

# 伞形科棱子芹属花粉形态特征及其演化意义

张勇<sup>1,3</sup>, 刘启新<sup>1,①</sup>, 王利松<sup>2,①</sup>, 舒璞<sup>1</sup>, 宋春风<sup>1</sup>

[1. 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;

2. 中国科学院植物研究所 系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093; 3. 南京出入境检验检疫局, 江苏 南京 211106]

**摘要:** 采用光学显微镜及扫描电子显微镜观察了国产棱子芹属 (*Pleurospermum* Hoffm.) 13 个种类的花粉形态特征。结果显示: 供试 13 个种类的花粉粒可分为近菱形、近圆形、椭圆形、近长方形和超长长方形 5 种类型。极轴长度 (P) 17.1~27.1  $\mu\text{m}$ , 多为 20~25  $\mu\text{m}$ ; 赤道轴长度 (E) 12.5~19.3  $\mu\text{m}$ , 多为 13.6~18.6  $\mu\text{m}$ ; P/E 值为 1.2~2.0, 多为 1.2~1.5。极面观通常为三角形或近卵状三角形, 少数种类为近圆形, 仅 1 种 (太白棱子芹 *P. giraldii* Diels) 为三裂圆形; 赤道面观多为近菱形、近圆形或椭圆形, 少数种类为近长方形, 仅 1 种 (太白棱子芹) 为超长长方形。萌发孔为三沟孔, 大多数种类为角萌发孔, 仅云南棱子芹 (*P. yunnanense* Franch.) 和太白棱子芹为边萌发孔; 沟长达两极或几达两极。赤道区的纹饰密集且多样, 大体可分为短皱脑纹、颗粒状纹和细网纹 3 类, 其中仅岩生棱子芹 [*P. rupestre* (Popov) K. T. Fu et Y. C. Ho] 具细网纹; 极区纹饰与赤道区常不一致, 多为穴状网纹或纹饰不清晰。依据观察结果, 讨论了棱子芹属在伞形科中的演化地位以及属内各种类间的演化关系, 并结合宏观形态特征及果实解剖特征探讨了棱子芹 (*P. camtschaticum* Hoffm.)、太白棱子芹和矮棱子芹 (*P. nanum* Franch.) 的分类问题。

**关键词:** 伞形科; 棱子芹属; 花粉类型; 微形态特征; 演化意义

中图分类号: Q944.42; Q949.763.309 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2013)04-0029-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2013.04.04

**Pollen morphological characteristics of *Pleurospermum* Hoffm. (Apiaceae) and its evolution significance** ZHANG Yong<sup>1,3</sup>, LIU Qixin<sup>1,①</sup>, WANG Lisong<sup>2,①</sup>, SHU Pu<sup>1</sup>, SONG Chunfeng<sup>1</sup> (1. Institute of Botany, Jiangsu Province and the Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China; 2. State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 3. Nanjing Entry-exit Inspection and Quarantine Bureau, Nanjing 211106, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2013, 22(4): 29-37

**Abstract:** Pollen morphological characteristics of thirteen species in *Pleurospermum* Hoffm. (Apiaceae) from China were observed by LM and SEM. The results show that pollen of thirteen species are divided into five types including subrhomboidal, subcircular, ellipse, subrectangular and super-rectangular shapes. The polar axis length (P) is 17.1-27.1  $\mu\text{m}$  with the most of 20-25  $\mu\text{m}$ , equatorial axis length (E) is 12.5-19.3  $\mu\text{m}$  with the most of 13.6-18.6  $\mu\text{m}$ , and P/E value is 1.2-2.0 with the most of 1.2-1.5. Shape of polar view is usually triangular and subovate triangular, a few is subcircular, and only one species (*P. giraldii* Diels) is trioblate circular. Shape of equatorial view is usually subrhomboidal, subcircular or ellipse, a few is subrectangular and only one species (*P. giraldii*) is super-rectangular. Aperture type is the tricolporate, that of the most species is goniotreme, while that of *P. yunnanense* Franch. and *P. giraldii* is pleurotreme. Their colporus is longer and reaches to two polar regions or nearly extends to two polar regions. Exine ornamentation of equatorial region is dense and diversified forms, and may be divided into three types of brevistriate crisped cerebroid, granulate and finely reticulate, in which, that of only *P. rupestre* (Popov) K. T. Fu et Y. C. Ho possesses finely reticulate. Exine ornamentation of polar region differs from that of equatorial region, which are pitted

收稿日期: 2013-06-15

基金项目: 系统与进化植物学国家重点实验室开放课题 (LSEB2012-07); 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KSCX2-YW-Z-0920); 国家自然科学基金资助项目 (30370102)

作者简介: 张勇 (1979—), 男, 山西阳泉人, 硕士, 主要从事植物分类与动植物检疫方面的研究。

①通信作者 E-mail: naslqx@aliyun.com; lswang@ns.ibcas.ac.cn

reticulate or unclearly sculpture. According to these observation results, the evolutionary position of *Pleurospermum* Hoffm. in Apiaceae and the evolutionary relationship among thirteen species in this genus have been analyzed. And also, combined macroscopic morphological features and fruit anatomical characteristics, the classification of *P. camtschaticum* Hoffm, *P. giraldii* and *P. nanum* Franch. has been discussed.

**Key words:** Apiaceae; *Pleurospermum* Hoffm.; pollen type; micro-morphological characteristics; evolution significance

棱子芹属 (*Pleurospermum* Hoffm.) 隶属于伞形科 (Apiaceae), 全属大约有 50 种, 主要分布于北温带亚欧大陆; 除欧洲棱子芹 [*P. austriacum* (Linn.) Hoffm.] 和乌拉尔棱子芹 (*P. uralense* Hoffm.) 2 种分布在欧洲外, 包括乌拉尔棱子芹在内的其余种类均分布在亚洲。中国是棱子芹属的主产区, 有近 40 种<sup>[1-2]</sup>, 主要分布于横断山区, 少数种类分布至西北、华北、东北和华东等区域。

