

螺序草属(茜草科)的花粉形态

马其侠, 王瑞江*, 陈炳辉

(中国科学院华南植物园, 广州 510650)

摘要:首次对螺序草属(*Spiradiclis* Bl.)的 11 种和 1 变型共 16 份植物的花粉样品在光镜和电镜下进行了观察。结果表明, 本属植物花粉为单粒, 小型和中型花粉, 近球形至椭球形, 辐射对称, 常具 3 孔沟, 偶为 4 孔沟, 外壁表面纹饰为孔状。花粉外壁由不连续的具穿孔的覆盖层、柱状结构和基层组成, 内外壁明显。此外, 本属植物的花粉具有花粉 2 型和“芽状”结构的現象。螺序草属植物的花粉形态在属下分类上有一定的局限性, 但是在个体的系统发育上却可以提供极有价值的信息, 如具有花粉单型的种类比花粉二型的种类进化。

关键词:螺序草属; 花粉形态; 茜草科

中图分类号: Q944.58

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395 (2005) 02-0159-08

Pollen Morphology of *Spiradiclis* Bl. (Rubiaceae)

MA Qi-xia, WANG Rui-jiang*, CHEN Bing-hui

(South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Sixteen pollen samples from 11 species and 1 form of the genus *Spiradiclis* Bl. were examined under LM, SEM and TEM. Results revealed that pollen grains of *Spiradiclis* were single, small or medium-sized, spheroidal to prolate, radial symmetry, usually 3-colporate, sometimes 4-colporate, and with perforated tectate. The exine consisted of inconsistent perforated tectate, columellae and foot layer. Both exine and intine were obvious. Pollen dimorphism and bubble-like protrusions were found in *Spiradiclis*. Pollen characters of *Spiradiclis* have little value for distinguishing infra-genus taxa, but they can provide much information in the phylogenetic relationships among species, e.g., the taxon having same pollen is more advanced than that having dimorphic pollen.

Key words: *Spiradiclis*; Pollen morphology; Rubiaceae

螺序草属(*Spiradiclis* Bl.)隶属于茜草科(Rubiaceae)耳草族(Hedyotideae)^[1], 分布在南亚、东南亚以及我国的南部和西南部, 广西和云南地区是其现代分布中心。该属约有 36 种, 2 变种和 2 变型, 我国产 33 种, 1 变种和 2 变型。螺序草属以草本, 聚伞花序, 花 5 基数, 蒴果近球形或近椭圆形, 常纵向开裂为 4 果瓣等特征形成一个很自然的属。

很多学者曾对茜草科的花粉进行了研究报道: Verdcourt^[2]、Melhem, Rossi & Silvestre^[3]、Robbrecht^[4]等证明本科的花粉为多类型的, 且具有重要的分类学价值; Robbrecht^[4]、Johnansson^[5]、Andersson^[6]、

Persson^[7]以及 Huysmans, Robbrecht & Smets^[8]等确证茜草科的花粉形态特征具有系统学意义; Rova & Andersson^[9]、Andreasen & Bremer^[10]等把花粉数据运用到分支分析中确定茜草科内一些分类群的系统发育关系。由于螺序草属是茜草科中一个小属, 大部分物种是近几十年发表的, 且多数为野外少见种, 所以此属的花粉资料尚未见相关报道。我们收集到本属 11 种 1 变型共 16 份花粉样品进行光学显微镜(LM)、扫描电镜(SEM)以及透射电镜(TEM)观察, 报道本属的花粉形态, 主要比较分析其形态特征, 以期为此属的分类学和系统演化研究提供科学依据。

收稿日期: 2004-04-09 接受日期: 2004-08-05

基金项目: 中国科学院分类区系特别支持费(2000)资助

* 通讯作者 Corresponding author

1 材料和方法

1.1 实验材料

实验所用花粉材料均取自腊叶标本, 凭证标本均保存于中国科学院华南植物园标本馆 (IBSC)。实验所选材料见表 1。

1.2 实验方法

LM 和 SEM 样品制备:把花药放入指管中加入 70% 酒精后夹碎, 用超声波清洗器强档震荡 30–45 min, 吸取处理后的花粉液体滴于载玻片上制片, 在光学显微镜下测量 20 粒花粉的大小 (以极轴 P×赤道轴 E 表示), 取其平均值、最大值和最小值; 将处理后的花粉贴在有双面胶的铜台上, 离子溅射镀金膜 10 nm, 利用 JSM-T300 扫描电镜观察照相。

TEM 样品制备:把花药放入指管中, 经 0.1 mol/L 的二甲砷酸钠配制的 3% 戊二醛, 1% 锇酸双固定, 系列酒精脱水, 环氧丙烷过渡, EP812 环氧树脂包埋处理后, 用 Leica-S 型超薄切片机切片, 醋酸双氧钠、柠檬酸三铅双染色, 最后利用 JEM-1010 型透射

