

角蒿属 (紫葳科) 的花粉形态*

陈绍田¹, 管开云¹, 周浙昆^{1**}, Toshiyuki Fujiki²

(1 中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204, 2 International Research Center for Japanese Studies, 3-2 Oeyama-cho, Goryo, Nishikyo-ku, Kyoto 610-1192, Japan)

摘要: 对角蒿属 (*Incarvillea* Juss.) 14 个种 (4 变种, 2 居群) 的花粉进行了扫描电镜观察。角蒿属花粉形态较为相似, 为单粒花粉, 花粉粒扁球形至近球形, 外壁表面同时具有近刺状和穴状两种纹饰。大小在 28~51 μm 之间, 萌发孔为多沟型, 6~10 沟, 沟长度不等, 沿赤道分布, 一些种类中沟多少弯曲使萌发孔成螺旋状, 沟末端在极面上多少连接形成合沟。角蒿属内种间花粉形态上的相似性说明了角蒿属应为一单系类群, 而对于角蒿属下单元划分及种间的系统有着有限的意义, 波罗花亚属花粉明显大于其它两个属, 花粉形态特征也显示了它与角蒿亚属关系较近。同时, 研究结果不支持将角蒿属放在硬骨凌霄族 (Tecomeae)。

关键词: 紫葳科; 角蒿属; 花粉形态

中图分类号: Q 944 **文献标识码:** A **文章编号:** 0253-2700(2003)04-0457-08

Pollen Morphology of the Genus *Incarvillea* (Bignoniaceae)CHEN Shao-Tian¹, GUAN Kai-Yun¹, ZHOU Zhe-Kun^{1**}, Toshiyuki Fujiki²

(1 Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204 China; 2 International Research Center for Japanese Studies, 3-2 Oeyama-cho, Goryo, Nishikyo-ku, Kyoto 610-1192, Japan)

Abstract: Pollen morphology of fourteen species, including 4 variants and 2 populations in the genus *Incarvillea* Juss. were studied. The results indicated that the pollen morphology of the species studied are very similar. Pollen grains of the species are found in monad. They are oblate to subspheroidal in shape and always have 6-10 colpi. Their size is from 28 to 51 μm in diameter. The interspecific similarity in pollen morphology implicates that the genus is monophyletic. In the family Bignoniaceae, the genus *Incarvillea* belongs to the tribe Tecomeae, but it is obviously different from any other genera among the tribe in pollen morphology, which suggested that the treatment of the genus *Incarvillea* in tribe Tecomeae might not be very natural. In the other hand, the pollen characters have limited value inside the genus and only a few species can be differentiated from each other. According to the interspecific difference, the subgenus *Pteroscleris* can be distinguished from other subgenera but it is affinitive to the subgenus *Incarvillea*.

