楼梯草属苞片形态和演化趋势

王文采

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093)

摘要: (I)对荨麻科楼梯草属的苞片和小苞片的形态进行了全面研究。(II)该属原始群疏伞楼梯草组的雄聚伞花序苞片在每花序为15—90枚,纸质,绿色,狭卵形、狭三角形或条形,长0.5—4 mm,扁平,无任何突起,而与楼梯草族的冷水花属和赤车属的聚伞花序苞片极为相似,因此,上述各种形态可以视为楼梯草属苞片的原始特征,并据此观察到总苞苞片的以下演化趋势:(1)近等大,形状相似,在花序托边缘轮生形成一层→排列为二层,外层2苞片对生,较大,内层苞片较小,形状稍不同;(2)狭卵形,狭三角形或条形→宽卵形或宽三角形,或扁半圆形→由于长度强烈缩小,宽度增大而最终消失;(3)扁平→顶端兜形→船形→船形,顶端突起成细筒;(4)无任何突起
 ↗背面有1龙骨状突起,或有1—6条纵肋或狭翅
 ↘顶端具短到长的角状突起→背面顶端之下具角状突起;(5)分生→基部合生→由于长度强烈缩小,宽度强烈增大,总苞苞片合生成一横条形狭片;(6)在数目上,由每花序的7—45枚,一方面增加到50—180枚,另一方面则减少到5枚以下。同时,观察到小苞片形态以下演化趋势:(1)膜质,半透明,白色
 ↗具褐色线纹或呈褐色→呈黑色
 ↘薄膜质,透明,无色;(2)扁平→顶端兜形→船形;(3)无任何突起→顶端或在背面顶端之下具角状突起;(4)在数目上,由每花序的7—45枚一方面增加到100或数百枚,甚至达1千到数千枚,另一方面则减少到5枚以下,甚至到0枚。上述演化趋势有助于了解属下各级分类群的演化水平。

关键词: 苞片; 形态学; 演化趋势; 楼梯草属; 荨麻科

中图分类号: Q941 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2010)05-0571-13

Morphology of the bracts of *Elatostema*(Urticaceae) and the evolutionary trends in them

WANG Wen-Tsai

(State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: (I)The morphology of the bracts and bracteoles in the genus *Elatostema* is studied. (II)The bracts of the staminate cyme in the primitive group of that genus, sect. *Pellionioides*, being 15—90 in number per cyme, papery in texture, green in colour, narrowly ovate or triangular, or linear in outline, 0.5—4 mm in length, flat, without any projection, are very similar to those of staminate cymes in the two genera of trib. *Elatostemeae*, *Pilea* and *Pellionia*, and their morphological features just mentioned above may be considered the primitive characters of the bracts in the genus *Elatostema*. On the basis of them the following evolutionary trends in involucral bracts are observed: (1) more or less equal in size and similar in shape, uniseriately verticillate on receptacle margin→arranged in two series, with two outer bracts opposite and larger, and the inner bracts smaller and more or less different in shape from the outer two; (2) narrowly ovate or triangular, or linear→broadly ovate or triangular, or depressed-semiorbicular→owing to reduction in size resulted from further strong decrease of length and increase of width disappear-

收稿日期: 2009-10-28 修回日期: 2009-12-15

基金项目: 国家自然科学基金(30870146)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(30870146)]

作者简介: 王文采(1926-),男,博士生导师,研究员,中国科学院院士,著名植物分类学家,长期从事有花植物分类学研究。

ring at last; (3) flat→cucullate at apex→navicular→navicular, with a terminal cylindrical projection; (4) lacking any projection ↗ abaxially carinate, or longitudinally 1–6-costate or winged (5) free→connate at base→owing to strong decrease of length and strong increase of width, the involucre bracts are connate into a transversely linear lamella around the receptacle margin; (6) increasing to fifty to one hundred and eighty from seven to forty-five in number per inflorescence on the one hand, and decreasing to less than five on the other. And the evolutionary trends in bracteoles may be showed as follows: (1) membranous, semihyaline, whitish ↗ brown-lineolate or brown→black (2) flat→cucullate at apex→navicular; (3) lacking any projection→thinly membranous, hyaline, colourless; ↘ corniculate at apex or abaxially below apex; (4) increasing to one or several hundred or even to one or several thousand from seven to forty-five in number per inflorescence on the one hand, and decreasing to less than five even to zero on the other. The evolutionary trends mentioned above may be helpful for understanding the evolutionary levels of various infrageneric taxa of *Elatostema*.

Key words: bracts; morphology; evolutionaty trends; *Elatostema*; Urticaceae

楼梯草属 *Elatostema* J. R. et G. Forst. 是荨麻科原始群楼梯草族 trib. *Elatostemeae* Gaudich. 中的一个进化属, 约有 350 种 (Wang, 1995), 分布于亚洲、大洋洲和非洲的热带和亚热带地区。我国约有 170 种 (Wang, 1995, 1997, 2003, 2006, 2010; Wang & Wei, 2007, 2008; Lin & Duan, 2008; Wei & Wang, 2009), 自西南、华南至秦岭广布, 多数种分布于广西、云南、西藏、四川、贵州等省区。楼梯草属的特征是: 雌花序为有限头状花序 determinate capitulum (具花序托和总苞) (Wang, 2009); 雌花无花被, 稀有 3–4 枚短于雌蕊子房的小花被片, 根据这二特征可与楼梯草族的其他属, 包括其近缘属赤车属 *Pellionia* Gaudich., 相区别。在 20 世纪 70 年代, 我在研究我国楼梯草属植物的过程中观察到此属的一些重要演化趋势: (1) 雄花序: 聚伞花序→有限头状花序→隐头花序; 花序托从小到大, 从不明显到明显, 呈盘状或坛状; (2) 每花序的花一方面大为增加, 一方面减少, 甚至到 1 朵; (3) 瘦果: 有纵肋→无纵肋; (4) 叶脉: 三出脉→半离基三出脉→羽状脉。主要根据雄花序、瘦果等特征, 我对我国楼梯草属植物进行了分类: 组 1. 疏伞楼梯草组 sect. *Pellionioides* W. T. Wang: 花序为 2–5 回分枝的聚伞花序; 有 10 种, 特产我国。组 2. 小叶楼梯草组 sect. *Weddellia* (H. Schröter) W. T. Wang: 雄头状花序具小而明显的花序托, 瘦果通常具纵肋; 我国约有 70 种。组 3. 钝叶楼梯草组 sect. *Laevisperma* (Hatusima) Yamazaki: 雄花序具小或不明显的花序托, 瘦果平滑, 无纵肋; 我国约有 3 种。组 4. 骤尖楼梯草组 sect. *Elatostema*: 雄头状花序具明显的盘状花序托,

瘦果通常具纵肋; 我国约有 76 种。组 5. 梨序楼梯草组 sect. *Androsyce* Wedd.: 雄花序为具坛状花序托的隐头花序, 瘦果具纵肋; 有 2 种, 主产我国西南和中南部 (Wang, 1980, 1995)。

楼梯草属的有限头状花序系由聚伞花序经过花序轴和各级分枝愈合成花序托而形成。在聚伞花序演变成有限头状花序时, 其下部苞片在花序托周围边缘轮生或对生, 形成一总苞, 其上部苞片则与雄花或雌花一起生于花序托上 (Bernbeck, 1932; Wang, 2009)。楼梯草属专家 Weddell (1869) 和 Schröter & Winkler (1935, 1936) 等学者均将此属的总苞苞片称为“bracteae 苞片”, 将花序托上质地变薄成膜质, 半透明, 呈白色的苞片称为“bracteolae 小苞片”, 本文接受上述学者对此二术语的应用。