电镜观察拍照。

花粉形态特征描述术语主要参考 Punt 等^[1]。

2 观察结果

2.1 属的特征描述

花粉为单粒, 辐射对称, 圆球形或椭球形, 极少为长球形, 极面观为近三角形或三角形, 偶见四角形。大小为 16.56–34.08 μm ×17.22–24.32 μm , 为小型 (10–25 μm) 或中型 (25–50 μm) 花粉, P/E 值为 0.9–1.4。花粉为沟孔型 (colporate), 具 3 孔沟, 极少 4 孔沟, 沟较长, 两端尖或钝, 沟膜上被小颗粒状突起 (近长球形和长球形花粉沟膜一般不可见), 内孔近圆形至长圆形。花粉表面为孔状纹饰 (perforate, 图版 I:1), 穿孔形状多为圆形或近圆形, 在孔沟边缘处较小且稀疏。花粉壁的外壁 (exine) 和内壁 (intine) 都很明显。外壁由具穿孔的覆盖层 (perforated tectate), 柱状结构 (columellae) 和基层 (foot layer) 组成 (图版 II:23)。一些种类的内壁在萌发孔处增厚并向外突出, 形成一个芽状结构 (图 II:17–18, 20–

表 1 研究选用的螺序草属植物的分类群

Table 1 Taxa of *Spiradictis* selected for pollen morphological study

分类群 Taxon	采集地 Locality	花柱 Style	凭证标本 Voucher specimen
螺序草 <i>S. caespitosa</i> Bl.	云南屏边 Pingbian, Yunnan	花柱同长 Homostyled	毛品一2980 Mao P Y 2980
柳叶螺序草 <i>S. caespitosa</i> f. <i>submersa</i> Lo	贵州贞丰, 王母 Wangmu, Zhenfeng, Guizhou	花柱同长 Homostyled	邓世纬 91002 Deng S W 91002
峨嵋螺序草 <i>S. emeiensis</i> Lo	四川峨嵋山 E'mei mountain, Sichuan	短柱花 Short-styled	祝正银 2314 Zhu Z Y 2314
红花螺序草 <i>S. coccinea</i> Lo	广西龙州 Longzhou, Guangxi	长、短柱花 Long- & short-styled	陈少卿 13475 Chun S H 13475
心叶螺序草 <i>S. cordata</i> Lo et W. L. Sha	广西龙州 Longzhou, Guangxi	短柱花 Short-styled	高锡朋 55504 Ko S P 55504
焕镛螺序草 <i>S. chuniiana</i> R. J. Wang	广西弄岗 Nonggang, Guangxi	短柱花 Short-styled	王瑞江 392 Wang R J 392
两广螺序草 <i>S. fusca</i> Lo	广西桂林 Guilin, Guangxi	长柱花 Long-styled	邓志农 13436 Deng Z N 13436
广东螺序草 <i>S. guangdongensis</i> Lo	广东南昆山 Nankun mountain, Guangdong	长柱花 Long-styled	南昆山调查队 71355 Nankunshan Expedition 71355
宽昭螺序草 <i>S. howii</i> Lo	广西大吧子 Da Bazi, Guangxi	短柱花 Short-styled	王启无 88012 Wang C W 88012
罗氏螺序草 <i>S. loana</i> R. J. Wang	云南西畴 Xichou, Yunnan	长柱花 Long-styled	冯国楦 11953 Feng G M 11953
石生螺序草 <i>S. petrophila</i> Lo	广西弄岗 Nonggang, Guangxi	长柱花 Long-styled	王瑞江 390 Wang R J 390
伞花螺序草 <i>S. umbelliformis</i> Lo	广东阳春 Yangchun, Guangdong	长柱花 Long-styled	黄志 42113 Wang C 42113
	广西龙州 Longzhou, Guangxi	短柱花 Short-styled	李荫昆 249 Li Y K 249
	广东乳源 Ruyuan, Guangdong	长柱花 Long-styled	刘心祁 29077 Liu X Q 29077

22), 若经过醋酸酐处理, 芽和内壁会消失。本属一些花柱异长的红花螺序草 *S. coccinea* 和宽昭螺序草 *S. howii* 具有花粉二型现象, 长、短柱花的花粉在体积和形态上存在一定差别。