Key words: Bignoniaceae; *Incarvillea*; Pollen morphology

* 国家自然科学基金资助项目 39930020

** 通讯联系人

收稿日期: 2002-11-07, 2003-02-25 接受发表

作者简介: 陈绍田 (1976-) 男, 博士, 主要从事植物系统与植物地理学研究。

角蒿属 (*Incarvillea* Juss.) 是紫葳科 (Bignoniaceae) 中两个草本属之一, 计 18 种, 分布于中亚经喜马拉雅山区和横断山区到中国东北部和蒙古, 尤其以喜马拉雅山和横断山区分布最为集中。我国有 14 种, 主要分布于喜马拉雅山和横断山区。紫葳科以木本和木质藤本为主, 科内包括了许多重要经济林木, 因此对紫葳科的研究也往往主要集中在木本植物, 草本属常常被忽略, 角蒿属尤其如此。除 Grierson (1961) 根据形态进行了分类学研究外, 其它方面较为系统的研究未见报道。另外, 紫葳科的系统研究中一个较难解决的问题是属的严格划分 (Lawrence, 1951; Gentry, 1973), 其原因在于属一级分类单元上划分过细, 同其它较大或者相当大小的科相比, 紫葳科的多数属下种数较少 (Gentry, 1973)。因此, 只有广泛收集尽可能多的资料才可能建立紫葳科客观自然的分类系统。孢粉学是研究花粉和孢子的科学。花粉相对营养器官而言, 受环境因素影响较营养器官少, 因此, 花粉形态的研究有助于解决某些分类系统上的地位问题。紫葳科花粉形态研究 (Mitra, 1968; Huang, 1972; Ferguson & Santisuk, 1973; Suryakanta, 1973; Buurman, 1977; Gentry & Tomb, 1979; Wang 等, 1997; 韦仲新, 1989; 韦仲新等, 2001) 表明: 紫葳科花粉是多型的 (Buurman, 1977; Gentry and Tomb, 1979; 韦仲新等, 2001), 花粉形态的变化显示了它们可能是沿着多个支系独立演化, 因此在族或者科的分类上应用是有限的 (Gentry and Tomb, 1979), 但是在属的划分上有着积极的意义。目前紫葳科分类系统中, 科下被划分成 8 个族, 角蒿属形态上较为原始的硬骨凌霄族 (Tecomeae)。Gentry 和 Tomb (1979) 把硬骨凌霄族的花粉分成 3 种类型: 细网纹 3 沟型, 光滑 3 沟型, 龟纹型。其中 3 沟细网纹型花粉在紫葳科和硬骨凌霄族中分布最广。角蒿属的花粉也被归为此类。而目前角蒿属有限的花粉形态资料与这一划分有出入: 王伏雄等 (1997) 介绍了 4 种角蒿属植物的花粉形态, 它们分别属于 3 个亚属: 两头毛亚属 (*Amphicome*) 的两头毛 *I. arguta*, 波罗花亚属 (*Pteroscleris*) 密生波罗花 (*I. compacta*) 和鸡肉参 (*I. mairei*), 角蒿亚属 (*Incarvillea*) 的角蒿 *I. sinensis*。这 4 种植物花粉形态较相似, 主要区别在花粉沟形态上: 两头毛具 6~7 沟, 两端尖, 中间较宽, 沟膜上具细而较模糊的颗粒; 其它 3 种沟长短不一, 或成螺旋状, 或很短, 密生波罗花具 9 沟, 鸡肉参具 8 沟, 角蒿 (*I. sinensis*) 具 7 沟。韦仲新等 (2001) 对 3 种角蒿属植物花粉进行研究: 花粉扁球形至近球形, 多沟, 一般 8~9 条, 沟不等长, 外壁具 (细) 刺状突起。以这些研究为背景, 对角蒿属植物花粉形态进行系统全面的研究对弄清角蒿属的系统位置有一定意义。

本项研究对角蒿属 14 个种 (4 变种, 2 居群) 的花粉进行了扫描电镜观察, 为角蒿属的划分和角蒿属同其它属的关系积累了花粉学资料, 本文对其分类学意义进行了探讨。

1 材料和方法

1.1 材料

部分实验材料取自野外, 将成熟花药分别包装置于硅胶中干燥保存。少部分取自蜡叶标本。凭证标本大部分存于昆明植物所标本馆 (KUN)。凭证标本及采集地点见表 1。

1.2 方法

样品在 10% KOH 中煮沸 10 min, 200 μm 筛眼过滤后离心 (1 500 r/min, 10 min), 沉淀经蒸馏水洗后再离心 (1 500 r/min, 10 min); 沉淀中加入乙酸, 离心 (1 500 r/min, 10 min) 后沉淀在乙酸酐/硫酸 (9/1)

混合液中煮沸 10 min, 加入乙酸, 离心 (1 500 r/min, 10 min); 沉淀经蒸馏水洗, 离心 (1 500 r/min, 10 min); 所得沉淀经醋酸酐分解后经 2% 钼酸处理 2 h, 加蒸馏水洗, 离心 (1 500 r/min, 10 min); 沉淀加蒸馏水洗再离心 (1 500 r/min, 10 min), 反复洗涤 4 次。沉淀经 30%、60%、80%、99.5% 系列酒精脱水, 每级都经离心 (1 500 r/min, 10 min) 沉淀, 去除上清液, 沉淀经二甲苯透明; 离心 (1 500 r/min, 10 min) 沉淀, 去除上清液, 沉淀置于载片上, 镀膜 5 min 后, 在扫描电镜下观察照相 (扫描电镜照片如图版)。花粉形态描述参照王伏雄等 (1997) 的标准。

