2008 年 1 月

青藏高原东缘 28 种风毛菊属植物花粉形态研究

王一峰1,2, 施海燕1, 高宏岩1, 王剑虹1, 杜国祯2

(1.西北师范大学 生命科学学院, 兰州 730070; 2. 兰州大学 干旱农业生态国家重点实验室, 兰州 730000)

摘 要:通过扫描电镜对青藏高原高寒草甸风毛菊属 28 种多年生草本植物的花粉进行了形态观察和比较,结果显示,该属植物花粉形态较为一致。花粉近球形或长球形,极面观三裂圆形,三孔沟,外壁表面具刺状突起。刺间纹饰可分为 4 种类型:穴状、颗粒状、网状一颗粒状和网状。花粉形态没有大的差异,但刺间表面纹饰、萌发沟的宽窄、刺的大小、分布密度和花粉大小在种间存在差异,可作为种的分类依据。花粉特征聚类分析结果表明,此 28 种风毛菊属植物花粉大致划分为明显的 5 个类群,所包含的种分别隶属于风毛菊属的四亚属:雪兔子亚属、雪莲亚属、附片亚属和风毛菊亚属。

关键词: 高寒草甸; 风毛菊属; 花粉形态; 聚类分析

中图分类号:Q944.42 文献标识码: A 文章编号:1000-3142(2008)01-0004-11

Pollen characteristics of twenty-eight species of Saussurea in alpine meadow of the eastern fringe of the Qinghai-tibetan Plateau

WANG Yi-Feng^{1,2*}, SHI Hai-Yan¹, GAO Hong-Yan¹, WANG Jian-Hong¹, DU Guo-Zhen²

(1. College of Life Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China; 2. Key Laboratory of Arid Agroecology of Lanzhou University, the Ministry of National Education, Lanzhou 730000, China)

Abstract; Pollen morphology of 28 species of Saussurea in alpine meadow of the eastern fringe of the Qinghai-Tibetan Plateau was observed by scanning electron microscope and compared. Results show that the pollen morphology in this genus is highly unanimous. The pollen grains are sub-spherical or prolat with 3 colpora, 3 lobate circular in polar view. By the ornamentation, the pollen grains of the genus can be divided into 4 types, fovedate, granules, reticulate-granules and reticulate. Some interspecific differences exist in exine ornamentation, colpus width, spinulate size, distribution density and pollen size. Based on cluster analysis, the pollen morphology of this genus could be divided into five groups belonging to subgen. Eriocoryne, subgen. Amphilaena, subgen. Theodorea and subgen. Saussurea respectively. Key words: alpine meadow; Saussurea; pollen morphology; cluster analysis

风毛菊属(Saussurea)于 1810 年最早确立。建立该属时,属下种类只包括东亚的 15 个种。直到 1979 年,前苏联学者 S. Lipschtz 才首次建立了一个到今天人们仍采用的自然分类系统。风毛菊属分为 5 个亚属,即雪兔子亚属(subgen. Eriocoryne)、雪莲

亚属(subgen. Amphilaen)、附片亚属(subgen. Theodorea)、齿冠亚属(subgen. Florovia)和风毛菊亚属(subgen. Saussurea)。本属全世界有 400 多种,所有的种在亚洲都有分布。我国有约 264 种,主要分布于西南和西北高海拔的青藏高原、天山、横断山脉

收稿日期: 2007-01-29 修回日期: 2007-06-04

基金項目: 甘肃省高等学校研究生导师科研项目(041-15);国家自然科学基金重大项目(90202009);国家自然科学基金(30470307)[Supported by Scientific Research Program for Postgraduate Tutors in HighSchool of Gansu Province(041-15); Major Program of the National Natural Science Foundation of China(90202009); the National Natural Science Foundation of China(30470307)]

作者简介:王一峰(1964-),男,山东藤州人,教授,博士,长期从事植物学研究,(E-mail)jack9383@sina.com。

和喜马拉雅山,这里也是风毛菊属的"现代分布中心"(朱世新,2001)。由于风毛菊属植物特有种多,广布种少,且大多分布在高海拔的山地,有些种间形态分化不明显,而有些种间产生了许多过渡类型,因而该属是菊科物种分化十分剧烈和分类处理十分困难的一个属,加之多以头状花序外苞叶、总苞片顶端附属物以及瘦果等特性作为其分亚属及种的依据,很少使用微观形态特征作为分亚属及种的依据,因此对风毛菊属的分类研究不很清楚,致使在属内种范围的界定及名称的使用方面出现了很大偏差。

花粉个体小,数量多,不仅携带有遗传物质,还含有丰富的营养物质,且与其它组织器官相比,性状更稳定,外界因素变化对它形态结构的影响较小(王开发等,1983;郑中华,1987)。植物花粉的形态具有较强的遗传保守性,世代相传基本上保持固有形态,即具有固定的轮廓,雕纹,萌发孔(或沟)数目、位置和特征,固有的花粉壁结构,这些形态和结构特征常用于植物分类鉴定(蓝盛银等,1996)。近年来,花粉细微结构的研究在药用植物鉴别、植物分类学和系统学上的应用价值受到关注,在植物系统学和进化领域的研究中发挥着独特的作用(李峰等,1999;刘家熙等,2001;周忠泽等,2002)。

近年来,对风毛菊属植物作了果皮微形态及核型等的研究(黄运平等,1994a,b;邰丽华,1997),但有关风毛菊属植物花粉扫描电镜观察的文献尚未见报道。本文对青藏高原东缘 28 种风毛菊属植物的花粉形态进行扫描电镜观察,试图通过对花粉形态特征的分析研究,探讨其在分类学上的重要意义。

1 研究地区概述

研究地区位于甘肃省甘南藏族自治州。该区地处青藏高原东缘,平均海拔 3 500 m,年均气温 1.2 \mathbb{C} ,月均温从 1 月的-10 \mathbb{C} 到 7 月的 11.7 \mathbb{C} ,年均降水量为 620 mm,植被属高寒草甸类型(吴征镒,1980)。采样地点如图 1 所示(张建华,2005)。

2 材料与方法

2.1 实验材料

选取的 28 种风毛菊属植物分属 4 个亚属:雪兔子亚属(subgen. Eriocoryne)、雪莲亚属(subgen. Amphilaena)、附片亚属(subgen Theodorea)、风毛

菊亚属(subgen. Sausureas)(陈艺林,1999)(表 1)。 凭证标本存于西北师范大学生命科学学院植物研究 所标本室(NWTC)。采样地点见图 1。

