

7 种桉树花粉微观形态及其亲缘关系分析

王楚彪^{1,2}, 李敖彬³, 潘松海⁴, 卢万鸿¹, 林彦¹, 罗建中^{1*}

(1. 国家林业和草原局桉树研究开发中心, 广东 湛江 524022; 2. 南京林业大学, 南京 210037; 3. 中国林业集团有限公司, 北京 100026; 4. 中林集团雷州林业局有限公司, 广东 湛江 524043)

摘要: 为了解我国常用桉树树种的亲缘关系, 利用扫描电镜观察 7 种桉属(*Eucalyptus*)树种的花粉形态。结果表明, 粗皮桉(*E. pellita*)、窿缘桉(*E. exserta*)的 7 个花粉性状大多处于前 2 位, 其中粗皮桉花粉的赤道面长、宽和面积最大, 分别为 17.522、17.090 μm 和 300.830 μm^2 , 而窿缘桉花粉的萌发沟长、宽和大小最大, 分别为 6.576、0.720 μm 和 4.718 μm^2 ; 赤桉(*E. camaldulensis*)花粉的赤道面最小, 韦塔桉(*E. wetarensis*)花粉的萌发沟最小。聚类分析表明, 在信息保留 87.5% 时, 7 树种可以分为 3 组, 粗皮桉和窿缘桉聚在一组, 韦塔桉和巨桉(*E. grandis*)聚在一组, 其余聚在一组。粗皮桉、窿缘桉的花粉外壁纹饰较光滑, 细叶桉(*E. tereticornis*)和赤桉属常规, 尾叶桉(*E. urophylla*)、韦塔桉和巨桉较粗糙。从花粉形态分析, 粗皮桉和窿缘桉的亲缘关系较近, 韦塔桉、尾叶桉的亲缘关系较远, 细叶桉、赤桉和巨桉的亲缘关系与传统分类结果一致。因此, 7 种桉树花粉形态反映了一些新的亲缘关系, 对桉树的杂交育种有指导意义。

关键词: 桉树; 花粉; 扫描电镜; 亲缘关系; 形态

doi: 10.11926/jtsb.4258

Analysis of Pollen Micro-morphology and Phylogenetic Relationship among Seven Species of *Eucalyptus*

WANG Chu-biao^{1,2}, LI Ao-bin³, PAN Song-hai⁴, LU Wan-hong¹, LIN Yan¹, LUO Jian-zhong^{1*}

(1. China Eucalypt Research Centre, Zhanjiang 524022, Guangdong, China; 2. Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 3. China Forestry Group Corporation, Beijing 100026, China; 4. China Forestry Group Leizhou Forestry Bureau Co. Ltd., Zhanjiang 524022, Guangdong, China)

Abstract: In order to understand the phylogenetic relationship of *Eucalyptus* species common in China, the pollen morphology of 7 species was observed under scanning electron microscopy. The result showed that the 7 pollen characters of *E. pellita* and *E. exserta* were mostly in the top 2. Among 7 species, the equatorial length (EL), width (EW) and area of *E. pellita* pollen were the largest with 17.522, 17.090 μm and 300.830 μm^2 , respectively; the colpus length (CL), width (CW) and size of *E. exserta* pollen were the largest with 6.576, 0.720 μm and 4.718 μm^2 , respectively; and the equatorial area of *E. camaldulensis* pollen was the smallest, colpus size of *E. wetarensis* pollen was the smallest. According to cluster analysis based on pollen characters, 7 *Eucalyptus* species could be divided into 3 groups under 87.5% of information remaining, including *E. pellita* and *E. exserta*, *E. wetarensis* and *E. grandis*, and the others. The pollen wall ornamentation of *E. pellita* and *E. exserta* were smooth, which *E. tereticornis* and *E. camaldulensis* was conventional, and that of *E. urophylla*, *E. wetarensis* and *E. grandis* was rough. From pollen morphology analysis, the phylogenetic relationship between *E. pellita* and *E. exserta* was closer, which between *E. wetarensis* and *E. urophylla* was farther, and that among *E. tereticornis*, *E.*

收稿日期: 2020-06-01 接受日期: 2020-08-20

基金项目: 中国林业科学研究院基本科研业务费专项(CAFYBB2017MB028); 广东省林业科技创新项目(2017KJCX031, 2019KJCX014)资助

This work was supported by the Basic Research Funds of Chinese Academy of Forestry (Grant No. CAFYBB2017MB028); and the Innovation Project for Forestry Scientific Technology in Guangdong (Grant No. 2017KJCX031, 2019KJCX014)

作者简介: 王楚彪(1982~), 男, 助理研究员, 从事林木遗传育种研究。E-mail: scauwcb@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: 969170789@qq.com

camaldulensis and *E. grandis* was consistent with traditional classification. Therefore, there were new interspecies relationships among *Eucalyptus* species from pollen morphology, which had guiding significance to the hybridization breeding of *Eucalyptus*.

