

山柳科和堇菜科八个种的花粉形态 ——兼谈第伦桃亚纲六个科及省沽油科的系统关系*

陆 露^{1,2}, 王 红^{1**}, 韦仲新¹

(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学实验室, 云南 昆明 650204;

2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 通过光学显微镜和扫描电子显微镜对山柳科 (Clethraceae) 和堇菜科 (Violaceae) 8 个种的花粉形态进行了观察。综合前人对第伦桃亚纲 (Dillenidae) 4 个科即猕猴桃科 (Actinidiaceae)、山茶科 (Theaceae)、旌节花科 (Stachyuraceae) 和大风子科 (Flacourtiaceae) 以及蔷薇亚纲 (Rosidae) 的省沽油科 (Staphyleaceae) 共 22 属 36 个种的孢粉学和已有的胚胎学资料, 讨论了上述 7 个科的系统学关系。通过对大风子科 (Flacourtiaceae) 和杨柳科 (Salicaceae) 的花粉形态特征比较, 支持 APGII 系统中将大风子科的大部分种归入杨柳科的处理。

关键词: 山柳科; 堇菜科; 第伦桃亚纲; 省沽油科; 花粉形态; 系统关系

中图分类号: Q 944 文献标识码: A 文章编号: 0253-2700(2005)03-0269-10

Eight Species of Pollen Morphology of Clethraceae and Violaceae, with Reference to Relationships among Six Families of Dillenidae and Staphyleaceae*

LU Lu^{1,2}, WANG Hong^{1**}, WEI Zhong-Xin¹

(1 Laboratory of Biodiversity and Plant Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China; 2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: The pollen grains of 8 species from the Clethraceae and Violaceae were investigated using light microscopy and scanning electron microscopy. Comparisons of the pollen morphology of 36 species within Actinidiaceae, Theaceae, Stachyuraceae, Flacourtiaceae, and Staphyleaceae which were studied by previous researchers, and together with their characters of embryology, the systematic relationships among the 7 families were discussed. Pollen data supported a treatment that a large part of species of Flacourtiaceae were moved into Salicaceae in APG II.

Key words: Clethraceae; Violaceae; Dillenidae; Staphyleaceae; Pollen morphology; Systematic relationships

* 基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (kscxz-sw-101A) 和国家科技部重要野生植物种质资源保存的标准化及共享试点项目 (2004DKA30430) 资助

** 通讯联系人 To whom correspondence should be addressed. E-mail: wanghong@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2004-10-19, 2004-12-09 接受发表

作者简介: 陆露 (1981-) 女, 硕士研究生, 主要从事植物系统与进化研究。

山柳科 (Clethraceae) 属于第伦桃亚纲杜鹃花目 (Ericales) (Takhtajan, 1997; Cronquist, 1981; Bedell 和 Reveal (Young 系统), 1982), 原仅 1 属即山柳属 (*Clethra* Gronov. ex L.), 约 100 种, 分布于热带和亚热带地区, 中国约 15 种 (侯宽昭, 1998)。由于它和 Cyrillaceae 在外部形态、胚胎、花粉和植物化学等方面有很多共同点, 所以 Mabberley (1997) 根据 Kubitzki 系统将这两科合并; 在被子植物八纲系统中归入蔷薇纲 (Rosopsida) 的石南亚纲 (Ericidae) (吴征镒等, 2002, 2003)。Zhang 和 Anderberg (2002)、张芝玉 (1987) 曾报道了山柳科 4 个种的花粉形态。

堇菜科 (Violaceae) 是第伦桃亚纲 (Dillenidae) 刺篱木目 (Flacouriales) 一个在温带得到较大发展, 且演化达到了高层次的盲支, 其中最大的属堇菜属 (*Viola* L.) 广泛分布于世界范围内。本科 20~24 属, 800~1000 种, 我国 4 属 116 种 (吴征镒等, 2003)。Miyoshi 和 Yamamoto (1984)、孙坤等 (1994)、Till-Bottraud 等 (1999)、李连方和尹祖棠 (2000) 以及其它学者, 对该科相关属的花粉作了一系列的报道, 主要是探讨堇菜属属下一一些种的花粉形态及其分类学和生物地理学意义。

猕猴桃科 (Actinidiaceae)、山茶科 (Theaceae)、旌节花科 (Stachyuraceae) 和大风子科 (Flacourtiaceae) 属于第伦桃亚纲 (Dilleniidae)。省沽油科 (Staphyleaceae) 则被列入蔷薇亚纲 (Rosidae) 的无患子目 (Sapindales) (Takhtajan, 1997; Cronquist, 1981; Bedell and Reveal, 1982)。猕猴桃科在 Takhtajan 系统中位于猕猴桃目 (Actinidiales) (与山柳科在八纲系统 (吴征镒等, 2002) 中同属石南亚纲); 山茶科和旌节花科则放在山茶目 (Theales)。在 Cronquist 系统中猕猴桃科与山茶科同归于山茶目, 旌节花科被移入堇菜目 (Violales)。在 Young 系统中猕猴桃科、山茶科、旌节花科和山柳科都放在山茶目。山柳科在 Takhtajan 和 Cronquist 两系统中都归在杜鹃花目 (Ericales)。在上述 3 个系统中, 大风子科和堇菜科系统位置争议较小, 都归入了堇菜目。

