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
<i>Mussaenda</i> cf. <i>pubescens</i>	14	半边缘脉-简单弓形脉 Semicraspedodromous - Simple brochidocromous	窄锐角- 中锐角 Narrow- medium acute	向基部渐减 Decreasing proximally	下延连接 Decurrent	简单型 Simple	互生贯穿 Alternate percurrent	互生贯穿 Alternate percurrent	0~1 次分支 0~1 branch	中 Moderate	有 Present	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
玉叶金花 <i>M. pubescens</i>	14	真曲脉顶端变弓形脉 Eucamptodromous becoming brochidodromous distally	中锐角 Medium acute	向基部渐减 Decreasing proximally	下延连接 Decurrent	无 Absent	对生贯穿 Opposite percurrent	不规则网 状 Irregular reticulated	0~1 次分支 0~1 branch	差 Poor	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
海南玉叶金花 <i>M. hainanensis</i>	17	真曲脉顶端变弓形脉 Eucamptodromous becoming brochidodromous distally	中锐角 Medium acute	向基部渐减 Decreasing proximally	下延连接 Decurrent	无 Absent	混合贯穿 Mixed percurrent	不规则网 状 Irregular reticulated	0~1 次分支 0~1 branch	中 Moderate	有 Present	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent
楠藤 <i>M. erosa</i>	12	真曲脉 Eucamptodromous	宽锐角 Wide acute	向基部渐减 Decreasing proximally	下延连接 Decurrent	无 Absent	对生贯穿 Opposite percurrent	混合贯穿 Mixed percurrent	0~1 次分支 0~1 branch	中 Moderate	无 Absent	有 Present	无 Absent	不完整 Incomplete	无 Absent
<i>Mussaenda</i> cf. <i>hirsutula</i>	16	真曲脉 Eucamptodromous	中锐角 Medium acute	向基部渐减 Decreasing proximally	下延连接 Decurrent	简单型 Simple	混合贯穿 Mixed percurrent	互生贯穿 Alternate percurrent	不分支 Unbranched	良 Good	无 Absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent	有 Present
尾裂玉叶金花 <i>M. caudatiloba</i>	17	真曲脉顶端变弓形脉 Eucamptodromous becoming brochidodromous distally	中锐角 Medium acute	不规则 Irregular	下延连接 Decurrent	无 Absent	对生贯穿 Opposite percurrent	混合贯穿 Mixed percurrent	0~2 次分支 0~2 branches	差 Poor	无 Absent	有 Present	无 Absent	无 Absent	无 Absent

2.2 玉叶金花属及近缘属的聚类分析

由系统聚类图（图 5）可知，当组间欧式距离为 20 时，玉叶金花属及其近缘属的 22 个物种聚为 4 个支系，玉叶金花属及其近缘属均没有各自聚成一支。其中，裂果金花和 *Mussaenda* cf. *hirsutula* 聚为一支，广东玉叶金花和粗毛玉叶金花聚为一支，其余物种聚为一支。当组间欧式距离为 15 时，椭圆玉叶金花、展枝玉叶金花、多脉玉叶金花以及单裂玉叶金花聚为一支，裂果金花与 *Mussaenda* cf. *hirsutula* 聚为一支，*Mussaenda* cf. *pubescens*、假玉叶金花、广东玉叶金花及粗毛玉叶金花各自独立一个分支，其余聚为一支。当组间欧式距离为 10 时，椭圆玉叶金花、展枝玉叶金花、多脉玉叶金花聚一支，多毛玉叶金花、仁昌玉叶金花以及 *Mussaenda* cf. *longipetala* 聚成一支，白花玉叶金花、楠藤、玉叶金花以及尾裂玉叶金花聚为一支，大叶玉叶金花、*Mussaenda* cf. *divaricata*、广西玉叶金花、海南玉叶金花以及红毛玉叶金花聚成一支，其余物种各自独立一个分支。

2.3 玉叶金花属及其近缘属叶脉序特征分种检索表

基于玉叶金花属及近缘属 22 个物种叶脉序特征的比较分析，编制了如下分种检索表：

1. 具细二级脉.....*Mussaenda* cf. *hirsutula*
1. 不具细二级脉
 2. 粗二级脉数量大于 15 条
 3. 具间二级脉
 4. 具近缘二级脉，粗二级脉间距向基部渐减.....多毛玉叶金花 *M. mollissima*
 4. 不具近缘二级脉，粗二级脉间距不规则
 5. 二级脉脉序类型为真曲脉顶端变弓形脉，四级脉不规则网状.....大叶玉叶金花 *M. macrophylla*
 5. 二级脉脉序类型为真曲脉，四级脉混合贯穿.....多脉玉叶金花 *M. multinervis*
 3. 不具间二级脉
 6. 具近缘二级脉
 7. 二级脉脉序类型为真曲脉，粗二级脉间距规则，粗二级脉与中脉连接方式为直伸连接和弯曲连接，三级脉互生贯穿，四级脉互生贯穿.....单裂玉叶金花 *M. simpliciloba*
 7. 二级脉脉序类型为真曲脉顶端变弓形脉，粗二级脉间距向基部渐减，粗二级脉与中脉连接方式为下延连接，三级脉混合贯穿，四级脉不规则网状.....海南玉叶金花 *M. hainanensis*
 6. 不具近缘二级脉
 8. 二级脉脉序类型为真曲脉顶端变弓形脉，粗二级脉间距不规则，脉间区发育差.....尾裂玉叶金花 *M. caudatiloba*
 8. 二级脉脉序类型为简单弓形脉，粗二级脉间距向基部渐减，脉间区发育良 裂果金花 *Schizomussaenda henryi*
 2. 粗二级脉数量小于 15 条（包括 15 条）
 9. 具间二级脉
 10. 间二级脉类型为复合型，小脉 0~2 次分支.....*Mussaenda* cf. *divaricate*
 10. 间二级脉类型为简单型，小脉 0~1 次分支
 11. 粗二级脉与中脉连接方式为直伸连接和弯曲连接，脉间区发育良.....粗毛玉叶金花 *M. hirsutula*
 11. 粗二级脉与中脉连接方式为下延连接，脉间区发育中