2.2 种的特征描述

本文共对螺序草属 11 种和 1 变型分类群的花粉形态进行了观察和比较, 特征描述见表 2。

表 2 螺序草属植物的花粉形态比较

Table 2 Comparison of pollen morphology in *Spiradiclis*

亚属 Subgenus	分类群 Taxon	花柱 Style	形状* Shape	大小 Size (μm)	P/E	极面观 Polar view	萌发孔 类型 Aperture type	孔沟 宽度 Width of colpo- rate (μm)	沟膜 纹饰 Colpus sculp- ture	内孔 形状 Endo- aperture shape	图版 Plate
螺序草 亚属 Subgen. <i>Spiradiclis</i>	螺序草 <i>S. caespitosa</i>	花柱	长圆 球形	23.41(19.16–27.81)× 22.23(16.24–28.84)	1.1	近三角 形, 极少 四角形	3孔沟, 稀4孔沟 3- or 4- colporate	1.12– 2.19	颗粒状 Granulate	长圆形 Oblong	I:1–2
		同长 Homos- tylous	Prolate spher- oidal								
	柳叶螺序草 <i>S. caespitosa</i> f. <i>subimmersa</i>	花柱 同长 Homos- tylous	长圆 球形 Prolate spher- oidal	23.32(17.23–30.30)× 21.83(16.64–26.57)	1.1	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	2.19	颗粒状 Granulate	椭圆形 Spher- oidal	I:3
峨嵋螺序草 <i>S. emeiensis</i>	短柱花 Short- styled flower	长圆 球形 Prolate spher- oidal	20.78(18.43–23.22)× 20.30(17.78–22.76)	1.0	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	1.42	颗粒状 Granulate	长圆形 或近圆 形, 边缘 增厚 Oblong or sub- circular, with thickened margin	I:4	
球果亚属 Subgen. <i>Sinospirad- iclis</i> Lo	红花螺序草 <i>S. coccinea</i>	短柱花 Short- styled flower	近长 球形 Subpro- late	30.71(27.26–35.96)× 26.16(22.62–32.77)	1.2	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	2.36	颗粒状 Granulate	近圆形, 边缘外 壁稍 增厚 Subcir- cular, with slightly thickened margin	I:5
			长柱花 Long- styled flower	长圆 球形 Prolate spher- oidal	18.73(15.91–23.72)× 18.76(15.84–21.99)	1.0	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	1.50	颗粒状 Granulate	近圆形, 边缘外 壁稍 增厚 Subcir- cular, with slightly thickened margin
	心叶螺序草 <i>S. cordata</i>	短柱花 Short- styled flower	长圆 球形 Prolate spher- oidal	23.81(20.53–28.62)× 20.83(19.41–20.53)	1.1	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	1.64	颗粒状 Granulate	椭圆形 Spher- oidal	I:7

Table 2 (Continued)

亚属 Subgenus	分类群 Taxon	花柱 Style	形状* Shape	大小 Size (μm)	P/E	极面观 Polar view	萌发孔 类型 Aperture type	孔沟 宽度 Width of colpo- rate (μm)	沟膜 纹饰 Colpus sculp- ture	内孔 形状 Endo- aperture shape	图版 Plate
球果亚属 Subgen. <i>Sinospira- diclis</i> Lo	焕铺螺序草 <i>S. chuniiana</i>	短柱花 Short- styled flower	长圆 球形 Prolate spher- oidal	18.51(14.97–22.19)× 16.80(15.22–21.17)	1.1	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	1.20	颗粒状 Granulate	近圆形 Subcir- cular	I:8
	两广螺序草 <i>S. fusca</i>	长柱花 Long- styled flower	近长 球形 Subpro- late	29.24(23.06–33.06)× 22.58(19.43–26.97)	1.3	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	1.49	沟膜 未见 Colpus not seen	长圆形 Oblong	I:9
广东螺序草 <i>S. guangdong- ensis</i>	长柱花 Long- styled flower	近长 球形 Subpro- late	29.80(25.78–32.48)× 24.43(20.59–27.88)	1.2	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	1.50	沟膜 未见 Colpus not seen	不明显 Incons- picuous	I:10	
宽昭螺序草 <i>S. howii</i>	短柱花 Short- styled flower	长球形 Prolate	32.34(25.70–37.70)× 23.57(18.85–31.61)	1.4	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	2.71	沟膜 未见 Colpus not seen	不明显 Incons- picuous	II:11	
	长柱花 Long- styled flower	宽圆 球形 Oblate spher- oidal	23.91(21.17–30.16)× 26.52(23.40–31.90)	0.9	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	2.74	颗粒状 Granulate	近圆形 Subcir- cular	II:12	
罗氏螺序草 <i>S. loana</i>	长柱花 Long- styled flower	长圆 球形 Prolate spher- oidal	16.56(13.58–19.93)× 17.22(14.38–21.17)	1.0	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	1.05	颗粒状 Granulate	椭圆形 Spher- oidal	II:13	
石生螺序草 <i>S. petrophila</i>	长柱花 Long- styled flower	近长 球形 Subpro- late	25.28(21.38–28.62)× 20.65(17.68–23.55)	1.2	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	1.41	沟膜 未见 Colpus not seen	长圆形 Oblong	II:14	
伞花螺序草 <i>S. umbelli- formis</i>	短柱花 Short- styled flower	长圆 球形 Prolate spher- oidal	21.09 (17.3–24.16) × 19.95(15.77–23.14)	1.1	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	2.74	颗粒状 Granulate	椭圆形 或近 圆形 Spher- oidal or subcir- cular	II:15	
	长柱花 Long- styled flower	长圆 球形 Prolate spher- oidal	21.20(16.53–26.65)× 19.46(16.82–25.23)	1.1	近三 角形 Subtrian- gular	3孔沟 3- colporate	1.77	颗粒状 Granulate	近圆形 Subcir- cular	II:16	

