

西北地区藨草属的研究

II. 成熟胚与花粉形态

詹 明 杨 永 昌

(中国科学院西北高原生物研究所)

藨草属 (*Scirpus* L.) 隶莎草科藨草族 (Cyperaceae——Scirpeae)。关于该属的成熟胚形态结构的研究,最早可追溯到1932年。当时 Schneider 曾指出藨草属的胚形态为胚芽基生,胚根侧生,子叶顶生,外形似蘑菇状。到1965年,Van Der Veken 又进行了更为详细的研究,指出该属的每一个自然组 (section) 可能仅有一种胚形态类型,提出了以胚形态特征划分属的观点,并认为广义藨草属至少可分为 6 个属。由于标本材料的局限,以往的学者不可能对世界所有的藨草类群进行这方面的观察,藨草属(广义)在分类上又颇有异议(詹明等,1987),所以有必要进行进一步研究。本文是以我国西北地区的种为对象,进行了成熟胚形态结构的研究,并观察了花粉粒及植株外部形态,为其合理的分类提出一些依据。

一、材料和方法

以该属在西北地区分布的 11 个种为参试种, 代表该地区的 6 个组; 羊胡子草属 (*Eriophorum*) 与该属的关系最近, 传统的分类上又常为属的等级, 因此做为藨草属细分研究的对照(表 1)。

研究材料全部取自我所植物标本室所藏腊叶标本，每种取2—5份完全成熟植株的标本，每份标本取4粒饱满的果实，用水浸泡至膨胀变软，然后取2粒在实体解剖镜下剥出成熟胚，观察、测量并拍照；另2粒剥去果皮后，经酒精分级脱水、浸蜡、切片、脱蜡、番红-固绿双重染色后制成永久片，进行观察、测量和拍照。花粉取饱满者，酒精浸泡使之收缩部分膨起，恢复到正常状态，然后在光镜下测量大小，扫描电镜下观察拍照。

二、观察结果

成熟胚的形态结构共有 6 种类型(表 2、图版 I)。除 Sect. *Scirpus* 和 *Trichophorum*

本文 1986 年 8 月 21 日收到。

表 1 参试种及其所归隶的组*

Table 1 Species examined and their sections

组 Sections	种 Species	组 Sections	种 Species
Scirpus	<i>S. orientalis</i>	Isolepis	<i>S. setaceus</i>
Trichophorum	<i>S. rosthornii</i>	Baeothryon	<i>S. pumilus</i>
Bolboschoenus	<i>S. planiculmis</i>	Blysmus	<i>S. distigmaticus</i>
	<i>S. strobilinus</i>	Eriophorum***	<i>B. sinocompressus**</i>
Schoenoplectus	<i>S. triquetus</i>		<i>E. comosum</i>
	<i>S. tabernaemontani</i>		

注: * 参照戴伦凯(1963)和《中国植物志》第十一卷。

Note: Referring to Dai lun-kai (1963) and 'Fl. R. P. Sin.' Vol. 11.

** 该种名是根据《中国植物志》第十一卷。

This name is from 'Fl. R. P. Sin.' Vol. 11.

*** 对照属

The check genus.

间完全一致,其它各组及对照组间具有不同程度的差异,但同组种间相同。Sect. Blysmus 的成熟胚中,胚芽、胚根同时能够呈现出的切面是在种子的窄面,这种特征在以往文献中未见过报道。在其它类群的胚中,胚根、胚芽共同呈现出的切面在种子的宽面。Sect. Blysmus 和 Sect. Baeothryon 为胚芽侧生、胚根基生型,不同之处是前者胚呈铆钉形,后者胚呈陀螺形,其它类群相反,即胚根侧生,胚芽基生。Sect. Bolboschoenus 和 Sect. Schoenoplectus 的胚都为蘑菇形,以前者胚根明显突出,后者胚根不突出而不同。Sect. Scirpus 和 Sect. Trichophorum 的胚为陀螺形, *Eriophorum comosum* Nees 的胚为纺锤形, Sect. Isolepis 的胚为哑铃形。成熟胚的大小如表 3 所示,除 Sect. Scirpus 和 Sect. Trichophorum 间基本相同外,其它各组及对照间都具有差别,但同组的种与种间近相同。最大的胚(Sect. Bolboschoenus)比最小的胚(Sect. Isolepis)大 1 倍多。