- 12. 具近缘二级脉，二级脉脉序类型为半达缘脉-简单弓形脉混合型.....*Mussaenda* cf. *pubescens*
- 12. 不具近缘二级脉，二级脉脉序为真曲脉
 - 13. 五级脉规则网状.....椭圆玉叶金花 *M. elliptica*
 - 13. 五级脉不规则网状.....展枝玉叶金花 *M. divaricata*
- 9. 不具间二级脉
 - 14. 粗二级脉间距不规则.....红毛玉叶金花 *M. sanderiana*
 - 14. 粗二级脉间距向基部渐减
 - 15. 具近缘二级脉.....尾裂玉叶金花 *M. caudatiloba*
 - 16. 二级脉脉序类型为真曲脉.....仁昌玉叶金花 *M. chingii*
 - 16. 二级脉脉序类型为半达缘脉.....*Mussaenda* cf. *longipetala*
 - 15. 不具近缘二级脉
 - 17. 脉间区发育中
 - 18. 具边缘三级脉环状
 - 19. 二级脉脉序类型为真曲脉顶端变弓形脉，粗二级脉与中脉夹角为中锐角，小脉常 0~1 次分支.....白花玉叶金花 *M. pubescens* var. *alba*
 - 19. 二级脉脉序类型为简单弓形脉，粗二级脉与中脉夹角为窄锐角，小脉常多次分支.....假玉叶金花 *Pseudomussaenda flava*
 - 18. 不具边缘三级脉
 - 20. 二级脉脉序类型为简单弓形脉，粗二级脉与中脉夹角为窄锐角-中锐角，三级脉混合型，四级脉规则网状，小脉 0~2 次分支.....广东玉叶金花 *M. kwangtungensis*
 - 20. 二级脉脉序类型为真曲脉，粗二级脉与中脉夹角为宽锐角，三级脉对生贯穿，四级脉混合贯穿，小脉 0~1 次分支.....楠藤 *M. erosa*
 - 17. 脉间区发育差
 - 21. 三级脉混合贯穿，中脉上三级脉向轴端与中脉成锐角-直角，四级脉混合贯穿.....广西玉叶金花 *M. kwangsiensis*
 - 21. 三级脉对生贯穿，中脉上三级脉向轴端垂直中脉，四级脉不规则网状.....玉叶金花 *M. pubescens*



A. 白花玉叶金花; B. 粗毛玉叶金花; C. 大叶玉叶金花; D. 单裂玉叶金花; E. 多脉玉叶金花; F. 多毛玉叶金花; G. *Mussaenda* cf. *divaricata*; H. 广东玉叶金花; I. 广西玉叶金花; J. 海南玉叶金花; K. 红毛玉叶金花; L. 尾裂玉叶金花; M. 假玉叶金花; N. 裂果金花; O. 楠藤; P. 仁昌玉叶金花; Q. 椭圆玉叶金花; R. *Mussaenda* cf. *hirsutula*; S. *Mussaenda* cf. *longipetala*; T. *Mussaenda* cf. *pubescens*; U. 玉叶金花; V. 展枝玉叶金花。下同。

A. *Mussaenda pubescens* var. *alba*; B. *M. hirsutula*; C. *M. macrophylla*; D. *M. simpliciloba*; E. *M. multinervis*; F. *M. mollissima*; G. *Mussaenda* cf. *divaricata*; H. *M. kwangtungensis*; I. *M. kwangsiensis*; J. *M. hainanensis*; K. *M. sanderiana*; L. *M. caudatiloba*; M. *Pseudomussaenda flava*; N. *Schizomussaenda henryi*; O. *Mussaenda erosa*; P. *M. chingii*; Q. *M. elliptica*; R. *Mussaenda* cf. *hirsutula*; S. *Mussaenda* cf. *longipetala*; T. *Mussaenda* cf. *pubescens*; U. *M. pubescens*; V. *M. divaricata*. The same below.

