



国家科学技术学术著作出版基金资助出版
「十二五」国家重点图书出版规划项目

菊科紫菀族花粉

的形态结构与系统演化

张小平 周忠泽 著

中国科学技术大学出版社



国家科学技术学术著作出版基金资助出版
「十二五」国家重点图书出版规划项目

菊科紫菀族花粉

的形态结构与系统演化

Pollen Morphology and Phylogeny of the Tribe Astereae (Compositae)

张小平 周忠泽 著

中国科学技术大学出版社

内 容 简 介

本书对菊科紫菀族的 36 属 350 种植物花粉进行了光学显微镜、扫描电镜与透射电镜的观察和研究。根据花粉的形状、大小、萌发器官的类型、外壁纹饰和内层结构,首次将紫菀族花粉划分为 40 个类型,其中很多类型为第一次报道。同时,利用 Hennig86 程序,对紫菀族 40 个花粉类型进行了分支分析,结果表明紫菀族分为田基黄亚族(*Grangeinae*)和紫菀亚族(*Asterinae*)两个亚族较为合理,从花粉角度证实了 Jeffrey 关于紫菀族次级划分的论断,并详细讨论了各类型之间的系统演化关系。在此基础上,将所获得的孢粉学资料和植物地理分布结合起来,探讨了紫菀族植物的起源地点和时间,以及多样化中心、分布式样及迁移路线。提出了各类型花粉进化程度的判别标准和完整的分类系统,特别是将花粉形态结构的形成与生境因子联系起来,首次构建了花粉生态类型的概念。最后,按照孢粉特征和植物体形态特征相结合的原则,对紫菀族各重要属、种的分类提出了一系列新的处理意见。

全书包括紫菀族植物 36 属 350 种(包括变种)花粉形态描述,花粉类型检索表,地理分布图 12 幅,光学显微镜、扫描电镜和透射电镜图版(照片)179 面。

本书适合植物分类学、孢粉学、地质古生物学、医学等专业的高等院校师生和科研单位研究人员阅读参考。

图书在版编目(CIP)数据

菊科紫菀族花粉的形态结构与系统演化/张小平,周忠泽著. —合肥:中国科学技术大学出版社,2016.12

国家科学技术学术著作出版基金资助项目

“十二五”国家重点图书出版规划项目

ISBN 978-7-312-03180-9

I. 菊… II. ①张… ②周… III. 菊科—花粉—研究 IV. Q949.783.5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2016)第 311459 号

出版 中国科学技术大学出版社

安徽省合肥市金寨路 96 号,230026

<http://press.ustc.edu.cn>

印刷 安徽联众印刷有限公司

发行 中国科学技术大学出版社

经销 全国新华书店

开本 787 mm×1092 mm 1/16

印张 31.25

字数 672 千

版次 2016 年 12 月第 1 版

印次 2016 年 12 月第 1 次印刷

定价 98.00 元

前 言

植物花粉是孢粉学(palynology)的主要研究对象,作为一个独立的生物研究单元,因其外壁构造独特和形态变异多样,尤其是其变异的遗传性和在同一类群内较高等级分类层次上所显示出的高度一致性与稳定性,使得孢粉学研究成为解决植物疑难类群的分类定位问题和追溯系统发育过程,从而构建自然分类系统的重要而有效的途径之一。近年来,孢粉学特征被成功地用于划分被子植物最高阶元分类群的一个典型例子是证实了进化高级的双子叶植物中具三沟型花粉的类群是一个严格的单系群,这一结果为揭示整个被子植物类群的亲缘关系和演化路线提供了有力的佐证。然而,目前应用孢粉学资料探讨专科、专属的系统分类与进化问题的专著还不多见。有鉴于此,我们才动意撰写一本专著,全面系统地论述某一类群的花粉形态及其系统演化,一方面是为了总结我们多年来的研究成果,以丰富被子植物大科、重要科类群的系统进化学研究;另一方面也是为了弥补国内被子植物专著性研究资料的不足,以适应日益深化的国际植物学发展趋势。

菊科紫菀族(*Astereae*)是被子植物中最年轻、进化地位最高的类群之一,该族植物在中国有 200 种左右,其中不少是中国的特有属种。由于该族种群分化剧烈,因而属间关系复杂,特别是紫菀族内部属间详尽的、准确的相互亲缘关系问题尚待澄清。例如:(1) *Aster* 属作为紫菀族的一个核心属,其内部分化情况怎样?与别的属是如何联系的?分布在新、旧世界的紫菀属(*Aster*)植物是什么样的关系?(2) 旧世界的飞蓬属(*Erigeron*),马兰属(*Kalimeris*)分别和美洲大陆的 *Trimorpha*, *Boltonia* 属在种系发生上是什么关系?(3) 分类位置长期有争议的属于中国特有的毛冠菊属(*Nannogolottis*)是否应作为紫菀族的成员?(4) 紫菀族中所包含的几大地理分布较为隔离的类群如南美洲和中美洲的 *Baccharis* 属群以及欧洲的雏菊属(*Bellis*)群与广泛分布在世界范围内的紫菀属(*Aster*),飞蓬属(*Erigeron*)和白酒草属(*Conyza*)群是什么关系?这样的地理分布格局又是怎样形成的?等等。这些问题的解决必须依赖植物系统分类学家从不同方面进行更广泛、更系统、更深入的研究,以获取充分的资料和证据,从中找出客观的、正确的答案。