自棱子芹属建立以来, 属的范畴和种数一直在变动, 至今存在较大争议。1814 年 Hoffmann<sup>[2]</sup> 建立该属时, 属内只有 3 种; 此后, 1830 年 De Candolle 建立的膜苞芹属 (*Hymenolaena* DC.)<sup>[3]</sup>、1833 年 Ledebour 建立的沟籽芹属 (*Aulacospermum* Ledeb.)<sup>[4]</sup>、1835 年 Lindley 建立的藏香芹属 (*Hymenidium* Lindley)<sup>[5]</sup> 以及 1862 年 Klotzsch 等建立的轮翅芹属 (*Pterocyclus* Klotzsch)<sup>[6]</sup> 先后被全部或部分整合到棱子芹属中, 使得该属包含的种类不断增加, 属的界限不断发生变化; 有的学者 (如 Bentham<sup>[7]</sup>、Clarke<sup>[8]</sup>、Drude<sup>[9]</sup>、Hiroe<sup>[10-11]</sup>、Farille 等<sup>[12]</sup>) 先后采纳了这些分类处理, 国内学者也按此观点编写了《中国植物志》<sup>[1]</sup>, 并先后发表了 4 个新种和 3 个新组合<sup>[1,13]</sup>。但也有些学者 (如 Pimenov 等<sup>[14-17]</sup> 和 Rechinger<sup>[18]</sup>) 不同意上述观点, 主张将棱子芹属分成 5 个属为宜; Pimenov 等<sup>[15-16]</sup> 甚至提出真正的棱子芹属种类只有 2 种 (欧洲棱子芹和乌拉尔棱子芹)。由此可见, 该属存在的分类问题主要表现在与邻近属之间的界限不清和分合不定, 从而导致人们对该属的认识有广义概念和狭义概念之分, 而且对于该属究竟包括哪些种类至今仍未有统一的意见。因此, 加强该属的研究非常必要。

关于棱子芹属的研究多为经典分类的形态描述, 其他学科的研究并不多, 除 Pimenov 等<sup>[15]</sup> 采用宏观形态特征、解剖结构和染色体数等性状并利用计算机进行过全属性的表征分类外, 其他方面的研究多为涉及其中几个种类的零星报道, 如花粉形态<sup>[19-21]</sup>、化学成分<sup>[22-23]</sup>、果实解剖特征<sup>[24-25]</sup>、叶片表皮形态<sup>[21]</sup>、染色

体数<sup>[26-27]</sup>、DNA 序列<sup>[21]</sup> 等方面的研究, 而且迄今为止尚未对该属的花粉特征进行过系统研究。为此, 作者根据《中国植物志》所描述的种类, 选择棱子芹属的 13 个种类, 采用光学显微镜和扫描电子显微镜对它们的花粉形态特征进行观察及比较分析, 并探讨花粉特征在该属中的系统学意义。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

供试的棱子芹属植物共 13 个种, 其花粉均取自江苏省·中国科学院植物研究所标本馆 (NAS) 的腊叶标本, 具体种类及凭证标本的基本信息见表 1。

### 1.2 方法

采用醋酸酐分解法处理花粉并制片, 在光学显微镜下观察并测定花粉粒的极轴和赤道轴长度。每一种类测定 20 粒花粉, 计算各种类花粉粒极轴和赤道轴平均长度, 并记录其最大值和最小值。

用于扫描电子显微镜观察的花粉粒先经醋酸酐分解, 后用水清洗, 然后用不同浓度梯度的乙醇逐级脱水, 备用; 将脱水后的花粉粒置于样品铜台上, 用离子溅射镀金膜后在 AMRAY1840 型扫描电子显微镜 (美国 AMRAY 公司) 下观察花粉粒形态及表面纹饰, 同时拍照记录。花粉形态描述的术语参照文献<sup>[28]</sup> 和文献<sup>[29]</sup>。

## 2 结果和分析

### 2.1 不同种类的花粉形态特征分析

供试 13 个种类的花粉粒形态特征见表 2; 扫描电镜下花粉粒极面和赤道面的形态特征照片见图版 I 和图版 II。总体上看, 棱子芹属植物的花粉形态变异较大, 在花粉粒的形状、大小、萌发孔和外壁纹饰等方面均有明显差异。

2.1.1 花粉粒的大小 供试棱子芹属植物的花粉粒

表1 供试棱子芹属13个种类的凭证标本信息

Table 1 Information of voucher specimens of thirteen species tested in *Pleurospermum* Hoffm.

种类 Species	采集地 Locality	采集人 Collector	凭证标本号 No. of voucher
棱子芹 <i>P. camtschaticum</i> Hoffm.	内蒙古锡林郭勒 Xilinguole in Inner Mongolia	全治国	0021
鸡冠棱子芹 <i>P. cristatum</i> H. Boissieu	河南 He'nan	无采集人	22396
宝兴棱子芹 <i>P. davidii</i> Franch.	四川宝兴 Baoxing in Sichuan	宋滋圃	38589
丽江棱子芹 <i>P. foetens</i> Franch.	四川稻城 Daocheng in Sichuan	无采集人	2145
二色棱子芹 <i>P. bicolor</i> (Franch.) C. Norman ex Z. H. Pan et M. F. Watson	云南丽江 Lijiang in Yunnan	戴万生	000002
垫状棱子芹 <i>P. hedinii</i> Diels	西藏里河 Lihe in Tibet	王金亭	3764
芷叶棱子芹 <i>P. heracleifolium</i> Franch. ex H. Boissieu	云南德钦 Deqin in Yunnan	FENG K M	6173
线裂棱子芹 <i>P. linearilobum</i> W. W. Smith	云南丽江 Lijiang in Yunnan	和炳先	85-001
矮棱子芹 <i>P. nanum</i> Franch.	云南丽江 Lijiang in Yunnan	四川生物所	49
岩生棱子芹 <i>P. rupestre</i> (Popov) K. T. Fu et Y. C. Ho	新疆乌鲁木齐 Urumchi in Xinjiang	杨昌友	700478
乌拉尔棱子芹 <i>P. uralense</i> Hoffm.	内蒙古昭乌达 Zhaowuda in Inner Mongolia	无采集人	149
云南棱子芹 <i>P. yunnanense</i> Franch.	云南德钦 Deqin in Yunnan	杨竞生	8612
太白棱子芹 <i>P. giraldii</i> Diels	陕西太白山 Taibai Mountain in Shaanxi	TSOONG P C	2801

