

绣球亚科花粉形态的研究

郝刚 胡启明

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 借助光学显微镜和扫描电镜观察了绣球亚科9属31种植物的花粉形态。本亚科的花粉多为近球形至近长球形,少数为扁球形。多具三孔沟。在叉叶蓝属观察到了极度缩短的花粉沟。花粉外壁表面纹饰为具颗粒状或棱形突起、孔穴状或明显网纹,表现出一定程度的变异。花粉形态表明黄山梅属在本亚科与其它属具一致性,冠盖藤属和钻地风属亲缘较近。绣球属花粉形态所表现出来的变异范围大致将其它几属的都包括在内了,表明绣球属可能在本亚科演化上处于一个中心位置。花粉形态结合外部宏观形态又表明绣球亚科各属之间没有十分明确的界限,存在着复杂的性状上的重叠。

关键词 绣球亚科; 花粉形态

A STUDY OF POLLEN MORPHOLOGY OF HYDRANGEOIDEAE (HYDRANGEACEAE)

Hao Gang Hu Chiming

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Abstract Pollen morphology of 31 species in 9 genera, belonging to subfamily Hydrangeoideae, was examined by means of microscope and scanning electron microscope. The shapes of pollen grains of most species are subspheroidal and subprolate. Apertures basically with tricolporate, in *Deinantho caerulea* it shows a reduced non-meridional furrow. Ornamentation of exine ranges from perforate with or without granules to apparent reticulate. *Kirengeshoma* shows similarity to the remainder of the subfamily. A particularly close relationship of *Pileostegia* and *Schizophragma* is indicated. *Hydrangea* shows great variation, and is closely linked to other genera, suggesting its central place of evolution in Hydrangeoideae. The present observation also indicates that generally, there is no clear cut discrimination of groups in Hydrangeoideae and they overlap each other complexly.

Key words Hydrangeoideae; Pollen morphology

绣球科 (Hydrangeaceae) 和绣球亚科 (Hydrangeoideae) 的范畴在 Engler^[1], Hutchinson^[2-4], Takhtajan^[5,6] 和 Cronquist^[7,8] 等系统中均有所不同。根据 Cronquist 的系统, 绣球科分为两个亚科: 山梅花亚科 (Philadelphoideae) 和绣球亚科 (Hydrangeoideae)。其中绣球亚科含 9 属, 约 100 多

中国科学院生物分类区系特别支持资助课题。
龙活高级工程师对初稿提出宝贵意见, 特此致谢。

1995-04-20 收稿; 1995-12-18 修回

种,多数属为单种属或寡种属。属之间亲缘关系的研究一直很少为系统分类学家所涉及。

有关绣球亚科的花粉形态仅有零星的、不深入的报道^[9-11]。我们观察了产于中国的本亚科各属大多数种的花粉形态,从孢粉学上就属间和属内的变异作了一些探讨,以期能为研究绣球亚科的系统发育提供资料。

1 材料和方法

依照 Cronquist 的分类系统,对绣球亚科 9 个属取代表种进行研究。花粉材料除黄山梅 (*Kirengeshoma palmata* Yatabe) 来自杭州大学标本室 (HZU) 外,其它均取自华南植物研究所标本馆 (IBSC)

花粉用 Erdtman 醋酸酐分解法^[9]处理,在光学显微镜下观察、测量和照相。扫描电镜观察的样品,经醋酸酐分解后水洗,并用乙醇脱水,然后置于铜台上,待其自然干燥后,用真空喷镀金膜,在 JSM-T300 型扫描电镜下观察。描述术语基本上采用 Erdtman 的概念^[12]。

2 观察结果

绣球亚科各属的花粉粒多呈近长球形、近球形,少数呈扁圆球形,极面观圆三角形。极轴长度为 11.2—29.4 μm ,赤道轴长度为 9.8—32.2 μm 。多具 3 孔沟,孔一般长方形,长轴纵向或横向排列。外壁厚约 1.4—2.0 μm ,内外层明显可分,等厚。差异主要表现在花粉外壁表面纹饰。在扫描电镜下观察,本亚科各属花粉表面纹饰分别表现为:

1. 黄山梅属 (*Kirengeshoma*) (表 1, 图版 I: 2)

网纹表面平滑,网眼直径小于网脊宽度。

2. 叉叶蓝属 (*Deinathe*) (表 1, 图版 I: 3, 4)