图 2 玉叶金花属及其近缘属主脉和粗二级脉构架

Fig. 2 Framework of primary vein and major secondary vein of *Mussaenda* and its closely related genera

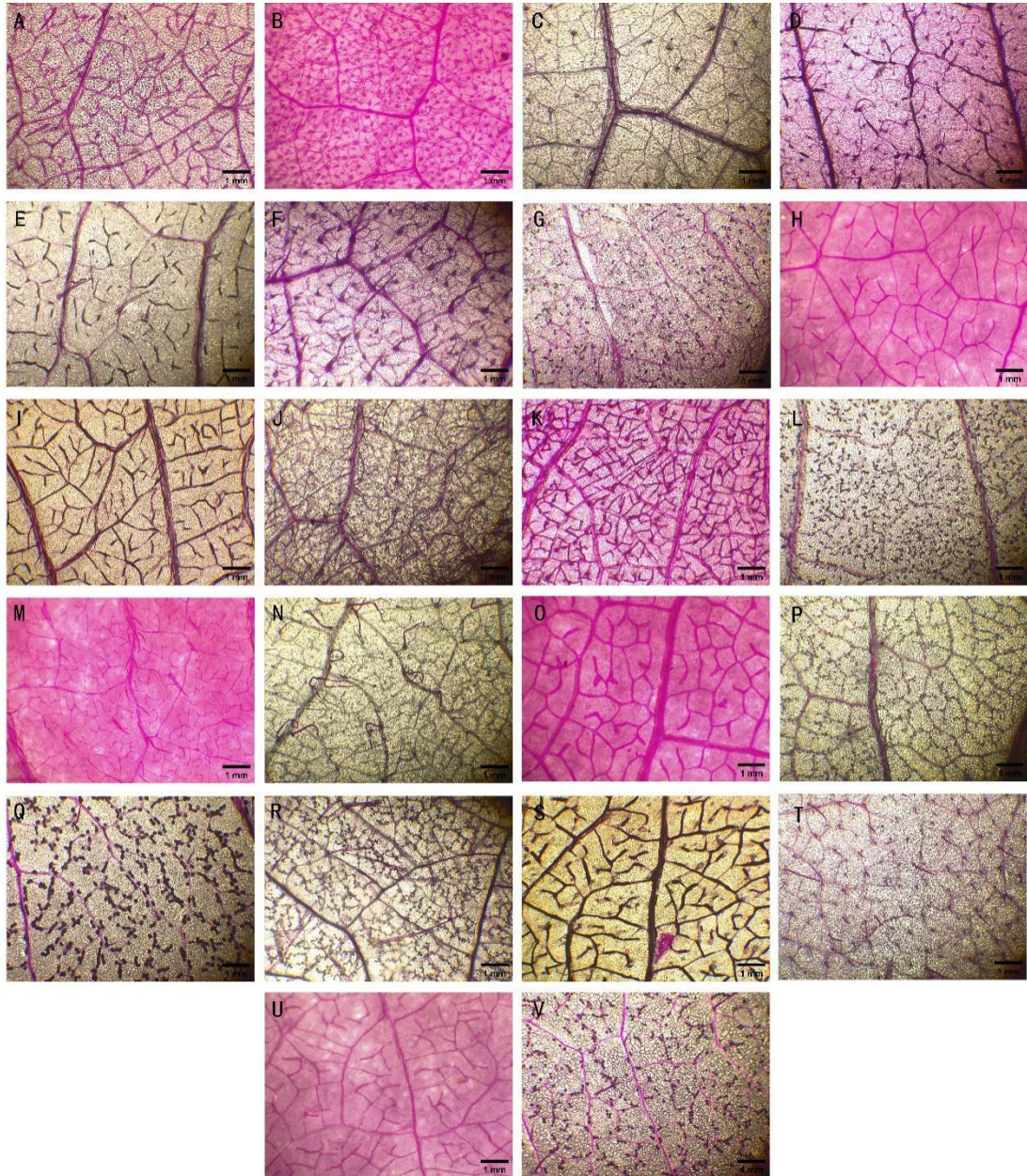


图 3 较高级脉及脉间区发育特征

Fig. 3 Characteristics of higher-order veins and areolation

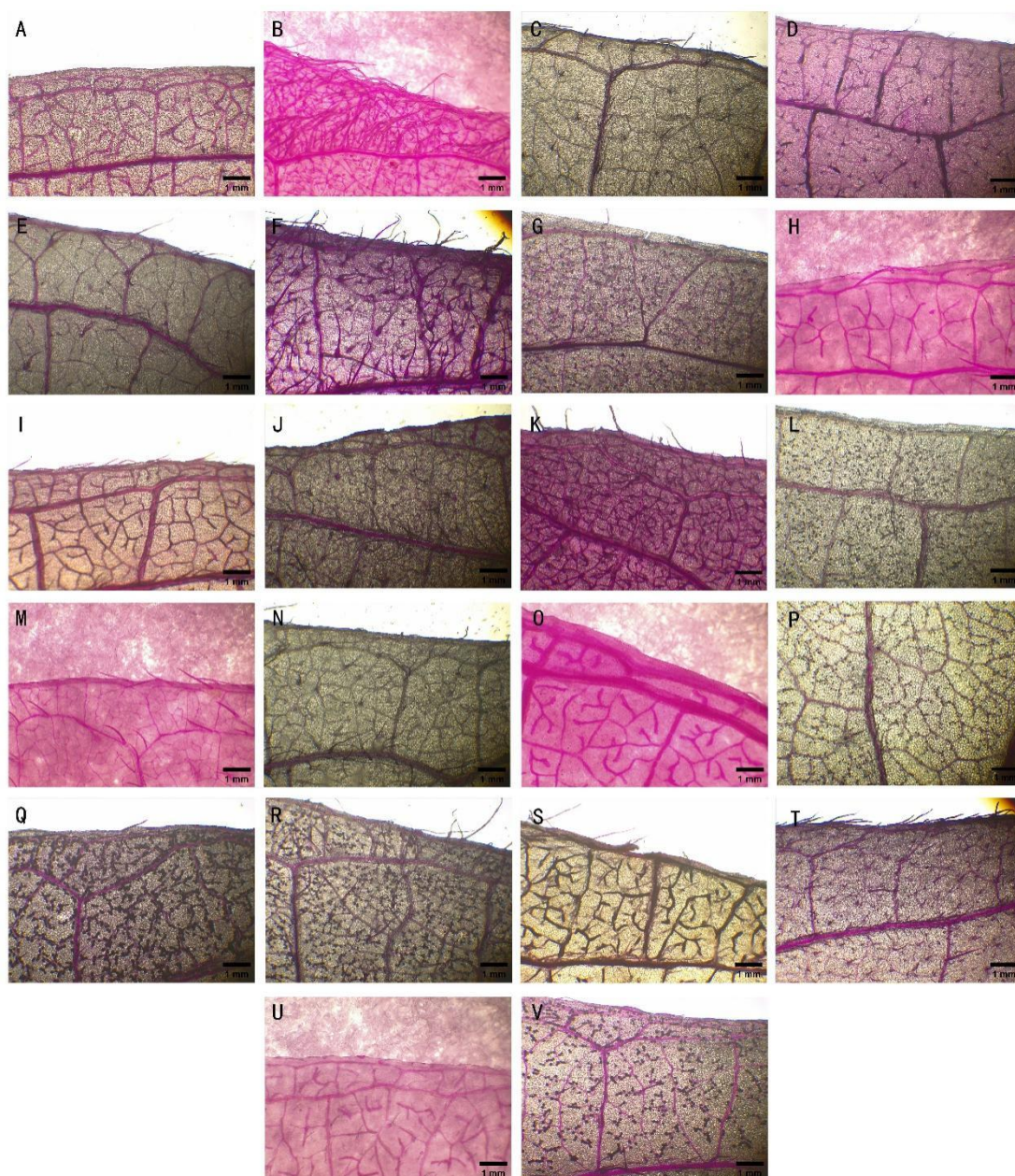


图 4 玉叶金花属及其近缘属边缘脉特征

Fig. 4 Characteristics of marginal veins of *Mussaenda* and its closely related genera

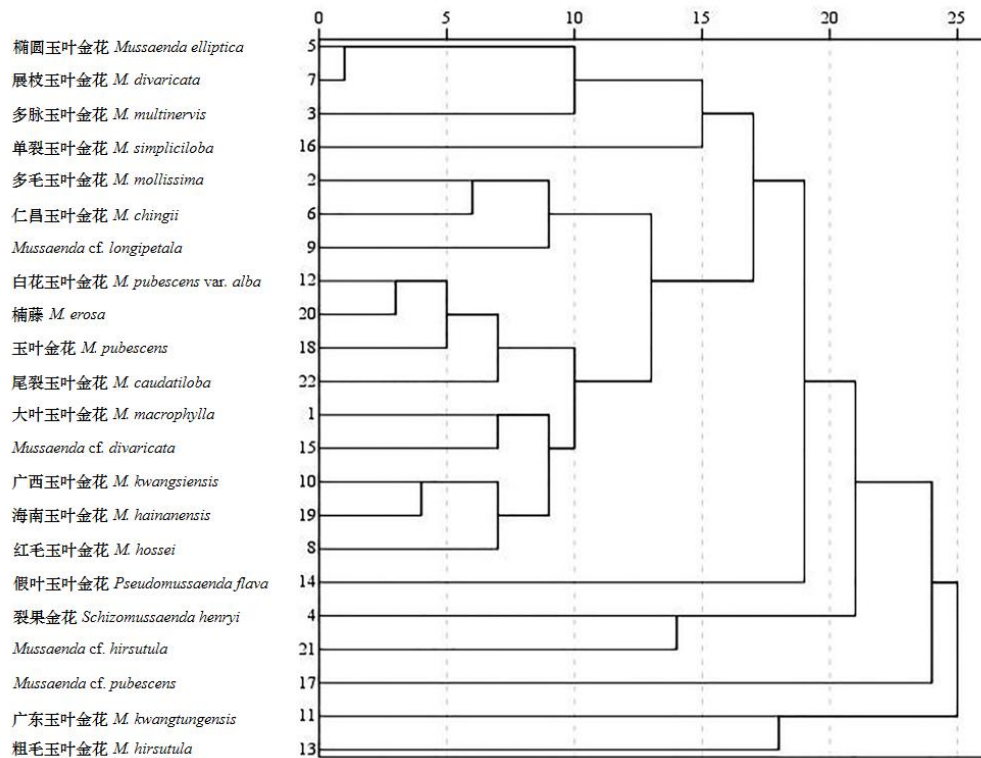


图 5 基于叶脉特征的谱系图

Fig. 5 Pedigree chart based on leaf venation characteristics

