

菊科千里光族款冬亚族的花粉 超薄结构及其系统学意义*

刘建全

(中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001)

提 要 研究了国产菊科千里光族款冬亚族及其相关类群 11 属 15 种植物的花粉超薄结构。研究类群的花粉超薄结构可分为 2 类：“千里光型”和“向日葵型”。多榔菊属、大吴风草属和毛冠菊属为“向日葵型”，其余种类均为“千里光型”。根据花粉超薄结构类型，结合其它有关方面的研究，认为大吴风草属与囊吾属并不近缘，而毛冠菊属可能接近于紫菀族。

关键词 花粉超薄结构，千里光族，款冬亚族，毛冠菊属

中图分类号: Q 944 文献标识码: A 文章编号: 1000-470X (2000) 06-0461-05

POLLEN WALL ULTRASTRUCTURES OF THE SUBTRIBE TUSSILAGININAE (ASTERACEAE: SENECIONEAE) OF THE EASTERN ASIA AND THE IR SYSTEMATIC AND TAXONOMIC SIGNIFICANCE

Liu Jianquan

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences Xining 810001)

Abstract The pollen wall ultrastructures of 15 species, representing 11 genera in the Subtribe Tussilaginatae and related taxa of Trib. Senecioneae (Asteraceae) from China were investigated under TEM. There are two types of pollen wall ultrastructure: “Helianthoid” and “Senecioid”. The “Helianthoid” type was detected in *Doronicum*, *Farfugium* and *Nannoglottis* while the “Senecioid” was found in the remained genera. Based mainly on the present investigation and combined with the other evidence, it is suggested that *Farfugium* should not be related to the *Ligularia*, and *Nannoglottis* should be near to the *Asteraceae*.

Key words Pollen wall ultrastructure, Senecioneae, Tussilaginatae, *Nannoglottis*

Jeffrey 和 Chen^[1]将东亚千里光族划分为 3 个亚族: 款冬亚族 Tussilaginatae (12 属)、狗舌草亚族 Tephroseridinae (3 属) 和千里光亚族 Senecioninae (7 属)。针对这一处理, 后

收稿日: 1999-10-31, 修回日: 2000-03-12。作者: 男, 1969 年 3 月生, 博士, 副研究员, 主要从事系统与进化植物学研究。

* 中国科学院生物系统与进化特别支持费(9922)和国家自然科学基金资助项目。

来的学者分歧较大。陈艺林在中国植物志中接受了这一处理^[2]；而林有润^[3]则认为 Jeffrey 和 Chen^[1]的款冬亚族不是单系群，并对它进行了进一步的划分，其款冬亚族仅含款冬属 *Tussilago* 和蜂斗菜属 *Petasites* 2 属，其近缘的亚族是毛冠菊亚族。与此同时，Robinson 等却将狗舌草亚族所含 3 属并入款冬亚族中^[4]。在上述系统中，不仅款冬亚族的范畴存在争议，而且亚族内许多属的系统位置与亲缘关系也没有得到一致的处理。