*Punt 等^[11]根据 P/E 值将花粉形状分为 8 种类型, 本文只涉及到其中的 4 种, 即宽圆球形 (0.88–1.00), 长圆球形 (1.00–1.14), 近长球形 (1.14–1.33) 和长球形 (1.33–2.00)。Punt et al^[11] defined 8 types for pollen shape based on P/E value. In this paper, the pollen shapes of *Spiradiclis* refer to 4 types only, viz. oblate spheroidal (0.88–1.00), prolate spheroidal (1.00–1.14), subprolate (1.14–1.33), and prolate (1.33–2.00).

3 讨论

3.1 螺序草属植物的花粉二型与花柱异长

花粉二型是指同一种植物长柱花和短柱花的花粉常常具有两种不同的形态特征。螺序草属中花柱异长的红花螺序草 *S. coccinea* 和宽昭螺序草 *S. howii* 的花粉在形状和体积上存在较大差别: 体积上, 短柱花花粉普遍比长柱花的大, 如在红花螺序草 *S. coccinea* 中, 短柱花的花粉粒为中型, 而长柱花的则为小型; 在宽昭螺序草 *S. howii* 中, 短柱花花粉为长球形, 而长柱花的则为圆球形。但同样花柱异长的伞花螺序草 *S. umbelliformis* 却没有出现花粉二型现象, 这说明花柱异长在一定程度上可以引起花粉的二型现象, 这种情况在茜草科中较为普遍存在⁹。Müller 于 1869 年第一次发现茜草科 *Faramea* 属一种植物具花粉二型现象, 短柱花的花粉不仅较长柱花的大, 而且表面具微刺; Baker 通过研究 *Rudgea jasminoides* 认为茜草科中花粉二型与花柱异长有关¹²。Bahadur 在研究茜草科 *Oldenlandia* 属、耳草属 *Hedyotis* 和五星花属 *Pentas* 的花粉二型时发现短柱花的花粉较长柱花的大¹³; Naiki & Nagamasu 通过研究 *Damnacanthus* 属的花粉发现短柱花花粉大而且网脊上具颗粒, 而长柱花花粉小且网脊光滑, 二者差别明显¹⁴。尽管茜草科中花柱异长与花粉二型相关联, 但 Robbrecht 认为并不绝对, 有些花柱异长的种类并不具有花粉二型现象¹⁵, 与本次实验结果很一致。花粉二型应该是一个较有价值的分类学性状, 但由于受实验材料所限, 没能观察属内所有花柱异长分类群的长柱花和短柱花花粉, 无法深入探讨这一性状的分类学意义及其应用。

3.2 内孔处花粉壁内壁加厚突出结构

我们实验发现在某些分类群的花粉内孔处存在由花粉壁内壁加厚突出形成的芽状结构, 如螺序草 *S. caepitosa*, 宽昭螺序草 *S. howii* 和焕镛螺序草 *S. chuniiana*, 这一特殊结构在花粉干后变得不太规则且表面纹饰也因物种不同而存在差别(图版 II: 17-18, 20-21)。

花粉内孔处具芽状的突出结构在茜草科 *Isertieae* 和蛇根草族 *Ophiorrhizeae* 族的成员中有过报道¹⁵。Philip & Mathew、Chennaveeraiah & Shivakumar 以及 Mathew & Philip 等称此类结构为“孢芽”(pollen buds), 并认为它们的功能是携带包括于其中的营养核一起从花粉粒上脱落¹⁶⁻¹⁸。Igersheim & Weber 在研究蛇根草属 *Ophiorrhiza* 的

“孢芽”形成时指出, 高液泡化的“孢芽”是在第一次有丝分裂之前由花粉内壁外层形成, 在生殖细胞形成后不久就会脱落, 但是营养核并不是随孢芽的脱落而从花粉粒中排出¹⁵。Weber & Igersheim 认为“孢芽”在功能上与花粉鞘(pollenkitt)¹⁹(在花粉释放时由花粉壁绒毡层产生的, 可以使花粉粘连在一起的物质)的释放有关, 即在花粉鞘形成过程中“孢芽”与花药的绒毡层接触并紧密相连, 随着药室内壁的扩张, 在“孢芽”与绒毡层的连接处就会破裂而释放出花粉鞘, 同时也指出“孢芽”这一术语的不合理性, 但并没有给出一个更合理的描述²⁰。Tilney & Van Wyk 认为用“内壁加厚突出”(protruding oncus)来描述这一特殊结构更为合适²¹。