表 1 材料来源及凭证标本

Table 1 Species, locations and vouchers used for studies

亚属 (Subgen.)	种类 (Species)	采集地点 (Location)	凭证标本 (Voucher)
两头毛 <i>Amphicome</i>	两头毛 <i>I. arguta</i> (from Yunnan)	Yunnan, Zhongdian	Chen ST200103
	两头毛 <i>I. arguta</i> (from Sichuan)	Sichuan, Markang	Chen ST200104
	聚叶两头毛* <i>I. emodi</i>	产地不详	Burt B481
角蒿 <i>Incarvillea</i>	对叶角蒿* <i>I. olgae</i>	产地不详	Grey Wilson and Hewer 1334
	角蒿 <i>I. sinensis</i> var. <i>sinensis</i>	Sichuan, Markang	Chen ST200106
	黄花角蒿 <i>I. sinensis</i> var. <i>przewalskii</i>	Kunming Botanical Garden	Chen ST200113
波罗花 <i>Pteroscleris</i>	四川波罗花 <i>I. beresowskii</i>	Sichuan, Barkam	Chen ST200109
	密生波罗花 <i>I. compacta</i>	Sichuan, Shiqu	Chen ST200111
	红波罗花 <i>I. delavayi</i>	Yunnan, Lijang	Chen ST200108
	裂叶波罗花 <i>I. dissectifoliola</i>	Sichuan, Yanyuan	Chen ST200107
	黄波罗花 <i>I. lutea</i>	Sichuan, Daocheng	Chen ST200110
	鸡肉参 <i>I. mairei</i> var. <i>mairei</i>	Yunnan, Dali	Chen ST200101
	大花鸡肉参 <i>I. mairei</i> var. <i>grandiflora</i>	Yunnan, Zhongdian	Chen ST200105
	藏波罗花 <i>I. younghusbandii</i>	Xizhang, Nielamu	Chen ST200114
	高波罗花* <i>I. altissima</i>	产地不详	G. Forrest 30633
	中甸角蒿 <i>I. zhongdianensis</i>	Yunnan, Zhongdian	Chen ST200102
单叶波罗花* <i>I. forrestii</i>	产地不详	G. Forrest 13135	

* 材料取自蜡叶标本

2 结果

本属花粉为单粒花粉, 花粉扁球至近球形, 大小在 28~51 μm 之间, 表面同时具有近刺和穴状两种纹饰。萌发孔为多沟型, 6~10 沟, 沟长度不等, 沿赤道分布, 一些种类 (如波罗花亚属) 中沟多少弯曲使萌发孔成螺旋状, 沟末端在极面上多少连接形成合沟, 尽管如此, 仍然根据沟在赤道面的排列情况来计算沟的数目 (花粉形态如图版)。各种花粉主要形态特征描述如表 2。

3 讨论

3.1 花粉形态在属下阶元划分的意义

角蒿属花粉形态在种间差异较小, 一致性程度较高, 这种一致性暗示了角蒿属可能为一单系类群。种间主要差别在于花粉的大小、刺和穴的密度和排列以及沟的弯曲程度和联合状态, 只有少数种在沟的数目上有差异, 因此它在属下单元上的分类意义是有限的。然而, 值得一提的是, 波罗花亚属各个种的花粉粒较大 (表 2; 图版: G~Q), 其沟多少弯曲成螺旋状, 以及在极面联合形成合沟的现象, 这些特征在波罗花亚属下表现了较高的一致性, 并与其它亚属相区别。角蒿亚属与两头毛亚属的花粉较波罗花亚属小 (表 2; 图版: A~F)。角蒿亚属中, 黄花角蒿 (*I. sinensis* var. *przewalskii*) (图版: C1) 和 *I. olgae* (图版: A1) 也存在沟在极面联合的现象, 表明角蒿亚属与波罗花亚属关系更近, 符合分子系统学证据所支持的结果: 角蒿的两个变种与波罗花亚属形成姐妹群, 而二者形成的大

分枝与两头毛亚属是姐妹群关系,也即是角蒿亚属与波罗花亚属理更为接近;但是,分子系统学和其它形态特征上支持的 *I. olgae* 形成一个独立分枝在花粉形态上没有得到支持。细胞学研究结果显示,波罗花亚属染色体较其它两个亚属大,花粉大小也是如此,而两头毛亚属和角蒿亚属同样具有较小染色体的,但角蒿亚属与波罗花亚属核型不对称性都为 3A 型因而这两个亚属可能具有更近的亲缘关系(两头毛亚属核型不对称性为 2A 型)。从花粉形态上看,波罗花亚属具相对较大的花粉粒而易于与其它两个亚属相区别,而两头毛亚属和角蒿亚属同具有相对较小的花粉粒,但角蒿亚属中有的类群出现了相互联合的趋势,因而更接近波罗花亚属。

两头毛亚属的两头毛 (*I. arguta*) 2 个居群间在叶形态和大小、毛被、地理分布以及蒴果开裂方式上有着明显的区别,二者花粉形态特征上的区别是:沟数目云南中甸居群为 6 沟,四川马尔康居群为 7 沟(表 2; 图版: E, F)。综合这些区别特征,这两个居群作两个种来处理更适合。