各学者对上述 7 个科的孢粉学相继进行过研究。Dickison 等 (1982) 描述和比较了猕猴桃科与第伦桃科 (Dilleniaceae) 的花粉形态。张芝玉 (1987) 对猕猴桃科 23 种、山茶科 9 种和山柳科 1 种的花粉形态进行了对比研究, 结合胚胎学、外部形态和植物化学等方面的资料, 探讨了 3 个科的系统关系。韦仲新等 (1992) 以及韦仲新 (1997) 对山茶科花粉的形状、大小、外壁纹饰和超微结构等做了综合研究, 探讨了其花粉演化趋势。Keating (1973, 1975) 主要利用光镜对大风子科 51 属 151 种花粉做了详尽的描述。陆露和王红 (2004) 通过光镜和电镜研究了该科 13 个种的花粉形态。汤彦承等 (1983) 对产于中国的旌节花科 9 个种的植物地理学、细胞学和孢粉学进行了初步研究, 认为该科作为东亚特有科, 其系统位置比较复杂, 各家争论不一 (不同学者认为它分别接近山茶科、猕猴桃科、大风子科和山柳科或金缕梅科 (Hamamelidaceae)), 应对其地理分布、染色体数目和花粉等进行深入地系统性研究; 他们从孢粉学的角度, 讨论了属下组的划分, 为科下系统和科的系统位置研究提供了有价值的依据。金巧军和韦仲新 (2002) 对旌节花科与省沽油科花粉形态进行比较, 为研究两科之间的系统关系提供了证据。韦仲新等 (2002) 以旌节花科为研究对象, 对相关的 6 个科 (第伦桃科、猕猴桃科、水冬哥科 (Saurauiceae)、金莲木科 (Ochnaceae)、省沽油科和山茶科) 共 19 属 37 种花粉形态进行了观察比较, 探讨了各科之间的关系。

韦仲新等 (2002) 根据西域旌节花 (*Stachyurus himalaicus* Hook. f. et Thoms) 雌雄配

子体的形成和发育过程以及已有的胚胎学资料,对这 7 个被认为是“近缘”类群科的主要胚胎学特征进行比较,发现它们之间在花药药壁结构和发育、成熟花粉细胞数目、胚珠类型和结构以及胚囊类型等方面具有一定的相似性。APG (1998) 系统中,这 7 个科的系统关系发生了很大的变化,旌节花科和省沽油科一起归到了 *Rosids* 支上,而大风子科和堇菜科则属于 *Eurosids* I 支的金虎尾目 (Malpighiales); 猕猴桃科、山茶科和山柳科归入了 *Assterids* 支的杜鹃花目。在 APGII (2003) 系统中,大风子科则主体并入杨柳科,部分并入 *Achariaceae*。因而,这 7 个科的系统关系十分复杂,需要进一步的研究。

本文选取了堇菜科 3 属 3 种(其中这 3 个种分别代表了模式亚科堇菜亚科 (*Viololoideae*) 下的两个族即三角车族 (*Rinorea*) 和堇菜族 (*Violeae*) 的 3 个属:鼠鞭草属 (*Hybanthus* Jacq.) 三角车属 (*Rinorea* Aubl.) 和堇菜属,以及山柳科山柳属 5 种的花粉进行研究,拟在我们先前对山茶科、旌节花科、省沽油科和大风子科的花粉研究和已知的相关类群花粉形态资料的基础上,结合韦仲新等 (2002) 在胚胎学方面的研究结果,进一步探讨这 7 个科的系统关系。

1 材料和方法

研究的花粉材料主要来自中国科学院昆明植物研究所标本馆 (KUN) 的蜡叶标本和昆明植物园种植的部分活植物 (表 1)。

花粉的处理方法按 Erdtman (1960) 的醋酸酐分解法。40 倍光学显微镜下观察花粉粒大小,测量时按每种测 20 粒。将处理后的花粉 (用 95% 的酒精保存) 置于贴有双面胶的样品台上,真空喷镀铂金后在 KYKY-1000B 型的扫描电子显微镜下观察、记录并拍照。

文中所用孢粉学术语采用 Erdtman (1952) 和 Punt 等 (1994) 的描述。

表 1 材料来源

Table 1 The source of materials

科名	种名	采集地	采集人	采集号
Family	Species	Locality	Collector	Number
山柳科 <i>Clethraceae</i>	<i>Clethra acuminata</i> Michaux	Big South Fork Natural Preserve	F. Fusiak and L. Lyle	82-39
	江南山柳 <i>C. cavaleriei</i> Lévl.	湖南宜章莽山, 大圩坑东侧 2.5 km	刘林翰	010412
	滇西山柳 (原变种)	云南怒江片马至片马丫口	武素功	8370
	<i>C. delavayi</i> Franch var. <i>delavayi</i>			
	南岭山柳 <i>C. esquirolii</i> Lévl.	广西大苗山景三防区罗纲乡万九山 鱼龙牛棚界	陈少卿	14560
堇菜科 <i>Violaceae</i>	史密斯山柳 <i>C. smithiana</i> Fang	云南西畴柏林乡坡脚	胡月英和文绍康	580775
	鼠鞭草 <i>Hybanthus enneaspermus</i>	海南	S. K. Lau	27114
	(L.) F. Muell.			
堇菜科 <i>Violaceae</i>	雷诺木 <i>Rinorea bengalensis</i>	海南崖县力村	侯宽昭	70553
	(Wall.) O. Ktze.			
	三色堇 <i>Viola tricolor</i> L.	昆明植物园	陆露	2004-03

