

莎草科植物硅酸体的研究

邓德山

(广西壮族自治区广西植物研究所, 桂林 541006)
中国科学院

摘要 作者对国产莎草科 13 个属 65 种植物中成熟果实和叶片的硅酸体形态、发育和分布进行了系统的分析研究, 结果表明: (1) 莎草科植物硅酸体特征同其形态系统发育特征具有明显的相关性。所有莎草科植物的成熟果实表皮均具发育典型的帽状莎草 I 型硅酸体, 而在叶片上普遍发育莎草 II 型硅酸体; 说明莎草科是一个自然类群。(2) 莎草科植物果实硅酸体特征在属间差异较大, 在属下等级分类群之间差别一般较小; 因而在高级分类群的划分上, 具有较高的系统分类意义。(3) 莎草 II 型硅酸体相在种间及种下水平的分类研究中有较大的意义。

根据莎草科植物莎草 I 型果实硅酸体的形态特征, 可以将这 13 个属划分为三类: 1、这种类型包括蒿草属 (*Kobresia*), 苔草属 (*Carex*), 扁穗苔属 (*Blismocares*); 2、包括羊胡子草属 (*Eriophorum*), 荸荠属 (*Eleocharis*), 扁穗草属 (*Blismus*), 飘佛草属 (*Fimbristylis*), 莎草属 (*Cyperus*), 水莎草属 (*Juncellus*), 水蜈蚣属 (*Kyllinga*); 3、包括珍珠茅属 (*Scleria*), 砖子苗属 (*Mariscus*), 扁莎草属 (*Pycreus*)。

关键词 植物硅酸体系统; 莎草科; 系统分类

The studies on phytolith system of Cyperaceae

Deng Deshan

(Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuangxi Autonomous Region and Academia Sinica, Guilin 541006)

Abstract The phytolith system characters of 65 Chinese plants of Cyperaceae from 13 genus are dealt with in this paper. Based on experimental analysis data, the author concludes that: 1. There are two types of cyper type silica bodies which are generated by all plants of classical Cyperaceae genus. Thus, it supports the opinion that the Cyperaceae is a natural group. 2. The characters of cyper type I silica bodies are significant on classification of Cyperaceae above and among genus level. Otherwise, the characters of cyper type II are significant below genus level.

Based on the characters of cyper I, the author subdivided the genus analysed of Chinese Cyperaceae into three groups (group 1 include *Kobresia*, *Carex*, *Blismocares*; group 2 include *Eriophorum*, *Eleocharis*, *Blismus*, *Fimbristylis*, *Cyperus*, *Juncellus*, *Kyllinga*; group 3 *Scleria*, *Mariscus*, *Pycreus*), which obviously corresponding to the classical morphological classification.

1998-01-16 收稿

作者简介: 邓德山, 男, 1968 年出生, 助理研究员 从事植物系统分类与资源研究工作。

Key words Pytolith system; Cyperaceae; classification

植物硅酸体 (phytolith, plant opal, silica body) 是指沉积在植物体内细胞内或细胞间合成的具有一定生理生态功能和稳定形态特征的水合二氧化硅颗粒^[1, 2]。植物硅酸体广泛存在于高等植物的根、茎和叶等器官中, 并且具有形态、结构和功能的多样性。在植物类群的科、属、种和种下各等级水平之间具有特征性, 因而自从植物硅酸体分析技术成熟以来, 就成为一种新兴而有效的植物学、植物生态生理学、动物行为学、动物生态生理学和地质地理学等多学科的重要研究手段之一^[1, 2]。在植物分类系统学范畴中, 目前对植物硅酸体系统的研究发展较为迅速, 并从中取得了很多有价值的资料和结论^[1, 3, 4, 5, 6, 7]。莎草科植物普遍发育着丰富的硅酸体, 并且有两类多种形态的莎草科植物特有的莎草型硅酸体发育^[8]。Metcalf 曾系统地描述了莎草科植物硅酸体的形态和特征^[3, 4]; 目前为止, 对莎草科植物硅酸体研究尚处于初始阶段。

莎草科是单子叶植物颖花类的一大类群, 一些学者根据莎草科花序结构的差异性和植物化学的某些特征, 将莎草科内的苔草亚科独立为嵩草科 (Kobresiaceae), 并认为所谓嵩草科同禾本科的亲缘关系比它同莎草科其它类群的关系更近^[9]。尽管目前多数学者仍沿用经典的莎草科分类系统^[1, 10, 11, 12], 进一步研究整个莎草科同一性与特征性的工作仍然很有必要。本文拟在形态学研究的基础上, 尝试运用植物硅酸体分析技术的方法, 为莎草科的系统分类学研究提供一些新的证据。

