

根据外部形态特征试论鹅观草属 的亲缘演化关系*

蔡联炳

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘 要

鹅观草属的一些性状是有演化意义的, 其中外部形态上小穗柄、颖、芒的演化趋势不仅可以作为判断属下类群演化的依据, 而且可以作为推证属间类群渊源的旁证。分析结果表明: 鹅观草属中最原始的半颖组可能既派生了颖体瘦小的小颖组, 又派生了颖体宽大的大颖组, 并在大颖组的基础上演化产生了长颖组; 鹅观草属中颖无芒的系原始, 颖具芒的系进化, 外稃具直伸芒的系原始于外稃无芒(包括芒尖)或外稃芒弯曲的系, 高级进化系直接或间接来源于低级原始系; 鹅观草属可能起源于族外的短柄草属, 尤其短芒短柄草最接近鹅观草属古老祖先的起源类群; 鹅观草属在小麦族中的演化水平不是太高, 在系统发育的长河中其一支经小颖组衍变成了披碱草属, 以至猬草属, 另一支经大颖组或长颖组衍变成了以礼草属, 乃至冰草属。

关键词 鹅观草属, 形态特征, 系统发育, 亲缘关系

ON THE PHYLOGENETIC RELATIONSHIP OF *ROEGNERIA* C. KOCH BASED ON SOME MORPHOLOGICAL CHARACTERS

Cai Lianbing

(Northwestern Plateau Institute of Biology, Academia Sinica, Xining 810001)

Abstract

In the genus *Roegneria*, many characters have evolutionary significance, of which some characters of the external morphology such as the shorten of spikelet peduncle, the extension or reduction of glume, the elongation and curvature or shorten and disappearance of awn, not only may be regarded as a basis for deciding the evolution of infragener-

收稿日期: 1998-02-09

* 国家自然科学基金资助项目; 中国科学院生物分类区系学科发展特别支持费资助课题。
蔡联炳, 男, 1948年2月出生, 硕士, 研究员。

ic taxa, but also a collateral evidence for inferring the origins of intergeneric taxa. The results of analysis show: (1) the Sect Goulardia (Husnot) L. B. Cai is the most primitive in *Roegneria*, the Sect Roegneria is more evolutive than the former, the Sect Ciliaria (Nevski) H. L. Yang is slightly more advanced than the Sect Roegneria, and the Sect Curvata (Nevski) H. L. Yang is the most advanced among the four sections, the Sect Goulardia (Husnot) L. B. Cai with mediate glume bodies in length might produce the Sect Roegneria with short and small glume bodies, also the Sect Ciliaria (Nevski) H. L. Yang with broad glume bodies, and on the base of the Sect Ciliaria (Nevski) H. L. Yang, the Sect Curvata (Nevski) H. L. Yang derived from it; (2) in *Roegneria*, the series which are awnless on the glumes are primitive, the series which are awned are evolutive, the series which have straight awns on the lemmas are more primitive than those which have no (including mucronation) or have curved awns on that, the advanced and evolutive series derived from the lower and primitive series directly or indirectly; (3) the genus *Roegneria* might derive from the *B rachypodium* which is a genus besides the Triticeae via the primitive *R. magnipoda* L. B. Cai, and the *B. pinnatum* (L.) Beauv. of *B rachypodium* is the closest to the ancient taxon producing the genus; (4) the genus *Roegneria* is not advanced enough in the evolutionary level, in the long process of phylogeny, one branch of the genus developed in the direction of the genus *Elymus* and the genus *Hystrix*, and the other branch in the direction of the genus *Kengyilia* and the genus *Agropyron*.

Key words *Roegneria*, morphological character, phylogenesis, relationship

最近, 鹅观草属 (*Roegneria*) 的新分类系统被重新建立了^[1], 而随之亟待解决的问题便是系统内各类群间的亲缘演化关系以及与属外类群的直接联系。对于这些问题虽然作者曾应用解剖学、细胞学的手段作过部分内容的推证^[2,3], 但毕竟是很零碎的。现在微观证据不齐全的情况下, 利用宏观特征对该领域进行全面系统分析, 则是必须而又重要的一项研究。下面在分析外部形态性状演化趋势的基础上, 分别论述属内次分类群间的亲缘关系和与属进化相关的起源、衍生类群。

