

基于果实解剖性状的 伞形科阿米芹族葛缕子亚族(Carinae)的数量分类

刘芳¹, 惠红², 宋春风², 刘启新^{2,①}

[1. 宿州职业技术学院, 安徽 宿州 234101; 2. 江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园), 江苏 南京 210014]

摘要: 采用石蜡制片法,对产于中国的伞形科(Apiaceae)阿米芹族(Ammineae)葛缕子亚族(Carinae)7属26种4变种1变型以及作为外类群的西风芹亚族(Seselinae)2属6种的果实横切面解剖结构进行了观察,并选择18个结构特征作为数量分类性状,进行了系统聚类分析和主成分分析;根据数量分类结果提出了部分类群的分类处理建议。观察结果显示:供试种类的果实横切面在果体形状和大小、背棱和侧棱的形状和大小、果棱发达程度、外果皮和中果皮的结晶和色素块的形态等特征上呈现出多样化的特点,少数种类的某些果实解剖特征呈现出特殊性,其中,仅柴胡属(*Bupleurum* Linn.)种类和山茴香(*Carlesia sinensis* Dunn)的果实几不压扁,仅鸭儿芹(*Cryptotaenia japonica* Hassk.)的果体腹面有隐棱,仅山茴香的油管沿果体连续分布。聚类分析结果显示:供试种类可分为5类,其中,山茴香、藁本属(*Ligusticum* Linn.)种类、鸭儿芹、西风芹属(*Seseli* Linn.)种类各自聚为一类;柴胡属、茴芹属(*Pimpinella* Linn.)、丝瓣芹属(*Acronema* Falconer ex Edgew.)、阿米芹属(*Ammi* Linn.)和小芹属(*Sinocarum* H. Wolff ex R. H. Shan et F. T. Pu)5属的种类聚为一类(含5组),其中,尖瓣芹(*Acronema chinense* Wolff)、阿米芹[*Ammi visnaga* (Linn.) Lam.]和钝瓣小芹[*Sinocarum inocarum cruciatum* (Franch.) Wolff ex R. H. Shan et F. T. Pu]各自聚为组A、组B和组C,组D包含茴芹属和丝瓣芹属的种类,组E包含柴胡属的种类及紫茎小芹[*S. coloratum* (Diels) Wolff ex R. H. Shan et F. T. Pu]。主成分分析结果显示:前6个主成分的累计贡献率达到86.217%,其中第1主成分的贡献率达到36.561%,以背部果棱形状、侧棱形状、每果棱中维管束的数量、腹面是否有隐棱4个性状的绝对权重值均较高;总体上看,果棱、果体形状和分泌结构3大类9个解剖性状对阿米芹族的数量分类具有重要意义。依据数量分类结果,认为葛缕子亚族乃至阿米芹族的分类具有不自然性,其中,鸭儿芹和山茴香属(*Carlesia* Dunn)的分类地位应予提升,丝瓣芹属与茴芹属的关系以及小芹属下的分类有待进一步明晰;此外,西风芹亚族中西风芹属的界限和分类地位需要重新考虑。

关键词: 伞形科; 阿米芹族; 葛缕子亚族; 分生果; 解剖性状; 数量分类

中图分类号: Q949.763.3; Q944.59 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2020)05-0030-11

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2020.05.04

Quantitative classification of Carinae in Ammineae of Apiaceae based on fruit anatomical characters LIU Fang¹, HUI Hong², SONG Chunfeng², LIU Qixin^{2,①} (1. Suzhou Vocational and Technical College, Suzhou 234101, China; 2. Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2020, 29(5): 30-40

Abstract: Anatomical structures of fruit transection of Carinae (26 species, 4 varieties and 1 form in 7 genera) in Ammineae of Apiaceae, and Seselinae (6 species in 2 genera) as the outgroup were observed by using paraffin section method; 18 structural characteristics were selected as quantitative classification characters, the system cluster analysis and the principal component analysis were carried

收稿日期: 2020-06-08

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30370102); 安徽省2018年高校优秀青年人才支持计划重点项目(gxyqZD2018109); 江苏省植物资源研究与利用重点实验室开放基金项目(JSPKLB201834)

作者简介: 刘芳(1982—),女,安徽濉溪人,博士,副教授,主要从事生物技术、植物分类、园林植物应用的研究和教学工作。

①通信作者 E-mail: naslxq@qq.com

out; according to the results of quantitative classification, some classification suggestions were put forward. The results show that the fruit transection of tested species show diversified traits in characteristics of shape and size of mericarp body, shape and size of dorsal and lateral ribs, developed degree of ribs, crystals and pigment piece morphology of exocarp and mesocarp, etc., a few species show the particularity in some anatomical characters of fruit, in which, only fruits of species in *Bupleurum* Linn. and *Carlesia sinensis* Dunn are hardly compressed, only *Cryptotaenia japonica* Hassk. with hidden ribs in ventral side of mericarp body, only *C. sinensis* fruit with successive distributing vitta along the mericarp body. The result of cluster analysis shows that the test species can be divided into 5 categories, in which, *C. sinensis*, species in *Ligusticum* Linn., *C. japonica* and species in *Seseli* Linn. are separately clustered into category; species in 5 genera of *Bupleurum*, *Pimpinella* Linn., *Acronema* Falconer ex Edgew., *Ammi* Linn. and *Sinocarum* H. Wolff ex R. H. Shan et F. T. Pu are clustered into one category (including 5 groups), in which, *Acronema chinense* Wolff, *Ammi visnaga* (Linn.) Lam. and *Sinocarum cruciatum* (Franch.) Wolff ex R. H. Shan et F. T. Pu are grouped into group A, group B and group C, respectively, group D includes species in *Pimpinella* and *Acronema*, group E includes species in *Bupleurum* and *S. coloratum* (Diels) Wolff ex R. H. Shan et F. T. Pu. The result of principal component analysis shows that the accumulative contribution rate of the first 6 principal components is 86.217%, in which, the contribution rate of the first principal component is 36.561%, and the absolute weight values of 4 characters of shape of the dorsal rib, shape of the lateral rib, number of vascular bundle in each rib, with or without hidden ribs in ventral side are all higher; in general, there are great significance of 9 anatomical characters in 3 types of rib, mericarp body shape and secretory structure to quantitative classification of Ammineae. According to results of quantitative classification, it is considered that classification of Carinae and even Ammineae is unnatural, in which, the taxonomic position of *Cryptotaenia japonica* and *Carlesia* Dunn should be promoted, the relationship between *Acronema* and *Pimpinella*, and the classification of species in *Sinocarum* need to be further clarified; in addition, the borderline and taxonomic status of *Seseli* in Seselinae need to be reconsidered.

Key words: Apiaceae; Ammineae; Carinae; schizocarp; anatomical characters; quantitative classification

无论是以植物形态特征建立的分类系统,还是以 DNA 分子序列建立的分支系统,伞形科 (Apiaceae) 被认为是一个相对自然、演化独特、进化程度高的类群,然而,其内部的分类至今却没有一种被广泛接受的现代分类系统^[1]。在相当长时期内,大多学者认可以形态性状构建的 Drude 分类系统^[2],尤其是芹亚科 (Apiioideae) 及其族级处理,但依据分子系统学形成的分支系统完全打破了芹亚科原有的分类系统,取而代之的是先后多达 40 个主要分支或新族的分类处理^[3-11],由此导致其中的有些类群界限模棱两可或存有争议^[1,11],因此,伞形科的分类,特别是在属间关系和族级划分上,正经历着重新认识和全面调整。

在传统分类系统中,阿米芹族 (Ammineae) 为芹亚科的一个大族^[2],族下设有亚族、类,其主要特征是果实常呈卵形至长圆状圆筒形,顶端钝或尖锐(但绝不成喙);分生果的横切面呈近圆形至近五角状圆形;主棱线形至稍呈翅状,常彼此近相等,稀背部 3 条与侧角 2 条不等。国产伞形科阿米芹族有 41 属 274 种 79 变种(含亚种)^[12-13],分为葛缕子亚族 (Carinae) 和西风芹亚族 (Seselinae)。其中葛缕子亚