Baker 在研究茜草科 *Faramea* 属花粉时指出, 一些未经醋酸酐处理的花粉具有特殊的孔膜, 其较一般孔膜薄, 且与内壁紧密相连, 但在花粉制样过程中极易脱落, 致使处理过的和未处理的花粉图式存在极大差别²¹。由于当时无法研究花粉萌发时此类孔膜的行为, 其功能尚不能确定, 但他强调它们的形状在属内种间花粉的识别上应具有重要意义。

Baker 在 1955 年报道的那种比较特殊的孔膜应该就是 Philip & Mathew 等人所描述的“孢芽”, 因为它们具有共同特性: 内壁为其组成成分, 且极易脱落。我们同意 Tilney & Van Wyk 观点²¹, 认为用“内壁加厚突出”(protruding oncus)的术语来描述这一特殊结构更为贴切, 若用“孢芽”这一术语, 会使人误以为这一结构是花粉萌发的结果。至于“内壁加厚突出”在分类学和系统学上的意义, Baker 认为它们的形状在种间花粉的识别上应具有重要意义²²。我们的实验也证明它们在形状和表面纹饰上存在种间差异, 但在实际运用时却应慎重, 因为“内壁加厚突出”在花粉处理过程中极易脱落, 而且仅存在于花粉第一次有丝分裂阶段之前的阶段。我们在观察花粉, 尤其是腊叶标本的花粉时, 很难断定那些看似无“内壁加厚突出”的花粉是不是真的没有这一结构, 从而影响到运用这一结构特征进行种间花粉识别的真实性。因此, 对于“内壁加厚突出”这一结构特征在螺序草属内的分类学和系统学上的意义有待进一步研究。

3.3 花粉形态的分类学和系统演化意义

螺序草属的花粉表面具穿孔纹饰, 根据形状和大小可以简单地分为两类: 1) 花粉粒圆球形, P/E 值为 0.9-1.1, 小型花粉, 花粉沟一般稍宽, 沟膜及其上分布的小颗粒状突起均很明显, 如螺序草 *S.*

caespitosa、柳叶螺序草 *S. caespitosa* f. *subimmersa*、峨嵋螺序草 *S. emeiensis* (短柱花花粉)、红花螺序草 *S. coccinea* (长柱花花粉)、心叶螺序草 *S. cordata* (短柱花花粉)、焕镛螺序草 *S. chuniiana* (短柱花花粉)、宽昭螺序草 *S. howii* (长柱花花粉)、罗氏螺序草 *S. loana* (长柱花花粉)、伞花螺序草 *S. umbelliformis* (长、短柱花花粉); 2) 花粉粒近长球形或长球形, P/E 值为 1.2–1.4, 中型花粉, 花粉沟一般细狭, 沟膜不明显, 如红花螺序草 *S. coccinea* (短柱花花粉)、两广螺序草 *S. fusca* (长柱花花粉)、广东螺序草 *S. guangdongensis* (长柱花花粉)、宽昭螺序草 *S. howii* (短柱花花粉)、石生螺序草 *S. petrophila* (长柱花花粉)。螺序草亚属内只存在第一种花粉, 球果亚属内两类花粉均出现, 但是根据花粉的特征区分两个亚属仍然很困难, 这说明花粉形态在属下分类群的划分上意义不大。此外, 蛇根草属在形态上与螺序草属较接近, Igersheim & Weber^[15]观察到蛇根草属 *Ophiorrhiza* 植物的花粉与螺序草 *S. caespitosa* 的花粉十分相似: 3–4 孔沟, 角孔型, 内孔纵长, 沟膜上密被小颗粒状突起, 外壁表面具穿孔。这两个属的花粉形态无明显差异, 说明二者存在密切的亲缘关系, 同时也说明螺序草属的花粉形态在属水平上的分类学意义不大。

Baker 在对花粉二型及其衍生的单型进行广泛研究的基础上认为它们有助于解决科内分类群的起源发生和系统发育等问题^[2], 由此我们可以初步推断, 在螺序草属内具单型花粉的种类比具二型花粉的种类更进化。

致谢 承蒙中国科学院华南植物研究所标本馆 (IBSC) 提供花粉材料, 电镜室胡晓颖、徐信兰老师协助制片和拍照, 在此表示诚挚的感谢。

参考文献

- [1] Lo H S (罗献瑞). Fl Reipubl Popularis Sin, Tomus 71(1). Rubiaceae (1) [M]. Beijing: Science Press, 1999. 86–110. (in Chinese)
- [2] Verdcourt B. Remarks on the classification of the Rubiaceae [J]. Bull Jard Bot Etat Brux, 1958, 28: 209–281, plates 8–16.
- [3] Melhem T S, Rossi C L D B, Silvestre M S F. Pollen morphological studies in Rubiaceae [J]. Hoehnea, 1974, 4: 49–70.
- [4] Robbrecht E. Tropical woody rubiaceae [J]. Opera Bot Belg, 1988, 1: 1–271.
- [5] Johnansson J T. Pollen morphology of the tribe Morindeae (Rubiaceae) [J]. Grana, 1987, 26: 134–150.
- [6] Andersson L. Pollen characteristics of the tribes Calycophylleae, Cinchoneae and Hillieae (Rubiaceae) [J]. Nord Bot, 1993, 13: 405–417.