近年来, 我在鉴定云南东南部和广西楼梯草属植物标本的过程中, 方才注意到此属苞片在形态上的各种演变, 下面依次介绍雄聚伞花序苞片、总苞苞片和小苞片的形态, 最后介绍所观察到的演化趋势。

1 材料和方法

在撰写本文的过程中, 我研究了收藏于中国科学院植物研究所标本馆 (PE) 的中国楼梯草属植物标本和从中国科学院华南植物园 (IBSC), 广西植物研究所 (IBK) 借用的少量中国该属植物标本, 此外从英国邱皇家植物园标本馆 (K) 借用了采自亚洲、大洋洲和非洲热带地区的少量该属植物标本。用于观察苞片和小苞片形态的高倍放大镜是日本 Nikon 公司制造的 Stereoscopic zoom microscope。

2 雄聚伞花序苞片 Bracts of staminate cyme

如上所述,在楼梯草属中只有疏伞楼梯草组的雄花序为聚伞花序,没有花序托,所以也就没有小苞片,只有苞片。此组多数种的聚伞花序 2—3 回分枝,有 15—20 枚苞片,只有多歧楼梯草的聚伞花序 5 回分枝,约有 90 枚苞片。此组的苞片纸质,绿色,狭卵形、狭三角形、狭长圆形或卵形,长 0.5—4 mm,扁平,无任何突起(图 A:1-3)。

3 总苞苞片 Involucral bracts

3.1 雄苞片 Staminate bracts

3.1.1 小叶楼梯草组 sect. *Weddellia* 本组的雄花序为有限头状花序,其花序托小,不明显。总苞的苞片通常 5—8 枚,在少数种减少到 2 枚 [如托叶楼梯草(图 A:11),密齿楼梯草 *E. pycnodontum* W. T. Wang、七花楼梯草(图 A:17)(Wang, 2006),迭叶楼梯草(图 A:19)],或增加到 10—12 枚 [如渐尖楼梯草(图 A:4),疣果楼梯草 *E. trichocarpum* Hand. -Mazz.、樱叶楼梯草(图 A:36)];质地为纸质或薄纸质,绿色或淡绿色,形状有较大变异,常呈卵形,宽卵形,三角形或长圆形,稀为扁半圆形 [如在背崩楼梯草 *E. beibengense* W. T. Wang、翅苞楼梯草(图 A:31)],或宽长圆形或近方形 [如在褐脉楼梯草(图 A:32)],或条状披针形或条形 [如在贡山楼梯草(图 A:24)];通常长 2—6.5 mm,但在 *E. acuminatum* 及其约 10 个近缘种较小,长 0.8—1.5 mm;通常等大,形状大致相似,但在不少种 [如 *E. beibengense*、新宁楼梯草(图 A:12),都匀楼梯草(图 A:14)(Wang & Wei, 2008),微序楼梯草、宜昌楼梯草、刀状楼梯草(图 A:22)(Wang, 2010),素功楼梯草(图 A:25)(Wang, 1977),*E. brunneinerve*(图 A:32),庐山楼梯草(图 A:34),疏齿楼梯草(Yang *et al.*, 1996)],雄总苞的外层 2 枚对生苞片较大,其他内层 3—6 枚苞片较小,形状多少不同;通常扁平,有时顶端呈兜状 [如在菱叶楼梯草(图 A:21),或整个苞片呈船形 [如在 *E. pycnodontum*、瘤茎楼梯草 *E. myrtillus*(Lévl.)Hand. -Mazz.、上林楼梯草(图 A:13),长苞楼梯草 *E. longibracteatum* W. T. Wang、厚叶楼梯草 *E. crassiusculum* W. T. Wang、*E. salvinoides*(图 A:19),瑶山楼梯草 *E. yaoshanense*

W. T. Wang、桂林楼梯草 *E. guelinense* W. T. Wang、*E. rhombiforme*(图 A:21),微鳞楼梯草 *E. minutifuraceum* W. T. Wang],在 *E. stipitatum*(图 A:27;分布于澳大利亚),雄总苞的 7 枚苞片中的 2 枚对生较大苞片呈船形,基部外面膨大呈囊状,在折苞楼梯草(图 A:15)(Wang, 2010),雄总苞的 6 枚苞片均对折;通常平滑,无任何突起,在一些种则具各种突起:(1)在丝梗楼梯草(图 A:20)和托叶楼梯草(图 A:28)和浅齿楼梯草(图 A:33),雄苞片背面有 1 条隆起的纵肋,纵肋从苞片顶端突出成 1 条角状突起,(2)在 *E. xinningense*(图 A:12)和 *E. brunneinerve*(图 A:32),雄总苞的 2 枚对生较大苞片的背面有 5 条纵肋(在我国楼梯草属中,只有此 2 种和 sect. *Elatostema* 的五肋楼梯草的雄苞片有 5 条纵肋),(3)在小叶楼梯草(图 A:10)和百色楼梯草,雄总苞的较大苞片有 1 条龙骨状突起,在 *E. cultratum*(图 A:22),雄总苞的 2 枚对生苞片背面顶端各有 1 刀片状突起,在 *E. aliferum*(图 A:31),雄苞片背面有 2—5 条纵狭翅;(4)在 *E. pycnodontum*,疏晶楼梯草、*E. longibracteatum*,拟渐狭楼梯草(图 A:18)(Wang, 2006),*E. filipes*(图 A:20),*E. mannii*(图 A:26;分布于非洲热带)等种,雄苞片顶端均具 1 条长 0.5 mm 以下的短角状突起;在角苞楼梯草 *E. sinense* var. *longecornutum*(H. Schröter)W. T. Wang,盘托托叶楼梯草(图 A:30)(Wang, 2006),*E. monticulum*(图 A:16;分布于非洲热带地区),*E. duyunense*(图 A:14),伏毛楼梯草(图 A:23),*E. minutifuraceum*,毛序楼梯草 *E. lasiocephalum* W. T. Wang,*E. baiseense*,*E. crenatum*(图 A:33),*E. stewardii*(图 A:34)等种,雄苞片顶端均具 1 条长 1—3 mm 的较长角状突起,在 *E. ichangense*,角状突起长达 7 mm,(5)在滇黔楼梯草 *E. backeri* H. Schröter,星序楼梯草 *E. asterocephalum* W. T. Wang,*E. crassiusculum*,渐狭楼梯草 *E. attenuatum* W. T. Wang,*E. gungshanense*(图 A:24),马边楼梯草 *E. mabianense* W. T. Wang,酉阳楼梯草 *E. youyangense* W. T. Wang,*E. shanglinense*(图 A:13),*E. trichocarpum*,*E. yaoshanense*,*E. guelinense*,滇桂楼梯草 *E. pseudodissectum* W. T. Wang,海南托叶楼梯草*(图 A:29),*E. brunneinerve*,细角楼梯草(图 A:35),*E. prunifolium*(图 A:36)等种,雄苞片的 1 条角状突起生于背面顶端之下;(6)在 *E. sukungianum*(图 A:25),雄总苞的 2 枚对生较大苞片呈条状船形,顶端均有 1 个中空的细筒状突起,在我国楼梯草属中,只有此种和钝叶楼梯

