

国产葛属植物花粉形态的研究

付桂香 顾志平 冯瑞芝 陈四保

(中国医学科学院药用植物研究所, 北京 100094)

摘要 对国产葛属 *Pueraria* DC. 7种1变种植物花粉的光学显微镜、扫描电镜以及2种1变种的透射电镜观察表明: 花粉形态各具特征; 表面纹饰类型包括穿孔状(一般直径小于网脊直径或稍等, 孔穴中无或少颗粒)、细网纹(网眼直径约与网脊直径相等或略细, 网眼内具颗粒)、粗网纹(网眼直径大于网脊直径, 网眼内具成片的众多颗粒); 孔沟类型为具孔膜或孔盖, 孔膜常成孔桥。上述结果, 表明葛属植物7种1变种的花粉形态是有区别的, 从覆盖层等形态结构可以推测其亲缘关系, 亦可看到部分的演化。

关键词 葛属; 花粉形态; 纹饰类型

POLLEN MORPHOLOGY IN GENUS *PUERARIA* DC. FROM CHINA

Fu Guixiang Gu Zhiping Feng Ruizhi Chen Sibao

(Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences, Beijing 100094)

Abstract The morphological characters such as size, shape, apertures, furrow, exine stratification, tectum pattern, etc. of pollen in seven species and one variety of the genus *Pueraria* DC. (*P. lobata*, *P. lobata* var. *Montana*, *P. thomsonii*, *P. alopecuroides*, *P. calycina*, *P. edulis*, *P. peduncularis* and *P. phaseoloides*) from China were studied under LM and SEM; two species and one variety of them were studied under TEM. The results are as follows:

Under LM, the tricolporate of a single pollen grain is subspherical, spherical and wide elliptical in shape in equatorial view, and 3-lobed circular in polar view. The size of pollen grain is generally constant; the length of polar axis is 18-34 μ m, mostly 25.5-28.5 μ m.

Under SEM, the ornamentation of the pollen grain may be divided into three types: (I) perforate type, the diameter of pollen grain is generally less than or nearly equal to that of murus; no or only a few granules are present in the lumina; (II) fine reticulate type, the diameter of lumina is nearly equal to or slightly smaller than that of murus, and there are granules in the lumina; (III) coarse reticulate type, the diameter of most lumina is longer

国家自然科学基金课题

本文承蒙陈泽濂先生审阅, 并提出宝贵意见, 特此致谢。

1995-04-10 收稿; 1996-01-22 修回

than that of murus and with numerous granules in the lumina. The pore type are: (1) the pore with membrane or sometimes operculum; (2) pore membrane often appears as bridge crossing the colpus.

Under TEM, the pollen grain has complete exine with sexine (including tectum, columella, foot layer) and nexine. The sexine is thicker than nexine, the tectum is thick, the foot layer is extremely thin.

The morphological characters are varied within subsection or between subsections. Van der Maesen put *P. lobata* complex (including *P. lobata* var. *lobata*, *P. lobata* var. *montana*, and *P. lobata* var. *thomsonii*), *P. alopecuroides*, *P. calycina* and *P. edulis* under the same subsection. Chen Zhongyi considered the *P. lobata* var. *thomsonii* as a species.

It is suggested that the evolutionary trend of the ornamentation of the pollen grain is from subpunctate type to fine reticulate, then to course reticulate type. It corresponds with Ferguson's idea. According to the ornamentation *Pueraria lobata* is a more primitive species, and *P. lobata* var. *montana* and *P. alopecuroides* are closely related to *P. lobata*; all of them belong to perforate type. *P. thomsonii* and *P. edulis* belong to fine reticulate type, while *P. calycina* to coarse reticulate type and they seem to be more evolutionary species in the subsection.

P. peduncularis and *P. phaseoloides* have coarsely reticulate ornamentation; the aperture membrane is generally indistinct and the equatorial colpus bridge is usually present. There are much differences from the subsection mentioned above.

