

仁用杏起源演化的孢粉学研究

刘有春^{1,2}, 陈伟之³, 刘威生^{1,*}, 刘宁¹, 张玉萍¹, 刘硕²

(¹辽宁省果树科学研究所, 国家果树种质熊岳李杏圃, 辽宁营口 115009; ²沈阳农业大学园艺学院, 沈阳 110866; ³沈阳农业大学分析测试中心, 沈阳 110866)

摘要: 运用扫描电子显微镜 (SEM) 系统观察了杏亚属中普通杏、西伯利亚杏和仁用杏的花粉形态, 并采用平均连锁法对花粉的 10 个数量性状和 2 个质量性状进行聚类分析。结果显示: 供试杏属花粉均为单粒花粉, 等极, 辐射对称, 极面观为三角形或钝三角形, 赤道观均为椭圆形, 花粉具 3-孔沟环状萌发孔, 由内孔和沟组成, 内孔明显外凸, 椭圆形, 覆有不规则拟网状雕纹且独立于外壁, 沟较长, 通常延伸至两极。表面纹饰为条纹, 有或无穿孔, 外壁表面有翘皮状、山脊状、颗粒状和疣状附属物, 并认为存在于不同种和不同起源的品种间特异的附属物可作为分类和亲缘关系研究的重要依据。聚类分析和主坐标分析结果可将供试试材分为 3 组, 即仁用杏组、普通杏与西伯利亚杏混合组、普通杏与仁用杏混合组, 认为多数仁用杏起源于普通杏与西伯利亚杏的天然杂交种, 部分还可能直接起源于普通杏甜仁类型。从孢粉学上支持西伯利亚杏比普通杏进化的观点。

关键词: 杏; 仁用; 普通杏; 西伯利亚杏; 孢粉学; 亲缘关系; 起源

中图分类号: S 662.2

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2010) 09-1377-11

Palynological Study on the Origin and Systematic Evolution of Kernel-using Apricots

LIU You-chun^{1,2}, CHEN Wei-zhi³, LIU Wei-sheng^{1,*}, LIU Ning¹, ZHANG Yu-ping¹, and LIU Shuo²

(¹Chinese Germplasm Repository for Plums and Apricots, Liaoning Institute of Pomology, Yingkou, Liaoning 115009, China; ²College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China; ³Analysis and Test Center, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

Abstract: The characters of pollen grains from 20 apricots representing *Prunus armeniaca* L., *P. sibirica* L. and kernel-using apricots of subgenus *Armeniaca* were investigated with scanning electron microscopy (SEM) cluster analysis, using average linkage means, was then conducted with 10 quantitative and 2 qualitative traits from palynological data. The results showed that all pollen grains of subgenus *Armeniaca* were monads, isopolar, radially symmetrical, triangular or obtuse-triangular in the polar views, elliptical in the equatorial views, and the pollen was tri-colporate, which was consisted of an ecto-porus and a colpus, the ecto-porus obviously convex, elliptic, covered with irregular reticulate-like pattern and independent of the exine, the colpus usually elongated, extending nearly to the two poles. Pollen with striate ornamentation, presence or absence for perforation, four appurtenance types on the exine surface,

收稿日期: 2010-05-05; **修回日期:** 2010-08-02

基金项目: 作物种质资源保护项目 (NB08-2130135-03); 国家科技基础条件平台重点项目 (2005DK21002-19)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: weishengliu@yahoo.com.cn)

致谢: 感谢李绍华研究员和董文轩教授对本文英文部分的校正与修改。

such as turnup-like ,ridge-like ,granular and verrucate ,and it is suggested that the between different apricot accessions could be used as important indicator for classification and phylogenetic relationships analysis in this subgenus. Both cluster and principal coordinate analysis classed 20 apricots into three groups : Kernel-using apricots group , mixed group of *P. sibirica* and *P. armeniaca* and mixed group of *P. armeniaca* and kernel-using apricots. The present study suggested that the most kernel-using apricots originated from the natural hybrid of *P. armeniaca* and *P. sibirica* , some may also be directly originated from sweet kernel type of *P. armeniaca*. Moreover , *P. sibirica* should be more evolutionary than *P. armeniaca*.

Key words : kernel-using apricots ; *Prunus armeniaca* ; *P. sibirica* ; palynology ; relationship ; origin

仁用杏 (Kernel-using apricots) 俗称“大扁杏”，俞德浚等 (1984) 将其归属于普通杏。吕英民等 (1994) 根据同工酶谱带，结合植物学性状认为仁用杏系普通杏和西伯利亚杏的种间杂种。刘威生 (2008) 对30份仁用杏及杏属主要种应用SSR、ISSR、AFLP进行了标记，认为与普通杏和其它杏种比较，仁用杏似乎是更为独特的一种类型，可以划分为一个独立种；仁用杏可能有两种起源：第一，邻域性物种形成过程中产生的普通杏和西伯利亚杏的自然杂交种，并在人工选择下形成；第二，在普通杏向西伯利亚杏演化的进程中的“中间类型”，即仁用杏由普通杏演化而来。王玉柱等 (2006) 通过对杏属植物种间亲缘关系的RAPD分析支持仁用杏是普通杏与西伯利亚杏的自然杂交种的观点，认为仁用杏品种间亲缘关系非常近，与普通杏相比，仁用杏与西伯利亚杏有更近的亲缘关系。至今，对仁用杏的分类地位仍有分歧。

花粉的结构是由物种的基因所决定的，不受环境影响或受影响很小 (Walker, 1974 ; Moore et al. , 1991 ; Salmaki et al. , 2008)，它和植物的营养器官相比更能反映植物演化上的一般规律 (杨会侠, 2000)。花粉大小、表面纹饰、萌发孔数及类型等具有较强的保守性，可以为分类学、系统学和进化关系研究提供重要证据 (Erdtman, 1952 ; Punt, 1962 ; Walker, 1974)。迄今，孢粉学研究已在苹果 (贺超兴和徐炳声, 1991 ; 闫忠业 等, 2006)、梨 (李秀根和杨健, 2002)、桃 (汪祖华和周建涛, 1990 ; 过国南 等, 2006)、葡萄 (刘三军 等, 1997 ; 牛立新和张延龙, 2000)、龙眼 (柯冠武 等, 1994)、树莓 (王小蓉 等, 2007) 等果树上得到应用，以探讨分类、起源及亲缘关系；杏的孢粉学研究已有报道 (罗新书 等, 1992 ; 廖明康 等, 1994 ; 王玉柱 等, 1998)，但主要采用普通杏 (*P. armeniaca*) 为试材，而对仁用杏进行系统的孢粉学研究尚属空白。