Skvarla 和 Turner^[5,6]对经典的千里光族范围^[7]内有关代表属进行花粉超薄结构的研究，划分出 3 种花粉类型：千里光型 (*Senecioid*)、向日葵型 (*Helianthoid*)、春黄菊型 (*Anthemoid*)；春黄菊型仅在 *L. iabum* 和 *S. inclaria* 2 个属中发现。Skvarla 等^[8]又对千里光族花粉超薄结构进行了补充研究，共发现有 8 属的种类具有向日葵型的花粉类型：多榔菊属 *D. oronicum*、*H. aploesthes*、*R. aillardella*、*N. eurolaena*、*S. chistocarpa*、*B. arlettia* 和 *S. senecioheritieri*、*S. glabellus*。Nordestam^[9]对千里光族范围进行重新订正时，将具“春黄菊型”花粉类型的几个属独立为 *Liabeae* 族，并经后来的研究，这个应属于菊苣亚科^[10-12]。具有“向日葵型”花粉的 8 属中有 6 属被排出在千里光族之外，仍旧保留多榔菊属于千里光族中的原因是该属化学成分中含有倍半萜类和吡咯里西啶生物碱；而千里光属的 2 种植物则是由于其他证据不足，暂放在千里光族中^[9]。根据其特殊的花粉类型与形态特征，Nordestam^[13]和 Jeffrey^[14]以 *S. heritieri* 建立了 *Pericallis* 新属；又根据 *S. glabellus* 特殊的染色体基数 $x = 23$ ，Love 和 Love^[15]、Weber 和 Love^[16]、Jeffrey^[14]成立了 *Packera* 属，该属与其近缘属狗舌草属虽在染色体基数上近似，但花粉类型不同。Bain 和 Walker^[17]重新检查了 *Packera* (有时又称 *Senecio* auroid complex) 所有种类及其近缘属 (狗舌草属和千里光属) 的花粉类型，结果表明 *Packera* 属无疑是一自然群，所有种类均为“向日葵型”的花粉类型，而狗舌草属和狭义千里光属的种类则为“千里光型”。已有的研究表明花粉超薄结构在属级水平较为一致，具有相同的花粉类型^[8,11,12]。鉴于千里光族花粉性状在系统发育与分类学上的重要性，东亚千里光族款冬亚族又仅有少量代表种类进行过研究；而一些重要类群，特别是东亚的特有属，如大吴风草属 *Farfugium*、假橐吾属 *Ligulariopsis* 等则无花粉资料的记载；为得到较为完整的花粉学资料，以便进一步探讨款冬亚族的范围及族内各属的系统位置，作者选择了国产千里光族款冬亚族 7 属、狗舌草亚族 2 属、千里光亚族代表属 1 属及疑难属毛冠菊属 *N. annogottis*，对这 11 属 15 种植物进行了透射电镜观察。

1 材料和方法

材料来源见表 1。一部分材料取自野外用卡诺液 (酒精·冰醋酸 = 3:1) 固定的头状花序；另一部分材料直接采自标本。材料经 50% 乙醇处理后，用戊二酸与锇酸双固定，乙醇系列脱水后转入丙酮-树脂混合液中浸透，包埋后在 2KB-III 型超薄切片机上进行切片，用醋酸双氧-柠檬酸铅双染，在 JEM-100CX 透射电镜下观察和照相。“千里光型”与“向日葵型”花粉类型判断参见 Skvarla 和 Turner^[5,6]、Skvarla 等^[8]、Bain 和 Walker^[17]的描述和示意图。

2 观察结果

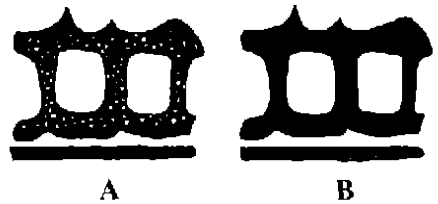
透射电镜下所有研究种类的花粉超薄结构分为 2 类：千里光型 (*Senecioid*) 和向日葵

表 1 透射电镜下的花粉类型及材料来源

Table 1 The pollen types under TEM and the origins of the materials

Taxon	Pollen type	Locality	Voacher specimen
Subtrib. Tussilaginatae			
<i>Tussilago farfara</i>	Senecioid	Xining, Qinghai	Liu Jianquan 354
<i>Ligularia dolichobotrys</i>	Senecioid	Qinling, Shaanxi	Liu Jianquan 423
<i>Ligulariaopsis sichuana</i>	Senecioid	Qinling, Shaanxi	Liu Jianquan 424
<i>Syneilesis aconitifolia</i>	Senecioid	Jilin	Ma Shuquan 10133
<i>Cramanthodium decaisnei</i>	Senecioid	Zaduo, Qinghai	Liu Shangwu 304
<i>Doronicum hungaricum</i>	Helianthoid	Hungary	No collector 330098
<i>D. stenoglossum</i>	Helianthoid	Zhongdian, Yunnan	T. T. Yu 12242
<i>Farfugium japonicum</i>	Helianthoid	Nanchuan, Sichuan	Liu Jiuquan 421
Subtrib. Senecioninae			
<i>Senecio faber</i>	Senecioid	Emei, Sichuan	Liu Jianquan 403
Subtrib. Tephroseridinae			
<i>Tephrosia changii</i>	Senecioid	Nanchuan, Sichuan	Liu Jianquan 416
<i>Sinosenecio villiferus</i>	Senecioid	Fengjie, Sichuan	Zhou Hongfu 108181
<i>S. septilobus</i>	Senecioid	Nanchuan, Sichuan	Liu Jianquan 415
<i>S. oldhamianus</i>	Senecioid	Emei, Sichuan	Liu Jianquan 404
Nannoglottis			
<i>N. gynura</i>	Helianthoid	Zhongdian, Yunnan	Jiang Run 9521
<i>N. camesioides</i>	Helianthoid	Yushu, Qinghai	H. B. G. 1941