1990 年至 1991 年在瑞典乌普萨拉大学做访问学者时,作者跟随世界著名菊

科分支分类学家 Kare Bremer 教授,开始涉足菊科紫菀族的系统分类学研究,主要对该族所包含的 170 属 2800 多种植物的形态特征进行了分支分析,研究结果《紫菀族的分支分类》1993 年发表在《Plant Systematics and Evolution》杂志上。回国后,作者又开展了对中国紫菀族植物的研究。紫菀族植物在中国有 28 属 224 种,是一个分化快、种类多、鉴定难的类群。寻找到新的特征成为解决紫菀族内属群间详尽、准确的亲缘关系问题的关键所在,而本类群又鲜见孢粉学研究先例,适逢其时(1996 年),笔者考入中国科学院南京地质古生物研究所,攻读孢粉学专业方向的博士学位,师从唐领余教授,系统地学习了孢粉学的理论知识和研究方法,正是基于这样的背景,才得以开展紫菀族的孢粉学研究,试图获得对该类群花粉的变异和演化规律的整体了解和认识,进而从孢粉学角度探讨族内各类群的系统亲缘关系。

本书对菊科紫菀族的 36 属 350 种植物花粉进行了光学显微镜、扫描电镜与透射电镜的观察和研究。根据花粉的形状、大小、萌发孔的类型、外壁纹饰和内层结构,首次将紫菀族花粉划分为 40 个类型,其中很多类型为第一次报道。同时,利用 Hennig86 程序,对紫菀族 40 个花粉类型进行了分支分析,结果表明紫菀族分为田基黄亚族(*Grangeinae*)和紫菀亚族(*Asterinae*)两个亚族较为合理,从花粉角度证实了 Jeffrey 关于紫菀族次级划分的论断,并详细讨论了各类型之间的系统演化关系。在此基础上,将所获得的孢粉学资料和植物地理分布结合起来,探讨了紫菀族植物的起源地点和时间,以及多样化中心、分布式样及迁移路线。提出了各类型花粉进化程度的判别标准和完整的分类系统,特别是将花粉形态结构的形成与生境因子联系起来,首次构建了花粉生态类型的概念。最后,按照孢粉特征和形态特征相结合的原则,对紫菀族各重要属、种的分类提出了一系列新的处理意见。

全书包括紫菀族植物 36 属 350 种(包括变种)花粉形态描述,花粉类型检索表,地理分布图 12 幅,光学显微镜、扫描电镜和透射电镜图版(照片)179 面。本书适合植物分类学、孢粉学、地质古生物学、医学等专业的高等院校师生和科研单位研究人员阅读参考。

书稿承蒙中国科学院南京地质古生物研究所唐领余、宋之琛、李浩敏、张一勇四位教授审阅,他们提出许多修改意见;安徽师范大学王友保教授协助整理部分资料 and 进行数据统计,邵剑文教授帮助绘制地理分布图,范佳佳、常强强、潘苗、赵飒娜、左菲菲帮助核对花粉描述和图表数据,盛继露、王芳、杨娟、吕彩婷协助完成部分图版制样工作;中国科学院植物研究所标本馆、江苏省·中国科学院植物研究所标本馆、瑞典自然历史博物馆植物标本馆提供大部分花粉材料;安徽师范大学实验技术中心摄制洗印光学显微镜照片;中国科学院南京地质古生物研究所电镜室帮助摄制扫描电镜照片;同济大学陈士超副教授帮助制作超薄切片与摄制透射电镜照片;中国科学技术大学沈显生教授审校书稿。没有上述单位和个

人的热忱相助,本书是不可能完成的。作者谨向上述提到的单位和个人致以诚挚的谢意。

本书得到 2011 年度国家科学技术学术著作出版基金资助,并入选第 15 批“华夏英才基金”学术著作出版项目,还得到现代古生物学和地层学国家重点实验室(中国科学院南京地质古生物研究所)开放课题基金(课题号 143115)资助和重要生物资源保护与利用研究安徽省重点实验室(安徽师范大学生命科学学院)专项基金资助,谨致谢忱!