3 讨论与结论

玉叶金花属植物形态性状变异大，其叶形多样，有卵形、长圆形、椭圆形或披针形等，托叶全缘、二浅裂或2深裂，线状钻形、披针形、三角形，卵形等，早落或宿存；其聚伞花序顶生，紧凑或松散，萼裂片5枚，有些花除了其中1枚变态成为扩大的花叶外，其余4枚形态多变，花萼管长圆形或陀螺形，花冠管为黄色、橘黄色、红色或白色，花冠裂片卵形、长圆形或者披针形，该属高度的性状变异使其分类复杂。此外，玉叶金花属的杂交现象明显，一些同域物种常出现杂交且后代存活，从而使得对该类群的分类上更加困难（Luo et al., 2015）。目前，虽然不同学者从叶的形态、花萼裂片的形态、叶表皮、花粉形态以及分子生物学等方面对玉叶金花属的分类进行了多方面的研究（Alejandro et al., 2005, 2016; Duan et al., 2018, 2019; Jayaweera, 1963, 1964, 1965; 邓小芳, 2007; 罗献瑞, 1999）。但由于标本数量的限制，以及玉叶金花属植物高度的变异性，该属的分类问题十分突出。而植物叶脉序特征较稳定，对探讨植物属间属内的分类起到重要作用。

