中国悬钩子属花粉形态观察

李维林 贺善安 顾姻 舒璞 濮祖茂
（江苏省中国科学院植物研究所 南京 210014）
（中国药科大学 南京 210009）

Pollen morphology of the genus Rubus from China

Wei-Lin HE Shan-An GU Yin SHU Pu Zuo-Mao
（江苏省中国科学院植物研究所 南京 210014）
（中国药科大学 南京 210009）

Abstract  Pollen morphology of 103 species belonging to twenty-three subsections of seven sections of Rubus L. was examined with SEM. The pollen grains are usually 3-colporate, spheroidal, sub-spheroidal, prolate and perprolate, though occasionally rhombic and hexagonal, 16.0 ~ 38.0 μm × 12.0 ~ 30.0 μm in size. The exine ornamentation can be divided into rugulate, striate, cerebroid and perforate-reticulate types, which include 11 subtypes: rugulate-subpsilate, rugulate-striate-reticulate-perforate, striate-perforate, striate-reticulate, cerebroid, cerebroid-perforate, perforate, perforate-reticulate and reticulate. The pollen morphology is of some significance for a better classification of the genus Rubus, but seems to be of little help for a better understanding of the phylogeny of the genus.

Key words  Rubus L.; Pollen morphology; Systematics

摘 要  通过扫描电镜观察了中国悬钩子属 7 组 23 亚组共 103 个种的花粉形态。本属花粉为圆球形、近球形、长球形和超长球形。少数为菱形和六边形。花粉大小约为 16.0 ~ 38.0 μm × 12.0 ~ 30.0 μm。外壁纹饰可分为皱波型、条纹型、脑纹型和穿孔网型等类型，进而可分为皱波-近光滑型、皱波-条纹型、皱波-条纹-穿孔型、条纹-穿孔型、条纹-穿孔-网状型等 11 个亚型。分析结果认为，悬钩子属的花粉形态特征对该属种的区分有一定的参考价值，但要合理地阐释其系统发育意义，仍需积累更多的信息。

关键词  悬钩子属；花粉形态；系统学

悬钩子属花粉形态的研究，国内外已有一些报道 (陈少风等, 1996; 王伏雄等, 1995; 张金成等, 1990; 中国科学院植物研究所形态室孢粉组, 1960; Erdtmann, 1952)。但总的来说，大多数报道仅仅是局限于个别种的研究，且多为光学显微镜观察结果，对整个属应用扫描电镜的全面研究尚未见到。本研究选取分布于中国的悬钩子属植物的 104 个种，运用扫描电镜对其进行花粉外壁纹饰结构进行了观察和分析，以期为该属植物的系统学研究积累证据。

1 材料和方法

花粉材料全部来自中国科学院植物研究所标本馆(PE), 中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN), 中国科学院成都生物研究所标本馆(CDBI)、陕西省中国科学院西北植物
研究所标本馆（WUK）、江苏省中国科学院植物研究所标本馆（NAS）和四川大学标本馆（SE）的蜡叶标本。采样时统一选用苞待放的花蕾，以确保花粉成熟度一致。供扫描电镜观察的花粉直接散布在贴有透明双面胶纸的样品台上，经真空喷金镀膜后，在日本明石SX-40扫描电镜上观察并照相。花粉大小为所观察花粉粒（10～20粒）的平均值。

2 观察结果

2.1 悬钩子属花粉的一般形态特征

悬钩子属花粉一般为圆球形、近球形、长球形或超长球形；赤道面观一般为圆形、近圆形、椭圆形或长椭圆形，偶见菱形和六边形；极面观多为三裂圆形，少数为钝三角形、椭圆形和圆形。花粉大小为中等偏小，一般极轴长16.8～38.0 μm，个别种长达67.7 μm（寒莓Rubus buergeri），个别种短至13.9 μm（光果悬钩子R. glabarcupus和少齿悬钩子R. paucidentatus）；赤道轴相对较短，一般12.0～30.0 μm，最小为9.0 μm（库页悬钩子R. sachalinensis），最大为34.0 μm（寒莓R. buergeri）。观察的花粉均具三孔沟，沟宽或窄、深或浅，一般长达两极，少数种的萌发沟几乎短缩为孔状（宜昌悬钩子R. ichangensis）；沟膜上有时具瘤状突起；内孔多数不明显，有时突出沟外。扫描电镜下的花粉外壁纹饰为皱纹近光滑状，条纹状，穿孔状，条纹状，穿孔状，网状纹饰等。