限于作者水平,书中难免有疏漏之处,恳切期望读者不吝批评指正。

张小平

2016 年 10 月 8 日

目 录

前言	(I)
1 引言	(1)
2 材料与方法	(4)
3 紫菀族花粉的形态与结构	(21)
3.1 族及亚族花粉的形态与超微结构	(21)
3.1.1 紫菀族花粉的形态与超微结构	(21)
3.1.2 各亚族花粉的形态与超微结构	(23)
3.2 属、种花粉特征描述及比较	(24)
3.2.1 属的花粉形态特征	(24)
3.2.2 种的花粉形态特征	(29)
3.2.3 紫菀族花粉形态特征的比较	(103)
3.3 紫菀族花粉类型的分类与描述	(103)
3.4 花粉类型检索表	(142)
4 紫菀族各类型花粉的分支分析	(145)
4.1 顶端分类群和外类群的选择	(145)
4.2 性状选取	(145)
4.3 性状极向分析	(147)
4.4 分支分析的运算	(150)
4.5 花粉类型的系统演化	(153)
5 紫菀族的孢粉地理学研究	(156)
5.1 花粉类型的划分	(156)
5.2 各花粉类型植物的地理分布	(156)
5.3 紫菀族植物的起源中心与分布中心	(179)
5.4 紫菀族植物的一些分布式样	(181)
5.4.1 一枝黄花属(<i>Solidago</i>)的分布式样	(181)
5.4.2 田基黄亚族(<i>Grangeinae</i>)的分布式样	(182)

5.4.3	雏菊亚族(<i>Bellidinae</i>)的分布式样	(185)
5.4.4	刺冠菊属(<i>Calotis</i>), 裸菀属(<i>Gymnaster</i>)和马兰属(<i>Kalimeris</i>)的分布式样	(185)
5.4.5	翠菊属(<i>Callistephus</i>), 狗娃花属(<i>Heteropappus</i>), 东风菜属(<i>Doellingeria</i>), 女菀属(<i>Turczaninowia</i>)和碱菀属(<i>Tripolium</i>)的分布式样	(188)
5.4.6	紫菀属(<i>Aster</i>)的分布式样	(188)
5.4.7	紫菀木属(<i>Asterothamnus</i>), 乳菀属(<i>Galatella</i>)和麻菀属(<i>Linosyris</i>)的分布式样	(190)
5.4.8	短星菊属(<i>Brachyactis</i>)和飞蓬属(<i>Erigeron</i>)的分布式样	(190)
5.4.9	白酒草亚族(<i>Conyzinae</i>)的分布式样	(194)
5.4.10	毛冠菊属(<i>Nannoglottis</i>), <i>Haplopappus</i> , <i>Heterotheca</i> , <i>Grindelia</i> 和 <i>Gutierrezia</i> 的分布式样	(194)
5.5	紫菀族植物的迁移路线	(197)
6	紫菀族各亚族的花粉形态在分类和系统演化中的意义	(199)
6.1	田基黄亚族(<i>Grangeinae</i>)	(199)
6.2	一枝黄花亚族(<i>Solidagininae</i>)	(199)
6.2.1	一枝黄花属(<i>Solidago</i>)	(199)
6.2.2	<i>Grindelia</i> , <i>Gutierrezia</i> , <i>Chrysopsis</i> , <i>Haplopappus</i> 和 <i>Xanthisma</i>	(201)
6.3	紫菀亚族(<i>Asterinae</i>)	(203)
6.3.1	紫菀属(<i>Aster</i>)	(203)
6.3.2	飞蓬属(<i>Erigeron</i>)	(207)
6.3.3	白酒草属(<i>Conyza</i>)	(209)
6.3.4	乳菀属(<i>Galatella</i>)	(210)
6.3.5	狗娃花属(<i>Heteropappus</i>)	(210)
6.3.6	马兰属(<i>Kalimeris</i>)	(211)
6.3.7	毛冠菊属(<i>Nannoglottis</i>)	(212)
7	结论	(214)
	参考文献	(216)
	英文概要	(221)
	图版说明与图版	(247)

1 引 言

紫菀族(*Astereae*)是菊科(*Compositae*)13个族中较大的族,含170属2800多种(Zhang Xiaoping, Bremer, 1993; Bremer, 1994; APG, 1998),分布于全世界,尤以美洲温带地区种类最多。我国有28属224种(林谔、陈艺林, 1985),主要分布在我国的西北部干旱草原地区,包括新疆、内蒙古,以及西藏东南、云南西北、四川和喜马拉雅地区。