粗疏网纹,网眼直径明显大于网脊宽,表面平滑。花粉粒极面观扁球形,少数为 4 沟,多数为 3 沟。花粉沟极度缩短,不为子午向排列。

3. 蛛网萼属 (*Platycrater*) (表 1, 图版 I: 1)

小穴或穿孔状纹饰,其直径明显小于网脊宽。网脊具棱形突起。

4. 赤壁草属 (*Decumaria*) (表 1, 图版 I: 6)

网纹表面平滑,网眼直径与网脊宽近相等。

5. 草绣球属 (*Cardiandra*) (表 1, 图版 I: 5)

具颗粒状或棱条形突起,偶尔在突起之间伴有凹陷的小穴。

6. 常山属 (*Dichroa*) (表 1, 图版 II: 1)

孔穴状或密网状纹饰,网脊平滑或外突。

7. 冠盖藤属 (*Pileostegia*) (表 1, 图版 I: 7, 8)

粗疏网纹,网眼直径明显大于网脊宽。冠盖藤 (*P. viburnoides*) 沟间区网脊多间断,稍外突;星毛冠盖藤 (*P. tomentella*) 网脊不间断,表面平滑。

8. 钻地风属 (*Schizophragma*) (表 1, 图版 II: 2, 3)

粗疏网纹,网眼直径明显大于网脊宽,表面平滑。

9. 绣球属(*Hydrangea*) (表1, 图版II: 4-8)

出现了以下四种类型: (1)孔穴状纹饰, 网脊具棱形突起。仅在腊莲绣球(*H. strigosa*)中观察到。(2)密网状纹饰, 网眼直径近等于网脊宽, 网脊平滑或外突。圆锥绣球(*H. paniculata*)、马桑绣球(*H. aspera*)、长柄绣球(*H. longipes*)、柔毛绣球(*H. villosa*)等种类具有这种特征。(3)粗疏网状纹饰, 网眼直径明显大于网脊宽, 网脊平滑或外突。大卫绣球(*H. davidii*)、云南绣球(*H. yunnanensis*)、临桂绣球(*H. linkweiensis*)、紫枝绣球(*H. vinicolor*)、粤西绣球(*H. kwangsiensis*)、柳叶绣球(*H. hediotidea*)和白背绣球(*H. hypoglauca*)等种类属于这种类型。(4)粗疏网状纹饰, 网眼不穿透, 不能从网眼处斜向见到覆盖层下的柱状层, 网脊稍外突。仅冠盖绣球(*H. anomala*)具这种特征。

本亚科各种花粉形态特征见表1。

表1 绣球亚科花粉形态特征

Table 1 Pollen morphology of Hydrangeoideae

种名 Species	花粉粒形状 Shape of pollen grains	花粉粒大小(μm) Size of pollen grains	萌发孔 Aperture	外壁纹饰 Ornamentation of exine	图版 Plate	凭证标本 Vouchers
<i>Krengeshoma palmata</i> Yatabe	近球形 Subspheroidal	(18.2-22.4)19.8× 18.1(16.8-21.0)	三孔沟 Tricolporate	密网纹 Dense reticulate	I:2	浙江 张朝芬 4367
<i>Deinathe caerulea</i> Stapf	扁球形 Oblate	(22.4-29.4)26.4× 27.9(22.4-32.2)	多数三孔沟, 少数四孔沟 Basically tricolporate occasionally tetracolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate	I:3,4	湖北, 神农架队 20348
<i>Platy crater arguta</i> Sieb. & Zucc.	近球形 Subspheroidal	(16.8-21.0)18.3× 16.8(15.4-19.6)	三孔沟 Tricolporate	孔穴状, 具棱形突起 Perforate with ridges	I:1	浙江 章绍尧 3016
<i>Decumaria sinensis</i> Oliv.	近球形 Subspheroidal	(11.2-16.8)14.0× 12.2(11.2-15.4)	三孔沟 Tricolporate	密网纹 Dense reticulate	I:6	湖北 王作宾 11405
<i>Cardiandra moellendorffii</i> Li	近长球形 Subprolate	(15.4-19.6)18.4× 12.6(9.8-15.4)	三孔沟 Tricolporate	具颗粒状或棱条形突起 With granules or ridges	I:5	江西 聂敏祥 10033
<i>Pileostegia tomentella</i> Hand. -Mazz.	近球形 Subspheroidal	(11.2-16.8)4.2× 12.4(11.2-15.4)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate	I:7	广东 邓良 6873
<i>P. viburnoides</i> Hook. f. & Thems.	近球形 Subspheroidal	(15.4-18.2)16.7× 14.9(12.6-16.8)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate	I:8	广东 张桂才 444
<i>Dichroa febrifuga</i> Lour.	近球形 Subspheroidal	(18.2-22.4)19.5× 17.8(15.4-19.6)	三孔沟 Tricolporate	孔穴状 Perforate	II:1	广东 谭沛祥 58454
<i>D. yaoshanensis</i> Wu	近长球形 Subprolate	(18.2-23.8)20.9× 16.4(15.4-19.6)	三孔沟 Tricolporate	孔穴状 Perforate		广西 黄志 73699
<i>D. mollissima</i> Merr.	近长球形 Subprolate	(16.8-23.8)21.1× 16.9(15.4-19.6)	三孔沟 Tricolporate	密网纹 Dense reticulite		海南 侯宽昭 73699
<i>D. damingshanensis</i> Y. C. Wu	近长球形 Subprolate	(18.2-22.4)20.8× 16.7(15.4-19.6)	三孔沟 Tricolporate	密网纹 Dense reticulite		湖南 陈少卿 3593
<i>Schizophragma integrifolium</i> Oliv.	近球形 Subspheroidal	(18.2-22.4)20.8× 18.4(16.8-21.0)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate		广东 高锡朋 53498
<i>S. ellipsophyllum</i> Wei	近球形 Subspheroidal	(14.0-16.8)15.5× 14.1(12.6-15.4)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate	II:2	四川 熊济华, 周子林 92018
<i>S. choufenianum</i> Chun	近球形 Subspheroidal	(16.8-21.0)18.0× 16.6(15.4-19.6)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate	II:3	广西 覃灏富 70438