本属花粉的形状为圆球形至超长球形（W/E = 1.0～2.45）。常绿莓组（仅R. lucens一种）为长球形（P/E = 1.40）；悬钩子组（仅R. caecius一种）为超长球形（P/E = 2.22）。矮生莓组为圆球形至近长球形（P/E = 1.0～1.34），匍匐莓组主要为长球形（P/E = 1.16～1.55），其它3组均包含了从圆球形（P/E = 1.0）至超长球形（P/E > 2.0）的各种类型。

2.3 悬钩子属花粉的大小

本属各组花粉的大小主要分布在以下范围：空心莓组16～23 μm × 12～18 μm，常绿莓组17.3 μm × 13.9 μm，悬钩子组38.0 μm × 17.1 μm，木莓组23～30 μm × 17～25 μm，刺毛莓组25～33 μm × 19～28 μm，矮生莓组22～28 μm × 21～22 μm，匍匐莓组除矮生悬钩子R. clivicola为35.2 μm × 22.0 μm较大外，其余为19.5～19.7 μm × 14～17 μm。

2.4 悬钩子属花粉的外壁纹饰

根据扫描电镜观察的结果，可把悬钩子属花粉依外壁纹饰分为以下几类。

2.4.1 皱波型（rugulate）

外壁具皱波状纹饰。此类型又可分为以下3个亚型。


(C)皱波-条纹状（rugulate-striate）：外壁皱波状，具不显著的条纹。包括藏南悬钩子 R. astrotibetanus，庐阜悬钩子 R. sachalinsis，黄色悬钩子 R. lutescens，茶叶悬钩子 R. panduratus，河口悬钩子 R. panduliflorus，北悬钩子 R. arcticus。

2.4.2 条纹型（striate）

外壁纹饰以条纹为主。又可分为以下3个亚型。


2.4.3 颗粒纹型（cerebrloid）

外壁具颗粒状纹饰。又可分为以下2个亚型。

(G)颗粒状（cerebrloid）：外壁纹饰为或粗或细的颗粒状，包括红花悬钩子 R. inopertus，小柱悬钩子 R. columellaris，少齿悬钩子 R. poucidentatus，和盔叶悬钩子 R. malifolius。

(H)颗粒-穿孔状（cerebrloid-perforate）：外壁纹饰以颗粒为主，颗粒间有多或少、或粗或细的小穿孔。包括细瘦悬钩子 R. macelens，绵果悬钩子 R. lasiostylus，五叶悬钩子 R. quinqufoliatus，梳毛悬钩子 R. linearis，宜昌悬钩子 R. ichangensis，川莓 R. setchuenensis，三色莓 R. tricolor。

2.4.4 穿孔网型（perforate-reticulate）

外壁具穿孔，随穿孔的增多而细成网状。又可分为3个亚型。

(I)穿孔状（perforate）：外壁具稀疏、规则或不规则、大小不一的穿孔。包括腺毛莓 R. adenophorus，矮生悬钩子 R. clivicola，和盔叶悬钩子 R. prifolius，较特殊，暂归入此类。

子 R. amphiades, 玉山悬钩子 R. calycinoides。


2.5 部分代表性种类的花粉特征

代表性种类的花粉特征见表 1。

3 讨 论

悬钩子属是蔷薇科的一个大属，至今已发表的分布在我国的有 202 种 92 变种。据俞德浚等（1985）的观点，我国悬钩子属可划分为 8 组 24 亚组（见表 2）。

本研究所观察的花粉覆盖了除单性莓组（仅一种，兴安悬钩子 R. chamaemorus L.）和木莓组的掌叶亚组（仅一种，蛇泡筋 R. cochinchinensis Tratt.）以外的其它 7 组 23 亚组，观察到的花粉类型在各组和亚组中的分布情况见表 2。

