延龄草科四属花粉形态的研究*

韦仲新, 王 红

(中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204)

摘要: 对延龄草科重楼属 *Paris* L., 延龄草属 *Trillium* L., *Medeola* L. 属和 *Scoliopus* Torr. 属以及百合科百合属 *Lilium* L. 和萱草属 *Hemerocallis* L. 花粉进行了光镜和电镜的观察和比较。结果表明, 在延龄草科中, 重楼属, *Medeola* 属和 *Scoliopus* 属花粉具有较多的相似性; 具单一远极沟, 极面观椭圆形, 外壁为网状纹饰或皱波-网状纹饰。而延龄草属花粉与它们的差异则较大, 为圆形, 无萌发孔, 外壁非网状纹饰, 而是颗粒状, 疣状, 芽孢状, 星状和微刺状等纹饰。百合属中的 *Lilium michauxii* 和萱草属中的金针菜 *Hemerocallis citrina* 花粉均为单一远极沟, 外壁表面为网状纹饰, 但其网脊特别粗, 具不规则突起并形成棱角 (*H. citrina*) 或由许多排列成念珠状的、形状不一的分子组成 (*Lilium michauxii*), 结构特别复杂。就其萌发孔类型和纹饰特征看, 它们与延龄草科中的重楼属, *Medeola* 属和 *Scoliopus* 属花粉具有较多的相似性。花粉外壁层次结构在延龄草科各属之间 (延龄草属除外), 甚至在延龄草科与百合科之间均没有多大的差异。

关键词: 延龄草科; 重楼属; *Medeola*; *Scoliopus*; 延龄草属; 花粉形态

中图分类号: Q 944 **文献标识码:** A **文章编号:** 0253-2700(2002)04-0451-09

Studies on Pollen Morphology of Four Genera of Trilliaceae

WEI Zhong - Xin , WANG Hong

(Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

Abstract: The pollen grains of *Paris* L., *Trillium* L., *Medeola* L. and *Scoliopus* Torr. in Trilliaceae, and of *Lilium* L. and *Hemerocallis* L. in Liliaceae were examined by LM and SEM. The result shows that *Paris*, *Medeola* and *Scoliopus* have pollen characterized by monoanacolpate aperture and foveolate or reticulate (or compound reticulate) exine sculpture. The genus *Trillium*, however, has inaperturate pollen and various exine sculptures including granulate, verrucate, gemmate, starred and spinulate types, but absent of reticulate type. The pollen of *Scoliopus* is peculiar in exine sculpture by having compound reticulum supported by many thick ridges. The genera *Lilium* L. and *Hemerocallis* L. have pollen of monoanacolpate aperture and very complicated reticulate sculpture, which is similar to that of *Paris*, *Medeola* and *Scoliopus*. There is no obvious difference in exine stratification of pollen grains among 4 genera of Trilliaceae except the genus *Trillium* which has a discontinuous foot layer, but the others have continuous and thick foot layer. There is little difference between Trilliaceae and Liliaceae in exine stratification.

* 基金项目: 中国科学院知识创新工程, 国家自然科学基金 (39870088) 和云南省自然科学基金 (98C091M) 资助
收稿日期: 2000-05-25, 2000-08-03 接受发表
作者简介: 韦仲新 (1941-) 男, 广东人, 研究员, 主要从事植物学研究。

Key words: Trilliaceae; *Paris*; *Medeola*; *Scoliopus*; *Trillium*; Pollen morphology

延龄草科 Trilliaceae Lindl. 所包括的属种各学者意见不一, 有包括 4 个属, 即延龄草属 *Trillium* L., 重楼属 *Paris* L., *Medeola* L. 和 *Scoliopus* Torr. (Willis, 1973; 侯宽昭, 1982); 或者只包括两个属, 即延龄草属 *Trillium* L. 和重楼属 *Paris* L. (Krause, 1930; Hara, 1969)。其中以延龄草属的种类最多, 但以重楼属最为重要。延龄草属约 30 种, 为东亚、北美分布; 重楼属的种类视不同作者而异, 从 7~24 种, 分布于古温带北部 (Hara, 1969; Willis, 1973; 李恒, 1998); *Medeola* L. 属仅一种, 分布于北美; *Scoliopus* Torr. 属两种, 分布于北美西部 (Willis, 1973)。