Key words: *Eucalyptus*; Pollen; SEM; Phylogenetic relationship; Morphology

花粉是单细胞雄配子体, 主要执行繁殖任务, 花粉由孢粉蛋白组成^[1-2]。花粉作为植物的生殖单位, 其外形、大小及萌发孔沟特征以及外壁纹饰等都反映了植物的进化特征, 因而孢粉形态研究较早应用于植物分类和系统演化研究中, 是植物分类学的一个重要研究方法^[3-5]。

研究植物种间亲缘关系需要通过各种表型特征或基因差异进行综合考虑, 而花粉形态是其中一个重要参考因素。花粉形态特征有助于了解植物品种、种源间的谱系, 并确定其在不同分类群中的地位^[6-7]。从花粉形态分析亲缘关系具有独特优势, 花粉形态受外界环境影响很小, 具有较强的遗传保守性和稳定性^[8-9], 植物代际间的花粉形态基本不变, 所以花粉形态特征是辨别植物品种的主要依据之一^[10-11], 可见通过分析对比花粉形态鉴定种间亲缘关系具有可行性。被子植物花粉的大小为 4.5~200 μm ^[12], 由于形态较小, 必须在显微镜下观察研究^[13]。

桉树隶属于桉属(*Eucalyptus*)、杯果木属(*Angophora*)和伞房属(*Corymbia*), 大多数种类自然分布于

澳大利亚, 是我国南方重要的造林树种, 为造纸和生产人造板的主要原料。但目前国内外对桉树花粉形态的研究较少, 本研究对我国应用较广的 7 种桉属树种的花粉形态进行观察测量, 并对其亲缘关系进行综合分析, 探讨这 7 种桉树的亲缘关系与其花粉形态关系是否具有一致性, 以期更深入地了解这 7 种桉树的亲缘关系并为进一步的杂交育种等提供理论支持。

1 材料和方法

1.1 材料

研究对象为 7 种国内常见的桉属(*Eucalyptus*)树种(表 1), 每树种采集 3 个种源单株花粉, 共采集 21 个种源的单株花粉。其中窿缘桉(*E. exserta*)花粉采自云南昆明海口林场桉树种质资源试验林, 巨桉(*E. grandis*)花粉采自广东广宁县桉树种质资源试验林, 其他树种花粉均采自广东遂溪县南方国家级林木种苗示范基地。花粉采集后用硅胶干燥、过筛、密封, 储存在-24℃冰箱中备用。

表 1 试验材料
Table 1 Experimental materials

种源 Provenance	采集地 Collection site	编号 Code	种源 Provenance	采集地 Collection site	编号 Code
粗皮桉 <i>Eucalyptus pellita</i>	广东遂溪 Suixi, Guangdong	P1	巨桉 <i>E. grandis</i>	广东广宁 Guangning, Guangdong	G3
	广东遂溪 Suixi, Guangdong	P2	细叶桉	广东遂溪 Suixi, Guangdong	T1
	广东遂溪 Suixi, Guangdong	P3	<i>E. tereticornis</i>	广东遂溪 Suixi, Guangdong	T2
尾叶桉 <i>E. urophylla</i>	广东遂溪 Suixi, Guangdong	U1		广东遂溪 Suixi, Guangdong	T3
	广东遂溪 Suixi, Guangdong	U2	赤桉	广东遂溪 Suixi, Guangdong	C1
	广东遂溪 Suixi, Guangdong	U3	<i>E. camaldulensis</i>	广东遂溪 Suixi, Guangdong	C2
韦塔桉 <i>E. wetarensis</i>	广东遂溪 Suixi, Guangdong	W1		广东遂溪 Suixi, Guangdong	C3
	广东遂溪 Suixi, Guangdong	W2	窿缘桉	云南昆明 Kunming, Yunnan	Ex1
	广东遂溪 Suixi, Guangdong	W3	<i>E. exserta</i>	云南昆明 Kunming, Yunnan	Ex2
巨桉 <i>E. grandis</i>	广东广宁 Guangning, Guangdong	G1		云南昆明 Kunming Yunnan	Ex3
	广东广宁 Guangning, Guangdong	G2			

1.2 方法

花粉用 4%戊二醛固定液固定, 之后用 0.3 mol/L 磷酸缓冲液(PBS)清洗 3 次, 每次 20 min; 用 1%锇酸(OsO_4)固定 4 h, 0.1 mol/L PBS 清洗 3 次, 每次