通常较小。极轴长度多为 20 ~ 25  $\mu\text{m}$ ; 极轴长度最短的为 17.1  $\mu\text{m}$  (矮棱子芹 *P. nanum* Franch.), 岩生棱子芹 [*P. rupestre* (Popov) K. T. Fu et Y. C. Ho] 花粉粒的极轴长度也较短 (18.9  $\mu\text{m}$ ), 极轴长度最长的为 27.1  $\mu\text{m}$  (丽江棱子芹 *P. foetens* Franch.)。赤道轴长多为 13.6 ~ 18.6  $\mu\text{m}$ ; 最短的为 12.5  $\mu\text{m}$  (太白棱子芹 *P. giraldii* Diels), 最长的为 19.3  $\mu\text{m}$  (芷叶棱子芹 *P. heracleifolium* Franch. ex H. Boissieu)。花粉体积大小指数多数约 17 ~ 22, 最小的为 15.6 (矮棱子芹), 最大的为 22.0 (芷叶棱子芹)。花粉粒的 P/E 值 (极轴与赤道轴长度之比) 多为 1.2 ~ 1.5, 少数达到 1.6 (丽江棱子芹和云南棱子芹 *P. yunnanense* Franch.), 最高可达 2.0 (太白棱子芹)。

2.1.2 花粉粒的形状 供试棱子芹属植物花粉粒的立体形状基本为椭圆体或近三棱状或圆柱体, 花粉粒的极轴端面圆钝, 其圆钝弧度大小略有差异 (图版 I)。极面观形状通常为三角形, 少数为近卵状三角形, 如矮棱子芹、垫状棱子芹 (*P. hedinii* Diels) 和丽江棱子芹 (图版 I - 9, 6, 4), 或近圆形 (如云南棱子芹, 图版 I - 12) 和三裂圆形 (如太白棱子芹, 图版 I - 13)。花粉粒的赤道一周大多具有明显的 3 个突起, 有时只有一侧有突起 [如二色棱子芹 *P. bicolor* (Franch.) C. Norman ex Z. H. Pan et M. F. Watson], 少数种类突起不明显 (如矮棱子芹和垫状棱子芹), 而云南棱子芹和太白棱子芹没有或几乎没有突起。赤道面观 (图版 II) 多为近菱形以及近圆形 (矮棱子芹, 图版 II - 9) 或椭圆形 (垫状棱子芹, 图版

II - 6), 而丽江棱子芹和云南棱子芹花粉粒的赤道面观为近长方形 (图版 II - 4, 12), 太白棱子芹花粉粒的赤道面观则为超长方形 (图版 II - 13)。

2.1.3 花粉粒的萌发孔类型 供试棱子芹属植物的花粉粒均为 3 孔沟类型。从极面观看 (图版 I), 萌发孔的位置有角萌发孔和边萌发孔 2 大类, 大多数种类的萌发孔为角萌发孔, 而且有的种类孔角特别突出, 如鸡冠棱子芹 (*P. cristatum* H. Boissieu)、线裂棱子芹 (*P. linearilobum* W. W. Smith) 和乌拉尔棱子芹等 (图版 I - 2, 8, 11), 只有云南棱子芹和太白棱子芹为边萌发孔 (图版 I - 12, 13)。

所有种类的孔沟均属长型或较长型, 长达极区 (如二色棱子芹和矮棱子芹, 图版 I - 5, 9), 有的达到极顶而近似合沟状 (如丽江棱子芹, 图版 I - 4), 但也有的几达极区 (如云南棱子芹和太白棱子芹, 图版 I - 12, 13)。沟的宽度可分为 2 类, 大多数种类为细沟型, 孔沟细长且比较均匀, 只有少数种类为宽沟型 (如云南棱子芹和太白棱子芹, 图版 I - 12, 13)。

2.1.4 花粉粒的表面纹饰 总体而言, 供试棱子芹属植物的花粉粒表面均有纹饰, 尤以赤道区最为明显, 并且在种间有一定变化。

赤道区的纹饰密集、突出和清晰, 并且纹饰多样 (图版 II)。大体可分为 3 类: 一是短皱脑纹, 具有脑状网纹的特点, 似拟脑纹但网纹不长、短碎、皱缩、密集且交织, 如宝兴棱子芹 (*P. davidii* Franch.) 和丽江棱子芹 (图版 II - 3, 4) 等种类; 二是颗粒状纹, 呈不规则的点状突起, 互不覆盖, 且大小和形状不一, 分布比

表 2 供试梭子芹属 13 个种类的花粉形态特征

Table 2 Pollen morphological characteristics of thirteen species tested in *Pleurospermum* Hoffm.