延龄草属和重楼属花粉形态的研究比较多, 但以光学显微镜的观察为主 (Erdtman, 1952; Ikuse, 1956; Nair & Sharma, 1965; Hara, 1969; Huang, 1972; Radulescu, 1973; Schultze, 1982), 而采用电子显微镜观察的尚不多 (Takahashi, 1983, 1984; 韦仲新 1988, 1995, 1998)。至于 *Medeola* L. 属和 *Scoliopus* Torr. 属花粉形态的研究则更少 (Schultze, 1982; Takahashi 1984)。而且他们对 *Scoliopus* Torr. 属花粉形态特征的描述很不同, 如 Schultze (1982) 对 *Scoliopus bigelovii* 花粉形态的描述为: 无萌发孔, 球形, 外壁具棒状纹饰 (nonaperturat, sphaerisch, Sexine baculat)。而 Takahashi (1984) 对该种花粉形态的描述为: 花粉粒具单沟, 球形, 外壁具皱状排列的细网 (rugulate arrangement of fine reticulum)。

本研究是在我们过去对重楼属和延龄草属花粉形态研究的基础上, 进一步对整个科开展更深入的研究, 以便从花粉形态的角度对该科 4 个属的系统学关系进行探讨, 并对前人就 *Scoliopus bigelovii* 花粉形态的描述作进一步的验证。同时与百合科某些种的花粉进行比较, 以便了解延龄草科 (尤其 *Medeola* L. 属和 *Scoliopus* Torr. 属) 与百合科的关系。

1 材料与方法

花粉采自中国科学院昆明植物研究所标本馆 (KUN) 的蜡叶标本或植物园种植材料以及美国西南路易斯安那大学 (University of Southwestern Louisiana) 标本馆 (LAF) 的蜡叶标本。

光学显微镜样品的制作: 按 Erdtman 的醋酸酐分解法: 花粉→冰醋酸浸泡→醋酸酐+硫酸混合液 (9:1) 进行分解、水洗和制片, 然后观察和照相。

电子显微镜样品制作和观察: 经过醋酸酐分解和水洗后的花粉用 30%~95% 酒精系列逐级脱水, 然后把含有花粉的酒精滴在样品台的双面胶纸上, 并喷镀。在电子显微镜下观察和照相。

花粉壁超薄切片的制作和透射电镜观察

经过醋酸酐分解和水洗后的花粉, 用 1.5% 琼脂进行预包埋, 然后用 30%~95% 酒精系列逐级脱水。最后用 Spurr 低黏度树脂 (ERL 4206, DER 736, NSA 和 DMAE 分别按 10g, 6g, 26g 和 0.4g 的比例配制而成) 进行渗透和包埋。包埋块置于 70℃ 烘箱中烘 8 h。包埋块经修剪后进行超薄切片, 并用 1% 的高锰酸钾染色, 然后进行透射电镜观察和照相。

2 研究结果与花粉形态特征的描述

延龄草属 *Trillium* L. 本属约 39 种, 东亚、北美分布。

花粉粒球形或近球形, 无萌发孔, 直径从 20 ~ 38 μm ; 外壁纹饰可以分为颗粒状, 疣状, 芽孢状, 星状和微刺状等; 花粉壁很薄, 经过醋酸酐分解的花粉很容易变形, 甚至被破坏。其外壁结构和分层比较模糊, 但总的来说仍然可以分为覆盖层和底层, 不过就绝大多数种类来说, 其底层是不连续的, 而且很薄。现分述如下:

Trillium reliquum (图版 I: 1; III: 1) 花粉粒球形, 无萌发孔, 直径从 24 ~ 30 μm ; 外壁为颗粒纹饰, 颗粒或多或少具棱角并且可分为大颗粒和小颗粒两种类型。外壁分层不明显。