花粉是植物系统发育中较保守的器官，花粉的变异程度往往标志着该类群的进化水平。悬钩子属花粉的形状、大小、外壁纹饰复杂多样，其变异幅度比蔷薇科的许多属大，表明它可能是蔷薇科中一个较进化的类群。另外，在一些亚组中，有些种的外部形态相当接近，往往给分类带来困难，而根据其花粉形态特征则可很容易将其分开。如：白花悬钩子 R. leucanthus, 小柱悬钩子 R. columellaris 和少齿悬钩子 R. paucidentatus, 西南悬钩子 R. assamensis, 毛莓 R. chroopealus, 耧叶悬钩子 R. mullerifolius, 网纹悬钩子 R. cinctidictyus, 垂穗莓 R. santheurnus, 圆锥悬钩子 R. paniculatus 和荚莲叶悬钩子 R. viburnifolius 等。这说明悬钩子属的花粉形态特征对该属的系统分类具有一定的参考价值。但是，尽管本研究观察了我国悬钩子属 50%以上种类的花粉形态，这些种类几乎覆盖了该属的所有组和亚组，但仍然难以找出花粉大小、形状、外壁纹饰的演化规律及其同宏观形态特征间的联系。

<table>
<thead>
<tr>
<th>组成亚组</th>
<th>种类</th>
<th>凭证标本</th>
<th>图版</th>
<th>赤道观</th>
<th>极面观</th>
<th>大小</th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td>四苞细亚组</td>
<td>拟复盆子</td>
<td><em>R. subrugosa</em> Focke</td>
<td>Sichuan (四川), Enei Mt. (峨眉山), Z. S. Yu (余永珍) 189227(SH)</td>
<td>1 : 2.3</td>
<td>近长球形</td>
<td>三裂圆形</td>
</tr>
<tr>
<td>伞房序亚组</td>
<td>紫色悬钩子</td>
<td><em>R. subrugosa</em> Yu et Li</td>
<td>Sichuan (四川), Enei Mt. (峨眉山), K. H. Yang 54456 (NAS)</td>
<td>1 : 10.11</td>
<td>近球形</td>
<td>三裂圆形</td>
</tr>
<tr>
<td>柔毛序亚组</td>
<td>红花悬钩子</td>
<td><em>R. subrugosa</em> Yu et Li</td>
<td>Sichuan (四川), Enei Mt. (峨眉山), Z. S. Yu 189227(SH)</td>
<td>1 : 2.3</td>
<td>近长球形</td>
<td>三裂圆形</td>
</tr>
<tr>
<td>柔毛亚组</td>
<td>皱毛叶</td>
<td><em>R. subrugosa</em> Yu et Li</td>
<td>Sichuan (四川), Enei Mt. (峨眉山), Z. S. Yu 189227(SH)</td>
<td>1 : 2.3</td>
<td>近长球形</td>
<td>三裂圆形</td>
</tr>
<tr>
<td>柔毛叶亚组</td>
<td>直立悬钩子</td>
<td><em>R. subrugosa</em> Focke</td>
<td>Nanxian (南川), Chongqing (重庆), Z. S. Yu 54456 (NAS)</td>
<td>1 : 2.3</td>
<td>近长球形</td>
<td>三裂圆形</td>
</tr>
<tr>
<td>柔毛叶亚组</td>
<td>红花悬钩子</td>
<td><em>R. subrugosa</em> Focke</td>
<td>Sichuan (四川), Enei Mt. (峨眉山), Z. S. Yu 189227(SH)</td>
<td>1 : 2.3</td>
<td>近长球形</td>
<td>三裂圆形</td>
</tr>
<tr>
<td>柔毛叶亚组</td>
<td>紫色悬钩子</td>
<td><em>R. subrugosa</em> Yu et Li</td>
<td>Sichuan (四川), pineae (杉), Z. S. Yu 54456 (NAS)</td>
<td>1 : 2.3</td>
<td>近长球形</td>
<td>三裂圆形</td>
</tr>
<tr>
<td>柔毛叶亚组</td>
<td>皱毛叶</td>
<td><em>R. subrugosa</em> Yu et Li</td>
<td>Sichuan (四川), Enei Mt. (峨眉山), Z. S. Yu 189227(SH)</td>
<td>1 : 2.3</td>
<td>近长球形</td>
<td>三裂圆形</td>
</tr>
<tr>
<td>柔毛叶亚组</td>
<td>红花悬钩子</td>
<td><em>R. subrugosa</em> Yu et Li</td>
<td>Sichuan (四川), Enei Mt. (峨眉山), Z. S. Yu 189227(SH)</td>
<td>1 : 2.3</td>
<td>近长球形</td>
<td>三裂圆形</td>
</tr>
</tbody>
</table>
## 属花粉形态特征

