

中国大陆细柄草属植物的 叶片结构与种间关系

蔡联炳

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

摘 要

本文对我国各主要地区不同形态的48份细柄草属 (*Capillipedium* Stapf) 标本分别进行了叶片解剖研究。结果发现大陆细柄草属的叶片结构可以分为3个基本类型, 即长穗草质型、等穗草质型和短穗木质型。其中长穗草质型和短穗木质型类群分别与原分类处理的细柄草 [*C. parviflorum* (R. Br.) Stapf] 和硬秆子草 [*C. assimile* (Steud.) A. Camus] 相对应, 而等穗草质型类群则被定为一新种郭氏细柄草 (*C. huoi* L. B. Cai, sp. nov.)。在已知的这3种细柄草属植物中, 作者分析了它们的种间演化关系, 提出了禾本科中木质类群是由草质类群所衍生的结论。

关键词: 细柄草属; 郭氏细柄草; 叶片解剖; 种间关系

一、前 言

细柄草属 (*Capillipedium* Stapf) 是禾本科 (Poaceae) 中兼具灌木形态和草本形态的小属。该属自1917年由O. Stapf建立以来, 在我国报道的仅有3种, 其中1种产于台湾, 现尚无标本可考, 而另外两种硬秆子草 [*C. assimile* (Steud.) A. Camus] 和细柄草 [*C. parviflorum* (R. Br.) Stapf] 却是普遍分布大陆南部、东部以至东北部的广布种。由于大陆细柄草属植物地理分布广泛, 生态环境多样, 因而造成了属内类群间的明显分化。这种分化不仅表现在种下级次上, 而更重要的是在种级水平上, 原分类划分的大陆两细柄草种已不能完全包罗所有这些种群, 否则仅就藏于全国各大标本馆中的细柄草属标本的混乱也无法澄清。所以鉴于这种情况, 本文试图通过解剖手段, 并结合外部形态特征, 对该属进行种间界限和种间亲缘的探讨。

二、材料和方法

在查阅了全国主要地区细柄草属植物标本的基础上, 对选自不同地点、不同形态的

本文1991年11月26日收到。

48份蜡叶标本分别进行了叶片解剖研究。叶片解剖分表皮和横切面两方面，前者使用常规的徒手刮削法用单面刀片在玻板上进行操作，后者使用常规的石蜡包埋法进行制片。材料均取自旗叶下第1叶片的中间部段，即先将材料浸泡、水煮，待软化后再分别施行处理。但徒手所得的表皮薄片是先经染色、观察、描述、绘图、拍照等过程后才脱水封固制片保存的。

三、观察结果

通过产自河北、辽宁、山东、山西、陕西、江苏、安徽、浙江、福建、广东、广西、云南、四川和西藏等地的48份细柄草属标本的叶片解剖观察，发现无论是在叶片表皮正面观上，还是在横切面观上，整个大陆细柄草属的叶片可以归纳为3个基本结构类型，这3个基本结构类型分别与该属植物的外部形态相关，尤其与总状花序上同节无柄小穗对有柄小穗的相对长度以及茎秆质地联系在一起，而分别予以长穗草质型、等穗草质型和短穗木质型之称谓（图版I）。

（一）长穗草质型

上表皮长细胞短阔，脉间细胞多等径，壁波状弯曲或微波状弯曲；无气孔器；短细胞着生脉上，哑铃形的硅细胞通常与马鞍形栓细胞相间排列；微毛长基，主生脉间；乳突如有，多为单域；刺毛分布于脉上，脉间仅钩，有的居群刺、钩尖有延伸，甚至刺在脉上成为大毛。下表皮长细胞稍长，等径细胞极少，壁微波状弯曲；气孔器于脉间1列居中或2列分靠两侧，副卫细胞尖顶形至圆顶形；短细胞多生脉上，哑铃形的硅细胞与马鞍形栓细胞交互排列呈行；微毛长基，生于脉间，数量较多；乳突多域、密生，唯气孔器间细胞上的形大而单域；刺毛生于脉上或脉间，有的居群尖有延伸，甚至成为钩状毛；但无大毛生成。