- [7] Persson C. Pollen morphology of the Gardenieae-Gardeniinae (Rubiaceae) [J]. Nord J Bot, 1993, 13: 561–582.
- [8] Huysmans S, Robbrecht E, Smets E. A collapsed tribe revisited: Pollen morphology of the Isertieae (Cinchonoideae-Rubiaceae) [J]. Rev Palaeobot Palynol, 1998, 104: 85–113.
- [9] Rova J H E, Andersson L. A reevaluation of the tribes Hippotideae and Tammsieae (Rubiaceae) [J]. Nord Bot, 1995, 84(Suppl): 227.
- [10] Andreassen K, Bremer B. Phylogeny of the Ixoroideae (Rubiaceae) [J]. Opera Bot Belg, 1996, 7: 119–138.
- [11] Punt W, Blackmore S, Nilsson S, et al. Glossary of Pollen and Spore Terminology [M]. Utrecht: Laboratory of Palaeobotany and Palynology (LPP) Foundation, 1994. (<http://www.biounl/~palaeo/glossary/glos-int.htm>, Aug 2, 2004).
- [12] Baker H G. Pollen dimorphism in the Rubiaceae [J]. Evolution, 1956, 10(1): 23–31.
- [13] Bahadur B. Pollen dimorphism in three heterostyled Rubiaceae [J]. Rev Palaeobot Palynol, 1968, 7: 233–239.
- [14] Naiki A, Nagamasu H. Distyly and pollen dimorphism in *Damnanthus* (Rubiaceae) [J]. J Plant Res, 2003, 116(2): 105–113.
- [15] Igersheim A, Weber M. "Pollen bud" formation in *Ophiorrhiza* (Rubiaceae): An ultrastructural reinvestigation [J]. Opera Bot Belg, 1993, 6: 51–59.
- [16] Philip O, Mathew P M. Cytology of exceptional development of the male gametophyte in *Ophiorrhiza mungos* [J]. Can J Bot, 1975, 53: 2032–2037.
- [17] Chennaveeraiah M S, Shivakumar P M. Pollen bud formation and its role in *Ophiorrhiza* spp. [J]. Ann Bot, 1983, 51: 449–452.
- [18] Mathew P M, Philip O. Developmental and systematic significance of pollen bud formation in *Ophiorrhiza* Linn [J]. New Bot, 1987, 14: 47–54.
- [19] Knoll F. über Pollenkitt und Bestäubungsart [J]. Z Botanik, 1930, 23: 610–675.
- [20] Weber M, Igersheim A. Pollen buds in *Ophiorrhiza* (Rubiaceae) and their role in pollenkitt release [J]. Bot Acta, 1994, 107: 257–262.
- [21] Tilney P M, Van Wyk A E. Pollen morphology of *Canthium*, *Keetia* and *Psydrax* (Rubiaceae: Vanguerieae) in South Africa [J]. Grana, 1997, 36: 249–260.
- [22] Baker H G. Aperture membranes in studies of pollen morphology and taxonomy [J]. New Phytol, 1955, 54 (3): 350–352.

图版说明

图版 I

- 1–2. 螺序草. 1. 极面观, 三孔沟型; 2. 极面观, 四孔沟型;
3. 柳叶螺序草. 极面观, 示孔沟;
4. 峨嵋螺序草. 极面观, 示孔沟;
- 5–6. 红花螺序草. 5. 短柱花花粉, 极面观, 示孔沟; 6. 长柱花花粉, 极面观, 示孔沟;
7. 心叶螺序草. 赤道面观, 示孔沟;
8. 焕镛螺序草. 赤道面观, 示孔沟;
9. 两广螺序草. 赤道面观, 示孔沟;
10. 广东螺序草. 极面观, 示萌发沟。

图版 II

- 11-12. 宽昭螺序草. 11. 短柱花花粉, 极面观, 示萌发沟; 12. 长柱花花粉, 极面观, 示孔沟;
- 13. 罗氏螺序草. 极面观, 示孔沟;
- 14. 石生螺序草. 赤道面观, 示孔沟;
- 15-16. 伞花螺序草. 15. 短柱花花粉, 极面观, 示孔沟; 16. 长柱花花粉, 极面观, 示孔沟;
- 17. 螺序草. 内孔处的花粉内壁的增厚突出结构;
- 18. 焕镛螺序草. 内孔处的花粉内壁的增厚突出结构;
- 19. 罗氏螺序草. 花粉壁结构;
- 20-23. 宽昭螺序草. 20-21. 在 SEM 下内孔处的花粉内壁的增厚突出结构; 22. 在 TEM 下内孔处的花粉内壁的增厚突出结构; 23. 在 TEM 下花粉壁结构. C: 柱状结构, F: 基层, I: 内壁, P: 内壁增厚突出; T: 覆盖层.