族有 24 属,以果棱线形、等大、沿果体均等分布为特点,又分为异型类、九棱类和真型类^[12]。而在分子系统中,这些属却被分在从较原始的柴胡族 (Bupleuraea) 至最进化的亮蛇床族 (Selineae) 的不同分支中,最突出的实例是将其中 13 个属分到 11 个族或分支中^[11]。因此,有关葛缕子亚族乃至阿米芹族的分类存在较大不确定性,族下的分类及属间关系需进一步厘清。

由于伞形科植物的果实性状相对稳定,因而,其外部形态特征和内部解剖结构一直为植物分类学者所重视,在属和亚科等不同分类等级上时有研究报告^[14-20],其中也见有阿米芹族中某些属内种间的果实解剖学研究,如柴胡属 (*Bupleurum* Linn.)^[21]、藁本属 (*Ligusticum* Linn.)^[22-23] 和茴芹属 (*Pimpinella* Linn.) 等^[24],但是对阿米芹族内各属间果实解剖特征缺乏比较研究,尤其是果实解剖性状对探讨该族或亚族中属间分类关系的作用少有深入研究。

数量分类学是现代植物分类学中广泛应用的 research 手段之一^[25-26],在多性状评估中能有效减少因人为原因造成的主观性,获得较为客观、真实的评价结

果。因而,作者对阿米芹族葛缕子亚族代表性属的果实解剖结构进行观察,并以此为基础,对该亚族内部的属间关系开展数量分类学研究,探讨果实解剖性状对该亚族的分类学意义,为葛缕子亚族的合理分类提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试种类为产于中国的伞形科阿米芹族 9 属 32 种 4 变种 1 变型,包括葛缕子亚族 7 属 26 种 4 变

种 1 变型,以及作为外类群的西风芹亚族 2 属 6 种,共计 37 个分类运算单元(简称 OUT,下同),各种类的凭证标本信息详见表 1,凭证标本均保存于江苏省中国科学院植物研究所标本馆(NAS)。

1.2 方法

1.2.1 石蜡切片制片和观察 取各种类新鲜或干燥的成熟果实,作为供试材料。新鲜果实直接用 FAA 固定;干燥果实先用温水浸泡,后经氢氟酸软化处理,再用 FAA 固定。切片采用常规石蜡切片法制片;切片为果实中部的横切面;番红-固绿对染,中性树脂封片。用光学显微镜进行观察,并描述结构特征,同

表 1 供试伞形科阿米芹族葛缕子亚族种类的凭证标本信息

Table 1 Information of voucher specimens of species in Carinae of Ammineae in Apiaceae

编号 No.	种类 Species	采集地 Locality of collection	采集人和采集号 Collector and No. of collection
1	金黄柴胡 <i>Bupleurum aureum</i>	新疆霍城 Huocheng, Xinjiang	王希平 WANG Xiping; 82665
2	锥叶柴胡 <i>B. bicaule</i>	内蒙古满洲里 Manzhouli, Inner Mongolia	刘启新, 刘心恬 LIU Qixin, LIU Xintian; 89034
3	川滇柴胡 <i>B. candollei</i>	云南嵩明 Songming, Yunnan	CHANG Y P; 0037
4	柴首 <i>B. chaishou</i>	四川茂汶 Maowen, Sichuan	袁昌齐, 王年鹤 YUAN Changqi, WANG Nianhe; 92043
5	长茎柴胡 <i>B. longicaule</i>	河北蔚县 Yuxian, Hebei	崔友文 CUI Youwen; 2754
6	秦岭柴胡 <i>B. longicaule</i> var. <i>giraldii</i>	湖北神农架 Shennongjia, Hubei	中美联合鄂西植物考察队 Sino-US Joint Plant Investigation Team in Western Hubei; 111
7	纤细柴胡 <i>B. gracillimum</i>	云南德钦 Deqen, Yunnan	潘泽惠, 袁昌齐, 等 PAN Zehui, YUAN Changqi, et al; 84-159
8	马尔康柴胡 <i>B. malconense</i>	四川茂汶 Maowen, Sichuan	潘胜利 PAN Shengli; 0436
9	竹叶柴胡 <i>B. marginatum</i>	贵州兴仁 Xingren, Guizhou	陈志强, 张永田 CHEN Zhiqiang, ZHANG Yongtian; 7579
10	马尾柴胡 <i>B. microcephalum</i>	四川茂汶 Maowen, Sichuan	岳俊三, 宋国杰, 庄体德 YUE Junsan, SONG Guojie, ZHUANG Tide; 86148
11	有柄柴胡 <i>B. petiolulatum</i>	四川康定 Kangding, Sichuan	方文培 FANG Wenpei; 3632
12	红柴胡 <i>B. scorzonifolium</i>	江苏连云港 Lianyungang, Jiangsu	刘守炉, 姚淦 LIU Shoulu, YAO Gan; 8331
13	兴安柴胡 <i>B. sibiricum</i>	内蒙古毕克齐 Bikeqi, Inner Mongolia	刘守炉, 陈为民 LIU Shoulu, CHEN Weimin; 25
14	雾灵柴胡 <i>B. sibiricum</i> var. <i>jeholense</i>	河北兴隆 Xinglong, Hebei	潘泽惠 PAN Zehui; 83939
15	黑柴胡 <i>B. smithii</i>	内蒙古额尔古纳 Ergun, Inner Mongolia	刘启新, 刘心恬 LIU Qixin, LIU Xintian; 89022
16	小叶黑柴胡 <i>B. smithii</i> var. <i>parvifolium</i>	宁夏同心 Tongxin, Ningxia	邢世瑞, 段金璇 XING Shirui, DUAN Jin'ao; 92002
17	汶川柴胡 <i>B. wenchuanense</i>	四川茂县 Maoxian, Sichuan	袁昌齐, 王年鹤 YUAN Changqi, WANG Nianhe; 92042
18	银州柴胡 <i>B. yinchowense</i>	宁夏泾源 Jingyuan, Ningxia	袁昌齐, 王年鹤 YUAN Changqi, WANG Nianhe; 9124
19	鸭儿芹 <i>Cryptotaenia japonica</i>	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	潘泽惠 PAN Zehui; 87-02
20	羽裂鸭儿芹 <i>C. japonica</i> f. <i>pinnatisecta</i>	贵州凯里 Kaili, Guizhou	黔南队 Investigation Team of South in Guizhou; 03568
21	阿米芹 <i>Ammi visnaga</i>	江苏南京(引种) Nanjing, Jiangsu (Cultivated)	SHEN T; 37-36
22	紫茎小芹 <i>Sinocarum coloratum</i>	西藏巴青 Baqen, Xizang	陶德定 TAO Deding; 11120
23	钝瓣小芹 <i>S. cruciatum</i>	四川稻城 Daocheng, Sichuan	青藏队 Investigation Team of Qinhai-Tibetan; 5162
24	中甸茴芹 <i>Pimpinella chungdienensis</i>	云南中甸 Zhongdian, Yunnan	潘泽惠, 等 PAN Zehui, et al; 84-86
25	直立茴芹 <i>P. smithii</i>	四川马尔康 Markam, Sichuan	岳俊三, 宋国杰, 庄体德 YUE Junsan, SONG Guojie, ZHUANG Tide; 64049
26	星叶丝瓣芹 <i>Acronema astrantifolium</i>	四川木里 Muli, Sichuan	溥发鼎, 姚淦 PU Fading, YAO Gan; 491
27	条叶丝瓣芹 <i>A. chienii</i>	四川阿坝 Aba, Sichuan	岳俊三, 宋国杰, 庄体德 YUE Junsan, SONG Guojie, ZHUANG Tide; 64100
28	细裂条叶丝瓣芹 <i>A. chienii</i> var. <i>dissectum</i>	四川木里 Muli, Sichuan	溥发鼎, 姚淦 PU Fading, YAO Gan; 247
29	尖瓣芹 <i>A. chinense</i>	四川阿坝 Aba, Sichuan	藏药队 Medicine Investigation Team in Tibetan; 832
30	圆锥丝瓣芹 <i>A. paniculatum</i>	四川木里 Muli, Sichuan	溥发鼎, 姚淦 PU Fading, YAO Gan; 118
31	山茴香 <i>Carlesia sinensis</i>	山东青岛 Qingdao, Shandong	CHIAO C Y; 2805
32	膜盘西风芹 <i>Seseli glabratum</i>	新疆阿尔泰 Altay, Xinjiang	周大炎, 等 ZHOU Taiyan, et al; 652177
33	粗糙西风芹 <i>S. squarulosum</i>	四川茂汶 Maowen, Sichuan	岳俊三, 宋国杰, 庄体德 YUE Junsan, SONG Guojie, ZHUANG Tide; 64147
34	叉枝西风芹 <i>S. valentinae</i>	新疆博克达山 Bokeda Mountain, Xinjiang	TING T H; s.n.
35	长茎藁本 <i>Ligusticum thomsonii</i>	四川松潘 Songpan, Sichuan	溥发鼎, 姚淦 PU Fading, YAO Gan; 143
36	蕨叶藁本 <i>L. pteridophyllum</i>	云南兰坪 Lanping, Yunnan	和炳先 HE Bingxian; 88-57
37	羽苞藁本 <i>L. daucooides</i>	四川峨眉山 Emeishan, Sichuan	姚仲吾 YAO Zhongwu; 3354