横切面上叶片较薄，约55—80微米，其中上表皮泡状细胞层约占叶片厚度的一半。维管束充塞于上、下表皮之间，分大小两型：大型维管束6—10个，近叶缘的2—3个上方有厚壁组织而使叶脉向上拱突；小型维管束为大型维管束所分隔，通常临中肋的大型维管束间有7—10个小维管束。叶肉细胞位于两相邻维管束之间，其紧靠维管束的细胞多为等径，移离维管束的细胞多有延长。中肋常于下侧含4—5层小径厚壁细胞，使中肋向下突起或微突；上侧通常无明显厚壁组织存在，仅见1—5层体积较大的薄壁细胞集生。

（二）等穗草质型

上表皮长细胞阔长，脉间等径细胞较少，壁微波状弯曲至平直；偶有圆顶副卫细胞的气孔器着生；仅生于脉上的短细胞由哑铃形的硅细胞与马鞍形的栓细胞相间排成；微毛如有，等基，仅生于脉间；乳突稀有着生，多域，常分布于近脉列；刺毛生于脉上，脉间仅钩，脉上有的刺尖有延伸，甚或形成大毛。下表皮长细胞较窄狭，除气孔器间细胞外无等径细胞，壁微弯；气孔器常1列或相邻2列居于脉间正中，副卫细胞圆顶形，稀尖顶形；主生脉上的短细胞除哑铃形硅细胞和马鞍形栓细胞相联成行外，还有少量的

结节形硅细胞间插其间；微毛等基，生于脉间，数量稀少；乳突多域、密生，气孔器间细胞上的单域乳突已多数分散成为低矮的多域乳突；刺毛多生脉上，脉间偶存，可尖不延伸，无大毛着生。

横切面上叶片较厚，约90—130微米，其中上表皮泡状细胞层相对较薄，低于叶片厚度的一半。维管束集生于上、下表皮之间，分大小两型：大型维管束9—12个，近叶缘的1—2个上方有厚壁组织而使叶脉上突；小型维管束为大型维管束分隔，数量偏多，通常临中肋的大型维管束间有9—14个小型维管束。叶肉细胞位于两相邻维管束之间，其整个组成细胞趋于等径。中肋常于下侧含4—6层小径厚壁细胞，致使中肋明显下突；而上侧通常在含薄壁组织的同时，还多少附生厚壁细胞。

(三) 短穗木质型

上表皮长细胞窄长，唯脉间正中部分的细胞显宽短，壁微弯至平直；通常无气孔器着生；仅生于脉上的短细胞由哑铃形的硅细胞和马鞍形或圆球形的栓细胞相间排成；未见微毛发生；但有多域乳突密被；刺毛量少，一般刺生脉上，钩生脉间；脉上有明显的大毛分布。下表皮长细胞狭长，仅气孔器之间有等径细胞，壁微弯至平直；气孔器多以1列居于脉间正中，副卫细胞圆顶形，偶尖顶形；主生脉上的短细胞由哑铃形或结节形硅细胞与马鞍形栓细胞相间排列成行；微毛等基，短小，稀生于脉间；乳突多域、密生，气孔器间细胞上的单域乳突为同型多域乳突替代；刺毛通常缺如；但脉上有体身细长的大毛存在。

横切面上叶片稍薄，约55—90微米，其中上表皮泡状细胞层薄于叶片厚度的一半。维管束密集于上、下表皮之间，也分大小两型：大型维管束6—8个，近叶缘的1—2个上方有厚壁组织而使叶脉上突；小型维管束为大型维管束所断隔，数量较多，通常临中肋处有10—15个小维管束分布。叶肉细胞位于两相邻维管束间，其整个组成细胞趋于等径。中肋不仅下侧含有厚壁细胞而背向外突，而且某些居群上侧薄壁细胞也不同程度缩小，趋于厚壁化。

四、讨 论

1. 根据解剖所知，细柄草属呈现在叶片结构上的变异是多方面的，而且这些变异在各居群中表现十分稳定，说明细柄草属植物在漫长的进化过程中其内部形态已发生歧异，新的类群已分化形成，新的物种正值产生，因而叶片内部结构性状可以作为类群划分的可靠依据。

2. 在细柄草属中，虽然叶片各种变异性状垒成了大陆细柄草属的3个基本结构类型，但其中表皮上的微毛、乳突、刺毛和大毛，横切面上的叶片厚度、维管束数和厚壁组织则是构成这3个基本类型最明显的性状，它们不仅与外部形态上无柄小穗的相对长度、茎秆质地相参照，而且与有柄小穗小穗柄的长短、第1颖脉数、背面是否下凹等性状相对应（表1），从而为类群在内外形态上3个类型的鉴分奠定了诊断基础。