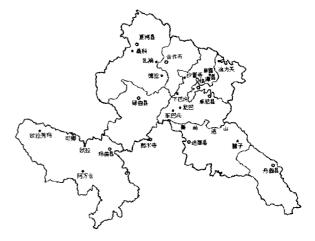


图 1 采样地点示意图 Fig. 1 Place of sampling

2.2 研究方法

(1)花粉观察:成熟花粉经自然干燥,直接粘到 双面胶带上,喷金后在扫描电镜下进行观察。选取 有代表性的群体,对其赤道面、极面及纹饰分别拍 照,统计每种花粉的赤道轴长、极轴长并记录花粉的 形态及外壁纹饰特点。选取的分类性状分别为花粉 粒形状,萌发沟的宽窄,刺状突起的大小及排列密 度,刺间表面纹饰,赤道轴长,极轴长,极轴长与赤道 轴长的比值以及花粉粒的体积(王开发,1983)。

(2)数量分析方法:每种花粉测量 20 粒,测量极 轴长 P,赤道轴长 E,取平均值,并根据公式 πPE2/6 (Omori,2000)计算其体积。数量性状直接以所测得值进行赋值,非数量性状赋值方法:二元性状的编码将两个状态分别以"0"和"1"表示,肯定状态为"1",否定状态为"0"。有序多态性状按顺序进行编码,无序多态性状经过分解进行编码。数据标准化采用标准差标准化,种间距离系数为欧氏距离,采用差平方和法进行聚类分析,用统计软件 SPSS11.5 进行计算。

3 实验结果

3.1 花粉形态特征观察结果

风毛菊属花粉近球形或长球形,三孔沟,极面观为三裂圆形,具刺状突起,刺间表面纹饰为穴状、颗粒状、颗粒一网状或网状。(01)花粉近球形,极面观

28 卷

三裂圆形,三孔沟,沟较窄。刺状突起较大,排列相 对较密,刺间表面具颗粒一网状纹饰,网嵴宽,网眼

表 1 研究种类

Table 1 Studied species

种 Species	采集地 Location	生境 Habitat	海拔(m) Altitude	
星状雪兔子 S. stella	彩龙沟	- 草滩	2 890	01
水母雪兔子 S. medusa	光盖山	山坡石砾	4 100	02
唐古特雪莲 S. tangutica	电站沟	山坡草地	3 900	03
多鞘雪莲 S. polycolea	光盖山	山坡草地	3 400	04
球花雪莲 S. globosa	光盖山	山坡草地	3 450	05
紫苞雪莲 S. iodostegia	大峪沟	沟谷灌丛	3 400	06
钝苞雪莲 S. nigrescens	嘎玛梁	山坡草地	3 900	07
抱茎风毛菊 S. chingiana	夏河甘 加沟	草滩	3 100	08
风毛菊 S. japonica	冶木峡	路边林缘	2 200	09
羽裂风毛菊	冶木峡	路边林缘	2 200	10
S. pinnatidentata				
重齿风毛菊 S. katochaete	电站沟	山坡草地, 流石滩	4 150	11
小风毛菊 S. minuta	光盖山	山坡石砾	3 880	12
异色风毛菊 S. brunneopilosa	莲花山	路边、山坡 或岩石上	4 275	13
禾叶风毛菊 S. graminea	光盖山	山坡石砾	3 930	14
林生风毛菊 S. sylvatica	阿木吉 乎一桑科	山坡灌丛	3 680	15
尖苞风毛菊 S. subulisquama	迭山	山坡草地	3 580	16
弯齿风毛菊 S. przewalskii	光盖山	山坡石砾	4 000	17
甘肃风毛菊 S. kansuensis	光盖山	沟谷滩地	3 200	18
蒙古风毛菊 S. mongolica	尼巴乡	山坡灌丛	3 000	19
少花风毛菊 S. oligantha	铁尺梁	山坡草地	2 600	20
乌苏里风毛菊 S. ussuriensis	麻路	山坡	2 620	21
大耳叶风毛 菊 S. macrota	尼巴一 光盖山	山坡灌丛	3 100	22
川西风毛菊 S. dzeurensis	电站沟	岩石	3 700	23
长毛风毛菊 S. hieracioides	博拉沟	山坡灌丛	3 100	24
柳叶菜风毛菊 S. epilobioides	欧拉一欧 拉秀玛	灌丛	3 420	25
小花风毛菊 S. parvflora	欧拉一欧 拉秀玛	灌丛	3 420	26
波缘风毛菊 S. undulate	博拉沟	山坡灌丛	2 800	27
变裂风毛菊 S. variiloba	清水	林缘灌丛	2 100	28
				

小,具穿孔。极轴长 43.06(39.29~46.44) μ m,赤 道轴长 43. 46(37. 51~48. 22) μm, P/E=0. 99。体 积约 42 648 μm³(图版 I:1-2)。

(02)花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟 较宽。刺状突起较大,排列相对较密,刺尖钝圆,刺 间表面具颗粒状纹饰。极轴长 34.07(26.88~ 36.48) μm,赤道轴长 35.89(30.72~40.32) μm, P/E=0.95。体积约 23 013 μm³(图版 I:3-4)。

(03) 花粉长球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟 较窄。刺状突起较大,刺尖钝圆,排列相对较密,刺 间表面具颗粒一网状纹饰,网嵴宽,网眼小,具穿孔。 极轴长 51. 44(47. 6~59. 5) μ m, 赤道轴长 44. 43 (40.46~49.98) μm, P/E=1.16。体积约 53 248 μm³(图版 I:5-6)。

(04) 花粉近球形, 极面观三裂圆形, 三孔沟, 沟 较宽。刺状突起较大,排列相对较密,刺问表面具颗 粒状纹饰。极轴长 39.9(38.02~44.16) μm,赤道 轴长 37.56(34.56~40.32) μm, P/E=1.06。体积 约 29 517 μm³(图版 I:7-8)。

(05) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟 较宽。刺状突起较大,排列相对较密,刺间表面具颗 粒状纹饰。极轴长 41. 31(31. 49~44. 54) μm, 赤道 轴长 38.87(32.26~42.24) μm, P/E=1.06。体积 约 32 664 μm³(图版 I :9-10)。