种类 Species	花粉粒形状 Shape of pollen grain		长度/ $\mu\text{m}^1$ Length <sup>1)</sup>		P/E <sup>2)</sup>	SI <sup>3)</sup>	萌发孔 Aperture	外壁纹饰 Exine ornamentation	
	赤道面观 Equatorial view	极面观 Polar view	极轴 Polar axis	赤道轴 Equatorial axis				极区 Polar area	赤道区 Equatorial area
梭子芹 <i>P. camtschaticum</i>	近菱形 Subrhomboidal	三角形 Triangular	18.8–23.6 (20.7)	16.5–19.9 (17.1)	1.2	18.5	角孔 Goniotreme	纹饰不清 Sculpture unclearly	颗粒状纹 Granulate
鸡冠梭子芹 <i>P. cristatum</i>	近菱形 Subrhomboidal	三角形 Triangular	19.6–25.4 (22.8)	17.1–19.4 (18.6)	1.2	20.6	角孔 Goniotreme	纹饰不清 Sculpture unclearly	颗粒状纹 Granulate
宝兴梭子芹 <i>P. davidii</i>	近菱形 Subrhomboidal	钝三角形 Obtuse triangular	22.6–26.8 (25.7)	17.4–19.0 (18.6)	1.4	21.9	角孔 Goniotreme	稀小穴网纹 Rarely small pitted reticulate	网状短皱脑纹 Reticulate brevistriate crisped cerebroid
丽江梭子芹 <i>P. foetens</i>	近长方形 Subrectangular	近圆形 Subcircular	25.3–28.8 (27.1)	16.4–19.7 (17.1)	1.6	21.5	角孔 Goniotreme	纹饰不清 Sculpture unclearly	网状短皱脑纹 Reticulate brevistriate crisped cerebroid
二色梭子芹 <i>P. bicolor</i>	近菱形 Subrhomboidal	三角形 Triangular	21.6–26.3 (24.2)	13.7–16.8 (15.7)	1.5	19.5	角孔 Goniotreme	稀小穴网纹 Rarely small pitted reticulate	网状短皱脑纹 Reticulate brevistriate crisped cerebroid
垫状梭子芹 <i>P. hedinii</i>	椭圆形 Ellipse	近卵状三角形 Subovate triangular	19.7–26.1 (24.2)	14.4–18.2 (15.7)	1.5	19.5	角孔 Goniotreme	浅网纹 Shallow reticulate	短皱脑纹 Brevistriate crisped cerebroid
芷叶梭子芹 <i>P. heracleifolium</i>	近菱形 Subrhomboidal	钝三角形 Obtuse triangular	22.7–28.4 (25.0)	17.8–19.9 (19.3)	1.3	22.0	角孔 Goniotreme	浅网纹 Shallow reticulate	颗粒状纹 Granulate
线裂梭子芹 <i>P. linearilobum</i>	近菱形 Subrhomboidal	三角形 Triangular	21.8–27.4 (25.7)	16.9–22.1 (18.6)	1.4	21.9	角孔 Goniotreme	清晰小穴 Clearly small pitted	网状短皱脑纹 Reticulate brevistriate crisped cerebroid
矮梭子芹 <i>P. nanum</i>	近圆形 Subcircular	近卵状三角形 Subovate triangular	15.5–18.6 (17.1)	12.3–16.2 (14.3)	1.2	15.6	角孔 Goniotreme	浅网纹 Shallow reticulate	网状短皱脑纹 Reticulate brevistriate crisped cerebroid
岩生梭子芹 <i>P. rupestre</i>	近圆形 Subcircular	三角形 Triangular	16.7–22.1 (18.9)	13.6–18.0 (15.7)	1.2	17.2	角孔 Goniotreme	密集针穴网纹 Densely pitted reticulate	浅细网纹状 Shallow finely reticulate
乌拉尔梭子芹 <i>P. uralense</i>	近菱形 Subrhomboidal	三角形 Triangular	19.2–24.5 (21.4)	15.2–18.4 (17.1)	1.2	19.1	角孔 Goniotreme	稀小穴网纹 Rarely small pitted reticulate	网状短皱脑纹 Reticulate brevistriate crisped cerebroid
云南梭子芹 <i>P. yunnanense</i>	近长方形 Subrectangular	近圆形 Subcircular	20.1–25.7 (21.4)	11.5–15.3 (13.6)	1.6	17.1	边孔 Pleurotreme	网状小穴 Reticulate pitted	网状短皱脑纹 Reticulate brevistriate crisped cerebroid
太白梭子芹 <i>P. giraldii</i>	超长方形 Super- rectangular	三裂圆形 Trioblate circular	22.9–27.2 (25.3)	11.8–14.4 (12.5)	2.0	17.8	边孔 Pleurotreme	近粗波纹 Nearly coarse crisped	颗粒状纹 Granulate

<sup>1)</sup> 括号中的数值分别表示极轴长度或赤道轴长度的平均值 The datums in brackets represent the average values of polar axis length or equatorial axis length, respectively.

<sup>2)</sup> P/E: 极轴长度与赤道轴长度之比 Ratio of polar axis length to equatorial axis length.

<sup>3)</sup> SI: 花粉体积大小指数“ $\sqrt{P \times E}$ ” Size index of pollen “ $\sqrt{P \times E}$ ”.

较均匀,如梭子芹(*P. camtschaticum* Hoffm.)和鸡冠梭子芹(图版 II-1, 2)等种类;三是细网纹,网纹较密且布满整个花粉表面,但纹饰浅而模糊。在供试的 13 种植物中,具有第 1 类纹饰的种类最多、具第 3 类纹饰的种类最少(仅岩生梭子芹 1 种,图版 II-10);其中第 2 类纹饰在国产伞形科种类中比较少见。

极区的外壁纹饰基本延续赤道区的纹饰类型(图版 I),但从赤道区向两极区纹饰渐稀并渐浅,至极轴顶部纹饰常最浅或不清晰,或仅见浅的或极浅的小穴或针穴,少见有清晰小穴(如线裂梭子芹和岩生梭子芹,图版 I-8, 10)或浅网纹(如垫状梭子芹,图版 I-

6),有些种类的极顶几乎不见纹饰或凹穴(如梭子芹、乌拉尔梭子芹和太白梭子芹,图版 I-1, 11, 13)。

在供试的种类中,同一花粉粒上赤道区与极区外壁纹饰相同的种类仅有岩生梭子芹和云南梭子芹,大部分种类的花粉粒赤道区与极区外壁纹饰通常不一致,或明显不同(如太白梭子芹,图版 I-13 和图版 II-13),或极区几乎无纹饰(如梭子芹和鸡冠梭子芹,图版 I-1, 2 和图版 II-1, 2)。

## 2.2 梭子芹属的花粉特征分析

综合来看,梭子芹属的花粉粒具有如下特征:花粉粒形状有 5 种类型,即近菱形、近圆形、椭圆形、近



长方形和超长长方形。花粉粒极轴长 17.1 ~ 27.1  $\mu\text{m}$ , 多为 20 ~ 25  $\mu\text{m}$ ; 花粉粒赤道轴长 12.5 ~ 19.3  $\mu\text{m}$ , 多为 13.6 ~ 18.6  $\mu\text{m}$ ; 花粉粒 P/E 值为 1.2 ~ 2.0, 多为 1.2 ~ 1.5; 花粉体积大小指数最小为 15.6, 最大为 22.0, 多数为 17 ~ 21。极面观形状通常为三角形, 少数种类为近圆形和三裂圆形; 赤道面观多为近菱形、近圆形或近长方形。萌发孔为典型的三沟孔, 大多为角萌发孔, 少数种类为边萌发孔, 沟较长, 长达两极或几达两极。整个花粉粒表面几乎都有纹饰, 以赤道区纹饰最为丰富多样, 且赤道区的纹饰与极区常不一致; 通常情况下极区纹饰多为浅穴状网纹或不清晰纹饰, 赤道区纹饰则多为清晰的短皱脑纹, 少数为颗粒状纹。