表 2 角蒿属花粉主要形态特征

Table 2 The morphological characters of the pollens of the genus *Incarvillea*

亚属 Subgen.	种类 Species	形态 Morpho	大小/ μm Size	表面纹饰 Sculpture	萌发孔 Colpi	图版号 N. in Plate
角蒿 <i>Incarvillea</i>	对叶角蒿 <i>I. olgae</i>	近球形	28 ~ 36 × 33 ~ 34	近刺状纹饰、穴状纹饰	8 沟	A
	角蒿 <i>I. sinensis</i> var. <i>sinensis</i>	近球形	36 ~ 41 × 34 ~ 35	近刺状纹饰、穴状纹饰	8 沟	B
	黄花角蒿 <i>I. sinensis</i> var. <i>przewalskii</i>	扁球形至 近球形	34 ~ 38 × 29 ~ 30	近刺状纹饰、穴状纹饰	8 沟	C
两头毛 <i>Amphicome</i>	聚叶两头毛 <i>I. emodi</i>	扁球形	36 ~ 39 × 31 ~ 32	近刺状纹饰、穴状纹饰	7 沟	D
	两头毛 <i>I. arguta</i> (SC)	近球形	28 ~ 31 × 29 ~ 30	近刺状纹饰、穴状纹饰	7 沟	E
	两头毛 <i>I. arguta</i> (YN)	近球形	33 ~ 35 × 29 ~ 30	近刺状纹饰、穴状纹饰	6 沟	F
波罗花 <i>Pteroscleris</i>	高波罗花 <i>I. altissima</i>	扁球形至 近球形	43 ~ 47 × 36 ~ 37	近刺状纹饰、穴状纹饰	10 沟	G
	单叶波罗花 <i>I. forrestii</i>	近球形	47 ~ 50 × 40 ~ 41	近刺状纹饰、穴状纹饰	8 沟	H
	四川波罗花 <i>I. beresowskii</i>	扁球形至 近球形	43 ~ 47 × 39 ~ 40	近刺状纹饰、穴状纹饰	9 沟	I
	黄波罗花 <i>I. lutea</i>	近球形	42 ~ 44 × 39 ~ 40	近刺状纹饰、穴状纹饰	9 沟	J
	鸡肉参 <i>I. mairei</i> var. <i>mairei</i>	近球形	42 ~ 44 × 38 ~ 39	近刺状纹饰、穴状纹饰	10 沟	K
	大花鸡肉参 <i>I. mairei</i> var. <i>grandiflora</i>	近球形	45 ~ 48 × 38 ~ 39	近刺状纹饰、穴状纹饰	9 沟	L
	密生波罗花 <i>I. compacta</i>	扁球形至 近球形	44 ~ 47 × 38 ~ 39	近刺状纹饰、穴状纹饰	8 沟	M
	红波罗花 <i>I. delavayi</i>	近球形	43 ~ 46 × 38 ~ 39	近刺状纹饰、穴状纹饰	10 沟	N
	裂叶波罗花 <i>I. dissectifoliola</i>	近球形	45 ~ 50 × 42 ~ 43	近刺状纹饰、穴状纹饰	10 沟	O
	中甸角蒿 <i>I. zhongdianensis</i>	近球形	45 ~ 50 × 42 ~ 43	近刺状纹饰、穴状纹饰	8 沟	P
藏波罗花 <i>I. younghusbandii</i>	近球形	45 ~ 51 × 46 ~ 47	近刺状纹饰、穴状纹饰	8 沟	Q	