型(Helianthoid) (见图 1)^[17]。二者的区别主要是:“向日葵型”花粉外壁柱状层内有小穴(internal foramina),多榔菊属、大吴风草属和毛冠菊属 3 属为此类型(见图版 I 1~ 4 和图版 II 3, 4);“千里光型”花粉外壁柱状层内无小穴,其余各属为“千里光型”花粉类型(见图版 II 1, 2; 图版 III 1~ 4 和图版 IV: 1~ 4)。



A. “向日葵型”花粉; B. “千里光型”花粉
A. Helianthoid pollen type;
B. Senecioid pollen type

图 1 Fig. 1

3 讨论

3.1 千里光族的花粉壁超薄结构演化趋势及大吴风草属的系统位置

菊科花部器官的高度一致性给定义和鉴别科内各分类等级造成了困难^[18]。千里光族的范围和分类界限是菊科中最为困难的一个族。自从 Skvarla 和 Turner^[5, 6, 8]对千里光族花粉全面的研究及 Nordestam^[9]对千里光族的范围进行重新修订之后,“千里光型”花粉超薄结构就成为了定义千里光族的重要性状之一。*Blennoस्पेमा*, *Crocidium* 和 *Ischnea* 等几属在菊科中归属于哪一族是长期争论不休的问题之一, Nordestam^[9]根据它们具有“千里光型”的花粉,将其置于千里光族。因而,重新修订后的千里光族的绝大多数属具有“千里光型”的花粉;但是,如前言所述,千里光族仍有几属的花粉不属于“千里光型”。根据 Bremer^[18], Jeffrey^[9]和 Robinson 等^[4]对千里光族的再次修订,结合本文的研究结果,目前在该族中还具有“向日葵型”花粉的属有 4 属:多榔菊属、大吴风草属、*Packera* 和 *Pericallis*。

Karis^[9]认为在整个菊亚科中,花粉壁超微结构的外壁柱状层无内小孔,即“千里光型”的花粉是原始的,而具有小孔的花粉壁超微结构,即“向日葵型”的花粉,是进化的;并且“向日葵型”的花粉存在趋同与平行演化。千里光族中具有“向日葵型”花粉的 4 属中多榔菊属和大吴风草属被置于款冬亚族中,*Packera* 和 *Pericallis* 则置于千里光亚族中^[4,9,18]。后 2 属除具有千里光亚族的共有特征之外,找不到相似的其它特征;前 2 属拥有的共同特征均是款冬亚族的共征:如花药药室内壁(endothecium)为“极化型”(polarized),花药领为“柱状型”(cylindrical),染色体基数 $x = 30$ 。千里光族中的“向日葵型”花粉也有可能是趋同进化产生的,具有此类型的 4 个属可能来源于不同的祖先;但是,这一推论还有待从花粉壁的发育解剖和分子生物学上加以佐证。

在千里光族中,多榔菊属的形态特征较为独特,主要是该属具有多层总苞片,其它属多为单层总苞片,多层总苞片主要存在于向日葵族中,并且多榔菊属具有向日葵族的“向日葵型”花粉,多榔菊属的总苞片和花粉特征与向日葵族似乎更符合;但是,多榔菊属含有千里光族所具有的化学成分倍半萜类和吡咯里西啶生物碱,因而被多数学者归入千里光族,作为款冬亚族的成员^[13]。但在千里光族款冬亚族中,根据目前所获证据,多榔菊属只与大吴风草属以“向日葵型”花粉相联系,它们在其它证据上却相去较远^[19]。