图 A 雄花序 Staminate inflorescences 组 1. 疏伞楼梯草组 sect. *Pellionoides* W. T. Wang; 1. 短梗楼梯草 *Elatostema brevipedunculatum* W. T. Wang(王启无 C. W. Wang 72184, PE); 2. 疏伞楼梯草 *E. laxicyosum* W. T. Wang(青藏队 Qinghai-Xizang Exped. 3051, PE); 3. 多歧楼梯草 *E. polystachyoides* W. T. Wang(王启无 C. W. Wang 86813, PE)。组 2. 小叶楼梯草组 sect. *Weddellia* (H. Schröter) W. T. Wang; 4. 渐尖楼梯草 *E. acuminatum* (Poir.) Brogn. (黄志 C. Wang 37829, IBSC); 5. 细尾楼梯草 *E. tenuicaudatum* W. T. Wang(贵州队 Guizhou Exped. 460, PE); 6. 苎麻楼梯草 *E. boehmerioides* W. T. Wang(李志潮生, 程树志 B. S. Li & S. Z. Cheng 2804, PE); 7. 绿茎楼梯草 *E. viridicaule* W. T. Wang(蔡克华 335, PE); 8. 全缘楼梯草 *E. integrifolium* (D. Don) Wedd. (王启无 C. W. Wang 77153, PE); 9. 叉序楼梯草 *E. biglomeratum* W. T. Wang(B. Q. Yan & Y. Zhou 603056, PE); 10. 小叶楼梯草 *E. parvum* (Bl.) Miq. (王启无 C. W. Wang 79971, PE); 11. 对叶楼梯草 *E. sinense* H. Schröter(李洪钧 H. J. Li 1441, PE); 12. 新宁楼梯草 *E. xinningense* W. T. Wang(紫云山队 Ziyunshan Exped. 445, PE); 13. 上林楼梯草 *E. shanglinense* W. T. Wang(蔡灿星 C. X. Cai 5151, IBK); 14. 都匀楼梯草 *E. duyunense* W. T. Wang & Y. G. Wei(温放 F. Wen 70430c, PE); 15. 折苞楼梯草 *E. conduplicatum* W. T. Wang(税玉民, 陈文红 Y. M. Shui & W. H. Chen B2004-171A, PE); 16. *E. monticolum* Hook. f. (C. Frimodt-Møller et al. NG050, K); 17. 七花楼梯草 *E. septemflorum* W. T. Wang(税玉民, 陈文红 Y. M. Shui & W. H. Chen B2004-54, KUN); 18. 拟渐狭楼梯草 *E. attenuatoides* W. T. Wang(税玉民等 Y. M. Shui et al. 40779, KUN); 19. 迭叶楼梯草 *E. salvinoides* W. T. Wang(王文采 W. T. Wang sine num., PE); 20. 丝梗楼梯草 *E. filipes* W. T. Wang(广福林区队 Guangfu For. Exped. 528, PE); 21. 菱叶楼梯草 *E. rhombiforme* W. T. Wang(冯国楦 K. M. Feng 13997, PE); 22. 刀苞楼梯草 *E. cultratum* W. T. Wang(税玉民等 Y. M. Shui et al. B2004-508, PE); 23. 伏毛楼梯草 *E. strigosum* W. T. Wang(王作宾 T. P. Wang 8522, PE); 24. 贡山楼梯草 *E. gungshanense* W. T. Wang(青藏队 Qinghai-Xizang Exped. 467, PE); 25. 素功楼梯草 *E. sukungianum* W. T. Wang(武素功等 S. K. Wu et al. 117, PE); 26. *E. manni* Wedd. (M. Cheek et al. 5427, K); 27. *E. stipitatum* Wedd. (R. Coveny 6010, K); 28. 托叶楼梯草 *E. nasutum* Hook. f. var. *nasutum*(熊济华 J. H. Xiong et al. 31978, PE); 29. 海南托叶楼梯草 *E. nasutum* Hook. f. var. *hainanense*(W. T. Wang) W. T. Wang(刘心折 S. K. Liu 25836, IBSC); 30. 盘托托叶楼梯草 *E. nasutum* Hook. f. var. *discophorum* W. T. Wang(税玉民, 陈文红 Y. M. Shui & W. H. Chen 44408, KUN); 31. 翅苞楼梯草 *E. aliferum* W. T. Wang(俞德浚 T. T. Yu 16144, PE); 32. 褐脉楼梯草 *E. brunneinerve* W. T. Wang(方鼎等 D. Fang et al. 25347, PE); 33. 浅齿楼梯草 *E. crenatum* W. T. Wang(中苏云南队 Sino-Russ. Yunnan Exped. 2313, PE); 34. 庐山楼梯草 *E. steudertii* Merr. (戴天伦 T. L. Dai 105807, PE); 35. 细角楼梯草 *E. tenuicornutum* W. T. Wang(汪发璜 F. T. Wang 20552, PE); 36. 櫻叶楼梯草 *E. prunifolium* W. T. Wang(刘正宇 Z. Y. Liu 13372, PE)。

草组 sect. *Laevisperma* 的树志楼梯草 *E. shuzhii* W. T. Wang(见下)具有这样构造较复杂的雄苞片;无毛或有稀疏短缘毛或短柔毛;通常无钟乳体,只在少数

种具钟乳体,如在苎麻楼梯草(图 A:6),全缘楼梯草(图 A:8), *E. septemflorum*(图 A:17), *E. rhombiforme*(图 A:21),和 *E. manni*(图 A:26)。

* *Elatostema nasutum* Hook. f. var. *hainanense* (W. T. Wang) W. T. Wang, st. nov. —— *E. hainanense* W. T. Wang in Bull. Bot. Lab. N.-E. Forest. Inst. 7: 48. 1980. Holotype: Hainan; Baisha, 1936-03-23, S. K. Lau 25836 (IBSC!).

3. 1. 2 钝叶楼梯草组 sect. *Laevisperma* 在墨脱楼梯草(图 A: 37), 雄总苞有约 9 枚苞片, 苞片形状相同, 条形, 长 1.8—2.5 mm, 无毛。在树志楼梯草(图 A: 38), 雄总苞的苞片约 6 枚, 其中 2 枚对生, 较大, 船形, 长 2.5—3.2 mm, 顶端有中空筒状突起, 其余 4 枚苞片较小, 三角状条形, 长约 2 mm, 顶端兜形, 无毛。在钝叶楼梯草(图 A: 39), 雄总苞的苞片 2—5 枚, 船状长圆形或船状卵形, 长 2—3 mm, 在较大者的背面顶端之下有 1 条角状突起, 有缘毛。本种的雄、雌有限头状花序的花序托极小, 有 2 枚或少数苞片, 以及少数小苞片和雄花或雌花, 与上组的迭叶楼梯草 *E. salvinoides* 的雄、雌花序相似, 这种构造简单的花序可能是由具明显花序托和较多苞片和小苞片的头状花序经过减化作用(reduction)演变而来。

3. 1. 3 骤尖楼梯草组 sect. *Elatostema* 本组的雄有限头状花序有明显的盘状花序托, 是楼梯草属中较进化的群。每头状花序的总苞苞片通常 4—8 枚, 在不少种为 6 枚, 在少数种为 12—18 枚 [假骤尖楼梯草 *E. pseudocuspidatum* W. T. Wang, 楔苞楼梯草 *E. cuneiforme* W. T. Wang, 微毛楼梯草 *E. microtrichum* W. T. Wang, 尖山楼梯草 *E. jianshanicum* W. T. Wang (Wang, 2003), 桤叶楼梯草 *E. alni folium* W. T. Wang]。在宽角楼梯草 *E. platyceras* W. T. Wang, 巨序楼梯草 *E. megacephalum* W. T. Wang, 毛叶楼梯草 *E. molli folium* W. T. Wang, 雄苞片的长度减小, 宽度增大, 呈扁卵形, 在粗角楼梯草(图 A: 42), 独龙楼梯草 *E. dulongense* W. T. Wang, 漾濞楼梯草(图 A: 44) 等雄苞片具角状突起的种也有类似情况, 由于长度缩小, 宽度增大, 苞片本身强度变小, 但其角状突起发育良好, 长度大大超过苞片本身; 在无苞楼梯草(图 A: 52), 狭被楼梯草 *E. angustitepalum* W. T. Wang, 深绿楼梯草(图 A: 49), 耳状楼梯草 *E. auriculatum* W. T. Wang, 雄苞片由于强度缩小而最终消失; 质地为纸质或薄纸质, 呈绿色或淡绿色, 不透明, 稀为膜质, 呈白色(如白序楼梯草 *E. leucocephalum* W. T. Wang, 拟骤尖楼梯草 *E. psedocuspidatum* W. T. Wang); 形状变异较大, 宽卵形、卵形、三角形或半圆形, 稀呈狭三角形或披针形 [如盘托楼梯草(图 A: 54)], 或条形(如潞