紫菀族植物分化剧烈,种类繁多,分类非常困难。Bentham(1873)和Hoffmann(1890)将紫菀族分为6个亚族,即一枝黄花亚族(*Solidagininae*),田基黄亚族(*Grangeinae*),雏菊亚族(*Bellidinae*),紫菀亚族(*Asterinae*),白酒草亚族(*Conyzinae*)和*Baccharidinae*。但同时, Bentham和Hooker(1873)又指出该族不易划分为界限分明的亚族,因此上述6个亚族的分类处理只能看作权宜之策。1977年,当Grau(1977)首次重新审订这个族的分类系统时,只承认其中的田基黄亚族(*Grangeinae*)和*Baccharidinae*两个亚族是自然类群,其余4个亚族均被他废弃。然而,他亦未能搞清这些类群间的关系,最后只是简单地按照属群的地理分布予以归类而草草了结了对该族的修订。1993年,张小平(Zhang Xiaoping)和Kare Bremer(1993)合作对紫菀族进行了全面的分支分析。他们的研究表明:田基黄亚族(*Grangeinae*)是其余亚族的姐妹群,占据较原始的位置,剩下的属群可以分为两大亚族,即以北美洲为分布中心的同色花类一枝黄化亚族(*Solidagininae*)和世界性分布的广义异色花类紫菀亚族(*Asterinae*),后者包括了Bentham的雏菊亚族(*Bellidinae*),白酒草亚族(*Conyzinae*), *Baccharidinae*以及由Cuatrecasas在1969年建立的*Hinterhuberinae*共4个亚族,分支分析显示这些类群都是紫菀亚族(*Asterinae*)类的衍生产物,不应独立于紫菀亚族(*Asterinae*)之外,否则必然人为造成诸多并系类群。此后, Nesom(1994a)也利用形态特征对紫菀族进行了全面的系统整理,但是他的分类系统与前述系统相比变动较大,他将紫菀族分成14个亚族,在保留最早由Bentham提出的6个亚族的基础上,分别从雏菊亚族(*Solidagininae*)和紫菀亚族(*Asterinae*)中又独立出8个亚族。这一结果得到了Lane等人(1994)DNA限制性内切酶基因位点数据分支分析的支持。总之,目前紫菀族在亚族水平上的分类和演化研究已经取得了一些进展,并为进一步研究奠定了基础。

但是很显然,上述研究对于紫菀族究竟应分成几个亚族更合理并未取得一致意见,其关键在于未解决紫菀族内部属间详尽的、准确的相互亲缘关系问题,特别是亚、非地区早期工作较薄弱,属的系统发育研究资料匮乏,从而影响了综合分析的结果。因此,有很多问题尚待澄清。例如:(1)紫菀属(*Aster*)作为紫菀族的一个核心属,其内部分化情况怎样?与别的属是如何联系的?分布在新、旧世界的紫菀属(*Aster*)植物是什么样的关系?(2)旧世界的飞蓬属(*Erigeron*),马兰属(*Kalimeris*)分别和美洲大陆的*Trimorpha*, *Boltonia*属在种系发生上是什么关系?(3)分类位置长期有争议的属于中国特有的毛冠菊属(*Nannogolottis*)是否应作为

紫菀族的成员? (4) 紫菀族中所包含的几大地理分布较为隔离的类群如南美洲和中美洲的 *Baccharis* 属群以及欧洲的雏菊属 (*Bellis*) 群与广泛分布在世界范围内的紫菀属 (*Aster*), 飞蓬属 (*Erigeron*) 和白酒草属 (*Conyza*) 群是什么关系? 这样的地理分布格局又是怎样形成的? 等等。总之, 在紫菀族的系统分类方面尚存在很多问题有待于研究。这些问题的解决必须依赖植物系统分类学家从不同方面进行更广泛、更系统、更深入的研究, 以获取充分的资料和证据, 从中找出客观的、正确的答案。

孢粉形态特征一直被分类学家视为相当稳定的特征, 它对于决定属、种甚至更高级别的分类单元的分类地位及其相互亲缘关系具有重要意义 (Erdtman, 1952; Oldfield, 1959; Carlquist, 1961, 1964; Raj, 1961; Tardieu-Blot, 1963; Wodehouse, 1965; Jones, 1970; Brenner, 1996; Odgaard, 1999; Noyes, 2000; Ferguson, 2000; Blackmore, Paterson, 2005; Blackmore, 2007; Furness, Hesse, 2007; Zavada, 1984, 2007)。菊科孢粉形态研究始于 1890 年 (Fischer, 1890), 纵观整个研究历史, 可以分为 3 个阶段:

第一阶段为外形观察描述、花粉分型阶段。本阶段主要研究花粉的外形特征 (exomorphology)。Wodehouse 在 1926 年至 1945 年期间, 利用光学显微镜 (LM) 观察和描述了菊科各个类群代表属种花粉的外部形态, 按照外壁纹饰特征, 将菊科花粉分为 3 种主要类型: (1) 外壁光滑的 (psilate); (2) 外壁具刺的 (echinate); (3) 外壁网胞状的 (lophate), 即外壁形成脊和由脊围成的一个个凹陷。第 (3) 种类型又分成 2 种亚类型: ① 脊上有刺的 (echinolophate); ② 脊上无刺的 (psilolophate)。在 Wodehouse 的花粉分类系统中, 紫菀族 (*Astereae*) 被归入外壁有刺的类型当中。由于当时受光学显微镜和制样方法的限制, Wodehouse 没有也不可能揭示菊科花粉壁的内层结构特征。因此, 他的研究结果显示菊科 13 个族除了斑鸠菊族 (*Veronieae*) 和菊苣族 (*Cichorieae*) 的花粉有较大的差异外, 其余 11 个族的大部分类群的花粉外形特征有着惊人的相似。