2 结果

山柳科山柳属 5 种和堇菜科 3 属 3 种的花粉主要形态特征见表 2。

山柳科 (*Clethraceae*)

花粉球形或近球形, 极面观三裂圆形, 小到中型粒, 大小为 $17.5 \sim 32 \times 15 \sim 29.5 \mu\text{m}$; 三孔沟或三拟孔沟, 沟狭长, 一般较宽, 内孔圆形、方形或椭圆形, 有明显沟桥, 沟膜粗

糙,有瘤状突起;花粉外壁多为近光滑,局部微有小皱波块突起或浅穴。

Clethra acuminata Michaux 图 1:1~2

花粉近球形,极面观三裂圆形,小型粒,大小为(18.2~25.8) 21.6 ×(15.7~24.3) 19.3 μm;三拟孔沟,沟狭长,沟缘明显,沟桥突出,沟膜粗糙;外壁近光滑,极面较光滑,沟间区较粗糙有时为皱波状纹饰。

江南山柳 *C. cavaleriei* Lévl. 图 1:3~4

花粉近球形,极面观三裂圆形,中型粒,大小为(22.8~32) 26.4 ×(21.3~28) 24.7 μm;三孔沟,沟长而较宽,两端渐尖,沟膜粗糙,内孔圆而明显,沟桥十分突出;外壁表面近光滑,具浅穴状纹饰,穴的分布很稀疏。

滇西山柳(原变种) *C. delavayi* Franch var. *delavayi* 图 1:5

花粉球形,极面观三裂圆形,中型粒,大小为(21.8~29) 24.9 ×(22.3~29.5) 25.8 μm;三孔沟,沟长且宽,沟膜很粗糙,有瘤突,内孔圆,沟桥突出;外壁局部区域有轻微皱波状突起。

南岭山柳 *C. esquirolii* Lévl. 图 1:6~7

花粉球形,有时近扁球形,极面观三裂圆形,中型粒,大小为(18.8~25) 21.1 ×(15~24.5) 21.3 μm;三孔沟,沟狭长,内孔横长,沟膜粗糙,沟桥突出;外壁较粗糙,具浅穴状纹饰。

史密斯山柳 *C. smithiana* Fang 图 1:8~9

花粉近球形,极面观三裂圆形,小型粒,大小为(17.5~23.8) 19.7 ×(17.5~23) 19.8 μm;三孔沟,沟长较宽,内孔横长,沟膜粗糙颗粒状突起,沟桥明显;外壁近光滑,局部有小皱块状突起。

堇菜科 (Violaceae)

花粉扁球形、近球形、近长球形或长球形,极面观三裂圆形,多中型粒,大小为29.5~37.3 × 20~42.5 μm;多为三孔沟,或四孔沟(见三色堇),六孔沟,沟狭长,两端渐尖,沟膜粗糙;外壁一般为细颗粒状纹饰。

鼠鞭草 *Hybanthus enneaspermus* (L.) F. Muell. 图 1:10

花粉近球形,极面观三裂圆形,中型粒,大小为(29.5~38.8) 33.6 ×(20~33) 24.8 μm;三孔沟,沟狭长,两端尖,有明显沟桥,沟膜上有瘤状突起;外壁较粗糙,具不明显的细颗粒状纹饰。

雷诺木 *Rinorea bengalensis* (Wall.) O. Ktze. 图 1:11

花粉扁球形或近球形,极面观三裂圆形,中型粒,大小为(32.5~42.5) 38.1 ×(30~42.5) 35.7 μm;三孔沟,沟狭长,两端尖,沟膜粗糙;外壁细颗粒纹饰。

三色堇 *Viola tricolor* L. 图 1:12

花粉长球形,极面观四裂圆形,中型粒,大小为(33.3~50) 41.9 ×(21.3~37.5) 28.9 μm;四孔沟,沟很长几乎达两极,内孔圆形;外壁具不明显的细颗粒状纹饰。

孙坤等(1994)认为三色堇等属于美丽堇菜亚属植物的花粉,较大型,具四至六孔沟;而堇菜属其它种类的花粉均为三孔沟,长球形至球形的中等大小,在光镜下它们的花粉形态基本相同。