Key words *Pueraria*; Pollen morphology; Ornamentation

葛 *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi 及粉葛 *P. thomsonii* Benth. 的根为我国传统中药, 其花称葛花, 本草记载有消酒作用。

葛属 (*Pueraria* DC.) 植物, 在我国约 9 种 2 变种^[1,2], 关于花粉形态研究, 以往有零星报导、简单描述^[3-6]。本文对国产葛属的 7 种 1 变种的花粉进行了光学显微镜及扫描电子显微镜的观察, 并对其中 2 种 1 变种描述了透射电子显微镜下的结构特征。对该属植物花粉粒的大小、形态、沟、孔、外壁层次及纹饰进行观察, 为确定葛属的种类提供花粉粒鉴别方法, 并为探讨本属的分类及系统演化提供参考资料。

1 材料和方法

花粉材料取自葛 *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi, 山葛 *P. lobata* var. *montana* (Lour.) van der Maesen = *P. montana* (Lour.) Merr., 粉葛 *P. thomsonii* Benth., 密花葛 *P. alopecuroides* Craib, 黄毛葛 *P. calycina* Franch., 食用葛 *P. edulis* Pamp., 云南葛 *P. peduncularis* Grah., 三裂叶葛 *P. phaseoloides* (Roxb.) Benth. 7 种 1 变种的腊叶标本, 均经过鉴定。

光学显微镜制片以 Erdtman 的醋酸酐分解法处理。扫描电镜样品大部分以醋酸酐处理过, (孔、沟照片是取花粉直接撒于有双面胶纸的载物台上) 喷金镀膜后在日立 S-450 扫描电镜下观察照

像。透射样品制作方法: 花粉烘干, 捣碎, 过160目筛, 先用琼脂液预包埋, 再用戊二醛、四氧化锇水溶液先后固定, 经乙醇、丙酮混合液脱水处理, 逐级脱水至无水乙醇与无水丙酮的等量混合液。再用环氧树脂浸透, 最后用包埋剂包埋—聚合处理, 然后染色、切片。在50KV透镜下观察、照像。详细方法见参考文献[7]。测量均在100倍油镜下进行。每种花粉测20粒, 花粉大小取其最小值、最大值及平均值。本文术语取自参考文献[3,4,8]。

2 观察结果

葛属花粉为单粒、三孔沟、赤道面观长球形或球形, 极面观三裂圆形。花粉粒多为中等大小, 极轴长度为 $18-34\mu\text{m}$, 大多数在 $25.5-28.5\mu\text{m}$ 之间; 赤道轴长度为 $23-36\mu\text{m}$, 大多数在 $28.5-30.6\mu\text{m}$ 之间。沟纺锤形, 末端锐尖, 具沟膜, 沟缘增厚不明显, 有小孔穴; 或边缘增厚、光滑。内孔在光学显微镜下观察多为横长圆孔或矩形; 扫描电镜下观察, 孔明显, 具孔膜, 有时成孔桥。外层纹饰为穿孔状、细网状、粗网状; 网眼中具颗粒, 穿孔状纹饰中颗粒少或无; 网状纹饰通常向沟缘及极面渐细, 具完全的外壁(Complete exine有覆盖层、柱层、基层)和外壁内层。覆盖层厚, 外壁外层厚于外壁内层, 基层极薄, 外壁内层厚。

各种花粉的形态特征见表1。

3 结论与讨论

3.1 花粉性状的变异

该属植物花粉多为近球形(P/E 0.89-1.10)或球形(P/E 0.99-1.003)、长球形(P/E 1.12-1.5)。大小变化: 密花葛、葛、山葛的花粉较小, 平均为 $24.2-25.5 \times 26.96-28.6\mu\text{m}$, 云南葛的花粉最大, 平均为 $29.3 \times 31.5\mu\text{m}$; 其它种则平均为 $28.1-28.5 \times 28.5-30.6\mu\text{m}$ 。