花粉粒的形态为莎草科植物的一般花粉形态(图版 II)。外形花瓶状,表面具细颗粒状雕纹,具 1 个圆形远极面孔,3—5 个多为椭圆形的赤道面孔,孔膜上具有较粗的颗粒状雕纹。花粉粒大小除在 Sect. Scirpus 和 Sect. Trichophorum 间近相同外,其它各组及对照间都有不同程度的差异,但同组的种间近一致(表 3)。Sect. Bolboschoenus Sect. Schoenoplectus 和 Sect. Blysmus 的花粉粒较大(35 微米以上),其它类群的花粉粒较小(30 微米以下)。最大的花粉粒(Sect. Bolboschoenus)比最小的(Sect. Isolepis)大 1 倍多。

成熟胚形态结构上的差异性也反映在植株外部形态上,如图 1、图 2 所示。具有独特胚器官定位的 Sect. Blysmus 在花序上也有其特殊性,其花序为有限花序,而其它类型的花序为无限型花序或花单生。Sect. Scirpus 和 Sect. Trichophorum 的成熟胚形态结构相同,花序、小穗、小花以及果实的形态也近相同,其它各组及对照具有不同形态的胚,在其它形态特征上也相应地具有较大的差别。成熟胚和花粉粒大小上的差异与胚形态上的差异相一致,即同组种间、Sect. Scirpus 和 Trichophorum 间近一致,其它各组及对照间有较大差异。小穗、鳞片、花柱和果实的大小也具有类似的差异性,所有的这些数量性状具有正相关性(表 3),构成一个良好的性状组,可集中地反映出成熟胚形态结构上的差异。

小大植物志表 2 成熟胚形态结构
Table 2 Morphology of mature embryo

性状 Characters	示意图* Diagram	外 形 Shape	胚 根 Radicle	胚 芽 Plumule	子叶鞘 Sheath of cotyledon	胚根胚芽共有切面 的定位 Disposition of section showing both radicle and plumule
Schoenoplectus		蘑菇状 Mushroom-shaped	侧生、不伸出 Lateral, not protruded	基生 Basal	显著 Conspicuous	在种子的宽面 On the broad side of seed
Bolboschoenus		同上 Ditto	侧生、伸出 Lateral, protruded	同上 Ditto	同上 Ditto	同上 Ditto
Scirpus		陀螺状 Top-shaped	侧生 Lateral	同上 Ditto	不显著 Inconspicuous	同上 Ditto
Trichophorum		同上 Ditto	同上 Ditto	同上 Ditto	同上 Ditto	同上 Ditto
Isolepis		哑铃状 Dumbbell-shaped	同上 Ditto	同上 Ditto	同上 Ditto	同上 Ditto
Eriophorum comosum Nees		纺锤状 Spindle-shaped	同上 Ditto	同上 Ditto	同上 Ditto	同上 Ditto
Baeothryon		陀螺状 Top-shaped	基生 Basal	侧生 Lateral	同上 Ditto	同上 Ditto
Blysmus		铆钉状 Rivet-shaped	同上 Ditto	同上 Ditto	同上 Ditto	在种子的窄面 On the narrow side of seed

* ‘○’示胚芽, Plumule

‘●’示胚根, Radicle

三、讨论

1. Van Der Veken 在对莎草科植物进行广泛研究的基础上, 提出了根据成熟胚形态结构的异同划分或归并莎草科植物现有属的观点。他认为象藨草属(广义)这样的大属, 在胚形态上具有杂合性, 应予细分, 而象水莎草属 (*Juncellus*)、砖子苗属 (*Mariscus*) 和莎草属 (*Cyperus*), 胚形态相同, 应予合并。我们认为莎草科中胚的形态特征是相对稳定