3.1 叶脉序在属间的分类学意义

叶脉序特征在属间具有重要的分类价值。例如，豆科（Fabaceae）紫荆族（Tribe Cercideae）的叶脉序样式、脉间区发育情况、盲脉分支情况能够在属间分类上提供一定的分类依据（张奠湘, 1994）；十字花科（Brassicaceae）芸薹族（Tribe Brassiceae）的叶脉序类型及间二级脉类型在属间具有重要的分类学价值（刘颖等, 2006）；樟科（Lauraceae）中的二级脉数量、脉间区发育、小脉分支情况等可作为属间的分类依据（De Moraes et al., 2021）；茜草科（Rubiaceae）二级脉脉序类型、间距及数量、三级脉及较高次脉可用于该科植物类群的划分（Lima et al., 2019）。在本研究中发现玉叶金花属、假玉叶金花属、裂果金花属植物叶脉序特征具有一定的相似性，如三级脉类型均为贯穿型，但又存在明显区别，如玉叶金花属植物和假玉叶金花属植物脉间区发育均为中等，而裂果

金花属植物脉间区发育为良好；裂果金花属植物和玉叶金花属植物粗二级脉与中脉夹角均为中锐角、小脉多不分支和一次分支，而假玉叶金花属植物粗二级脉与中脉夹角为窄锐角、小脉常多次分支；假玉叶金花属和裂果金花属脉序类型均为简单弓形脉，玉叶金花属脉序类型多为真曲脉。以为结果说明三者既有共同的特征，又有明显区别，与邓小芳（2007）研究这三属植物的叶表皮特征以及花粉形态结果一致。本研究结果表明，粗二级脉与中脉夹角、游离端小脉类型、脉间区发育是玉叶金花属与其近缘属分类上有价值分类特征。基于叶脉序特征的聚类分析表明，这3个属的物种聚成4个分支，其中假玉叶金花单独聚一支，裂果金花与 *Mussaenda cf. pubescens* 聚在一起，广东玉叶金花和粗毛玉叶金花聚为一支，其余物种聚为一支，两者均嵌入玉叶金花属内部，也表明了三者较近的亲缘关系。本研究结果可为玉叶金花属、假玉叶金花属以及裂果金花属的分类修订提供参考。

3.2 叶脉序在属内的分类学意义

叶脉序特征可以为属内种间的分类提供依据。例如，安息香属（*Styrax* L.）和桉属（*Eurya* Thunb.）植物中较高级脉序类型、盲脉分支类型及脉间区特征结构稳定且存在显著的种间差异，具有重要的分类学价值（石祥刚等，2009；田径等，2010）；广义李属（*Prunus* L.）的二级脉和游离端小脉形态在不同类群间有差异，具有一定的分类学意义（黄文鑫等，2019）；Jogdand 等（2022）研究决明属（*Cassia* L.）3种植物叶脉序特征，发现叶脉序类型、二级脉数量、脉岛数在分类中的重要性。在本研究中发现玉叶金花属叶脉序类型丰富，如粗二级脉脉序类型有真曲脉、真曲脉顶端变弓形脉、简单弓形脉、半达缘脉、半达缘脉-简单弓形脉混合型几种类型；粗二级脉间距有向基部渐减、不规则和规则；粗二级脉与中脉的夹角有中锐角、窄锐角-中锐角和宽锐角，二级脉间三级脉类型有混合贯穿、对生贯穿、互生贯穿、混合型；四级脉类型有不规则网状、互生贯穿、混合贯穿3种类型；脉间区发育具有良、中、差3种等级等。然而，属内不同物种间二级脉脉序类型、粗二级脉间距、粗二级脉与中脉的夹角、三级脉类型，四级脉类型、脉间区发育情况具有明显区别。在聚类分析中，不同分支的物种其叶脉序特征叶明显不同，如裂果金花和 *Mussaenda cf. hirsutula* 聚为一支，脉序为粗二级脉与中脉夹角为中锐角、粗二级脉间距向基部渐减、脉间区发育良好。*Mussaenda cf. pubescens* 单独聚为一支，其脉序类型为半达缘-简单弓形脉混合型，广东玉叶金花和粗毛玉叶金花聚为一支，其脉序特征为粗二级脉与中脉夹角为窄锐角-中锐角，粗二级脉间距向基部渐减，四级脉不规则网状，小脉0~1次分支。其余物种聚为一支，其脉序为粗二级脉与中脉夹角为窄锐角、宽锐角或中锐角，粗二级脉间距规则或不规则，四级脉贯穿型。因此，玉叶金花属粗二级脉脉序类型、粗二级脉间距、粗二级脉与中脉的夹角、三级脉类型，四级脉类型、脉间区发育情况存在种间具有明显差异，表明叶脉序特征在该属植物的分类上具有一定的分类价值。