Explanation of plates

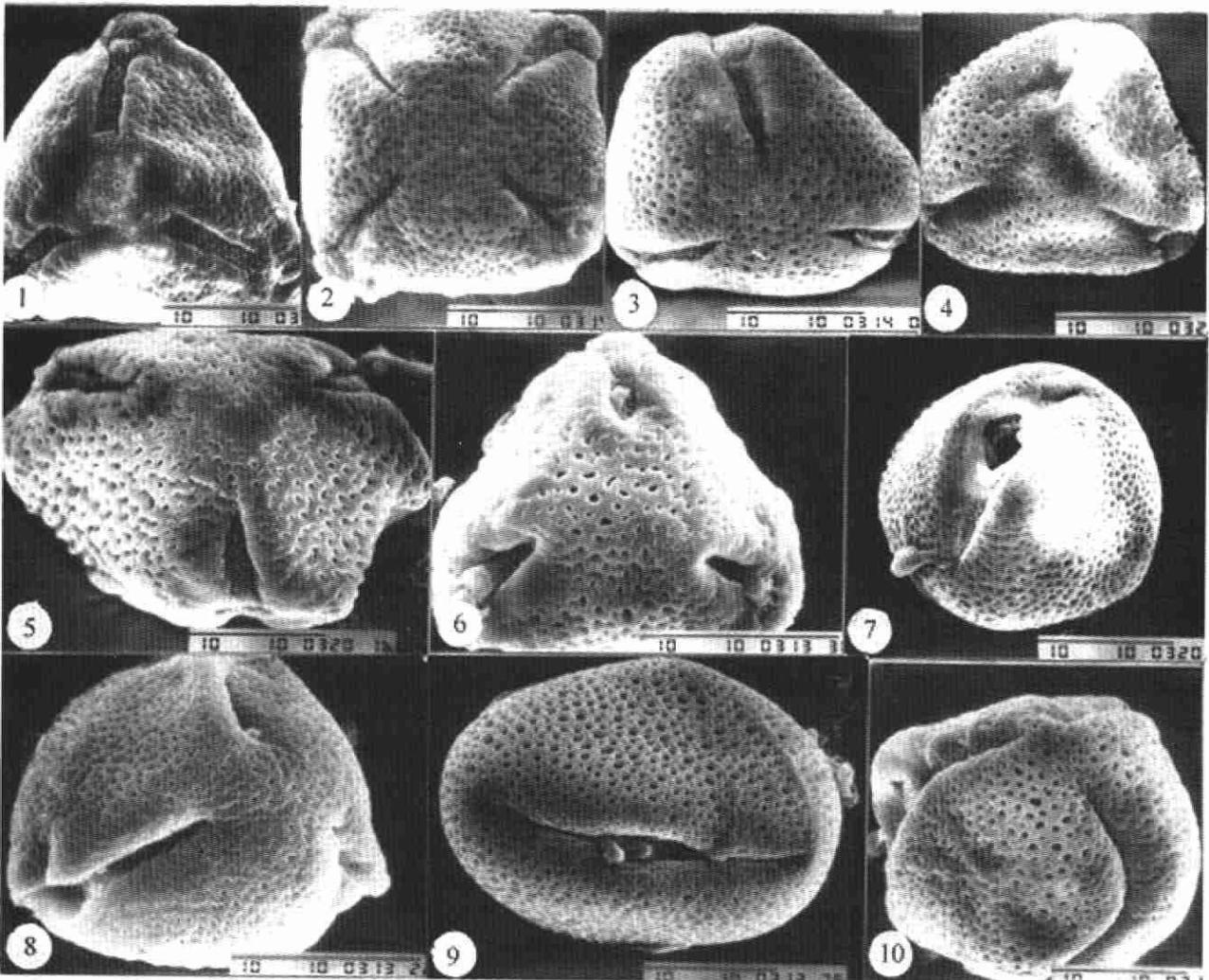
Plate I

- 1-2. *S. caespitosa*. 1. Polar view, tricolporate; 2. Polar, 4-colporate;
- 3. *S. caespitosa* f. *subimmersa*. Polar view, tricolporate;
- 4. *S. emeiensis*. Polar view, tricolporate;

- 5-6. *S. coccinea*. 5. Short-styled pollen, polar view, tricolporate; 6. Long-styled pollen, polar view, tricolporate;
- 7. *S. cordata*. Equatorial view, tricolporate;
- 8. *S. chuniiana*. Equatorial view, tricolporate;
- 9. *S. fusca*. Equatorial view, tricolporate;
- 10. *S. guangdongensis*. Polar view, tricolporate.