时进行显微照相;每个果实观察及测量5张切片,结果取平均值。

1.2.2 性状的选取与赋值 选择比较稳定的结构特征作为数量分类性状。共选取18个性状,包括二态、多态和数量3类性状。其中,二态性状采用二元编码,赋值为0和1;多态性状采用多态编码,赋值为0、1、2、3…… n ;数量性状也采用多态编码,根据数值由小至大赋值为0、1、2、3…… n 。

二态性状:1)腹面是否有隐棱,否、是分别赋值0、1;2)油管是否沿果体连续分布,否、是分别赋值0、1。

多态性状:1)果体横切面形状(不包括果棱),近圆形和圆状五边形、近正五边形、扁五边形、长圆形或椭圆形、半圆形或肾形、矩状五边形、梯状五边形、梯形、梭形、七边形、扁圆形分别赋值0、1、2、3、4、5、6、7、8、9、10;2)果棱均等度,5个果棱均等或近均等、侧棱稍大于背部棱、侧棱大于背部棱、侧棱远大于背部棱分别赋值0、1、2、3;3)果棱发达程度,果棱不发达、不太发达、较发达、发达、特发达分别赋值0、1、2、3、4;4)背部果棱(背棱和中棱的统称)形状,不突起或微突起、小突起或小三角形、大三角形或小山丘形、短条形或短指形、圆丘形、长指形、短翅形、长翅形、厚翅形、其他形状分别赋值0、1、2、3、4、5、6、7、8、9;5)侧棱形状,不突起或微突起、小突起或小三角形、大三角形或小山丘形、短条形或短指形、圆丘形、长指形、短翅形、长翅形、厚翅形、其他形状分别赋值0、1、2、3、4、5、6、7、8、9;6)棱上外果皮细胞外壁弯曲度,平或近平、微拱、微突、弯拱分别赋值0、1、2、3;7)外果皮内结晶和(或)色素块,无结晶和(或)色素块、墨绿色色素颗粒(块)、红色色素颗粒(块)、墨绿色及红色色素颗粒(块)、亮绿色结晶、墨绿色结晶、墨绿色及红色结晶分别赋值0、1、2、3、4、5、6;8)中果皮内结晶和(或)色素块,无结晶和(或)色素块、墨绿色色素颗粒(块)、红色色素颗粒(块)、墨绿色及红色色素颗粒(块)、亮绿色结晶、墨绿色结晶、墨绿色及红色结晶分别赋值0、1、2、3、4、5、6;9)棱上维管束以外的中果皮(不包括中果皮内侧)木化程度,不木化、轻度木化、高度木化分别赋值0、1、2;10)种皮细胞形状,不可见或极薄、明显、线形、长条形、长方形、长圆形或近圆形分别赋值0、1、2、3、4、5。

数值性状:1)果体压扁类型及程度(以果体长宽比 R_1 表示),两侧压扁($R_1 < 0.9$)、几乎不压扁($0.9 \leq$

$R_1 < 1.1$)、轻微背腹压扁($1.1 \leq R_1 < 1.3$)、轻度背腹压扁($1.3 \leq R_1 < 1.7$)、中度背腹压扁($1.7 \leq R_1 < 2.3$)、高度背腹压扁($2.3 \leq R_1 < 2.7$)、特压扁($R_1 \geq 2.7$)分别赋值0、1、2、3、4、5、6;2)果体横切面大小(指分生果横切面长轴的长度 L),小($L < 1\ 000\ \mu\text{m}$)、较小($1\ 000\ \mu\text{m} \leq L < 1\ 500\ \mu\text{m}$)、中等($1\ 500\ \mu\text{m} \leq L < 2\ 500\ \mu\text{m}$)、较大($2\ 500\ \mu\text{m} \leq L < 3\ 000\ \mu\text{m}$)、大($L \geq 3\ 000\ \mu\text{m}$)分别赋值0、1、2、3、4;3)每果棱中维管束的数量,1个、2或3个、3个以上连成一体分别赋值0、1、2;4)侧面棱槽边与腹面的夹角(θ), $\theta < 40^\circ$ 、 $40^\circ \leq \theta < 50^\circ$ 、 $50^\circ \leq \theta < 60^\circ$ 、 $60^\circ \leq \theta < 70^\circ$ 、 $70^\circ \leq \theta < 85^\circ$ 、 $\theta \geq 85^\circ$ 分别赋值0、1、2、3、4、5;5)每棱槽油管数,1个、1或2个、2或3个、3个以上分别赋值0、1、2、3;6)合生面宽度(用合生面长度与腹面长度的比值 R_2 表示), $R_2 < 0.125$ 、 $0.125 \leq R_2 < 0.25$ 、 $0.25 \leq R_2 < 0.5$ 、 $0.5 \leq R_2 < 0.8$ 、 $0.8 \leq R_2 \leq 1$ 分别赋值0、1、2、3、4。