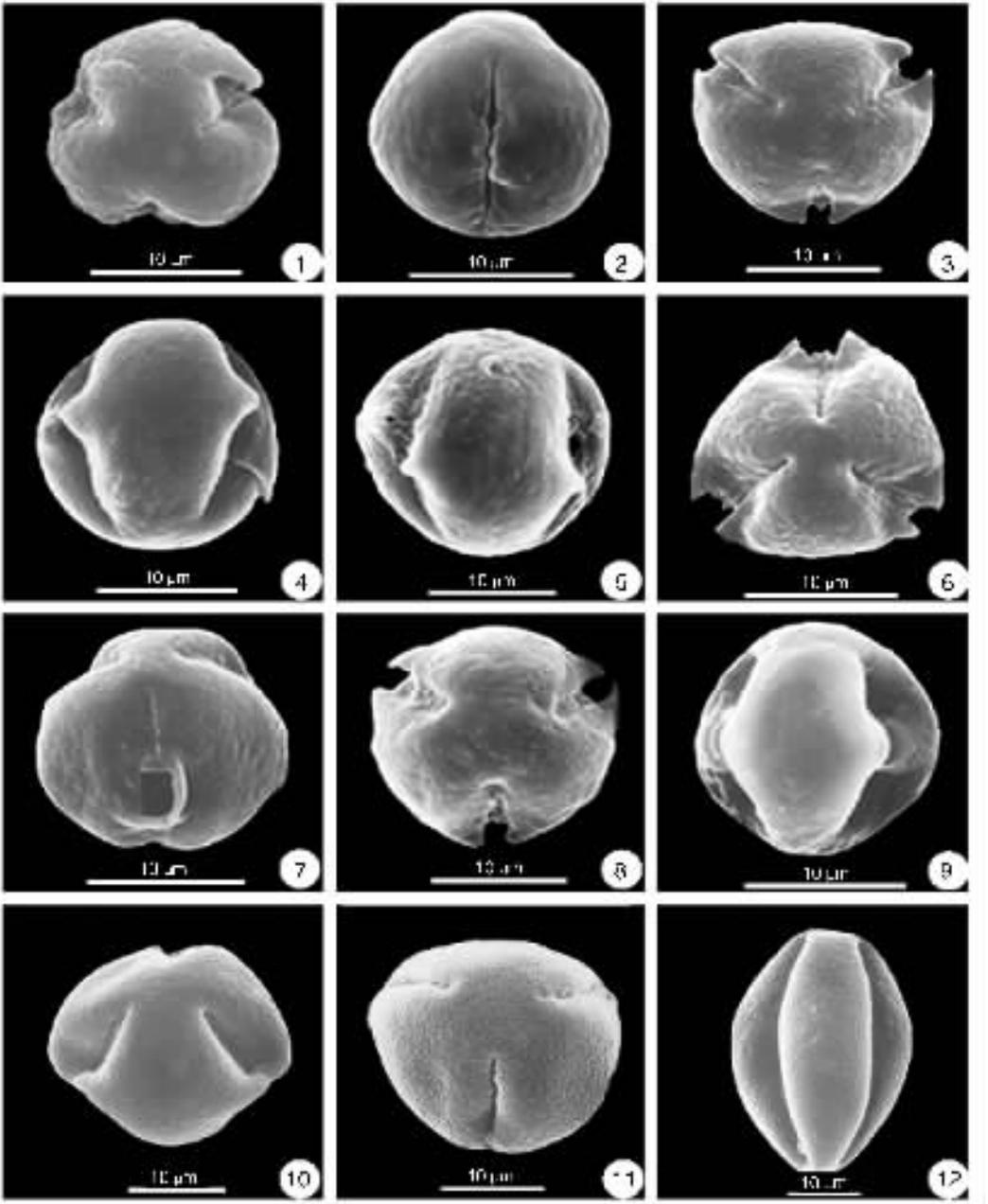


图 1 1~2. *Clethra acuminata* 1. 极面观；2. 赤道面观. 3~4. 江南山柳 3. 极面观；4. 赤道面观. 5. 滇西山柳（原变种）赤道面观. 6~7. 南岭山柳 6. 极面观；7. 赤道面观. 8~9. 史密斯山柳 8. 极面观；9. 赤道面观.

10. 鼠鞭草 赤道面观. 11. 雷诺木 极面观. 12. 三色堇 赤道面观. 1-12. 所有图标尺为 10 μm

Fig. 1 1-2. *Clethra acuminata* 1. polar view; 2. equatorial view. 3-4. *C. cavaleriei* 3. polar view; 4. equatorial view.

5. *C. delavayi* var. *delavayi* equatorial view. 6-7. *C. esquirolii* 6. polar view; 7. equatorial view. 8-9. *C. smithiana*

8. polar view; 9. equatorial view. 10. *Hybanthus enneaspermus* equatorial view. 11. *Rinorea bengalensis* polar view.

12. *Viola tricolor* equatorial view. All bars : 10 μm

表 2 山柳科和堇菜科 8 个种花粉形态特征
Table 2 Characters of pollen morphology of eight species in the families Clethraceae and Violaceae

科名 Family	种名 Species	形状 Shape	萌发孔 Aperture	极轴 P (μm)	赤道轴 E (μm)	P/E	外壁纹饰 Exine sculpture	图 Figure
山柳科	<i>Clethra acuminata</i> Michaux	近球形	三拟孔沟	21.6 (18.2-25.8)	19.3 (15.7-24.3)	1.12	粗糙近光滑	1-2
	江南山柳 <i>C. cavaleriei</i> Lévl.	近球形	三孔沟	26.4 (22.8-32)	24.7 (21.3-28)	1.07	浅穴状	3-4
	滇西山柳 (原变种)	球形	三孔沟	24.9 (21.8-29)	25.8 (22.3-29.5)	0.97	微皱波状	5
Clethraceae	<i>C. delavayi</i> Franch var. <i>delavayi</i>	近球形至近扁球形	三孔沟	21.1 (18.8-25)	21.3 (15-24.5)	0.99	浅穴状	6-7
	南岭山柳 <i>C. esquirolii</i> Lévl.	近球形	三孔沟	19.7 (17.5-23.8)	19.8 (17.5-23)	0.99	粗糙近光滑	8-9
	史密斯坦山柳 <i>C. smithiana</i> Fang	近扁球形	三孔沟	24.8 (20-33)	33.6 (29.5-38.8)	0.73	模糊细颗粒状	10
堇菜科	鼠鞭草 <i>Hybanthus enneaspermus</i> (L.) F. Muell.	近扁球形至近球形	三孔沟	38.1 (32.5-42.5)	35.7 (30-42.5)	1.07	细颗粒状	11
	雷诺木 <i>Rinorea bengalensis</i> (Wall.) O. Ktze.	近长球形至长球形	四孔沟	41.9 (33.3-50)	28.9 (21.3-37.5)	1.45	模糊细颗粒状	12
Violaceae	三色堇 <i>Viola tricolor</i> L.							

