

扁穗苔属植物硅酸体系统及其系统分类学的研究

邓德山

(广西壮族自冶区 广西植物研究所, 广西桂林 541006)
中国科学院

摘要: 以国产莎草科扁穗苔属(*Blysmocarex* cyperaceae) 分布区内 30 个居群硅酸体系统分析结果, 结合植物形态学和植物生态地理学特征, 深入探讨了广义的大花扁穗苔复合种(*Blysmocarex macrantha* complex) 内类群系统演化与生境地理之间的关系。认为大花扁穗苔由 3 个近缘的水平地理替代亚种构成: subsp. *macrantha*, subsp. *nudicarpa* (Y. C. Yang) D. S. Deng, subsp. *stolonifera* (Wang ex Li) D. S. Deng; 在地理空间上此三者具有较为明显的水平地理空间替代性。同时, 认为 Ivanova(1939) 建立扁穗苔属是具有合理性的。

关键词: 扁穗苔属; 植物硅酸体; 系统分类

中图分类号: Q949 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2002)02-0116-05

The studies on phytolith system and classification of *Blysmocarex* (Cyperaceae)

DENG De-shan

(Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuangzu Autonomous Region and The Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China)

Abstract: According to the phytolith system analysis of 30 populations in the genus *Blysmocarex* which comprises *Blysmocarex macrantha* complex species only, and combined with the characteristics of plant morphology and ecogeography, the author concluded that the species formed by three geographical subspecies: (1) Subsp. *macrantha*, with flattened elliptic-orbicular nuts, flat leaf blades and a distribution of Gansu, Qinghai, Tibet, Sichuan, and India, Nepal, Butan, Sikkim, Pamir; (2) Subsp. *nudicarpa* (Y. C. Yang) D. S. Deng, with flattened orbicular or lentiform nuts, flat leaf blades and a distribution of S Qinghai, NW Sichuan and NE Tibet, its glumes and prophylls are fugacious; (3) Subsp. *stolonifera* (Wang ex Li) D. S. Deng, with oblong or cylindrical nuts, liliiform leaf blades and a distribution of Qinghai and Tibet. And, the author supports the opinion of Ivanova who subdivided the genus *Kobresia* and established her new genus *Blysmocarex* that related to *Kobresia* early.

Key words: *Blysmocarex*; phytolith system; classification

原嵩草属(*Kobresia*)中系统位置较为特殊的大花嵩草组(sect. *pseudokobresia*), 由于其具柄的二心皮坚果、长而明显的地下根茎, 植株疏丛而专一地

生长于干燥的砂质土壤生境; 因而同嵩草属的其他组具有明显差异, 而且缺乏过渡中间状态类型。Ivanova^[1] 将其独立为仅含大花扁穗苔(*Blysmocarex*

收稿日期: 2000-10-26

作者简介: 邓德山(1962-), 男, 四川遂溪人, 硕士, 助理研究员, 从事植物系统与分类学研究。

基金项目: 广西壮族自冶区青年科学基金资助项目(编号: 桂科青 981-008); 中国科学院生物区系分类特别支持项目。

macrantha (Bocck.) Ivanov) 的单种属扁穗苔属 (*Blysmacra*)。杨永昌等^[1]运用数量分类的方法支持了这个观点, 并且将大花扁穗苔中花鳞片和先出叶早落, 分布于横断山区北部的类型定为新种裸果扁穗苔 (*Blysmacra nudicaarpa*)。张树仁等^[2]认为, 大花嵩草组所具有的特征不足以将其独立成单独的属而又将它重新置于嵩草属下为大花嵩草组, 同时认为裸果扁穗苔所特有的性状和差异性不足以提升成一个新种而作为大花嵩草 (*K. macrantha*) 的异名处理。此后李沛琼等^[3]将叶片线状内卷、扭曲、坚果长圆形、柱形的类型另立为走茎嵩草 (*Kobresia stolonifera*)。

