

三蕊草属 *Sinochasea* Keng 系统位置的研究*

蔡联炳

STUDIES ON THE SYSTEMATIC
POSITION OF THE GENUS SINOCHASEA

Cai Lian-bing

〔摘要〕 叶片表皮、叶片横切面、花粉和淀粉粒的微观特征,对青藏高原的特有类群三蕊草属 *Sinochasea* Keng 的系统位置进行了探讨。结果表明,三蕊草 *S. trigyna* Keng 在上述微观性状上与毛蕊草 *Duthiea brachypodia* (P. Candargy) Keng et Keng f. 差距最小,与冠毛草 *Stephanachne pappophorea* (Hack.) Keng 差距次之,与宝兴野青茅 *Deyeuxia moupinensis* (Franch.) Pilger 和拂子茅 *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth 差距最大;三蕊草属的系统位置应处于毛蕊草所隶的燕麦族 Aveneae 中;在系统演化上,燕麦族是最原始的类群,它可能直接或间接地派生了针茅族 Stipeae 和剪股颖族 Agrostideae。

关键词 三蕊草属;叶片表皮;叶片横切面;花粉;淀粉粒;系统位置

三蕊草属 *Sinochasea* Keng 是青藏高原的特有属,现知仅含三蕊草 *S. trigyna* Keng 1 种,为禾本科中的单种属。该属是我国著名禾草学家耿以礼教授于 1958 年在华盛顿科学院杂志(Journ. Wash. Acad. Sci.)上发表的新属,并在 1959 年出版的《中国主要植物图说—禾本科》上详细地论述了新属名的来源以及与近缘类群间的亲缘关系⁽⁴⁾。指出三蕊草属之外稃深 2 裂,裂片间具膝曲扭转之芒,基盘微小钝圆而具短毛等性状与冠毛草属 *Stephanachne* keng 相似,但冠毛草属中的冠毛草 *S. pappophorea* (Hack.) Keng 曾被 Hackel 氏归于拂子茅属 *Calamagrostis* Adans. 中,且微小无毛之延伸小穗轴可见于拂子茅 *C. epigeios* (L.) Roth 之小穗中,印度志记载的 *C. munroana* Boiss. 和 *C. griffithiana* Hook. f. 等种之外稃亦全部生有柔毛,故本新属亦可为广义拂子茅属之 1 组;又本新属之外稃深裂及其裂片间具有膝曲长芒之一性质,与原产于西康之宝兴野青茅 *Deyeuxia moupinensis* (Franch.) Pilger 亦颇有些相似,但其颖片常具 5 脉(4—6 脉)而非 1—3 脉,又与燕麦族 Aveneae 尤以与该族

本文作者单位:青海,西宁,中国科学院西北高原生物研究所(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica, Xining 810001)。

* 中国科学院生物分类区系特别支持费资助课题。

1996 年 1 月收稿。

毛蕊草属 *Duthiea* Hack. 之小穗含 1 花者最为相似。然而,从上述三蕊草属的近亲类群来看,冠毛草属是隶于针茅族 Stipeae, 野青茅属 *Deyeuxia* Clearion 和拂子茅属皆隶于剪股颖族 Agrostideae, 毛蕊草属却隶于燕麦族^[1,4], 这种近亲类群的族级相跨则进一步反映了三蕊草属是个系统位置难于确定的属。事实上, 尽管耿氏当时仍把三蕊草属置于剪股颖族下的股颖亚族 Agrostidinae 中, 可到了 1983 年郭本兆等则又着重强调外稃 3 裂片, 花具 3 鳞被, 花药较短、卵圆形, 雌蕊具 3 枚花柱的性状而姑且将它列入针茅族^[5]。所以, 究竟三蕊草属应归何族是个值得深入探讨的疑题。为此, 本文在前人外部形态研究的基础上, 试图通过叶片解剖、花粉扫描以及淀粉粒形态等特征的相互比较, 对三蕊草属系统位置的确认提供新的证据。

1. 材料和方法

按照耿以礼教授提供的三蕊草属近亲类群的信息, 本文特选择了毛蕊草属中的毛蕊草、冠毛草属中的冠毛草、野青茅属中的宝兴野青茅、拂子茅属中的拂子茅以及三蕊草属中的三蕊草作为参试种。这些参试种除三蕊草是核心对照种外, 其它各个种皆代表不同的族参与核心种的比较, 从而确定其三蕊草属应归附的族范围和这些族间系统发育的相互关系。