1.3 数据分析

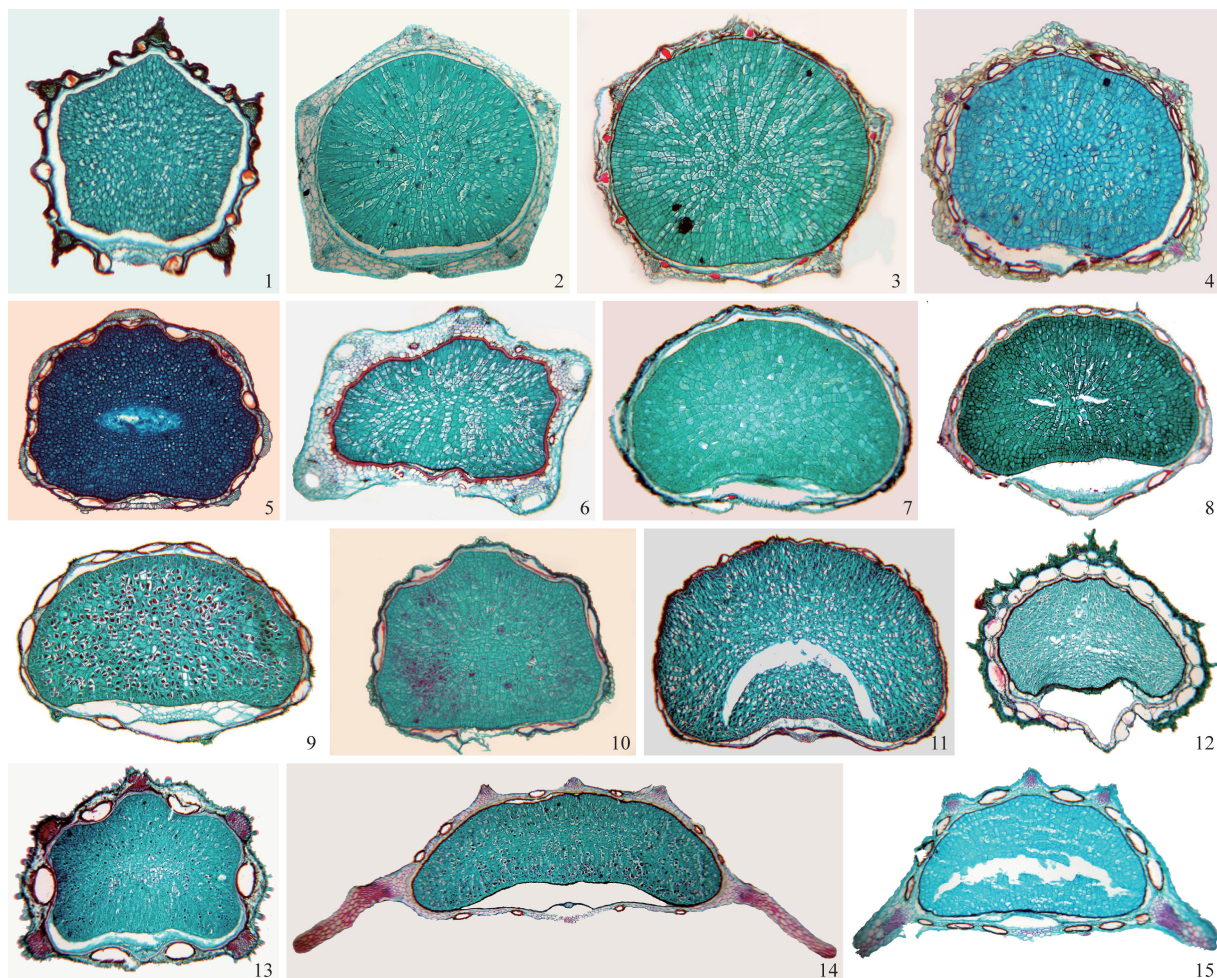
根据37个OUT和18个性状的编码建立原始数据阵,运用SPSS 23.0软件进行分析。针对37个种类计算相似性系数,组成相似性系数矩阵,在对数据进行标准化后,采用平均联接(组间)、平方欧氏距离方法进行系统聚类,形成聚类图;并针对18个果实解剖性状进行主成分分析。

2 结果和分析

2.1 果实横切面的解剖特征

伞形科阿米芹族葛缕子亚族部分代表种类的果实(即分生果)横切面结构见图1。观察的分生果横切面的解剖结构特征包括6个方面:1)果体,包括果棱以外部分的形状及其压扁程度;2)果棱,包括形状和大小;3)油管,包括棱槽和合生面的油管数量及其分布式样;4)维管束,每果棱中维管束的数量;5)附属物,果壁中的结晶、色素块;6)表皮细胞形状。

从果体性状看,仅柴胡属和山茴香(*Carlesia sinensis* Dunn)的果实几不压扁,其他属种的果实均不同程度背腹压扁。从棱的数量看,除鸭儿芹(*Cryptotaenia japonica* Hassk.)及其变型外,其他种类均无腹面的隐棱。从油管性状看,大多数种类的棱内油管数量为1个,仅鸭儿芹及其变型、藁本属(3种)以及阿米芹[*Ammi visnaga* (Linn.) Lam.]的棱内油管数量超过2个;在供试种类中,仅阿米芹、尖瓣芹



1: 川滇柴胡 *Bupleurum candollei* Wall. ex DC.; 2: 红柴胡 *B. scorzonifolium* Willd.; 3: 雾灵柴胡 *B. sibiricum* var. *jeholense* (Nakai) Y. C. Chu ex R. H. Shan et Y. Li; 4: 汶川柴胡 *B. wenchuanense* R. H. Shan et Yin Li; 5: 羽裂鸭儿芹 *Cryptotaenia japonica* f. *pinnatisecta* S. L. Liou; 6: 阿米芹 *Ammi visnaga* (Linn.) Lam.; 7: 钝瓣小芹 *Sinocarum cruciatum* (Franch.) Wolff ex R. H. Shan et F. T. Pu; 8: 直立茴芹 *Pimpinella smithii* Wolff; 9: 细裂条叶丝瓣芹 *Acronema chienii* var. *dissectum* R. H. Shan et S. L. Liou; 10: 尖瓣芹 *A. chinense* Wolff; 11: 圆锥丝瓣芹 *A. paniculatum* (Franch.) Wolff; 12: 山茴香 *Carlesia sinensis* Dunn; 13: 膜盘西风芹 *Seseli glabratum* Willd. ex Spreng.; 14: 羽苞藁本 *Ligusticum daucoideis* (Franch.) Franch.; 15: 长茎藁本 *L. thomsonii* C. B. Clarke.

图1 伞形科阿米芹族葛缕子亚族部分代表种类的果实横切面解剖结构
Fig. 1 Anatomical structure of fruit transection of some representative species in Carinae of Ammineae in Apiaceae

(*Acronema chinense* Wolff)、叉枝西风芹 (*Seseli valentinae* M. Popov.) 和膜盘西风芹 (*S. glabratum* Willd. ex Spreng.) 的每棱槽油管数为 1 个, 其他种类的每棱槽油管数均超过 1 个, 有些种类甚至在 3 个以上; 仅山茴香的油管沿果体连续分布, 其他种类的油管分布常在果棱下方间断。另外, 供试种类在果体大小、果棱发达程度、外果皮和中果皮的结晶和色素块的形态等果实特征上, 均呈现多样性和复杂性。

2.2 系统聚类分析结果

基于 18 个果实横切面解剖性状, 以西风芹亚族的西风芹属 (*Seseli* Linn.) 和藁本属为外类群, 对阿米

芹族葛缕子亚族种类进行聚类分析, 结果见图 2。

由图 2 可见, 在 $D=10$ 处, 供试的 37 种可分为 5 类, 作为外类群的西风芹亚族的藁本属和西风芹属各自为 1 类; 葛缕子亚族 7 属的种类可分为 3 类, 鸭儿芹属 (*Cryptotaenia* DC.) 和山茴香属 (*Carlesia* Dunn) 各成 1 类, 其余 5 属则归为 1 类, 后者可再分为 5 组。各类包含的属种及主要解剖特征如下:

类 I: 仅包含葛缕子亚族的山茴香属 (1 种)。主要特征为果实表面有毛; 油管大且多、密集排列, 并沿果体连续分布。

类 II: 包含西风芹亚族的藁本属 (3 种)。主要特

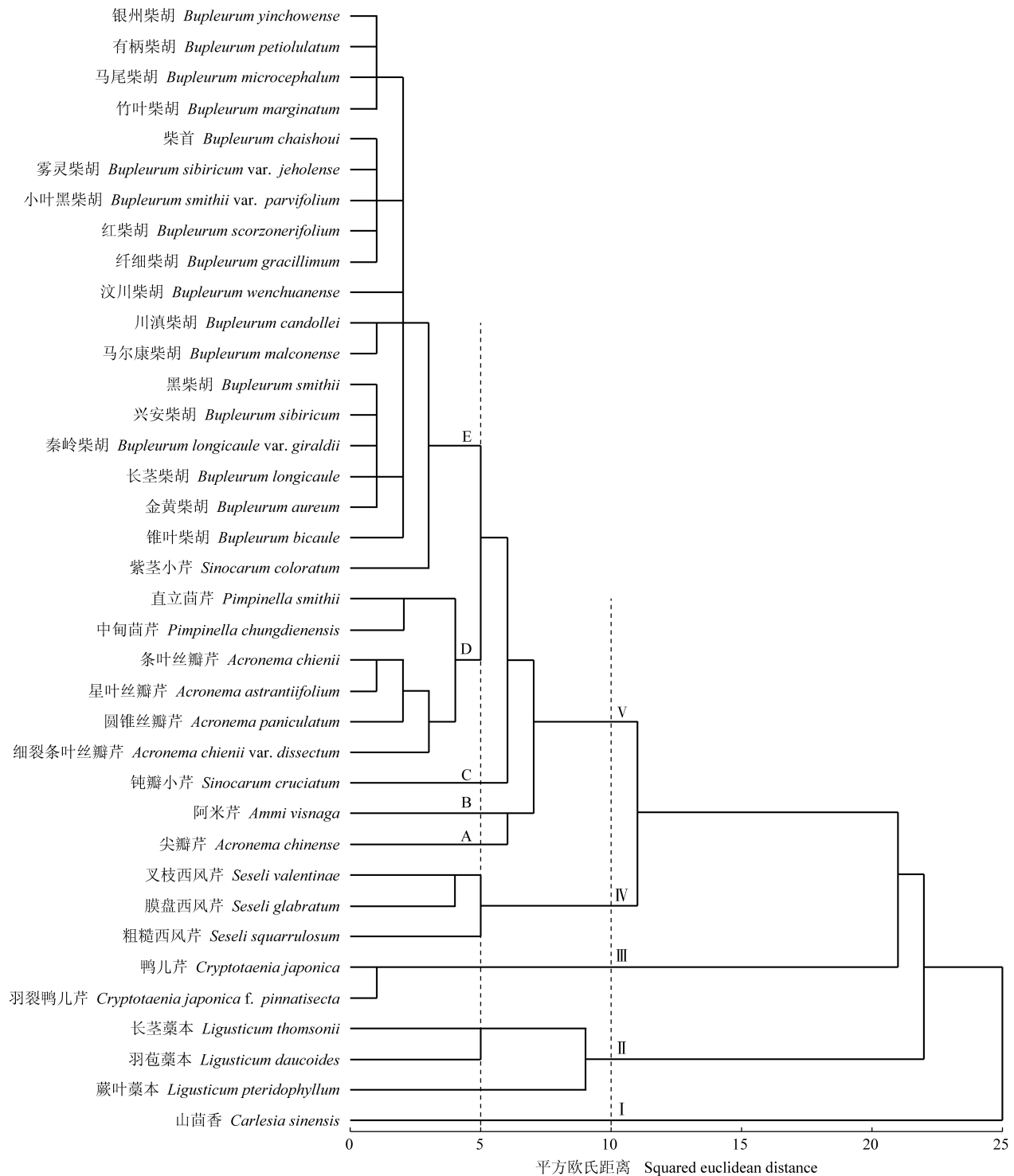


图 2 基于果实横切面解剖性状的伞形科阿米芹族葛缕子亚族种类的聚类图
 Fig. 2 Cluster dendrogram of species in Carinae of Ammineae in Apiaceae based on anatomical characters of fruit transection

征为果体背腹压扁,果棱发达、窄而薄,背部果棱明显短小于侧棱。

类 III: 包含葛缕子亚族的鸭儿芹属 (1 种 1 变

型)。主要特征为果体横切面近圆状七边形;腹面有 2 个隐棱;果棱横宽、圆钝,并呈弯眉形,近均等;油管沿果体均匀分布。

类Ⅳ:包含西风芹亚族的西风芹属(3种)。主要特征为果体稍压扁,呈宽椭圆形至五角状圆形;果棱微突起,呈宽三角形或短棒状;油管较少,每棱槽油管多为1个,合生面油管多为2个;合生面较宽,近平或微外突。

类Ⅴ:包含葛缕子亚族的柴胡属、茴芹属、丝瓣芹属(*Acronema* Falconer ex Edgew.)、阿米芹属(*Ammi* Linn.)和小芹属(*Sinocarum* H. Wolff ex R. H. Shan et F. T. Pu)5属的种类。主要特征为果体几不压扁,呈近圆形或五角状圆形;果棱几无、微突起或呈三角形;每棱槽油管2个或2个以上;合生面近平或微外突。在D=5处还可以进一步分为5组。

组A:仅包含丝瓣芹属的尖瓣芹。主要特征为果体微背腹压扁,呈近五角状圆形;果壁薄;果棱几无;棱槽油管单一,大而扁。组B:仅包含阿米芹属的阿米芹。主要特征为果体微背腹压扁或微两侧压扁,呈近五角状;果棱稍突出,有分泌管,维管束较大;内果皮明显;棱槽油管单一,细小。组C:仅包含小芹属的钝瓣小芹[*Sinocarum cruciatum* (Franch.) Wolff ex R. H. Shan et F. T. Pu]。主要特征为果体微压扁,呈椭圆

圆状圆形;果壁很薄;果棱几无;油管稀少,棱槽油管1个。组D:包含茴芹属和丝瓣芹属的6种。主要特征为果体微背腹压扁;果棱不显或微突起;油管小,扁平;果壁薄;合生面外突。组E:包含柴胡属所有供试种类(共15种3变种)以及紫茎小芹[*Sinocarum coloratum* (Diels) Wolff ex R. H. Shan et F. T. Pu]。主要特征为果体横切面呈近圆形、圆状五边形或近正五边形;果棱明显,较小,5个果棱在果体周围均匀分布;每棱槽中有油管多个;中果皮与内果皮细胞中大多有墨绿色色素颗粒;合生面狭窄。

2.3 主成分分析结果

为了进一步明确供试伞形科阿米芹族葛缕子亚族种类的18个果实解剖性状的关系,进行了主成分分析,结果见表2。检验结果显示:KMO=0.604($P < 0.05$),说明所选的性状比较适合,并且前6个主成分累计贡献率达到86.217%,表明采用前6个主成分可基本代表所有性状的信息。

由表2可见:第1主成分的贡献率最大,达到36.561%,其中,背部果棱形状、侧棱形状、每果棱中维管束的数量、腹面是否有隐棱这4个性状的绝对权

表2 伞形科阿米芹族葛缕子亚族种类的18个果实解剖性状的主成分分析结果

Table 2 Result of principal component analysis on 18 anatomical characters of fruit of species in Carinae of Ammineae in Apiaceae

主成分 Principal component	各性状的绝对权重值 ¹⁾ Absolute weight value of each character ¹⁾										
	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11
1	0.314	0.000	0.071	-0.032	0.543	0.968	0.932	0.707	0.832	0.221	-0.188
2	0.048	0.295	0.516	0.722	0.689	0.093	0.255	0.214	-0.265	0.238	-0.016
3	0.424	0.839	0.291	0.468	0.030	-0.068	0.111	0.433	0.148	0.877	-0.082
4	-0.009	0.011	-0.132	-0.079	-0.079	0.021	-0.027	-0.145	0.035	-0.121	0.224
5	0.083	0.079	0.047	0.009	0.127	0.054	0.037	-0.085	-0.013	0.008	-0.074
6	0.178	0.207	-0.013	0.123	0.105	0.065	0.084	0.085	-0.043	0.055	0.142