表3 小穗、鳞片、花药、花柱、果实、成熟胚和花粉的大小

Table 3 Size of spikelet, scale, anther, style, fruit, mature embryo and pollen

性状 Characters	小穗长 (毫米) Spikelet et length (mm)	鳞片长 (毫米) Scale length (mm)	花药长 (毫米) Anther length (mm)	花柱长 (毫米) Style length (mm)	果实长 (毫米) Fruit length (mm)	成熟胚 长×宽 (毫米) Mature embryo length×width (mm)	花粉长 (微米) Pollen length (μm)
种 Species							
<i>S. planiculmis</i>	13	7	3	7.5	3.2	0.8×0.6	50
<i>S. strobilinus</i>	13	5.5	1.8	6	2.5	0.8×0.6	54
<i>S. triquetus</i>	10	3.5	1.5	4.5	2.5	0.7×0.6	40
<i>S. tabernaemontani</i>	7.5	3	1.5	4	2	0.6×0.5	38
<i>B. sinocompressus</i>	7	4	3	6	2.5	0.3×0.3	35
<i>S. pumilus</i>	4.5	2.5	2	5.5	1.5	0.2×0.2	29
<i>S. distigmaticus</i>	5	3.5	3.2	5	2	0.2×0.2	29
<i>E. comosum</i>	6	2.6	1.5	2.5	2	0.4×0.1	27
<i>S. orientalis</i>	5	1.5	1	1	0.5	0.2×0.2	28
<i>S. rosthornii</i>	4	1	1	1.2	0.6	0.2×0.1	29
<i>S. setaceus</i>	3.2	1.5	1	1.1	0.7	0.2×0.1	25

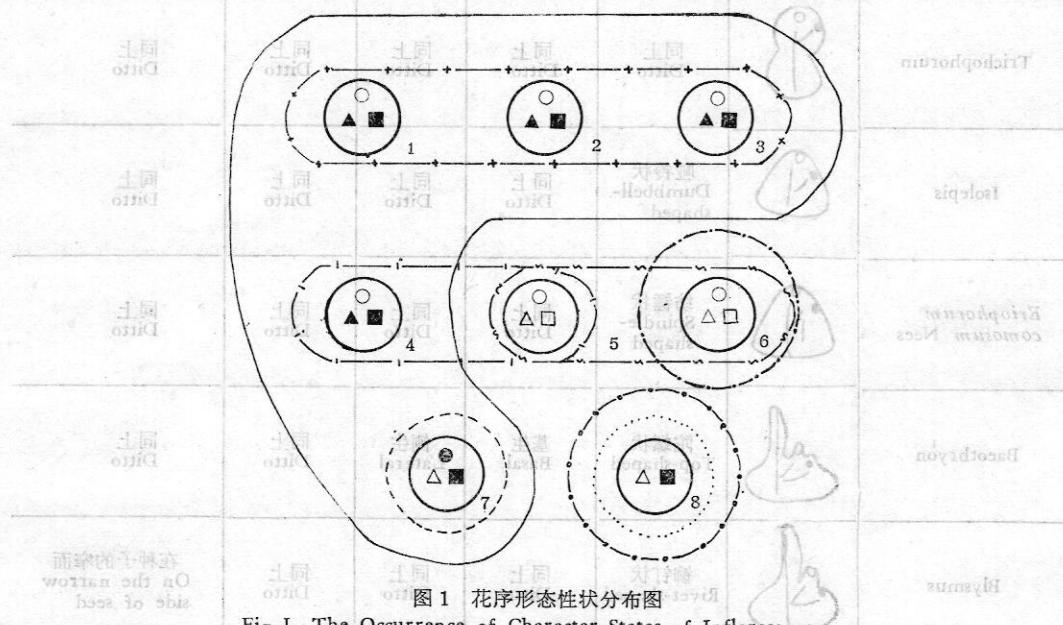


Fig. I The Occurrence of Character States of Inflorescence

1. Sect. *Scirpus*; 2. Sect. *Trichophorum*; 3. *Eriophorum*; 4. Sect. *Bolboschoenus*; 5. Sect. *Schoenoplectus*; 6. Sect. *Isolepis*; 7. Sect. *Blysmus*; 8. Sect. *Baeothryon*.