总体上看, 棱子芹、鸡冠棱子芹、宝兴棱子芹、二色棱子芹、芷叶棱子芹、线裂棱子芹和乌拉尔棱子芹具有近菱形花粉粒; 矮棱子芹和岩生棱子芹具有近圆形花粉粒; 垫状棱子芹具有近椭圆形花粉粒; 丽江棱子芹和云南棱子芹具有近长方形花粉粒; 太白棱子芹则具有超长长方形花粉粒。

## 3 讨 论

### 3.1 花粉类型与棱子芹属在伞形科中的演化地位

按形状以及极轴长度与赤道轴长度的比值, 可将伞形科植物的花粉分为 5 种<sup>[30]</sup> 或 6 种类型<sup>[19-20]</sup>。根据伞形科不同地质时期化石花粉以及现存属种花粉的比较分析, 可认为(近)菱形、近圆形和椭圆形 3 种花粉是原始的花粉类型; 赤道收缩形花粉是最进化的花粉类型, 位于两者之间的长菱形或近长方形以及超长长方形花粉依次被认为是不同程度中等进化的花粉类型。由于花粉类型具有相对稳定的特点, 为探讨棱子芹属在伞形科中的演化地位提供了重要依据。

在供试的 13 个棱子芹属种类中, 属于原始类型花粉的共有 10 个种类, 其中属于(近)菱形的有 7 种, 近圆形的有 2 种, 椭圆形的有 1 种, 可见具有最原始的近菱形花粉的种类最多, 花粉类型稍进化的种类较少; 属于较进化的近长方形和超长长方形花粉的只有 3 个种类; 其中最进化的是超长长方形花粉, 仅太白棱子芹 1 种。所以, 总体而言, 供试棱子芹属植物的花粉以原始类型为主(占供试种数的 77%)。这一结果与已经报道的中国棱子芹属 17 种植物的花粉类型以及不同花粉类型的比例基本一致, 即 17 个种类中属于

进化类型的仅有近长方形花粉, 且仅有 5 个种; 而 3 类原始性的花粉类型占大多数(占种数的 70%), 而且多数为菱形或近菱形花粉类型<sup>[19-21, 29]</sup>。

总之, 棱子芹属植物的花粉类型虽然多样, 但以原始类型为主, 虽然有少量进化类型花粉, 但尚未见赤道收缩型花粉。因此, 总体上该属在伞形科中的演化地位应属于中等偏下, 这也说明将该属置于 Drude 分类系统中演化地位偏低的美味芹族中是适宜的。

### 3.2 花粉形态与棱子芹属内种间的演化关系

花粉粒是植物的重要器官, 花粉粒的形态性状是探讨种间演化关系的重要依据之一。通常情况下, 花粉的形状、萌发孔和外壁纹饰等都具有重要的演化意义。按一般原则, 花粉粒形状以菱形的最原始, 圆形或椭圆形的比较原始, 长方形的较进化; 角萌发孔较原始, 边萌发孔较进化; 表面纹饰中颗粒状或小瘤排成束的较原始, 细网纹和条纹稍进化, 脑纹则最进化<sup>[19]</sup>。据此, 对供试 13 种棱子芹属植物的花粉形态特征进行综合分析, 可以初步得出这些种类间的演化关系: 1) 最原始的种类为棱子芹、鸡冠棱子芹和芷叶棱子芹, 花粉粒赤道面观为近菱形, 纹饰为颗粒状纹, 极面观为三角形, 角萌发孔。2) 较原始的种类为乌拉尔棱子芹、宝兴棱子芹、二色棱子芹和线裂棱子芹, 花粉粒赤道面观为近菱形, 纹饰为短皱脑纹, 极面观为三角形, 角萌发孔。3) 稍进化的种类依次为岩生棱子芹、矮棱子芹和垫状棱子芹, 它们的花粉粒均为角萌发孔, 但岩生棱子芹的花粉粒赤道面观为近圆形, 纹饰为细网纹, 极面观为三角形; 矮棱子芹花粉粒的赤道面观为近圆形, 纹饰为短皱脑纹, 极面观为卵状三角形; 垫状棱子芹花粉粒的赤道面观为椭圆形, 纹饰也为短皱脑纹, 极面观为卵状三角形。4) 中等进化的种类为丽江棱子芹, 花粉粒赤道面观为近长方形, 纹饰为短皱脑纹, 极面观为近圆形, 角萌发孔, 孔沟极长, 在极轴端部近似合沟。5) 较进化的种类为云南棱子芹, 花粉粒赤道面观为近长方形, 纹饰为短皱脑纹, 极面观为近圆形, 边萌发孔。6) 最进化的种类为太白棱子芹, 花粉粒的赤道面观为超长长方形, 纹饰为颗粒状纹, 极面观为三裂圆形, 边萌发孔。

### 3.3 花粉形态与棱子芹属部分种类的分类地位

3.3.1 棱子芹的分类地位 棱子芹是 1814 年棱子芹属建立时列出的 3 个种类之一<sup>[2]</sup>, 是最早被人们认识的该属成员之一。该种与乌拉尔棱子芹比较接近, 以前一直将它们作为 2 个种处理。在中国, 前者分布

于东北和华北,后者分布于新疆<sup>[1,31]</sup>。但该种后来被并入乌拉尔棱子芹中,例如,在近年出版的《Flora of China》中被合并处理<sup>[32]</sup>。从花粉特征看,二者均具有同样突出的角萌发孔,赤道面观为近菱形,极面观为三角形,可见它们的花粉特征比较相近,这也证实将棱子芹并入乌拉尔棱子芹中有一定的合理性。但二者花粉的赤道区纹饰类型并不一样,其中棱子芹为颗粒状纹,而乌拉尔棱子芹为短皱脑纹,这两种纹饰类型有明显差异,而且二者在植株高度、果实长度等方面也有一定差异。所以,建议将棱子芹设为种下分类单位为宜。

乌拉尔棱子芹与欧洲棱子芹是分布于欧洲和亚洲北部的种类,也是典型的棱子芹属种类, Pimenov 等<sup>[15]</sup>利用 47 个形态解剖性状以及染色体数对棱子芹属 27 个种进行表征聚类分析,发现乌拉尔棱子芹与欧洲棱子芹聚在一支,并远离该属的其他种类,而与轮翅芹属的种类较近,因此认为严格意义上的棱子芹属种类仅此 2 种,其余种类分属于其他属。而作者的观察结果表明该种的花粉粒处于较原始地位,特别是具有该属中少见的颗粒状纹和发达的萌发孔,也进一步说明该种在棱子芹属中的特殊性。但是,该种与其他种类是否可分至不同的属中,值得商榷,有待深入研究和寻求其他学科证据。