主成分 Principal component	各性状的绝对权重值 ¹⁾ Absolute weight value of each character ¹⁾								特征值 Eigenvalue	贡献率/% Contribution rate	累计贡献率/% Accumulative contribution rate
	C12	C13	C14	C15	C16	C17	C18				
1	-0.005	-0.017	0.110	-0.113	0.044	0.439	0.117	6.581	36.561	36.561	
2	0.150	-0.031	0.884	-0.098	0.064	0.474	0.291	3.010	16.724	53.285	
3	-0.117	-0.081	0.295	-0.166	0.040	0.264	0.236	2.569	14.275	67.560	
4	0.462	0.899	0.059	-0.053	-0.252	0.180	0.064	1.498	8.324	75.884	
5	-0.375	-0.278	0.027	-0.073	0.939	-0.137	-0.116	1.224	6.799	82.683	
6	0.041	0.060	0.055	-0.955	0.084	0.070	-0.003	0.636	3.534	86.217	

¹⁾ C1: 果体横切面形状 Transection shape of mericarp body; C2: 果体压扁类型及程度 Type and degree of mericarp compressed; C3: 果体横切面大小 Size of mericarp transection; C4: 果棱均等度 Equality degree of ribs; C5: 果棱发达程度 Developed degree of ribs; C6: 背部果棱形状 Shape of the dorsal rib; C7: 侧棱形状 Shape of the lateral rib; C8: 每果棱中的维管束数量 Number of vascular bundle in each rib; C9: 腹面是否有隐棱 With or without the hidden ribs in ventral side; C10: 侧面棱槽边与腹面的夹角 The angle between the vallicular side and the ventral side; C11: 棱上外果皮细胞外壁弯曲度 Curvature of the outer wall of exicarp cell on ribs; C12: 外果皮内结晶和(或)色素块 Crystal and (or) pigment piece in exocarp; C13: 中果皮内结晶和(或)色素块 Crystal and (or) pigment piece in mesocarp; C14: 棱上维管束以外的中果皮木化程度 Lignification degree of mesocarp outside of vascular bundle on rib; C15: 每棱槽油管数 Vitta number in each vallicular; C16: 油管是否沿果体连续分布 With or without successive distributing vitta along the mericarp body; C17: 合生面宽度 Width of commissure; C18: 种皮细胞形状 Shape of epidermal cell of seed.

重值均较高;第2主成分的贡献率为16.724%,其中,果棱均等度、果棱发达程度、棱上维管束以外的中果皮木化程度这3个性状的绝对权重值较高;第3主成分的贡献率是14.257%,其中果体压扁类型及程度、侧面棱槽边与腹面的夹角2个性状的绝对权重值较高。第4至第6主成分的贡献率分别为8.324%、6.799%和3.534%,分别为中果皮内结晶和(或)色素块、油管是否沿果体连续分布和每棱槽油管数,这3个性状的绝对权重值较高。

3 讨 论

3.1 果实横切面解剖性状对葛缕子亚族种类的分类学意义

上述聚类分析结果显示:除小芹属外,供试各属的种类基本都聚在一起,特别是柴胡属种类全部聚在组E中;另外,作为外类群的藁本属和西风芹属不仅各自聚类,而且远离葛缕子亚族各属。表明本研究选取的18个性状能较为清晰地反映属间的区别。

从主成分分析结果看,首先,在第1和第2主成分中,背部果棱形状、侧棱形状、每果棱中维管束的数量、腹面是否有隐棱、果棱均等度、果棱发达程度、棱上维管束以外的中果皮木化程度等7个性状的绝对权重值较高,这些特征均为与伞形科分生果的果棱相关的性状,说明果棱性状对葛缕子亚族种类的数量分类极为重要。其次,第3主成分中,果体压扁类型及程度、侧面棱槽边与腹面的夹角的绝对权重值较高,这2个性状对决定果体形状有重要作用,也是葛缕子亚族种类数量分类的主要性状;第三,在第4至第6主成分中,中果皮内结晶和(或)色素块、油管是否沿果体连续分布和每棱槽油管数的绝对权重值较高,这3个性状均与分生果的分泌结构有关,对葛缕子亚族种类数量分类也具有一定的意义。总体上看,分生果横切面的果棱、果体形状和分泌结构3大类解剖性状对葛缕子亚族种类的数量分类有重要意义,其中,背部果棱形状、侧棱形状、每果棱中的维管束数量、腹面是否有隐棱、果棱均等度、果棱发达程度、棱上维管束以外的中果皮木化程度、果体压扁类型及程度、侧面棱槽边与腹面的夹角等9个解剖结构对阿米芹族的数量分类有重要价值。

3.2 葛缕子亚族内各属的分类地位探讨

3.2.1 鸭儿芹的分类地位有待提升 鸭儿芹属是一

个小属,大约有8种。鸭儿芹的果实解剖结构在阿米芹族内非常特殊,突出表现在3个方面:一是腹面有2个隐棱;二是果棱横宽、圆钝,呈弯眉形,近均等;三是横切面近圆状七边形。在聚类图中该属不仅单独聚类,而且与葛缕子亚族其他属间的关系疏远。

在Drude系统中,根据“有无棱内油管”“棱间有无草酸钙结晶体”“叶片是否分裂”3个特征,将阿米芹族葛缕子亚族种类分为“叶全缘、有油管、有结晶”的异型类(具5个果棱),以及“叶分裂、无油管、无结晶”的九棱类(具5个主棱和背部4个副棱)和真型类(仅具5个果棱),而鸭儿芹的果棱特征均不同于上述3类。阿米芹族的果实常呈卵形至长圆状圆筒形(很少圆形)、顶端钝或尖锐(但绝不成喙),主棱常明显、线形至有翅,彼此几乎相等(极少背棱3条相等、侧棱2条呈翅);而鸭儿芹的果实呈长圆形至线状长圆形,果棱宽扁隆起,花柱基圆锥状,花柱直立,果实顶端近喙状,明显有别于其他属。此外,分子系统学研究结果^[6,10-11]也显示:鸭儿芹属与伞形科内的一些水生或湿生类的属,如水芹属(*Oenanthe* Linn.)、泽芹属(*Sium* Linn.)、天山泽芹属(*Berula* Hoffm.)和毒芹属(*Cicuta* Linn.),聚成独立的分支——水芹族(*Oenantheae*),由此说明鸭儿芹属的果实形态和生态习性均具有一定的特殊性和独立的演化方向。

依据分子系统学研究结果,Spalik等^[27]认为:鸭儿芹属为多系,可以分为3个分支,其中分布于北美东部—东亚的包括北美鸭儿芹[*Cryptotaenia canadensis* (Linn.) DC.]和鸭儿芹等种类的狭义鸭儿芹属归入水芹族;分布于加那利群岛的特有种秀雨鸭儿芹(新拟,*C. elegans* Webb ex Bolle)与马德拉群岛的2个伞形科木本特有种[*Monizia edulis* Lowe和*Melanoselinum decipiens* (Schrad. et J. et C. Wendl.) Hoffm.]一起被归入针果芹族(*Scandylieae*)胡萝卜亚族(*Daucinae*)中;分布于非洲的1个分支与茴芹属为姐妹群。本研究中,可以观察到在鸭儿芹的果实横切面上具有少见的腹面维管束(隐棱),这一结构在伞形科中比较特殊,也反映出鸭儿芹果实木化成分偏高的趋势,部分佐证了“将鸭儿芹属与水芹族和木本种归在一起”的分类处理的合理性。

综合生态习性、果实外形、分生果横切面的解剖结构(果体形状和果棱特征),结合分子系统学研究结果,根据本研究的解剖性状聚类图,可以认为:鸭儿芹明显不同于葛缕子亚族中的异型类、九棱类和真型

类,应属于另类;从果实解剖结构特殊性或分类等级的角度看,达到亚族水平;不仅可以从属中独立出来,而且分类地位应予提升。其形态为:叶分裂;果实线状长圆形,顶端尖,近喙状;分生果横切面呈近圆状七边形,具5个微小主棱和2个腹面隐棱,无棱内油管和棱间草酸钙结晶体。