*morphology of the genus *R~t&s* in *China*

| 阔发孔特征 | 外壁纹饰 | 特征
<table>
<thead>
<tr>
<th></th>
<th></th>
<th></th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td>Aperture character</td>
<td>Exine ornamentation</td>
<td>Character</td>
</tr>
<tr>
<td>隆长，宽，浅，沟膜上具小瘤；内孔微裂</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹微裂条状，宽度大于两极直径，网眼为圆形或不规则形小穿孔</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi wide, long and shallow, colpus membrane sparsely tuberculate; orna shallowly bulby</td>
<td>striate-reticulate</td>
<td>reticulate; orna bigger than lunules, lunules round or irregular perforations, 0.1 - 0.5 μm in size</td>
</tr>
<tr>
<td>隆宽，较浅，长达两极，内孔长，轮圆不明显</td>
<td>网状-网孔状</td>
<td>网状-网孔状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi shallow, wide and long to two poles; orna lalongate, outline obscure</td>
<td>reticulate-perforate</td>
<td>striate-reticulate, with few perforations</td>
</tr>
<tr>
<td>隆较窄，较浅，长达两极</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹-网状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi narrower, shallower, and rather long to two poles; colpus membrane sparsely tuberculate; orna slightly bulby</td>
<td>striate-reticulate</td>
<td>striate-reticulate</td>
</tr>
<tr>
<td>隆深，宽，且长于两极</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹-网状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi deep, wide and long to two poles; orna longate</td>
<td>striate</td>
<td>striate</td>
</tr>
<tr>
<td>隆浅，宽，且长于两极</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹-网状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi shallow, narrow and long to two poles; orna lalongate</td>
<td>striate-reticulate</td>
<td>striate-reticulate</td>
</tr>
<tr>
<td>隆较浅，宽，且长于两极</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹-网状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi shallow, narrower and long to two poles; orna bulgy</td>
<td>striate</td>
<td>striate</td>
</tr>
<tr>
<td>隆较宽，宽，且长于两极</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹-网状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi shallow, wide and long to two poles; orna bulgy</td>
<td>striate</td>
<td>striate</td>
</tr>
<tr>
<td>隆较深，宽，且长于两极</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹-网状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi deep, wide and long to two poles; orna longate</td>
<td>striate</td>
<td>striate</td>
</tr>
<tr>
<td>隆较宽，宽，且长于两极</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹-网状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi shallow, wide and long to two poles; orna bulgy</td>
<td>striate</td>
<td>striate</td>
</tr>
<tr>
<td>隆较浅，宽，且长于两极</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹-网状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi shallow, narrower and long to two poles; orna bulgy</td>
<td>striate-reticulate</td>
<td>striate-reticulate</td>
</tr>
<tr>
<td>隆较深，宽，且长于两极</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹-网状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi deep, wide and long to two poles; orna longate</td>
<td>striate-reticulate</td>
<td>striate-reticulate</td>
</tr>
<tr>
<td>隆较宽，宽，且长于两极</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹-网状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi shallow, wide and long to two poles; orna bulgy, with opercula</td>
<td>striate</td>
<td>striate</td>
</tr>
<tr>
<td>隆较浅，宽，且长于两极，沟膜上具小瘤状突起</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹-网状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi wide and long to two poles; colpus membrane tuberculate; orna obscure</td>
<td>striate</td>
<td>striate</td>
</tr>
<tr>
<td>隆较宽，宽，且长于两极</td>
<td>条纹-网状</td>
<td>条纹-网状</td>
</tr>
<tr>
<td>colpi deep, wide and long to two poles; orna longate</td>
<td>striate</td>
<td>striate</td>
</tr>
<tr>
<td>组或亚组</td>
<td>种类</td>
<td>凭证标本</td>
</tr>
<tr>
<td>---------</td>
<td>------</td>
<td>----------</td>
</tr>
<tr>
<td>多心皮亚组</td>
<td>Subsect.</td>
<td>R. armatus</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>光叶亚组</td>
<td>Subsect. Lenata</td>
<td>R. porphyrocarpus</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>大苞亚组</td>
<td>Subsect. Wuxunan</td>
<td>R. porphyrocarpus</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>矮柄亚组</td>
<td>Subsect. Alpestris</td>
<td>R. porphyrocarpus</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>球果亚组</td>
<td>Subsect. ocoendrofili</td>
<td>R. porphyrocarpus</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>球果亚组</td>
<td>Subsect. ocoendrofili</td>
<td>R. porphyrocarpus</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>悬钩子组</td>
<td>Sect. Rubus</td>
<td>R. porphyrocarpus</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>毛球亚组</td>
<td>Subsect. Lenata</td>
<td>R. porphyrocarpus</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>棉叶亚组</td>
<td>Subsect. Perfoliata</td>
<td>R. porphyrocarpus</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>棉叶亚组</td>
<td>Subsect. Perfoliata</td>
<td>R. porphyrocarpus</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>棉叶亚组</td>
<td>Subsect. Anamnata</td>
<td>R. porphyrocarpus</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>长叶亚组</td>
<td>Subsect. Dolicophylli</td>
<td>R. porphyrocarpus</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
</tbody>
</table>
萌发孔特征