20 min; 依次用 30%、50%、70%和 90%乙醇脱水, 每次 15 min, 再用 100%乙醇脱水 3 次, 每次 15 min; 使用界面干燥仪干燥; 花粉黏台, 用离子溅射仪喷金, 在蔡司 EVO MA15 扫描电镜(SEM, 德国)下观

察^[14–17]，SEM 工作电压 5.0 kV。

每个种源随机选择 20 颗花粉粒分别在 7k 倍和 15k 倍下观察整体和局部形态并测量。参照国际惯用做法^[18]，测量花粉赤道面长、赤道面宽，萌发沟的长度、宽度和深度，花粉形态描述参照《孢粉学手册》^[19]。赤道面面积为赤道面长×赤道面宽，萌发沟大小为萌发沟的长度×宽度。

1.3 数据分析

使用 Microsoft Excel 2019 进行数据整理，采用 STATISTICA 8.0 和 SPSS 19.0 进行数据的统计分析。

2 结果和分析

2.1 花粉性状

桉树花粉的赤道面接近正三角形。从表 2 可见，粗皮桉花粉的赤道面长、宽都最大，赤道面面积也最大；窿缘桉的次之，赤桉的最小，尾叶桉的较小。多重分析表明，粗皮桉和窿缘桉的赤道面长差异不显著，但与其他树种的差异极显著。赤道面宽尾叶

桉、韦塔桉、细叶桉差异没有达到极显著。粗皮桉和窿缘桉的赤道面面积和其他树种比较都达到差异极显著，说明这 2 种桉树花粉的赤道面积与其他树种有明显不同。

窿缘桉花粉萌发沟的长、宽最大，粗皮桉的次之；韦塔桉花粉萌发沟宽度最小，萌发沟长度较小，其萌发沟最小；巨桉花粉的萌发沟长度最小。多重分析表明，窿缘桉和粗皮桉的萌发沟宽度差异不显著，但与其他树种差异极显著。萌发沟长方面窿缘桉自成一组，与其他树种差异极显著。各树种的萌发沟深差异达不到极显著水平。

从表 2 可知，粗皮桉、窿缘桉花粉性状相近，粗皮桉花粉的赤道面长、宽的变异系数较小，说明粗皮桉花粉大小变化不大；韦塔桉、细叶桉花粉的赤道面长的变异系数也较小；赤桉花粉的赤道面长、宽的变异系数较大，说明赤桉花粉大小不一。窿缘桉花粉的萌发沟长、宽的变异系数较小，说明萌发沟长、宽变化不大；巨桉花粉萌发沟长、宽的变异系数数据也较小；韦塔桉花粉萌发沟长的变异系数数据较小，但萌发沟宽的变异系数较大，说明其萌发沟形态差异较大。

表 2 7 种桉树花粉性状

Table 2 Pollen traits of 7 *Eucalyptus* species

树种 Species	赤道面 Equator			萌发沟 Colpus			
	长 (μm) Length	宽 (μm) Width	面积 Area (μm ²)	宽 (μm) Width	长 (μm) Length	大小 (μm ²) Size	深 (μm) Depth
粗皮桉 <i>Eucalyptus pellita</i>	17.52±1.61a	17.52±1.61a	300.83±47.18a	0.71±0.25a	6.21±1.23ab	4.42±1.92a	0.65±0.17a
尾叶桉 <i>E. urophylla</i>	16.07±1.69b	16.07±1.69bc	254.85±44.75c	0.55±0.19b	5.97±1.17ab	3.31±1.44b	0.63±0.23a
韦塔桉 <i>E. wetarensis</i>	16.54±1.10b	16.54±1.10bc	264.65±34.61bc	0.54±0.24b	5.75±1.02b	3.09±1.47b	0.56±0.18a
巨桉 <i>E. grandis</i>	16.60±1.62b	16.60±1.62abc	272.06±46.05bc	0.56±0.16b	5.74±1.12b	3.25±1.22b	0.59±0.17a
细叶桉 <i>E. tereticornis</i>	16.21±1.54b	16.21±1.54bc	258.80±46.13c	0.59±0.18b	6.08±1.38ab	3.62±1.48b	0.65±0.16a
赤桉 <i>E. camaldulensis</i>	15.93±2.99b	15.93±2.99c	254.78±93.39c	0.60±0.25b	5.77±1.50b	3.60±1.95b	0.59±0.17a
窿缘桉 <i>E. exserta</i>	17.49±1.71a	17.49±1.71ab	291.49±54.87ab	0.72±0.24a	6.58±1.27a	4.72±1.73a	0.60±0.19a
平均 Mean	16.62±1.92	16.62±1.92	271.06±57.48	0.61±0.23	6.01±1.27	3.72±1.71	0.61±0.18

同列数据后不同字母表示差异极显著(P<0.01)。

Data followed different letters indicate significant differences at 0.01 level.