表面纹饰三类型:

I 网眼为穿孔状, 一般直径小于网脊直径或稍等。网眼内颗粒甚少或无(图版I: 1-3, 9的葛、山葛、密花葛、峨嵋葛)。

葛的地理分布很广, 除西藏、新疆、青海外, 几乎全国都有分布。其花粉的纹饰随地理分布亦稍有变异, 一般由东北、西北向东南, 覆盖层-穿孔可以由小到较大; 网眼内的颗粒亦可从稀少到有, 但仍在本种的范围(图版I: 1), 而山葛、峨嵋葛的花粉为较典型的覆盖层-穿孔型(图版I: 2,9)。

II 表面网眼直径约与网脊直径相等或略细。表面观为细网状纹饰, 网眼内具颗粒, 如图版I: 4, 10中的食用葛及图版I: 5, 11中的粉葛。食用葛网眼边缘较整齐, 粉葛网眼边缘有齿状缺刻。

III 表面网眼直径大于网脊直径。表面观为粗网状纹饰, 网眼内具成片的众多颗粒状突起, 如黄毛葛、云南葛、三裂叶葛(依次见图版I: 6-8, 12-14)。其中三裂叶葛的花粉网眼在沟间区中心变小成穴状。

沟缘增厚不显著, 有时有小孔, 如葛(图版II: 15); 食用葛(图版II: 16); 粉葛(图II: 17); 黄毛葛(图版II: 18)。沟缘明显增厚并光滑, 如云南葛(图版II: 19); 三裂叶葛(图版II: 20,21)。

表1 葛属花粉特征

Table 1 Characteristics of pollen morphology in *Pueraria* DC.

种 Species	形状 Shape (赤道面观) (Equatorial view)	大小 (μm) Size (P × E)	极轴/赤道轴 (P/E)	外壁特征 Characters of exine		
				厚度 (μm) (油镜) Thickness (oil)	表面纹饰类型 Type of ornamentation	图版 Plates
葛 <i>P. lobata</i>	近球形 少球形 Subspheroidal	20-29 (25.5) × 20-33(28.6)	0.89	1.8-2(2)	I型 Type I	I ₁
山葛 <i>P. lobata</i> var. <i>montana</i>	近球形 少球形 Subspheroidal	20-27(24.2) × 23-30(26.96)	0.90	2-3(2.2)	I型 Type I	I ₂
峨嵋葛 <i>P. omeiensis</i>	近球形 少球形 Subspheroidal	25-32(26.5) × 25-32(28.8)	0.92	2	I型 Type I	I ₉
密花葛 <i>P. alopecuroides</i>	近球形 少球形 Subspheroidal	22-27(25.5) × 25-36(28.5)	0.89	2-2.5(2.2)	I型 Type I	I ₃
食用葛 <i>P. edulis</i>	近球形 少近长球形 Subspheroidal prolate spheroidal	26-32(28.5) × 28-33(30.3) 18-24(18) × 27	0.94 0.67	2-3(2)	II型 Type II	I ₄
粉葛 <i>P. thomsonii</i>	近球形 少球形 Subspheroidal	20-31(28.5) × 25-32(30.6)	0.93	2.2-3(2.2)	II型 Type II	I ₅
黄毛葛 <i>P. calycina</i>	球形 Spheroidal	26-34(28.1) × 26-34(28.5)	0.99	2-3(2)	III型 Type III	I ₆
云南葛 <i>P. pedicularis</i>	近球形 少球形 Subspheroidal	25-32(29.3) × 29-35(31.2)	0.94	2-2.5(2)	III型 Type III	I ₇
三裂叶葛 <i>P. phaseoloides</i>	球形 Spheroidal	24-32(28.2) × 25-33(28.6)	0.99	2-3(2)	III型 Type III	I ₈