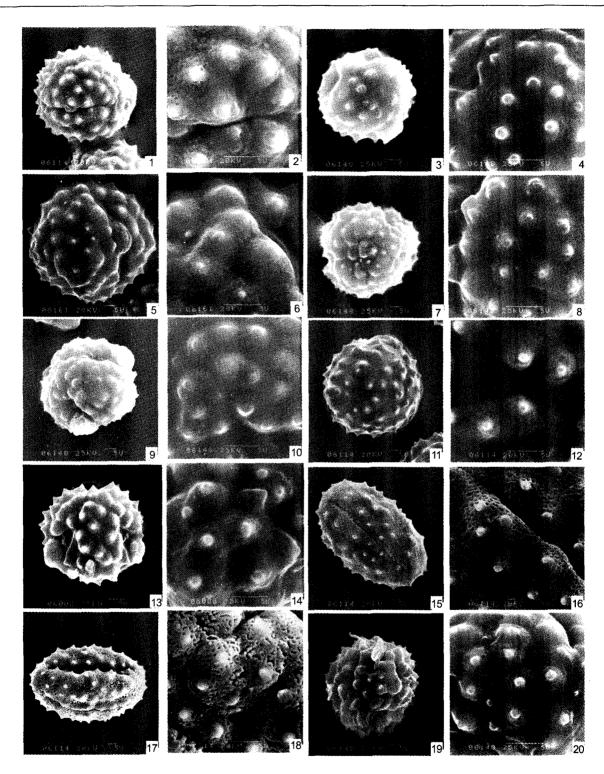
(06) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟 较宽。刺状突起较小,排列较稀疏,刺状突起上具颗 粒状纹饰,刺间表面光滑,具小穴。极轴长 43.69 (36.04~48.76) μm, 赤道轴长 44.73 (38.16~ 50.88) μm, P/E=0.98。体积约 45 013 μm³(图版 T:11-12)

(07) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟 较宽。刺状突起较大,排列相对较密,刺间表面具颗 粒状纹饰。极轴长 35. 21(26. 11~40. 74) μm, 赤道 轴长 34.61(29.63~38.89) μm, P/E=1.02。体积 约 22 116 μm³(图版 I:13-14)。

(08)花粉长球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟 细缝状。刺状突起小且短,尖端钝,排列稀疏,刺间 表面具网状纹饰,网嵴较宽,网眼小,具穿孔。极轴 长 44. 45 (38. 36 ~ 50. 54) μm, 赤 道 轴 长 42. 33 (40.36~45.63) μm, P/E=1.05。体积约 44 892 μm³(图版 I:15-16)。

(09) 花粉长球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟 较宽。刺状突起较小,排列较稀疏,刺间表面具网状 纹饰, 网嵴宽, 网眼小, 具穿孔。极轴长 47.88 (40.34~56.13) μm, 赤道轴长 40.34(36.83~ 47.36) μm, P/E=1.19。体积约 40 858 μm³(图版 I:17-18).

(10)花粉长球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟



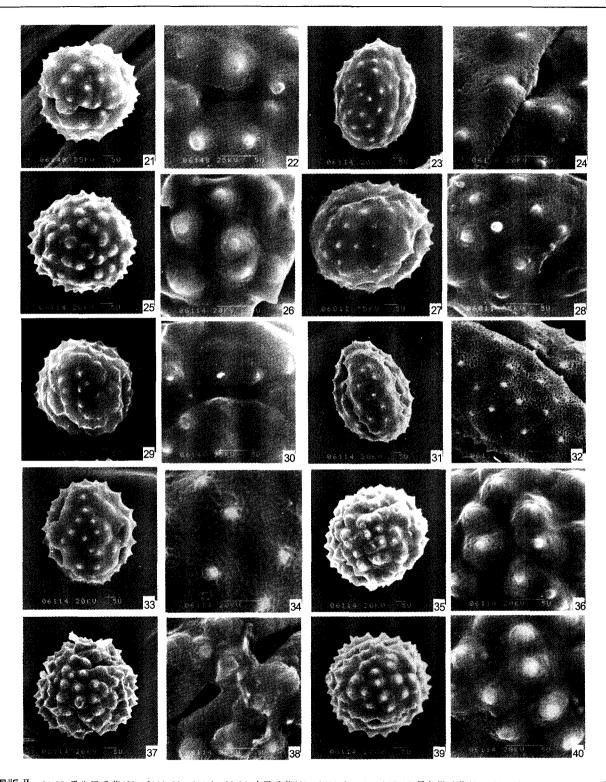
图版 I 1-2. 星状雪兔子(1×1800,2×6000); 3-4. 水母雪兔子(3×2400,4×6000); 5-6. 唐古特雪莲(5×2300,6×6000); 7-8. 多鞘雪莲(7×2200,8×6000); 9-10. 球花雪莲(9×2100,10×6000); 11-12. 紫苞雪莲(11×1800,12×6000); 13-14. 钝苞雪莲(13×2200,14×5500); 15-16. 抱茎风毛菊(15×2000,16×6000); 17-18. 风毛菊(17×1600,18×6000); 19-20. 羽裂风毛菊(19×2400,20×6000)。

Plate I 1-2. S. stella; 3-4. S. medusa; 5-6. S. tangutica; 7-8. S. polycolea; 9-10. S. globosa; 11-12. S. iodostegia; 13-14. S. nigrescens; 15-16. S. chingiana; 17-18. S. japonica; 19-20. S. pinnatidentata.

较窄。刺状突起较大,排列较密集,刺间表面具颗粒 ~网状纹饰,网嵴窄,网眼大,不具穿孔。极轴长

34.36(30.38~38.46) μm,赤道轴长 32.99(30.38 ~36.54) μm,P/E=1.04。体积约 19 570 μm³(图

28 卷



图版 Ⅲ 21-22. 重齿风毛菊(21×2000,22×6000); 23-24. 小风毛菊(23×1600,24×6000)25-26. 异色风毛菊(25×2500,26×6000); 27-28. 禾叶风毛菊(27×2500,28×6000); 29-30. 林生风毛菊(29×2200,30×6000); 31-32. 尖苞风毛菊(31×1200,32×3000); 33-34. 弯齿风毛菊(33×1800,34×6000); 35-36. 甘肃风毛菊(35×1800,36×6000); 37-38. 蒙古风毛菊(37×2100,38×6000); 39-40. 少花风毛菊(39×1900,40×6000)。

Plate I 21-22. S. katochaete; 23-24. S. minuta25-26. S. brunneopilosa; 27-28. S. graminea; 29-30. S. sylvatica; 31-32. S. subulisquama; 33-34. S. przewalskii; 35-36. S. kansuensis; 37-38. S. mongolica; 39-40. S. oligantha.