1 材料与方法

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, 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 1 d; 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, 溶解可溶无机盐颗粒。

(6) 以 SAC 染液处理灰像。

(7) 将灰像在干燥器中干燥。

(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) 将一至三个坚果水洗干净。

(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, 除上清液, 再水洗二次。

(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玻片上。

(6) 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

本文以中科院西北高原生物所标本馆 (HNWP) 和中科院植物研究所标本馆 (PE) 馆藏标本为主, 深入研究莎草科植物的果实和叶片硅酸体的排布相和形态特征, 结果表明: 莎草科植物果实亚表皮普遍发育着莎草 I 型硅酸体, 莎草科植物叶片中普遍发育莎草 II 型硅酸体、角状硅酸体、板状硅酸体、气孔器硅酸体、莎草 II 型硅酸体硅质纤维基垫、硅质砂和瘤形硅酸体。

(1) 莎草 I 型硅酸体 所有莎草科植物的成熟果实表皮均具发育典型的帽状莎草 I 型硅酸体, 每个外表皮细胞的内切向壁上都只有一个多边帽形硅酸体。莎草科植物果实硅酸体特征在属间差异较大, 在属下等级分类群之间差别一般较小; 因而在高级分类群的划分上, 具有较高的系统分类意义。珍珠茅属 (*Scleria*)、荸荠属 (*Eleocharis*) 和飘佛草属 (*Fimbristylis*) 植物果实表皮细胞外切向壁发生剧烈硅质加厚形成包裹整个坚果的不同形式的硅酸质外壳。扁穗苔属 (*Blysmocarex*) 植物果实表皮细胞侧壁和外切向壁也有部分硅化 (图版 I)。

根据莎草科植物莎草 I 型果实硅酸体的形态特征, 可以将这 13 个属划分为三类: 1、莎草 I 型果实硅酸体表面光滑、无纹饰, 除中心颗粒外尚具有 4~5 个较大的副颗粒, 硅酸体边缘直, 这种类型包括蒿草属 (*Kobresia*), 苔草属 (*Carex*), 扁穗苔属 (*Blysmocares*); 2、莎草 I 型果实硅酸体表面粗糙、有乳突或小穴饰物, 无副颗粒, 只有一个中心颗粒, 硅酸体边缘多少铰合状, 包括羊胡子草属 (*Eriophorum*), 荸荠属 (*Eleocharis*), 扁穗草属 (*Blysmus*), 飘佛草属 (*Fimbristylis*), 莎草属 (*Cyperus*), 水莎草属 (*Juncellus*), 水蜈蚣属 (*Kyllinga*); 3、莎草 I 型果实硅酸体表面为粗条纹或脑状纹饰, 无副颗粒, 只有一个中心颗粒, 硅酸体边缘微铰合状; 包括珍珠茅属 (*Scleria*), 砖子苗属 (*Mariscus*), 扁莎草属 (*Pycnus*)。

(2) 莎草 II 型硅酸体特征 莎草科植物中莎草 II 型硅酸体的外形是一个底座为方形或圆形的空心锥体, 一般底座上具有一个或二至三个锥体而分为单体、二体或三体等。莎草 II 型硅酸体专一性地发育在具有光合作用功能的花秆纤维束外表皮细胞和叶片背轴面叶表皮细胞的内切壁上。因此, 莎草 II 型硅酸体的发育是同亚表皮纤维束或纤维束鞘相关的, 在叶片灰相上表现为排列整齐的莎草 II 型硅酸体行列。行列的排布是具有种间和居群间差异的。在分析样品中, 有些样品中莎草 II 型硅酸体完全不发育或仅有莎草 II 型硅酸体硅质纤维基垫存在, 而代之以丰富的硅酸质砂 (图版 III)。

(3) 角状硅酸体特征 莎草科的角状硅酸体是类似于空的牛角状而有别于禾本科和其他植物类群的角状硅酸体, 莎草科植物的角状硅酸体形态变化大, 变化的规律性不明显, 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 (图版 III)。