续表1 Tab.1 (continued)

种名 Species	花粉粒形状 Shape of pollen grains	花粉粒大小(μm) Size of pollen grains	萌发孔 Aperture	外壁纹饰 Ornamentation of exine	图版 Plate	凭证标本 Vouchers
<i>S. molle</i> Chun	近球形 Subspheroidal	(18.2-23.8)21.3 × 19.4(16.8-21.0)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate		湖南 陈少卿 3458
<i>S. hypoglauca</i> Rehd.	近球形 Subspheroidal	(16.8-21.0)18.2 × 16.7(15.4-21.0)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate		广东 高锡朋 52881
<i>Hydrangea davidii</i> Franch	近长球形 Subprolate	(14.0-18.2)16.6 × 14.1(12.6-15.4)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate		四川 彭定一 46586
<i>H. yunnanensis</i> Rehd.	近长球形 Subprolate	(14.0-19.6)17.1 × 14.2(12.6-15.4)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate		云南 冯国楣 22171
<i>H. linkweiensis</i> Chun	近球形 Subspheroidal	(14.0-18.2)15.9 × 14.1(12.6-16.8)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate	II:4	广西 大瑶山队 10358
<i>H. vinicolor</i> Chun	近长球形 Subprolate	(16.4-21.0)18.5 × 15.3(14.0-18.2)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate		广东 石国良 2321
<i>H. kwangsiensis</i> Hu	近长球形 Subprolate	(16.4-21.0)18.5 × 14.3(12.6-16.8)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate		广西 黄志 43607
<i>H. hediotidea</i> Chun	近长球形 Subprolate	(16.8-19.6)18.4 × 14.4(12.6-18.2)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate		广东 邓良 5627
<i>H. paniculata</i> Sieb.	近球形 Subspheroidal	(12.6-16.8)15.3 × 14.1(11.2-15.4)	三孔沟 Tricolporate	密网纹 Dense reticulate	II:5	广东 张桂才等 39
<i>H. hypoglauca</i> Rehd.	近长球形 Subprolate	(15.4-18.2)16.9 × 13.9(12.6-15.4)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate		湖南 刘林翰 9008
<i>H. bretschnideri</i> Dipp.	近球形 Subspheroidal	(14.0-18.2)16.5 × 14.6(12.6-15.9)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate	II:6	陕西 邢吉庆 2821
<i>H. xanthoneura</i> Diels	近长球形 Subprolate	(18.2-23.8)21.0 × 16.7(14.0-18.2)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate		四川 李旺风 62182
<i>H. aspera</i> D. Don	近长球形 Subprolate	(18.2-23.8)20.9 × 15.6(12.6-18.2)	三孔沟 Tricolporate	密网纹 Dense reticulate		云南 冯国楣 4490
<i>H. strigosa</i> Rehd.	近长球形 Subprolate	(15.4-21.0)18.3 × 12.6(11.2-14.0)	三孔沟 Tricolporate	孔穴状,具棱形突起 Perforate with ridges	II:7	广东 邓良 4416
<i>H. longipes</i> Franch	近长球形 Subprolate	(16.8-21.0)18.5 × 14.2(12.6-15.4)	三孔沟 Tricolporate	孔穴状 Perforate		湖北 李洪钧 8427
<i>H. villosa</i> Rehd.	近长球形 Subprolate	(15.4-19.6)16.7 × 14.1(12.6-15.4)	三孔沟 Tricolporate	密网纹 Dense reticulate		四川 宋滋圃 39440
<i>H. anomala</i> D. Don	近长球形 Subprolate	(16.8-21.0)17.9 × 14.1(12.6-15.4)	三孔沟 Tricolporate	粗疏网纹 Coarse reticulate	II:8	浙江 贺贤育 24546