所有实验材料均取自于蜡叶标本, 共 54 份, 其中叶片表皮耗用 28 份, 叶片横切面耗用 10 份, 花粉扫描耗用 5 份, 淀粉粒耗用 11 份。叶片表皮和横切面的解剖材料仅取旗叶下第一叶片的中间部段, 分别按常规的徒手刮削法和石蜡包埋法进行操作, 只是在操作前材料需经开水浸泡软化处理。花粉材料预前一律施行酒精浸泡发胀, 待花粉恢复到正常状态后, 再固定、凉干、喷涂金属膜电镜观察。淀粉粒材料采用研钵磨粉法, 即在每份材料中仅取 1 粒饱满种子, 待干燥后研磨成份, 然后置于 2ml 蒸馏水中搅拌均匀, 再用固定吸管取 1 滴于载玻片上进行形态、计数测定。由于实验材料是在蜡制植物的不同部位上获取, 所以一些标本可以单独同时提供 2—3 类材料, 提供 1 类材料的标本多见于叶表皮的供给或某些淀粉粒的选用。下面为节省叙述起见, 特将提供 2 类以上材料的凭证标本加以名录:

三蕊草 *Sinochasea trigyna* Keng

青海兴海: 郭本兆 6384(叶表皮、叶横切、花粉)

青海天峻: 郭本兆等 11391(叶表皮、叶横切)

西藏改则: 郎楷永 10250(叶表皮、淀粉粒)

青海河南: 周立华等 2212(叶表皮、淀粉粒)

毛蕊草 *Duthiea brachypodia* (P. Candargy) Keng et Keng f.

四川红原: 采集人 不详 9139(叶表皮、叶横切、花粉)

青海久治: 藏药队 794(叶表皮、叶横切)

青海久治: 果洛队 664(叶表皮、淀粉粒)

冠毛草 *Stephanachne pappophorea* (Hack.) Keng

青海都兰: 杜庆 048(叶表皮、叶横切、花粉)

青海尖扎: 刘尚武等 990(叶表皮、叶横切)

青海西宁: 丁经业等 066(叶表皮、淀粉粒)

宝兴野青茅 *Deyeuxia moupinensis* (Franch.) Pilger

四川雅安:植(58)学生 61036(叶表皮、叶横切、花粉)

四川泸定:采集人不详 6931(叶表皮、叶横切、淀粉粒)

拂子茅 *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth

新疆玛纳斯:关克俭 921(叶表皮、叶横切、花粉)

西藏米林:青藏补点组 750800(叶表皮、叶横切)

河北赤城:采集人不详 4493(叶表皮、淀粉粒)

2. 观察结果

实验观察了上述 5 个参试类群的叶片表皮、叶片横切面、花粉和胚乳淀粉粒,得知这 5 个类群在微观形态上不仅具有共性,而且更重要的还具有各自不同的个性(图版 I, II, III)。其中,叶表皮上的个性着重实施在叶片的远轴面上,主要由组成表皮的长细胞、短细胞、气孔器和刺毛形态、数量及分布式样的变化来实现的;叶片横切面上的个性差异主要体现在叶片的中肋上,尤以中肋维管束鞘的形态、大小、韧皮部的形状以及鞘外厚壁细胞的层数最为明显,其次横切面上泡状细胞层的厚薄也格外引人注目;花粉在各个类群间的差异主要反映在花粉大小和外壁纹饰上,但花粉萌发孔的口径及孔缘宽度也表现较为明显;而淀粉粒在各个类群间的差异显示较少,仅在数量和大小上有较为清晰的间断。所以,整个实验类群的微观性状差可粗略列于表 1,以供对照。

3. 讨 论

在外部形态上,三蕊草属的系统位置之所以难于作出决断,其主要原因在于三蕊草的性状在不同族属间发生了交叉。但这种交叉在微观性状上并非同等出现,因为微观性受外界环境因子的干扰较小,能更深刻地反映类群间的差异及其亲缘,在多数情况下是对宏观分析的补充和完善。所以下面为探讨三蕊草属的系统位置,单就 4 个方面的微观证据进行推论。