版 I:19-20)。

(11)花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟

较宽。刺状突起较大,排列较稀疏,刺间表面具颗粒 一网状纹饰,网嵴较窄,网眼较大,不具穿孔。极轴 5, m³ **⊈**i

长 41.03(36.48~44.93) μ m,赤道轴长 40.3(35,33~44.16) μ m,P/E=0.99。体积约 34 873 μ m³ (图版 $\mathbb{I}:21-22$)。

(12) 花粉长球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟较窄。刺状突起较小较短,排列相对较稀疏,刺间表面具网状纹饰,网嵴宽,网眼小,具穿孔。极轴长55.46(48.22 \sim 60.72) μ m,赤道轴长40.45(35.72 \sim 48.22) μ m,P/E=1.37。体积约47489 μ m³(图版 $\Pi: 23-24$)。

(13) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟较宽。刺状突起较小,排列较稀疏,刺尖钝圆,刺状突起上具颗粒状纹饰,刺间表面光滑具小穴。极轴长 37. 76 (35. 19 \sim 45. 00) μ m,赤道轴长 37. 66 (35. 00 \sim 51. 49) μ m, P/E = 1. 0。体积约 28 027 μ m³ (图版 II: 25-26)。

(14) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟较宽。刺状突起较小,排列相对较稀疏,刺间表面具颗粒状纹饰。极轴长 40.62(36.96~43.48) μ m,赤道轴长 38.95(36.96~41.31) μ m,P/E=1.04。体积约 32 250 μ m³(图版 II: 27-28)。

(15) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟较宽。刺状突起较大,排列相对较密集,刺间表面具颗粒状纹饰。极轴长 38.61(36.00~42.00) μ m,赤 道轴长 37.93(34.40~42.00) μ m,P/E=1.02。体积约为 22 907 μ m³(图版 []:29-30)。

(16) 花粉长球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟窄。刺状突起小,排列相对稀疏,刺间表面具网状纹饰,网嵴窄,网眼较大,具穿孔。极轴长 68.08 ((61.96~71.74) μ m,赤道轴长 47.37(43.48~50.00) μ m,P/E=1.44。体积约 79 823 μ m³(图版 \mathbb{I} :31-32)。

(17) 花粉长球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟较宽。刺状突起较小,排列相对较稀疏,刺间表面具网状纹饰,网嵴窄,网眼大,局部具穿孔。极轴长61. 29(52. 94~70. 58) μ m,赤道轴长 40. 70(35. 29~47. 64) μ m,P/E=1. 51。体积约 53 132 μ m³(图版 \mathbb{I} :33-34)。

(18) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟较宽。刺状突起较大,排列较密集,刺间表面具网状纹饰,网嵴宽,网眼小,具穿孔。极轴长 50. 63 (47. 27~52. 90) μ m,赤道轴长 49. 51 (45. 45~52. 72) μ m,P/E=1. 02。体积约 64 949 μ m³ (图版Ⅱ:35-36)。

(19) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟 较宽。刺状突起较大,排列相对较密集,刺间表面具 颗粒一网状纹饰,网嵴窄,网眼大,不具穿孔。极轴长 41. 35 (36. 96~47. 83) μ m,赤道轴长 41. 45 (36. 96~46. 96) μ m, P/E=1. 00。体积约 37 180 μ m³ (图版 Π :37-38)。

(20) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟 较宽。刺状突起较大,排列相对较密集,刺间表面具 颗粒—网状纹饰,网嵴较宽,网眼较小,具穿孔。极 轴长 46.07(38.59~5.01) μ m,赤道轴长 45.54(36.83~50.01) μ m,P/E=1.01。体积约 50 002 μ m³(图版 II:39-40)。

(21) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟较宽。刺状突起较大,排列相对较密集,刺间表面具颗粒—网状纹饰,网嵴窄,网眼大,不具穿孔。极轴长 40.74 (36.40~44.00) μ m,赤道轴长 39.06 (36.00~44.00) μ m, P/E=1.04。体积约 32 529 μ m³ (图版Ⅲ:41-42)。

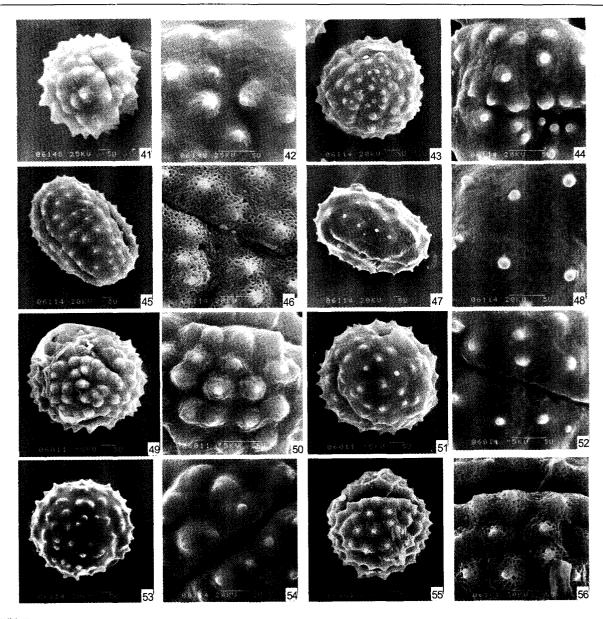
(22) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟较窄。刺状突起较小,排列相对较稀疏,刺尖钝圆,刺间表面具颗粒一网状纹饰,网嵴宽,网眼小,局部具穿孔。极轴长 29.54(11.11~35.19) μ m,赤道轴长 30.65(25.93~38.89) μ m,P/E=0.96。体积约 14 523 μ m³(图版(25.44) 30.65(25.93~38.89)

(23) 花粉长球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟细缝状。刺状突起小且短,排列稀疏,刺间表面具网状纹饰,网嵴宽,网眼小,具穿孔。极轴长 59.87 (55.34~64.26) μ m,赤道轴长 37.77 (34.99~39.27) μ m,P/E=1.59。体积约 44 697 μ m³ (图版 III:45-46)。

(24) 花粉长球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟窄。刺状突起小,尖端钝圆,排列相对稀疏,刺间表面具颗粒—网状纹饰,网嵴窄,网眼大,局部穿孔。极轴长 67.88(46.81 \sim 72.72) μ m,赤道轴长 46.40 (40.91 \sim 50.00) μ m,P/E=1.46。体积约为 74 682 μ m³ (图版 II:47-48)。