花粉样品制备方法的不一导致结果差异较大。以往所采用的花粉自然干燥法虽方便、快捷，但会导致花粉因失水而收缩，表现为极轴较新鲜花粉增大，赤道轴缩小，花粉变形严重 (陈学森 等, 1992 ; 王玉柱 等, 1996 ; 方从兵 等, 2002)，而戊二醛固定—临界点干燥法，使样品在固液临界状态下进行干燥，避免了因表面张力的存在使样品发生形变，因而能最大程度地保持花粉的原有形态和表面纹饰，纹饰清晰，能反映花粉的真实性状，因而被普遍采用 (Cooper et al. , 2000 ; Tanaka et al. , 2004 ; Janssens et al. , 2005 ; Lens et al. , 2005)。

本研究的目的是明确不同类型杏的花粉表面纹饰及特征；探讨仁用杏的起源；分析杏属主要种的亲缘关系；为杏种质资源的研究工作提供有力依据。

1 材料与方法

20 份材料的花粉取自辽宁省果树科学研究所国家果树种质熊岳李杏圃 (辽宁营口)。其中包括杏亚属普通杏 (*Prunus armeniaca*) 5 个栽培品种：骆驼黄、华县接杏、陕梅杏、克孜克西米西、串枝红；西伯利亚杏 (*P. sibirica*) 4 个品种：西伯利亚杏、辽梅、大山杏、红花山杏；仁用杏 (Kernel-using apricots) 的栽培品种 11 个：龙王帽、一窝蜂、C210-5、油仁、丰仁、国仁、79C13、优一、三杆旗、

新4号、白玉扁。试验于2009年4—8月在沈阳农业大学分析测试中心电镜实验室进行。凭证样本现存于国家果树种质熊岳李杏圃实验室。

采集即将开放的大花蕾剥取新鲜花药，固定于3%的戊二醛固定液中（在真空条件下进行脱气处理）24 h以上，用 $0.1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的磷酸缓冲液漂洗3次后经30%，50%，70%，80%，90%，100%的乙醇和醋酸异戊脂梯度脱洗各15 min，样品用液化 CO_2 在HCP22型（日立公司，日本）临界点干燥仪中干燥5 h，在显微镜下刺破花药壁释放花粉，轻弹于粘有双面胶的样品托上，经IB-5离子溅射仪（EIKO公司）喷金处理（喷镀电流：7~8 mA，喷镀时间：300 s）。用S-450型扫描电镜下观察花粉，并选择有代表性的视野分 $300 \times$ （群体）、 $2000 \times$ （极面观、赤道面、萌发孔面）、 $4000 \times$ （萌发孔孔膜）和 $5000 \times$ （外壁纹饰，即赤道面中央区）进行拍摄。

照片通过扫描在电脑中放大观察，选取有代表性的花粉粒，用Screen Calipers V4.0测量极轴长（P）、赤轴长（E）、萌发沟长、萌发沟宽、条脊宽、条脊距、条脊密度、孔径、孔频，计算P/E值，每项指标测量数据不少于30个，计算平均值。观察赤道面观、极面观、花粉形状、外壁纹饰类型、萌发孔类型和外壁附属物类型。

数值性状直接取其数值，无序多态性状采用分解法进行编码（徐克学，1994），标准化的数据在SPSS12.0软件中用平均连锁法根据欧氏距离进行聚类分析。描述术语参照《Glossary of pollen and spores terminology》（Punt et al., 2007）和《孢粉学手册》（埃尔特曼，1978）。

2 结果与分析

2.1 花粉的大小、形状、萌发孔及表面纹饰

2.1.1 花粉的大小和形状

供试杏花粉均为单粒花粉，等极，辐射对称，极面观为三角形（图版，1~3）或钝三角形（图版，4~6），其中普通杏和西伯利亚杏基本表现为三角形，而仁用杏除个别品种外均为钝三角形，赤道面观均为椭圆形（图版，7~9）。花粉大小种间存在差异，极轴长（P）在 $27.64 \sim 31.79 \mu\text{m}$ 之间，平均为 $29.19 \mu\text{m}$ ，赤轴长（E）在 $34.51 \sim 38.82 \mu\text{m}$ 之间，平均为 $36.24 \mu\text{m}$ ，极赤比处于0.77~0.85之间，按照Erdtman提出P/E比值确定花粉形状分类的方法（埃尔特曼，1978），杏花粉形状为扁球形。最小花粉粒（‘红花山杏’） $P = 27.64 \mu\text{m}$ ， $E = 34.51 \mu\text{m}$ ，最大花粉粒（‘白玉扁’） $P = 31.79 \mu\text{m}$ ， $E = 38.82 \mu\text{m}$ （表1）。

2.1.2 花粉的萌发孔

花粉具3条萌发沟，由内孔（ecto-porus）和沟（colpus）组成，内孔明显外凸，呈盖状结构，称为孔盖（aperture operculum）（图版，10~12），椭圆形，覆有不规则拟网状雕纹，并且独立于外壁；沟的赤道中部较宽，两端渐尖（图版，1~6），沿极轴方向等间距环状分布，通常延伸至两极，内孔位于沟的中央，属Erdtman NPC系统中的 $\text{N}_3\text{P}_4\text{C}_5$ 类型，即3孔沟环状萌发孔（tri-colporate）（表1）。

2.1.3 花粉表面纹饰

供试杏属花粉表面纹饰（表2）均由条纹组成，根据条纹的排列方式分平行排列和轻度弯曲并交叉排列2种类型，前者是普通杏和西伯利亚杏的条纹类型，而大多数仁用杏则表现为后者，且各类型在脊洼深浅、条纹密度及有无穿孔等方面亦有差异。外壁表面有各种附属物，附属物形态差异较大，分为翘皮状（图版，13，14，16，17）、山脊状（图版，15）、颗粒状（图版，18~20）和疣状（图版，21~23）等4种类型。大小、疏密各异的穿孔散落于条纹之间（图版，20~24），其中以‘陕梅杏’的穿孔密度最大（ $1.22 \text{ 个} \cdot \mu\text{m}^{-2}$ ）（图版，24），多数仁用杏无穿孔。