—十一 多次复出长侧枝聚伞花序 Multiparous anthela; —1— 简单或一次复出长侧枝聚伞花序 Simple or uniparous anthela, sometimes contracted in a head; —●— 1—3 小穗的头状花序 Head of 1—3 spikelet; 单生小穗 Solitary spikelet; ----- 穗状花序 Spike; —— 基部苞片叶状 The lowest bract leaf-like; —~— 基部苞片秆状 The lowest bract culm-like; —○— 基部苞片鳞片状 The lowest bract scale-like; △ 苞片 1—2 枚 1—2 bracts; ▲ 苞片多数 Many bracts; ■ 花序顶生 Terminal inflorescence; □ 花序假侧生 Pseudolateral inflorescence; ○ 无限花序 Indefinite inflorescence; ● 有限花序 Definite inflorescence.

属大部群(文)景草属述长人。从以上真言其特征并曰其长枝同早出本的，可反映演化上的较大歧变，将它们作为划分属的依据，是较为合理的。根据这一观点，该属似应分为若干小属。参照对照属 *Eriophorum* 的胚与藨草类群胚形态上的差异大

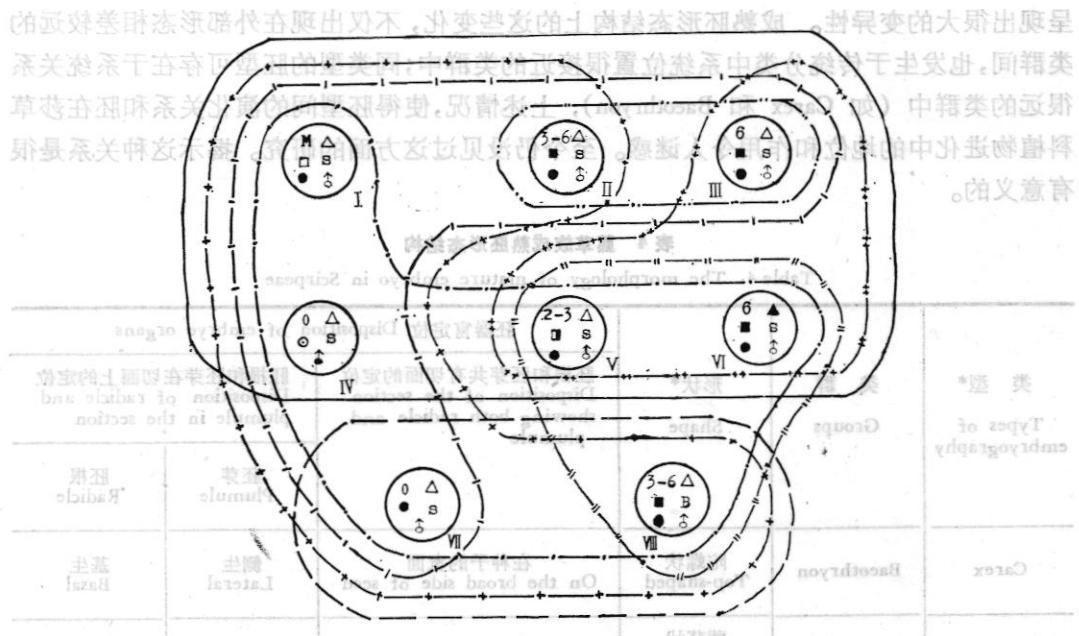


图2 小穗、小花、果实形态性状分布图
Fig. 2. The Occurrence of Character States of Spikelet, Floret and Fruit

- I. *Eriophorum*; II. Sect. *Schoenoplectus*; III. Sect. *Bolboschoenus*; IV. Sect. *Isolepis*; V. Sect. *Trichophorum*; VI. Sect. *Scirpus*; VII. Sect. *Baeothryon*; VIII. Sect. *Blysmus*
- 鳞片顶端全缘 Scale entire at apex; —●— 鳞片顶端撕裂状 Scale lacerate at apex; —— 鳞片具 1 条脉 1-nerved scale; —— 鳞片具 3—5 脉 3—5-nerved scale; —+— 果实浅色 Fruit light; —++— 果实深色 Fruit dark; —— 小穗具少数花 Few-flowered spikelet; —— 小穗具多数花 Many-flowered spikelet; □ 刚毛无刺 Bristle glabrous; □ 刚毛疏生顺刺 Bristle with sparsely antrorse spinules; ■ 刚毛密生倒刺 Bristle with densely retrorse spinule; ○ 果实表面具肋 Fruit ribbed on faces; ● 果实表面平滑 Fruit smooth on faces; ▲ 小穗暗绿色 Spikelet dark green; △ 小穗黄或褐色 Spikelet yellow or brown; B 小穗两侧排列 2-ranked spikelet; S 小穗螺旋排列 Spiral spikelet; ♂ 雄蕊 3 Stamens 3; ♂ 雄蕊 2 Stamens 2;

数字表示刚毛数量, M 表示刚毛多数。Figure showing number of bristles, M showing many bristles.