3. 由叶片解剖结构及外部形态而划分的大陆细柄草属3个基本类型，与原分类处理的大陆细柄草属相比较，长穗草质型类群恰与原细柄草符合一致，短穗木质型类群恰与

表 1 大陆细柄草属三个基本类型的形态结构比较

Table 1 The morph-structural comparison of 3 major types of continental *Capillipedium* in China

性 状 Characters		类 型	长穗草质型	等穗草质型	短穗木质型
		Types	Herbaceous type with long spikelets	Herbaceous type with equal spikelets	Lignous type with short spikelets
外 部 形 态 External morphology	无柄小穗长 Length of sessile spikelet		长于有柄小穗 Longer than pedicelled spikelet	近等于有柄小穗 Almost equal to pedicelled spikelet	短于有柄小穗 Shorter than pedicelled spikelet
	有柄小穗的柄 Pedicel of pedicelled spikelet		长于无柄小穗之1/2 Longer than 1/2 of sessile spikelet	等于或略长于无柄小穗1/2 Equal to or slightly longer than 1/2 of sessile spikelet	短于或略等于无柄小穗1/2 Shorter or equal to 1/2 of sessile spikelet
	无柄小穗第1颖 Lower glume of sessile spikelet		背面下凹明显, 4—6脉 Dorsum conspicuously depressed, 4—6-nerved	背面下凹明显, 2—4脉 Dorsum conspicuously depressed, 2—4-nerved	背面下凹不明显, 2脉 Dorsum inconspicuously depressed, 2-nerved
	茎秆质地 Texture of culm		草 质 Herbaceous	草 质 Herbaceous	木 质 Lignous
叶 片 Epidermis of leaf blades	上 表 皮 Adaxial epidermis	微 毛 Microhair	长基微毛 Microhair with a long basal cell	等基微毛 Microhair with a equivalent basal cell	无或极少 Absent or very rare
		乳 突 Papillae	无或单域乳突 Absent or unisite papillae	无或零星多域乳突 Absent or sporadic multisite papillae	多域乳突 Multisite papillae
		脉上钩 Hook over vein	多 数 Many	少 数 Few	无 Absent
		脉上大毛 Macrohair over vein	少 数 Few	少 数 Few	多 数 Many
	下 表 皮 Abaxial epidermis	微 毛 Microhair	长基微毛 Microhair with a long basal cell	等基微毛 Microhair with a equivalent basal cell	等基微毛, 短小 Microhair with a equivalent basal cell, smaller
		气孔器间细胞上乳突 Papillae on interstomatal cell	单域乳突, 大型 Unisite papillae, larger	多域或单域乳突, 矮小 Multisite or unisite papillae, lower and smaller	多域乳突 Multisite papillae

性 状 Characters		类 型 Types	长穗草质型 Herbaceous type with long spi- kelets	等穗草质型 Herbaceous type with equal spi- kelets	短穗木质型 Lignous type with short spikelets
		叶片表皮 Epidermis of leaf blades	下表皮 Abaxial epidermis	刺 毛 Prickle-hair	脉上脉间同存, 刺毛尖稀有延伸 Both over and be- tween veins, ra- rely prolonged at point
		脉上大毛 Macrohair over vein	无 Absent	无 Absent	多 数 Many
叶 片 横 切 面 Transverse section of leaf blades		叶片厚度 Thickness of leaf blade	55—80 μ m	90—130 μ m	55—90 μ m
		大型维管束数 Number of large vb's	6—10个	9—12个	6—8个
		近中肋的大维管束 间的小维管束数 Number of small vb's between large vb's near midrib	7—10个	9—14个	10—15个
		中肋上方的厚壁组织 Sclerenchyma over midrib	无 Absent	有 Present	有,甚至薄壁细胞 也厚壁化 Present, sometimes thickened in the cell wall of pa- renchyma

原硬秆子草符合一致,而唯独等穗草质型类群却无具体种别相应。并且,在查阅了与我国毗邻地区的一些植物后,也无与此类植物对等的类群存在,可见有的学者在鉴别此属植物时,将该类植物忽而放入细柄草种中,忽而又放入硬秆子草种中,造成了馆藏标本的极大混杂性。为此,本文特将该类植物定一新种,命名为郭氏细柄草 (*C. kuoi* L.B.Cai, sp. nov.)。