表 3 7 个科花粉形态特征比较

Table 3 Comparisons of pollen morphology of seven families

花粉 Pollen	猕猴桃科 Actinidiaceae	旌节花科 Stachyuraceae	山茶科 Theaceae	山柳科 Clethraceae	大风子科 Flacourtiaceae	堇菜科 Violaceae	省沽油科 Staphyleaceae
花粉类型 Pollen type	单粒存在	单粒存在	单粒存在	单粒存在	单粒存在	单粒存在	单粒存在
花粉形状 Pollen shape	近球形至长球形	近球形, 少为长球形	多为扁球形, 近扁球形或近球形, 少为长球形	球形、近球形	球形、近球形、近长球形	扁球形、近球形、近长球形和长球形	近球形、近长球形
大小 Pollen size	小到中型粒	多为中型粒	小到较大型粒	小到中型粒	小到中型粒	多中型粒	小到中型粒
萌发孔 Type of aperture	三孔沟或三拟孔沟, 沟狭长, 两端尖	三孔沟或三拟孔沟, 沟狭长, 一般中间宽	三孔沟或三拟孔沟, 沟长	三孔沟或三拟孔沟, 沟狭长, 一般较宽	三孔沟或三拟孔沟, 沟狭长, 一般两端渐尖	三孔沟, 或四至六孔沟, 沟狭长, 两端渐尖	三孔沟或三沟, 沟长而较宽
极面观 Polar view	三裂圆形	三裂圆形	三裂圆形, 也有三裂圆三角形	三裂圆形	三裂圆形	多为三裂圆形	三裂圆形
内孔 Endoaperture	圆形或椭圆形	圆形或椭圆形	多为圆形	圆形、方形或椭圆形	圆形、椭圆形或横长	多为圆形	较圆
沟桥 Ektexine bridge	明显	明显	有的有沟桥	明显	部分种有沟桥	有的属有沟桥	少有
沟膜 Colpalmembrane	粗糙, 有颗粒状突起	粗糙, 有颗粒状突起	大多粗糙	沟膜粗糙, 有瘤状突起	较粗糙, 颗粒状突起	粗糙	具细颗粒
外壁纹饰 Sculpture	多为粗糙细颗粒状、皱波状、皱穴状	穴状, 小穴的大, 形状, 分布因种而异	皱波状、穴网状、网状、复网状、疣状、刺状、少数为光滑	多为近光滑, 局部微有小皱波块突起或浅穴	穴状、穿孔状、网状、近光滑, 大多数为网状纹饰, 近沟缘处较光滑	细颗粒状	穴网状、细网状、网状, 一般在极区而为穴状, 穴小浅, 沟间区为网状, 网眼圆形或不规则形

3 讨论

根据本文所观察的山柳科 5 个种和堇菜科 3 个种, 以及已有报道的第伦桃亚纲 4 个科和省沽油科的孢粉学资料 (韦仲新, 1997, 2003; 韦仲新等, 1992; 金巧军和韦仲新, 2002; 陆露和王红, 2004) (详见附录), 共 7 个科 26 属 44 种综合进行比较 (表 3), 发现它们的花粉形态特征具有一定的相似性, 如花粉均以单粒形式存在; 大小变化不大, 多在小型至中型粒之间; 形状一般为扁球形、近球形和近长球形; 有“沟桥”, 内孔多圆形和椭圆形, 少有方形, 沟膜多粗糙, 极面观一般为三裂圆形。但各科和科下种间的萌发孔类型和外壁纹饰上有一定差异 (表 3)。