2.2 聚类分析

基于花粉的赤道面长、宽和萌发沟长、宽、深，采用 Sorensen 方法进行聚类分析(图 1)，若信息保留 75%，7 种树种的花粉可以分为 2 组，其中粗皮桉、窿缘桉聚为一组，其余树种聚在一组，说明粗皮桉、窿缘桉的花粉与其余树种有明显差异。若信息保留 87.5%，7 种树种可分为 3 组，粗皮桉、窿缘

桉聚在一组，韦塔桉、巨桉聚在一组，其余树种聚在一组，且韦塔桉和巨桉的花粉性状相似。若信息保留接近 100%，尾叶桉和细叶桉仍聚在一组，说明这 2 树种的花粉性状差异非常小。

2.3 花粉外壁纹饰的比较

按照埃尔特曼^[19]的孢粉 NPC 系统分类，7 种

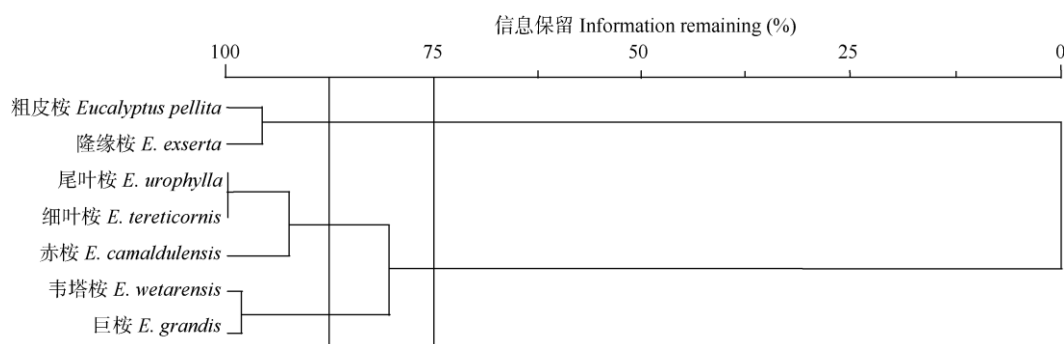


图1 基于花粉形态的7种桉树聚类分析

Fig. 1 Cluster analysis of 7 *Eucalyptus* species based on pollen morphology

的花粉都属于 N3P4C5 型(图 2), 这也是桃金娘科(Myrtaceae)植物花粉较典型的形态类型。

桃金娘科花粉外壁纹饰有 8 种类型^[18], 本研究的 7 种树种花粉外壁纹饰可分为 3 类。粗皮桉与隆缘桉花粉外壁纹饰相似, 比较光滑, 同时花粉整体比较饱满, 形态性状也比较接近, 体积较大。细叶桉和赤桉的花粉外壁纹饰是桃金娘科常见的皱波状, 介于粗糙和光滑之间。尾叶桉、韦塔桉和巨桉的花粉外壁纹饰比较粗糙, 尾叶桉的非常粗糙。

从笔者以往桉树种间杂交的实践结果看, 这 7 种树种的外壁纹饰类型与他们之间的杂交成功率有一定关联。细叶桉和赤桉的杂交成功率较高, 尾叶桉、韦塔桉和巨桉间的杂交也较容易, 粗皮桉与隆缘桉间的杂交研究报道较少, 但是粗皮桉花粉外壁纹饰与其他种的不同, 作为母本与细叶桉、尾叶桉、巨桉等的杂交成功率不高, 这说明花粉外壁纹饰与亲缘关系有一定的关系。而且除粗皮桉、隆缘桉外, 其余树种的亲缘关系都与桉树分类系统吻合, 进一步说明通过花粉外壁纹饰分析桉树种间亲缘关系是可行的, 但亲缘关系分析不能只考虑外壁纹饰类型。

隆缘桉的萌发沟比较宽, 其次是粗皮桉, 两者相近, 而韦塔桉萌发沟狭窄, 这与花粉外壁纹饰的分类结果相同。大部分树种的花粉萌发孔有突起, 只有赤桉的突起不明显(图 2)。

3 结论和讨论

3.1 粗皮桉和隆缘桉的亲缘关系

植物分类方法有很多种, 如形态学、孢粉学、解剖学、细胞学、化学和分子标记等分类法^[20], 随着研究手段的发展, 对某物种的分类研究也不断有新的数据补充, 对植物的科学分类通常采用多种方法。