长期以来,大吴风草属被认为与橐吾属 *Ligularia* 近缘^[20],并比后者原始^[21],但我们的研究表明,二者的花粉壁超微结构存在确切的区别,并且大吴风草属的“向日葵型”花粉是比较进化的类型;对大吴风草属染色体的研究表明,它具有明显区别于橐吾属并比之更为进化的核型特征^[19]。花粉壁超微结构和染色体特征均不支持大吴风草属与橐吾属近缘和比之原始的观点,它与多榔菊属的关系值得进一步研究。此外,狗舌草亚族的系统位置和归属在花粉壁超微结构特征上得不到任何暗示,因为所检查的 2 属均为“千里光型”花粉,而千里光亚族和款冬亚族的多数类群具有此类型的花粉^[5,6,8,17]。

3.2 毛冠菊属族的归属

毛冠菊属族的归属及其系统位置一直存在争议。林有润将毛冠菊属提升为千里光族的一个亚族^[4],作为其狭义款冬亚族的近缘属;林熔与陈艺林^[22]认为它是千里光族的原始属,何廷农等^[23]则认为它是来源于千里光属的进化属。早期的学者曾把它归入旋覆花族 *Inuleae*^[24]。近年来,国外学者趋向于把它作为是紫菀族 *Astereae* 的成员^[18,25]。毛冠菊属花粉的超薄结构为“向日葵型”。千里光族具有此类型花粉的类群如上所述仅有多榔菊属,大吴风草属, *Packera* 和 *Pericallis* 4 属,而这些类群在形态上与毛冠菊属无联系之处,特别是毛冠菊属的三型花,是非常特殊与容易鉴别的性状。虽然千里光族中的款冬属和蜂斗菜属具有三型花,而这 2 属以及千里光族的其它属(包括千里光属)花粉的超薄结构毫不例外均为“千里光型”^[5,6,8,17]。此外,林熔与陈艺林^[22]还将毛冠菊属与经典千里光族范围中的 *L. iabum* 属相比, *L. iabum* 具有“春黄菊型”的花粉^[5,6],已独立为 *L. iabeae* 族^[9],并归属于菊苣亚科^[10-12]。旋覆花族的花粉均具有千里光型的花粉超薄结构特征^[8]。尽管“向日葵型”的花粉超薄结构可能存在趋同演化,如果结合相关特征(如形态、染色体等)的研究^[19],还是可以排除它与千里光族及旋覆花族的联系。紫菀族绝大多数类群具有“向日葵型”花粉特征^[8]。毛冠菊属与紫菀族的染色体基数也一致, $x = 9$ ^[19]。因此,依据花粉超薄结构特征及染色体资料,毛冠菊属可能更接近于紫菀族。