Trillium vaseyi (图版 I: 2; III: 5) 花粉粒球形, 无萌发孔, 直径从 20 ~ 30 μm ; 外壁纹饰由不同大小的颗粒组成, 颗粒比较圆滑。外壁分层不明显, 仅由这些颗粒和不连续的底层组成。

Trillium lanceolatum (图版 I: 3; III: 3) 花粉粒球形, 无萌发孔, 直径从 26 ~ 34 μm ; 外壁表面覆盖有许多星状颗粒, 直径大于 1.5 μm , 很容易从花粉表面脱离。在这些星状颗粒之间的表面为粗糙 - 皱波状纹饰。外壁分层不明显。

Trillium flexipes (图版 I: 4; III: 4) 花粉粒球形, 无萌发孔, 直径从 23 ~ 28 μm ; 外壁表面为颗粒状纹饰, 外壁分层不明显, 仅由这些颗粒和不连续的底层组成。

Trillium cuneata (图版 I: 5; III: 2) 花粉粒球形, 无萌发孔, 直径从 24 ~ 28 μm ; 外壁表面为颗粒状纹饰, 颗粒比较圆滑, 但在花粉表面上分布不均匀。

Trillium stamineum (图版 I: 8; III: 8) 花粉粒球形至近球形, 无萌发孔, 直径从 22 ~ 36 μm ; 外壁表面为疣状纹饰, 疣有两种不同的大小, 一种大于 1 μm , 另一种为 0.3 ~ 1 μm 。疣的表面为条纹 - 网状。外壁分层不明显, 仅由这些疣和下面的底层组成。

Trillium recurvatum (图版 I: 7; III: 7) 花粉粒球形, 无萌发孔, 直径从 22 ~ 32 μm ; 外壁表面覆盖有许多星状颗粒, 直径大约 1 μm , 但分别很密。外壁分层不明显。

Trillium grandiflorum (图版 I: 6; III: 6) 花粉粒球形, 无萌发孔, 直径从 24 ~ 36 μm ; 外壁表面分布有极其稀疏的微刺, 但在这些微刺之间的表面为皱波状纹饰; 花粉壁分层略明显, 即分为相对连续的覆盖层, 发育较差的柱状层和底层。

Trillium maculatum (图版 I: 9; III: 9) 花粉粒球形, 无萌发孔, 直径从 24 ~ 32 μm ; 外壁表面为颗粒状纹饰, 颗粒在形状和大小上有所不同。

重楼属 *Paris* L. 本属的种数随不同的系统而异, 从 7 ~ 24 种, 分布于古温带北部。

花粉粒极面观多数为椭圆形, 具单一远极沟; 大小随不同种而异, 从 27 ~ 30 μm $\times$ 48 ~ 55 μm ; 外壁纹饰可以分为穴状纹饰, 穴 - 网状纹饰, 网状纹饰, 皱网状纹饰及芽孢状纹饰等; 外壁结构和分层比较模糊, 但从五指莲 *Paris axialis* 和凌云重楼 *P. cronquistii* 来看仍然可以分为厚而不连续的覆盖层、短而颗粒状的柱状层和薄的底层, 但多数种类的柱状层分化不明显, 以覆盖层和底层为主 (韦仲新, 1988, 1998)。现仅举两种加以说明:

五指莲 *Paris axialis* (图版 II: 3; III: 12 - 13) 花粉粒极面观椭圆形, 具单一远极沟, 沟深而宽; 大小 (25.3 ~ 30.4) 28.5 $\times$ 48.5 (45.5 ~ 50.6) μm ; 外壁为穴状纹饰至穴 - 网状纹饰, 网眼小, 形状多变, 网脊粗。外壁层次分覆盖层、短而颗粒状的柱状层和