叶脉序特征在玉叶金花属内一些颇有争议的类群中也具有一定的分类价值。邓小芳（2007）发现椭圆玉叶金花（*Mussaenda elliptica*）与展枝玉叶金花（*M. divaricata*）极为相似，在中国植物志中对两者差异的叶形，侧脉的数量，叶的小大，花萼管以及花冠管的长度等形态性状的描述时发现两者没有明显区别，并不能将两者明显区分。此外，两者的叶表皮细胞形状均为多边形、垂周壁式样均为平直或弓形、气孔类型平列型，结合宏观及微观来看，两者的性状都极为相似，因此，邓小芳（2007）认为展枝玉叶金花与椭圆玉叶金花应为同一种。通过叶脉序的特征分析，发现椭圆玉叶金花和展枝玉叶金花叶脉特征也极为一致，如二级脉脉序类型均为真曲脉、粗二级脉与中脉的夹角均为中锐角、粗二级脉间距规则、粗二级脉与中脉连接方式均下延连接、三级脉和四级脉均互生贯穿、脉间区发育中、小脉0~1次分支等。因此，本研究也支持邓小芳的观点。白花玉叶金花与玉叶金花极为相似，区别在于前者花冠管短，白色，花叶退化等与玉叶金花不同，因而将白花玉叶金花作为玉叶金花的一个变种处理（邓小芳和张奠湘，2004）。两者的叶脉特征也极为相似，粗

二级脉均为真曲脉顶端变弓形脉，粗二级脉与中脉夹角均为中锐角、与中脉连接方式均为下延连接，粗二级脉间距均向基部渐减，三级脉对生贯穿，因而本研究认为将白花玉叶金花作为玉叶金花的一个变种处理是合适的。

在一些未知类群的研究中，叶脉序特征同样可以提供重要的参加价值。如在野外工作中，采自广西那坡县的标本 DTT-35A 在形态上与中国已知玉叶金花属物种有差异（本文用 *Mussaenda* cf. *hirsutula* 表示）。在大量的标本研究中，发现标本馆有与该种一致的标本（如 GXMG0095691、GXMG0095696），均被鉴定为粗毛玉叶金花，然而该种与粗毛玉叶金花的叶形、叶被毛情况存在明显的区别，粗毛玉叶金花茎叶密被长柔毛，叶椭圆形或长圆状椭圆形，侧脉 7~8 对，而该种叶为宽椭圆形，茎、叶疏被毛，侧脉 8~10 对。从叶脉特征上来看，粗毛玉叶金花粗二级脉与中脉连接方式为直伸连接和弯曲连接、粗二级脉与中脉夹角为窄锐角-中锐角、具近缘二级脉、四级脉不规则网状、小脉 0~1 次分支，而本种的粗二级脉与中脉连接方式为下延连接、粗二级脉与中脉夹角为中锐角、具细二级脉、四级脉互生贯穿、小脉不分支。另外，采自广西壮族自治区崇左市龙州县的 BNU0023453、BNU0023453、IBK00216155 被鉴定为展枝玉叶金花，对比标本发现，展枝玉叶金花叶椭圆形或卵状椭圆形，叶两面被疏柔毛，花萼裂片白色，而这些标本的物种叶椭圆形，两面被疏柔毛，茎无毛，花萼裂片和苞片淡紫色，形态上与展枝玉叶金花有差异。本文用 *Mussaenda* cf. *divaricata* 表示。从叶脉序特征上看，展枝玉叶金花与上述标本在叶脉形态上差异明显，表现在二级脉脉序类型、粗二级脉间距、边缘三级脉的存在与否、间二级脉类型，展枝玉叶金花二级脉脉序类型为真曲脉、粗二级脉间距规则、间二级脉为简单型，边缘三级脉及边缘末级脉缺失，而 *Mussaenda* cf. *divaricata* 二级脉脉序类型为简单弓形脉、粗二级脉间距向基部渐减、间二级脉为复合型、边缘三级脉环状及边缘末级脉不完整。因此，我们认为本研究中的 *Mussaenda* cf. *hirsutula*、*Mussaenda* cf. *divaricata* 不应鉴定为粗毛玉叶金花与展枝玉叶金花，可能是未知的新类群。在后期的研究中，我们将进一步结合更多的形态性状以及分子系统学研究，确定其分类地位。

综上所述，玉叶金花属及其近缘属的叶脉序特征变异丰富，但又具有一致性特征。其丰富性主要体现在其二级脉脉序类型、粗二级脉与中脉的夹角类型、粗二级脉与中脉连接方式、粗二级脉间距、二级脉间三级脉贯穿类型、四级脉类型、脉间区发育和游离端小脉分支情况、边缘脉的存在与否以及边缘末级脉类型。一致性体现在玉叶金花属及其近缘属主脉均为羽状脉且无分支，间二级脉频度均为每个脉间区少于一条，粗二级脉与中脉夹角均为锐角，三级脉多为贯穿型，脉间区排列均不规则。叶脉序存在种间差异，具有重要的分类学价值，基于叶脉序特征编制的玉叶金花属及其近缘属植物的分种检索表尚且需要更多玉叶金花属植物种类修改、补充并完善。在物种鉴定过程中，可以根据叶脉序特征进行辅助鉴定。