(4) 瘤形硅酸体 向轴面较发育 (图版 III)。

(5) 硅酸质砂粒 这类硅酸体是微小的球形或近于球形的多面体, 其大小远小于其他类型的硅酸体。

(6) 气孔器硅酸体 气孔器硅酸体是硅酸化气孔器形成的, 仅分布于叶片的背轴面。气孔

器根据硅化的程度分为三类: 气孔 I 型, 气孔空腔仅经过一次硅酸质加厚 (图版 II :9, 10)。气孔 II 型, 气孔空腔经过一次硅酸质加厚之外, 气孔保卫细胞经过二次加厚 (图版 II :11)。气孔 II 型, 气孔空腔经过一次硅酸质加厚外, 保卫细胞和副卫细胞都经过第二次硅酸质加厚 (图版 II :12, 13)。

(7) 板状硅酸体 是叶表皮长方形较合细胞整体硅化形成的, 在叶片的向轴面和背轴面都有 (图版 II :12)。板状硅酸体在各样品中含量较少, 居群间差异不大。但有些类群样品中, 具有极为特殊的板状硅酸体。

3 结 论

(1) 莎草科植物硅酸体的共同特征: 莎草科植物硅酸体本身的形态和发育的位置非常特别而被命名为莎草型硅酸体^[3, 4]。典型的莎草型硅酸体有多边帽 (莎草 I 型) 和硅酸质突起 (莎草 II 型) 两类。多边帽硅酸体主体形态类似于草帽, 帽缘呈五边形到多边形, 帽的突起部分表现为在纹饰和色调与周围部分有明显区别的圆, 其纹饰和形态常有变化。硅酸质突起几乎存在于所有莎草植物的果实、叶、茎、鳞叶、根茎外表皮以及枯叶鞘。以细胞的内切壁的圆锥化突起为特点, 直接位于硅质化突起之下的细胞壁增厚形成衬板, 外切壁较薄而突起, 在内切壁衬板上形成尖端向外的空心硅酸质锥体。相比之下, 禾本科植物果实, 几乎不含有硅酸体, 叶片硅酸体也不形成莎草科植物所具有的帽状和空心锥状硅酸体^[2]。

(2) 利用植物硅酸体系统研究方法可为莎草科的系统发育提供证据。通过本文的研究认为: 类群在属间、种间及种下水平的比较研究都可以借助植物硅酸体系统研究的证据。莎草 I 型硅酸体的形态在属级以上的分类系统中具有较大的实践意义, 而莎草 II 型硅酸体相在种间及种下水平的分类研究中有较大的意义。

(3) 就目前而言, 植物化学分类学在理论上尚未成熟, 植物类群间黄酮类成分的相似性很难讲不是进化过程中的趋同现象。而莎草科花序形态学特征的差异性并不足以将其分列成不同的科, 尽管苔草亚科具有先出叶、花单性、侧生花穗的特征明显有别于其它类群, 但更多的解剖学、形态学特征仍然支持它仅为莎草科内一亚科的观点^[10, 11, 12, 13, 14, 15]。根据以上推论, 作者认为由于莎草科植物普遍发育具有莎草科特征的特别是有别于禾本科的硅酸体, 莎草科无疑为一个自然类群, 将莎草科进一步分为两个科的处理是不合适的。

参考文献

- 1 Dahlgren R M T, Clifford H T. The monocotyledons: A comparative study. Lond: Academic press, 1985
- 2 Dayanandan P, et al. . Detection of silica in plants. *Amer. J. Bot.* 1983, **70** (7): 1079 ~ 1084
- 3 Metcalfe C. R. Anatomy as an aid to classifying the Cyperaceae. *Ann. J. Bot.* 1969, **57**: 782 ~ 790
- 4 Metcalfe C. R. Anatomy of the monocotyledon. Vol. 5 Cyperaceae. Clarendon Oxford, 1971
- 5 Rajbhandari K. R, H Ohba. Epidemal microstructure of the leaf, prophyll and nut in the Himalaya species of *Kobresia* (Cyperaceae). *Bot. Magaz. Tokyo*, 1988, **101** (1062): 185 ~ 202
- 6 Salo V, et al. Achenes epidemal in the *Carex flava* complex (Cyperaceae) studied by scanning electron microscopy. *Ann. Bot. Fenn.* 1994, **31**: 45 ~ 52