广义的大花扁穗苔 (*B. macrantha*) 广泛分布于青藏高原东、南、西部地区^[4], 在高海拔干燥的砂质土壤中成为多种草原、草甸植物群落的建群种类 (图 1)。在广义大花扁穗苔广阔而连续的分布区中具有许多各种形态学方面的生态地理变型, 主要表现在叶片由扁平伸展或直立的禾叶状逐渐过渡到内卷扭曲的线状, 成熟的坚果出露或不出露、坚果由扁圆的饼状到凸透镜状和圆柱状, 先出叶和花鳞片果期脱落或不脱落等。作者在实际工作和长期的野外观察实践中尤其感到大花扁穗苔在其广阔的分布区内仍然处于强烈的分化阶段, 其系统分类位置 and 分类学处理仍然是一个尚待探讨的问题; 借嵩

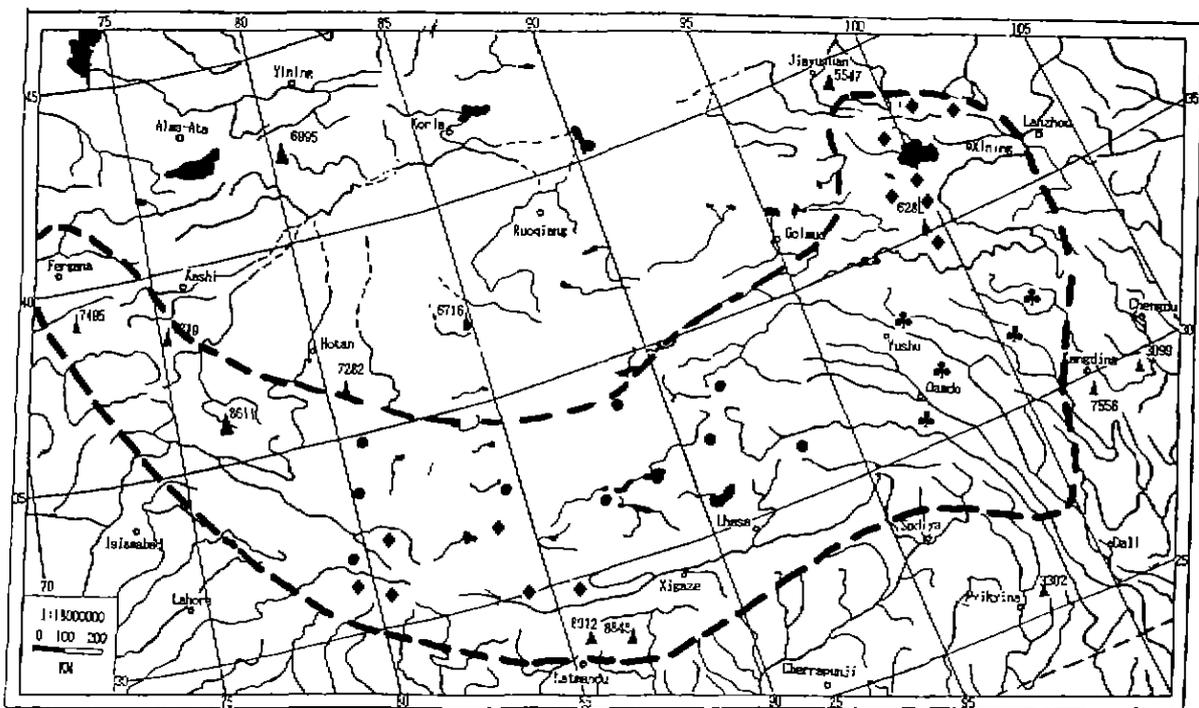


图 1 扁穗苔属植物分布区和分析居群位置分布图

Fig. 1 The distribution of the genus *Blysmacra* and the locations of analysed populations