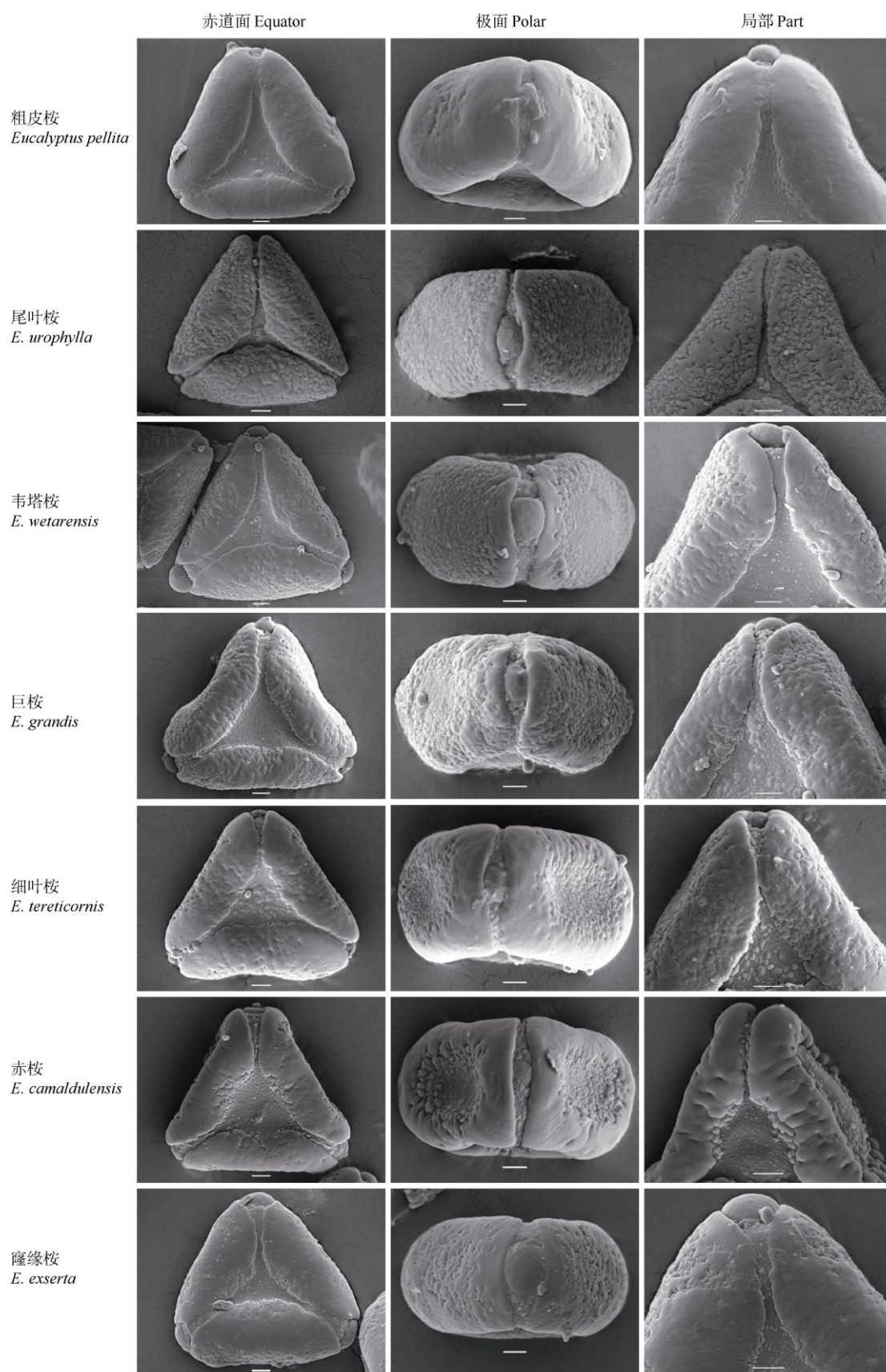
本研究的 7 种树种在桉树分类系统中都属于桉属双蒴盖亚属(subgen. *Symphyomyrtus*), 粗皮桉、尾叶桉、韦塔桉和巨桉属于横脉组(sect. *Transversaria*), 而细叶桉、赤桉、隆缘桉属于隆缘组(sect. *Exsertaria*)^[21], 韦塔桉是从尾叶桉分出来的种, 传统上认为两者的亲缘关系较近; 细叶桉、赤桉表型特征比较接近, 也认为亲缘关系较近。