3.1 叶片表皮特征

从表 1 列出的三蕊草与邻近属的几个种的叶片远轴面特征来看,虽然三蕊草与各个代表种的叶片表皮均存在差异,但就每个对比种(指三蕊草单独与各个代表种的对应)而言,其差距并非均等,其间有的差距很大,有的差距又较小。就拿长细胞的长度来说,与三蕊草长度 $125\mu\text{m}$ 接近的数是毛蕊草的长 $135\mu\text{m}$,其次是冠毛草的长 $105\mu\text{m}$,而宝兴野青茅和拂子茅的长都在 $150\mu\text{m}$ 以上,相距三蕊草更远;再从短细胞数量和分布来看,三蕊草同毛蕊草的情况基本一致,脉上脉间普遍分布孪生或单生的短细胞,而到了冠毛草则短细胞仅于脉上普遍、且一般单生,最后到宝兴野青茅和拂子茅则短细胞变得极微稀少甚至缺如;若再从附属物刺毛来讲,三蕊草也和毛蕊草或冠毛草非常接近,只是三蕊草的脉间偶尔还有刺存在,可到了宝兴野青茅或拂子茅,则脉间不但刺生普遍,而且还普遍出现钩。所以这就看出,在叶表皮结构上无论是表皮细胞还是表皮附属物,是数量性状还是非数量性状,三蕊草皆与毛蕊草相近,与冠毛草相距较远,而与宝兴野青茅和拂子茅差距最远。然则在分类类别上,毛蕊草所隶的属群归于燕麦族,冠毛草所隶的属群归于针茅族,宝兴野青茅和拂子茅分隶的属群归于剪股颖族,因而三蕊草的自附属群归于燕麦族是合适的。

表 1 三蕊草及其近缘种的一些微观性状比较

Table 1 The comparison of some microscopic characters of *Sinohasea trigyna* Keng and its related species

properties 性状	远轴面叶表皮 epidermis of leaf for from axial				叶片横切面 cross section of blade	
	长细胞 Long cell	短细胞 short cell	气孔器 stomatal apparatus	刺毛 throm	中肋维管束 鞘形态 spine vascular bundle sheath	中肋维管束 鞘最宽直径 maximum di- ameter of spine vascular bundle sheath
三蕊草 <i>S. trigyna</i>	平均长约 125 μ , 壁厚, 弯曲	脉上脉间 普遍, 孪生 或单生	无或偶尔	仅刺, 脉上 普遍, 脉间稀 少	近菱形	约 71 μ
毛蕊草 <i>D. brachypodia</i>	平均长约 135 μ , 壁厚, 弯曲	脉上脉间 普遍; 孪生 或单生	无或偶尔	仅刺, 脉上 普遍, 脉间 通常无	近菱形	约 78 μ
冠毛草 <i>S. pappophorea</i>	平均长约 105 μ , 壁一 般较薄, 平 直	脉上普遍, 脉间稀少; 一般单生	长约 32 μ , 脉间 1—2 列	仅刺, 脉上 普遍, 脉间 通常无	近菱形	约 110 μ
宝兴野青茅 <i>D. moupinensis</i>	平均长约 165 μ , 壁厚, 微弯或 平直	无或偶尔	无或偶尔	刺和钩普 遍, 脉上为 刺, 脉间主 要为钩	近圆形	约 129 μ
拂子茅 <i>C. epigeios</i>	平均长约 155 μ , 壁厚, 微弯或 平直	无或偶尔	长约 49 μ , 脉间 1—2 列	刺和钩普 遍, 脉上为 刺, 脉间主 要为钩	近圆形	约 113 μ

叶片横切面 cross section of blade			花粉 pollen				淀粉粒 starchy particle	
中肋韧皮部形态 spine bast shape	鞘外厚壁细胞层数 out-sheath thick wall cell number	泡状细胞层 bubble cell	大小 size	外壁纹饰 outer wall decoration	萌发孔直径 geminating - matal diameter	孔缘宽度 stomatal width	数量 number	平均直径 average diameter
圆形	2—3 层	薄	26—31 μ	疣状突起分散布	2.2—2.5 μ	1.8—2.1 μ	多	2.5 μ
圆形	2—3 层	薄	25—28 μ	疣状突起分散布	2.2—2.6 μ	1.9—2.2 μ	多	2.2 μ
圆形	4—5 层	薄	19—22 μ	疣状突起成块状	2.7—3.1 μ	1.2—1.7 μ	较小	2.9 μ
近新月形	4—5 层	厚	21—26 μ	疣状突起成块状	1.9—2.4 μ	1.5—2.1 μ	少	2.0 μ
近新月形	4—5 层	厚	21—23 μ	疣状突起成块状	1.7—2.5 μ	1.6—2.3 μ	偶尔	1.1 μ