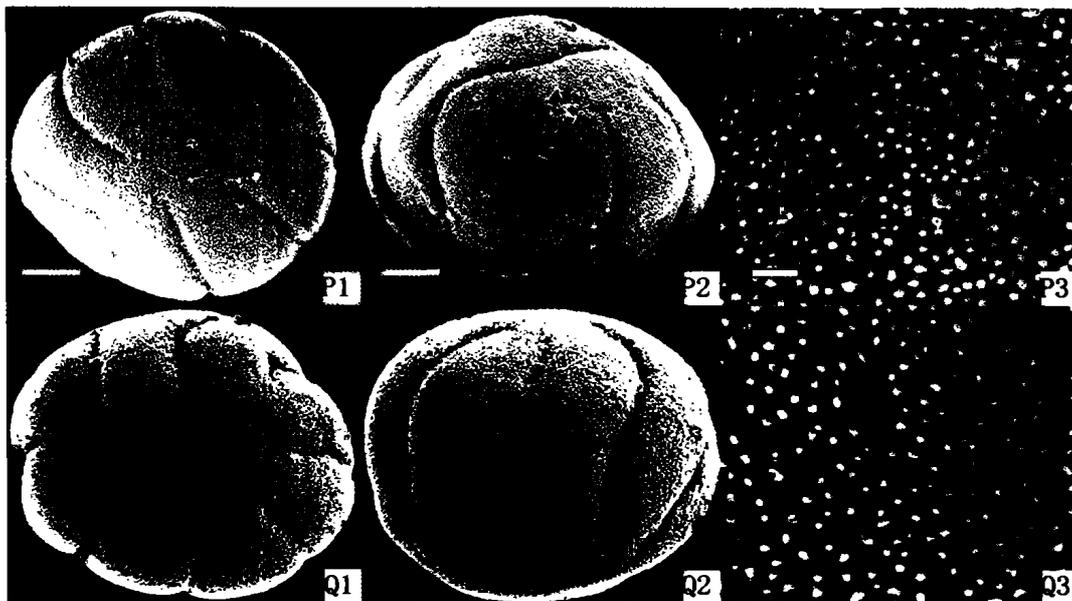
3.2 角蒿属在紫葳科的位置

目前紫葳科分类系统中,科下被划分成 8 个族,角蒿属置于形态上较为原始的硬骨凌霄族 (Tecomeae),硬骨凌霄族主要是由泛热带分布的属组成,也包括几个温带属,大部分为乔木和灌木,还有一些没有异常木材解剖结构的无卷须藤本,果垂直果隔开裂 (Gentry & Tomb, 1979)。但同其它属相比,以喜马拉雅为分布中心的角蒿属是草本属,更重要的是角蒿属果平行果隔开裂,显然从形态上看,把角蒿属划在硬骨凌霄族不自然。