这些花粉的萌发孔主要有 4 种类型, 即: 三孔沟、三拟孔沟、三沟和四至六孔沟。

属于三孔沟类型的有猕猴桃科猕猴桃属的漓江猕猴桃 (*Actinidia lijiangensis* C. F. Liang) 和中华猕猴桃 (*A. chinensis* Planch.), 藤山柳属的猕猴桃叶藤山柳 (*Clematoclethra actinidioides* Maxim.)。旌节花科除云南旌节花 (*Stachyurus yunnanensis* Franch.) 外的 7 个种; 山茶科黄瑞木属的尖叶黄瑞木 (*Adinandra bockiana* Pritz. ex Diels var. *acutifolia*), 茶梨属的茶梨 (*Anneslea fragrans* Wall.), 圆仔荷属的圆仔荷 (*Apterosperma obovate* H. T. Chang), 山茶属的厚短蕊茶 (*Camellia pachysandra* Hu) 和茶 (*C. sinensis* (L.) O. Ktze), 大头茶属的黄药大头茶 (*Gordonia chrysantra* Korthals), 折柄茶属的折柄茶 (*Hartia sinensis* Dunn), 核果茶属的长核果茶 (*Pyrenaria oblongicarpa* Chang); 山柳科除 *Clethra acuminata* 外的 4 个种; 大风子科除大叶龙角 (*Hydnocarpus annamensis* (Gagnep.) Lescot et Sleumer) 和毛叶山桐子 (*Idesia polycarpa* Maxim. var. *vestita* Diels) 外的 5 个种; 堇菜科的鼠鞭草及三角车; 省沽油科除银鹊树 (*Tapiscia sinensis* Oliv.) 外的 4 种。44 种中有 33 种的花粉均为 3 孔沟, 可见具三孔沟的花粉普遍存在于这些科中。

这些科中有部分种在电镜下内孔不明显, 但光镜下仍可见其内层中断, 这种萌发孔为三拟孔沟。见于猕猴桃科藤山柳属, 旌节花科中云南旌节花; 山茶科柃属米碎花 (*Eurya chinensis* R. Br.) 和毛果柃 (*E. trichocarpa* Korthals), 木荷属的竹叶木荷 (*Schima bambusifolia* Hu), 石笔木属的粗毛石笔木 (*Tutcheria hirta* (Hand.-Mazz.) Li.); 山柳科中 *Clethra acuminata*, 花粉较特化; 而大风子科中大叶龙角的萌发孔类型与 Schaeffer (1972) 报道的相同, 也明显为三拟孔沟, 毛叶山桐子 (*Idesia polycarpa* Maxim. var. *vestita* Diels) 比较特殊, 同一花粉粒上并存孔沟和拟孔沟, 可能是两种萌发孔的过渡类型。

省沽油科的银鹊树为三沟; 堇菜科三色堇为四至六孔沟 (本文仅见四孔沟)。

研究的 44 个种花粉外壁纹饰类型多种多样, 可以分为 9 类: 细颗粒状、穴状、皱波状、细网状、粗网状、穴网状、复网状 (即网内有网, 由粗网脊组成的大网内有若干细网, 细网脊很窄, 网眼小)、近光滑 (微粗糙) 和穿孔状。

外壁纹饰对划分科 (属) 具有一定意义。在猕猴桃科、旌节花科、山柳科、堇菜科和省沽油科中, 外壁纹饰类型相对较为单一, 特别在旌节花科中均为穴状纹饰; 猕猴桃科以细颗粒状为主 (猕猴桃属在极面为皱波状); 山柳科的外壁近光滑; 省沽油科多为穴网状和细网状, 有的种如嵩明省沽油 (*Staphylea forrestii* Balf. f.), 外壁同时具有这两种纹饰。堇菜科主要是模糊的细颗粒状。而山茶科和大风子科下属间关系较复杂, 外壁纹饰类型也多样, 山茶科有细穴状、穴状、皱波状、细网状、网状和复网状; 大风子科以网网状 (细

网状,粗网状和穴网状)为主,也有穿孔状和穴状,这两个科中属下种间花粉纹饰基本一致,因而在属的水平上,外壁纹饰也可作为一定的划分依据。

由于这7个科在胚胎特征上具有较大的相似性,认为它们具有较为密切的关系。在 Takhtajan、Cronquist 和 Young 系统中,它们的系统位置相对稳定,而通过分子系统学研究,在 APG (1998) 系统中各科关系发生了一定的改变,系统位置有一定的争议。

在第伦桃亚纲中猕猴桃科、山茶科、旌节花科、山柳科、大风子科和堇菜科中一些种的花粉孔沟上具有“沟桥”现象,即:内孔的两侧外壁外层向外延伸突起,在内孔上方形成几乎相连或不相连的“桥”(这种现象还普遍存在于壳斗科(Fagaceae)、蔷薇科(Rosaceae)和大戟科(Euphorbiaceae)的花粉中),特别是在猕猴桃科、山茶科、旌节花科和山柳科中最明显。张芝玉(1987)根据孢粉学、结合胚胎学、形态学和植物化学等资料,分析了猕猴桃科、山茶科和山柳科3个科的系统关系,指出猕猴桃科、山茶科和山柳科关系密切,推测猕猴桃科可能是由山茶科这个枝干上衍生出来的一个分支,并通过该分支将山茶目与杜鹃花目相连。作者认为这3个科沟桥较相似,同时各科中也有些种的花粉为三拟孔沟,形状大多为球形和长球形,只是在外壁纹饰上有所差异,所以从孢粉学上看,APG (1998) 系统将这3个科归入一目——杜鹃花目以及八纲系统(吴征镒等,2002)中,将猕猴桃科和山柳科归入石南亚纲是较为合理的。