(25) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟较窄。刺状突起较大,排列相对较密集,刺间表面具网状纹饰,网嵴较窄,网眼较大,不穿孔。极轴长41. 20(37. 44~46. 59) μ m,赤道轴长 37. 07(31. 20~41. 60) μ m, P/E=1. 11。体积约为 29 629 μ m³ (图版 III: 49-50)。

(26)花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟



图版 III 41-42. 乌苏里风毛菊($41 \times 2100, 42 \times 6000$);43-44. 大耳叶风毛菊($43 \times 3000, 44 \times 6000$);45-46. 川西风毛菊($45 \times 1700, 46 \times 6000$);47-48. 长毛风毛菊($47 \times 1400, 48 \times 6000$)49-50. 柳叶菜风毛菊($49 \times 2600, 50 \times 6000$);51-52. 小花风毛菊($51 \times 2500, 52 \times 6000$);53-54. 波缘风毛菊($53 \times 2300, 54 \times 6000$);55-56. 变裂风毛菊($55 \times 1700, 56 \times 6000$)。

Plate II 41-42. S. ussuriensis; 43-44. S. macrota; 45-46. S. dzeurensis; 47-48. S. hieracioides49-50. S. epilobioides; 51-52. S. paroflora; 53-54. S. undulate; 55-56. S. variiloba.

较宽。刺状突起较小,排列较稀疏,刺间表面具颗粒一网状纹饰,网嵴较窄,网眼较大,不穿孔。极轴长39.66(34.61~43.08) μ m,赤道轴长37.03(34.61~38.84) μ m,P/E=1.07。体积约28460 μ m³(图版Ⅲ:51-52)。

(27) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟较窄。刺状突起较小,刺尖钝圆排列相对较稀疏,刺状突起上具颗粒状纹饰,刺间表面光滑具小穴。极轴长 35. 79 (30. 91~38. 18) μ m,赤道轴长 35. 44 (29. 09~40. 00) μ m, P/E=1.01。体积约 23 525

μm³(图版Ⅲ:53-54)。

(28) 花粉近球形,极面观三裂圆形,三孔沟,沟较窄。刺状突起较大,排列相对较密集,刺间表面具网状纹饰,网嵴宽,网眼小,具穿孔。极轴长 39.91 (35.87~45.40) μ m,赤道轴长 39.95 (34.05~45.40) μ m,P/E=1.00。体积约 33 335 μ m³ (图版Ⅲ:55-56)。

3.2 聚类分析结果

采用表 2 的资料,在统计软件 SPSS 上进行 Q-聚类分析获得种间的欧氏距离系数(表 3)和聚类分 析树形图(图 2)。表 3 显示:雪兔子亚属种间距离系数最小为 2.086,附片亚属种间距离系数较小(2.887~4.993),雪莲亚属种间的距离系数较大(0.199~3.816),风毛菊亚属种间距离系数最大(0.294~6.411)。亚属间的距离系数为雪兔子亚属与雪莲亚属(0.057~3.344)、雪兔子亚属与附片亚属(2.775~5.292)最小,雪莲亚属与附片亚属(0.467~5.200)、附片亚属与风毛菊亚属(0.775~5.668)较大,雪兔子亚属与风毛菊亚属(0.382~6.611)、雪莲亚属与风毛菊亚属(0.028~6.641)最大。以上欧氏距离系数表明不同亚属间种间距离系数并不一定大于亚属内种间的距离系数。

表 2 花粉性状编码 Table 2 Codes of pollen characteristics

代码 Code	形状 Shape	萌发沟 Colpus	突起大小 Spinulate size	排列密度 Arrange- ment ensity	刺间纹饰 Ornamen- tation	体积 Volume (µm³)		
01	0	1	2	2	2	42 648		
02	0	2	2	2	1	23 013		
03	1	1	2	2	2	53 248		
04	0	2	2	2	1	29 517		
05	0	2	2	2	1	32 664		
06	0	2	1	1	0	45 013		
07	0	2	2	2	1	22 116		
08	0	0	0	0	3	44 829		
09	1	2	1	1	3	40 858		
10	1	1	2	2	2	19 570		
11	0	2	2	1	2	34 873		
12	1	1	1	1	3	47 489		
13	0	2	1	1	0	28 027		
14	0	2	1	1	1	32 250		
15	0	2	2	2	1	22 907		
16	1	0	0	0	3	79 823		
17	1	2	1	1	3	53 132		
18	0	2	2	2	3	64 949		
19	0	2	2	2	2	37 180		
20	0	2	2	2	2	50 002		
21	0	2	2	2	2	32 529		
22	0	1	1	1	2	14 523		
23	1	0	0	0	3	44 697		
24	1	0	0	0	2	74 682		
25	0	2	2	2	3	29 629		
26	0	2	1	1	2	28 460		
27	0	1	1	1	0	23 525		
28	0	1	2	2	3	33 335		

从聚类图(图 2)可见,以花粉性状为分类依据进行聚类分析,将此 28 种植物花粉大致分为明显的五个类群,所包含的种分别隶属于风毛菊属的四亚属。第 I 类包括多鞘雪莲、林生风毛菊、球花雪莲、水母雪兔子和钝荷雪莲;第 II 类包括星状雪兔子、变

裂风毛菊、蒙古风毛菊、乌苏里风毛菊、少花风毛菊、柳叶菜风毛菊和甘肃风毛菊;第Ⅲ类包括紫苞雪莲、异色风毛菊、波缘风毛菊、禾叶风毛菊、小花风毛菊、重齿风毛菊和大耳叶风毛菊;第Ⅳ类包括尖苞风毛菊、长毛风毛菊、抱茎风毛菊、川西风毛菊;第Ⅴ类包括风毛菊、弯齿风毛菊、小风毛菊、唐古特雪莲和羽裂风毛菊。

4 讨论

4.1 从花粉特征看风毛菊属植物的演化

4.1.1 外壁纹饰的演化 花粉外壁表面纹饰是植物 分类和系统发育的重要特征之一。从花粉的演化角 度分析,一般认为原始类型表面纹饰简单,进化水平 高者表面纹饰复杂。Walker(1976)认为被子植物 纹饰类型的演化规律是,比较原始的花粉外壁通常 是光滑的,然后在外壁上出现负的纹饰类型(如小穿 孔、小穴等),进一步在外壁上产生突起(如粗糙的、 或颗粒状的),由此再演化成棒状、鼓棰状、孢芽状或 刺状等,最后形成网状、皱波状或条纹状纹饰类型。 从本文所观察的 28 种风毛菊属植物花粉均具刺状 突起来看,风毛菊属应该属于较进化类群。在风毛 菊属内刺间表面具小穴的种类,如紫苞雪莲、异色风 毛菊和波缘风毛菊在风毛菊属花粉中应该为较原始 的类群,具颗粒状和网状一颗粒状纹饰的种类,如水 母雪兔子、禾叶风毛菊、长毛风毛菊等 17 种在风毛 菊属花粉中应该为较进化的类群;而具网状纹饰的 甘肃风毛菊、川西风毛菊、柳叶菜风毛菊等8种植物 在风毛菊属花粉中应该为进化的类群。