粗皮桉和隆缘桉处于不同的组, 理论上可杂交, 亲缘关系不远不近。本研究结果表明, 他们花粉均比较大, 形态性状也相近, 在聚类分析中也聚在一组, 且花粉外壁纹饰也类似, 均较光滑, 说明两者花粉的相似性, 值得一提的是, 很多学者认为在花粉的比较研究中, 外壁纹饰比体积大小更可靠^[22-25]。生物地理学分析表明, 两者的自然分布有重叠, 在澳大利亚昆士兰州都有分布, 且都喜热^[26]。表型上看, 两者树皮都有条状纵裂, 但叶子形态差异明显。因此, 两者的亲缘关系应该比现在公认要更亲近, 两者在叶片形态上的明显差异, 可能是其分在不同组的原因^[27]。本研究对两者亲缘关系的补充, 在桉树育种研究中有一定的指导意义, 后续可以尝试两者的杂交育种。

3.2 其他 5 种桉树的亲缘关系

细叶桉、赤桉的花粉外壁纹饰比较接近, 属于桃金娘科常规类型^[18], 且都属于隆缘组, 比较耐干旱、贫瘠, 在澳大利亚自然分布较广, 叶形相似, 杂交成功率较高, 这体现了他们的亲缘关系较近, 与传统分类基本吻合。但在花粉形态性状上却有差异, 赤桉花粉较小, 因此不能以单个性状来判定种间的亲缘关系。

尾叶桉、韦塔桉、巨桉的花粉外壁纹饰都属于粗糙的, 尾叶桉和细叶桉的花粉形态性状非常相

图 2 7 种桉树的花粉形态和外壁纹饰。标尺 = 2 μm Fig. 2 Pollen morphology and wall ornamentation of 7 *Eucalyptus* species. Bars = 2 μm

近, 韦塔桉和巨桉的比较相近。韦塔桉是从尾叶桉分出来的种, 他们的亲缘关系应该非常近, 但他们的花粉形态有明显差异, 尾叶桉成龄叶阔披针形, 韦塔桉为窄披针形; 尾叶桉蒴果直径 $<10\text{ mm}$, 韦塔桉的可达 15 mm ^[26]。因此, 尾叶桉、韦塔桉的亲缘关系可能没有想象中那么近, 理论上认为韦塔桉与尾叶桉的亲缘关系应该比巨桉和尾叶桉的关系更近, 本研究结果初步表明3者的亲缘关系在一个水平。巨桉、韦塔桉和尾叶桉间杂交较容易, 且巨桉花粉纹饰与尾叶桉、韦塔桉相似, 所以传统分类系统上归为一组是合理的。

3.3 花粉形态和亲缘关系

从本研究结果表明, 花粉形态是亲缘关系的重要判断依据, 武海霞等^[28]的研究表明, 桉树花粉形态差异可作为桉树种间鉴别的重要依据; 夏萼等^[29]也采用花粉形态来分析鸡血藤属和崖豆藤属的系统学意义, 可见花粉形态与系统分类关系紧密。花粉形态分析结果与传统分类系统物种间亲缘关系不一定完全吻合, 但不会完全偏离原有分类系统, 而是有助于完善传统分类系统。虽不能完全依照花粉形态来分析亲缘关系, 但能为传统分类系统提供更多补充, 从而对种间关系有更深入了解。

粗皮桉、窿缘桉花粉形态相似, 花粉赤道面长、宽相近, 萌发沟形态也相近, 花粉外壁纹饰都较光滑, 其亲缘关系可能较近, 但他们在传统分类中归为不同的组, 因此还有待于更深入研究。细叶桉、赤桉的花粉形态基本体现了他们在分类系统中的位置。尾叶桉、韦塔桉的花粉形态反映的亲缘关系没有之前认为的那么近。而从巨桉花粉形态看, 传统分类系统将巨桉、尾叶桉、韦塔桉分在一组是合理的。本研究补充完善了这7种常见桉树的亲缘关系, 对后期的杂交育种研究有一定的指导意义。

参考文献

- [1] PUNT W, HOEN P P, BLACKMORE S, et al. Glossary of pollen and spore terminology [J]. *Rev Palaeobot Palynol*, 2007, 143(1/2): 1–81. doi: 10.1016/j.revpalbo.2006.06.008.
- [2] BROOKS J, SHAW G. Chemical structure of the exine of pollen walls and a new function for carotenoids in nature [J]. *Nature*, 1968, 219(5153): 532–533. doi: 10.1038/219532a0.
- [3] GUO X F, WANG L Y, YUAN T. Study on pollen morphology of 4 wild herbaceous peony [J]. *Sci Silv Sin*, 2005, 41(5): 184–186. doi: 10.

3321/j.issn:1001-7488.2005.05.033.

郭先锋, 王莲英, 袁涛. 4种野生芍药的花粉形态研究 [J]. *林业科学*, 2005, 41(5): 184–186. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2005.05.033.

- [4] WANG Y G, LI G Z, QI X X, et al. Pollen morphology of *Rhododendron* and its taxonomic implication [J]. *Guihaia*, 2006, 26(2): 113–119. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2006.02.001.