3 讨论

Hideux 和 Ferguson^[10] 的研究发现, 从孢粉学方面来看, 广义的虎耳草科是一个多类型的、异源的科。根据我们的观察, 在绣球亚科, 花粉形态亦表现出一定的变异。各属在花粉外壁表面纹饰等性状方面存在着一定程度的重叠。传统分类学家在处理本类群时多是依据放射状不育花的有无, 雄蕊、花柱的多少及果实的开裂方式等性状。可能是由于有过多的同塑现象(平行或趋同)的存在, 造成了本类群的分类一直比较混乱。

和其它属花粉外壁大体为明显的网状纹饰不同, 草绣球属(*Cardiandra*)呈稀疏的孔穴纹饰或无孔穴, 具颗粒状或棱条形突起。但是在广义的虎耳草科中, 颗粒或小刺等纹饰的出现却是并不少的现象^[10]。

黄山梅属 (*Kirengeshoma*) 是一个位置有争议的属。Hutchinson^[2-4] 因其为多年生草本而把它与叉叶蓝属 (*Deinathe*) 和草绣球属 (*Cardiandra*) 放在一族 (*Kirengeshomaeae*), 而 Takhtajan^[5,6] 则将其单列为一亚科 (*Kirengeshomoideae*)。对绣球亚科叶脉序的观察 (郝刚, 未发表) 发现, 黄山梅属脉序为独特的羽状达缘型式样, 明显表现出向掌状脉的过渡, 与其它属大体呈曲行羽状脉不同。但是从孢粉学研究来看, 黄山梅属仍与绣球亚科其它属表现出一致性, 特别是与常山属 (*Dichroa*) 的常山 (*D. febrifuga*)、罗蒙常山 (*D. yaoshanensis*) 和绣球属 (*Hydrangea*) 的圆锥绣球 (*H. paniculata*)、长柄绣球 (*H. longipes*) 等近似。

绣球亚科几个属均具子午向长沟, 沟延至两极端, 只有叉叶蓝属 (*Deinathe*) 花粉沟极度缩短, 且不于子午向排列, 在有些花粉粒出现了 4 沟。而在被子植物类群里多孔沟代表着一种进化式样。本属花粉还有待进一步研究。

钻地风属 (*Schizophragma*) 和冠盖藤属 (*Pileostegia*) 均呈现粗疏的网状纹饰, 支持二属有着较近的亲缘关系。从外部形态特征来看, 二属都为木质藤本, 孕性花花瓣 4-5, 雄蕊 10, 子房下位, 花柱 1, 蒴果均为室背开裂, 种子两端有翅。花序周边有无放射状不育花一般作为分属检索的性状, 但即使是这一条也不是绝对的。冠盖藤属花 1 型, 无放射花, 钻地风属多数种花两型, 放射花位于花序的周边, 具 1 枚增大的萼片, 但在厚叶钻地风 (*S. crassum*) 和希陶钻地风 (*S. hsitaianum*) 却也是无放射花的。这些均表明两属占据着极近的演化位置。