4.1.2 花粉形状和大小的演化 Wodehouse (1935) 在讨论花粉功能及进化关系时指出,越进化的花粉 其调节功能越强,而调节功能随着花粉体积与表面 面积之比的减少而增强,体积与表面面积之比与花 粉的长度呈反比,即花粉越长,其体积与表面积之比 就越小,调节功能越强,也就越进化。Muller(1979) 称此为"Wodehouse"效应,并根据此效应证明球形 花粉调节功能最小,也较原始,而长球形花粉体积与 表面积之比较小,调节功能较强,所以长球形花粉应 该是较进化类型。从花粉形状来看,唐古特雪莲、风 毛菊、尖苞风毛菊、羽裂风毛菊、小风毛菊、尖苞风毛 菊、弯齿风毛菊、川西风毛菊和长毛风毛菊的花粉均 为长球形花粉,在风毛菊属中应该为较进化类群;其 余19 种则为较原始类群。Covas 和 Schnack(1994) 认为花粉粒相对体积的缩小过程是一个进化趋势,由于在较高等的植物中代谢效率较高,因此在花粉内只需储藏较少量的养料即足以供给花粉管生长所需的能量。关于花粉大小的演化顺序,根据目前公认的花粉体积演化趋势分析,比较原始的被子植物花粉体积都是比较大的,由大到小而进化。风毛菊属花粉大小为(38.34~49.45)μm×(35.47~44.75)μm,属于中等大小的花粉,所以从花粉大小角度来看,风毛菊属在被子植物中应为较进积积,风毛菊属中较原始的类群;而羽裂风毛菊和大正叶风毛菊的花粉体积最小应是风毛菊属中较进化的类群。

4.2 从花粉特征看风毛菊属植物的分类

根据《中国植物志》的排列顺序,雪兔子亚属是 风毛菊属中最原始的类群,风毛菊亚属为最进化的 类群。然而,孢粉学的资料并没有支持《中国植物 志》的排列顺序。以花粉性状为分类依据进行聚类 分析,所研究的28种风毛菊属植物花粉大致划分为 五类,分类数与《中国植物志》中此28种植物分属的 亚属数目不相同,而且包含在其中的种类也不相同; 第Ⅰ组包括雪莲亚属的多鞘雪莲、球花雪莲、钝苞雪 莲,雪兔子亚属的水母雪兔子和风毛菊亚属的林生 风毛菊,此五种植物以花粉近球形,萌发沟较宽,刺 状突起较大、排列较密,刺间表面具颗粒状纹饰为共 同特征而聚为一类。第II组包括风毛菊亚属的变 裂风毛菊、蒙古风毛菊、乌苏里风毛菊、少花风毛菊、 柳叶菜风毛菊、甘肃风毛菊和雪兔子亚属的星状雪 兔子,此七种植物以花粉近球形,萌发沟较宽,刺状 突起较大、排列较密,刺间表面具网状或网状一颗粒 状纹饰为共同特征而聚为一类。其中甘肃风毛菊因 其体积(64 949 μm³)明显大于其余的六种而最后聚 在一起。第Ⅲ组包括风毛菊亚属的异色风毛菊、波 缘风毛菊、禾叶风毛菊、小花风毛菊、重齿风毛菊、大 耳叶风毛菊和雪莲亚属的紫苞雪莲,此七种植物以 花粉近球形,萌发沟较宽,刺状突起较小、排列较稀

表 3 种间欧氏距离
Table 3 Euclidean distances among Saussures caclulated from pollen characteristics data

					- · · · · · · · · · · · · · · · · · · ·									
代码 Code	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14
01	0.000	2.086	2.274	1.872	1, 793	3,096	2. 121	4.205	3.356	2.617	1.979	3.089	3, 227	2,638
02	2.086	0.000	3.344	0.411	0.609	2.579	0.057	5.292	3.709	2.755	1.856	4.084	2.196	2.013
03	2.274	3.344	0.000	3.128	3.038	3.816	3.377	4.761	2.672	2.126	3.122	2.203	4.102	3,607
04	1.872	0.411	3.128	0.000	0.199	2.383	0.467	5.200	3.605	2.817	1.731	3.947	2.175	1.934
05	1.793	0.609	3.038	0.199	0.000	2.309	0.666	5.167	3.571	2.868	1.704	3.894	2.193	1.926
06	3.096	2.579	3,816	2.383	2.309	0.000	2.610	4.476	3.729	4.107	2.509	3,958	1.072	1,289
07	2.121	0.057	3.377	0.467	0.666	2.610	0.000	5.307	3.726	2.751	1.879	4.105	2,205	2,030
08	4.205	5.292	4.761	5.200	5.167	4.476	5.307	0.000	3.964	4.993	4.225	3.204	4.600	3.951
09	3.356	3.709	2.672	3.605	3.571	3.729	3.726	3.964	0.000	2.887	2.778	1.407	3.807	3.011
10	2.617	2,755	2.126	2.817	2.868	4.107	2.751	4.993	2.887	0.000	3.055	2.798	3.818	3.449
11	1.979	1.856	3.122	1.731	1.704	2.509	1.879	4.225	2.778	3.055	0.000	3.165	2.465	1.697
12	3.089	4.084	2.203	3.947	3.894	3,958	4.105	3.204	1,407	2.798	3.165	0.000	4.141	3, 392
13	3, 227	2.196	4.102	2.175	2,193	1.072	2.205	4.600	3.807	3.818	2,465	4, 141	0.000	1.041
14	2.638	2.013	3.607	1.934	1.926	1.289	2.030	3.951	3.011	3.449	1.697	3.392	1.041	0.000
15	1.884	0.382	3.142	0.028	0.227	2.395	0.439	5.206	3.611	2.811	1.737	3.955	2.174	1. 937
16	5.281	6.611	4.525	6.397	6.301	5.440	6.641	3.099	4.121	5.668	5.499	3.112	5.955	5.359
17	3.419	4.013	2.555	3.835	3.762	3.754	4.040	3.991	0.775	3.319	2.984	1.390	4.043	3.242
18	2.191	3.325	2.844	3.009	2.864	3.795	3.371	4.866	3.279	3.969	2.547	3.385	4.272	3.467
19	1.387	1.346	2.749	1.116	1.046	2.829	1.384	4.828	3.082	2.787	1.376	3.417	2.845	2.195
20	1.421	1.979	2.563	1.639	1.487	2.803	2,028	4.814	3, 127	3, 197	1,668	3, 358	3. 112	2,445
21	1. 487	1.172	2.871	1.024	1.006	2.895	1.202	4.866	3, 118	2,683	1.376	3,485	2.800	2, 173
22	2.620	2.610	3.797	2.725	2.800	3.092	2.599	3.192	3,210	2,922	2.301	3.173	2,565	2.017
23	4.733	5.719	4.237	5.635	5.604	4.976	5.733	2.174	3.315	4.492	4.751	2,355	5,086	4.508
24	5.046	6.200	4.299	5.994	5.902	4.818	6,230	3.048	4.062	5.362	5.243	3.078	5.327	4.883
25	1.869	2.055	3.125	2.012	2.021	3.710	2.067	4.794	2.990	2.819	1.730	3.393	3.582	2.790
26	2,513	2.200	3,562	2.174	2.189	2, 267	2.210	3.607	2.520	3,249	1.415	2.997	2.012	1.034
27	3.036	2.555	4.001	2.583	2,619	1.909	2,556	4.054	4.103	3.542	2.864	4.015	1,373	1.766
28	1, 165	2.505	2.705	2,431	2.420	3.895	2. 521	4.144	3. 235	2.548	2.167	3.039	3.839	3.093