小, 可将 Sect. *Bolboschoenus*、Sect. *Schoenoplectus*、Sect. *Isolepis*、Sect. *Baeothryon* 和 Sect. *Blysmus* 分别独立成属; Sect. *Scirpus* 和 Sect. *Trichophorum* 具有相同形态的成熟胚, 可归并成一属。花序、小穗、小花和果实方面的形态性状及小穗、鳞片等构成的数量性状组所反映的类群间差异与成熟胚所反映的情况相同, 从而佐证了以上划分的合理性。

2. 现知莎草科植物的胚胎发育类型都为柳叶菜型 (Onagrad Type), 但胚的形态结构具有较大的多型性。Nijalingappa 等 (1980) 综述了前人的研究结果, 根据胚器官在成熟胚上的定位, 将它们分为 6 种类型: (1) Carex 型; (2) Schoenus 型; (3) Fimbristylis 型; (4) Cyperus 型; (5) Scirpus 型; (6) Bulbostylis 型。根据其划分标准, *Bolboschoenus* 的胚是属 *Scirpus* 型, *Schoenoplectus* 的胚也属此类, 但两者略有不同; *Scirpus* 和 *Trichophorum* 的胚属 *Fimbristylis* 型, *Baeothryon* 的胚属 *Carex* 型; *Isolepis* 和 *Eriophorum* 的胚形状不同, 但都可归到 *Cyperus* 型中。*Blysmus* 的胚为一新类型, 我们以 *Blysmus* 作为该类型的名称。根据以上结果和有关文献记载, 薹草族植物至少具有 6 种类型的成熟胚形态结构 (表 4), 占据了 *Schoenus* 型以外的所有莎草科植物成熟胚形态类型, 同时包括 2 种不同类型的胚器官定位方式, 类型 (1) 中又包括了所有的 3 种变化,

呈现出很大的变异性。成熟胚形态结构上的这些变化，不仅出现在外部形态相差较远的类群间，也发生于传统分类中系统位置很接近的类群中；同类型的胚型可存在于系统关系很远的类群中（如 Carex 和 Baeothryon），上述情况，使得胚型间的演化关系和胚在莎草科植物进化中的地位和作用令人迷惑。至今仍没见过于这方面的研究。揭示这种关系是很有意义的。

表 4 薤草族成熟胚形态结构

Table 4 The morphology of mature embryo in Scirpeae

类型* Types of embryography	类群 Groups	形状* Shape	胚器官定位 Disposition of embryo organs		
			胚根和胚芽共有切面的定位 Disposition of the section showing both radicle and plumule	胚根和胚芽在切面上的定位 Disposition of radicle and plumule in the section	胚芽 Plumule
Carex	Baeothryon	陀螺状 Top-shaped	在种子的宽面 On the broad side of seed	侧生 Lateral	基生 Basal
Scirpus	Schoenoplectus Bolboschoenus	蘑菇状 Mushroom-shaped	同上 Ditto	基生 Basal	侧生 Lateral
Fimbristylis	Scirpus Trichophorum Fimbristylis	陀螺状 Top-shaped	同上 Ditto	基生 Basal	侧生 Lateral
Cyperus	Cyperus Eriophorum	椭圆状 Ellipsoid	同上 Ditto	基生 Basal	侧生 Lateral
Bolbostylis	Bolbostylis	宽陀螺状 Broadly top-shaped	同上 Ditto	基生 Basal	基生 Basal
Blysmus**	Blysmus	铆钉状 Rivet-shaped	在种子的窄面 On the narrow side of seed	侧生 Lateral	基生 Basal

注 Note: * 参照 B. H. M. Nijalingappa 等 (1980), According to B. H. M. Nijalingappa et al. (1980).