从花粉形态上看, Gentry & Tomb (1979) 把硬骨凌霄族的花粉分成 3 种类型:细网纹 3 沟型,光滑 3 沟型,龟纹型。其中 3 沟细网纹型花粉在紫葳科和硬骨凌霄族中分布最广,本族的草本属花粉

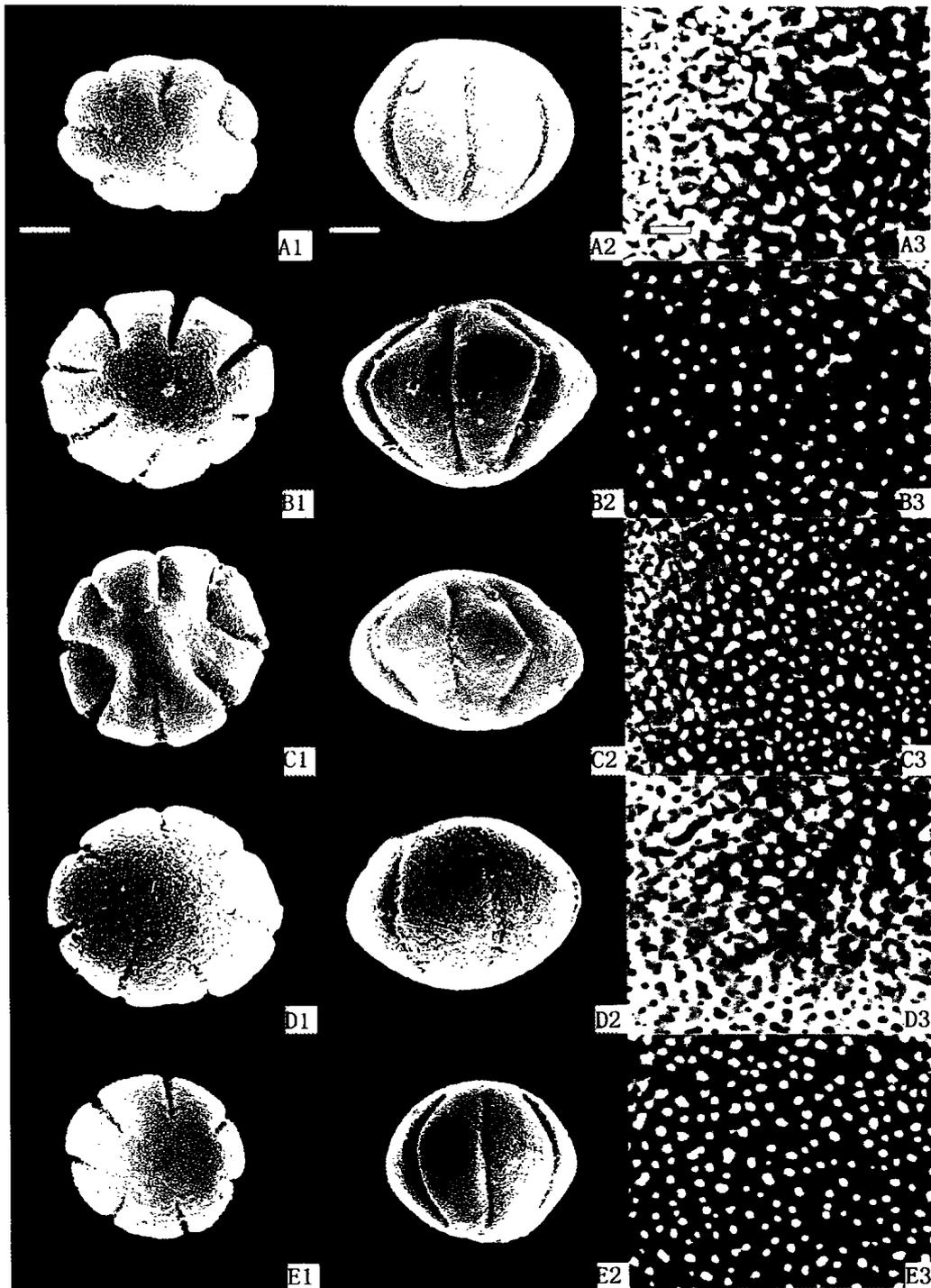
也属于这种类型。显然角蒿属花粉形态如前所述,表面同时具有近刺状和穴状两种纹饰,萌发孔为多沟型,6~10沟,沟长度不等,沿赤道分布,一些种类中沟多少弯曲使萌发孔成螺旋状,沟在极面上或多或少连接形成合沟,同细网纹3沟型花粉相比,角蒿属的这种花粉更为特化。基于此,似乎把角蒿属从硬骨凌霄族中划分出来作为第九族更自然。