底层。

凌云重楼 *P. cronquistii* (图版 II: 1-2; III: 10-11) 花粉粒极面观椭圆形, 具单一远极沟, 沟较宽, 多数有沟膜; 大小 (27.8~32.9) 29.9 × 51.9 (48.1~55.7) μm; 外壁具穴状纹饰, 穴较圆, 但大小不一; 外壁层次可以分为覆盖层, 分化不明显的颗粒状的柱状层和底层。

Medeola L. 仅一种, *M. virginiana* (图版 II: 6; III: 14) 分别于北美。

花粉粒极面观椭圆形至长椭圆形, 具单一远极沟, 沟较宽。大小 (20.4~30.6) 25 × 43.2 (40.8~45.8) μm; 外壁具网状纹饰, 网眼较小, 形状不一, 网脊粗。外壁层次可以分为覆盖层, 柱状层和底层。

Scoliopus Torr. 该属 2 种, 分布于北美西部。

本属仅观察一种, 即 *Scoliopus bigelovii* (图版 II: 4-5; III: 15) 花粉粒近球形至近长球形, 极面观椭圆形, 具单一远极沟, 沟较宽。大小 (28.1~38.3) 33.9 × 53.8 (51~58.6) μm; 外壁具极为特殊的复合网状纹饰; 网眼很小, 形状变化多端; 网脊粗, 彼此相互连接并支撑形成顶部圆滑、基部宽阔的屋顶状结构 (图版 II: 5)。外壁层次可以分为覆盖层, 柱状层和底层。

百合属 *Lilium* L. 为百合科植物, 共 80 种, 分布于北温带。

本属仅观察 1 种, 即 *Lilium michauxii* Poir (= *L. carolinianum* Michx), 英文名 Carolina Lily (图版 II: 9-10; III: 16-17)。花粉粒极面观近椭圆形, 具单一远极沟, 沟宽而长。大小 (45.9~58.6) 52 × 76 (71.4~81.6) μm; 外壁具网状纹饰, 网眼特别大, 形状不一, 网眼内有许多突起的小颗粒; 网脊粗, 由许多排列成念珠状的、形态不一的分子组成; 外壁层次可以分为覆盖层, 柱状层和底层。

萱草属 *Hemerocallis* L. 为百合科植物, 约 20 种, 分布于中欧至东亚。

本属仅观察 1 种, 即 *H. citrina* Baroni (图版 II: 8)。花粉粒极面观近椭圆形, 具单一远极沟, 沟较窄。大小 (45~56) 50 × 102 (85~115) μm; 外壁具网状纹饰, 网眼特别大, 网眼内有许多突起的小颗粒; 网脊粗, 具不规则突起并形成棱角, 但不呈念珠状。

3 问题与讨论

延龄草科是一个在属的组成和属间关系争议较多的类群。如前面所述, 有人认为只包括两个属, 即延龄草属 *Trillium* L. 和重楼属 *Paris* L.。也有人认为包括 4 个属。又如, 这 4 个属的关系一般认为是密切相关的, 但也有认为只有重楼属和延龄草属的关系较密切, 而它们与 *Medeola* 属和 *Scoliopus* 属的关系不很密切。Takahashi (1984) 通过对重楼属, *Medeola* 属和 *Scoliopus* 属花粉形态的研究认为重楼属、延龄草属和 *Scoliopus* 属的关系比较密切, 而 *Medeola* 属与重楼属、延龄草属和 *Scoliopus* 属的关系不大密切。我们从延龄草科 4 个属的花粉形态比较中得出结论, 认为重楼属和延龄草属之间花粉形态的差异似乎比之重楼属与 *Medeola* 属和 *Scoliopus* 属之间的差异更为明显, 如重楼属、*Medeola* 属和 *Scoliopus* 属花粉均具有一远极沟。而延龄草属花粉缺乏远极沟。从外壁纹饰方面, 延龄草属纹饰的变化远较其它属的大, 可分为颗粒状, 疣状, 芽孢状, 星状和微刺状等, 而以上 3 属所普遍出现的网状纹饰却不存在, 而且其形状均为球形或近球形。重楼属花粉外壁纹饰虽然也