3.2 叶片横切面特征

在叶片横切面上,三蕊草与各近缘属的各个代表种间的差距仍然不等,而且这种不等的差距比之前面叶表皮差距来显得更为清晰,即亦或是定量性状(如中肋维管束鞘的最宽直径)也比叶表皮的定量性状格外分明。但似觉奇怪的是,三蕊草与各代表种间的亲缘远近也与叶表皮特征呈现的结果完全一致,即三蕊草与毛蕊草关系最近,与定兴野青茅和拂子茅关系最远,而冠毛草关系居中。因为对照表 1 列出的性状可以看出,三蕊草与毛蕊草的性状基本完全相同,冠毛草却在中肋维管束鞘最宽直径和鞘外厚壁细胞层数两项数量性状上增加了相异,而宝兴野青茅和拂子茅基本无一项类同之处。这说明,三蕊草在叶片横切面上的结构是属于毛蕊草型的,在系统位置上也理应划入毛蕊草隶属的燕麦族中。

3.3 花粉特征

三蕊草与近缘属各代表种间的亲缘关系在一定程度上也能体现在花粉形态上,其中花粉大小和花粉外壁纹饰则是两个最为明显的特征。从表 1 罗列的性状状态来看,花粉体积最大的是三蕊草,直径为 26—31 μm (我国学者应俊生,张玉龙测定的本属花粉体积更大,可达 35.7 μm ^[2]),其外壁疣状小突起呈分散排布;而与此特征相近的种却是毛蕊草,其花粉直径为 25—28 μm ,且外壁疣状小突起也呈分散排布;冠毛草、宝兴野青茅和拂子茅的花粉体积已见明显减小,一般直径处于 19—26 μm 之间,且外壁疣状小突起不再分散排布,而是 2—多个相互集聚形成块状。但其间宝兴野青茅的块体显粗,拂子茅的块体显细,冠毛草在花粉体积上相对显小。另外,花粉萌发孔处的特征也是不可忽视的。譬如花粉孔的口径和孔缘的宽度展示在三蕊草和毛蕊草上的数值是比较一致的,而冠毛草中却明显出现了孔径增大、孔缘变窄,在宝兴野青茅和拂子茅中孔径、孔缘皆有不同程度的减小。可见,三蕊草与毛蕊草关系密切、与冠毛草乃至宝兴野青茅和拂子茅关系相对疏远,在类别上隶于燕麦族的事实,从花粉形态上也得到了印证。

3.4 淀粉粒特征

淀粉粒在对三蕊草系统位置的探讨中,虽然明显的差异特征不多,但显示在数量和大小上的性状却是比较突出的。正如表 1 明示的结果,淀粉粒在三蕊草和毛蕊草类群中数量居多,在冠毛草中数量偏少,在宝兴野青茅和拂子茅中数量稀少或偶尔存在。在大小上,即使三蕊草和毛蕊草的淀粉粒不是最大,可它俩在颗粒的平均直径上其数值是比较接近的,两者仅相差 0.3 μm ,相应淀粉粒最大的冠毛草其平均直径为 2.9 μm ,与淀粉粒次大的三蕊草相比,其差额却有 0.4 μm ;宝兴野青茅和拂子茅的淀粉粒不仅数量稀少,而且体积也较小,尤其拂子茅偶尔出现的淀粉粒平均直径小到 1.1 μm ,使得光镜照片难于显现,图版中也缺如该种。所以很明显,从淀粉粒上反映的特征也又一次揭示了三蕊草属的系统位置,即三蕊草属归入燕麦族是无疑的。

总之,上述微观性状对三蕊草属系统位置的探讨,所得的结果是完全一致的。这一结果在宏观上既否定了将三蕊草属放入剪股颖族的作法,也排除了将它划入荆茅族的异议,同时也肯定了当年耿以礼教授列出的小穗颖片常具 5 脉而与燕麦族之毛蕊草相似的性状的价值。事实上,有关三蕊草属置于燕麦族中的意见,世界上早有学者作了这一处理^[8],并直接将三蕊草属划归到了燕麦族下的假扁芒草属 *Pseudodanthonia* Bor et Hubbard 中。但作者认为该属列于燕麦族下是合适的,可与假扁芒草属合并却有不妥之处。因为假扁芒草属的小穗多花,颖通常 7 脉,外稃上部无毛,花药较长,子房密被长柔毛,叶舌长大、近于披针形等