1 外部形态演化趋势

在外部形态上, 鹅观草属的变异范围是宽泛的, 变异节断也非常致密, 其中许多性状在类群间有交叉, 特征较含混, 这不仅造成了类群划分的艰难, 同时也造成了演化分析的困扰。现单就新系统检索中选用的性状不外乎涉及到根茎的有无, 植株的高矮, 叶片的宽窄, 花序的长短, 外穗的着生, 短柄的留存, 颖的大小、形态, 颖稃毛、芒的程度、状况等等, 这些性状认真分析起来, 多数仅可作为不同层次上类群间的鉴分, 而唯有小穗柄的有无, 颖的大小、形态、芒的长短、直曲具有类群演化探讨的意义。

1.1 小穗柄

鹅观草属的绝大多数种类小穗无柄, 小穗具柄的种类其柄也较短, 如大柄鹅观草 (*R. magnipoda* L. B. Cai) 的小穗柄最长仅达 2.5 mm, 微毛鹅观草 (*R. puberula* Keng) 的小穗

柄在 0.5-0.7 mm 间。通常,短柄的存在被认为是原始的性状。因为禾本科(Poaceae)、小麦族(Triticeae)的穗状花序系由辐射圆锥花序和总状花序演化而来,穗轴每节具单生小穗的简单穗状花序(鹅观草属即是)则由总状花序经过花序分枝的短缩形成的^[4],所以鹅观草属中小穗基部余存的微小短柄,很可能是禾本科总状花序类群演进到穗状花序类群后,花序分枝筒缩不完全的表现,是性状演进中祖征性状。

1.2 颖

颖在鹅观草属中可以说存在 4 种类型,即(1)小颖,其颖体瘦小,长不及或仅可达至第一外稃的 1/3; (2)半颖,其颖体稍宽,长约达第一外稃的一半左右; (3)大颖,其颖体阔大,长明显超过第一外稃之半; (4)长颖,其颖体相对显窄,长明显超过第一外稃之半或逾越第一外稃。不过在这些类型中,具半颖性状的类群,小穗含短柄的种就有 5 个,其中两个种各居群皆具短柄,且大柄鹅观草的短柄在属中最长;具小颖性状的类群,小穗含短柄的种仅 2 个,且短柄于各居群间从有到无过渡;而具大颖或长颖性状的类群,小穗几乎全无短柄。可见,如果按照前面所述的小穗是否具柄来判断,则半颖性状最原始,小颖性状次之,大颖或长颖性状最高级。并且借助这种演化级次,以颖体长短、大小来推测,则半颖类型可能直接派生了小颖和大颖类型,长颖可能是大颖基础上的衍生类型。

1.3 芒

芒分颖芒和外稃芒。在鹅观草属中,颖和外稃虽均可无芒(或具芒尖),但在有芒的颖、稃中,颖仅具短芒,外稃却可具直伸芒和弯曲芒。现就颖、稃本身而言,属于系统发育中的叶性器官,在个体发生上当营养器官向生殖器官转换时,其叶鞘和叶片的发育受抑,叶鞘转变为颖体或稃体,叶片便转变成了芒。所以禾本科古老类群中小穗上的颖或稃应是具芒的,且芒的形态也应是长直伸的。只是后来随着花序的演化,颖、稃、芒的相对长度才发生改变,尤其禾本科紧缩穗状花序的生成,芒的长度不得不作萎缩演变,其中颖芒可能达到完全消净的程度,而外稃芒可能仅仅在长度上作些适当调整而已。当穗状花序的演化进入到鹅观草属时期后,则芒的长度又得作新的变化,原来消净了的颖芒可以重新复生,减短了的外稃芒可以继续短缩消净或逆向伸长弯曲。这就是说,鹅观草属中颖无芒是原始的性状,颖具短芒是进化的性状;外稃具直伸芒是原始类型,外稃无芒(包括芒尖)或具弯曲芒是它的衍生形式。其整个芒、颖、小穗柄的演化趋势如图 1 所示。

2 属内次分类群间的亲缘关系

鹅观草属是小麦族中种类繁多的大属,其亲缘关系的研究意义重大的属内次分类群。遵行新的分类系统,鹅观草属下次分类群有组和系两个阶元。组在国产类群中共确认了 4 个,系确认了 18 个,可这些组、系在新系统中是以“颖分组、芒分系”的原则划分的,而现经查国外的少数类群其颖、芒性状均未突破国产类群的变异范围,所以国外类群的组、系类别应在国产类群的组、系类别之中,研究国产该属次分类群间的亲缘关系完全能代替整个属次分类群间的亲缘关系。