<table>
<thead>
<tr>
<th>Aperture character</th>
<th>外壁纹饰 Exine ornamentation</th>
<th>特征 Characters</th>
</tr>
</thead>
</table>
| colpi wide, deep and long to two poles; one obscure | 条纹状 striae | 条纹不规则加宽使相邻条纹间断性合并
邻近条纹不规则加宽,因条纹间断性合并,导致不规则加宽。 |
| colpi shallow, narrower and long to two poles, coriaceous; one obscure | 条纹状 striae | 不规则条纹状;赤道区条纹经常被一些细线状物覆盖
赤道区细线状物覆盖整个外壁纹饰。 |
| colpi deep, wide and long nearly to two poles; one tenuis with opercula | 青绿纹状 emerald | 沟较深, 较宽, 较长, 内孔较明显
沟较深, 较宽, 较长, 内孔较明显。 |
| colpi deep, wide and long to two poles; one obscure | 脂质穿孔状 perforate-perforate | 脂质穿孔状, 具圆形小穿孔 |
| colpi shallow, narrower and long to two poles, coriaceous; one obscure | 青绿纹状 emerald | 沟较深, 较宽, 较长, 内孔较明显
沟较深, 较宽, 较长, 内孔较明显。 |
| colpi deep, wide and long to two poles; one obscure | 脂质穿孔状 perforate-perforate | 脂质穿孔状, 具圆形小穿孔 |
| colpi shallow, narrower and long to two poles, coriaceous; one obscure | 青绿纹状 emerald | 沟较深, 较宽, 较长, 内孔较明显
沟较深, 较宽, 较长, 内孔较明显。 |
| colpi deep, wide and long to two poles; one obscure | 脂质穿孔状 perforate-perforate | 脂质穿孔状, 具圆形小穿孔 |
| colpi shallow, narrower and long to two poles, coriaceous; one obscure | 青绿纹状 emerald | 沟较深, 较宽, 较长, 内孔较明显
沟较深, 较宽, 较长, 内孔较明显。 |
| colpi deep, wide and long to two poles; one obscure | 脂质穿孔状 perforate-perforate | 脂质穿孔状, 具圆形小穿孔 |