4. 新种郭氏细柄草确立后,在已知的大陆3种细柄草属植物中,作者认为细柄草可能是最原始的类群,郭氏细柄草演化次之,而硬秆子草演化最为高级。因为这3种植物所呈现的一些内外性状,在先前的植物演化研究中,是比较明了的系列演化特征,如微毛基细胞的短缩至微毛的变小或消净,刺毛的集筒直至消失,厚壁组织的产生至薄壁细胞的厚壁化以及小穗和小穗柄的进一步筒缩、颖脉的减少等,这些性状趋势不只是离

于一个族、属之中，而往往赋于整个禾本科。

5. 大陆3种细柄草属植物的演化级次被评认后，显然在细柄草属中外貌高大、粗壮、单生的进化类群是由外貌低矮、纤细、丛生的原始类群进化而来，质地柔弱、赋于草质的类群向着质地坚硬、赋于木质的类群演化。这不仅可以从侧面揭示禾本科中象竹类、芦竹类、玉蜀黍类等茎秆木化的类群是由茎秆细弱的草质类群所衍生，而且可以直接印证G. L. Stebbins 1972年提出的“原始禾草具有低矮丛生、短叶短根茎、多年生的特征”，“竹类是古老而非原始的植物类群”的科学论断。

附新种郭氏细柄草描述：

郭氏细柄草 新种 图1

Capillipedium kuoi L. B. Cai, sp. nov. (Fig. 1)

Affinis *C. assimilae* (Steud.) A. Camus, sed culmis herbaceis gracilibus, nodis pauciramulosis; spiculis sessilibus spiculas pedicellatas fere aequantibus, dorso glamae primae leviter sulcato bene differt.

Herba perennis. Culmi leviter duri, laxe caespitiosi, 50—110cm alti, 1.5—2.3mm diam., erecti vel basi geniculati, multinodi, nodis dense pubescentibus et pauciramulosis. Foliorum vaginae internodiis breviores vel longiores, glabrae vel parce tuberculato-villosae (basibus villorum tuberculatis); ligulae scariosae, apice obtusae, circa 1.6mm longae; laminae lineares, 10—20cm longae, 5—8mm latae, supra scaberulae basi parce tuberculato-hispidae, subtus glabrae vel parce tuberculato-villosae basi puberulae. Panicula laxa, 10—18cm longa, 5—multinodis; ramulis fasciculatis 1—3-plicatoramificationibus, in axillis ramulorum pilosis, quoque ramulo apicali 1-racemum singularem crescens. Racemi 7—12mm longi, semper 2—4-nodes, 5—9-spiculiferi; internodia rhachidium et pedunculi spicularum graciles sulcati, in utroque latere ciliati, 1/2 spiculae sessilis partem fere aequantes. Spiculae sessiles elliptico-lanceolatae, circa 3mm longae (aristis exclusis), 1mm latae, callis barbatis; gluma prima subcoriacea, complana, dorsaliter leviter sulcata, apice praemorsa, marginibus conduplicatis, parce pilosa, 4—6-nervis obscuris; gluma secunda semi-hyalina, navicularis apice acuminata marginibus conduplicatis, glabra 3-nervis gluma prima paullo longior et angustior; lemma primum hyalinum, 1/2 glumam fere aequans, apice denticulatum et pilosum, tantum basibus marginum inflexis; lemma secundum linearis, apice in aristam geniculatam 8—12mm longam; antherae fusco-flavae, circa 1.3mm longae; ovarium elongato-ovatum, stylis 2, stigmatibus aspergilliformi. Spiculae pedicellatae masculae, spiculas sessiles superantes vel fere aequantes, glumae duae fere aequilongae, scaberulae, marginibus pilosis, 7—9 nervis.