续表 3														
代码	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
01	1.884	5, 281	3.419	2, 191	1. 387	1.421	1.487	2,620	4.733	5.046	1.869	2.513	3.036	1.165
02	0.382	6.611	4.013	3,325	1.346	1.979	1.172	2.610	5.719	6.200	2.055	2.200	2.555	2.505
03	3.142	4,525	2.555	2.844	2.749	2.563	2.871	3.797	4,237	4.299	3.125	3.562	4.001	2.705
04	0.028	6.397	3.835	3.009	1.116	1.639	1.024	2.725	5.635	5.994	2.012	2.174	2.583	2.431
05	0.227	6.301	3.762	2.864	1.046	1.487	1.006	2.800	5.604	5,902	2.021	2.189	2.619	2.420
06	2.395	5.440	3.754	3.795	2.829	2.803	2.895	3.092	4.976	4.818	3.710	2. 267	1.909	3.895
07	0.439	6.641	4.040	3.371	1.384	2.028	1.202	2.599	5.733	6.230	2.067	2,210	2,556	2,521
08	5.206	3.099	3.991	4.866	4.828	4.814	4.866	3.192	2.174	3.048	4.794	3.607	4.054	4.144
09	3,611	4.121	0.775	3.279	3.082	3.127	3.118	3.210	3.315	4.062	2.990	2.520	4.103	3.235
10	2.811	5.668	3.319	3.969	2.787	3.197	2,683	2.922	4.492	5.362	2.819	3.249	3.542	2.548
11	1.737	5.499	2.984	2.547	1.376	1.668	1.376	2.301	4.751	5.243	1.730	1.415	2.864	2. 167
12	3, 955	3.112	1.390	3.385	3.417	3.358	3.485	3.173	2.355	3.078	3.393	2.997	4.015	3.039
13	2, 174	5.955	4.043	4.272	2.845	3.112	2,800	2,565	5.086	5.327	3.582	2,012	1.373	3.839
14	1.937	5.359	3.242	3.467	2, 195	2,445	2.173	2.017	4.508	4.883	2.790	1.034	1.766	3.093
15	0.000	6.411	3.846	3.030	1.129	1.661	1.029	2.715	5.640	6.008	2.012	2.174	2.579	2.434
16	6.411	0.000	3.711	5.260	5.920	5.598	6.059	5.315	2.218	1.057	6.069	5.214	5.655	5.476
17	3.846	3.711	0.000	2,999	3.235	3.080	3.338	3.672	3.348	3.714	3.262	2.857	4.374	3.435
18	3,030	5.260	2.999	0.000	2.021	1.379	2.281	4.082	5.331	5.308	2.230	3.167	4.633	2.406
19	1.129	5.920	3, 235	2.021	0.000	0.810	0.294	2.750	5.294	5.691	1.113	2.003	3.210	1,696
20	1.661	5.598	3.080	1.379	0.810	0.000	1.103	3.245	5, 283	5.405	1.633	2.358	3.515	1.981
21	1.029	6.059	3,338	2.281	0.294	1.103	0.000	2.609	5.328	5.820	1.023	1.943	3.144	1.679
22	2.715	5.315	3.672	4.082	2.750	3.245	2.609	0.000	3.858	4.967	2.727	1.606	2.091	2.477
23	5.640	2.218	3.348	5.331	5.294	5.283	5.328	3.858	0.000	2.144	5.262	4.209	4.597	4.678
24	6.008	1.057	3.714	5.308	5.691	5.405	5.820	4.967	2.144	0.000	5.991	4.916	4.972	5.404
25	2.012	6.069	3.262	2.230	1. 113	1.633	1.023	2.727	5.262	5.991	0.000	2.174	3.843	1.363
26	2.174	5.214	2,857	3.167	2,003	2.358	1.943	1.606	4.209	4.916	2.174	0.000	2.439	2.573
27	2.579	5.655	4.374	4.633	3.210	3.515	3.144	2.091	4.597	4.972	3.843	2.439	0.000	3.634
28	2.434	5.476	3.435	2.406	1.696	1.981	1.679	2.477	4.678	5.404	1,363	2.573	3.634	0.000