- 7 Faulkener J S. 1970 Experimental studies in *Carex* Section *Acutae* in northwest Europe. *Bot. J. Linn. Soc.*, **65**: 271~301
- 8 Mehra P N. *et al.*. Epidermal silica cell in the Cyperaceae. *Bot Gaz.*, 1995, **126** (1): 53~58
- 9 Gilly C L. Phylogenetic development of inflorescence and generic relationship in the Kobresiaceae. *Iowa State College J. Sci.*, 1952, **26**: 210~212
- 10 Goldberg A. Classification, evolution and phylogeny of the families of monocotyledon. *Smithsonian Contrib. Bot.* 1989, **71**: 1~73
- 11 Koyama T. Classification of the family Cyperaceae. *J. Fac. Sci. Uni. Tokyo* (Sect. IID, 1961, **8**: 37~148
- 12 Tomlinson D B. Monocotyledon—towards an understanding of their morphology and anatomy. *Adv. Bot. Res.*, 1970, **3**: 207~292
- 13 Otenyeboah A A. Taxonomic studies in Cyperaceae—Cyperoidea. *Notes R. Bot. Gard. Edinb.*, 1974, **33**: 311~316
- 14 Plowman A B. The comparative anatomy and phylogeny of Cyperaceae. *Ann. Bot.*, 1969, **20**: 1~30
- 15 Kukkonen I. On the inflorescence in the family Cyperaceae. *Ann. Bot. Fenn.*, 1984, **21**: 257~264

实验凭证标本及编号 (仅附代表性种类)

- Kobrasia kansuensis* Kuk. A1 刘尚武 828 (HNWP), A2 刘尚武 1291 (HNWP), A3 刘尚武 226 (HNWP), A4 刘尚武 1465 (HNWP), A5 周立华 417 (HNWP), A6 玛沁队 90 (HNWP); *K. stenocarpa* (Kar. et Kir.) Steud. P4 张致和 4875 (HNWP), P5 魏振铎 22392 (HNWP), P6 吴玉虎 1362 (HNWP), P7 吴玉虎 1174 (HNWP), P8 吴玉虎 4189 (HNWP), P9 吴玉虎 870427 (HNWP), P10 吴玉虎 2482 (HNWP)。
- Carex moorcroftii*: 青藏队 6412 (HNWP), 青藏队 76—7768 (HNWP), 青藏队 76—8525 (HNWP), 青藏队 76—9050 (HNWP), 青藏队 6164 (HNWP), 青藏队 7566 (HNWP); *C. lehmanii*: 何廷农 1526 (HNWP)。
- Blasmus compressus*: 青藏队吴玉虎 1363 (HNWP), 青藏队吴玉虎 1608 (HNWP)。
- Pycnus glabosus*: 西藏队 1453 (HNWP), 无名氏 13024 (HNWP)。
- Scirpus distigmaticus*: 植被地理组 518 (HNWP), 陈桂琛 761 (HNWP); *S. tabernaemontani*: 新疆队 4085 (HNWP); *S. ehrenbegii*: 黄河队 7913 (HNWP); *S. lushanensis*: 王战 5338 (HNWP), 无名氏 14065 (HNWP); *S. junoides*: T. P. Wang 11604 (HNWP)。
- Cyperus iria*: 傅坤俊 5317 (HNWP), 戴兴华 76 (HNWP); *C. amuricus*: 包士英 2110 (HNWP), 西藏队 1110 (HNWP); *C. fuscus*: 新疆 1626 (HNWP), 张子英 9750 (HNWP)。
- Eriophorum comosum*: 郭本兆 23718 (HNWP), 无名氏 13650 (HNWP)。
- Eleocharis manillata*: 包士英 1420 (HNWP), 周太炎 651403 (HNWP)。
- Scleria laeriformis*: 刘伟心 37 (PE); 海南队 497 (PE); *S. terrestris*: 卫兆芳 122028 (PE), 陈家瑞 116 (PE); *S. elata*: 杨光辉 56112 (PE); *S. chinensis*: 汪发瓚 26 (PE); *S. harlandii*: N. K. Chun 40988 (PE); *S. hookeriana*: 福建队 (HNWP)。
- Kyllinga brevifolia*: 柴家美 3085 (HNWP)。
- Marsias umbelata*: 西藏队 928 (HNWP), 张应汉 113 (HNWP)。
- Juncellus cerotinus*: 周太炎 651393 (HNWP), 张玉良 2646 (HNWP), 黄河队 7750 (HNWP)。
- Fimbristylis miliace*: 傅坤俊 5483 (HNWP); *F. dichotoma*: 关克俭 881 (HNWP)。