从胚胎学和分子系统学角度看,旌节花科相对于猕猴桃科、山茶科和山柳科,其更近于省沽油科。旌节花科和省沽油科的珠被皆为双珠被,珠孔形成是内外珠被,无珠被绒毡层,厚珠心,有珠心冠等。从花粉形态上看,旌节花科花粉明显具有沟桥,特别是云南旌节花花粉基本结构较相似于山茶科的柃属、山柳科的 *Clethra acuminata* 和猕猴桃科的藤山柳(韦仲新等,2002);而省沽油科与旌节花科的外壁纹饰略有不同,因而旌节花科似乎更近于猕猴桃科、山茶科和山柳科,从而支持 Young 系统。大风子科和堇菜科在胚胎学主要特征上十分相似,但由于大风子科花粉形态多样,与堇菜科花粉也有一定差别,很难体现出两者在 APG (1998) 系统中那样处于同一目——金虎尾目的近缘关系,这2个科一些种具沟桥和部分相同的外壁纹饰特征多少也可能与旌节花科有一定的联系。

APGII (2003) 强调了大风子科主体并入杨柳科,而部分归入最近发表的一个新科——Achariaceae。认为杨柳科广泛的扩展并包含了一类具有柳叶状齿,含辅致癌物,花的萼片和花瓣数目相同(如果都存在)的大风子科的类群。韦仲新(2003)观察了大风子科大叶龙角和杨柳科的云南柳(*Salix cavaleriei* Lévl.)和垂柳(*S. babylonica* L.)的花粉,结合 Schaeffer (1972) 和 Keating (1973) 等的孢粉学资料,发现大风子科大风子属(*Hydnocarpus* Gaertn.) 山桐子属(*Idesia* Maxim. nom. conserv.) 和杨柳科柳属(*Salix* L.) 花粉形态特征除大小外(大风子属的花粉多为中型粒,山桐子属和柳属多为小型粒)极其相似,花粉均为长球形,极面观为三裂圆形,为三拟孔沟,沟细长,外壁为网纹状(粗网状)纹饰。此外,3个属之间也有一些共同的外部形态特征如单叶互生,花单性,雌雄异株,侧膜胎座,胚珠多数。因此,这3个属可能是联系大风子科和杨柳科的一条纽带;从孢粉学方面也为大风子科部分归入杨柳科提供了依据。

致谢 作者感谢樊熙楷先生协助拍摄电镜照片;感谢中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)提供的方便。

附录 本文所采用的已有的花粉形态报道及相关文献引证

科	种	引证文献
猕猴桃科	漓江猕猴桃 <i>Actinidia lijiangensis</i> C. F. Liang	韦仲新, 2003
	中华猕猴桃 <i>A. chinensis</i> Planch	
	猕猴桃叶藤山柳 <i>Clematoclethra actinidioides</i> Maxim.	
	藤山柳 <i>C. lasioclada</i> Maxim.	
旌节花科	中国旌节花 <i>Stachyurus chinensis</i> Franch.	金巧军和韦仲新, 2002
	滇缅旌节花 <i>S. cordatulus</i> Merr.	
	西域旌节花 <i>S. himalaicus</i> Hook. F. & Thoms	
	矩圆叶旌节花 <i>S. oblongifolius</i> Wang et Tang	
	倒卵叶旌节花 <i>S. obovatus</i> (Rehd.) Li	
	凹叶旌节花 <i>S. retusus</i> Yang	
	柳叶旌节花 <i>S. salicifolius</i> Franch.	
云南旌节花 <i>S. yunnanensis</i> Franch.		
山茶科	尖叶川黄瑞木 <i>Adinandra bockiana</i> Pritz. ex Diels var. <i>acutifolia</i> (Hand.-Mazz.) Kobuski	韦仲新, 1997
	茶梨 <i>Anneslea fragrans</i> Wall.	
	圆仔荷 <i>Apterosperma oblata</i> H. T. Chang	
	短厚蕊茶 <i>Camellia pachyandra</i> Hu	
	茶 <i>C. sinensis</i> (L.) O. Ktze	
	米碎花 <i>Eurya chinensis</i> R. Br.	
	毛果柃 <i>E. trichocarpa</i> Korthals	
	黄药大头茶 <i>Gordonia chrysantra</i> Cowan	
	折柄茶 <i>Hartia sinensis</i> Dunn	
	长核果茶 <i>Pyrenaria oblongicarpa</i> Chang	
	竹叶木荷 <i>Schima bambusifolia</i> Hu	
粗毛石笔木 <i>Tutcheria hirta</i> (Hand.-Mazz.) Li		
大风子科	大叶龙角 <i>Hydnocarpus annamensis</i> (Gagnep.) Lescot et Sleumer	陆露和王红, 2004
	毛叶山桐子 <i>Idesia polycarpa</i> Maxim. var. <i>vestita</i> Diels	
	<i>Lunania mexicana</i> Brandeg	
	山拐枣 <i>Poliathyrsis sinensis</i> Oliv.	
	广东薊柃 <i>Scolopia saeva</i> Hance	
省沽油科	<i>Xylosma intermedium</i> (Tr. & Planch.) Griseb et R. L Wilbur	金巧军和韦仲新, 2002
	毛枝柞木 <i>X. racemosa</i> Miq. var. <i>glancescens</i> Franch.	
	省沽油 <i>Staphylea bumalda</i> DC.	
	嵩明省沽油 <i>S. forrestii</i> Balf. f.	
	银鹊树 <i>Tapiscia sinensis</i> Oliv.	
杨柳科	硬毛山香圆 <i>Turpinia affinis</i> Merr. & Perry	韦仲新, 2003
	大果山香圆 <i>T. pomifera</i> (Roxb.) DC.	
	云南柳 <i>Salix cavalieriei</i> Lévl.	
	垂柳 <i>S. babylonica</i> L.	