致谢 衷心感谢导师路安民教授、何廷农教授和刘尚武教授的细心指导; 感谢张志耘教授、谢家仪女士和王宏杰女士在实验方面所提供的帮助。

参 考 文 献

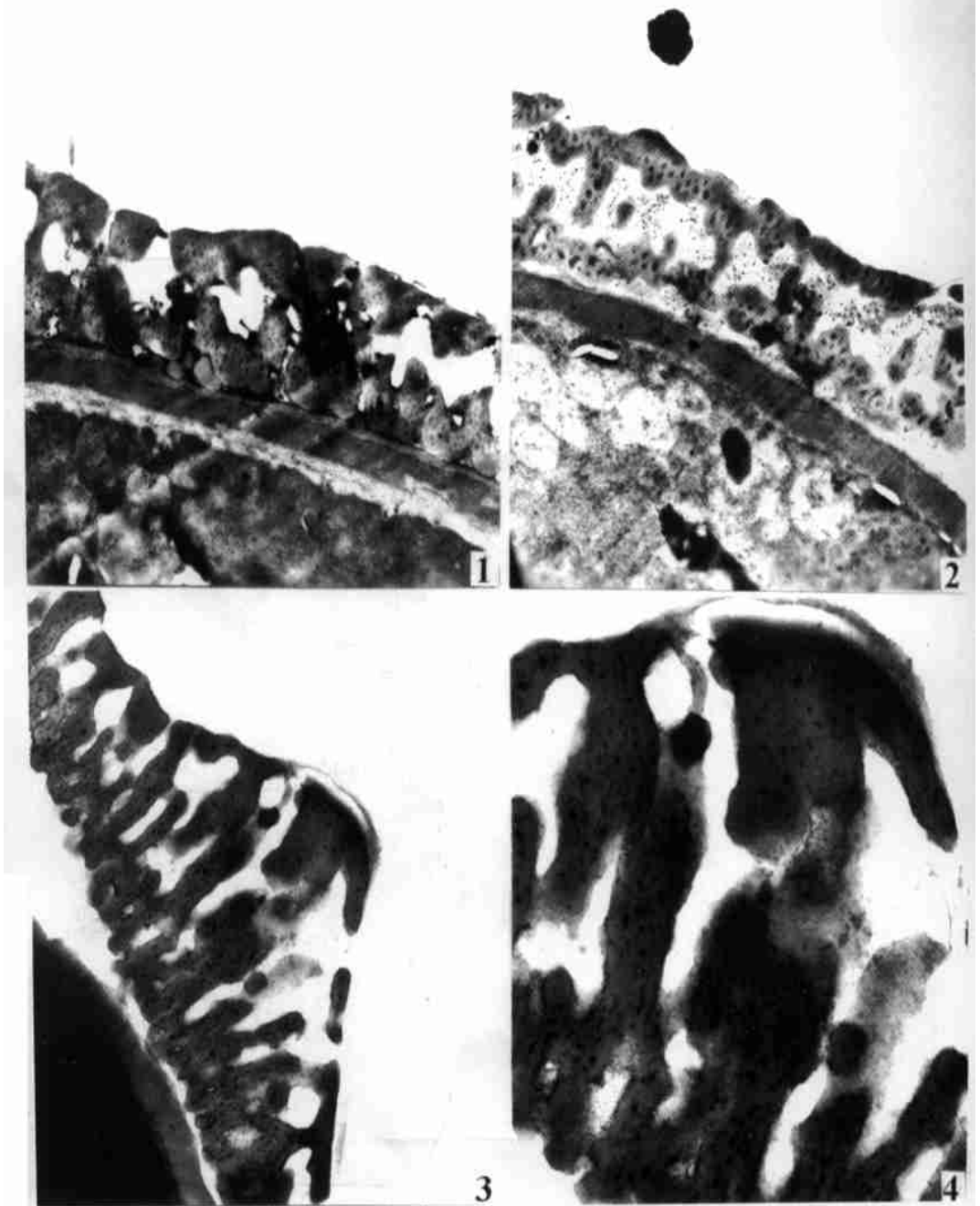
- 1 Jeffrey C, Chen Y L. Taxonomic studies on the tribe Senecioneae (Compositae) eastern Asia *Kew Bull*, 1984, **39**: 205~ 446
- 2 陈艺林 中国植物志(第 77 卷, 第 1 分册). 北京: 科学出版社, 1999
- 3 林有润 中国菊科植物的系统分类与区系的初步研究 *植物研究*, 1997, **17**(1): 6~ 27
- 4 Robinson H, Carr G D, King R M *et al*. Chromosome numbers in Compositae I: Senecioneae III *Ann Mo Bot Gard*, 1997, **84**: 893~ 906
- 5 Skvarla J J. Systematic implications from electron microscopic studies of Compositae pollen: a Review. *Ann Mo Bot Gard*, 1966, **53**: 200~ 256
- 6 Skvarla J J, Turner B L. Pollen wall ultrastructure and its bearing on the systematic position of *Blennospemum* and *Crocidium* (Compositae). *Amer J Bot*, 1966, **53**: 555~ 563
- 7 Bentham G, Hooker J D. *Genera Plantarum*. Vol II. London: Academic Press, 1883
- 8 Skvarla J J, Turner G L, Patel V C *et al*. Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. In: Heywood V H, Harborne J, Turner K eds *The Biology and Chemistry of the Compositae I*. London: Academic Press, 1977. 141~ 265
- 9 Nordenstam B. Senecioneae and Labieae——systematic review. In: Heywood V H, Harborne J, Turner K eds *The Biology and Chemistry of the Compositae* London: Academic Press, 1977. **2**: 799~ 830
- 10 Karis P O. Morphological phylogenetics of the Asteraceae-Asterioideae, with notes on character evolution *Plant Syst Evol*, 1993, **186**: 69~ 93
- 11 Bremer K, Jansen R K. A new subfamily of the Asteraceae *Ann Mo Bot Gard*, 1992, **79**: 414~ 415