**3.3.2 太白棱子芹的分类地位** 太白棱子芹是分布于秦岭山脉的特有山地种。到目前为止,它是该属中惟一具有超长方形花粉类型的种类,而且具有边萌发孔,花粉极面观为三裂圆形,赤道区纹饰与极面纹饰分属于 2 种类型,特别是赤道区纹饰为颗粒状纹,这一特征在该属乃至国产伞形科种类中均少见。该种的花粉特征不仅与棱子芹属其他种类有明显差异,而且具有非常进化的演化地位,是一个特殊种类。此外,从该种的果实解剖结构看,其果棱维管束粗大,中果皮既不与其明显脱离形成空腔、基部也不膨大,与棱子芹属种类的典型果实特征有明显差异。鉴于该种的花粉特征和果实结构与属内其他种类的差异较大,根据棱子芹属在伞形科中所具有的较原始的演化地位,该种的分类地位应重新考虑,建议分出棱子芹属。

**3.3.3 矮棱子芹的分类地位** Pimenov 等<sup>[15]</sup>根据形态、解剖和染色体等性状将矮棱子芹与瘤果芹属 (*Trachydium* Lindl.) 聚在一支,远离棱子芹属的其他种类。矮棱子芹的花粉粒在供试种类中极轴最短(为

17.1  $\mu\text{m}$ )、花粉体积大小指数最小(为 15.6),且其极面观为近卵状三角形、萌发孔突起不明显,赤道面观为近圆形,孔沟长几达极端,说明矮棱子芹在棱子芹属中是比较特殊的。按席以珍等<sup>[19]</sup>有关伞形科花粉类型演化趋势的观点,圆形或卵圆形的花粉是由菱形经椭圆形花粉进化而来的,是伞形科花粉类型 2 个进化支中的 1 个进化支的终极态,并且从演化角度看属于原始类型花粉。此外,从矮棱子芹的植株形态看,其植株矮小、茎短缩或近无、果棱翅狭窄而较小且呈波状,而且果实具小瘤。所以,从花粉特征和果实特征等方面看,将矮棱子芹归并入瘤果芹属中具有一定的合理性。

#### 参考文献:

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第五十五卷第一分册[M]. 北京: 科学出版社, 1979: 133-184.
- [2] HOFFMANN G F. Genera Plantarum Umbelliferarum; Eorumque Characteres Naturales Secundum Numerum, Figuram, Situm et Proportionem Omnium Fructificationis Partium [M]. Mosquae: Sumtibus Auctoris, 1814.
- [3] De CANDOLLE A P. Umbelliferae [M] // De CANDOLLE A P. Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis: Vol. 4. Paris: Treuttel et Würtz, 1830: 55-250.
- [4] Von LEDEBOUR C F, MEYER C A, Von BUNGE A. Flora Altaica: Vol. 4 [M]. Berolini: Typis et Impensis G. Reimeri, 1833: 369.
- [5] LINDLEY J. Notes upon some of the Himalayan Umbelliferae [M] // ROYLE J F. Illustrations of the Botany and Other Branches of the Natural History of the Himalayan Mountains, and of the Flora of Cashmere: Vol. 1. London: Wm. H. Allen and Co., 1835: 232-233.
- [6] KLOTZSCH A G. Die Botanischen Ergebnisse der Reise Seiner Königl. Hoheit des Prinzen Waldemar von Preussen in den Jahren 1846 und 1847 [M]. Berlin: Desker, 1862: 164S.
- [7] BENTHAM G. Umbelliferae [M] // BENTHAM G, HOOKER J D. Genera Plantarum; 1 (3). Londini: Lovell Reeve and Co., 1867: 859-931.
- [8] CLARKE C B. Umbelliferae [M] // HOOKER J D. Flora of British India: Vol. 2. Londini: Lovell Reeve and Co., 1879: 665-720.
- [9] DRUDE O. Umbelliferae [M] // ENGLER A, PRANTL K. Dir Natürlichen Pflanzenfamilien; 8 (3). Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1897: 63-250.
- [10] HIROE M. Umbelliferae of Asia (Excluding Japan) [M]. Kyoto: Eikodo, 1958: 1-219.
- [11] HIROE M. Umbelliferae of the World [M]. Tokyo: Ariake Book Company, 1979.
- [12] FARILLE M A, CAUWET-MARC A M, MALIA S B. Apiaceae Himalayenses, III [J]. Candollea, 1985, 40(2): 509-562.