2.1 属内组间亲缘关系

正如上述,鹅观草属下总体包括 4 个组,即小颖组(Sect. Roegneria)、半颖组(Sect. Goulardia (Husnot) L. B. Cai)、大颖组(Sect. Ciliaria (Nevski) H. L. Yang)和长颖组

(Sect. *Curvata* (Nevski) H. L. Yang)。这 4 个组过去在形态上是以颖体的长短、大小来划分的, 其中颖体特别短小, 长不及或仅可达第一外稃 1/3 的为小颖组; 颖体较短、显宽, 长约达第一外稃一半左右的为半颖组; 颖体阔大, 长明显超过第一外稃之半的为大颖组; 而颖体显窄, 长明显超过第一外稃之半或逾越第一外稃的为长颖组。所以既然颖体的长短、大小被用于区分组, 颖体在这一方面的演化趋势前面又已述及, 那么根据两者的相互对应, 则 4 个组中半颖组最原始, 小颖组次之, 大颖组较进化, 长颖组演化级次最高; 颖体长度居中的半颖组可能既派生了颖体瘦小的小颖组, 又派生了颖体宽大的大颖组, 大颖组在其后期演化中进而产生了长颖组。并且这种组群间的演化关系, 同耿以礼等 (1963) 依据外部形态和作者 (1998) 依据染色体核型而得出的结论是基本一致的^[3,5]。

2.2 属内系间亲缘关系

在分类等级上, 系是隶属于组的。系间亲缘关系在很大程度上受组及组间关系所支配, 即同组内系间关系较近, 不同组内系间关系较远; 组间关系较近的, 其各组所属系的系群关系通常也较近, 组间关系较远的, 其系群关系通常也较远, 如半颖组所属系与小颖组所属系之间的亲缘关系一般较近, 与长颖组、甚至大颖组所属系间的亲缘关系一般较远。不过, 现存在的问题在于组内各个系间的具体关系又如何确定呢? 对此, 我们知道芒对于系的划分是有意义的, 而芒在系统发育中又具有明显的演化序列, 因此根据芒的形态便可清楚地辨别出组下各个系间的亲缘关系。正如前述, 芒分颖芒和外稃芒, 颖芒在区分类群中的级次是高于外稃芒的, 颖是以无芒原始, 具短芒进化, 外稃是以具直伸芒原始, 无芒 (包括芒尖) 或具弯曲芒进化。显然, 依据这个演化结论不难明确鹅观草属各个组下以颖无芒的系原始, 具芒的系进化; 并在此基础上, 外稃具直伸芒的系原始于外稃无芒 (包括芒尖) 或外稃弯曲芒的系; 高级进化的系直接或间接来源于低级原始的系。

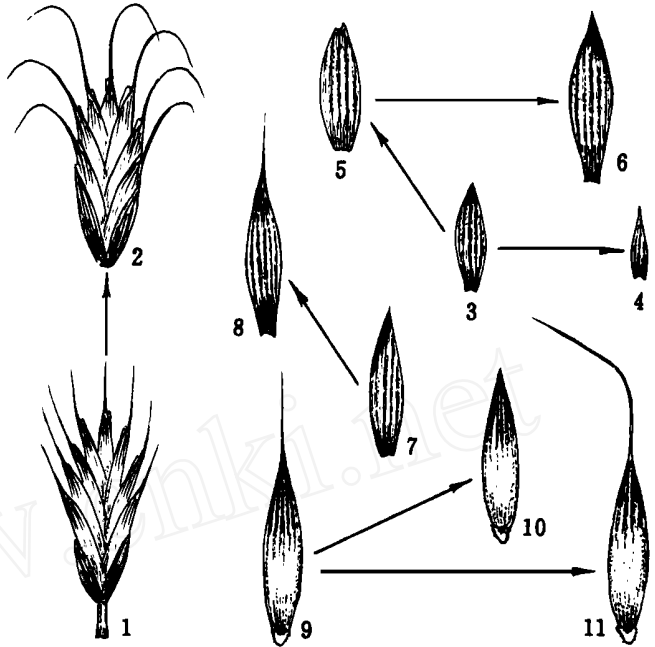


图 1 鹅观草属小穗柄、颖、芒的演化趋势

1. 具柄小穗; 2. 无柄小穗; 3. 半颖; 4. 小颖; 5. 大颖;
6. 长颖; 7. 无芒颖; 8. 具芒颖; 9. 具直芒外稃;
10. 无芒外稃; 11. 具弯曲芒外稃