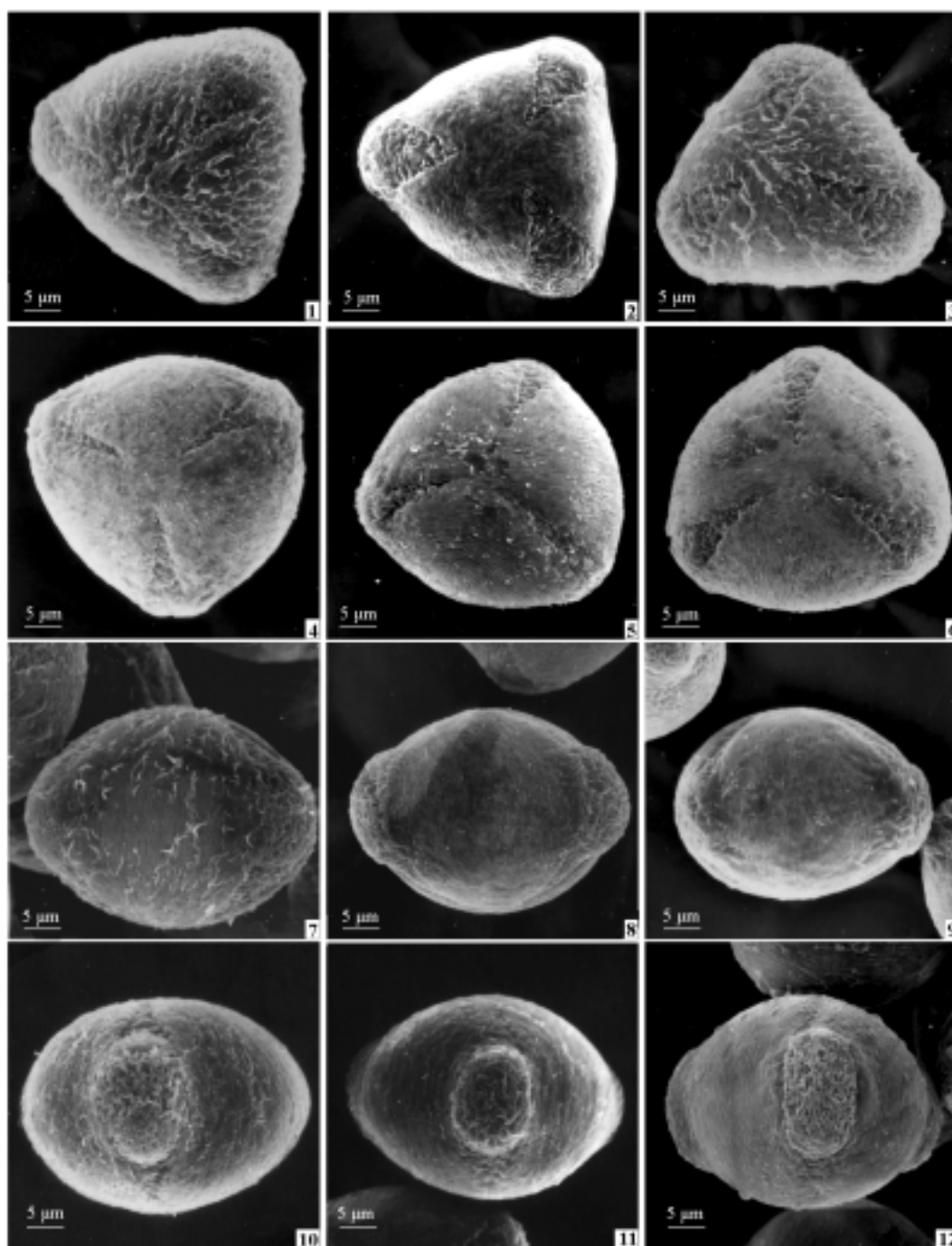
表 1 供试花粉的形态特征
Table 1 Morphological characters of pollen grains tested

编号 Code	品种名 Cultivar name	极轴长/ μm Polar axis length (P)	赤道轴长/ μm Equatorial axis length(E)	P/E	极面观 Polar view
1	骆驼黄 Luotuo Huang	27.94 (26.32 ~ 30.11)	34.59 (32.89 ~ 37.50)	0.81	三角形 Triangular
2	华县接杏 Huaxianjiexing	29.09 (28.26 ~ 29.71)	36.75 (35.51 ~ 39.13)	0.79	三角形 Triangular
3	克孜克西米西 Kezikeximixi	28.47 (28.26 ~ 29.71)	35.41 (32.86 ~ 37.14)	0.80	三角形 Triangular
4	陕梅杏 Shanmeixing	30.76 (27.86 ~ 32.86)	38.28 (37.14 ~ 40.71)	0.80	三角形 Triangular
5	串枝红 Chuanzhihong	28.75 (26.43 ~ 30.71)	36.28 (32.86 ~ 38.57)	0.79	三角形 Triangular
6	西伯利亚杏 Xiboliyaxing	28.67 (26.76 ~ 30.99)	37.12 (34.51 ~ 38.73)	0.77	三角形 Triangular
7	大山杏 Dashanxing	28.70 (27.78 ~ 29.63)	35.02 (31.48 ~ 36.11)	0.82	三角形 Triangular
8	辽梅 Liaomei	27.89 (27.14 ~ 30.00)	35.75 (34.28 ~ 36.43)	0.78	三角形 Triangular
9	红花山杏 Honghua Shanxing	27.64 (25.35 ~ 29.58)	34.51 (30.99 ~ 38.03)	0.80	三角形 Triangular
10	龙王帽 Longwangmao	28.87 (26.76 ~ 30.99)	36.98 (34.51 ~ 39.44)	0.78	近三角形 Sub-triangular
11	一窝蜂 Yiwofeng	29.90 (30.28 ~ 31.32)	36.55 (35.92 ~ 37.24)	0.82	近三角形 Sub-triangular
12	C210-5	28.43 (26.70 ~ 30.56)	36.30 (33.60 ~ 40.97)	0.78	近三角形 Sub-triangular
13	油仁 Youren	30.08 (25.00 ~ 31.33)	36.45 (33.57 ~ 38.57)	0.83	近三角形 Sub-triangular
14	丰仁 Fengren	30.27 (27.86 ~ 32.14)	36.38 (34.59 ~ 39.29)	0.83	近三角形 Sub-triangular
15	国仁 Guoren	29.86 (28.87 ~ 30.99)	35.34 (33.26 ~ 37.32)	0.85	近三角形 Sub-triangular
16	79C13 79C13	29.27 (28.40 ~ 29.86)	37.01 (35.41 ~ 39.58)	0.79	三角形 Triangular
17	优一 Youyi	29.41 (28.47 ~ 29.86)	35.29 (32.64 ~ 36.73)	0.83	近三角形 Sub-triangular
18	三杆旗 Sanganqi	29.83 (28.16 ~ 30.98)	36.79 (33.10 ~ 40.14)	0.81	近三角形 Sub-triangular
19	新 4 号 Xin 4	28.26 (26.02 ~ 29.45)	35.27 (31.50 ~ 35.80)	0.80	近三角形 Sub-triangular
20	白玉扁 Baiyubian	31.79 (30.71 ~ 34.29)	38.82 (39.20 ~ 41.43)	0.83	三角形 Triangular

表 2 供试花粉的萌发孔和外壁纹饰
Table 2 Aperture and exine ornamentation of pollen grains tested