◆ subsp. *Macrantha*; ✕ subsp. *Nudicaarpa*; ● subsp. *Stolonifera*

草属及其邻近类群多为变异幅度大、性状交叉普遍, 稳定的可取性状少, 进一步深入研究比较缺乏新的手段。

嵩草属植物硅酸体及表皮形态的各种特征在嵩草属及其邻近类群的系统分类研究中已经取得较好的效果^[5], 本文拟运用对广义大花扁穗苔分布区内 30 个居群植物硅酸体系统分析结果, 结合植物形态学和植物生态地理学特征, 以期对大花扁穗苔属系统位置以及属下分类系统作出更加合理的

处理并探讨广义的大花扁穗苔类群演化与生境之间的关系。由于广义的大花扁穗苔同嵩草属其他类型在形态和生态地理特征等各方面具有显著的差异性, 以及其类群内部的这些特征的一致性, 可以认为广义的大花扁穗苔为一自然类群。

1 材料与与方法

本研究大部分分析材料选自标本馆馆藏标本, 少数为新鲜材料。本文中作成熟叶片和坚果的硅酸

体分析,叶片采用干式灰像法,坚果采用湿式灰分法^[16],具体操作如下。

1.1 干式灰像法

- (1)将样品成熟叶片截取1 cm左右,于自来水中浸泡一天;流水冲洗2 h,洗去外源硅酸体颗粒。
- (2)将叶片投入80%乙醇溶液,展平成形使其自然干燥。
- (3)将叶片置于载玻片上并覆以盖玻片,在500 W电炉上加热1 h,待氧化完全后缓慢冷却。
- (4)小心而迅速地揭开盖玻片,得到叶片向轴面和

背轴面两个灰像。(5)以稀酸处理灰像,溶解可溶性无机盐颗粒。(6)以SAC⁺染液处理灰像。(7)将灰像于干燥器中干燥。(8)二甲苯透明并封片。(9)显微镜下观察并照相。

1.2 湿式灰分法

- (1)将1~3个坚果水洗干净。(2)在试管中以浓硝酸和浓硫酸混合液加热氧化。(3)氧化完全后离心,除去清液,再水洗2次。(4)以SAC⁺染液染色。
- (5)脱水透明后以吸管吸取含硅酸体的液滴滴于载

表1 大花扁穗苔植物硅酸体类型
Table 1 The phytolith types of *Blasium carterianum*

编号 Serial number	莎草I型 Sedge I	莎草II型 Sedge II	角状 Horn-like	硅质砂 Sands	凭证 Sample specimen	产地 Location	海拔(m) Elevation
M ₁	-	-	I		青藏队 6775	萨嘎	4 400
M ₂	-	+	I		马沁队 738	玛沁	4 200
M ₃	-	+	I		郭学基 11315	拉萨	2 300
M ₄	-	+	I	-	李秉文 55	拉萨	3 200
M ₅	-	+	I		植被地理组 994	青海湖南岸	3 200
M ₆	-	+	I	-	植被地理组 927	共和	3 200
M ₇	-	+	I		西藏队 5948	噶尔	1 500
M ₈	+	+	I		郎普永 10319	措勤	1 600
M ₉	+	+	I		青藏队 6124	仲巴	1 550
M ₁₀	+	+	I		1513	门源	2 500
M ₁₁	+	+	I		西藏队 4275	普兰	1 700
M ₁₂	+	+	I		何仁农 713	玉树	2 500
M ₁₃	+	+	I	-	胡秀英 9109	玉树湖岸	1 200
M ₁₄	+	+	I		青藏队 6452	普兰	1 200
N ₁	+	+	I		雀原站	玉树	
N ₂	+	+	I		西藏队 2174	墨那	3 500
N ₃	+	+	I		西藏生物系	川西	
N ₄	+	+	I		西藏队 2240	江达	3 500
N ₅	+	-	I	+	魏振铎 2241	玉树	3 500
N ₆	+	-	I		刘健全 256	班马	1 400
S ₁	+	-	I	+	郎普永 5824	双湖	1 800
S ₂	+	-	I	+	郎普永 10282	措勤	4 600
S ₃	-	-	I	+	郎普永 10228	改则	4 600
S ₄	-	-	I	+	中药队 3066	林芝	2 000
S ₅	-	-	I	+	黄荣福 59-198	唐古拉	1 800
S ₆	-	-	I	+	青藏队 1339	日土	1 500
S ₇	+	-	I	+	吴立虎 1276	龙木错	3 200
S ₈	+	-	I	+	青藏队 76-7832	扎达	4 500
S ₉	+	-	I	-	青藏队 19129	中扎	1 700
S ₁₀	+	-	I	-	青藏队 9134	班戈	1 900