孔的扫描电镜观察, 葛、食用葛、粉葛都具孔膜, 有时成孔盖(依次见图版 II: 15-17)。黄毛葛、云南葛、三裂叶葛的孔皆明显(见图版 II: 18-21)。其中云南葛(图版 II: 19), 三裂叶葛(图版 II: 20, 21)有时成孔桥, 沟被分成二部。

外壁层次: 对葛、山葛、粉葛以透射电镜观察外壁超微结构, 三种花粉外壁外层的基层极薄, 而外壁内层厚(图版 II: 22-24)。这与 I. K. Ferguson 对三裂叶葛具厚的外壁内层、短的柱层、极狭的基层描写相一致^[5]。葛的覆盖层表层较平坦, 穿孔少, 柱层短(图版 II: 22), 有时呈颗粒状(径向顺序), 基层与外壁内层之比为 1:6-1:12。山葛的覆盖层表面常成波状起伏, 柱层短(图版 II: 23), 基层与外壁内层之比为 1:9-1:14。粉葛的覆盖层表面常成乳突状的波状起伏, 孔沟处外壁外层消失, 外壁内层变极薄(图版 II: 25)。基层与外壁内层之比为 1:5-1:12。

3.2 组内种间及种内的花粉形态变异

Ferguson 将葛属隶属于蝶形花科菜豆族 (Phaseoleae) 大豆亚族 (Glycininae)。花粉形态具有该科较原始的特征: 三孔沟、单粒, 多为网状雕纹; 而其超微结构是壁的层次在外壁基层发育减少, 几乎不成连续层 (图版 II: 22, 23), 而外壁内层增厚, 这现象与 Guinet 对菜豆族花粉壁结构有两种倾向的第二种倾向的意见, 即外壁内层增厚, 而外壁外层减少, 几乎完全失去连续的基层相一致。

Van der Maesen 按花与叶是否同时发育, 每节小花数, 花的大小, 旗瓣有无胼胝体, 萼齿状态, 托叶着生位置, 将葛属分为 3 组 3 亚组^[9]。葛及山葛、密花葛、粉葛、黄毛葛都隶属 1 组 2 亚组, 其中山葛及粉葛都为葛的变种, 而吴德邻、陈忠毅等认为山葛为葛的变种, 而粉葛为独立种^[7,8]。从花粉形态比较, 组内变化较明显。Ph. Guinet 提出在分类上的重要变化是覆盖层内结构的发生, 其倾向是从穿孔的覆盖层到网状的覆盖层。在《孢粉学概论》^[2]中引用了 Walker 关于被子植物花粉壁的演化论点, 认为被子植物花粉外壁结构中有他自己的演变规律, 最常见的类型为原生覆盖层-无穿孔, 进而演化为覆盖层-穿孔, 由该类沿着两个不同方向发展, 一支为穿孔不断扩大形成半覆盖层→无覆盖层。另一支则由覆盖层穿孔退化为次生覆盖层无穿孔→次生颗粒→柱状痕迹→次生无结构。本组的花粉覆盖层为穿孔 (葛、山葛、密花葛) 逐渐向网状 (半覆盖层) 演化, (细网状: 粉葛、食用葛; 粗网状: 黄毛葛) 这变化是和上述 Guinet 和 Walker 的第一支演化的论点相一致的。其中葛具有广泛的地理分布, 其覆盖层纹饰为穿孔状, 可推论为较原始的种。从纹饰比较山葛、密花葛与葛的亲缘关系较近。粉葛与食用葛都为细网纹, 与葛有明显区别, 而黄毛葛具粗网纹, 似乎在组内属于较进化的。

由于葛属花粉壁的层次构造限于材料不全, 因此仅就花粉大小、P/E 比及纹饰比较, 推论结果为: 粉葛不同于葛, 可为独立种。而山葛及峨眉葛与葛的花粉都较小, P/E 比值相近, 纹饰极为相似, 三者之间的关系, 我们同意吴德邻先生的意见^[1,2]。