西楼梯草 *E. luxiense* W. T. Wang, 毛梗楼梯草 *E. pubipes* W. T. Wang), 有时雄总苞的苞片(数目不详)强烈缩短和变宽, 并互相合生, 在花序托边缘形成 1 条或少数横条形的薄片 [如 *E. subcuspidatum* (图 A: 58), 长梗楼梯草(图 A: 59), 金平楼梯草 *E. jinpingense* W. T. Wang, 隆林楼梯草(图 A: 64), 多脉楼梯草(图 A: 65)]; 长 0.5—5 mm, 稀达 8.5 mm (在双头楼梯草 *E. didymocephalum* W. T. Wang); 通常等大或近等大, 成一层轮生, 但有不少种的雄总苞的 4—7 枚苞片中的 2 枚较大、对生, 组成总苞的外层, 其他 2—5 枚较小, 组成总苞的内层 [如在俞氏楼梯草 *E. yui* W. T. Wang, 木姜楼梯草(图 A: 47), 光序楼梯草(图 A: 48), *E. didymocephalum*, 华南楼梯草 *E. balansae* Gagnep., 渤生楼梯草 *E. procridioides* Wedd., 弯毛楼梯草, *E. sikki* (图 A: 56; 分布于喜马拉雅山区中部), 田林楼梯草(图 A: 57), 五肋楼梯草(图 A: 63); 通常扁平, 稀呈船形 (如在 *E. didymocephalum*, *E. leiocephalum*); 在不少种 [如绿春楼梯草(图 A: 40) (Wang, 1997), *E. cuneiforme*, *E. paivaeatum* (图 A: 41; 分布于非洲热带), 峨眉楼梯草 *E. omeiense* W. T. Wang, *E. dissectum*, *E. reticulatum* (图 A: 55; 分布于澳大利亚东南部)], 雄苞片无任何突起, 在另外不少种则有各种突起: (1) 在短尖楼梯草 *E. breviacuminatum* W. T. Wang, 雄苞片背面中央有 1 短突起; (2) 雄苞片背面在显脉楼梯草 *E. longistipulum* Hand.-Mazz. 有 1 条纵肋, 在曼耗楼梯草 *E. manhaoense* W. T. Wang 有 1—2 条纵肋, 在微晶楼梯草(图 A: 53) 有 3—4 条纵肋, 在 *E. quinquecostatum* (图 A: 63) 有 5 条纵肋, 在六肋楼梯草 *E. sexcostatum* W. T. Wang & Y. G. Wei, ined. (此新种最近在广西发现) 有 6 条纵肋; (3) 在不少种如 *E. sikkimense* (图 A: 56), *E. microtrichum*, *E. pachyceras* (图 A: 42), 骤尖楼梯草(图 A: 43), 勐仑楼梯草 *E. menglunense* W. T. Wang & G. D. Tao, *E. pubipes*, 显柱楼梯草 *E. stigmatosum* W. T. Wang, *E. crispulum*, 马关楼梯草(图 A: 60) (Wang, 2006), 二脉楼梯草 *E. binerve* W. T. Wang (Wang, 2006), 黑叶楼梯草(图 A: 61) (Wang, 2006), 雄苞片顶端有角状突起, 在另外不少种如 *E. pseudocuspidatum*, *E. litseifolium*, 毛叶楼梯草 *E. molli folium* W. T. Wang, *E. tianliense*, 雄苞片在背面顶端之下有角状突起; (4) 在长角骤尖楼梯草 *E. cuspidatum* var. *dolichoceras* W. T. Wang, *E. pachyceras* (图 A: 42) 和 *E. yui*, 雄苞片顶端的突起扁平, 呈条形; 在 *E. yangbiense* (图 A: 44), 雄苞片顶端的

图 A 雄花序 Staminate inflorescences 组 3. 钝叶楼梯草组 sect. *Laevisperma* (Hatusima) Yamazaki: 37. 墨脱楼梯草 *E. medogensis* W. T. Wang (生态室高原组 Plateau Group Eco. Lab. 11408, PE); 38. 树志楼梯草 *E. shuzhii* W. T. Wang (李渤生, 程树志 B. S. Li & S. Z. Cheng 4312, PE); 39. 钝叶楼梯草 *E. obtusum* Wedd. (谢朝俊 C. Z. Xie 41321, PE)。组 4. 骤尖楼梯草组 sect. *Elastostema*: 40. 绿春楼梯草 *E. luchunensis* W. T. Wang (武素功等 1084, KUN); 41. *E. paivaeianum* Wedd. (K. Mikkelsen 391, K); 42. 粗角楼梯草 *E. pachyceras* W. T. Wang (绿春队 Luchun Exped. 88, PE); 44. 漾濞楼梯草 *E. yangbiense* W. T. Wang (滇西北金沙江队 Jinshajiang Exped. 4227, KUN); 45. 宽角楼梯草 *E. platyceras* W. T. Wang (横断山队 Hengduanshan Exped. 441, PE); 46. 双头楼梯草 *E. didymocephalum* W. T. Wang (李渤生, 程树志 B. S. Li & S. Z. Cheng 4953, PE); 47. 木姜楼梯草 *E. litsei folium* W. T. Wang (李渤生, 程树志 B. S. Li & S. Z. Cheng 4326, PE); 48. 光序楼梯草 *E. leioccephalum* W. T. Wang (张永田等 Y. T. Zhang *et al.* 6907, PE); 49. 深绿楼梯草 *E. atroviride* W. T. Wang (梁向日 X. R. Liang 66621, IBK); 50. 绒序楼梯草 *E. eriocephalum* W. T. Wang (李渤生, 程树志 B. S. Li & S. Z. Cheng 3570, PE); 51. 宽叶楼梯草 *E. platyphyllum* Wedd. (蔡希陶 H. T. Tsai 56409, PE); 52. 无苞楼梯草 *E. ebracteatum* W. T. Wang (李渤生, 程树志 B. S. Li & S. Z. Cheng 4522, PE); 53. 微晶楼梯草 *E. papillosum* Wedd. (李渤生, 程树志 B. S. Li & S. Z. Cheng 5225, PE); 54. 盘托楼梯草 *E. dissectum* Wedd. (王启无 C. W. Wang 76577, PE); 55. *E. reticulatum* Wedd. (E. F. Constable 32241, K); 56. *E. sikkimensis* Clarke (C. B. Clarke 1239A, K); 57. 田林楼梯草 *E. tianlinense* W. T. Wang (红水河队 Hongshuihe Exped. 468, PE); 58. 拟骤尖楼梯草 *E. subcuspidatum* W. T. Wang (刘正宇 Z. Y. Liu 4387, PE); 59. 长梗楼梯草 *E. longipes* W. T. Wang (李国凤 G. F. Li 63752, PE); 60. 马关楼梯草 *E. maguanense* W. T. Wang (税玉民等 Y. M. Shui *et al.* 44299, KUN); 61. 黑叶楼梯草 *E. melanophyllum* W. T. Wang (税玉民, 陈文红 Y. M. Shui & W. H. Chen 41060, KUN); 62. 南川楼梯草 *E. nanchuanense* W. T. Wang (曲桂龄 K. L. Chü 1178, PE); 63. 五肋楼梯草 *E. quinquecostatum* W. T. Wang (贵州队 Guizhou Exped. 60-2379, IBSC); 64. 隆林楼梯草 *E. pseudobrachyodontum* W. T. Wang (韦腾辉 T. H. Wei 3-34180, IBK); 65. 多脉楼梯草 *E. pseudoficoides* W. T. Wang (方文培 W. P. Fang 2358, PE)。组 5. 梨序楼梯草组 sect. *Androsyce* Wedd.: 66. 梨序楼梯草 *E. ficoides* Wedd. (66i, 刘正宇 Z. Y. Liu 13380, PE; 66ii, 熊济华等 J. H. Xiong *et al.* 31948, PE); 67. 短齿楼梯草 *E. brachyodontum* (Hand.-Mazz.) W. T. Wang (67i, 壶瓶山队 Hupingshan Exped. 482, PE; 67ii, 周洪富, 栗和毅 H. F. Zhou & H. Y. Su 109292, PE)。p, 花序梗 peduncle; r, 花序托 receptacle; b, 总苞苞片 involucre bract; b', 小苞片 bracteole; s, 雄花蕾 staminate flower bud. (drawn by Y. B. Sun)。