注: N subsp. *Nubca*; M subsp. *Macraotha*; S subsp. *Stolizdena*
凭证标本存西北高原生物研究所植物标本馆和北京植物研究所植物标本室

玻片上。(5)封藏后显微镜观察并照相。

SAC⁺染液染后植物硅酸体呈黄色透明晶体,颜色易褪,所以要尽快观察照相。

2 结果与讨论

扁穗苔属植物中除普遍发育莎草I、II型硅酸体^[16]外,尚有气孔器硅酸体、板状硅酸体、角状硅酸体、纤维状基垫硅酸体和硅质砂等,分述如下。

2.1 角状硅酸体特征

在所有分析样品中都含有形态不一的角状硅酸体。角状硅酸体分布在叶片两侧边缘上和背轴面中脉上,含有三列角状硅酸体的角状I型,也含有中脉列缺乏而只有两列角状硅酸体的角II型(不含有中脉角状硅酸体)。具体观察数据见表1。

2.2 莎草II型硅酸体特征

在分析样品中,有些样品中莎草II型硅酸体完

全下发育或仅有莎草 I 型硅酸体硅质纤维基垫存在, 而代之以较为丰富的硅酸质砂。在大花扁穗苔植物居群中, 根据这个特征可分为: A 型: 莎草 II 型硅酸体发育完全; B 型: 莎草 II 型硅酸体完全下发育, 硅酸质砂丰富; C 型: 中间型, 莎草 I 型硅酸体极少或无, 但其硅酸质基束存在。

2.3 莎草 I 型硅酸体特征

大花扁穗苔中所有居群成熟坚果中都含有莎草 I 型硅酸体和表皮细胞外切壁硅酸体片。但其莎草 I 型硅酸体不是典型的空心帽状而是中央空心粒不发育或仅微突出的多变形, 这类硅酸体的形态在分析样品间差别不大。

2.4 硅酸质砂粒

在所分析的样品中, 藏北高原居群样品中的硅酸质砂粒含量远大于其他地区居群样品, 与其相关的是它们的叶片中不含有莎草 I 型硅酸体及其基垫束。

2.5 气孔器和板状硅酸体

气孔器硅酸体和板状硅酸体在各样品中含量较少, 居群间差异不大。

3 结 论

大花扁穗苔含有莎草 I 型硅酸体和表皮细胞外切壁硅酸体片, 其莎草 I 型硅酸体不是典型的空心帽状而是中央空心粒不发育或仅微突出的多变形; 而嵩草属的其他类群果实中含有典型的空心帽状莎草 I 型硅酸体, 但并没有特化的表皮细胞外切壁硅酸体片; 这些特征明显区别于嵩草属的其他类群^[1]。加之形态学上方面, 大花扁穗苔含有具柄的二心皮坚果、长而明显的地下根基、植株疏丛而专一地生长于干燥的砂质土壤生境等其他性状有别于嵩草属其他类群的性状, 作者认为 Ivanova^[1] 将其独立为扁穗苔属 (*Blysmocarex*) 的处理是有其科学性的。