第二阶段为花粉壁层结构观察分型阶段。直到 1960 年, Stix 借助紫外光显微镜观察经切割的花粉粒, 才首次描述菊科花粉的内部结构。Stix 观察了菊科所有 13 个族的 228 个代表种, 揭示出菊科花粉内部结构的高度变异性和复杂性。当然, 其中有些变异类型和 Wodehouse 在光学显微镜下看到的外部类型是对应的。Stix 的重要发现是: 菊科很多外形特征很相似的花粉粒, 其内层结构却很不相同, 而且内层结构的差异较好地反映了植物之间的关系。根据这些差异, 她在菊科中划分出 42 种花粉类型 (Stix, 1960), 但她并没有将这 42 种花粉类型和族的分类或各类群的系统演化路线联系起来, 从而探讨它们的作用和意义。

第三阶段为利用透射电镜 (TEM) 观察花粉壁的超显微结构, 并结合菊科的分类系统来划分菊科的花粉类型阶段。Skvarla 等 (1977) 根据花粉外壁外层的超微结构, 将外壁具刺、形态相似的菊科花粉又分为 3 种基本类型, 即春黄菊型 (*Anthemoid pattern*)、向日葵型 (*Helianthoid pattern*) 和千里光型 (*Senecioid pattern*)。春黄菊型的花粉外壁外层不具有因柱状层 (columellae) 脱离基足层 (foot layer) 而形成的囊状空腔 (cavea), 而其他两种类型都具有此种空腔; 向日葵型的花粉又以基柱 (bacula) 和覆盖层 (tectum) 具有内泡状穿孔 (internal foramina) 与不具有穿孔而具有实心基柱 (solid bacula) 的千里光型相区别。在上述花粉分类系统中, 紫菀族和向日葵族 (*Heliantheae*), 泽兰族 (*Eupatorieae*), 堆心菊族 (*Helenieae*) 及金盏花族 (*Calenduleae*) 归为一类, 均属于向日葵型。

上述研究已全面、系统地展示了整个菊科在族级水平上的花粉形态结构及其在分类和系统演化中的作用。近年来, 已经对菊科很多族的花粉进行了专门研究, 如菊苣族 (*Lactuceae*)

(Blackmore, 1982a, 1982b), 斑鸠菊族 (*Vernonieae*) (Keeley, Jones, 1979), *Liabeae* (Robinson, Marticorena, 1986), 菊苣族 (*Cichorieae*) (Tomb et al., 1974) 和豚草亚族 (*Ambrosiinae*) (Skvarla, 1965)。然而, 紫菀族 (*Astereae*) 中除了少数美洲属种如 *Amphiachyris*, *Amphipappus*, *Greenella*, *Gutierrezia*, *Gymnosperma*, *Xanthocephalum*, *Calotis*, *Aphanostephus*, *Chaetopappa*, *Boltonia*, *Astranthium* spp., *Baccharis*, 雏菊属 (*Bellis*), 飞蓬属 (*Erigeron*), 一枝黄花属 (*Solidago*) 等以外, 大部分属种尚未进行花粉研究。

本书的研究旨在在前人工作的基础上, 通过全面观察紫菀族, 尤其是产于中国的紫菀族植物的花粉形态结构, 获得对紫菀族花粉的变异和演化规律的整体了解和认识, 进而从孢粉学角度试图探讨紫菀族内各相关类群的系统亲缘关系, 为解决上述问题提供孢粉学依据, 同时也为整个菊科的系统分类研究积累基本资料。



2 材料与方法

研究用的大部分花粉取自蜡叶标本,少部分采于新鲜材料。标本由下列标本馆提供:中国科学院植物研究所标本馆,江苏省·中国科学院植物研究所标本馆,四川大学生物系植物标本馆,安徽师范大学生物系植物标本馆,瑞典自然历史博物馆植物标本馆。所有凭证标本均由林谔和陈艺林鉴定与审核(表 1),其名称参照 1985 年版《中国植物志》第 74 卷第 116 册。本书对菊科紫菀族的 36 属 350 种植物花粉进行了光学显微镜(LM)、扫描电镜(SEM)与透射电镜(TEM)的观察描述和研究。用于光学显微镜观察的材料采用 Erdtman(1952,1960)的醋酸酐分解法处理,用玻棒取出少量已处理好的花粉,放在置有一小块甘油胶的载玻片上,稍加热,使甘油胶熔化,然后将盖玻片在酒精灯上稍烤热,迅速盖上,待甘油胶完全凝固后,再用加拿大树胶将盖片周边封好,在载玻片的右角上贴上标签,制成永久装片。用于扫描电镜观察的材料用 95%乙醇自花药中洗出,然后于解剖镜下将花粉粒逐粒挑到粘有金属箔纸的铜台上,送入真空镀膜机中喷金,在 JSM-6300 型扫描电镜下观察,拍照并记录。用于透射电镜观察的材料直接用含有 1% OsO_4 、pH 值为 7.2 的双肿二氢钠在室温下染色 1.5~2 小时,再用 0.1 M、pH 值为 6.4 的磷酸缓冲液(PBS)冲洗 3 次后,在酒精溶液中进行梯度脱水(50%~100%);经脱水后的材料置于环氧树脂包埋剂中浸透、包埋、聚合,制成包埋块,用德国产 LKB 超薄切片机和自制的玻璃刀进行超薄切片;将超薄切片捞在覆有 Formva 膜的铜网上,然后用醋酸双氧铀-柠檬酸铅溶液进行双重染色;最后,待铜网上的切片晾干后,在 HITACHI H-600 型透射电镜下进行观察和拍照。