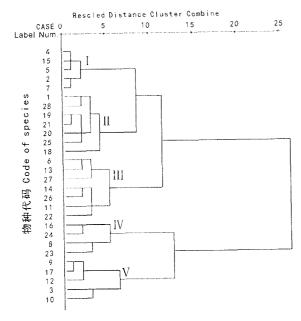


图 2 风毛菊属植物花粉 Q-聚类分析树系图 Fig. 2 Dendrogram of Q-cluster analysis of Saussures

疏为共同特征而聚为一类,从聚类图可以看出其中 紫苞雪莲、异色风毛菊和波缘风毛菊以刺状突起上 具颗粒状纹饰,刺间表面光滑具小穴为共同特征而 聚在一起,而禾叶风毛菊、小花风毛菊、重齿风毛菊、 大耳叶风毛菊则因刺间表面具颗粒状或网状一颗粒 状纹饰为共同特征而聚在一起。第Ⅳ组包括风毛菊 亚属的尖苞风毛菊、长毛风毛菊、川西风毛菊外,附 片亚属的抱茎风毛菊,此四种植物以花粉长球形,萌 发沟窄,刺状突起小、排列稀疏,刺间表面具网状纹 饰为共同特征而聚为一类。其中尖苞风毛菊(79 823 μm³)和长毛风毛菊(74 682 μm³)的花粉体积较 大,抱茎风毛菊(44 892 μm³)和川西风毛菊(44 697 μm³)的花粉体积较小,因而各自两两聚在一起。第 V组包括雪莲亚属的唐古特雪莲、附片亚属的风毛 菊和羽裂风毛菊、以及风毛菊亚属的弯齿风毛菊和 小风毛菊,此组中的五种植物分属于三个亚属,花粉 特征也不大相似,但均为长球形花粉。从传统形态 分类学看多鞘雪莲与林生风毛菊分属于不同的两个 亚属,而根据本文孢粉学证据的聚类分析则显示二 者的距离系数最小(0.028),最先聚在一起,表明二者的亲缘关系最近;尖苞风毛菊与林生风毛菊分属于同一个亚属,但聚类分析却显示二者的距离系数较大(6.411),较迟聚在一起,表明二者的亲缘关系较远。虽然其花粉形态特征在花粉都具三孔沟、表面都具刺等有些方面表现出了同一属的共同点,支持了传统分类的科、属级分类,但这种以花粉性状为分类依据而进行的聚类分析结果与传统形态分类学中的植物系统排列有着较大的差异。

参考文献:

王开发,等. 1983. 孢粉学概论[M]. 北京:北京大学出版社 吴征镒. 1980. 中国植被[M]. 北京:科学出版社:624-629 陈艺林,石铸. 1999. 中国植物志(78卷,第2分册)[M]. 北京: 科学出版社

张建华. 2005. 甘肃省地图册[M]. 北京:中国地图出版社蓝盛银,徐珍秀. 1996. 植物花粉剥离观察扫描电镜图解[M]. 北京:科学出版社

Covas G, Schanck B. 1944. Tresnuevasespeciesde Glandulariadelaflora Argentina[J]. Rev Argent Argron, 11:89-97

Huang YP(黄运平), Yin ZT(尹祖棠). 1994a. The preliminary study on the micromorphological features of achene surfaces of Saussurea(风毛菊属(Saussurea)植物果皮微形态特征及分类意义的初步研究)[J]. Bull Bot Res(植物研究),14(4):395—402

Huang YP(黄运平), Yin ZT(尹祖棠). 1994b. A study on karyotypes of 4 species of Saussurea from north China(四种风毛菊属植物的核型研究)[J]. Guihaia(广西植物), 14(4):357-360

Li F(李峰), Wan P(万鹏), Gao SF(高尚峰), et al. 1999. Pollen morphology identification of five species of medicinal Sanguisor-ba with Electron Microscope(五种地榆属植物花粉的扫描电镜

鉴别)[J]. China J Chin Mat Med (中国中药杂志),24(12):715-717

Liu JX(刘家熙),Xi YZ(席以珍),Ning JC(宁建长),et al. 2001. Pollen morphology and exine ultrastructure of genus Cordia in Boraginaceae in China(中国紫草科破布木属花粉形态和外壁超微结构)[J]. J Integrative Plant Biology(植物学报),48 (9):893-898

Muller J. 1979, Form and function in angiosperm pollen[J]. *Ann Missour Bot Gard*, **66**:593-632

Omori Y, Takayama H, Ohba H. 2000. Selective light transmittance of translucent bracts in the Himalayan giant glasshouse plant *Rheum nobile* (Polygonaceae) [J]. *Bot J Linnean Society*, 132:19-27

Tai LH(邰丽华). 1997. A study on karyotypes of Saussurea runcinata(碱地风毛菊的核型分析)[J]. J Inner Mongolia Normal Univ(内蒙古师大学报),(2):52-54

Walker J W. 1976. Evolutionary significance of the exinc in the pollen of primitive angiosperms[M]. Linn Soc Symp Ser, Number 1. Royal Botanic Gardens Kew; Academic Press, 251—308

Wodehouse R. P. 1935. Pollen Grains[M]. New York, McGraw-Hil Book Co. Inc; 323—340

Zheng ZH (郑中华). 1987. The observation of the pollens(花粉的透射电镜观察)[J]. J Chin Electron Microscopy Society(电子显微学报),6(3):21-25

Zhou ZZ(周忠泽), Tao HL(陶汗林), Ban Q(班勤). 2002. Pollen morphology of *Polygonum* section *Aconogonon* in China(中国蓼属叉分蓼组植物花粉形态的研究)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **40**(2):110-124

Zhu SX (朱世新). 2001. A taxonomic study on the genus Saussurea in Henan Province (河南风毛菊属植物的分类研究)[D]. Master's Dissertation, Henan Agric Univ(河南农业大学硕士研究生毕业论文)

(上接第77页 Continue from page 77)

大学学报),23(1):58-62

Wang XP(王献溥), Li XX(李信贤). 1989. Study of the phytocoenological features of *Pinus kwangtungensis* forest in Huanjiang County, Guangxi(广西环江县石灰岩山地广东松林群落学特点的研究)[J]. Bull Bot Res(植物研究),9(3):77-86

Wu DR(吴大荣), Zhu ZD(朱政德). 2003. Preliminary study on structure and spatial distribution pattern of *Phoebe bournei* in Luobaoyan Nature Reserve in Fujian Province(福建省罗卜岩自然保护区闽楠种群结构和空间分布格局初步研究)[J]. Sci

Silv Sin(林业科学),39(1):23-30

Wu ZY(吴征镒). 1991. Areal-types of Chinese genera of seed plants(中国种子植物属的分布区类型)[J]. Acta Bot Yunnan (云南植物研究),增刊N:1-139

Wu ZY(吴征镒), Zhou ZK(周浙昆), Li DZ(李德铢), et al. 2003. The areal-types of the world families of seed plants(世界种子植物科的分布区类型系统). Acta Bot Yunnan(云南植物研究), 25(3):245-257