从以上的观察结果, 可以将大花扁穗苔各居群分为两大类: (1) 含有莎草 II 型硅酸体并具有相对稳定的排布式; 具有 I 型角状硅酸体; (2) 不含有莎草 I 型硅酸体, 具有 II 型角状硅酸体排布式。各居群地理位置如图 1 所示, 其中第一类型一般分布于海拔 4 000 m 以下; 而第二类型分布于藏北高原和可可西里地区, 海拔多为 4 500 m 以上。

从形态特征上来讲, 广义的大花扁穗苔地理空间变异类型有 3 类:

A 型: 具有第一类硅酸体的系统特征; 果实成熟期花序中鳞片和先出叶早落, 整个花序外观上形成一个裸露的果序, 果实圆饼状黑褐色; 叶片扁平, 斜伸或平展。即所谓的裸果扁穗苔 (*B. nudicarpa*)。

B 型: 具有第一类硅酸体的系统特征; 果实成熟期先出叶和花序鳞片不脱落, 果实凸透镜状, 褐色, 伸出先出叶之外; 生活状态叶片扁平, 平展或斜伸, 有时向心内卷; 为狭义的大花扁穗苔 (*B. macrantha*)。

C 型: 具有第二类硅酸体系统特征; 果期鳞片和先出叶不脱落, 果实短圆柱形或略压扁的长圆形, 黄褐色, 包裹于先出叶之内; 生活状态的叶片向心内卷呈线形, 直立或扭曲; 为走茎嵩草 (*Kobresia stolonifera*)。

造成植物类群分化的原始动力是生境的差异性和隔离机制的形成^[2], 植物分布区水平地理空间的扩展是形成这两种机制的主要方式之一。广义大花扁穗苔整个分布区内主要为暴露、开阔的草原、草甸生境, 日光辐射、风沙、降水等外界环境因子对大花扁穗苔的影响是直接的 (图 1)。从对广义大花扁穗苔三个类群的形态和地理分布分析来看: 裸果扁穗苔叶片扁平、平展, 果实成熟必须经过直接曝晒于阳光之下; 主要分布在分布区东南部近于林区和树木线的地区。大花扁穗苔叶片扁平, 平展或向心内卷, 果实成熟则只须坚果部分地直接接触阳光; 分布在总分布区大部分地区, 主要介于东南部林区和西北部荒漠、寒漠之间的地区。而走茎嵩草叶片内卷、扭曲, 坚果的成熟则完全不需要直接接触阳光; 主要分布在分布区接近荒漠和寒漠的边缘地带。由此可以推定日光辐射量的变化和空气干燥度的变化是引起大花扁穗苔分布区内 3 个类型形态分化的重要因素。由于这 3 个类型的分布区基本依次相接, 甚至某些地方相互重叠, 加之形态学方面还没有稳定的、可以截然区分的性状, 作者认为将这 3 个类型作为种下处理比较合适。

大花扁穗苔 (*Blysmocarex macrantha* Boeck.) 复合群由 3 个近缘的 3 个水平地理替代亚种构成: *subsp. macrantha*, *subsp. nudicarpa*, *subsp. stolonifera*;

Blysmocarex macrantha (Boeck.) Ivanova in Bot.

Zhurav. 21, 562 (1939); Y. C. Yang et al. in Acta Bot. Yunnan. 4(4): 325 (1982). — *Kobresia macrantha* Boeck. Cyper. Nov. 1: 39 (1888); Y. C. Yang in Acta Phytotax. Sin. 14(1): 49 (1976); S. R. Zhang in Acta Phytotax. Sin. 33(2): 144~160.