花粉粒的大小和形状在 OLYMPUS 光学显微镜下放大 400 倍后用测微尺量得,所测指标包括极光切面上的赤道直径、赤道光切面上的极轴直径以及刺长。每个种至少测量 20 粒,取其平均值、最大值和最小值,以示变化幅度。所有的凭证标本玻片保存在安徽师范大学生物系植物标本馆。

光学显微镜外形描述遵循 Wodehouse(1935)的术语系统,透射电镜的内部壁层结构描述采用 Skvarla 等(1962)的术语标准。

表 1 实验材料

Table 1 List of the species examined for this study

种 Species	采集地 Locality	采集人 Collector	标本号 No.
<i>Aster abatus</i>	Los Angeles, USA	J. Ewan	3083
<i>A. acer</i>	USSR	Legit N. Skalosubous	202118
<i>A. acuminatus</i>	USA	H. E. Ahles	091356

续表

种 Species	采集地 Locality	采集人 Collector	标本号 No.
三脉紫菀 <i>A. ageratoides</i>	西藏 Tibet, China	罗建 等 J. Luo et al	0909
<i>A. ageratoides</i> subsp. <i>leiophyllus</i> var. <i>tenuifolius</i>		G. Murata	1118621
三脉紫菀坚叶变种 <i>A. ageratoides</i> var. <i>firmus</i>	中国陕西 Shaanxi, China	傅坤俊 K. J. Fu	275628
三脉紫菀异叶变种 <i>A. ageratoides</i> var. <i>heterophyllus</i>	中国云南 Yunnan, China	林来官 L. G. Lin	325222
翼柄紫菀 <i>A. alatipes</i>	中国湖北 Hubei, China	T. P. Wang	12093
小舌紫菀 <i>A. albescens</i>	中国陕西 Shaanxi, China	孔郭本 G. B. Kong	275699
小舌紫菀白背变种 <i>A. albescens</i> var. <i>discolor</i>		T. P. Wang	7896
小舌紫菀腺点变种 <i>A. albescens</i> var. <i>glandulosus</i>	中国四川 Sichuan, China	胡文光 W. G. Hu	250983
小舌紫菀狭叶变种 <i>A. albescens</i> var. <i>gracilior</i>	中国云南 Yunnan, China	刘慎鐸 S. E. Liu	4302
小舌紫菀无毛变种 <i>A. albescens</i> var. <i>levissimus</i>	中国湖北 Hubei, China	张志松 Z. S. Zhang	530687
小舌紫菀楠叶变种 <i>A. albescens</i> var. <i>limprichtii</i>	中国四川 Sichuan, China	何铸 Z. He	268770
<i>A. albescens</i> var. <i>ovatus</i>	中国云南 Yunnan, Chian	王启元 Q. Y. Wang	69753
小舌紫菀长毛变种 <i>A. albescens</i> var. <i>pilosus</i>	中国四川 Sichuan, China	Harry Smith	988716
小舌紫菀糙叶变种 <i>A. albescens</i> var. <i>rugosus</i>	中国四川 Sichuan, China	俞德俊 D. J. Yu	652134
小舌紫菀柳叶变种 <i>A. albescens</i> var. <i>salignus</i>	中国云南 Yunnan, China	王启元 Q. Y. Wang	324914
高山紫菀 <i>A. alpinus</i>	中国青海 Qinghai, China	关克俭 K. J. Guan	1150626
<i>A. altaicus</i>	中国河北 Hebei, China	关克俭 K. J. Guan	0875464
<i>A. altaicus</i> var. <i>latibracheatus</i>	中国山西 Shanxi, China	T. Tang	1238
<i>A. amellus</i>	USSR		3808
<i>A. anomalus</i>	Missouri Botanic Garden	Peter H. Raven	26872