3.2.2 山茴香属的分类地位有待提升 在 Drude 系统中,山茴香属隶属阿米芹族中的葛缕子亚族^[12],为单型属,仅分布于中国的山东和辽宁,在朝鲜也有分布。该种生于沿海山地的干燥山坡或岩石裂缝中,具有适生少水易旱环境的习性及外部形态和内部结构。本属最明显的果实解剖特征为“油管较大且多,沿果体连续分布;果棱上有1~3个大分泌腔”,表现出果实油管或分泌道高度发达的演化方向。该属花和果的外部特征也非常特殊,不仅花柱发达、花柱基圆锥状、花柱长而直立、花柱与果实的长度近相等,而且花萼极为明显,果实表面密被毛。

聚类分析结果显示:该属远离葛缕子亚族中的所有属,单独聚为一类(类 I),与其他属的疏远程度达到甚至超过了葛缕子亚族和西风芹亚族的等级。此外在分支系统中该属被归于新建立的亮蛇床族(Selineae)中,与亮蛇床属(*Selinum* Linn.)种类近缘^[5],并与石防风 [*Peucedanum terebinthaceum* (Fisch.) Fisch. ex Turcz.]高度结合为一支^[10]。说明山茴香属的演化地位远高于现在的地位,其分类地位应予提升。

3.2.3 柴胡属的分类地位得到进一步证实 柴胡属除了具有独特、全缘性的禾状叶外,无论是果实外部形态特征和解剖结构,还是分子性状,都有其自身的特征,远别于伞形科的其他属,在伞形科(尤其是芹亚科)中是一个公认的、相对自然和原始的类群。本研究结果也同样反映出这一结果,在聚类分析时柴胡属自成一组(组 E),仅其内部可以明显分成不同亚组,这一结果与前人的研究结果相符^[28]。

在传统分类系统中,柴胡属位于阿米芹族葛缕子亚族的异型类,分子系统学研究结果^[6,9]表明该属位于芹亚科基部,并且成为独立的柴胡族,这与传统分类结果基本一致。此外,Neves 等^[29]建议将其分为2个亚属,即木本、原始类型的 *Penninveria* 亚属,以及草本、进化类型的 *Bupleurum* 亚属;王长宝等^[21]则认为国产柴胡属种类均属于为 *Bupleurum* 亚属。

3.2.4 丝瓣芹属与茴芹属的关系 由本研究结果可

以看出:丝瓣芹属是一个自然的属,该属供试种类均紧密地聚在一起;茴芹属种类也聚在一起,并且与丝瓣芹属关系较近,聚成组 D。与其他各属种类相比,这2个属种类的共同特征主要是果实横切面呈圆形、卵状心形或卵状圆形,果棱不发达、不显或微突起,果壁很薄,中果皮很少,但油管多数、明显且均匀分布于棱槽内,同时合生面外突。

张红瑞^[30]依据植物形态特征的聚类分析结果表明:丝瓣芹属种类单独被聚为一支,分子系统学研究也显示该属形成了一个支持率很高的单系,并且与羽苞芹属(*Oreocmopsis* Pimenov et Kljuykov)构成姐妹类群,与囊瓣芹属(*Pternopetalum* Franch.)、滇芹属(*Meeboldia* H. Wolff)等构成并系,属间关系较近。Zhou 等^[11]基于分子序列的研究认为:丝瓣芹属为单系,并与 Drude 系统中葛缕子亚族的小芹属、旱芹属(*Apium* Linn.)和囊瓣芹属,以及美味芹族(*Smyrnieae*)的滇芹属和棱子芹属(*Pleurospermum* Hoffm.)聚在一起,均归于丝瓣芹族(Acronemeae)。

茴芹属是伞形科中的一个属,对该属的系统分类和果实解剖等方面的专项研究结果^[24,31-34]均提示该属并非单系,且基于分子系统学研究结果,该属被分在东亚分支(East Asia Clade)、茴芹族(*Pimpinelleae*)和亮蛇床族3个不同分支中^[11],而且,与丝瓣芹属所在的丝瓣芹族相距甚远。

在 Drude 系统中,上述2个属均为葛缕子亚族真型类的成员,但是,分子系统学研究结果表明二者的关系并不密切,彼此远离。由此可见,基于果实解剖特征建立的这2个属间的以及属内种间的分类关系,与基于分子序列建立的系统关系明显不一致,说明这两属间的分类关系有待深入探讨。

3.2.5 小芹属下的分类有待进一步研究 在传统分类系统中,小芹属被置于阿米芹族葛缕子亚族^[12]。从果实横切面看,该属种类的果体稍压扁、果棱不显,这些特征与丝瓣芹属相似;但是该属每个棱槽内仅有1个油管、合生面有2个油管,而且合生面不外突、稍内凹,与丝瓣芹属明显有别。

该属种间差异大,分化明显。张红瑞^[30]的研究结果表明:从果实形态(长圆形、果棱成丝状)看,该属与东俄芹属(*Tongoloa* H. Wolff)、凹乳芹属(*Vicatia* DC.)及滇芹属种类近似,但从分子序列看,该属也不是单系,而是与东俄芹属、瘤果芹属(*Trachydium* Lindl.)聚成多个并系,形成高支持率的一个分支。

Zhou 等^[11]基于分子序列的研究也认为该属与东俄芹属关系最为密切,并将其归入东亚分支的东俄芹亚分支。从果实解剖特征看,该属供试的2个种(紫茎小芹和钝瓣小芹)在侧棱和背棱形态、果体压扁程度、外果皮内的结晶和色素块等性状上区别明显,分别被聚在2个组中,距离较远,这也佐证了分子系统学的研究结果。因此,小芹属内种间的亲缘关系有待进一步研究。

3.3 西风芹亚族中西风芹属的界限和系统地位需要重新考虑。

在Drude系统中,西风芹属为西风芹亚族成员^[12],虽在本研究中,作为外类群,西风芹属的3个供试种类聚为一类(类IV),但其果实解剖结构更接近于葛缕子亚族,果体轻度背腹压扁、横切面呈近五边形;果棱虽然明显但并不太发达,呈圆丘形突起,近相等;通常背棱和侧棱区别不明显,侧棱偶较宽,且在果体上近均等分布。因而,从亚族水平看,西风芹属更接近于葛缕子亚族,或并入后者更合适。

有关西风芹属的界限或分类地位至今存在争议,比较突出的问题是该属与岩风属(*Libanotis* Haller ex Zinn)和绒果芹属(*Eriocyclus* Lindl.)的分合,或将岩风属并入其中作为一个亚属,或分置于不同组中,或将绒果芹属全部并入其中^[34],但也有学者不同意这种分类处理^[12-13]。分子系统学研究结果表明:西风芹属不是单系的,并且与山芎属(*Conioselinum* Fisch. ex Hoffm.)、喜峰芹属(*Cortia* DC.)和芫荽属(*Coriandrum* Linn.)近缘^[4],甚至与防风属(*Saposhnikovia* Schischk.)和前胡属(*Peucedanum* Linn.)有较近的亲缘关系^[10],该属应该归入亮蛇床族中^[1]。因此,西风芹属的界限需要重新考虑,以不与岩风属和绒果芹属合并为宜。

3.4 葛缕子亚族乃至阿米芹族的不自然性有待进一步探讨

在长达百年的传统伞形科分类系统^[2]中,依据外部形态性状建立的族级分类沿用至今。但是依据DNA分子序列形成的伞形科分支系统,不仅在族级而且在亚科水平上都有大量调整,有不少属被认为不是单系而被分到不同族或分支中,例如,藁本属种类被分至亮蛇床族、丝瓣芹族、滇芹分支(*Sinodielsia* Clade)等5个分支中。分子系统学研究结果^[10]表明阿米芹族是一个极不自然、非单系的类群,可被分成若干新的族或分支,仅国产阿米芹族的各属就被分别

归为柴胡族、滇芎分支(*Physospermopsis* Clade)、水芹族、针果芹族胡萝卜亚族、丝瓣芹分支(*Acronema* Clade)、滇芹分支、亮蛇床族、茴芹族(*Pimpinelleae*)、葛缕子族(*Careae*)、绵果芹分支(*Cachrys* Clade)和旱芹族(*Apieae*)等诸多新类群。