王玉国, 李光照, 漆小雪, 等. 杜鹃花属植物花粉形态及其分类学意义 [J]. *广西植物*, 2006, 26(2): 113–119. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2006.02.001.

- [5] NI S, LI J Y, TIAN M, et al. Pollen exine sculpture of sect. *Camellia* in genus *Camellia* and its taxonomic significance [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci)*, 2007, 31(4): 16–20. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2007.04.004.

倪穗, 李纪元, 田敏, 等. 红山茶组植物花粉外壁纹饰特征及其演化关系 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2007, 31(4): 16–20. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2007.04.004.

- [6] GOSLING W D, MILLER C S, LIVINGSTONE D A. Atlas of the tropical West African pollen flora [J]. *Rev Palaeobot Palynol*, 2013, 199: 1–135. doi: 10.1016/j.revpalbo.2013.01.003.

- [7] YANG S X, ZHENG Z, MAO L M, et al. Selected pollen grains from tropical Hainan Island, south China: An identification key to Quaternary pollen [J]. *Rev Palaeobot Palynol*, 2015, 222: 84–103. doi: 10.1016/j.revpalbo.2015.07.011.

- [8] DING C B, LI Q, LI Y, et al. Pollen viability and stigma receptivity of nine species and five variety in Paris [J]. *Acta Pratacult Sin*, 2009, 18(4): 61–66. doi: 10.3321/j.issn:1004-5759.2009.04.009.

丁春邦, 李强, 李燕, 等. 重楼属9种5变种花粉活力与柱头可授性特性研究 [J]. *草业学报*, 2009, 18(4): 61–66. doi: 10.3321/j.issn:1004-5759.2009.04.009.

- [9] XUAN Y N, HU Y H, LI X, et al. Comparative study on different provenance oil use and ornamental tree peony pollen ultrastructure [J]. *N Hort*, 2015, 39(15): 99–103. doi: 10.11937/bfy.201515026.

宣亚楠, 胡永红, 李欣, 等. 油用及观赏牡丹花粉超微结构的比较研究 [J]. *北方园艺*, 2015, 39(15): 99–103. doi: 10.11937/bfy.201515026.

- [10] ZHANG Y N, QIAN C. SEM observation on pollen morphology of 12 *Lily* species [J]. *Acta Pratacult Sin*, 2011, 20(5): 111–118.

张彦妮, 钱灿. 12种百合属植物花粉形态扫描电镜观察 [J]. *草业学报*, 2011, 20(5): 111–118.

- [11] SUN J Y, WAN H M, YUAN X J, et al. Advances in research of pollen morphology of *Paeonia* sect. *Moutan* [J]. *J Hebei Agric Sci*, 2009, 13(4): 18–19. doi: 10.3969/j.issn.1088-1631.2009.04.007.

孙俊娅, 万惠敏, 袁晓晶, 等. 芍药属牡丹组花粉形态的研究进展 [J]. *河北农业科学*, 2009, 13(4): 18–19. doi: 10.3969/j.issn.1088-1631.2009.04.007.