表 1（续）
<table>
<thead>
<tr>
<th>组或亚组</th>
<th>种类</th>
<th>证书标本</th>
<th>图版</th>
<th>颏面观</th>
<th>极面观</th>
<th>大小</th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td>长序亚组</td>
<td>Sect. Rosegani</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>组合或亚组</td>
<td>种类</td>
<td>证书标本</td>
<td>图版</td>
<td>颏面观</td>
<td>极面观</td>
<td>大小</td>
</tr>
<tr>
<td>长序亚组</td>
<td>Sect. Rosegani</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>红浆叶钩子</td>
<td>R. subglandulosa Focke</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>绿浆叶钩子</td>
<td>R. subglandulosa Focke</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>钝叶异组</td>
<td>Sect. Mokaccini</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>组或亚组</td>
<td>种类</td>
<td>证书标本</td>
<td>图版</td>
<td>颏面观</td>
<td>极面观</td>
<td>大小</td>
</tr>
<tr>
<td>巨托亚组</td>
<td>Sect. Stipulata</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>大戟叶组</td>
<td>Sect. Suzyphi</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>矮生茎组</td>
<td>Sect. Jambosia</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>刺毛钩组</td>
<td>Sect. Dallieriana</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>齿咀钩组</td>
<td>Sect. Chamaemelium</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>北方钩组</td>
<td>Sect. Cylastis</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
</tbody>
</table>

*Without precise locality. (具体地址不详)*
<table>
<thead>
<tr>
<th>萌发孔特征</th>
<th>外壁纹饰</th>
<th>修饰特征</th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td>腹微粒状</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
<tr>
<td>腹微粒状,近球形</td>
<td>reticulate</td>
<td>腹微粒状,兼小孔径小孔,见表下部分</td>
</tr>
</tbody>
</table>
表 2 各种花粉外壁纹饰类型在悬钩子属各组、亚组中的分布（表中数字示种数）

Table 2 The number of *Rubus* species with various ornamentation types of the exine

(The digits in the table show the number of species)

<table>
<thead>
<tr>
<th>组和亚组</th>
<th>Prickly Type</th>
<th>Striate Type</th>
<th>Cerebriform Type</th>
<th>Perforate-reticulate Type</th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td></td>
<td>Rugulate</td>
<td>Striate</td>
<td>Cerebriform</td>
<td>Perforate-reticulate</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td>Subpolypetale</td>
<td>Striate</td>
<td>Cerebriform</td>
<td>Perforate-reticulate</td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td>Perforate</td>
<td>Cerebriform</td>
<td>Perforate-reticulate</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td></td>
<td>Reticulate</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
</tbody>
</table>

1. 空心莓组
   Sect. *Idaeobatus*
   (1) 圆锥亚组 Subsect. *Thymisides*
   (2) 半圆锥亚组 Subsect. *Idaeonauti*
   (3) 红毛莓亚组 Subsect. *Pilosae*
   (4) 钝毛叶亚组 Subsect. *Stimulantes*
   (5) 柔毛莓亚组 Subsect. *Pungentes*
   (6) 多心皮亚组 Subsect. *Roesfeldi*
   (7) 无叶亚组 Subsect. *Lurcortii*
   (8) 大果亚组 Subsect. *Warsh安县*
   (9) 羽状叶亚组 Subsect. *Alpestrae*
   (10) 叶亚组 Subsect. *Pilosae*
   (11) 普果亚组 Subsect. *Corchorifolii*

2. 常绿莓组
   Sect. *Lampobatus*

3. 悬钩子组
   Sect. *Rubus*

4. 木莓组
   Sect. *Malacothamnus*
   (12) 棕毛亚组 Subsect. *Linnei*
   (13) 叶亚组 Subsect. *Corchorifolii*
（14）托叶亚组
Subsect. Foliaceous
（15）短裂亚组
Subsect. Perfoliata
（16）长叶亚组
Subsect. Acuminata
（17）短叶亚组
Subsect. Denticulate
（18）长序亚组
Subsect. Elegans
（19）柄叶亚组
Subsect. Molacronis
（20）短柄叶亚组
Subsect. Pucifolius
（21）总托亚组
Subsect. Sigillata
（22）总序亚组
Subsect. Sarmentosa
（23）单花亚组
Subsect. Stellata
（24）单瓣叶亚组
Subsect. Jambosides