Fig. 1 Evolutionary trends of the spikelet peduncles, glumes and awns of the genus *Roegneria*

1. pedicelled spikelet; 2. sessile spikelet; 3. halfglume;
4. small glume; 5. large glume; 6. long glume; 7. awnless glume;
8. awned glume; 9. lemma with a straight awn; 10. awnless lemma;
11. lemma with a curved awn

3 属起源的祖先类群

要推知鹅观草属起源的祖先类群,得先明确现存该属内最原始的种型,并在此基础上勾划出古老祖先种的外貌形态,然后根据其所拟的古老种形态在近邻族、属中进行比较、查寻,直至追露出祖先种的现存踪影来。

3.1 属中最原始种

前面的分析已经知道,鹅观草属中最原始的组是半颖组,半颖组中最原始的系是颖无芒、外稃具直伸芒的系。现经查半颖组中的这个系是长芒草系(*Ser. Dolichatherae* Keng)。长芒草系属于半颖组中的大系,该系仅中国类群就有9种,可这9种中小穗能具短柄的有4种,短柄在各居群间比较稳定的有2种,而短柄最长又稳定的是大柄鹅观草。显然如按小穗柄的进化趋势论,大柄鹅观草不仅是长芒草系中最原始的种型,而且是半颖组,乃至整个鹅观属的最原始种。

大柄鹅观草作为鹅观草属最原始的种型,这为我们提供了鹅观草属起源类群的形态信息。即鹅观草属的起源类群可能具有象大柄鹅观草样的小穗短柄,其颖无芒或长也为邻接外稃的一半左右,外稃芒直伸,长度可能较短。除此,按照营养器官和生殖器官进化的一般趋势,鹅观草属的起源类群可能还具有明显的根茎,花序应为总状花序,小穗含花较多,颖、稃脉量大,花药深色等特点。有了这些特点,鹅观草属古老祖先的外部形态也就被显现出来了。

3.2 属的起源类群

鹅观草属古老祖先的外部形态被确认后,那么属外何种类群与之相似呢?当然从上面构思的祖型特征来看,器官层次高的有两个,一是花序类型,二是小穗短柄。而这两个特征中,祖型类群应具的总状花序在小麦族中是没有的,祖型类群具有小穗短柄虽在小麦族的大麦属(*H. ordeum* L.)和三柄麦属(*H. ordebymus* (Jess) Harz)中具备,但这些类群的穗轴每节着生的是三联小穗或并生小穗,而与鹅观草属的单生小穗有本质区别,看来要得查找,只有投注于族外了。而族外花序总状,小穗又具短柄的近缘类群,唯有雀麦族(*Bromaeae*)中的短柄草属(*B. rachypodium* Beauv.)与之吻合。实际上,短柄草属不仅在花序类型、小穗短柄上符合于鹅观草属的祖型特征,而且颖、稃、芒的形态、长短以及小穗含花、花药色泽等方面也与这一祖型相近。所以正是如此,耿以礼等1963提出,杨锡麟(1990)嗣后赞同的“短柄草属起源论”又一次得到了证实^[5,6]。

短柄草属的性状虽然与鹅观草属的祖型性状相近,但毕竟还是有区别的。因为短柄草属不是单种属,而是约含10个种的多型属^[7]。在这10个种中,必然有的种距此祖型更为相近,有的种则相对较远。而综观各个种的外部性状,其特征与祖型最为接近的是短芒短柄草(*B. pinnatum* (L.) Beauv.)。短芒短柄草除了花序、小穗柄、颖、芒形态等性状上与祖型类群相同外,而且在根茎有无,颖、稃脉量,小穗含花,稃芒长度,甚至花药颜色等细微性状上也与之匹配。现短芒短柄草所具的粗长横走根茎,可达9脉的颖,7脉的外稃,8-15数的小穗小花,2-3mm长的稃芒,均是古老类群原始性状的表现。此外,在地理分布上短芒短柄草属于广布种,主要分布于欧洲、亚洲西部和北部,在我国主要分布于新疆、内蒙古以及东北各省;而鹅观草属中的原始种大柄鹅观草,仅分布于我国青海海西格尔木