参考文献：

- ALEJANDRO GD, RAZAFIMANDIMBISON SG, LIEDE SCHUMANN S, 2005. Polyphyly of *Mussaenda* inferred from ITS and trnT-F data and its implication for generic limits in Mussaendeae (Rubiaceae)[J]. Amer J Bot, 92(3): 544-557.
- ALEJANDRO GJD, MEVE U, LIEDE-SCHUMANN S, 2016. A taxonomic revision of Philippine *Mussaenda* (Rubiaceae, Mussaendeae)[J]. Ann Mol Bot Gard, 101(3): 457-524.
- CAO LM, WANG ZX, CAO M, et al., 2014. Leaf venation and its systematic significance in Sapindaceae of China[J]. Plant Dives Resour, 36(4): 419-432. [曹丽敏, 王志新, 曹明, 等, 2014. 中国无患子科植物的叶脉形态及其系统学意义[J]. 植物分类与资源学报, 36(4): 419-432.]

- DE MORAES PLR, RIBEIRO HL, COAN AI, et al., 2021. Leaf venation of Lauraceae species (excluding *Ocotea*) from Bahia, Brazil[J]. Feddes Repertorium, 132(2): 108-140.
- DE MPLR, LAUAND RH, IKE CA, et al., 2021. Leaf venation of *Ocotea* species (Lauraceae) from Bahia, Brazil[J]. Feddes Repertorium, 132(4):317-345.
- DENG XF, 2007. Taxonomic revision and phylogenetic analysis of breeding system evolution of *Mussaenda* L. (Rubiaceae) in China[D]. Guangzhou: Chinese Academy of Sciences: 1-173. [邓小芳, 2007. 中国玉叶金花属(茜草科)分类修订及繁育系统进化的研究[D]. 广州: 中国科学院: 1-173.]
- DENG XF, ZHANG DX, 2004. A New Variety of *Mussaenda pubescens* Ait.f.[J]. J Trop Subtrop Bot, 12(5): 476-476. [邓小芳, 张奠湘, 2004. 玉叶金花一新变种[J]. 热带亚热带植物学报, 12(5): 476-476.]
- DUAN T, DENG X, CHEN S, et al., 2018. Evolution of sexual systems and growth habit in *Mussaenda* (Rubiaceae): Insights into the evolutionary pathways of dioecy[J]. Mol Phylogenet Evol, 123: 113-122.
- DUAN T, QIAN X, DENG X, et al., 2019. *Mussaenda yunnanensis* sp. nov. (Rubiaceae), a new functionally dioecious species from Yunnan, China [J]. Nord J Bot, 37(11): 1-5.
- ELLIS B, DALY DC, HICKEY LJ, et al., 2012. Manual of Leaf Architecture[M]. XIE F, WANG YF, WANG Q, et al. Beijing: Peking University Press: 7-123. [贝斯·爱丽丝, 道格拉斯·戴斯, 列奥·希基, 等, 2012. 叶结构手册[M]. 谢滢, 王宇飞, 王青, 等译. 北京: 北京大学出版社: 7-123.]
- GONG W, CHEN S, LIU WZ, et al., 2015. Identification of plants in *Mussaenda* L. based on DNA barcoding[J]. Chin Tradit Herbal Drugs, 46(5): 727-732. [龚维, 陈湜, 刘婉楨, 等, 2015. 基于DNA条形码的玉叶金花属植物鉴定研究[J]. 中草药, 46(5): 727-732.]
- JAYAWEERA DMA, 1963. The Rubiaceae genus *Mussaenda*: the species of India and Ceylon[J]. J Arnold Arboretum, 44(2): 232-267.
- JAYAWEERA DMA, 1964. The Rubiaceae genus *Mussaenda*: the species of the Philippine Islands[J]. J Arnold Arboretum, 45(1): 101-139.
- JAYAWEERA DMA, 1965. The Rubiaceae genus *Mussaenda*: a new species from North Burma[J]. J Arnold Arboretum, 46(3): 366-368.
- JOGDAND PRATIKSHA G., KALE SRUSHTI S., DHABE ARVIND S., et al., 2022. Leaf venation in some species of genus *Cassia* L.[J]. Bioinfolet-A Quarterly J Life Sci, 19(4): 428-431.
- KELLNER A, BENNER M, WALTHER H, et al., 2012. Leaf architecture of extant species of *Rosa* L. and the species *Rosa lignitum* Heer (Rosaceae)[J]. Int J Plant Sci, 173(3): 239-250.
- LI H, 1943. *Schizomussaenda*, a new genus of the Rubiaceae[J]. J Arnold Arboretum, 24(1): 99-102.
- LIMA MPDS, SOARES A, SOUSA JLRD, et al., 2019. Leaf architecture of Rubiaceae Juss. from caatinga vegetation in Brazil[J]. Biota Neotrop, 19(1): 1-7.
- LIN QY, QIU MM, ZHANG RL, 2013. Pharmacognosy research on eight species of *Mussaenda* L. in Guangxi[J]. Chin Pharm, 16(9): 1313-1316. [林雀跃, 丘明明, 张荣林, 2013. 广西“玉叶金花属”植物八种玉叶金花的生药学研究[J]. 中国药师, 16(9): 1313-1316.]
- LUO XR, 1999. Flora of China[M]. Beijing: Science Press, 71: 283-305. [罗献瑞, 1999. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 71: 283-305.]
- LUO Z, DUAN T, YUAN S, et al., 2015. Reproductive isolation between sympatric sister species,