<table>
<thead>
<tr>
<th>组和亚组</th>
<th>Rugulate</th>
<th>Striate</th>
<th>Cerebroid</th>
<th>Perforate-reticulate</th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td>(14)</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>(15)</td>
<td></td>
<td>1</td>
<td>1</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>(16)</td>
<td>2</td>
<td>1</td>
<td>1</td>
<td>1</td>
</tr>
<tr>
<td>(17)</td>
<td>1</td>
<td>1</td>
<td>1</td>
<td>1</td>
</tr>
<tr>
<td>(18)</td>
<td>1</td>
<td>3</td>
<td>3</td>
<td>1</td>
</tr>
<tr>
<td>(19)</td>
<td>1</td>
<td>1</td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>(20)</td>
<td>1</td>
<td>1</td>
<td>1</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>(21)</td>
<td>3</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>(22)</td>
<td></td>
<td>1</td>
<td>2</td>
<td>1</td>
</tr>
<tr>
<td>(23)</td>
<td>1</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>(24)</td>
<td></td>
<td>1</td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>总计 Total</td>
<td>8</td>
<td>12</td>
<td>6</td>
<td>14</td>
</tr>
</tbody>
</table>

毛萼莓 *R. chroosepalus*（图版V：16）和网纹悬钩子 *R. cinelidodictys*（图版V：17）等等。这说明在一些情况下悬钩子属植物外部形态的分化比花粉外壁的分化还保守。

由于在一个组或亚组内花粉形态特征差异很大，所以很难说某一物种是否具有代表性。不仅如此，有一些问题尚需进一步讨论。例如对花粉形态的演化趋势，人们现在较为
公认的是由大到小，由其他形状到圆球形，外壁纹饰由简单到复杂。假如遵守这一“规律”，因为木莓组、刺毛莓组、矮生莓组的花粉在平均水平上比空心莓组、常绿莓组、匍匐莓组大，这意味着前者(单叶类)比后者(复叶类)原始。这同陆玲wdx(1983)的观点相反。她认为在悬钩子属中叶的演化趋势是由羽状复叶向掌状复叶直到单叶。在外壁纹饰上，空心莓组几乎所有被观察的草本或半草本类型均为最简单的皱波-近光滑型，草本类的匍匐莓组的三个种的外壁纹饰也是本研究中所观察到的较简单的类型。这预示着悬钩子属中草本可能比木本原始，这一结论又同植物学上公认的草本比木本进化的观点相反。

从整个实验过程来看，由于花粉全部采自于腊叶标本，尽管采样时严格坚持同一标准，但仍很难保证所有样品的花粉均处在同一成熟度上。另外，部分类群的不育花粉也给分析带来了一些困难。这些也许或多或少会给观察结果及分析带来影响，使问题更加复杂化。

从以上分析来看，为了阐释悬钩子属花粉形态特征在系统发育中的规律，并合理的解释以上矛盾，对该属的花粉形态特征仍需继续掌握更多的信息。笔者认为，今后应在以下几个方面进行更为全面和深人的观察研究：(1)对更多的种类进行观察；(2)检查悬钩子属是否有在种内也存在花粉形态特征的多样性；(3)检查悬钩子属花粉在不同的发育阶段是否存在形态特征的多样性；(4)对一些关键性的类群有必要进行花粉透射电镜的观察。

中国悬钩子属植物的花粉在形状、大小和外壁纹饰上变异繁多，从孢粉学上说明了该属在系统演化上的多样性。悬钩子属的花粉形态特征对该属的系统分类有重要的参考价值，但要合理的阐释其系统发育意义，仍需进行更全面和更深层次的观察研究，积累更多的信息。

参考文献
中国科学院植物研究所形态室孢粉组，1960. 中国植物花粉形态(第一版). 北京：科学出版社
Lu L-T(陆玲睽)，Li C-L(李朝.Library。)，Li G(李刚)。1990. Pollen morphology of Photinia (Rosaceae) and its systematic signification. Cahayia，2: 127~130
Plate I  1. R. coelaeformis (华中悬钩子) (× 4000); 2, 3. R. idaeopsis (拟复盆子) (2 × 4000; 3 × 7000); 4-5. R. rupestris (红泡刺藤) (4 × 4000; 5 × 10000); 6. 7. R. idaeopsis (复盆子) (6 × 4000; 7 × 10000); 8. R. urticulas (紫黑色悬钩子) (× 4000); 9-10. R. subinofficius (紫花悬钩子) (10 × 4000; 9 × 7000; 11 × 10000); 12. R. purshiana (ceptor) (× 10000); 13-14. R. kulingshanica (咕岭悬钩子) (13 × 4000; 14 × 10000); 15-16. R. idaeopsis (红花悬钩子) (15 × 4000; 16 × 10000)