** 新类型 A new type.

3. 作者 (詹明等, 1987) 曾指出在叶片解剖和花序上, Blysmus 是一个很独特的类群, 成熟胚形态结构的特征也说明了这一点。如表 4 所示, 在两类胚器官的定位方式上, Blysmus 都显示出与其它类群的不同, 因此它在藨草族中的系统位置值得进一步研究。

参 考 文 献

- 中国科学院植物研究所孢粉组, 1960, 中国植物花粉形态, 113—114, 科学出版社。
- 唐 进、汪发缵(编辑), 1961, 中国植物志, 第 11 卷, 科学出版社。
- 詹 明、杨永昌, 1987, 西北地区藨草属研究 I. 叶片解剖及分类问题的探讨, 高原生物学集刊, (6): 247—257。
- 戴伦凯, 1963, 中国藨草属的初步研究, 中国植物学会三十周年论文摘要, 131—132。
- Murty, Y. S. and V. Kumar, 1967, Development of the Female Gametophyte and Embryo in *Fimbristylis disticha* Vahl, *Proc. Ind. Acad. Sci., B*, 65(9): 185—191.
- Nijalingappa, B. H. M. and M. Nagaraj, 1980, Glimpses of Embryological Studies in Cyperaceae, in Nagaraj, M. and C. P. Malic (ed.), Current Trends in Botanical Research, 52—58, Kalyani Publishers.
- Shah, C. K., 1965, Embryogeny in Some Cyperaceae, *Phytomorphology*, 15(1): 1—9.

These studies give some support to the present author's study on the genus

Scirpus.

STUDIES ON THE GENUS SCIRPUS L. IN NORTHWESTERN CHINA

II. THE MORPHOLOGY OF THE MATURE EMBRYO AND POLLEN

Zhan Ming Yang Yongchang

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

In this part of the study, the morphology of the mature embryo and pollen is reported. There are six morphologic types of the embryo in the *Scirpus* (s. l.) groups of the Northwestern China. Sect. *Bolboschoenus*, *Schoenoplectus*, *Isolepis*, *Baeothryon*, and *Blysmus* have different morphologic type of the embryo; sect. *Scirpus* and *Trichophorum* share the same type.

In all the groups, the section showing both radicle and plumule is on the broad side of seed while that of *Blysmus* is on the narrow side of seed. This character is found in the sect. *Blysmus* first time, so its embryographic type is a new one and called *Blysmus* type after the name of the group. Sect. *Blysmus* and *Baeothryon*'s radicle is basal and plumule is lateral, but the two sect. differ in the embryo shape. The former's is rivet-shaped and the later's top-shaped. In other groups, radicle is lateral and plumule basal. Sect. *Bolboschoenus* and *Schoenoplectus* share the same shape of the embryo, mushroom-shaped, but differ in the radicle, the former's obviously protrudes and the later's does not. The shape of both sect. *Scirpus* and *Trichophorum* is top-shaped, of sect. *Isolepis* is dumbbell-shaped. In the check, *Eriophorum comosum* Nees, the radicle is also lateral and plumule basal; the shape of the embryo is spindle-shaped.

The pollen morphology of the examined groups belongs to the common one of the Cyperaceae pollen, but there is a considerable variation in the size. The largest pollen is twice as large as the smallest one. The pollen size, with size of the mature embryo is almost the same among the species of the same sect. and between the sect. *Scirpus* and *Trichophorum*, but different among the other groups.