- [12] WODEHOUSE R P. Pollen Grains [M]. New York: McGraw-Hill, 1935: 574.
- [13] FIROZE Q M, NAWAZ A S, MORTHEKAI P, et al. Confocal (CLSM) and light (LM) photomicrographs of different plant pollen taxa from Lucknow, India: Implications of pollen morphology for systematics, phylogeny and preservation [J]. Rev Palaeobot Palynol, 2017, 247: 105–119. doi: 10.1016/j.revpalbo.2017.09.005.
- [14] TAYLOR M L, COOPER R L, SCHNEIDER E L, et al. Pollen structure and development in Nymphaeales: Insights into character evolution in an ancient angiosperm lineage [J]. Amer J Bot, 2015, 102(10): 1685–1702. doi: 10.3732/ajb.1500249.
- [15] FURNESS C A, GREGORY T, RUDALL P J, et al. Pollen structure and diversity in Liliales [J]. Int J Plant Sci, 2015, 176(8): 697–723. doi: 10.1086/682211.
- [16] BANKS H, RUDALL P J. Pollen structure and function in caesalpinoid legumes [J]. Amer J Bot, 2016, 103(3): 423–436. doi: 10.3732/ajb.1500248.
- [17] HUANG K S, LIANG H Y, LI K X, et al. Morphology and structure analysis of stigma and pollen of *Illicium verum* [J]. J SW For Univ, 2018, 38(1): 46–53. doi: 10.11929/j.issn.2095-1914.2018.01.008.
黄开顺, 梁海英, 李开祥, 等. 八角柱头和花粉的形态结构分析 [J]. 西南林业大学学报, 2018, 38(1): 46–53. doi: 10.11929/j.issn.2095-1914.2018.01.008.
- [18] THORNHILL A H, HOPE G S, CRAVEN L A, et al. Pollen morphology of the Myrtaceae. Part 1: Tribes *Eucalypteae*, *Lophostemoneae*, *Syncarpieae*, *Xanthostemoneae* and subfamily Psiloxylloideae [J]. Aust J Bot, 2012, 60(3): 165–199. doi: 10.1071/BT11174.
- [19] ERDTMAN G. Palynological Group of Paleontological Research Institute, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, translated. Handbook of Palynology [M]. Beijing: Science Press, 1978: 8–12.
埃尔特曼. 中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组, 译. 孢粉学手册 [M]. 北京: 科学出版社, 1978: 8–12.
- [20] XIE Q, DUAN J Y, LIU Z H. Scanning electron microscopy study of pollen morphology and taxonomic relationships of six *Pinus* taxa [J]. J Shanxi Agric Univ (Nat Sci), 2018, 38(8): 8–14. doi: 10.13842/j.cnki.issn1671-8151.201806001.
解庆, 段君铎, 刘志红. 基于 SEM 分析的 6 种松属树种花粉特征及亲缘关系研究 [J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2018, 38(8): 8–14. doi: 10.13842/j.cnki.issn1671-8151.201806001.
- [21] WILCOX M D. A Catalogue of the Eucalypts [M]. Auckland: Groome Pöyry Ltd, 1997: 24–30.
- [22] HAN B M, ZHAO M Z, WANG J, et al. SEM observation on the pollen morphology of the genus *Fragaria* and its related genus *Duchesnea* [J]. J NE Agric Univ, 2013, 44(10): 104–110. doi: 10.3969/j.issn.1005-9369.2013.10.019.
韩柏明, 赵密珍, 王静, 等. 草莓属及其近缘属植物的花粉形态电镜观察 [J]. 东北农业大学学报, 2013, 44(10): 104–110. doi: 10.3969/j.issn.1005-9369.2013.10.019.
- [23] GU X, ZHANG Y L, NIU L X. Pollen morphology observation of 15 wild lilies from four provinces in western China [J]. Acta Hort Sin, 2013, 40(7): 1389–1398. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2013.07.021.
顾欣, 张延龙, 牛立新. 中国西部四省 15 种野生百合花粉形态研究 [J]. 园艺学报, 2013, 40(7): 1389–1398. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2013.07.021.
- [24] WANG M J, HUANG L, JIANG J X, et al. Observation of the pollen morphology of *Vitis davidii* [J]. J Fruit Sci, 2014, 31(4): 610–616. doi: 10.13925/j.cnki.gsxb.20130484.
王美军, 黄乐, 蒋建雄, 等. 刺葡萄花粉形态观察 [J]. 果树学报, 2014, 31(4): 610–616. doi: 10.13925/j.cnki.gsxb.20130484.
- [25] WALKER J W. Evolution of exine structure in the pollen of primitive Angiosperms [J]. Amer J Bot, 1974, 61(8): 891–902. doi: 10.1002/j.1537-2197.1974.tb12315.x.
- [26] WANG H R. A Chinese Appreciation of Eucalypts [M]. Beijing: Science Press, 2010: 305–313.
王豁然. 桉树生物学概论 [M]. 北京: 科学出版社, 2010: 305–313.
- [27] HILL K D, JOHNSON L A S. Systematic studies in the eucalypts: 7. A revision of the bloodwoods, genus *Corymbia* (Myrtaceae) [J]. Telopea, 1995, 6(2/3): 185–504.
- [28] WU H X, LIU L T, LIAO B Y, et al. Pollen morphology and resuting taxonomic implications of 20 *Eucalyptus* species and progenies [J]. J CS Univ For Technol, 2012, 32(3): 29–36. doi: 10.3969/j.issn.1673-923X.2012.03.006.
武海霞, 刘丽婷, 廖柏勇, 等. 20 种桉树及杂交种的花粉形态分析及分类学意义 [J]. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(3): 29–36. doi: 10.3969/j.issn.1673-923X.2012.03.006.
- [29] XIA Q, WANG W Y, TU T Y, et al. Pollen morphology of *Callerya* Endl. and *Milletia* Wight et Arn. (Leguminosae) from China and its systematic implications [J]. J Trop Subtrop Bot, 2018, 26(5): 529–537. doi: 10.11926/jtsb.3848.
夏骞, 王婉瑶, 涂铁要, 等. 国产鸡血藤属和崖豆藤属(豆科)的花粉形态及其系统学意义 [J]. 热带亚热带植物学报, 2018, 26(5): 529–537. doi: 10.11926/jtsb.3848.