突起是一斜狭倒卵形的薄片; 在 *E. platyceras* (图 A: 45) 和南川楼梯草 (图 A: 62), 于雄总苞较大苞片背面顶部有一不规则斜三角形的直立突起。

3. 1. 4 梨序楼梯草组 sect. *Androsyce* 本组有 2 近缘种, 其雄花序为隐头花序, 在雄花开放之前, 坛状花序托在一侧开裂并展开成蝴蝶状。在梨序楼梯草 *E.*

ficoides Wedd. (图 A:66), 在花序托上部边缘稀疏生长的苞片为膜质, 半透明, 白色, 三角形或条形, 长 1—1.8 mm, 宽 0.2—0.6 mm, 无毛。在短齿楼梯草(图 A:67), 雄苞片和前一种的相似, 在花序托边缘稀疏排列, 其质地为薄膜质, 透明, 无色, 条形或狭条形, 长 2.5—4 mm, 宽 0.3—1 mm, 无毛。这种质地极薄的透明苞片是楼梯草属苞片中最进化的类型。

3.2 雌苞片 Pistillate bracts

3.2.1 疏伞楼梯草组 sect. *Pellionioides* 本组每一雌总苞的苞片 15—60 枚, 纸质, 绿色, 三角形, 披针形或条形, 长 0.8—2 mm, 通常扁平, 无任何突起, 无毛或有稀疏缘毛。这些形态特征与本组雄聚伞花序的苞片甚为相似, 因而说明本组雌苞片是楼梯草属中雌总苞苞片中的原始类型(图 B:1-3)。

3.2.2 小叶楼梯草组 sect. *Weddellia* 本组每一雌总苞的苞片数目: 在不少种 [如 *E. beibengense*, 狭叶楼梯草(图 B:6), 多枝楼梯草 *E. ramosum* W. T. Wang, 拟细尾楼梯草 *E. tenuicaudatoides* W. T. Wang, *E. myrtilus*, *E. hookerianum*, *E. longibracteatum*, *E. crassiusculum*, *E. filipes*, *E. rhombiforme*, *E. gungshanense*, *E. aliferum*, 显苞楼梯草 *E. bracteosum* W. T. Wang, *E. youyangense*] 为 4—10 枚, 在另外不少种 [如光叶楼梯草 *E. laevisimum* W. T. Wang, *E. acuminatum*(图 B:4), *E. parvum*(图 B:9), *E. sinense*(图 B:10), 刀叶楼梯草 *E. imbricans* Dunn(图 B:11), *E. pycnodontum*, *E. ichangense*(图 B:12), *E. pseudodissectum*, *E. lasiocephalum*, *E. stipitatum*(图 B:18), 楼梯草 *E. involucreatum* Franch. & Sav.] 为 11—20 枚, 在另外一些种 [如 *E. integrifolium*(图 B:7), *E. parvum*(图 B:9), *E. xinningense*, *E. attenuatum*, *E. nasutum* var. *nasutum*(图 B:19), *E. stewardii*(图 B:22)] 为 20—30 枚, 在少数种, 雌苞片数目继续增加, 在 *E. asterocephalum* 多达 50 枚, 在条叶楼梯草 *E. sublineare* W. T. Wang 多达 85 枚(图 B:20), 在 *E. welwitschii* Engler 多达 180 枚(图 B:16; 分布于非洲热带地区), 另一方面则是数目大为减少的情况, 在黑苞楼梯草 *E. nigibracteolatum* W. T. Wang & Y. G. Wei(Wei & Wang 2009) 只有 3 枚, 在 *E. boehmerioides*(图 B:8), *E. mannii*(图 B:17) 和 *E. podophyllum* Wedd. (图 B:15; 分布于菲律宾) 只有 2 枚; 质地为纸质或薄纸质, 绿色或淡绿色, 稀黑色(*E. nigibracteatum*), 三角形、狭三角形、披针形或披针状条形, 稀为正三角形、宽三角形或宽卵形 [如在 *E. imbricans*(图 B:11), *E.*

ichangense(图 B:12), *E. mannii*(图 B:17), *E. nasutum* var. *nasutum*(图 B:19), *E. stewardii*(图 B:22)]; 通常长 0.8—2 mm, 稀长 0.2—0.5 mm [如在 *E. laevisimum*, *E. stewardii*(图 B:22), *E. youyangense*] 或长达 3 mm [如在 *E. nasutum*, *E. goudotianum* Wedd. var. *manongarivense* Leand. (图 B:14; 分布于马达加斯加)]; 通常扁平, 只在 *E. rhombiforme* 苞片顶端呈兜形; 通常多少等大, 但在一些种 [如 *E. microcephalanthum*, *E. imbricans*(图 B:11), *E. crassiusculum*, *E. xinningense*, *E. gungshanense*], 雌总苞的苞片的大小发生变化, 外层对生的 2 枚较大, 内层的苞片较小; 本组的不少种, 如 *E. laevisimum*, *E. acuminatum*(图 B:4), 细尾楼梯草 *E. tenuicaudatum* W. T. Wang(图 B:5), *E. integrifolium*(图 B:7), *E. boehmerioides*(图 B:8), *E. attenuatoides*(图 B:13), *E. goudotianum* var. *manongarivense*(图 B:14), *E. stipitatum*(图 B:18) 的雌苞片的形状与上组 sect. *Pellionioides* 的雌苞片相似, 也无任何突起, 在另外一些种则具角状突起或鸡冠状突起: (1) 在 *E. xinningense*, *E. longibracteatum*, *E. asterocephalum*, *E. ichangense*(图 B:12), *E. attenuatum*, *E. nasutum* var. *nasutum*(图 B:19), *E. filipes*, *E. yaoshanense*, *E. youyangense* 等种, 雌苞片顶端有角状突起, 在 *E. bracteosum*, 雌苞片在背面顶端之下有角状突起; (2) 在 *E. pseudocuspidatum*, 雌总苞的约 15 枚苞片中有 4—5 枚的顶端有龙骨状突起; 通常无毛, 或疏被缘毛, 稀密被短柔毛(在 *E. salvinoides*, *E. lasiocephalum*), 毛通常长 0.1—0.4 mm, 稀达 0.5—0.8 mm [在 *E. podophyllum*(图 B:15)]; 通常无钟乳体, 只在 *E. mannii*(图 B:17), 雌苞片具钟乳体。

3.2.3 钝叶楼梯草组 sect. *Laevisperma* 在 *E. medogense*(图 B:23), 雌总苞苞片约 15 枚, 近条形, 长 2—3 mm, 顶端兜形, 有少数柔毛或近无毛。在 *E. shuzhii*, 雌总苞苞片约 11 枚, 狭三角形, 长 1.5—2 mm, 顶端钝并加厚, 无毛。在 *E. obtusum*(图 B:24), 雌总苞苞片 2—3 枚, 长卵形, 稍呈船形, 长约 2 mm, 背面上部有短柔毛。