可分为穴状纹饰, 穴-网状纹饰, 网状纹饰, 皱网状纹饰及芽孢状纹饰等, 但多数种类以网状纹饰为主; *Medeola* 属的花粉也是网状纹饰; *Scoliopus* 属花粉的纹饰比较特殊, 是一种复合网状纹饰。从外壁层次和结构看, 延龄草属绝大多数种类的花粉具有不连续的底层; 而重楼属, *Medeola* 属和 *Scoliopus* 属的花粉, 其底层不仅连续, 而且较厚。可见在花粉形态上延龄草属与重楼属和其它两属的差异较大, 而后面 3 个属彼此之间的差异则相对较小。

至于 *Medeola* 属和 *Scoliopus* 属, 其花粉形态大同小异, 具单一远极沟, 外壁都是网状纹饰, 只不过 *Scoliopus* 属的花粉具有更为特殊的复合网状纹饰, 网眼很小, 形状变化多端; 网脊粗, 彼此相互连接并支撑形成顶部圆滑、基部宽阔的屋顶状结构 (图版 II: 5)。在过去, 不同学者对 *Scoliopus bigelovii* 花粉的描述有所不同, 如 Schultze (1982) 认为该种花粉为“无萌发孔”(nonaperturat), 而 Takahashi (1984) 则认为“具单沟”。我们的研究认为“具单一远极沟”, 同意 Takahashi 观点。然而, 该种花粉比较特殊, 其外壁纹饰与 Takahashi 所描述的“外壁具皱状排列的细网”(rugulate arrangement of fine reticulum) 不完全相同。我们认为, 这种特殊的外壁纹饰是在网状纹饰的基础上进一步演化而成的, 是一种复杂化和高度特化的表现。它与 *Medeola* 属在进化过程中有可能起源于相同的祖先。

百合科花粉多为单沟(远极沟), 外壁表面多为网状纹饰, 尽管还有其它不同的萌发孔类型和纹饰类型, 甚至还有无萌发孔的。本文列举的百合属中的 *Lilium michauxii* 和萱草属中的 *H. citrina* 花粉均为单一远极沟, 外壁表面为网状纹饰。但其网脊特别粗, 具不规则突起并形成棱角 (*H. citrina*) 或由许多排列成念珠状的、形态不一的分子组成 (*Lilium michauxii*), 结构特别复杂。尽管这样, 但就其萌发孔类型和纹饰特征看, 它们与延龄草科中的重楼属, *Medeola* 属和 *Scoliopus* 属的花粉具有较多的相似性。

花粉外壁的层次结构在延龄草科各个属之间(延龄草属除外), 甚至在延龄草科与百合科之间均没有很大的变化, 除覆盖层和底层的分化明显外, 绝大多数种类的柱状层分化很不明显, 或只呈颗粒状。延龄草属花粉的外壁分层中, 虽然仍可分为覆盖层和底层, 但其底层不仅很薄而且不连续。而该科其它属以及百合科的百合属和萱草属花粉则具有比较厚而连续的底层。

附录: 凭证标本

Trillium reliquum Freeman LAF 01, Georgia, Richmond, USA.; *T. tuseyi* Harbison LAF 31385; *T. lanceolatum* Boykin LAF 30927, S. Carolina, USA.; *T. flexipes* Raf. LAF 55039; *T. cuneata* Raf. LAF 43575; *T. grandiflorum* (Michx.) Salisb. LAF 71783; *T. recurvatum* Beck LAF 26853; *T. stamineum* Harbison LAF 51581; *T. maculatum* Raf. LAF 46423; *Paris cronquistii* (Takht.) H. Li 昆明植物园栽培, 引自广西凌云县; *P. axoalis* H. Li 昆明植物园栽培, 引自云南彝良县; *Lilium michauxii* Poir. 作者采自美国西南路易斯安那大学校园; *Hemerocallis citrina* Baroni, 作者从昆明菜市场中获得; (注: LAF 为美国西南路易斯安那大学生物学系标本馆)

[参考文献]