- [13] 潘泽惠. 棱子芹属[M]//中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏植物志:第三卷. 北京:科学出版社,1986:423-438.
- [14] PIMENOV M G. Umbelliferae[M]//VEDENSKY A I. Conspectus Florae Asiae Mediae: Vol. 7. Tashkent: Fan, 1983: 167-322.
- [15] PIMENOV M G, KIJUYKOV E V, LEONOV M V. Taxonomic revision of *Pleurospermum* Hoffm. and related genera of Umbelliferae I. General part[J]. Feddes Repertorium, 2000, 111(7/8): 499-515.
- [16] PIMENOV M G, KIJUYKOV E V. Taxonomic revision of *Pleurospermum* Hoffm. and related genera of Umbelliferae II. The genera *Pleurospermum*, *Pterocyclus*, *Trachydium*, *Keraymonia*, *Pseudotrachydium*, *Aulacospermum*, and *Hymenolaena* [J]. Feddes Repertorium, 2000, 111(7/8): 517-534.
- [17] PIMENOV M G, KIJUYKOV E V. Taxonomic revision of *Pleurospermum* Hoffm. and related genera of Umbelliferae III. The genera *Physospermopsis* and *Hymenidium*[J]. Feddes Repertorium, 2000, 111(7/8): 535-552.
- [18] RECHINGER K H. *Trachydium*[M]//RECHINGER K H. Flora Iranica; Vol. 162. Graz: Akademische Druck-und Verlagsanstalt, 1987: 180-187.
- [19] 席以珍,孙湘君. 中国伞形科花粉形态及早期演化[M]//中国科学院植物研究所. 植物学集刊:第1集. 北京:科学出版社,1983:57-83.
- [20] 舒璞,余孟兰. 中国伞形科植物花粉图志[M]. 上海:上海科学技术出版社,2002:24.
- [21] 蒲吉霞. 四川棱子芹属(*Pleurospermum* Hoffm.)系统学研究[D]. 成都:四川大学生命科学学院,2007.
- [22] TAN J J, JIANG S H, ZHU D Y. Studies on the chemical constituents of *Pleurospermum lindleyanum*[J]. 天然产物研究与开发, 2005, 17(3): 267-271.
- [23] 李涛,王天志,吴维碧. 有潜在药用价值的棱子芹属植物[J]. 中药材,2002,25(1):12-13
- [24] 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.
- [25] 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.
- [26] 秦慧贞,潘泽惠,余孟兰,等. 伞形科植物染色体数目报告[J]. 植物分类学报,1989,27(4):268-272.
- [27] PIMENOV M G, ALEXEEVA T V, KIJUYKOV E V, et al. IOPB chromosome data 15: Apiaceae[J]. IOPB Newsletter, 1999, 31: 13-17.
- [28] 额尔特曼 G. 花粉形态与植物分类[M]. 王伏雄,钱南芬,译. 北京:科学出版社,1962.
- [29] 王伏雄,钱南芬,张玉龙,等. 中国植物花粉形态[M]. 2版. 北京:科学出版社,1995.
- [30] CERCEAU-LARRIVAL M. Morphologie pollinique et correlations phylogenetiques chez les Ombelliferes[M]//HEYWOOD V H. The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. New York: Academic Press Inc., 1971: 109-155.
- [31] 新疆植物志编辑委员会. 新疆植物志:第三卷[M]. 乌鲁木齐:新疆科学技术出版社,2011:481-482.
- [32] PAN Z H, WATSON M F. *Pleurospermum* Hoffm. [M]//WU Z Y, REVEN P H. Flora of China: Vol. 14. Beijing: Science Press, 2005: 40-51.

(责任编辑:惠红)

### 图版说明 Explanation of Plates

图版 I 花粉极面观: 1. 棱子芹; 2. 鸡冠棱子芹; 3. 宝兴棱子芹; 4. 丽江棱子芹; 5. 二色棱子芹; 6. 垫状棱子芹; 7. 芷叶棱子芹; 8. 线裂棱子芹; 9. 矮棱子芹; 10. 岩生棱子芹; 11. 乌拉尔棱子芹; 12. 云南棱子芹; 13. 太白棱子芹.

Plate I Polar view of pollen: 1. *Pleurospermum camtschaticum* Hoffm.; 2. *P. cristatum* H. de Boissieu; 3. *P. davidii* Franch.; 4. *P. foetens* Franch.; 5. *P. bicolor* (Franch.) C. Norman ex Z. H. Pan et M. F. Watson; 6. *P. hedinii* Diels; 7. *P. heracleifolium* Franch. ex H. de Boissieu; 8. *P. linearilobum* W. W. Smith; 9. *P. nanum* Franch.; 10. *P. rupestre* (Popov) K. T. Fu et Y. C. Ho; 11. *P. uralense* Hoffm.; 12. *P. yunnanense* Franch.; 13. *P. giraldii* Diels.

图版 II 花粉赤道面观: 1. 棱子芹; 2. 鸡冠棱子芹; 3. 宝兴棱子芹; 4. 丽江棱子芹; 5. 二色棱子芹; 6. 垫状棱子芹; 7. 芷叶棱子芹; 8. 线裂棱子芹; 9. 矮棱子芹; 10. 岩生棱子芹; 11. 乌拉尔棱子芹; 12. 云南棱子芹; 13. 太白棱子芹.

Plate II Equatorial view of pollen: 1. *Pleurospermum camtschaticum* Hoffm.; 2. *P. cristatum* H. de Boissieu; 3. *P. davidii* Franch.; 4. *P. foetens* Franch.; 5. *P. bicolor* (Franch.) C. Norman ex Z. H. Pan et M. F. Watson; 6. *P. hedinii* Diels; 7. *P. heracleifolium* Franch. ex H. de Boissieu; 8. *P. linearilobum* W. W. Smith; 9. *P. nanum* Franch.; 10. *P. rupestre* (Popov) K. T. Fu et Y. C. Ho; 11. *P. uralense* Hoffm.; 12. *P. yunnanense* Franch.; 13. *P. giraldii* Diels.