云南葛、三裂叶葛均为粗网状纹饰, 且萌发孔的孔膜常形成孔桥或缺, 沟边缘增厚明显, 与亚组 2 区别较大。

综上所述, 葛属植物 7 种 1 变种的花粉形态是有区别的, 从覆盖层等形态结构可以推测其亲缘关系, 亦可看到部分的演化。

参考文献

- 1 吴德邻, 陈忠毅, 黄向旭. 中国葛属 (*Pueraria* DC.) 的研究. 热带亚热带植物学报, 1994, 2(3):12-21
- 2 陈忠毅, 吴德邻, 黄向旭. 葛种群腊叶标本的分析研究. 中国科学院华南植物研究所集刊, 第 10 集, 1995, 1-6
- 3 中国科学院植物研究所古植物室孢粉组, 中国科学院华南植物研究所形态研究室. 中国热带亚热带被子植物花粉形态. 北京: 科学出版社, 1982, 5-9, 33-42
- 4 埃尔特曼著. 王伏雄, 钱南芬译. 花粉形态和植物分类. 北京: 科学出版社, 1962, 6-16
- 5 Ferguson I K, Skvarla J J. Pollen morphology of the subfamily Papilionoideae (Leguminosae); Guinet Ph., comparative account of pollen characters in the Leguminosae, In the Advances in Legume Systematics. (Polhill R M, Raven P H) 1981, 789-895
- 6 久保道德等. 汉药、葛花生药学的研究 I、II. 生药学杂志, 1977, 31(2):136-150
- 7 叶世泰等. 中国气传和致敏花粉. 北京: 科学出版社, 1988, 81-83

- 8 王开发, 王宪曾. 孢粉学概论. 北京: 北京大学出版社, 1983, 21-32
 9 Maesen L J G. van der. Revision of the genus *Pueraria* DC., Agr Univ Wagen Papers, 1985, 851