绣球属 (*Hydrangea*) 为本亚科最大的一个属, 其花粉形态所表现出来的变异范围大致将其它几属的都包括在内了。如腊莲绣球 (*H. strigosa*) 的孔穴状纹饰和棱形突起与草绣球属 (*Cardiandra*) 和蛛网萼属 (*Platycrater*) 的相似; 马桑绣球 (*H. aspera*) 和柔毛绣球 (*H. villosa*) 等的密网状纹饰与赤壁草属 (*Decumaria*) 和常山属 (*Dichroa*) 的大明常山 (*D. damingshanensis*) 等接近; 而白背绣球 (*H. hypoglauca*) 和东陵绣球 (*H. bretschneideri*) 等的粗疏网纹则显示出它们与冠盖藤属 (*Pileostegia*) 和钻地风属 (*Schizophragma*) 亲缘较近。从外部形态特征来看, 绣球属亦表现出很大程度的性状分化, 如花序为聚伞花序, 也可能复合成圆锥花序; 花多为 1 型, 全为两性的可孕花, 亦或为 2 型: 花序中央为两性花, 边缘具少数大型放射性不孕花 (在栽培种中常全为不孕花); 花瓣镊合状排列, 少数连合成早落的冠盖花冠; 子房下位或半下位; 种子有或无翅等。这可能意味着绣球属在演化上处于一个中心位置, 与其它各属有着十分近的亲缘关系。在最近的对绣球属的分类处理中^[13], 对其的分组主要是依据子房位置、蒴果顶端特征、花瓣分离或连合等性状。从所观察的绣球属种类看, 其花粉形态尚不能为属内分组提供资料。

本文的研究, 连同宏观形态的证据, 又表明从总体上看, 绣球亚科各类群间没有十分明确的界限, 存在着复杂的性状上的重叠。在花粉形态方面进一步对花粉外壁层次结构及萌发孔进行研究, 可能会有助于进一步理解本亚科花粉性状的演化及属之间的亲缘关系。

参考文献

- 1 Engler A. Saxifragaceae. In Engler A, Prantl K eds. Die natürlichen pflanzenfamilien. Aufl. 2, 189, 1930
- 2 Hutchinson J. Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants. VI. A. The genera of Hydrangeaceae. Kew Bulletin, 1927, 100-107

- 3 Hutchinson J. The Genera of Flowering Plants (Angiospermae), 2. Oxford: Clarendon Press, 1967
- 4 Hutchinson J. Families of Flowering Plants. 3rd ed Oxford: Clarendon Press, 1973
- 5 Takhtajan A L. Flowering Plants. Origin and dispersal (Translated by C. Jeffrey). Edinburgh: Oliver & Boyd, 1969
- 6 Takhtajan A L. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). The Botanical Review. 1980, 46(3)
- 7 Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. Boston. Houghton Mifflin Company, 1968
- 8 Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia Univ, Pr, 1981
- 9 Erdtman G. Pollen morphology and Plant taxonomy I. Angiosperms. stockholm and waltham, Mass, 1952
- 10 Hideux M J, Ferguson I K. The structure of the exine and its evolutionary significance in Saxifragaceae sensu lato, the evolutionary significance of the exine. Linnean Society symposium Series Number 1:327-377, 1976
- 11 Pastre A, Pons A. Quelques aspects de la systematiquies Saxifragaceae a la lumiere des donnees de la palybologie. Pollen Spore. 1973, 15:17-33
- 12 Erdtuam F. Handbook of Palynology. An Introduction to the Study of Pollen Grains and Spores. Munksgaard, Denmark, 1969
- 13 卫兆芬. 中国绣球属植物的修订. 广西植物, 1994, 14(2):101-121

图版说明 Explanation of Plates

图版 I Plate I

1. 蛛网萼 *Platycrater arguta*; 2. 黄山梅 *Kirengeshoma palmata*; 3-4. 叉叶蓝 *Deinathe caerulea*; 5. 草绣球 *Cardiandra moellendorffii*; 6. 赤壁草 *Decumaria sinensis*; 7. 星毛冠盖蕨 *Pileostegia tomentella*; 8. 冠盖蕨 *Pileostegia viburnoides* (1-8, $\times 5000$)

图版 II Plate II

1. 常山 *Dichroa febrifuga*; 2. 椭圆钻地风 *Schizophragma ellipsophyllum*; 3. 畴芬钻地风 *S. choufenianum*; 4. 临桂绣球 *Hydrangea linkweiensis*; 5. 圆锥绣球 *H. paniculata*; 6. 东陵绣球 *H. bretschneideri*; 7. 腊莲绣球 *H. strigosa*; 8. 冠盖绣球 *H. anomala* (1-8, $\times 5000$)