性状^[7]是与三蕊草属有本质差异的。

当然,若把三蕊草属置于燕麦族中,那么燕麦族与近缘的针茅族、剪股颖族的系统关系又怎样呢?对此,微观性状也能作出一定的回答。例如在表 1 列出的性状中,表皮长细胞的拉长,短细胞的消失,钩的出现;横切面上维管束的增粗,厚壁组织的加厚;花粉体积的减小,外壁突起的集聚(此为不同属间小穗小花筒缩异变所致)以及淀粉粒含量的减少等在先前学者的研究和本文作者过去的推证^[6]中,皆认为是与类群系统发育相并行的演化性状。如是这样,则上述 3 族中燕麦族应是最原始的类群,针茅族演化次之,剪股颖族系统位置最高;燕麦族可能直接派生了针茅族,并在此基础上又可能间接产生了剪股颖族。不过,这仅是部分微观性状单方面的粗略分析,其真实度如何还有待于进一步探讨、商榷。

ABSTRACT

Based on the microscopic characters of epidermis of leaf blade, transverse section of leaf blade, pollen and starch grain, the systematic position of the genus *Sinochasea* which is an endemic genus on the Qing - Zang Plateau has been studied in the present paper. According to the information of related taxa of this genus furnished by professor Yi - li Keng, the control experiments of *Duthiea brachypodia* (P. Candargy) Keng et Keng f. of Aveneae, *Stephanachne pappophorea* (Hack.) Keng of Stipeae, *Deyeuxia moupinensis* (Franch.) Pilger and *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth of Agrostideae, which were chosen as examined species representing these tribes in this paper have been made. The results show that the difference between the *S. trigyna* Keng and the *D. brachypodia* (P. Candargy) Keng et Keng f. in the above - mentioned microscopic characters is the smallest, the difference between the *S. trigyna* Keng and the *S. pappophorea* (Hack.) Keng is secondary, and the difference between the *S. trigyna* Keng and the *D. moupinensis* (Franch.) Pilger or the *C. epigeios* (L.) Roth is the biggest among these species; in systematic position, the genus *Sinochasea* should be in the tribe Aveneae the *D. brachypodia* (P. Candargy) keng et Keng f. belongs to, but not in the tribe Stipeae or Agrostideae; the tribe Aveneae is more primitive than the tribe Stipeae or Agrostideae in phylogenetic development, and the latter two tribes maybe derive from the tribe Aveneae directly or indirectly.

Key words *Sinochasea*; Epidermis of leaf blade; Transverse section of leaf blade; Pollen; Starch grain; Systematic position

参 考 文 献

- [1] 中国科学院植物志编委会, 1987: 中国植物志, 科学出版社, 9(3): 118—329。
- [2] 应俊生, 张玉龙, 1994: 中国种子植物特有属, 科学出版社, 663—665。
- [3] 陈守良, 金岳杏, 吴竹君, 1993: 禾本科叶片表皮微形态图谱, 江苏科学技术出版社, 1—193。
- [4] 耿以礼主编, 1959: 中国主要植物图说—禾本科, 科学出版社, 475—619。
- [5] 郭本兆, 王世金, 卢生莲, 孙永华, 1983: 我国针茅族小穗的形态演化及其属间亲缘关系的探讨. 西北植物研究 3(1): 18—27。