- 12 Chase M W, Soltis D E, Olmstead R G *et al*. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rdL*. *Ann Mo Bot Gard*, 1993, **80**: 528~ 586
- 13 Nordenstam B. Taxonomic studies in the tribe Senecioneae (Compositae). *Opera Bot*, 1978, **44**: 1~ 84
- 14 Jeffrey C. The tribe Senecioneae (Compositae) in the Mascarene Islands with an annotated world check-list of the genera of the tribe *Notes on Compositae VI*. *Kew Bull*, 1992, **47**: 49~ 109
- 15 Love A, Love D. Nomenclatural notes on arctic plants *Bot Not*, 1976, **128**: 497~ 523
- 16 Weber W A, Love A. New combinations in the *Packera* (Asteraceae). *Phytologia*, 1981, **49**: 44~ 50
- 17 Bain J F, Walker J. A comparison of the pollen wall ultrastructure of aureoid and non-aureoid *Senecio* species (Asteraceae) in North America *Plant Syst Evol*, 1995, **195**: 199~ 207
- 18 Bremer K. *Asteraceae Cladistics and Classification*. Portland: Timber Press, 1994
- 19 刘健全 东亚千里光族款冬亚族的系统学: [中国科学院植物研究所博士学位论文] 北京: 中国科学院植物研究所, 1999
- 20 刘尚武 中国植物志(第 77 卷, 第 2 分册). 北京: 科学出版社, 1989
- 21 刘尚武, 邓德山, 刘健全 囊吾属的起源、演化与地理分布 *植物分类学报*, 1994, **32**(6): 514~ 525
- 22 林榕, 陈艺林 菊科的新属及未知属 二、葶菊属及毛冠菊属 *植物分类学报*, 1965, **10**(1): 91~ 102
- 23 何廷农, 刘尚武, 卢学蜂等 从北祁连山植物区系划定唐古特地区的东北部边界 *高原生物学集刊*, 1997, **13**: 69~ 83
- 24 Maximowicz C J. *Diagnoses plantarum novarum Asiaticarum* LV. *Bull Acad Sci St Petersburg*, 1881, **27**: 480~ 495
- 25 Zhang X P, Bremer K. A cladistic analysis of the tribe Astereae (Asteraceae) with notes on their evolution and subtribal classification *Plant Syst Evol*, 1992, **184**: 259~ 283