续表

种 Species	采集地 Locality	采集人 Collector	标本号 No.
银鳞紫菀 <i>A. argyropholis</i>	中国四川 Sichuan, China	李馨 X. Li	629214
星舌紫菀 <i>A. asteroides</i>	中国四川 Sichuan, China	川西考察队 Chuanxi Survey Team	836409
耳叶紫菀 <i>A. auriculatus</i>	中国四川 Sichuan, China		711428
<i>A. azureus</i>	Wisconsin, USA	W. Hess	1157786
白舌紫菀 <i>A. baccharoides</i>	中国广东 Guangdong, China	胡秀英 X. Y. Hu	1207364
巴塘紫菀 <i>A. batangensis</i>	中国云南 Yunnan, China	崔友文 Y. W. Cui	6526
巴塘紫菀匙叶变种 <i>A. batangensis</i> var. <i>staticefolius</i>	中国云南 Yunnan, China	云贵队 Yungui Team	1262651
<i>A. benthamii</i>	中国香港 Hong Kong, China	胡秀英 X. Y. Hu	114049
短毛紫菀 <i>A. brachytrichus</i>	中国云南 Yunnan, China	中甸队 Zhongdian Team	744793
线舌紫菀 <i>A. bietii</i>	中国云南 Yunnan, China	T. T. Yu	308332
扁毛紫菀 <i>A. bulleyanus</i>	中国云南 Yunnan, China	王启元 Q. Y. Wang	68499
<i>A. canus</i>	Hungary		329947
<i>A. changiana</i>	中国广西 Guangxi, China	钟济新, 陈少卿 J. X. Zhong, S. Q. Chen	116060
<i>A. ciliolatus</i>	Alberta, USA	W. Hess	1381777
<i>A. cimitaneus</i>	中国四川 Sichuan, China	杨宏清 H. Q. Yang	0025
<i>A. coerulescens</i>	New Mexico, USA	W. Hess	1405812
<i>A. concolor</i>	South Carolina, USA	W. Thomas	1101244
<i>A. conspicuus</i>	British, Columbia	Tim Johns	1272735
<i>A. cordifolius</i>	Massachusetts, USA	H. E. Ahles	1182198
<i>A. debilis</i>	中国湖北 Hubei, China	刘鑫源 X. Y. Liu	909
<i>A. delavayi</i>	中国西藏 Tibet, China		1253319
<i>A. dimorphyllus</i>	Japan	T. Nakai	236932
重冠紫菀 <i>A. diplostephioides</i>	中国云南 Yunnan, China	G. Forrest	0605422

续表

种 Species	采集地 Locality	采集人 Collector	标本号 No.
<i>A. divaricatus</i>	Pennsylvania, USA	F. H. Utech	1281161
长梗紫菀 <i>A. dolichopodus</i>	中国四川 Sichuan, China	李馨 X. Li	633127
长叶紫菀 <i>A. dolichophyllus</i>	中国广西 Guangxi, China	广福队 Guangfu Team	01056
<i>A. dumosus</i>	Ohio, USA	G. Murata	1302548
<i>A. ericoides</i>	Arizona, USA	B. Bartholomew	1575679
镰叶紫菀 <i>A. falcifolius</i>	中国甘肃 Gansu, China	何叶祺 Y. Q. He	0886163
狭苞紫菀 <i>A. farreri</i>	中国河北 Hebei, China	李建藩 J. F. Li	5422
<i>A. fastigiatus</i>	中国四川 Sichuan, China	L. Sato	260108
萎软紫菀 <i>A. flaccidus</i>	中国云南 Yunnan, China	C. W. Wang	64680
<i>A. foliaceus</i> Lindl. ssp. <i>apricus</i>	British, Columbia	Tim Johns	1272741
褐毛紫菀 <i>A. fuscescens</i>	中国西藏 Tibet, China		1253312
秦中紫菀 <i>A. giraldii</i>	中国陕西 Shaanxi, China	太白山队 Taibaishan Team	505
<i>A. glaucodes</i>	Utah, USA		1340454
<i>A. glehnii</i>	Japan	E. W. Wood	1270228
红冠紫菀 <i>A. handelii</i>	中国四川 Sichuan, China	T. T. Yu	3999
横斜紫菀 <i>A. hersileoides</i>	中国四川 Sichuan, China	方文培 W. P. Fang	268674
异苞紫菀 <i>A. heterolepis</i>	中国庐山 Lushan, China	Hopkinson	488
须弥紫菀 <i>A. himalaicus</i>	中国西藏 Tibet, China	中甸队 Zhongdian Team	0889715
<i>A. hirtifolius</i>	New Mexico, USA	W. Hess	1261323
<i>A. hispidus</i>	中国四川 Sichuan, China	四川资源普查队 Resource Survey Team of Sichuan	
等孢紫菀 <i>A. homochlamydeus</i>	中国四川 Sichuan, China	李馨 X. Li	0546284