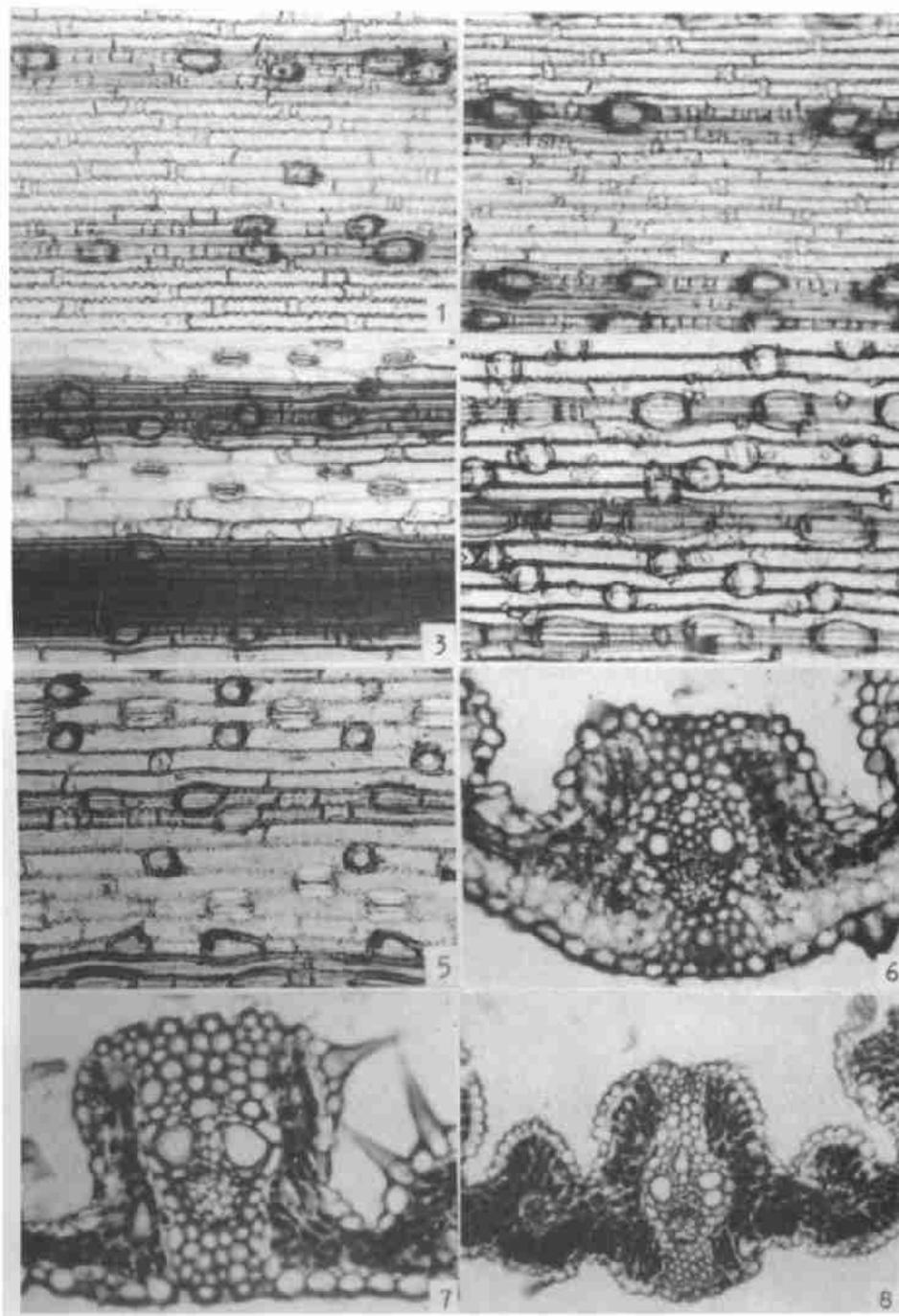
- [6] 蔡联炳, 王世金, 郭延平, 1994: 禾本科植物叶片表皮结构细胞的演化趋势及其机理的研究. 高原生物学集刊, 12: 13—27.
- [7] Bor, N. L. 1960: Grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan. Pergamon Press, 382—648.
- [8] Clayton, W. D. & S. A. Renvoize, 1986: Genera Graminum, Grasses of the World, Kew Bulletin Additional Series VIII. London 79—143.
- [9] Metcalfe, C. R. 1960: Anatomy of the Monocotyledone, 1. Gramineae. Oxford Clarendon Press.