3.2.4 骤尖楼梯草组 sect. *Elatostema* 本组每一雌总苞苞片的数目: 在不少种如曲毛楼梯草 *E. retrohirtum*(图 B:27), *E. papillosum*(图 B:39), *E. memorosum*(图 B:42; 分布于大洋洲斐济), 尖被楼梯草 *E. acutitepalum* W. T. Wang, *E. quinquecostatum*, 文县楼梯草 *E. wenzhanense* W. T. Wang & Z. X. Peng, *E. albopilosum*(图 B:53) 为 4—10 枚, 在另外不少种如锐齿楼

图 B 雌花序 Pistillate inflorescences 组 1. 疏伞楼梯草组 sect. 1. *Pellioniolides* W. T. Wang; 1. 疏伞楼梯草 *Elatostema laxicyosum* W. T. Wang (青藏队 Qinghai-Xizang Exped. 3159, PE); 2. 多歧楼梯草 *E. polystachyoides* W. T. Wang (武全安 Q. A. Wu 9909, KUN); 3. 翅楼楼梯草 *E. angulosum* W. T. Wang (肖永贤 Y. X. Xiao 48182, SZ); 组 2. 小叶楼梯草组 sect. 2. *Weddellia* (H. Schröter) W. T. Wang; 4. 渐尖楼梯草 *E. acuminatum* (Poir.) Brongn. (王启无 C. W. Wang 72906, PE); 5. 细尾楼梯草 *E. tenuicaudatum* W. T. Wang (绿春队 Luchun Exped. 1825, PE); 6. 狭叶楼梯草 *E. lineolatum* Wight var. *majus* Wedd. (蔡希陶 H. T. Tsai 62015, PE); 7. 全缘楼梯草 *E. integri-folium* (D. Don) Wedd. (王启无 C. W. Wang 74168, PE); 8. 芝麻楼梯草 *E. boehmerioides* W. T. Wang (李渤生, 程树志 B. S. Li & S. Z. Cheng 4576, PE); 9. 小叶楼梯草 *E. parvum* (Bl.) Miq. (王启无 C. W. Wang 79304, PE); 10. 对叶楼梯草 *E. sinense* H. Schröter (李洪钧 H. J. Li 1441, PE); 11. 刀叶楼梯草 *E. imbricans* Dunn (陈伟烈 W. L. Chen 10702, PE); 12. 宜昌楼梯草 *E. ichangense* H. Schröter (李洪钧 H. J. Li 6426, PE); 13. 拟渐狭楼梯草 *E. attenuatoides* W. T. Wang (税玉民等 Y. M. Shui et al. 40779, KUN); 14. *E. goudotianum* Wedd. var. *manogariense* Leand. (I. S. Miller & A. Randrianasol 4293, K); 15. *E. podophyllum* Wedd. (A. D. E. Elmer 7577, K); 16. *E. welwitschii* Engl. (G. Gobbo et al. 321, K); 17. *E. marnii* Wedd. (M. Cheek et al. 5427, K); 18. *E. stipitatum* Wedd. (R. Coveny 6010, K); 19. 托叶楼梯草 *E. nasutum* Hook. f. var. *nasutum* (黔南队 South. Guizhou Exped. 3487, PE); 20. 条叶楼梯草 *E. sublineare* W. T. Wang (贵州队 Guizhou Exped. 213, PE); 21. 樱叶楼梯草 *E. pruni-folium* W. T. Wang (刘正宇 Z. Y. Liu 13365, PE); 22. 庐山楼梯草 *E. stewardii* Merr. (戴天伦 T. L. Dai 10248, PE); 组 3. 钝叶楼梯草组 sect. 3. *Laevisperma* (Hatusima) Yamazaki; 23. 墨脱楼梯草 *E. medogensis* W. T. Wang (生态室高原组 Plateau Group Ecol. Lab. 11408, PE); 24. 钝叶楼梯草 *E. obtusum* Wedd. (秦仁昌 R. C. Ching 24265, PE); 组 4. 骤尖楼梯草组 sect. 4. *Elatostema*; 25. 绿春楼梯草 *E. luchunense* W. T. Wang (武素功 1084, KUN); 26. 坚纸楼梯草 *E. pergameneum* W. T. Wang (黄仕林 21477, GXMD); 27. 曲毛楼梯草 *E. retrohirtum* Dunn (段林东, 林祁 L. D. Duan & Q. Lin 2002137, PE); 28. 锐齿楼梯草 *E. cyrtandri-folium* (Zoll. & Mor.) Miq. (刘克荣 K. R. Liu 155, PE)。

梯草(图 B:28),刚毛楼梯草(图 B:29),*E. molli-folium*,*E. subcuspidatum*,*E. dulongense*(图 B:46),*E. pubipes*(图 B:41),具钙楼梯草*E. calci-ferum*(图 B:50),*E. nanchuanense*(图 B:51),*E. pseudofi-coides*(图 B:52)为 11—20 枚,在较少种如坚纸楼梯草*E. pergameneum* W. T. Wang,*E. cunei-forme*(图 B:45),*E. stigmatosum*,为 21—30 枚,在多序楼梯草*E. macintyreii* Dunn,变黄楼梯草*E. xantho-phyllum* W. T. Wang 为约 40 枚,在*E. leiocceph-*

alum(图 B:33)和*E. atroviride*(图 B:34)为 50—60 枚,在*E. pseudobrachyodontum*(图 B:49)多达 70 枚,在*E. megacephalum*为 80—90 枚,另一方面则可看到数目极度减少甚至消失的情况:在*E. yui*只有 3 枚,在那坡楼梯草*E. napoense* W. T. Wang 只有 2 枚,而在*E. angustitepalum*,*E. ebracteatum*(图 B:37)和绒序楼梯草*E. eriocephalum*(图 B:38),雌苞片则全部消失;质地为纸质或薄纸质,绿色或淡绿色,稀为膜质,呈白色(在*E. atroviride*);呈三角形、