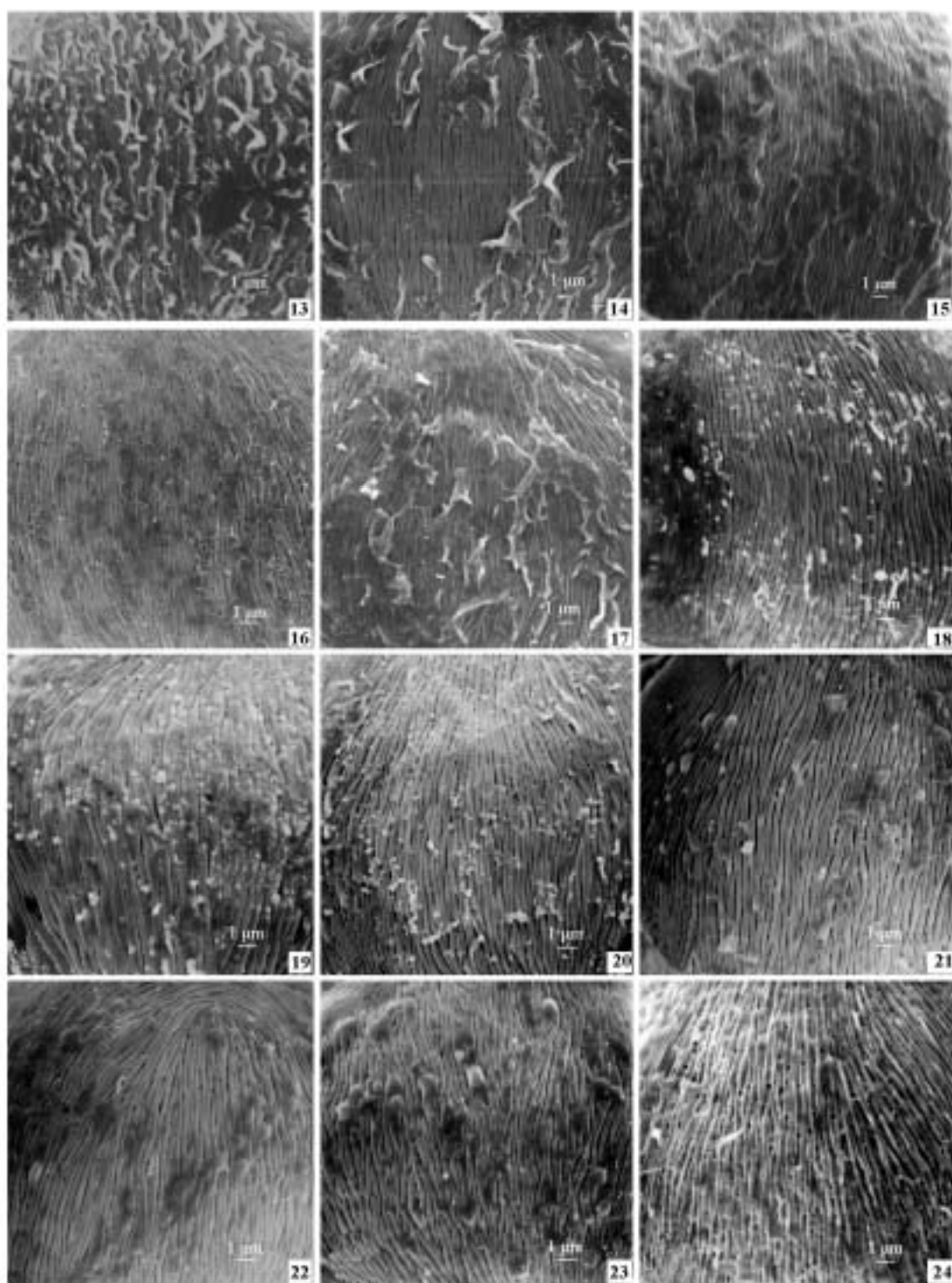
编号 Code	萌发沟 长/ μm Aperture length	萌发沟 宽/ μm Aperture width	条脊宽/ μm Ridge width	条脊距/ μm Ridge distance	条脊密度/ ($\text{No} \cdot \mu\text{m}^{-2}$) Ridge density	孔径/ μm Perfection diameter	孔频/ ($\text{No} \cdot \mu\text{m}^{-2}$) Perfection density	覆盖物类型 Superstratum type
1	28.94	13.40	0.21	0.07	0.72	0.09	0.68	翘皮状 Turnup-like
2	37.08	11.46	0.21	0.07	0.73	*	*	翘皮状 Turnup-like
3	25.28	10.80	0.22	0.07	0.68	0.08	1.08	翘皮状 Turnup-like
4	28.54	10.94	0.21	0.20	0.52	0.15	1.12	无 No
5	29.24	11.46	0.28	0.05	0.50	*	*	翘皮状 Turnup-like
6	32.24	11.67	0.21	0.04	0.64	0.07	0.72	山脊状 Ridge-like
7	29.40	9.24	0.22	0.06	0.67	0.09	1.24	翘皮状 Turnup-like
8	28.49	10.64	0.20	0.06	0.61	0.09	0.64	翘皮状 Turnup-like
9	28.94	13.50	0.20	0.06	0.64	0.10	1.04	翘皮状 Turnup-like
10	29.80	8.98	0.24	0.05	0.56	*	*	颗粒状 Granular
11	24.90	10.71	0.26	0.05	0.61	*	*	颗粒状 Granular
12	30.65	6.55	0.26	0.06	0.52	*	*	颗粒状 Granular
13	27.90	8.40	0.26	0.05	0.56	*	*	颗粒状 Granular
14	28.26	7.65	0.25	0.06	0.60	*	*	颗粒状 Granular
15	30.00	7.65	0.21	0.05	0.63	*	*	颗粒状 Granular
16	34.00	10.56	0.23	0.06	0.65	*	*	翘皮状 Turnup-like
17	20.00	7.45	0.23	0.09	0.53	0.07	0.65	瘤状 Tumor-like
18	27.30	9.60	0.26	0.08	0.51	0.08	0.72	瘤状 Tumor-like
19	27.70	6.20	0.26	0.08	0.56	0.09	0.25	瘤状 Tumor-like
20	32.20	9.45	0.24	0.06	0.60	*	*	翘皮状 Turnup-like

* 代表无穿孔。
* means there was no perforation



图版说明：1~6. 极面观 (1. 普通杏‘华县接杏’；2. 西伯利亚杏‘红花山杏’；3. 仁用杏‘79C13’；4. 仁用杏‘龙王帽’；5. 仁用杏‘丰仁’；6. 仁用杏‘三杆旗’)。7~9. 赤道面观 (7. 普通杏‘骆驼黄’；8. 西伯利亚杏‘大山杏’；9. 仁用杏‘国仁’)。10~12. 萌发孔 (10. 普通杏‘华县接杏’；11. 西伯利亚杏‘辽梅’；12. 仁用杏‘三杆旗’)。

Explanation of plates : 1-6. Polar view (1. *P. armeniaca* ‘Huaxianjiexing’; 2. *P. sibirica* ‘Honghua Shanxing’; 3. Kernel-using apricots ‘79C13’; 4. Kernel-using apricots ‘Longwangmao’; 5. Kernel-using apricots ‘Fengren’; 6. Kernel-using apricots ‘Sanganqi’). 7-9. Equatorial view (7. *P. armeniaca* ‘Luotuohuang’; 8. *P. sibirica* ‘Dashanxing’; 9. Kernel-using apricots ‘Guoren’). 10-12. Aperture view (10. *P. armeniaca* ‘Huaxianjiexing’; 11. *P. sibirica* ‘Liaomei’; 12. Kernel-using apricots ‘Sanganqi’).