图 版 说 明

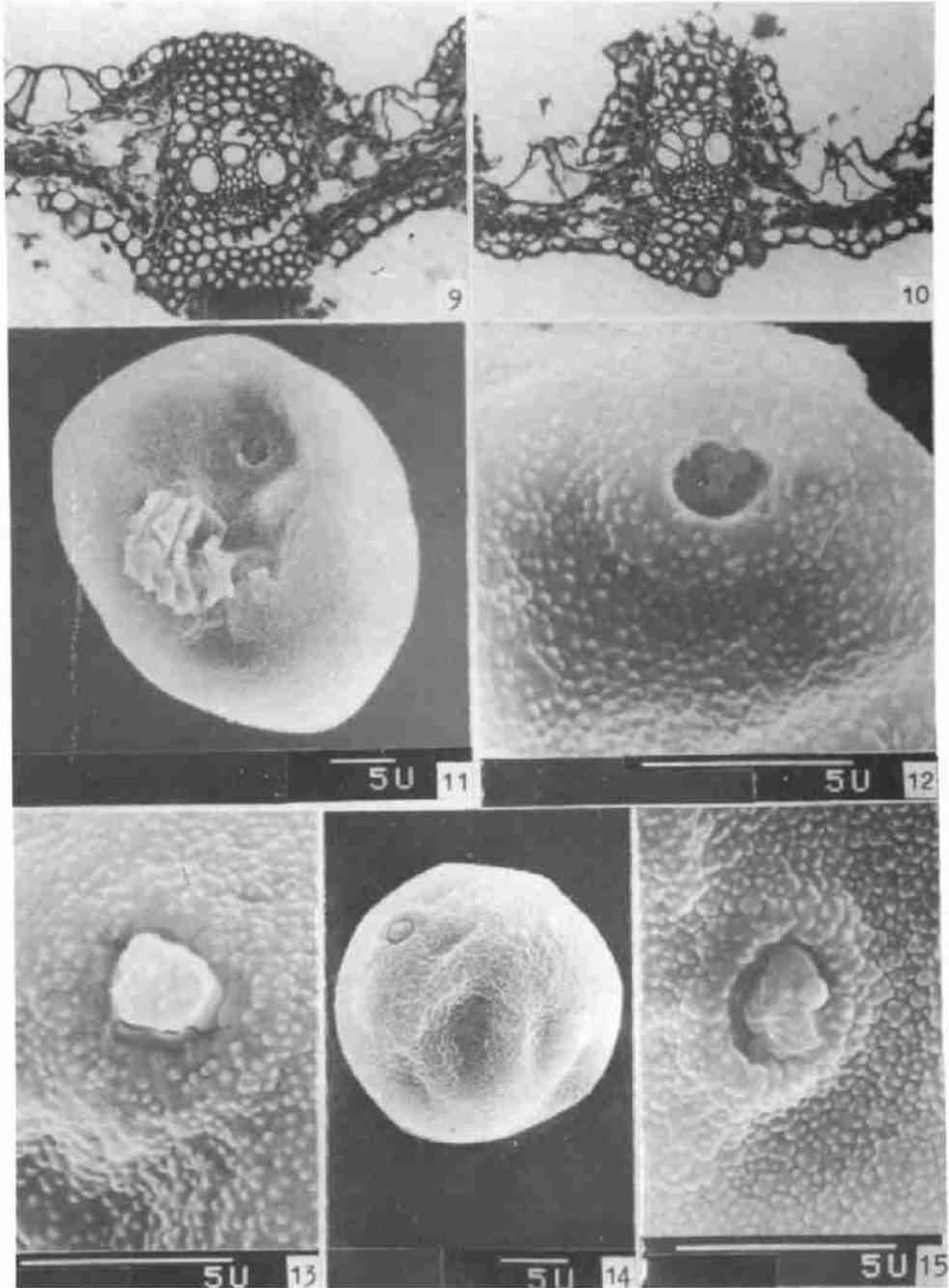
图版 I 1—5 叶片远轴面表皮光学显微镜照片(均为 $\times 150$); 6—8 叶片横切面光学显微镜照片(6、7、 $\times 250$, 8、 $\times 150$)。1、6、三蕊草 *S. trigyna* Keng; 2、7、毛蕊草 *D. brachypodia* (P. Candargy) Keng et Keng f.; 3、8、冠毛草 *S. pappophorea* (Hack.) Keng; 4、定兴野青茅 *D. moupinensis* (Franch.) Pilger; 5、拂子茅 *C. epigeios* (L.) Roth.

图版 II 9—10 叶片横切面光学显微镜照片(均为 $\times 150$); 11—15 花粉电镜扫描照片(倍数见图片比例尺)。9、宝兴野青茅 (*D. moupinensis* (Franch.) Pilger); 10、拂子茅 *C. epigeios* (L.) Roth; 11、12、三蕊草 *S. trigyna* Keng; 13、毛蕊草 *D. brachypodia* (P. Candargy) Keng et Keng f.; 14、15、冠毛草 *S. pappophorea* (Hack.) Keng.