图版说明 Explanation of plates

图版 I Plate I

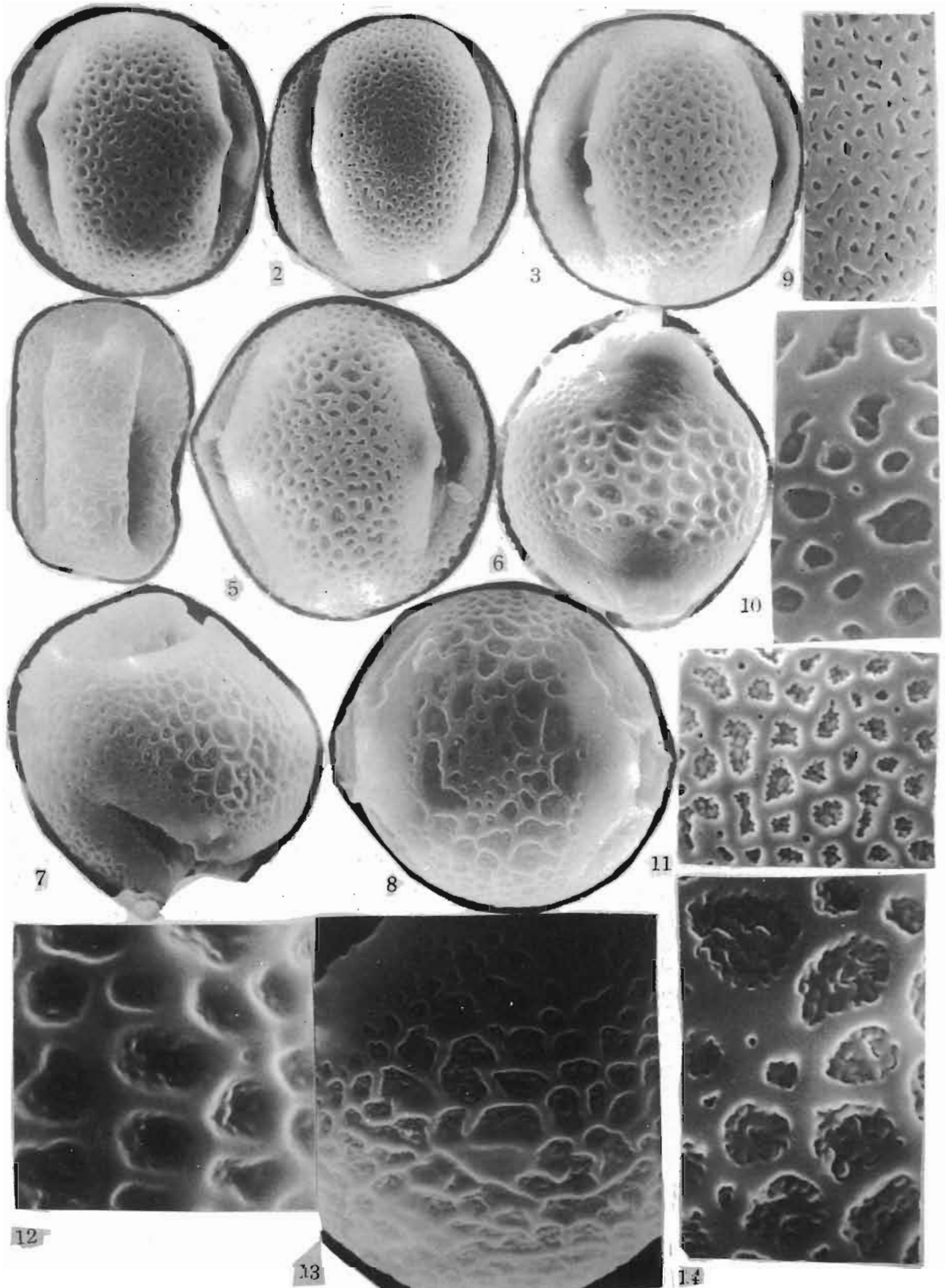
1. 葛 *Pueraria lobata*; 2. 山葛 *P. montana*; 3. 密花葛 *P. alopecuroides*; 4, 10. 食用葛 *P. edulis*; 5, 11. 粉葛 *P. thomsonii*; 6, 12. 黄毛葛 *P. calycina*; 7, 13. 云南葛 *P. peduncularis*; 8, 14. 三裂叶葛 *P. phaseoloides*; 9. 峨嵋葛 *P. omeiensis*.