图版说明：13~24. 外壁纹饰和附属物。13、14、24. 普通杏(13. 翘皮状‘华县接杏’；14. 翘皮状‘克孜克西米西’；24. 翘皮状‘陕梅杏’)。15、16. 西伯利亚杏(15. 山脊状‘西伯利亚杏’；16. 翘皮状‘大山杏’)。17~23. 仁用杏(17. 翘皮状‘白玉扁’；18. 颗粒状‘龙王帽’；19. 颗粒状‘油仁’；20. 颗粒状‘丰仁’；21. 疣状‘三杆旗’；22、23. 疣状‘新4号’)。

Explanation of plates :13–24. Sexine ornamentation and appurtenance. 13, 14, 24. *P. armeniaca*, turnup-like(13. ‘Huaxianjiexing’; 14. ‘Kezike-ximixi’; 24. ‘Shanmeixing’). 15, 16. *P. sibirica*(15. Ridge-like ‘Xiboli yaxing’; 16. Turnup-like ‘Dashanxing’). 17–23. Kernel-using apricots. (17. Turnup-like ‘Baiyubian’; 18. Granular ‘Longwangmao’; 19. Granular ‘Youren’; 20. Granular ‘Fenren’; 21. Verrucate ‘Sanganqi’; 22, 23. Verrucate ‘Xinsihao’).

2.2 遗传距离和相似系数分析

如表 3（正三角形）所示，供试材料间的遗传距离差异明显。试材间遗传距离最大为 2.301，发生在‘陕梅杏’和‘国仁’之间；遗传距离最小为 0.295，发生在‘油仁’和‘丰仁’之间，二者相差 7.8 倍之多。

如表 3（反三角形）可知，‘油仁’和‘丰仁’之间的相似系数高达 1.000，说明二者亲缘极近或可能是同物异名（synonyms）现象；其次是‘华县接杏’和‘79C13’（0.986）、‘骆驼黄’和‘红花山杏’（0.980）、‘红花山杏’和‘辽梅’（0.972）、‘龙王帽’和‘C210-5’（0.972），其中‘华县接杏’、‘骆驼黄’属普通杏；‘辽梅’和‘红花山杏’属西伯利亚杏；‘龙王帽’、‘79C13’和‘C210-5’是仁用杏，说明上述不同类型的杏之间存在广泛的种质渗透；‘辽梅’和‘丰仁’之间的相似系数最小，为 0.003，表明二者亲缘关系较远。

表 3 孢粉数据的欧氏距离（正三角形）和相似系数（反三角形）一览表
Table 3 Euclidean distances (Triangle) and similarity coefficients (Anti-triangle) of palynological data

材料 Code	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1		0.718	0.951	0.632	0.443	0.773	0.894	0.934	0.980	0.136	0.199	0.083	0.097	0.110	0.304	0.615	0.280	0.164	0.292	0.376
2	1.342		0.590	0.492	0.629	0.711	0.539	0.640	0.597	0.474	0.429	0.374	0.366	0.419	0.496	0.986	0.053	0.030	0.169	0.761
3	0.633	1.443		0.745	0.381	0.759	0.968	0.927	0.957	0.031	0.079	0.026	0.001	0.013	0.163	0.504	0.306	0.188	0.260	0.345
4	1.571	1.860	1.255		0.449	0.648	0.700	0.797	0.711	0.130	0.050	0.144	0.079	0.077	0.111	0.493	0.387	0.401	0.263	0.569
5	1.797	1.451	1.676	1.938		0.506	0.352	0.405	0.417	0.570	0.626	0.584	0.602	0.508	0.339	0.781	0.177	0.402	0.328	0.744
6	1.115	1.226	0.991	1.449	1.495		0.727	0.893	0.827	0.362	0.214	0.232	0.138	0.102	0.219	0.685	0.112	0.240	0.242	0.481
7	0.824	1.590	0.484	1.357	1.807	1.112		0.884	0.924	0.029	0.071	0.064	0.077	0.086	0.274	0.467	0.330	0.210	0.305	0.374
8	0.794	1.346	0.665	1.288	1.556	0.721	0.849		0.972	0.162	0.065	0.116	0.009	0.003	0.165	0.562	0.271	0.276	0.336	0.360
9	0.529	1.616	0.654	1.480	1.854	1.031	0.774	0.659		0.131	0.134	0.082	0.057	0.037	0.238	0.505	0.324	0.273	0.306	0.298
10	2.039	1.600	1.904	2.136	1.386	1.550	2.008	1.744	2.100		0.891	0.961	0.887	0.868	0.747	0.519	0.528	0.696	0.675	0.476
11	1.981	1.708	1.884	2.193	1.426	1.753	1.980	1.917	2.131	0.755		0.820	0.972	0.944	0.833	0.491	0.566	0.608	0.577	0.555
12	2.221	1.828	2.037	2.250	1.422	1.808	2.101	1.897	2.274	0.520	0.999		0.885	0.872	0.701	0.436	0.621	0.784	0.811	0.421
13	2.128	1.808	1.989	2.201	1.453	1.856	2.005	1.987	2.245	0.756	0.443	0.836		1.000	0.887	0.446	0.624	0.675	0.652	0.592
14	2.068	1.708	1.931	2.151	1.569	1.851	1.949	1.955	2.223	0.799	0.534	0.875	0.295		0.934	0.463	0.646	0.624	0.659	0.597
15	1.984	1.701	1.945	2.301	1.867	1.882	1.898	1.936	2.134	1.111	0.939	1.267	0.800	0.660		0.458	0.642	0.509	0.586	0.539
16	1.418	0.514	1.382	1.726	0.990	1.110	1.520	1.250	1.612	1.332	1.450	1.526	1.512	1.468	1.577		0.005	0.065	0.148	0.866
17	2.012	2.317	1.784	1.879	2.131	2.014	1.821	1.878	2.031	1.512	1.407	1.474	1.344	1.274	1.411	2.133		0.898	0.866	0.152
18	2.003	2.190	1.782	1.695	1.874	1.763	1.818	1.822	1.992	1.293	1.261	1.297	1.219	1.235	1.569	1.963	0.808		0.901	0.185
19	2.012	2.193	1.852	2.076	1.960	1.884	1.868	1.810	2.066	1.295	1.405	1.121	1.308	1.265	1.514	1.996	0.883	0.838		0.137
20	1.941	1.245	1.793	1.681	1.306	1.611	1.828	1.784	2.114	1.611	1.500	1.784	1.456	1.424	1.624	0.946	2.170	1.973	2.206	