[参 考 文 献]

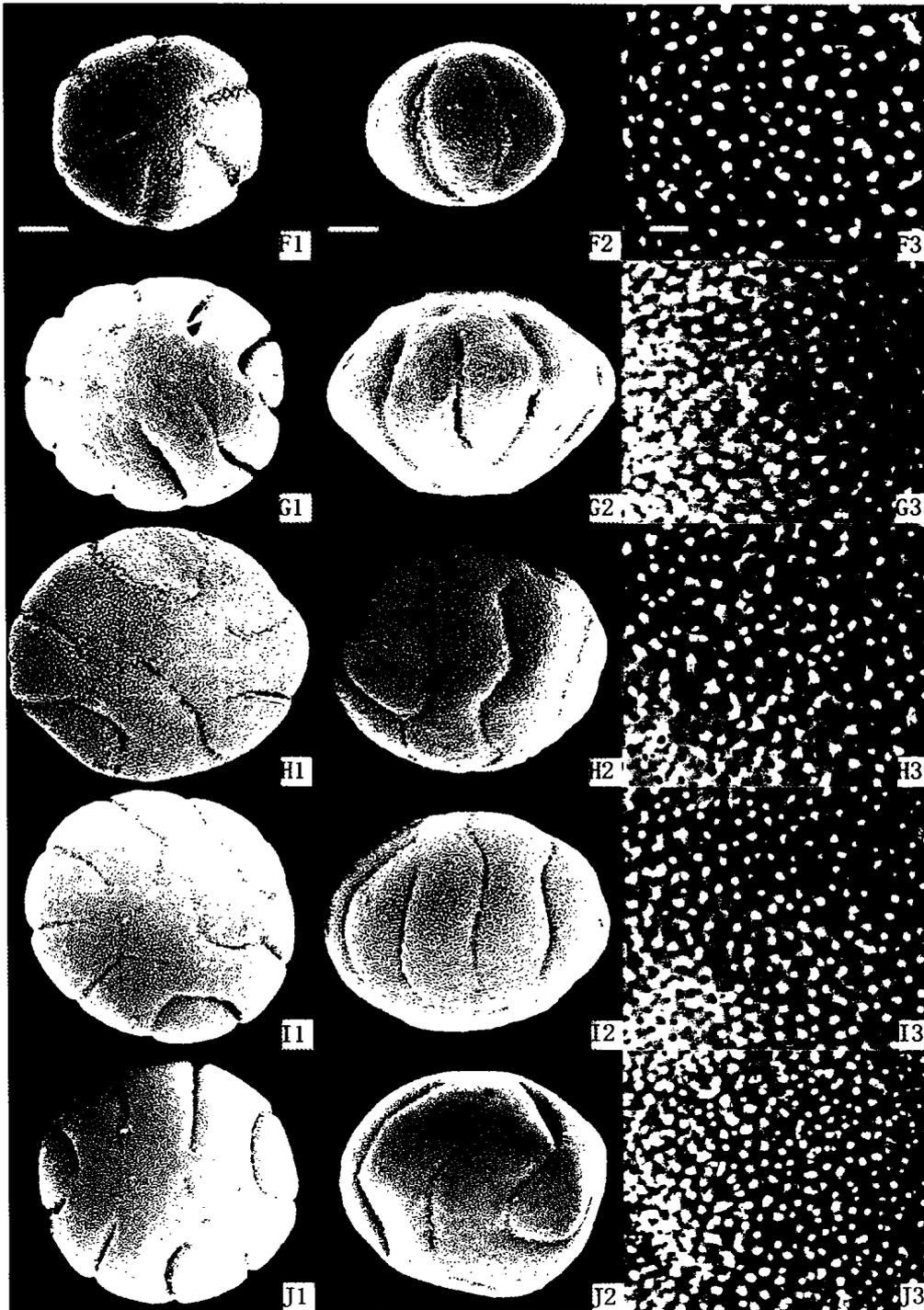
- Buurman J, 1977. Contribution to the pollen morphology of the Bignoniaceae with special reference to the tricolpate type [J]. *Pollen & Spores*, 19: 447—519
- Ferguson IK, Santisuk T, 1973. Notes on the pollen morphology of some Asiatic Bignoniaceae [J]. *Kew Bull*, 28: 187—194
- Gentry AH, 1973. Generic delimitations of Central American Bignoniaceae [J]. *Brittonia*, 25: 226—242
- Gentry AH, Tomb AP, 1979. Taxonomic implications of Bignoniaceae palynology [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 66: 756—777
- Grierson AJC, 1961. A revision of the genus *Incarvillea* [J]. *Notes From the Royal Botanical Garden Edinburgh*, 23 (3): 303—354
- Huang TC, 1972. Pollen Flora of Taiwan [M]. National Taiwan University: Bot Dept., Press, 68
- Lawrence GHM, 1951. Taxonomy of Vascular Plants [M]. The Macmillan Co. New York
- Mitra K, 1968. Pollen morphology in Bignoniaceae in relation to taxonomy [J]. *Bull Bot Surv India*, 10: 319—326
- Suryakanta, 1973. Pollen morphological studies in the Bignoniaceae [J]. *J Palynol*, 9: 45—82
- Wang FS, Chien NF, Zhang YL, et al, 1997. Pollen Flora of China [M]. (2nd ed.) Beijing: Science Press, 5—10 et 97—101
- Wei ZX (韦仲新), 1989. Pollen morphology of *Wightia* and its taxonomic significance [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 11 (1): 65—70
- Wei ZX (韦仲新), Wang H (王红), Jin QJ (金巧军), 2001. Pollen morphology of Bignoniaceae in China [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 23 (2): 225—230