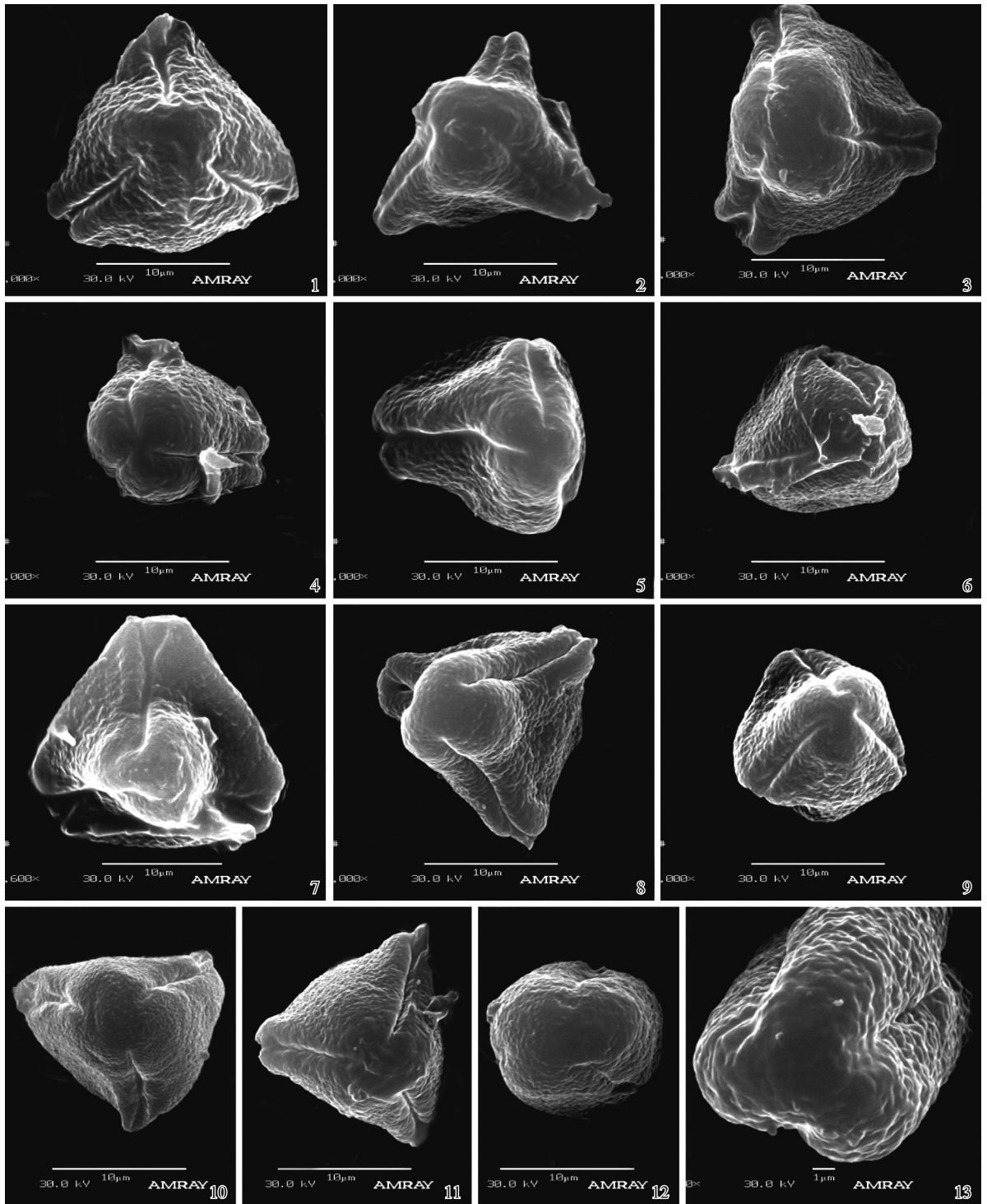
张 勇, 等: 伞形科棱子芹属花粉形态特征及其演化意义

图版 I

ZHANG Yong, et al: Pollen morphological characteristics of *Pleurospermum* Hoffm.

Plate I

(Apiaceae) and its evolution significance



See the explanation at the end of the text



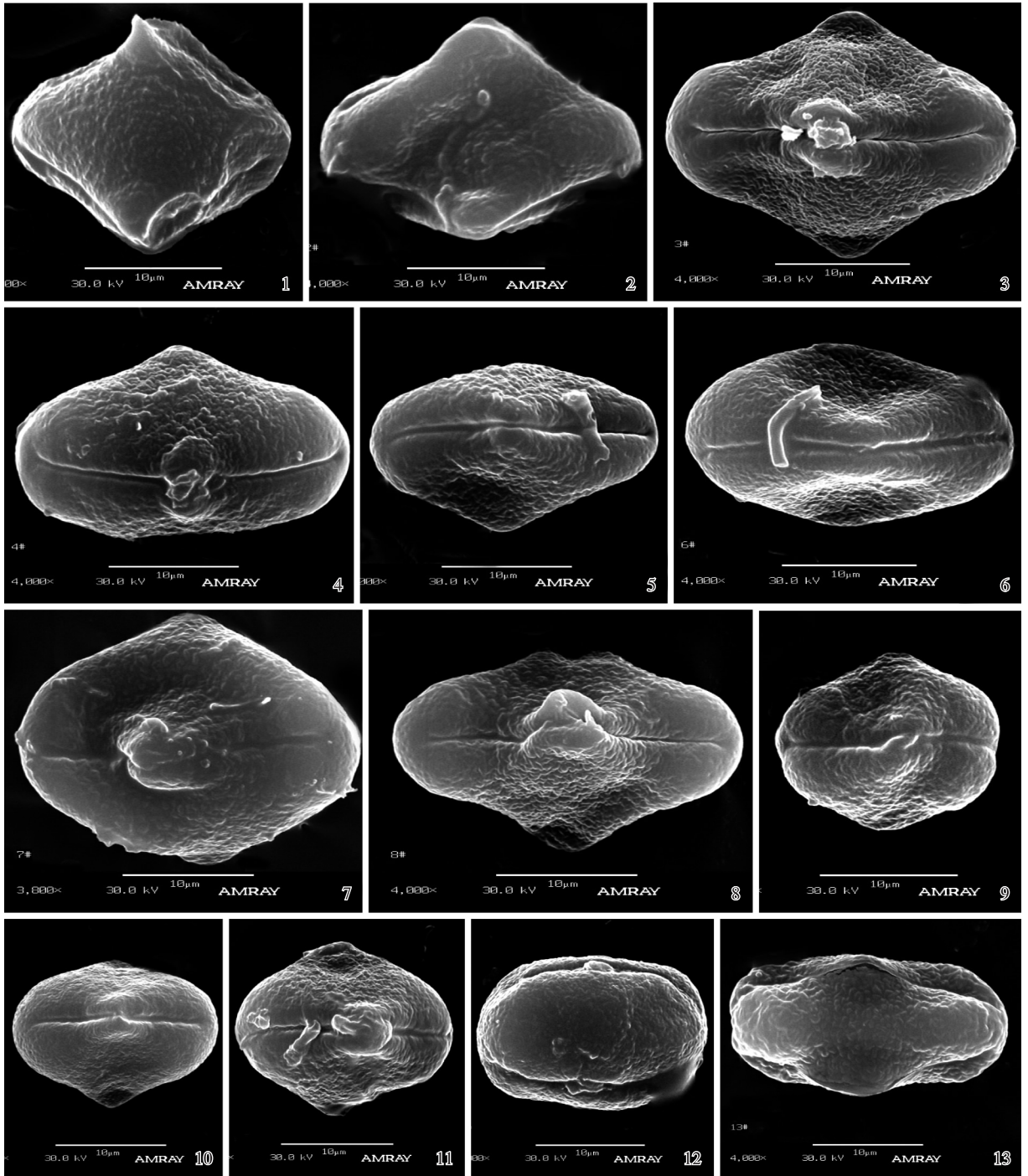
张 勇, 等: 伞形科棱子芹属花粉形态特征及其演化意义

图版 II

ZHANG Yong, et al: Pollen morphological characteristics of *Pleurospermum* Hoffm.

Plate II

(Apiaceae) and its evolution significance



See the explanation at the end of the text