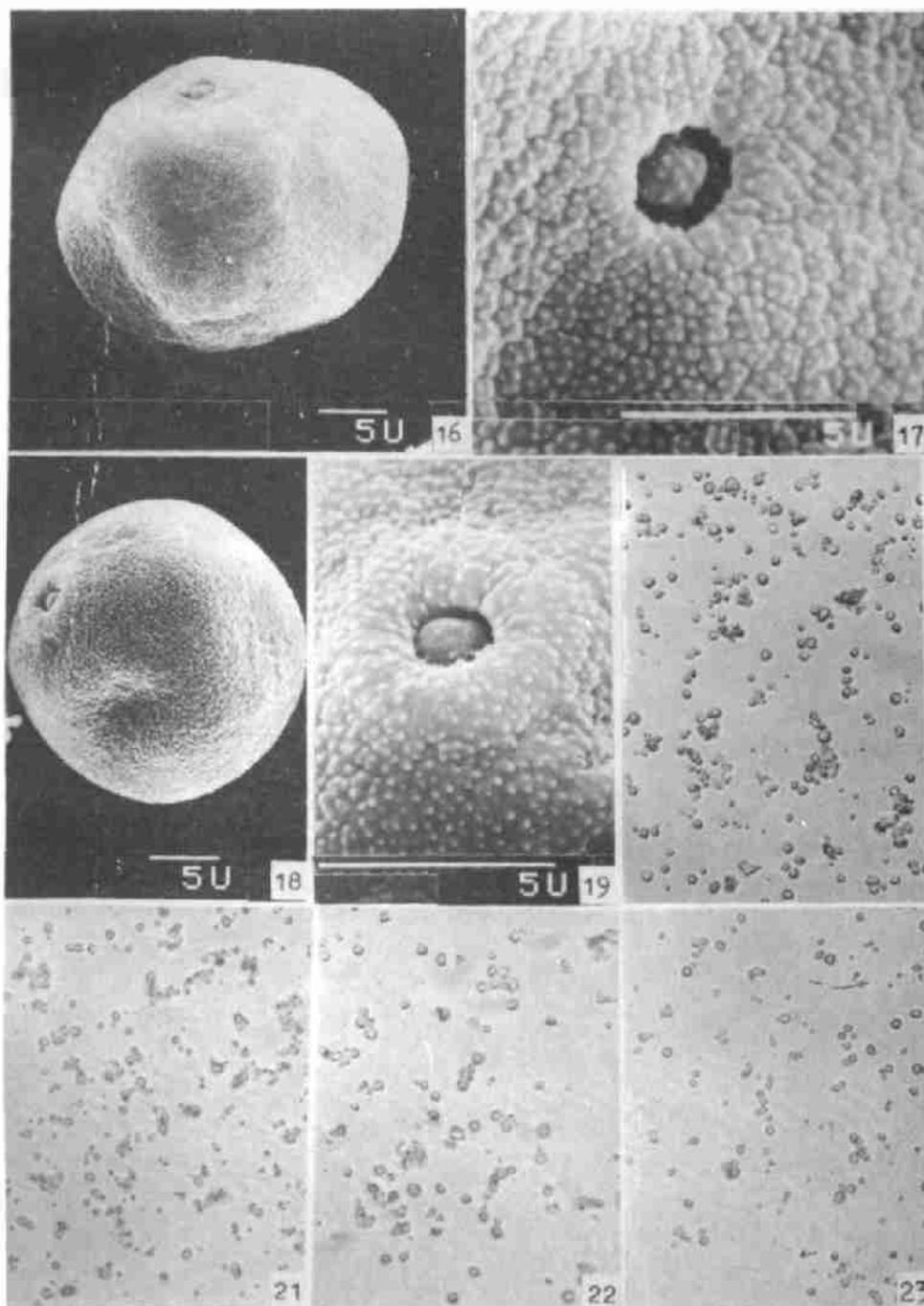
图版 III 16—19 花粉电镜扫描照片(倍数见图片比例尺); 20—23 淀粉粒光学显微镜照片(均为 $\times 400$)。16、17、23、宝兴野青茅 *D. moupinensis* (Franch.) Pilger; 18、19、拂子茅 *C. epigeios* (L.) Roth; 20、三蕊草 *S. trigyna* Keng; 21 毛蕊草 *D. brachypodia* (P. Candargy) Keng et keng f.; 22、冠毛草 *S. pappophorea* (Hack.) Keng.



See explanation at the end of thex



See explanation at the end of thex



See explanation at the end of thex