一带, 所以这种属间近缘类群地理分布的遥遥相接, 从侧面也表明了鹅观草属由短芒短柄草样的古老类群进化而来是有可能的。

4 属进化的衍生类群

据有关资料表明, 鹅观草属在小麦族中的进化水平还不是太高, 在系统发育的长河中, 它曾演化产生了小麦族的其它一些类群如披碱草属 (*Elymus* L.)、冰草属 (*Agropyron* Gaertn.)^[5,6] 和以礼草属 (*Kengyilia* Yen & J. L. Yang)^[8]等。前人提供的这一结论是否正确? 真实关系如何? 这还是利用前面分析过的外部性状递变趋势进行探讨。

前面分析的性状递变着重在鹅观草属的小穗柄、颖和芒上, 但其中小穗柄和芒在鹅观草属中的存在类型, 在小麦族的其它类群中是无新形式产生的, 即这两类性状仅对于属内类群关

系的探讨具有意义, 对于属间类群关系的探讨是无直接意义的。而现唯一有意义的性状在于颖, 因为颖不仅在鹅观草属内存在 4 种类型, 在小麦族的其它属内还有新的类型存在, 如以礼草属中的具脊颖, 冰草属中的侧扁颖, 狷草属 (*Hystrix* Moench) 中的针状颖或无颖。所以, 如果说鹅观草属中来自短柄草属的半颖最原始, 则由它派生出的小颖进而演化成针状颖和无颖, 由它派生出的大颖或长颖进而演化成具脊颖和侧扁颖是有可能的。印证在类群上, 则鹅观草属在系统发育中演化产生以礼草属、冰草属, 甚至披碱草属等是有其正确一面的。

4.1 颖缩没支类群

颖缩没支类群是指鹅观草属的颖沿着缩小、消净方向演化而分异出来的类群。上面已经提到, 小麦族中颖最小, 以至消失的类群是狷草属, 可谓之是鹅观草属颖缩没演化的最终结果, 也是这支类数歧异发展的顶极形式。现问题在于由鹅观草属的小颖进化到狷草属的无颖, 是否为类群的一步到位? 但通过观察分析表明, 一步到位是不可能的, 其间可能间插有个披碱草属。披碱草属共有两个组, 一个披碱草组 (Sect. *Turczaninovia* (Nevski) Tzvel), 为颖宽长类群, 属返祖进化的表现; 另一个老芒麦组 (Sect. *Elymus*), 为颖狭小类群, 这个类群很可能就是由鹅观草属进化到狷草属的过渡类群。尤其其间的老芒麦 (*E. sibiricus* L.), 其颖特别细狭, 先端渐尖成芒, 而且花序也特别疏松、冗长、蜿蜒下垂, 外观

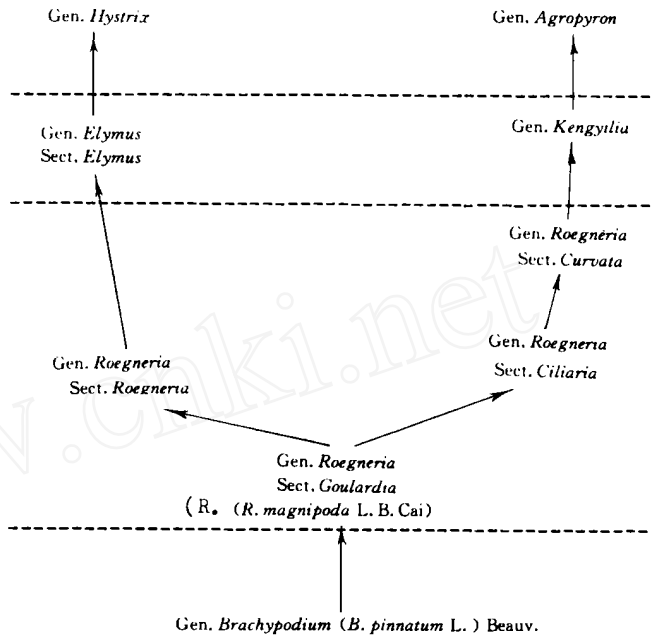


图 2 鹅观草属及其与近缘属系统发育示意图

Fig 2 Phylogenetic chart of the genus *Roegneria* in relation to nearest related genera