续表

种 Species	采集地 Locality	采集人 Collector	标本号 No.
<i>A. ibericus</i>	USSR	I. Karjagint	767472
大埔紫菀 <i>A. itsunboshi</i>	中国台湾 Taiwan, China	S. Suzuki	82263
滇西北紫菀 <i>A. jeffreyanus</i>	中国云南 Yunnan, China	T. T. Yu	308360
<i>A. laevis</i>	中国北京 Beijing, China	Garden worker	5339
<i>A. lanceolatus</i>	Poloniae Exsiccatae	T. Taoik	261
<i>A. lateriflorus</i>	Pennsylvania, USA	Fred H. Utech	1281613
宽苞紫菀 <i>A. latibracteatus</i>	中国云南 Yunnan, China	T. T. Yu	308214
线叶紫菀 <i>A. lavanduliifolius</i>	中国四川 Sichuan, China	四川队 Sichuan Team	711537
<i>A. leucanthemifolius</i>	Colorado, USA	G. Davides	1340461
丽江紫菀 <i>A. likiangensis</i>	中国云南 Yunnan, China	秦仁昌 R. C. Qin	348353
舌叶紫菀 <i>A. lingulatus</i>	中国云南 Yunnan, China	赵锡元 X. Y. Zhao	348328
青海紫菀 <i>A. lipskyi</i>	中国青海 Qinghai, China	青甘队 Qinggan Team	690609
<i>A. littoralis</i>	Japan	N. D	60119
圆苞紫菀 <i>A. mackii</i>	中国吉林 Jilin, China	L. Kitammra	260133
<i>A. macrophyllus</i>	Pennsylvania, USA	L. K. Henry	1191687
莽山紫菀 <i>A. mangshanensis</i>	中国湖南 Hunan, China	湖南师范大学 The Hunan Normal University	869
大花紫菀 <i>A. megalanthus</i>	中国四川 Sichuan, China	川天组 Chuantian Team	0556006
川鄂紫菀 <i>A. moupinensis</i>	中国湖北 Hubei, China	张志松 Z. S. Zhang	529496
<i>A. nemoralis</i> Ait. var. <i>major</i>	Massachusetts, USA	C. A. Weatherby	1343129
黑山紫菀 <i>A. nigromontanus</i>	Shiaolushan, China	M. K. Li, Chin Tang	286170
亮叶紫菀 <i>A. nitidus</i>	中国四川 Sichuan, China	李玉凤 Y. F. Li	796753

续表

种 Species	采集地 Locality	采集人 Collector	标本号 No.
<i>A. novae-anglicae</i>	Pennsylvania, USA	Fred H. Utech	1281615
<i>A. occidentalis</i>	Alberta, USA	W. Hess	1381723
石生紫菀 <i>A. oreophilus</i>	中国云南 Yunnan, China	昆明工作站 Kunming Station	0590640
琴叶紫菀 <i>A. panduratus</i>	中国浙江 Zhejiang, China	周根生 G. S. Zhou	0387
<i>A. pansus</i>	British, Columbia	Tim Johns	1272740
<i>A. patens</i>	Missouri, USA	Jim Conrad	100261
<i>A. pilosus</i>	Pennsylvania, USA	Fred H. Utech	1281030
高茎紫菀 <i>A. prorerus</i>	中国浙江 Zhejiang, China	植物资源普查队 Plant Resource Survey Team	761124
<i>A. puniceus</i>	Massachusetts, USA	H. E. Ahles	1282633
密叶紫菀 <i>A. pycnophyllus</i>	中国云南 Yunnan, China	王汉臣 H. C. Wang	360592
<i>A. radula</i>	Carnegie Museum, USA	P. Brooks	10223
凹叶紫菀 <i>A. retusus</i>	中国西藏 Tibet, China	洪德元 D. Y. Hong	0893956
<i>A. roseus</i>	Divitschi, USSR	I. Karjagint	767493
<i>A. sagittifolius</i>	Missouri, USA		1101266
<i>A. salicifolius</i>	Sweden	Erik Akerlund	26766
怒江紫菀 <i>A. salwinensis</i>	中国云南 Yunnan, China	T. T. Yu	324742
短舌紫菀等毛变种 <i>A. sampsonii</i> var. <i>isochaetus</i>	中国湖南 Hunan, China	何观州 G. Z. He	1256253
<i>A. scopulorus</i>	Nevada, USA	James D. More	1437418
<i>A. sedifolius</i>	USSR	C. S. Tomb	1212562
狗舌紫菀 <i>A. senecioides</i>	中国西藏 Tibet, China	J. F. Rock	1269621
四川紫菀 <i>A. sutchuenensis</i>	中国四川 Sichuan, China	李馨 X. Li	0547756
<i>A. shortii</i>	Pennsylvania, USA	L. K. Henry	1191685
西伯利亚紫菀 <i>A. sibiricus</i>	USSR	J. C. Coffey	1261037
<i>A. sibiricus</i> L. var. <i>meritus</i>	Alberta, USA	W. Hess	1381721