图 B 雌花序 Pistillate inflorescences 29. 假骤尖楼梯草 *E. pseudocuspdatum* W. T. Wang(植物所横断山队 Hengduanshan Exped. Bot. Inst. 698, PE); 30. 粗角楼梯草 *E. pachyceras* W. T. Wang(绿春队 Luchun Exped. 1804, PE); 31. 骤尖楼梯草 *E. cuspidatum* Wight(青藏队 Qinghai-Xizang Exped. 6649, PE); 32. 宽角楼梯草 *E. platyceras* W. T. Wang(植物所横断山队 Hengduanshan Exped. Bot. Inst. 441, PE); 33. 光序楼梯草 *E. leiocephalum* W. T. Wang(曹子余 Z. Y. Cao 508, PE); 34. 深绿楼梯草 *E. atroviride* W. T. Wang(张宗享, 王善龄 Z. X. Zhang & S. L. Wang 4097, IBSC); 35. 华南楼梯草 *E. balansae* Gagnep. (韦毅刚 Y. G. Wei 753, PE); 36. 宽叶楼梯草 *E. platyphyllum* Wedd. (蔡希陶 H. T. Tsai 55514, PE); 37. 无苞楼梯草 *E. ebracteatum* W. T. Wang(李渤生, 程树志 B. S. Li & S. Z. Cheng 4522, PE); 38. 绒序楼梯草 *E. eriocephalum* W. T. Wang(李渤生, 程树志 B. S. Li & S. Z. Cheng 3861, PE); 39. 微晶楼梯草 *E. papillosum* Wedd. (生态室高原组 Plateau Group Ecol. Lab. 11173, PE); 40. 盘托楼梯草 *E. dissectum* Wedd. (税玉民等 Y. M. Shui *et al.* 44278, PE); 41. 毛梗楼梯草 *E. pubipes* W. T. Wang(武全安 Q. A. Wu 8170, KUN); 42. *E. nemorosum* Seem. (J. N. Parham & D. Koroiveibau 13043, K); 43. *E. reticulatum* Wedd. (J. A. Rodway 1043, K); 44. *E. clarkei* Hook. f. (A. J. C. Grierson & D. G. Long 2169, K); 45. 楔苞楼梯草 *E. cunei forme* W. T. Wang(青藏队 Qinghai-Xizang Exped. 4089, PE); 46. 独龙楼梯草 *E. dulongense* W. T. Wang(青藏队 Qinghai-Xizang Exped. 9130, PE); 47. 锈茎楼梯草 *E. ferrugineum* W. T. Wang(青藏队 Qinghai-Xizang Exped. 9313, PE); 48. 尖被楼梯草 *E. acutitepalum* W. T. Wang(青藏队 Qinghai-Xizang Exped. 9158, PE); 49. 隆林楼梯草 *E. pseudobrachyodontum* W. T. Wang(韦腾辉 T. H. Wei 3-34180, GXMI); 50. 具钙楼梯草 *E. calci ferum* W. T. Wang(武陵山队 Wulingshan Exped. 1699, PE); 51. 南川楼梯草 *E. nanchuanense* W. T. Wang(曲桂龄 K. L. Chü 1178, PE); 52. 多脉楼梯草 *E. pseudoficoides* W. T. Wang(姚仲吾 C. W. Yao 5027, PE); 53. 疏毛楼梯草 *E. albopilosum* W. T. Wang(陶德定 D. D. Tao 177, KUN). 组 5. 梨序楼梯草组 sect. 5. *Androsyce* Wedd.; 54. 梨序楼梯草 *E. ficoides* Wedd. (税玉民等 Y. M. Shui *et al.* 43005, PE); 55. 短齿楼梯草 *E. brachyodontum* (Hand.-Mazz.) W. T. Wang(方文培 W. P. Fang 5813, PE). p, 花序梗 peduncle; r, 花序托 receptacle; b, 总苞苞片 involucre bract; b', 小苞片 bractole. (Drawn by Y. B. Sun).

宽三角形、卵形、宽卵形、扁卵形或扁半圆形，稀呈披针状条形(在 *E. setulosum*)或条形 [在 *E. pubipes* (图 B:41)];长 0.8—2 mm,稀长 0.2—0.4 mm(在 *E. youyangense*),或长达 2.5 mm(在 *E. acutitepalum*)或 6 mm [在 *E. nemorosum*(图 B:42)];通常扁平,只在 *E. napoense*,雄总苞的 2 枚苞片呈船形;通常等大或近等大,在雌花序托边缘轮生成 1 层,在少数种如绿春楼梯草 *E. luchunense* (图 B: 25)

(Wang, 1997), *E. pachyceras* (图 B: 30), 四被楼梯草 *E. tetratpalum* W. T. Wang, *E. cunei forme* (图 B: 45), *E. crispulum*, 锈茎楼梯草 (图 B: 47), *E. quinquecostatum*, 雌总苞的苞片中有 2 或 4 枚较大,排列成外层,其他苞片较小,排列成内层;在 *E. balansae*(图 B: 35),雌总苞有 20—48 枚苞片,最外层 2 枚对生,较大,顶端有角状突起,其他苞片较小,排列成 2—4 层,顶端有短尖头;本组有些种的雌苞片平

滑,无任何突起,如 *E. luchunense* (图 B:25), *E. setulosum*, 龙州楼梯草 *E. lungzhouense* W. T. Wang, 石生楼梯草 *E. rupestre* (Buch. -Ham.) Wedd., *E. papillosum* (图 B:39), *E. dissectum* (图 B:40), *E. pubipes* (图 B:41), *E. nemorosum* (图 B:42), *E. reticulatum* (图 B:43), *E. clarkei* (图 B:44; 分布于不丹), 樟叶楼梯草 *E. petelotii* Gagnep., 尖被楼梯草 (图 B:48), *E. xanthophyllum*, *E. pseudoficoides* (图 B:52), *E. albopilosum* (图 B:53), 在另外不少种则有各种突起:(1)不少种(图 B:29-36, 46-47, 49, 51)具角状突起,其中在 *E. pachyceras* (图 B:30), *E. cuspidatum* (图 B:31), *E. leiocephalum* (图 B:33), *E. atroviride* (图 B:34), *E. subcuspidatum*, *E. balansae* (图 B:35), *E. platyphyllum* (图 B:36), *E. dulongense* (图 B:46), *E. nanchuanense* (图 B:51)等种,雌苞片长度强烈缩小,宽度增加,苞片本身变小,但其顶端的角状突起发育良好,长度远超过苞片;(2)在 *E. platyceras* (图 B:32),雌总苞的苞片本身强烈缩小,角状突起发育良好,最大的突起成一斜菱形、边缘有小齿的薄片,长约 2.5 mm,宽 1.5 mm;此外,在 *E. cyrtandri folium* (图 B:28)和 *E. cuneiforme* (图 B:45),雌总苞的苞片中有 4-6 枚本身强度缩小,每苞片顶端有 1 枚相当大的斜倒卵形或斜短条形龙骨状突起;(3)在 *E. retrohirtum* (图 B:27),雌苞片背面有 1 条细纵肋;在最近于广西发现的新种反糙毛楼梯草 *E. retrostrigulosum* W. T. Wang & Y. G. Wei, ined. 雌总苞有 6 枚苞片,外层 2 枚较大、对生苞片的背面有 5 条纵肋,这是我国楼梯草属雌苞片具 5 纵肋的首例报道;无毛或被缘毛。

3.2.5 梨序楼梯草组 sect. *Androsyce* 在 *E. ficoides*, 每一雌总苞约有 19 枚苞片;苞片薄纸质,绿色,三角形,长 0.5-1 mm,宽约 0.3 mm,顶端钝,无突起,近无毛(图 B:54)。在 *E. brachyodontum*,每一雌总苞的苞片 12-35 枚,薄纸质,宽卵形或扁卵形,长 0.8-1.5 mm,宽 1-3 mm,顶端有角状突起,无毛(图 B:55)。

4 小苞片 Bracteoles

生于花序托上的雄小苞片和雌小苞片在质地和颜色二方面与雄总苞和雌总苞的苞片不同,为膜质,半透明,呈白色,但有少数例外。

4.1 雄小苞片 Staminate bracteoles

4.1.1 小叶楼梯草组 sect. *Weddellia* 本组每一雄头状花序的小苞片数目在多数种为 5-15 枚,从此数目一方面向增多的方向变化,出现了 28-30 枚(如在 *E. sinense*, 绿茎楼梯草 *E. viridicaule* W. T. Wang), 50-80 枚(如在 *E. lineolatum* var. *majus*, *E. crenatum*, *E. stewardii*), 100 枚(*E. acuminatum*)和 200 枚(*E. integri folium*)的数目,另一方面则向减少的方向演变,出现了 4 枚(*E. septemflorum*), 1 枚(*E. yaoshanense*)和 0 枚 [*E. salvinoides* (图 A:19)] 等数目;质地为膜质,半透明,呈白色,稀不半透明,呈褐色(如在直尾楼梯草 *E. recticaudatum* W. T. Wang), 或有褐色短线纹[如在 *E. stewardii* (图 A:34)];形状通常狭长,呈条形、倒披针形、披针形或匙形,稀呈卵形(如在紫麻楼梯草 *E. oreocnidoides* W. T. Wang)、宽长圆形[如在 *E. sinense* (图 A:11)] 或倒卵状长圆形(如在 *E. involucreatum*);扁平,稀顶端呈兜形[如在 *E. sinense*, *E. minutifur furaceum*, *E. sukungianum* (图 A:25)], 有时整个小苞片呈船形[如在 *E. beibengense*, *E. recticaudatum*, *E. integri folium* (图 A:8), 叉序楼梯草(图 A:9), *E. tenuicaudatum*, *E. backeri*, *E. asterocephalum*, *E. attenuatum*, *E. crenatum* (图 A:33)];长(0.5-1)-1-2.5(-3.5)mm,稀达 9-9.5 mm(如在 *E. longibracteatum*, *E. brunneinerve*);通常无任何突起,稀在顶端具角状突起[如在 *E. longibracteatum*, *E. duyunense* (图 A:14), *E. yaoshanense*, *E. tenuicornutum* (图 A:35)], 或在背面顶端之下具角状突起(如在 *E. asterocephalum*, *E. mabi-anense*);无毛或被短缘毛,毛长 0.1-0.3 mm;在 *E. boehmerioides* (图 A:6),雄小苞片有钟乳体,这在楼梯草属的小苞片中甚为稀见;本组雄小苞片通常无脉,只在少数种[如 *E. acuminatum* (图 A:4), *E. crenatum* (图 A:33)]有一条中脉。