很象小颖组式的鹅观草属植物,因而为近代一些学者将鹅观草属归并到披碱草属中的一个客观原因^[9, 10, 11]。

4.2 颖脊扁支类群

颖脊扁支类群是指鹅观草属的颖沿具脊、两侧压扁方向演化而歧异出来的类群。对于这支主要由颖演化所歧异的类群,上面提到的有以礼草属和冰草属。但要知以礼草属和冰草属的派生,得先了解鹅观草属的颖为什么有具脊、侧扁方向的演化。对此,作者认为鹅观草属的这支颖演化总的说来是宽大方向的演化,而颖的变宽对小穗小花是有保护作用的,当颖确实增宽的时候,要施行这一作用,则必然环抱小花,从而导致颖脊隆突起脊,甚至侧面压扁。鹅观草属正是在颖形态与功能的协调下,首先生生出中肋突起、颖背多少具脊的以礼草属,进而衍生出颖背明显具脊、侧面压扁的冰草属;同时也是鹅观草属有此属间的关系,导致了前人将以礼草属绝大多数种置于鹅观草属中^[5-7],或将广义冰草属取代鹅观草属^[12-16]。当然,颖的这种变化在外部形态上也就筑成了两属植物与鹅观草属的主要鉴别差异^[17, 18]。此外,颖由鹅观草属的宽大形式演化到冰草属的侧扁具脊形式后,在小麦族中几乎没有新的类型产生了,可见冰草属可能是颖脊扁支类群演化的最高阶段。整个鹅观草属的系统发育及起源、衍生的上、下类群如图2所示。

参考文献

- 1 蔡联炳 中国鹅观草属的分类研究 植物分类学报, 1997, 35(2): 148- 177
- 2 蔡联炳 青海鹅观草属的叶片表皮微形态特征及其分类意义的探讨 西北植物学报, 1997, 17(5): 48- 53
- 3 蔡联炳, 冯海生 鹅观草属5个类群的核型与进化 广西植物, 1998, 18(2):
- 4 郭本兆, 王世金, 李建华 我国小麦族的形态演化与分类、分布的研究 植物分类学报, 1985, 23(3): 161- 169
- 5 耿以礼, 陈守良 国产鹅观草属 *ROEGNERIA* C. Koch 之订正 南京大学学报(生物学), 1963, 3: 1- 92
- 6 杨锡麟 鹅观草属 *C. Koch* 新分组的探讨 内蒙古师范大学学报(自然科学汉文版), 1990, 1990(3): 38- 44
- 7 耿以礼主编 中国主要植物图说(禾本科). 北京: 科学出版社, 1959: 278- 282
- 8 陈守良, 金岳杏, 吴竹君 以礼草属(拟) *Kengyilia* Yen & J. L. Yang 的叶片表皮微形态研究及其分类意义的探讨 南京中山植物园研究论文集, 1991, 1991: 1- 6
- 9 Dewey D R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae In: Gustafson J P ed Gene Manipulation in Plant Improvement New York: Plenum Press, 1984: 209- 280
- 10 L ve A. Conspectus of the Triticeae Feddes Repertorium, 1984; 95(7- 8): 425- 521
- 11 Tzvelev N N. Poaceae U SSR. Leningrad: Nauka Publishers Leningrad Section, 1976: 147- 181
- 12 Bentham G, Hooker J D. Genera Plantarum. Vol III (1- 2). Londini: L. Reeve & Co., 1880: 1202- 1207
- 13 Bor N L. Grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan London: Pergamon Press, 1960: 652- 680
- 14 Bowden W M. Cytotaxonomy of the species and interspecific hybrids of the genus *Agropyron* in Canada and neighbouring areas Can. J. Bot., 1965; 43: 1421- 1448
- 15 Hackel E. The True Grasses (Gramineae). (Translated by Lamson-Scribner F and Southworth E A). London, 1896: 176- 177
- 16 Hitchcock A S Manual of the Grasses of the United States 2nd ed Revised by Chase A. Washington: Government Press, 1951: 230- 280
- 17 Baum B R, Yen C, Yang J L. *Roegneria*: its generic limits and justification for its recognition Can. J. Bot., 1991; 69: 282- 294
- 18 Baum B R, Yang J L, Yen C. Taxonomic separation of *Kengyilia* (Poaceae: Triticeae) in relation to nearest related *Roegneria*, *Elymus*, and *Agropyron*, based on some morphological characters Pl Syst Evol, 1995; 194: 123- 132