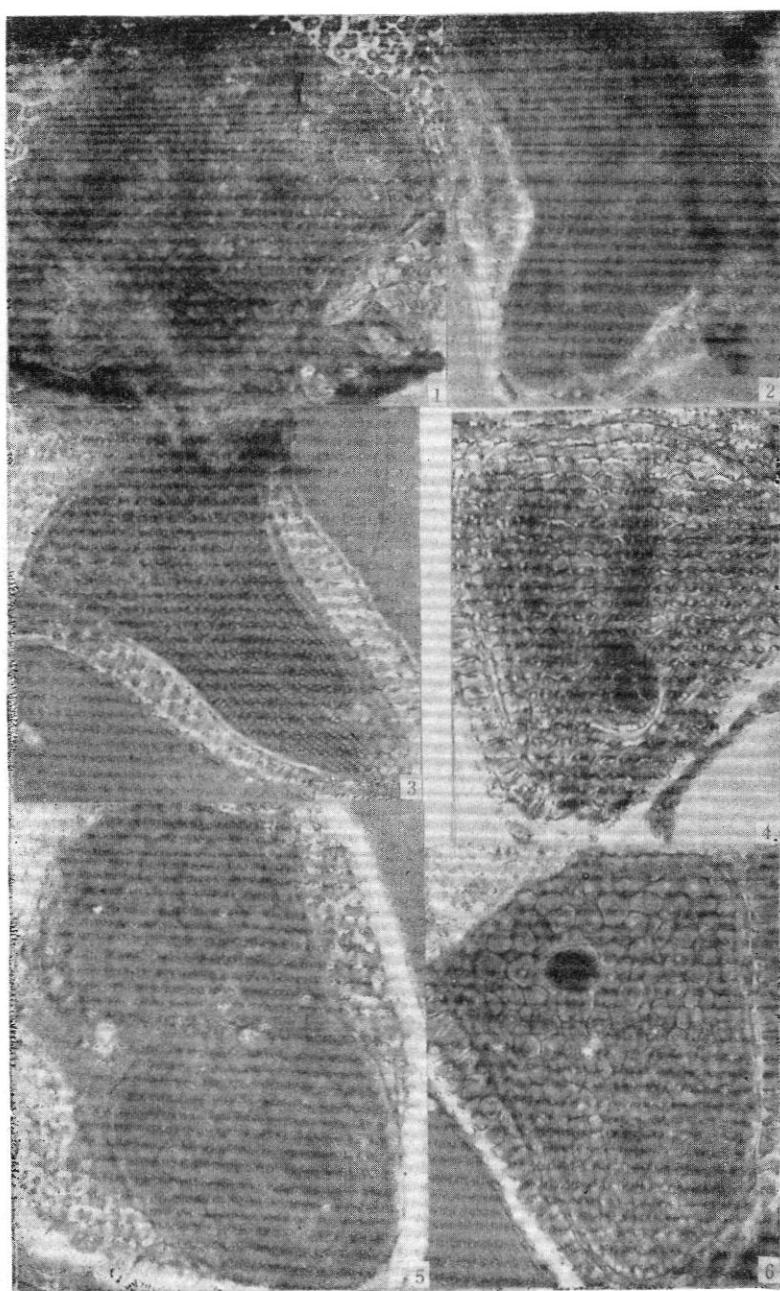
The embryographic differences can be reflected on the gross morphology. Sect. *Blysmus*, for example, which has the peculiar disposition of the embryo organs, has the particular inflorescence. Sect. *Scirpus* and *Trichophorum* have the same embryography, and almost the same morphology of inflorescence, spikelet, floret and fruit as well. Other groups have many great differences in the gross morphology corresponding to the ones of the embryo morphology. There are considerable differences in the size of spikelet, scale, style and fruit, which correspond to those of the pollen and embryo size. All of these match the differences of the embryo morphology very well, and these quantitative characters are one good and synthetic correspondent with the embryographic differences.

The embryo characters are always regarded as the conservative ones and can show the great divergences of evolution. So we agree with Van Der Veken on separating the genus with the heterogeneity of the embryo morphology and suggest that the genus *Scirpus* (s. l.) should be splitted. Referring to the differences of the embryo morphology between *Eriophorum comosum* Nees and the *Scirpus* (s. l.) groups, we can take sect. *Bolboschoenus*, *Schoenoplectus*, *Isolepis*, *Baeothryon* and *Blysmus* as different genus respectively take sect. *Scirpus* and *Trichophorum* together as one genus. The evidence from the gross morphology and a set of quantitative charac-

tests support the result, which agrees also with the idea of the present authors' study on the leaf blade.