Plate II  1, 2. R. amabilis (秀丽莓) (1 × 4000; 2 × 10000); 3-4. R. itacensis (黄色悬钩子) (3 × 4000; 4 × 7000); 5. 6. R. idaeopsis (复盆子) (5 × 4000; 6 × 10000); 7-8. R. macilenta (细裂悬钩子) (7 × 4000; 8 × 10000); 9. R. santhocarpus (黄果悬钩子) (× 4000); 10-11. R. subcrenata (柱序悬钩子) (10 × 4000; 11 × 10000); 12-13. R. hirsutula (蓬果) (12 × 4000; 13 × 10000); 14. R. zhegeishanensis (草果山悬钩子) (× 4000; 15-16. R. columnaria (小柱悬钩子) (15 × 4000; 16 × 10000)

Plate III  1. 2. R. pseudocentus (少齿悬钩子) (1 × 4000; 2 × 10000); 3-4. R. lasiostylus (细柄悬钩子) (3 × 4000; 4 × 10000); 5. R. quinquefoliatus (五叶悬钩子) (× 7000); 6. R. glabriuscula (光果悬钩子) (× 4000); 7-8. R. chinmi (掌状复盆子) (8 × 4000; 7 × 10000); 9. R. lucens (光亮悬钩子) (× 7000); 10, 11. R. censens (欧洲莓) (10 × 3000; 11 × 10000); 12-13. R. foliominigrulatus (托叶悬钩子) (12 × 3000; 13 × 10000); 14-15. R. piriolus (梨叶悬钩子) (14 × 3000; 15 × 10000); 16. 17. R. luchuanensis (绿萼悬钩子) (16 × 4000; 17 × 10000)

Plate IV  1. 2. R. viburnifolius (荚果悬钩子) (× 4000); 2. R. laxus (疏松悬钩子) (× 4000); 3-4. R. lantianus (高棘) (3 × 4000; 4 × 10000); 5. 6. R. chinensis (5 × 4000; 6 × 10000); 7. R. elaeagnifolius (扭叶悬钩子) (× 3000); 8, 9. R. reflexus (锐毛莓) (8 × 4000; 9 × 10000); 10, 11. R. yixianensis (炎武悬钩子) (10 × 4000; 11 × 10000); 12. R. henryi (鸡爪茶) (× 3000); 13. R. pentanathus (早花悬钩子) (× 4000); 14, 15. R. jambosoides (茉莉叶悬钩子) (14 × 4000; 15 × 10000); 16, 17. R. trioculor (三色莓) (16 × 4000; 17 × 10000)

Plate V  1. 2. R. amphiades (周毛悬钩子) (1 × 3000; 2 × 10000); 3, 4. R. calycina (齿萼悬钩子) (3 × 3000; 4 × 10000); 5. 6. R. petiolata (黄泡) (5 × 4000; 6 × 10000); 7. R. arctica (北悬钩子) (× 4000); 8. 9. R. civica (假生悬钩子) (8 × 3000; 9 × 10000); 10, 11. R. sitchensis (川莓) (10 × 4000; 11 × 10000); 12, 13. R. idaeopsis (宜昌悬钩子) (12 × 4000; 13 × 10000); 14, 15. R. leucaenthus (白花悬钩子) (14 × 4000; 15 × 10000); 16. R. chroeopisolus (毛萼莓) (× 4000); 17. R. cinctidriolus (网纹悬钩子) (× 3000); 18, 19. R. latourrifolius (耳叶悬钩子) (18 × 4000; 19 × 10000); 20, 21. R. multirracematus (大鸟泡) (20 × 4000; 21 × 10000)

（责任编辑 汪桂芳）
See explanation at the end of text
See explanation at the end of text
YU Jing et al.: Spore morphology of pteridophytes from China. Sinopteridaceae. Plate III

See explanation at the end of text.
See explanation at the end of text
See explanation at the end of text