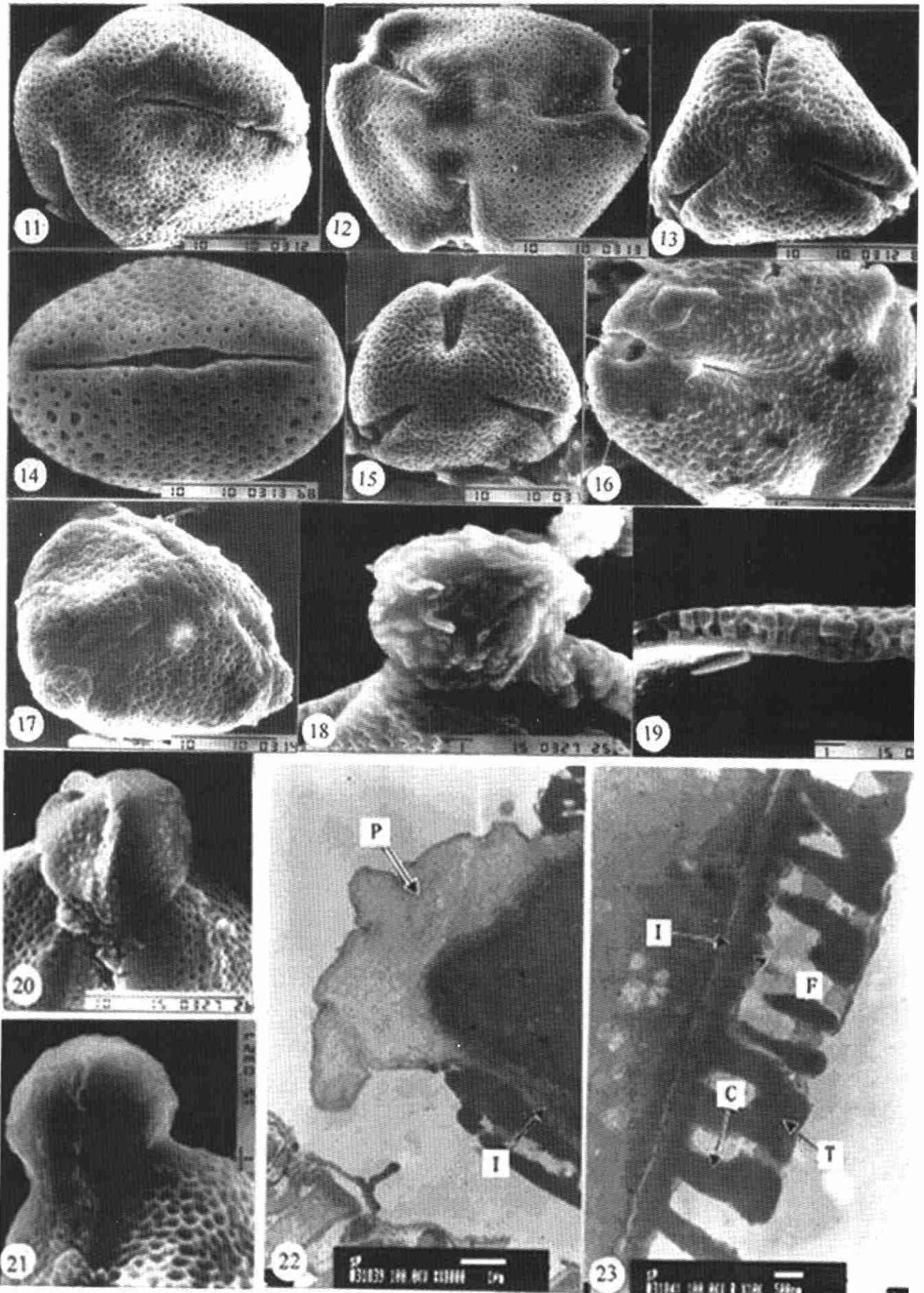
Plate II

- 11-12. *S. howii*. 11. Short-styled pollen, polar view, tricolporate; 12. Long-styled pollen, polar view, tricolporate;
- 13. *S. loana*. Polar view, tricolporate;
- 14. *S. petrpphila*. Equatorial view, tricolporate;
- 15-16. *S. umbelliformis*. 15. Short-styled pollen, polar view, tricolporate; 16. Long-styled pollen, polar view, tricolporate;
- 17. *S. caespitosa*. Showing protruding oncus;
- 18. *S. chuniiana*. Showing protruding oncus;
- 19. *S. loana*. Showing the transverse structure of sporoderm;
- 20-23. *S. howii*. 20-21. Showing protruding oncus under SEM. 22. Showing protruding oncus under TEM. 23. Showing transverse structure of sporoderm under TEM. C: Columella; F: Footlayer; I: Intine; P: Protruding oncus; T: Tectum.



马其侠等: 图版 I

MA Qi-xia et al.: Plate I



马其侠等:图版 II