刘建全: 菊科千里光族款冬亚族的花粉超薄结构及其系统学意义

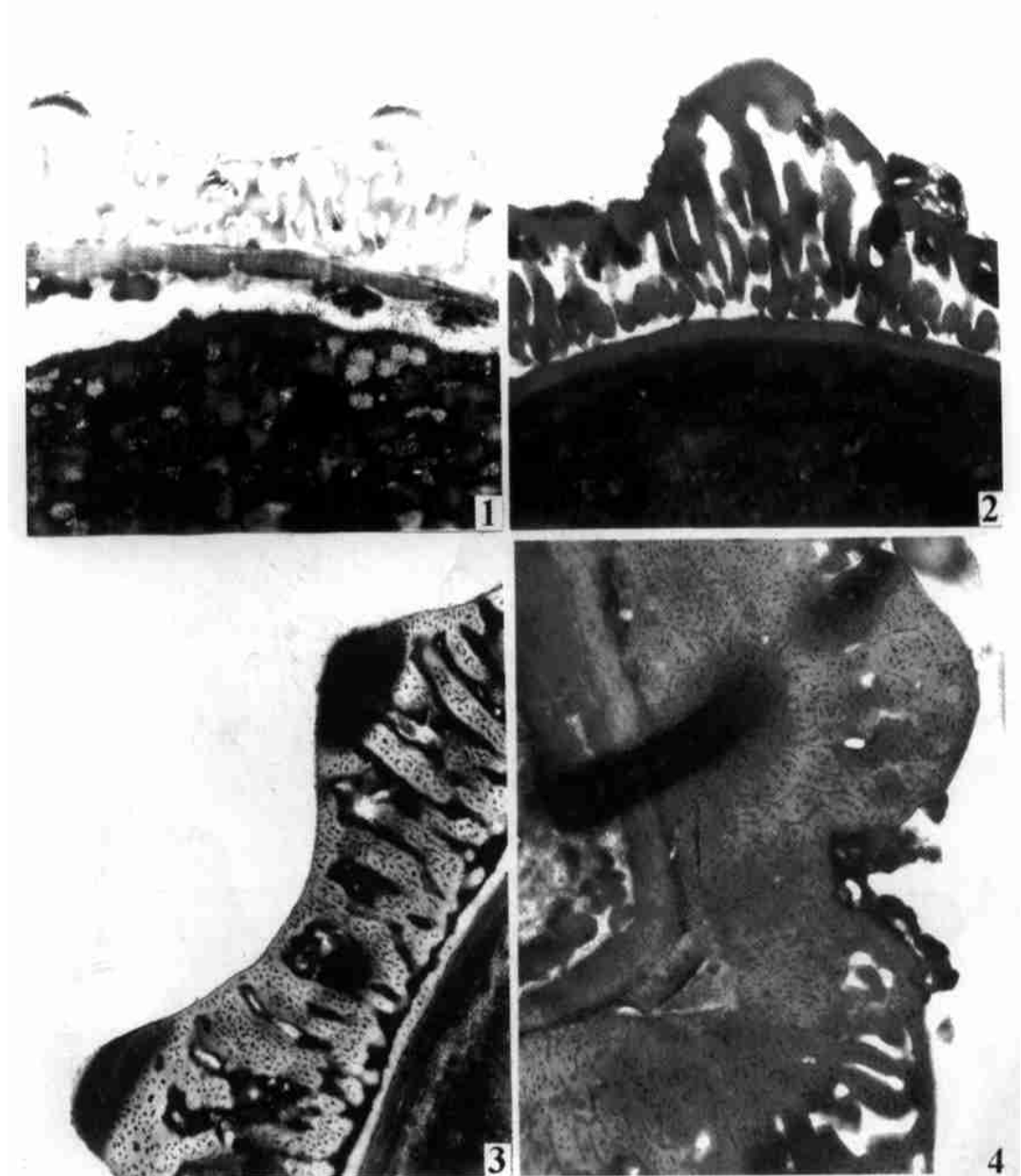
图版 I

Liu Jianquan: Pollen wall ultrastructures of the subtribe Tussilaginatae
(Asteraceae: Senecioneae) of the eastern Asia and their
systematic and taxonomic significance