2.3 聚类分析与主坐标分析

根据花粉的 10 个数量性状，即极轴长（P）、赤轴长（E）、萌发沟长、萌发沟宽、条脊宽、条脊距、条纹密度、孔径、孔频、P/E 值，以及编码后的两个质量性状，即极面观、外壁附属物类型进行聚类分析。将聚类水平确定在欧氏距离为 18 的水平，供试 20 份杏种质分成 3 组：第 1 组为仁用杏组，包含了 9 份仁用杏；第 2 组为普通杏与西伯利亚杏混合组，包括 3 份普通杏和所有供试的 4 份西伯利亚杏类型；第 3 组为普通杏与仁用杏混合组，包括两份仁用杏和两份普通杏类型（图 1）。

如主坐标分析结果（图 2）显示，孢粉资料第一和第二主坐标的累积方差贡献率为 58.64%，基本可以反映孢粉资料的信息。西伯利亚杏和部分普通杏集中分布在第二象限，仁用杏主要分布在第四象限和第一象限，大部分集中分布于第四象限，另有部分普通杏和仁用杏零散分布于第三和第四象限，据此也划分为类似的 3 个组。

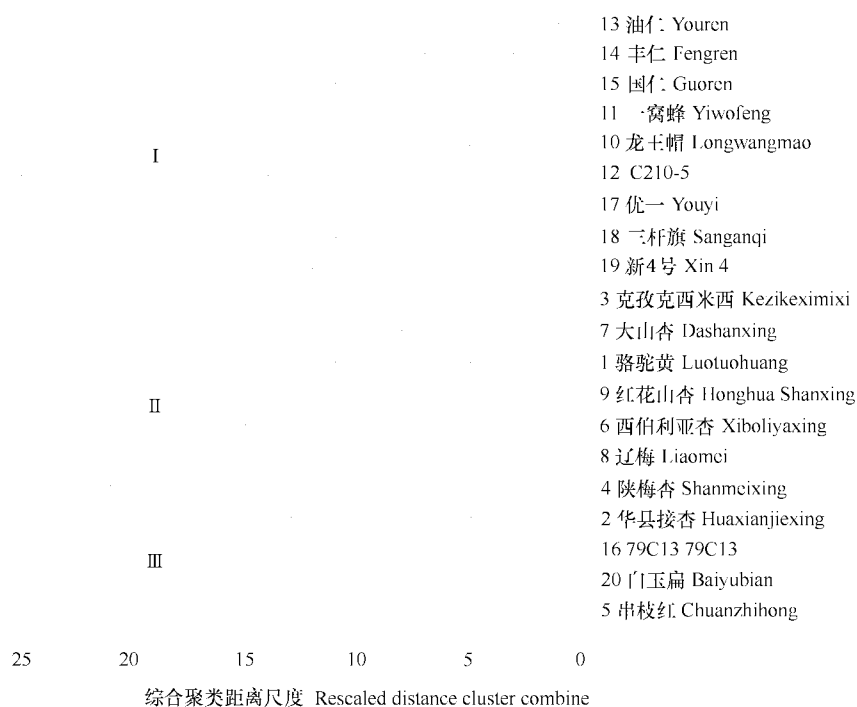


图 1 供试材料的欧氏距离聚类分析图

Fig.1 Dendrogram analysis based on Eulidean distances of apricot tested

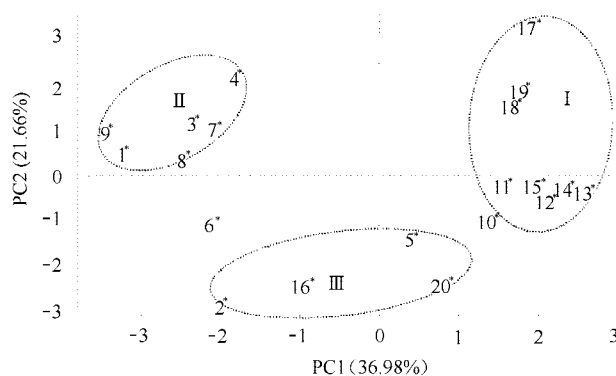


图 2 基于相似系数的主坐标二维散点图

Fig.2 Two-dimensional scatter of principal coordinate based on similarity coefficients

3 讨论

3.1 仁用杏的起源

仁用杏被普遍认为是普通杏与西伯利亚杏的天然杂交种(吕民英等,1994;王玉柱等,2006)。从形态上讲,仁用杏既表现出叶片长渐尖、核较大等普通杏的特征,也表现出西伯利亚杏果汁少、果实成熟后沿腹缝线裂开的特征(王树杞,1993);从自然分布上讲,‘龙王帽’的原产地北京市门头沟区黄塔乡龙王村地处海拔 600 ~ 800 m 的山坡,是普通杏和西伯利亚杏的混交分布带,加之杏属种间易行杂交,使二者自然杂交形成仁用杏成为可能(王玉柱等,2006)。本试验的聚类图(图 1)中绝大多数仁用杏聚成一组,花粉表面具有颗粒状或瘤状覆盖物,而‘79C13’和‘白玉扁’两

个仁用杏与普通杏的‘华县接杏’和‘串枝红’紧密聚类，即形成普通杏与仁用杏混合组，且附属物与普通杏极为相似，均为翘皮状（图版，13、14 为普通杏，17 为仁用杏），说明仁用杏与普通杏亲缘关系近，并且存在种质渗透。另外，中亚生态群作为普通杏原生起源中心之一，该生态群内多样性丰富且甜仁性状占绝对优势（何天明，2007），这也意味着该生态群的普通杏具有直接形成仁用杏的可能与潜力。所以，综合花粉显微形态特征及聚类结果推测仁用杏可能是多元化起源（如图 3），即大多数起源于普通杏与西伯利亚杏的天然杂交种，部分可能直接起源于普通杏的甜仁类型，而后者的形成过程中不同生境的长期作用和人类对甜仁的偏向选择起了重要作用。

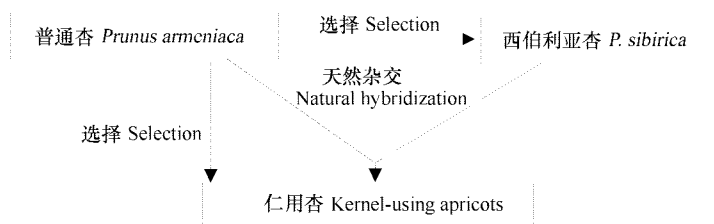


图 3 普通杏、西伯利亚杏和仁用杏进化途径

Fig. 3 Evolutionary trend of *P. armeniaca*, *P. sibirica* and kernel-using apricots