- Erdtman G, 1952. Pollen Morphology and Plant Taxonomy: Angiosperms [M]. Stockholm.; Almqvist & Wiksel, 190—195
Hara H, 1969. Variation in *Paris polyphylla* Smith, with reference to other Asiatic species [J]. *J Fac Sci Univ Tokyo*, 10: 141—186

- How Foon - Chew (侯宽昭), 1982. A Dictionary of the Families and Genera of Chinese Seed Plants [M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 60—61 (in Chinese)
- Huang T C. 1972. Pollen Flora of Taiwan [M]. Taipei: Nat. Taiwan Univ. Botany Dept. Press, 268
- Krause K. 1930. in Die naturolchen Pflanzenfamilien. In: Engler A, Prantl k. ed. Liliaceae (2nd ed). Leipzig: Engelmann Verlag, 2: 227—386
- Li Heng (李恒), 1998. The Genus *Paris* (Trilliaceae) [M]. Beijing: Science Press (in Chinese).
- Nair P K K, Sharma M. 1965. Pollen morphology of Liliaceae [J]. *J Polynol*. I: 38—61.
- Radulescu D. 1973. Researches morpho - palynologiques sur la famille Liliaceae [J]. *Acta Bot Horti Bucuresti*. 133—248.
- Schultze W. 1982. Beitrage zur Taxonomie der Liliifloren. X. Asparagaceae. *Wiss. Ztschr. Friedrich - Schiller - Univ. Jena* [J]. *Math. Nat. R.*, 31: 309—330
- Takahashi M. 1982. Pollen morphology in North American species of *Trillium* [J]. *Amer J Bot*, 69: 1185—1195.
- Takahashi M. 1983. Pollen morphology in Asiatic species of *Trillium* [J]. *Bot Mag*, 96: 377—384.
- Takahashi M. 1984. Pollen morphology in *Paris* and its related Genera [J]. *Bot Mag*, 97: 233—245.
- Wei Z X (韦仲新). 1988. Pollen morphology of *Paris* [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 10 (2): 147—153 (in Chinese)
- Wei Z X (韦仲新), Li D Z (李德铎). 1995. Pollen morphology of *Trillium* [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 17 (3): 317—324
- Wei Z X (韦仲新), 1998. Pollen morphological characters of *Paris* and its systematics. in Li Heng: The Genus *Paris* (Trilliaceae) [M]. Beijing: Science Press. 96—99 (in Chinese)
- Willis J C. 1973. A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns [M]. 8th ed. Cambridge: The University Press

图版说明 Explanation of Plates

- 图版 I 1 *Trillium reliquum*; 2. *T. vaseyi*; 3. *T. lanceolatum*; 4. *T. flexipes*; 5. *T. cuneata*; 6. *T. grandiflorum*; 7. *T. recurvatum*; 8. *T. stamineum*; 9. *T. maculatum*.
- 图版 II 1—2. *Paris cronquistii*; 3. *P. axialis*; 4—5. *Scoliopus bigelovii*; 6. *Medeola virginiana*; 7—8. *Hemerocallis citrina* Baroni; 9—10. *Lilium michauxii* Poir (= *L. carolinianum* Michx).
- 图版 III 1. *Trillium reliquum*, × 10 000; 2. *T. cuneata*, × 15 000; 3. *T. lanceolatum*, × 12 000; 4. *T. flexipes*, × 12 000; 5. *T. vaseyi*, × 10 000; 6. *T. grandiflorum*, × 10 000; 7. *T. recurvatum*, × 10, 000; 8. *T. stamineum*, × 10 000; 9. *T. maculatum*, × 10 000; 10—11. *Paris cronquistii*, 10 × 10 000, 11 × 20 000; 12—13. *Paris axialis*, 12 × 3 500, 13 × 15 000; 14. *Medeola virginiana*, × 12 000; 15. *Scoliopus bigelovii* × 10 000; 16—17. *Lilium michauxii* Poir, 16 × 4 000, 17 × 8 000.

See explanation at the end of text

See explanation at the end of text

See explanation at the end of text