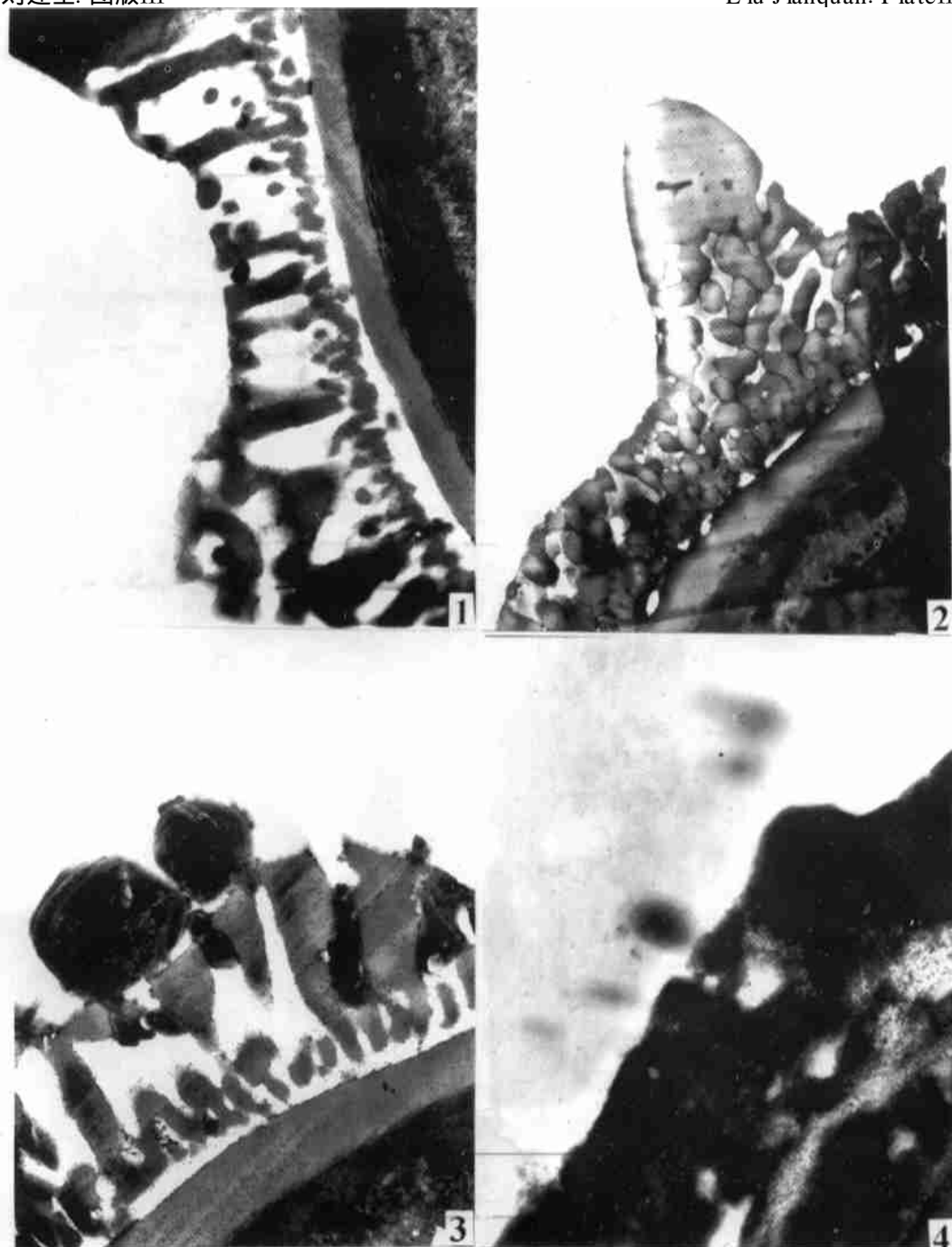
Plate I



1. 狭舌多榔菊 ($\times 15\ 000$); 2 匈牙利多榔菊 ($\times 15\ 000$); 3, 4 大吴风草 ($3 \times 15\ 000$, $4 \times 30\ 000$)
1. *Doronicum stenoglossum* ($\times 15\ 000$); 2. *Doronicum hungaricum* ($\times 15\ 000$); 3, 4. *Farfugium japonicum* ($3 \times 15\ 000$, $4 \times 30\ 000$)



1. 款冬($\times 10\ 000$); 2. 峨嵋千里光($\times 15\ 000$); 3. 毛冠菊($\times 15\ 000$); 4. 狭舌毛冠菊
1. *Tussilago farfara* ($\times 10\ 000$); 2. *Senecio faberi* ($\times 15\ 000$); 3. *Nannoglottis souliei* ($\times 15\ 000$);
4. *Nannoglottis gynuta* ($\times 20\ 000$)



1. 太白橐吾($\times 15\ 000$); 2. 车前状垂头菊($\times 15\ 000$); 3. 假橐吾($\times 15\ 000$); 4. 兔儿伞($\times 40\ 000$)

1. *Ligularia dolichobotrys*($\times 15\ 000$); 2. *Crenanthodium ellisii*($\times 15\ 000$); 3. *Ligulariopsis shichuana*($\times 15\ 000$); 4. *Syneilesis aconitifolia*($\times 40\ 000$)



1. 毛柄蒲儿根 ($\times 10\ 000$); 2. 七裂蒲儿根 ($\times 15\ 000$); 3. 蒲儿根 ($\times 15\ 000$); 4. 连座狗舌草 ($\times 15\ 000$)
1. *S. inosenecio eriopodus* ($\times 10\ 000$); 2. *S. inosenecio sep. tilobus* ($\times 15\ 000$); 3. *S. inosenecio oldham inus* ($\times 15\ 000$); 4. *Tephrosia changii* ($\times 15\ 000$)