Sichuan, Luding, at road side in thickets, alt. 1300m, 23 Jun. 1977,

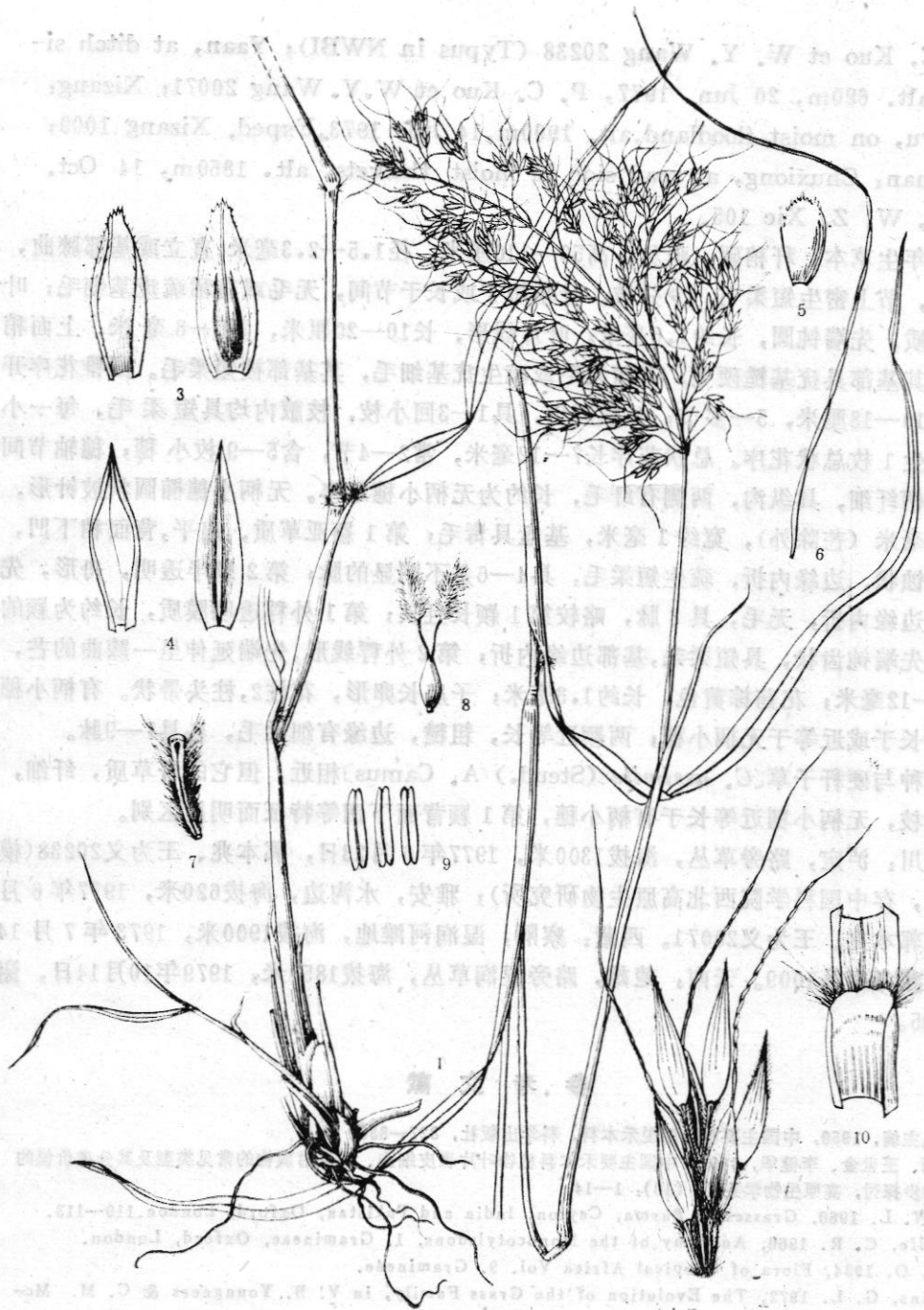


图 1 郭氏细柄草

1. 植株×1; 2. 总状花序×6; 3. 无柄小穗第1颖背面和腹面观×10; 4. 第2颖的背面和腹面观×10; 5. 第1外稃×10; 6. 第2外稃和芒×10; 7. 总状花序的穗轴节间×10; 8. 雌蕊×10; 9. 雄蕊的花药×10; 10. 叶的一段×6.

(王颖绘)

Fig. 1 *Capillipedium kuoi* L. B. Cai

1. Plant ×1; 2. Raceme ×6; 3. First glume of sessile spikelet, dorsal and ventral views ×10; 4. Second glume, dorsal and ventral views ×10; 5. First lemma ×10; 6. Second lemma with an awn ×10; 7. Internode of the rachis of raceme ×10; 8. Pistil ×10; 9. Anthers of stamens ×10; 10. A segment of leaf ×6.

P. C. Kuo et W. Y. Wang 20238 (Typus in NWBI); Yaan, at ditch side, alt. 620m, 20 Jun. 1977, P. C. Kuo et W. Y. Wang 20071; Xizang: Chayu, on moist floodland, alt. 1900m, 14 Jul. 1973, Exped. Xizang 1009; Yunnan: Chuxiong, at road side in moist thickets, alt. 1850m, 14 Oct. 1979, W. Z. Xie 105.