在传统分类系统中,阿米芹族是具有中等进化程度的一个大族,下设亚族、类、属的种上等级分类系统,果实的外形和内部结构是其重要的分类依据。但是,伞形科植物的果实性状既存在许多变异也存在一定程度的趋同性,以果实性状为主划分属以上的等级类群并建立分类关系,易导致不自然性。而本研究基于果实解剖性状的数量分类结果也表明阿米芹族的分类存在不合理现象,就葛缕子亚族而言,鸭儿芹属、山茴香属等与其他各属间的分异程度达到亚族水平,反映出该族的不自然性。这一结果也与分子系统学研究结果相吻合,表明该族及亚族的内部需作调整,因此,葛缕子亚族乃至阿米芹族的分类系统有待继续深入研究。

参考文献:

- [1] DOWNIE S R, SPALIK K, KATZ-DOWNIE D S, et al. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences [J]. *Plant Diversity and Evolution*, 2010, 128: 111-136.
- [2] DRUDE O. Umbelliferae [M] // ENGLER A, PRANTL K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien (Vol. 3). Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1898: 63-250.
- [3] AJANI Y, AHMAD A, CORDES J M, et al. Phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences reveals relationships within five groups of Iranian Apiaceae subfamily Apioideae [J]. *Taxon*, 2008, 57: 383-401.
- [4] DOWNIE S R, KATZ-DOWNIE D S, WATSON M F. A phylogeny of the flowering plant family Apiaceae based on chloroplast DNA *rpl16* and *rpoCl* intron sequences: towards a suprageneric classification of subfamily Apioideae [J]. *American Journal of Botany*, 2000, 87: 273-292.
- [5] DOWNIE S R, KATZ-DOWNIE D S, CHO K-J. Phylogenetic analysis of Apiaceae subfamily Apioideae using nucleotide sequences from the chloroplast *rpoCl* intron [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1996, 6(1): 1-18.
- [6] DOWNIE S R, PLUNKETT G M, WATSON M F, et al. Tribes and clades within Apiaceae subfamily Apioideae: the contribution of molecular data [J]. *Edinburgh Journal of Botany*, 2001, 58: 301-330.
- [7] DOWNIE S R, RAMANATH S, KATZ-DOWNIE D S, et al. Molecular systematics of Apiaceae subfamily Apioideae: phylogenetic analyses of nuclear ribosomal DNA internal transcribed

- spacer and plastid *rpoCl* intron sequences[J]. American Journal of Botany, 1998, 85: 563-591.
- [8] KATZ-DOWNIE D S, VALIEJO-ROMAN C M, TERENCEVA E I, et al. Towards a molecular phylogeny of Apiaceae subfamily Apioideae: additional information from nuclear ribosomal DNA ITS sequences [J]. Plant Systematics and Evolution, 1999, 216: 167-195.
- [9] PLUNKETT G M, DOWNIE S R. Major lineages within Apiaceae subfamily Apioideae: a comparison of chloroplast restriction site and DNA sequence data[J]. American Journal of Botany, 1999, 86: 1014-1026.
- [10] ZHOU J, GONG X, DOWNIE S R, et al. Towards a more robust molecular phylogeny of Chinese Apiaceae subfamily Apioideae: additional evidence from nrDNA ITS and cpDNA intron (*rpl16* and *rps16*) sequences [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2009, 53(1): 56-68.
- [11] ZHOU J, PENG H, DOWNIE S R, et al. A molecular phylogeny of Chinese Apiaceae subfamily Apioideae inferred from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences[J]. Taxon, 2008, 57(2): 402-416.
- [12] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第五十五卷第二分册[M]. 北京: 科学出版社, 1985.
- [13] SHE M L, PU F D, PAN Z H, et al. Apiaceae (Umbelliferae) [M]//WU Z Y, RAVEN P H. Flora of China; Vol. 14. Beijing: Science Press, 2005: 1-205.
- [14] 刘芳, 刘启新. 中国伞形科5个引种栽培的模式种果实比较解剖学研究[J]. 植物资源与环境学报, 2006, 15(4): 9-16.
- [15] 刘启新, 惠红, 李碧媛, 等. 中国伞形科变豆菜亚科的果实解剖特征及其系统学意义[J]. 植物资源与环境学报, 2002, 11(4): 1-8.
- [16] 蒲高忠, 刘启新. 中国滇芎属果实解剖特征及分类学意义[J]. 植物资源与环境学报, 2005, 14(4): 1-6.
- [17] 王珂, 张勇, 刘启新, 等. 伞形科棱子芹属部分种类果实结构的比较解剖学研究[J]. 植物资源与环境学报, 2011, 20(2): 7-14.
- [18] 魏雪莹, 刘玫, 茹剑, 等. 中国伞形科棱子芹属果实微形态及其分类学研究[J]. 草业学报, 2016, 25(4): 111-120.
- [19] LIU M. A taxonomic evaluation of fruit structure in the family Apiaceae[D]. Johannesburg: Rand Afrikaans University, 2004: 141-176.
- [20] THEOBALD W L. Comparative anatomical and developmental studies in the Umbelliferae[M]//HEYWOOD V H. The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. London: Academic Press, 1971: 177-197.
- [21] 王长宝, 马祥光, 何兴金. 伞形科柴胡属部分物种的果实特征及系统学意义[J]. 植物科学学报, 2011, 29(4): 399-408.
- [22] 陈佩俊, 刘爽, 马祥光, 等. 伞形科藁本属20种植物的果实特征及其分类学意义[J]. 西北植物学报, 2015, 35(8): 1574-1586.
- [23] 孟德玉. 四川藁本属植物果实和叶柄解剖学研究[J]. 西北植物学报, 2011, 31(2): 229-235.
- [24] KHAJEPIRI M, GHAREMANINEJAD F, MOZAFFARIAN V. Fruit anatomy of the genus *Pimpinella* L. (Apiaceae) in Iran[J]. Flora, 2010, 205(5): 344-356.
- [25] 舒璞, 袁昌齐, 余孟兰, 等. 中国柴胡属药用植物的数量分类研究(I)[J]. 西北植物学报, 1998, 18(2): 277-283.
- [26] 王利松. 伞形科囊瓣芹属的表型分析[J]. 云南植物研究, 2007, 29(1): 13-25.
- [27] SPALIK K, DOWNIE S R. Intercontinental disjunctions in *Cryptotaenia* (Apiaceae, Oenantheae): an appraisal using molecular data[J]. Journal of Biogeography, 2007, 34(12): 2039-2054.
- [28] 王奇志, 何兴金, 马祥光, 等. 柴胡属 *Bupleurum* L. 植物的系统分类研究进展[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(4): 3-6.
- [29] NEVES S S, WATSON M F. Phylogenetic relationships in *Bupleurum* (Apiaceae) based on nuclear ribosomal DNA ITS sequence data[J]. Annals of Botany, 2004, 93(4): 379-398.
- [30] 张红瑞. 伞形科小芹属和丝瓣芹属的系统学研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
- [31] 王志新. 中国伞形科茵芹属(*Pimpinella* L.)的系统分类与进化生物学研究[D]. 成都: 四川大学生命科学院, 2012.
- [32] ABEBE D. Systematic studies in the genus *Pimpinella* L. (Umbelliferae) from tropical Africa[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1991, 110: 327-372.
- [33] WANG Z X, DOWNIE S R, TAN J B, et al. Molecular phylogenetics of *Pimpinella* and allied genera (Apiaceae), with emphasis on Chinese native species, inferred from nrDNA ITS and cpDNA intron sequence data[J]. Nordic Journal of Botany, 2014, 32(5): 642-657.
- [34] PIMENOV M G, LEONOV M V. The Genera of the Umbelliferae: A Nomenclator[M]. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 1993.

(责任编辑: 郭严冬)