3.2 仁用杏的分类地位

现有的杏分类系统将仁用杏纳入普通杏的范畴（俞德浚，1984）。从本试验孢粉资料的聚类结果来看，除‘79C13’和‘白玉扁’外大多数仁用杏品种单独构成一个单系分支，且花粉表面纹饰表现为条纹稍弯曲，排列紧密，二歧分支及条脊交叉明显，条纹表面具独有的附属物[如‘一窝蜂’系选品种的附属物为颗粒状（图版，18 ~ 20），扁杏园实生优系则有疣状附属物（图版，21 ~ 23）分布于条纹间等]，与普通杏（图版，13，14）差异明显；从植物学角度来看，仁用杏果实扁圆、果汁少、成熟时果肉开裂等也与普通杏存在差异，故认为在普通杏下设仁用杏变种更为合理。

3.3 普通杏与西伯利亚杏的亲缘关系

吕英民等（1994）应用过氧化酶（POD）同工酶进行杏属植物演化关系和分类的研究认为西伯利亚杏由最为原始的种普通杏进化而来；刘威生（2008）根据 SSR、ISSR 等 DNA 分子标记的研究认为西伯利亚杏是华北普通杏的种群通过扩散、迁移（即基因流，Gene flow）到寒冷的东北及高纬度地区，在严厉的自然选择压力形成了抗寒性极强的典型的异域性生态种（Allopatric speciation）；本研究的孢粉资料中，西伯利亚杏和部分普通杏在主坐标散点图中集中分布，表明二者亲缘关系近，聚类结果反映同样的信息。普通杏类型分聚于仁用杏和西伯利亚杏组中，且在主坐标散点图中分布零散，说明普通杏种内遗传多样性丰富，具备物种分化的基础和潜力；另外，根据被子植物花粉外壁由简单 复杂，由表面光滑 条纹状 条纹穿孔状 网状的进化趋势的原则，与西伯利亚杏相比，普通杏花粉表现出条纹排列平行简单、无或有少量穿孔等相对原始性状，故支持西伯利亚杏较普通杏进化并由普通杏演化而来的观点。

3.4 孢粉资料的潜在意义

杏属内种间或品种间孢粉性状有明显差异。‘国仁’、‘油仁’、‘丰仁’是‘一窝蜂’的系选品种（张加延，1990），‘C210-5’为龙王帽的突变体品种（刘威生，2008），‘新4号’、‘三杆旗’和‘优一’则是扁杏园的实生品种（张加延和张钊，2003），这一品种形成过程均在聚类图（图 1）中得到印证，供试材料的聚类位置很好地反映出其亲缘关系与遗传背景。本文采用戊二醛固定—临界

点干燥法制样,首次观察到杏属花粉表面形状各异的附属物,且附属物在不同种和不同品系的品种间有特异性,由此说明附属物可作为该属分类和亲缘关系研究重要的孢粉指标。孢粉资料结合聚类分析和主坐标分析是进行杏属种内种间亲缘关系、系统分类及演化途径研究的有效手段。

References

- Chen Xue-sen, Guo Yan-kui, Luo Xin-shu. 1992. Effects of different sampling method in scanning electron microscope on pollen morphology of some fruits. *Journal of Fruit Science*, 9 (4): 198–202. (in Chinese)
- 陈学森, 郭延奎, 罗新书. 1992. 扫描电镜不同制样方法对几种落叶果树花粉形态的研究. *果树科学*, 9 (4): 198–202.
- Cooper R L, Osborn J M, Brick T P. 2000. Comparative pollen morphology and structure of the *Allitrichaceae*. *American Journal of Botany*, 87 (2): 161–175.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Almqvist and Wiksell, Stockholm: 539.
- Erdtman G. 1978. Handbook of palynology (Pollen group of laboratory for papaeobotany, institute of botany). The Chinese Academy of Sciences, trans. Beijing: Science Press: 1–120. (in Chinese)
- 埃尔特曼. 1978. 孢粉学手册. 中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组译. 北京: 科学出版社: 1–120.
- Fang Cong-bing, Sheng Bing-cheng, Zhang Zhen. 2002. Comparison of pollen wall ultrastructure of Mei cultivars by TEM. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 25 (1): 114–116. (in Chinese)
- 方从兵, 盛炳成, 章 镇. 2002. 梅品种花粉壁超微结构比较研究. *南京农业大学学报*, 25 (1): 114–116.
- Guo Guo-nan, Wang Li-rong, Yan Zhen-li. 2006. Study on the variation and evolution of peach and its related wild species by pollen morphology. *Journal of Fruit Science*, 23 (5): 664–669. (in Chinese)
- 过国男, 王力荣, 阎振立. 2006. 利用花粉形态分析法研究桃种质资源的进化关系. *果树学报*, 23 (5): 664–669.
- He Tian-ming. 2007. Study on genetic diversity of chinese common apricot (*Prunus armenica*) germplasm and origin of purple apricot (*Prunus dasycarpa*) [Ph. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 何天明. 2007. 中国普通杏种质资源遗传多样性及紫杏起源研究 [博士论文]. 泰安: 山东农业大学.
- He Chao-xing, Xu Bing-sheng. 1991. Malus pollen morphology and its taxonomic and evolutionary significance. *Journal of Plant Taxonomy*, 29 (5): 445–451. (in Chinese)
- 贺超兴, 徐炳声. 1991. 苹果属花粉形态特征及其分类学和进化意义. *植物分类学报*, 29 (5): 445–451.
- Janssens S, Lens F, Dressler S. 2005. Palynological variation in balsaminoid ericales. II. *Balsaminaceae*. *Annals of Botany*, 96: 1061–1073.
- Ke Guan-wu, Wang Chang-chun, Tang Zi-fa. 1994. Palynological studies on the origin of longan cultivation. *Acta Horticulturae Sinica*, 21 (4): 323–328. (in Chinese)
- 柯冠武, 王长春, 唐自法. 1994. 龙眼栽培起源的孢粉学研究. *园艺学报*, 21 (4): 323–328.
- Lens F, Dressler S, Vinckier S. 2005. Palynological variation in balsaminoid ericales. I. *Marcgraviaceae*. *Annals of Botany*, 96: 1047–1060.
- Li Xiu-gen, Yang Jian. 2002. Application of numerical taxonomy of pollen morphology on origination, evolution and classification of *Pyrus* L. *Journal of Fruit Science*, 19 (3): 145–148. (in Chinese)
- 李秀根, 杨 健. 2002. 花粉形态数量分析在中国梨属植物起源、演化分类中的应用. *果树学报*, 19 (3): 145–148.
- Liao Min-kang, Zhang Ping, Guo Li-xia, Che Feng-bin. 1994. An observation of Xinjing apricot pollen morphology. *Acta Agriculturae Boreall-occidentalis Sinica*, 3 (4): 13–16. (in Chinese)
- 廖明康, 张 平, 郭丽霞, 车凤斌. 1994. 新疆杏属植物花粉形态的观察. *西北农业学报*, 3 (4): 13–16.
- Liu Wei-sheng. 2008. Eco-phylogenetic relationships among kernel-using apricots and main species of genus *Armeniaca* based on DNA molecular markers [Post-doctoral work report]. Beijing: Chinese Academy of Sciences. (in Chinese).
- 刘威生. 2008. 基于 DNA 分子标记的仁用杏及杏属主要种间生态系统关系研究 [博士后工作报告]. 北京: 中国科学院.
- Liu San-jun, Kong Qing-shan, Gu Hong. 1997. Study on the taxonomy of wild grape species native to China by the palynology. *Journal of Fruit Science*, 14 (2): 100–105. (in Chinese)
- 刘三军, 孔庆山, 顾 红. 1997. 我国葡萄属植物孢粉学分类研究. *果树学报*, 14 (2): 100–105.
- Luo Xin-shu, Chen Xue-sen, Guo Yan-kui. 1992. Palynological study of apricot varieties. *Acta Horticulturae Sinica*, 19 (4): 319–325. (in Chinese)
- 罗新书, 陈学森, 郭延奎. 1992. 杏品种孢粉学研究. *园艺学报*, 19 (4): 319–325.