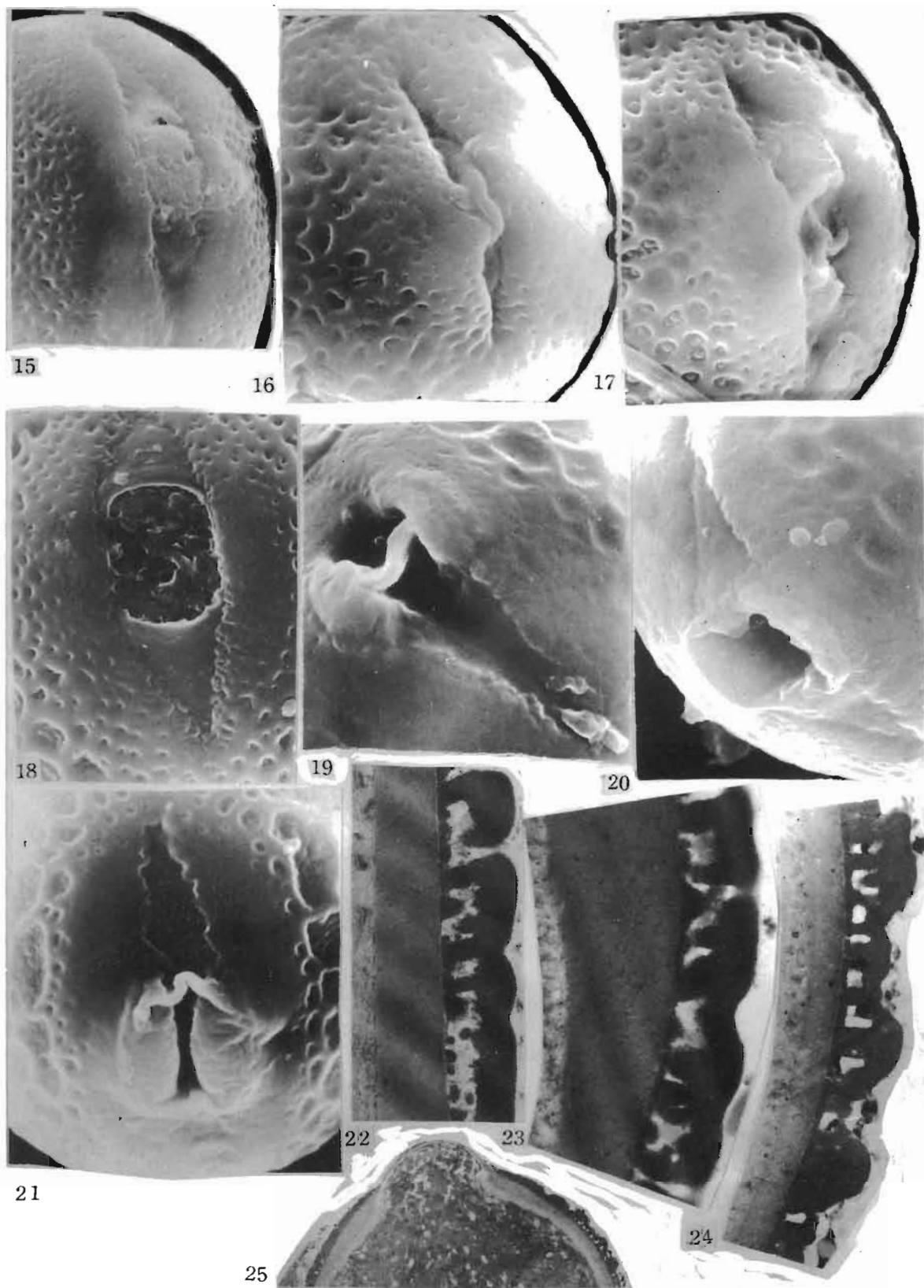
图版 II Plate II

15, 22. 葛 *P. lobata*; 16. 食用葛 *P. edulis*; 17, 24, 25. 粉葛 *P. thomsonii*; 18. 黄毛葛 *P. calycina*; 19. 云南葛 *P. peduncularis*; 20, 21. 三裂叶葛 *P. phaseoloides*; 23. 山葛 *P. montana*. 1-8 均为 $\times 3000$; 9-24 均为 $\times 7000$; 25 为 $\times 2500$.
 Fig. 1-8, $\times 3000$; Fig. 9-24, $\times 7000$; Fig. 25, $\times 2500$

凭证标本 Voucher

- P. lobata* 江苏宜兴, 无名, 55号; 四川凉山, 四川药源队采 25651; 山东中医药研究所, 73号; 四川南川槐坪, 仲耘, 61; 陕西镇巴, 周文朴, 081号; 辽宁千山, 邱淑华, 58号; 本所植物园
P. montana 广西玉林, 李亚谋, 8号; 云南思茅, 顾志平, 9190; 云南元阳, 顾志平, 9182
P. omeiensis 四川峨嵋, 1305号; 四川兴文, 兴文队; 77-118
P. alopecuroides 云南车里, 邱炳云等, 46号
P. edulis 云南巍山, 顾志平, 9039号
P. thomsonii 湖南资兴, 康合安, 91号; 福建沙县, 无名, 10号; 云南勐海, 顾志平, 9139
P. calycina 云南丽江, 顾志平, 9027
P. peduncularis 云南巍山, 顾志平, 9042; 四川凉山, 四川药源普查队, 25218
P. phaseoloides 由中国科学院华南植物所黄向旭赠





See explanation at the end of text