Blysmocarex macrantha* subsp. *macrantha

小坚果褐色,扁圆形,果期先出叶和鳞片不脱落,果实成熟时伸出先出叶之外,但包裹于鳞片内而不外露;叶片扁平,生活状态为平展或斜伸;第一类型硅酸体。分布于青海北部、甘肃、西藏西部、新疆南部和帕米尔;分布较为广泛,介于较为暖湿的横断山区北部和青藏高原北、西部温带荒漠和高寒荒漠之间。

Blysmocarex macrantha* subsp. *nudicarpa (Y. C. Yang) D. S. Deng, comb. nov. — *Blysmocarex nudicarpa* Y. C. Yang et al. in Acta Bot. Yunnan. 4(4): 325 (1982).

小坚果黑褐色,扁圆形,果期先出叶和鳞片脱落使果实外露;叶片扁平,生活状态平展或斜伸;第一类硅酸体。分布于四川西部、西藏东部、青海东南部和甘肃南部。

Blysmocarex macrantha* subsp. *stolonifera (Y. C. Tang ex P. C. Li) D. S. Deng comb. nov. — *Kobresia stolonifera* Y. C. Tang ex P. C. Li in Acta Phytotaxonom. Sinica 37(2): 153~155 (1999).

小坚果黄褐色,短圆柱形或略压扁的长圆形,先出叶和鳞片果期不脱落,果实成熟时完全包裹于先出叶之内;叶片内卷,生活状态为直立或扭曲;第二类型硅酸体。分布于种分布区内接近阿拉善、柴达木、藏北高原和可可西里的干旱荒漠地区。

参考文献:

[1] Ivanova NA. The genus *Kobresia* Willd. its morphology and systematics [J]. *Bot. Zhurn.* 1939, 24: 455-533.
[2] 杨永昌, 黄荣福. 用数字和形态分类学方法研究扁穗

苔属等级问题[J]. 云南植物研究, 1982, 4(4): 327-327.
[3] 张树仁, 梁松筠, 戴伦凯. 嵩草属地理分布研究[J]. 植物分类学报, 1995, 33(2): 143-166.
[4] 李沛琼. 中国嵩草属新分类群[J]. 植物分类学报, 1989, 37(2): 153-155.
[5] 李沛琼. 嵩草属[A]. 见: 横断山植物志(下卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1995. 2: 343-2: 353.
[6] 杨永昌. 青海嵩草属植物[J]. 植物分类学报, 1978, 14(1): 41-50.
[7] 杨永昌. 中国西北部的嵩草新分类群[J]. 高原生物学集刊, 1984, 2: 1-12.
[8] 杨永昌. 嵩草属[A]. 见: 西藏植物志(第五卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1986. 371-395.
[9] Nuttall HJ. Notes relating to the flora of Bantuan. XIX *Kobresia* (Cyperaceae) [J]. *Edinb. J. Bot.* 1993, 50(1): 39-59.
[10] Rajbhandari KR, H Ohta. A revision of the genus *Kobresia Willdenow* (Cyperaceae) in Nepal, in H. Ohta et S. B. Maik (ed.) The Himalaya Plants Vol. 2[M]. Tokyo: University of Tokyo Press, 1991. 117-167.
[11] 邓德山. 莎草科植物硅酸体的研究[J]. 广西植物, 1998, 18(3): 204-208.
[12] Mehra P N. Epidermal silica cell in the Cyperaceae [J]. *Bot. Gaz.* 1967, 126(1): 53-58.
[13] Metcalfe C R. Anatomy of the monocotyledons. Vol. 5 Cyperaceae[M]. London: Clarendon Oxford, 1971.
[14] Rajbhandari K R, H Ohta. Epidermal microstructure of the leaf, prophyll and nut in the Himalaya species of *Kobresia* (Cyperaceae) [J]. *Bot. Magaz. Tokyo.* 1988, 101(1062): 185-202.
[15] Dayarandan P. Detection of silica in plants[J]. *Amer. J. Bot.* 1983, 70(7): 1079-1084.
[16] Sarin Y K. The phytosociology of some alpine meadows in N. W. Himalaya[J]. *Vegetatio.* 1971, 23(5)-61: 361-368.