- Mussaenda kwangtungensis* and *M. pubescens* var. *alba*[J]. J Integr Plant Biol, 57(10): 859-870.
- PUFF C, LGERSHEIM A, ROHRHOFER U, 1993. *Pseudomussaenda* and *Schizomussaenda* (Rubiaceae): Close Allies of *Mussaenda*[J]. Bull Jard Bot Nat Belg, 62(1): 35-68.
- RODRIGUES MPL, LAUAND RH, IKE CA, et al., 2021. Leaf venation of Lauraceae species (excluding *Ocotea*) from Bahia, Brazil[J]. Feddes Repertorium, 132(2): 1-33.
- RODRIGUES MPL, LIMA CIC, IKE CA, et al., 2021. Leaf venation of Lauraceae species (excluding *Ocotea*) from the Reserva Natural Vale, Linhares, Espírito Santo, Brazil[J]. Feddes Repertorium, 132(3): 177-192.
- SHI XG, LI YQ, LI CR, et al., 2009. Leaf architecture of *Eurya* and its taxonomic significance[J]. Bull Bot Res, 29(5): 517-523. [石祥刚, 黎运钦, 李成仁, 等, 2009. 桫欏属植物叶宏观结构及其分类学意义[J]. 植物研究, 29(5): 517-523.]
- Silva D N T, Lopes D S A, Lima D, et al., 2021. New records of fossil leaves from Abuna Basin, upper pleistocene, Rondonia, Brazil. Hist Biol, 33(12): 3454-3470.
- SUN QG, SONG SY, WANG YF, et al., 1997. Introduction to terminology of classification of dicotyledonous leaf architecture[J]. Acta Phytotaxon Sin, 35(3): 275-288. [孙启高, 宋书银, 王宇飞, 等, 1997. 介绍双子叶植物叶结构分类术语[J]. 植物分类学报, 35(3): 275-288.]
- TIAN CF, LI M, HUANG YJ, et al., 2022. Leaf venation characteristics of simple-leaved taxa of *Sorbus* in China[J]. *Guihaia*, 42(1): 122-132. [田昌芬, 李蒙, 黄亚健, 等, 2022. 中国花楸属单叶类群叶脉序特征研究[J]. 广西植物, 42(1): 122-132.]
- TIAN J, YU XL, LI JX, 2010. Characteristics of the leave venation for species of *Styrax* from Hunan and their significances on plant classification[J]. J Cent South Univ, 30(1): 101-104. [田径, 喻勋林, 李家湘, 2010. 湖南安息香属植物叶片脉序特征及其分类学意义[J]. 中南林业科技大学学报, 30(1): 101-104.]
- WANG BQ, WANG YK, SHEN K, et al., 2022. Study on Venation Characteristics of 25 *Sorbus* Species[J]. Chin Wild Plant Resour, 41(3): 8-14+24. [王博强, 王宇坤, 沈坤, 等, 2022. 25种广义花楸属 (*Sorbus*) 植物叶脉序特征研究[J]. 中国野生植物资源, 41(3): 8-14+24.]
- WANG Y, HE SZ, 2015. Leaf venation of *Berberis* (Berberidaceae) in Guizhou[J]. *Guihaia*, 35(4): 476-486. [王永, 何顺志, 2015. 贵州小檗属植物(小檗科)叶脉序研究[J]. 广西植物, 35(4): 476-486.]
- WENXIN H, BAOHUAN WU, WENTING S, et al., 2019. Leaf venation characteristics and its taxonomic significance of *Prunus* Linn. (s. l.) [J]. J Plant Resour Environ, 28(4): 11-23. [黄文鑫, 吴保欢, 石文婷, 等, 2019. 广义李属植物叶脉序特征及其分类学意义[J]. 植物资源与环境学报, 28(4): 11-23.]
- XIONG ZR, 2019. Leaf characters of *Sorbus* Section *Sorbus* from China and their taxonomic significance[D]. Nanjing: Nanjing forestry university. [熊中人, 2019. 中国花楸属复叶组植物叶特征及其分类学意义[D]. 南京: 南京林业大学: 1-77.]
- YING L, ZHI-YING S, FA-ZENG LI, 2006. Venation of the Tribe Brassiceae in China[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 26(3): 544-550. [刘颖, 孙稚颖, 李法曾, 2006. 十字花科芸薹族植物叶脉序的研究[J]. 西北植物学报, 26(3): 544-550.]
- ZHANG DX, 1994. Leaf venation of Cercideae (Leguminosae)[J]. J Trop Subtrop Bot, 2(4): 45-57. [张奠湘, 1994. 紫荆族的脉序研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2(4): 45-57.]
- ZHENG MD, WANG CY, ZHANG H, et al., 2019. Advances in plant leaf margin and venation

pattern regulation mechanism[J]. Biotic Resour, 41(1): 22-27. [郑梦迪, 王春阳, 张寒, 等, 2019. 植物叶缘和叶脉发育调控的研究进展[J]. 生物资源, 41(1): 22-27.]

ZHENG Y, 2019. Development of SSR molecular markers in *Mussaenda* and preliminary studies on the genetic relationship of species[D]. Shenzhen: Shenzhen University: 1-56. [郑艳, 2019. 玉叶金花属植物 SSR 分子标记全面开发及种间亲缘关系初步研究[D]. 深圳: 深圳大学: 1-56.]