〔参 考 文 献〕

- 韦仲新, 2003. 种子植物花粉电镜图志 [M]. 昆明: 云南科技出版社
- 吴征镒, 路安民, 汤彦承等, 2003. 中国被子植物科属综论 [M]. 北京: 科学出版社, 592
- 侯宽昭, 1998. 中国种子植物科属词典 (修订版) [M]. 北京: 科学出版社
- APG (Angiosperm Phylogeny Group), 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants [J]. *Ann Mo Bot Gard*, **85**: 539—541
- APGII (Angiosperm Phylogeny Group), 2003. An update of the angiosperm phylogeny group classification for orders and families of flowering plants: APGII [J]. *Bot J Linn Soc*, **141**: 407

- Bedell HG, Reveal JL, 1982. Amended outlines and indices for six recently published systems of angiosperm classification (Young Systems) [J]. *Phytologia*, **51**: 65—156
- Cronquist A, 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants [M]. New York: Columbia University Press
- Dickison WC, Nowicke JW, Skvarla JJ, 1982. Pollen morphology of the Dilleniaceae and Actinidiaceae [J]. *Amer J Bot*, **69** (7): 1055—1073
- Erdtman G, 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms [M]. Almqvist & Wiksell, Stockholm
- Erdtman G, 1960. The acetolysis technique: a revised description [J]. *Svensk Botanisk Tidskr*, **54**: 561—564
- Jin QJ (金巧军), Wei ZX (韦仲新), 2002. Studies on pollen morphology of Stachyuraceae and Staphyleaceae [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **24** (1): 57—63
- Keating RC, 1973. Pollen morphology and relationships of Flacourtiaceae [J]. *Ann Mo Bot Gard*, **60**: 273—305
- Keating RC, 1975. Trends of specialization in pollen of Flacourtiaceae with comparative observations of Cochlospermaceae and Bixaceae [J]. *Grana*, **15** (1—3): 29—49
- Li LF (李连方), Yin ZT (尹祖棠), 2000. Studies of ultrastructural diversity on pollen and leaf eodermis of the genus *Viola* L. [J]. *J Chin Agric Univ* (中国农业大学学报), **5** (3): 6—12
- Lu L (陆露), Wang H (王红), 2004. Pollen morphology of thirteen species of the Flacourtiaceae [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **26** (1): 73—82
- Mabberley DJ, 1997. The Plant-Book (second edition) [M]. Cambridge: Cambridge University Press
- Miyoshi N, Yamamoto R, 1984. Pollen morphology by means of scanning electromicroscope, 8. *Violales* (Angiospermae) [J]. *Jap J Palyn*, **30**: 37—41
- Punt W, Blackmore S, Nilsson S, et al, 1994. Glossary of pollen and spore terminology [M]. LPP Contrib. Ser. 1, LPP Found, Utrecht
- Schaeffer A, 1972. Pollen morphology of the genus *Hydnocarpus* (Flacourtiaceae) with some notes on related genera [J]. *Blumea*, **20**: 65—87
- Sun K (孙坤), Wang Y (王漪), Wong XD (王晓东), et al, 1994. Pollen morphology of the genus *Viola* in China [J]. *Bull Bot Res* (植物研究), **14** (1): 81—86
- Takhtajan A, 1997. Diversity and classification of flowering plants [M]. New York: Columbia University Press
- Tang YC (汤彦承), Cao YL (曹亚玲), Xi YZ (席以珍), et al, 1983. Systematic studies on Chinese Stachyuraceae: 1. Phyto-geographical, cytological, palynological [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **21** (3): 236—253
- Till-Bottraud I, Vincent M, Dajoz I, et al, 1999. Pollen aperture heteromorphism. Variation in pollen-type proportions along altitudinal transects in *Viola calcarata*: Hétéromorphisme pollinique. Variation des proportions des types polliniques le long de transects altitudinaux chez *Viola calcarata* [J]. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*, **322** (7): 579—589
- Wei ZX (韦仲新), Zavada MS, Ming TL (闵天禄), 1992. Pollen morphology of *Camellia* (Theaceae) and its taxonomic significance [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **14** (3): 275—282
- Wei ZX (韦仲新), 1997. Pollen ultrastructure of Theaceae and its systematic significance [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **19** (2): 143—153
- Wei ZX (韦仲新), Jin QJ (金巧军), Wang H (王红), et al, 2002. Pollen morphology of Stachyuraceae and related taxa [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **24** (4): 483—496
- Wei ZX (韦仲新), Jin QJ (金巧军), Yang SX (杨世雄), et al, 2002. The development of male and female gametophytes of *Stachyurus himalaicus* and its systematic enlightenment [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **24** (6): 733—742
- Wu ZY (吴征镒), Lu AM (路安民), Tang YC (汤彦承), et al, 2002. Synopsis of a new “Polyphyletic-Polychronic-Polytopic” system of the angiosperms [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **40** (4): 289—322
- Zhang XP, Anderberg AA, 2002. Pollen morphology in the ericoid clade of the order Ericales, with special emphasis on Cyrillaceae [J]. *Grana*, **41**: 201—215
- Zhang ZY (张芝玉), 1987. A study on the pollen morphology of Actinidiaceae and its systematic position [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **25** (1): 9—23