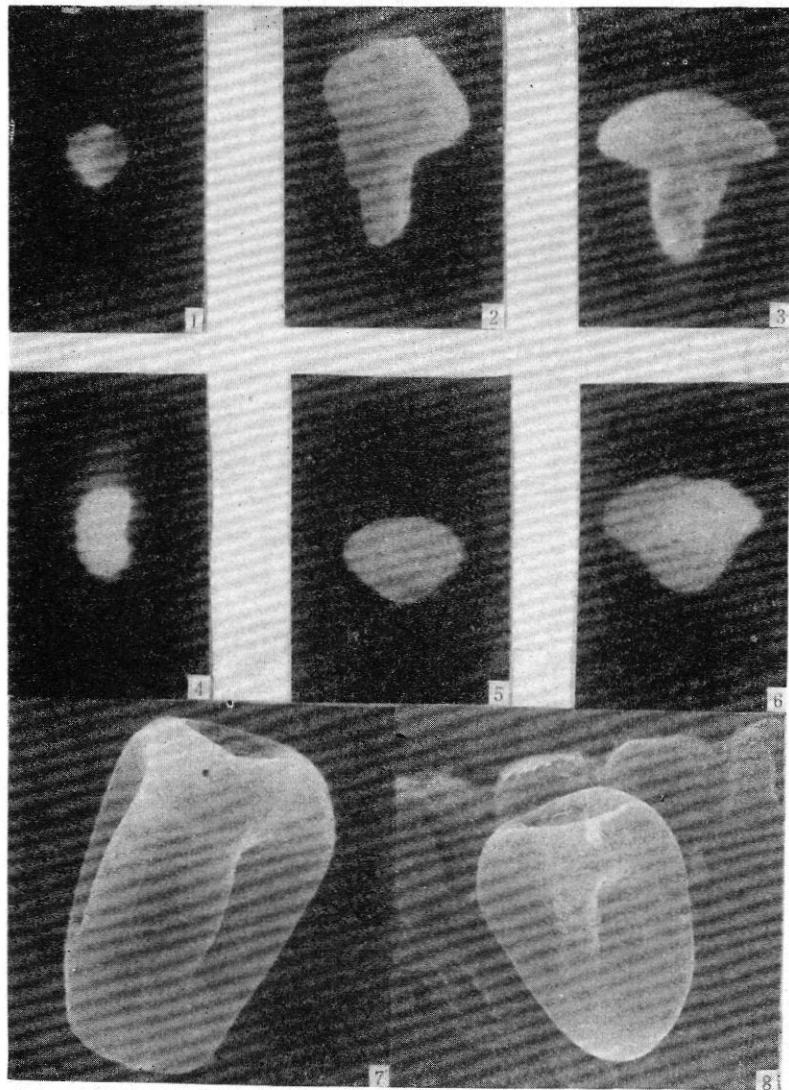
There is a considerable polymorphism of the embryo morphology in Cyperaceae. It appears not only in groups which have great differences in the gross morphology, but also in some groups which are close in the position of the traditional Cyperaceae systematics. The same embryography can be found in quite different groups. All of these makes the evolutionary relationship among the embryographic types and its function in studying the evolution of Cyperaceae mysterious, so it is very significant to explain them.

The present authors thought that sect. *Blysmus* is a peculiar group through the study of the leaf blade and inflorescence. This point of view gets support from the study of embryography. In two kinds of disposition of embryo organs, *Blysmus* is different from other groups of *Scirpus* (s.l.). The systematic position of *Blysmus* in the tribe *Scirpeae* is rather doubtful.



成熟胚形态结构 Morphology of mature embryo

1. *Scirpus sylvaticus* L. ($\times 400$); 2. *Scirpus strobilinus* Roxb. ($\times 100$); 3. *Scirpus triquetus* L. ($\times 100$); 4. *Scirpus distigmaticus* Tang et Wang ($\times 200$); 5. *Scirpus setaceus* L. ($\times 200$); 6. *Blysmus sinocompressus* Tang et Wang ($\times 200$).



1—6. 成熟胚形状 Shape of mature embryo ($\times 50$), 1. *Scirpus sylvaticus* L.; 2. *Scirpus strobilinus* Roxb.; 3. *Scirpus triqueter* L.; 4. *Scirpus setaceus* L.; 5. *Scirpus distigmaticus* Tang et Wang; 6. *Blysmus sinocompressus* Tang et Wang. 7—8. 花粉形态 (扫描电镜) Morphology of pollen under SEM, 7. *Scirpus planiculmis* Fr. Schmidt ($\times 1500$); 8. *Scirpus distigmaticus* Tang et Wang ($\times 2000$).