- Lü Ying-min , Lü Zeng-ren , Gao Suo-zhu. 1994. Study on the peroxidase isozyme in varieties of apricot. Journal of Hebei Agriculture University , 9 (4) : 69–74. (in Chinese)
- 吕英民, 吕增仁, 高锁柱. 1994. 应用同工酶进行杏属植物演化关系和分类的研究. 华北农学报, 9 (4): 69–74.
- Moore P D , Webb J A , Collinson M. 1991. Pollen analysis. London : Blackwell : 216.
- Niu Li-xin , Zhang Yan-long. 2000. The study on pollen morphology of the wild *Vitis* varieties in China. Acta Horticulturae Sinica , 27 : 361–363. (in Chinese)
- 牛立新, 张延龙. 2000. 中国野生葡萄花粉形态学研究. 园艺学报, 27 (5): 361–363.
- Punt W. 1962. Pollen morphology of the *Euphorbiaceae* with special reference to taxonomy. Wentia , 7 : 1–116.
- Punt W , Blankmors S , Nilsson S , Thomas A L. 2007. Glossary of pollen and spores terminology. Review of Palaeobotany and Palynology , 143 (1–2) : 1–82.
- Salmaki Y , Jamzad Z , Zarre S. 2008. Pollen morphology of *Stachys* (Lamiaceae) in Iran and its systematic implication. Flora , 203 : 627–639.
- Tanaka N , Uehara K , Murata J. 2004. Correlation between pollen morphology and pollination mechanisms in the hydrocharitaceae. J Plant Res , 117 : 265–276 .
- Walker J W. 1974. Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms. American Journal Boanyt , 61 : 891–902.
- Wang Shu-qi. 1993. Apricot cultivation and utilization of sweet kernel-using apricot. Beijing : China Forestry Press. (in Chinese)
- 王树杞. 1993. 大扁杏: 甜仁杏栽培与利用. 北京: 中国林业出版社.
- Wang Xiao-rong , Tang Hao-ru , Huang Li. 2007. Comparative studies on pollen submicroscopic morphology of some wildspecies and cultiars of bramble (*Rubus* L.). Acta Horticulturae Sinica , 34 (6) : 1395–1404. (in Chinese)
- 王小蓉, 汤浩茹, 黄力. 2007. 树莓部分野生种及栽培品种花粉亚显微形态的比较. 园艺学报, 34 (6): 1395–1404.
- Wang Yu-zhu , Pan Ji-shu , Meng Xin-fa. 1996. Effect of critical point drying on the morphology of pollen in apricot. Acta Agriculturae Boreali-Sinica. 11 (2) : 91–95. (in Chinese)
- 王玉柱, 潘季淑, 孟新法. 1996. 临界点干燥对杏花粉形态的影响. 华北农学院, 11 (2): 91–95.
- Wang Yu-zhu , Pan Ji-shu , Meng Xin-fa. 1998. A study on palynology of apricot germplasm. Acta Agriculturae Boreali-Sinica , 13 (4) : 130–135. (in Chinese)
- 王玉柱, 潘季淑, 孟新法. 1998. 杏种质孢粉学的研究. 华北农学院, 13 (4): 130–135.
- Wang Yu-zhu , Sun Hao-yuan , Yang Li , Zhang Kai-chun. 2006. Study on the phylogenetic relationship among genus *Armeniaca* based on RAPD markers. Chinese Agricultural Science Bulletin , 22 (5) : 53–56. (in Chinese)
- 王玉柱, 孙浩元, 杨丽, 张开春. 2006. 杏属植物种间亲缘关系的 RAPD 分析. 中国农学通报, 22 (5): 53–56.
- Wang Zu-hua , Zhou Jian-tao. 1990. Study on evolutionary relationship of *Prunus persica*- pollen morphology analysis. Acta Horticulturae Sinica , 17 (3) : 161–168. (in Chinese)
- 汪祖华, 周建涛. 1990. 桃种质的亲缘演化关系研究- 花粉形态分析. 园艺学报, 17 (3): 161–168.
- Xu Ke-xue. 1994. Numerical taxonomy. Beijing : Science Press. (in Chinese)
- 徐克学. 1994. 数量分类学. 北京: 科学出版社.
- Yan Zhong-ye , Yi Kai , Li Zou-xuan , Liu Zhi , Wang Dong-mei. 2006. Preliminary study on pollen morphology of Fuji sports strains. Acta Horticulturae Sinica , 33 (6) : 1299–1302. (in Chinese)
- 闫忠业, 伊凯, 李作轩, 刘志, 王冬梅. 2006. 富士芽变系品种花粉形态初探. 园艺学报, 33 (6): 1299–1302.
- Yang Hui-xia. 2000. pollen morphology of China apricot [M. D. Dissertation] . Shenyang : Shenyang Agricultural University. (in Chinese)
- 杨会侠. 2000. 中国杏属植物花粉形态研究 [硕士论文]. 沈阳: 沈阳农业大学.
- Yu De-jun. 1984. Classification of deciduous fruit trees. Shanghai : Science & Technology Press : 108–109. (in Chinese)
- 俞德浚. 1984. 落叶果树分类学. 上海: 科学技术出版社: 108–109.
- Zhang Jia-yan. 1990. Investigation report of plum and apricot. China Fruits , (4) : 29–34. (in Chinese)
- 张加延. 1990. 全国李杏资源考察报告. 中国果树, (4): 29–34.
- Zhang Jia-yan , Zhang Zhao. 2003. China fruit-plant monographe · Apricot flora. Beijing : China Forestry Press. (in Chinese)
- 张加延, 张钊. 2003. 中国果树志 · 杏卷. 北京: 中国林业出版社.