多年生草本。秆稍硬，疏丛，高50—110厘米，径1.5—2.3毫米，直立或基部膝曲，具多节，节上密生短柔毛，少分枝。叶鞘短于或长于节间，无毛或有稀疏疣基细毛；叶舌干膜质，先端钝圆，长约1.6毫米；叶片线形，长10—20厘米，宽5—8毫米，上面稍粗糙，其基部具疣基糙硬毛，下面无毛或疏生疣基细毛，其基部被短柔毛。圆锥花序开展，长10—18厘米，5—多节；分枝簇生，具1—3回小枝，枝腋内均具短柔毛，每一小枝仅着生1枚总状花序。总状花序长7—12毫米，常2—4节，含5—9枚小穗；穗轴节间和小穗柄纤细，具纵沟，两侧有纤毛，长约为无柄小穗之半。无柄小穗椭圆状披针形，长约3毫米（芒除外），宽约1毫米，基盘具髯毛；第1颖亚革质，扁平，背面稍下凹，先端啮蚀状，边缘内折，疏生短柔毛，具4—6条不明显的脉；第2颖半透明，舟形，先端尖，边缘内折，无毛，具3脉，略较第1颖长且狭；第1外稃透明膜质，长约为颖的一半，先端钝齿状，具短柔毛，基部边缘内折；第2外稃线形，先端延伸呈一膝曲的芒，芒长8—12毫米；花药棕黄色，长约1.3毫米；子房长卵形，花柱2，柱头帚状。有柄小穗雄性，长于或近等于无柄小穗；两颖近等长，粗糙，边缘有细柔毛，各具7—9脉。

本种与硬秆子草 [*C. assimile* (Steud.) A. Camus] 相近，但它的秆草质，纤细，节少分枝，无柄小穗近等长于有柄小穗，第1颖背面下凹等特征而明显区别。

四川：泸定，路旁草丛，海拔1300米，1977年6月23日，郭本兆、王为义20238（模式标本，存中国科学院西北高原生物研究所）；雅安，水沟边，海拔620米，1977年6月20日，郭本兆、王为义20071。西藏：察隅，湿润河滩地，海拔1900米，1973年7月14日，西藏考察队1009。云南：楚雄，路旁湿润草丛，海拔1850米，1979年10月14日，谢文忠105。

参 考 文 献

- 耿以礼主编，1959，中国主要植物图说禾本科，科学出版社，827—830。
蔡联柄、王世金、李健华，1991，中国主要禾本科植物叶片表皮细胞、表皮附属物的常见类型及其分类价值的初步探讨，高原生物学集刊，(10)：1—14。
Bor, N. L. 1960, Grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan, Oxford, London. 110—113.
Metcalf, C. R. 1960, Anatomy of the Monocotyledons, 1. Gramineae, Oxford, London.
Stapf, O. 1934, Flora of Tropical Africa Vol. 9. Gramineae.
Stebbins, G. L. 1972, The Evolution of the Grass Family, in V. B. Youngners & C. M. McKell (eds.), The Biology and Utilization, Acad. Press. 1—15.

STRUCTURE OF THE LEAF BLADE AND INTERSPECIFIC RELATIONSHIPS OF THE CONTINENTAL *CAPILLIPEDIUM* IN CHINA

Cai Lianbing

(Northwest Plateau Institute of Biology,
The Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

Investigations were made on the herbaria of the genus *Capillipedium* from the major regions of China. The 48 herbarium specimens chosen from different regions are studied on the external morphology by the method of the anatomy of leaf blade. The results show that the structures of the leaf blades of the continental *Capillipedium* in China may be divided into three major types: herbaceous type with long spikelets, herbaceous type with equal spikelets and lignous type with short spikelets. In the three types, the herbaceous type with long spikelets and the lignous type with short spikelets correspond respectively to the *C. parviflorum*(R. Br.) Stapf and the *C. assimile*(Steud.) A. Camus of the past treatment; and the herbaceous type with equal spikelets is fit to establish a new species; *C. kuoi* L. B. Cai. The author considers that the *C. parviflorum*(R. Br.) Stapf is the most primitive, the *C. kuoi* L. B. Cai is secondary and the *C. assimile*(Steud.) A. Camus is the most advanced among the three species known in the genus; the lignous taxa derive from the herbaceous taxa.

Key words: *Capillipedium*; *C. kuoi*; Anatomy of leaf blade; Interspecific relationships of *Capillipedium*