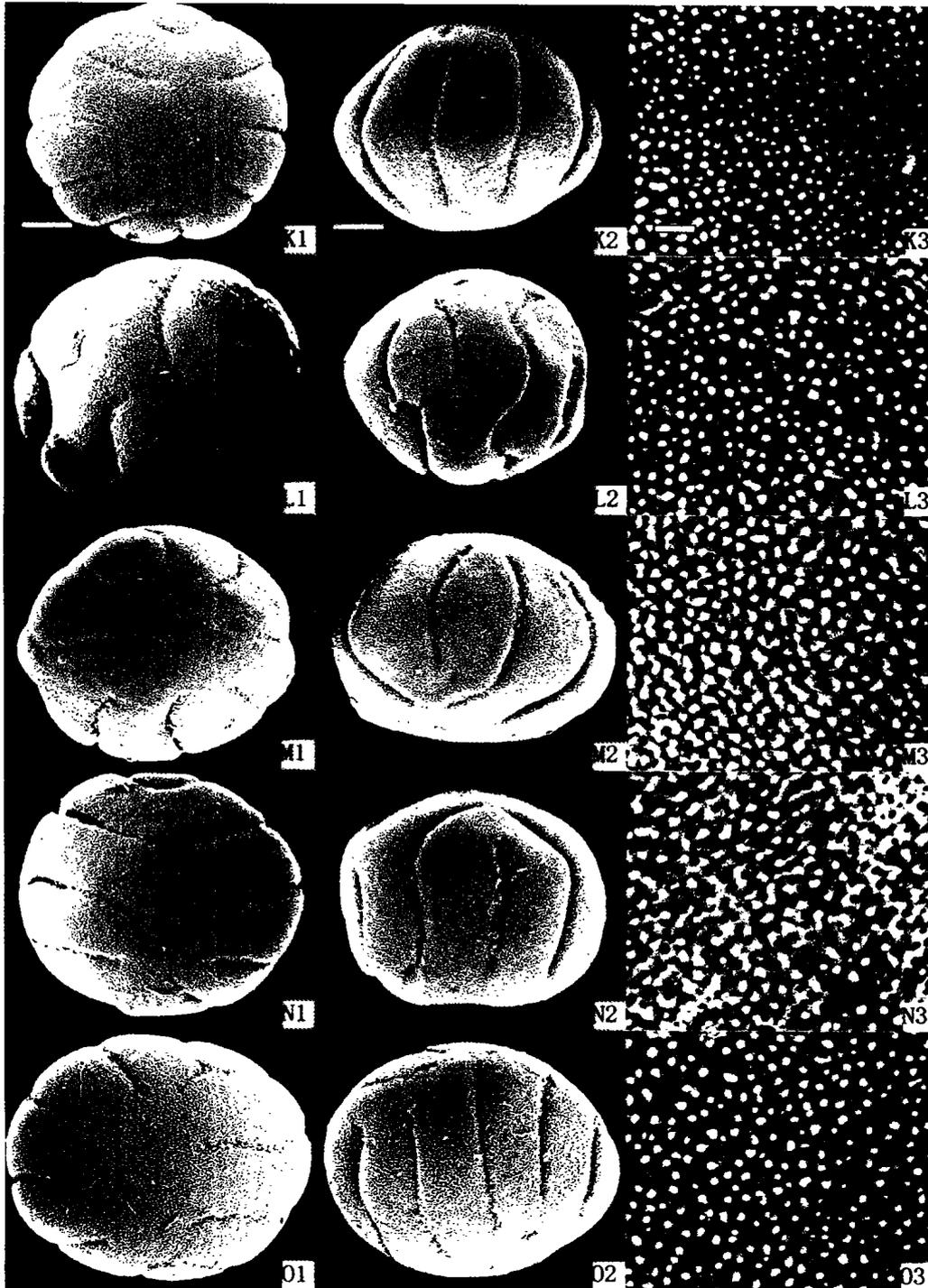
P. 中甸角蒿 *I. zhongdianensis*; Q. 藏波罗花 *I. younghusbandii* 1 示各种极面观, 标尺为 10 μm ; 2 示各种轴面观, 标尺为 10 μm ; 3 示各种花粉壁纹饰, 标尺为 1 μm 1 Polar view, bar = 10 μm ; 2 Equatorial view, bar = 10 μm ; 3 Sculpture of sexine, bar = 1 μm



A. 对叶角蒿 *I. olgae*; B. 角蒿 *I. sinensis* var. *sinensis*; C. 黄花角蒿 *I. sinensis* var. *przewalskii*; D. 聚叶两头毛 *I. emodi*; E. 两头毛 *I. arguta* (SC) 1 示各种极面观, 标尺为 10 μm; 2 示各种轴面观, 标尺为 10 μm; 3 示各种花粉壁纹饰, 标尺为 1 μm 1 Polar view, bar = 10 μm; 2 Equatorial view, bar = 10 μm; 3 Sculpture of sexine, bar = 1 μm



F. 两头毛 *I. arguta* (YN); G. 高波罗花 *I. altissima*; H. 单叶波罗花 *I. forrestii*; I. 四川波罗花 *I. beresouskii*; J. 黄波罗花 *I. lutea* 1 示各种极面观, 标尺为 10 μm ; 2 示各种轴面观, 标尺为 10 μm ; 3 示各种花粉壁纹饰, 标尺为 1 μm 1 Polar view, bar = 10 μm ; 2 Equatorial view, bar = 10 μm ; 3 Sculpture of sexine, bar = 1 μm



K. 鸡肉参 *I. mairei* var. *mairei*; L. 大花鸡肉参 *I. mairei* var. *grandiflora*; M. 密生波罗花 *I. compacta*; N. 红波罗花 *I. delavayi*; O. 裂叶波罗花 *I. dissectifoliola* 1 示各种极面观, 标尺为 $10\ \mu\text{m}$; 2 示各种轴面观, 标尺为 $10\ \mu\text{m}$; 3 示各种花粉壁纹饰, 标尺为 $1\ \mu\text{m}$ 1 Polar view, bar = $10\ \mu\text{m}$; 2 Equatorial view, bar = $10\ \mu\text{m}$; 3 Sculpture of sexine, bar = $1\ \mu\text{m}$