4.1.2 钝叶楼梯草组 sect. *Laevisperma* 本组的雄小苞片膜质,半透明,呈白色,无任何突起。在 *E. medogensense* (图 A:37),雄头状花序小苞片约 9 枚,倒披针状条形或条形,长约 2 mm,无毛。在 *E. shuzhii* (图 A:38),雄头状花序小苞片约 5 枚,倒披针状条形,长约 2 mm,无毛。在 *E. obtusum* (图 A:39),雄头状花序小苞片 1-3 枚,宽条形或条形,长 2-2.5 mm,无毛,有时有绿色斑点。

4.1.3 骤尖楼梯草组 sect. *Elatostema* 本组的雄头状花序的花序托明显,呈盘状,其上的雄小苞片的数目常为 100 枚到数百枚,如在 *E. subcuspidatum* 约为

100 枚, 在 *E. yangbiense* 约为 160 枚, 在 *E. duyunense* 约为 250 枚, 在 *E. longistipulum* 为 200—450 枚, 在 *E. atroviride* 约为 300 枚, 在 *E. pseudoficoides* 和 *E. alniifolium* 约为 600 枚, 在 *E. binerve* 和 *E. platyphyllum* 多达 1 000 枚; 另外, 在少数种, 由于雄花序托较小, 其雄小苞片的数目随之较少, 如在 *E. litseifolium* 约为 90 枚, 在 *E. tianlinense* 约为 60 枚, 在 *E. pseudocuspidatum* 约为 40 枚, 在 *E. luchunense* 约为 30 枚, 在 *E. pubipes* 约为 10 枚; 质地为膜质, 半透明, 呈白色, 偶尔近顶端呈绿色 (如在 *E. dulongense*), 或中脉和角状突起呈绿色 (如在 *E. tianlinense*), 稀呈褐色 [如在 *E. didymocephalum* (图 A:46), *E. jianshanicum* (Wang, 2003), *E. nanchuanense* (图 A:62)] 或有密集褐色短线纹 [如在 *E. ebracteatum* (图 A:52)]; 形状通常狭长, 呈条形、倒披针形或匙形, 稀正三角形或宽三角形 [如在 *E. tianlinense* (图 A:57)] 或宽倒卵状长方形 [如在绒序楼梯草 (图 A:50), *E. papillosum* (图 A:53), *E. sikkimense* (图 A:56), *E. nanchuanense* (图 A:62)] 或宽倒卵形 [如在 *E. yangbiense* (图 A:44); 通常扁平, 有时顶端呈兜形 [如在 *E. yangbiense*, *E. dulongense*, *E. procridioides*, *E. jinpingense*, *E. nanchuanense* (图 A:62)], 或整个小苞片呈船形 [如在 *E. pseudocuspidatum*, *E. yui*, *E. leioccephalum* (图 A:48), *E. didymocephalum* (图 A:46), *E. longistipulum*, *E. eriocephalum* (图 A:50), *E. auriculatum*, *E. stigmatosum*, *E. manhaoense*, *E. crispulum*, *E. wenzianense*]; 长 (0.8—)1—2.5(—4)mm, 稀达 5—7 mm [如在 *E. paivaeum* (图 A:41), *E. didymocephalum* (图 A:46), *E. papillosum* (图 A:53)]; 通常无任何突起, 稀在顶端 (如在 *E. cunei forme*, *E. dulongense*, *E. manhaoense*) 或在背面顶端之下 [如在 *E. pseudocuspidatum*, *E. yangbiense* (图 A:44), *E. mollifolium*, *E. nanchuanense* (图 A:62)] 具角状突起; 无毛或上部被短缘毛, 毛长 0.1—0.3 mm, 稀长达 0.5 mm (如在 *E. stipitatum*); 通常无脉, 在少数种 [如 *E. cuspidatum* (图 A:43), *E. dulongense*, *E. papillosum* (图 A:53), *E. dissectum* (图 A:54), *E. reticulatum* (图 A:55), *E. tianlinense* (图 A:57), *E. nanchuanense* (图 A:62), *E. quinquecostatum*] 有 1 条中脉; 在 *E. paivaeum* (图 A:41), 雄小苞片有 1 条绿色中脉, 以及与中脉成直角展出的二级脉, 三级以下细脉形成网脉, 这在楼梯草属中甚为罕见; 在马关楼梯草 *E. maguanense* W. T. Wang (图 A:60) 和二脉楼梯草 *E.*

binerve W. T. Wang (Wang, 2006), 小苞片的大小和形状有较大变化, 较大的小苞片有纺锤形的小钟乳体, 这在楼梯草属中罕见。

4.1.4 梨序楼梯草组 sect. *Androsyce* 本组 2 种, *E. ficoides* 和 *E. brachyodontum* 的每一雄隐头花序的小苞片数目为 250—350 枚, 膜质, 半透明, 白色, 条形, 长 1.5—4 mm, 无毛或有疏缘毛 (图 A:66, 67)。

4.2 雌小苞片 Pistillate bracteoles

4.2.1 疏伞楼梯草组 sect. *Pellionioides* 本组每一雌头状花序的小苞片为 60—150 枚, 最长达 400 枚 (在 *E. laxicymosum*), 膜质, 半透明, 白色, 稀具绿色小斑点 (在 *E. laxicymosum*) 或全部呈绿色 (在 *E. oblongifolium*), 条形, 稀三角形, 长 (0.3—)0.8—2 mm, 扁平, 无任何突起, 上部被缘毛或无毛 (图 B:1—3)

4.2.2 小叶楼梯草组 sect. *Weddellia* 本组每一雌头状花序的小苞片通常为 100—200 枚, 在 *E. stewardii* 达 280 枚, 在 *E. sublineare* 达 450 枚, 另一方面, 在少数种数目较少, 如在 *E. stipitatum* 约为 40 枚, 在 *E. pycnodontum* 和 *E. bracteosum* 约为 25 枚, 在 *E. yaoshanense* 约为 12 枚, 在 *E. salvinioides* 为 4—10 枚; 质地为膜质, 稀顶端变厚 [在 *E. ichangense* (图 B:12)], 半透明, 呈白色, 稀呈绿色 (如在 *E. xinningense*, *E. gungshanense*, *E. pseudodissectum*, *E. tenuicornutum*) 或褐色 (如在 *E. boehmerioides*) 或具褐色线纹 (如在 *E. ramosum*, 草叶楼梯草 *E. coriaceifolium* W. T. Wang, *E. attenuatum*, *E. stewardii*), 更稀呈黑色, 不半透明 (在 *E. nigribacteatum*, Wei & Wang 2009); 形状通常狭长, 呈条形、倒披针形或匙形, 稀呈倒卵形或宽倒卵形 (如在 *E. laevissimum*, *E. pseudodissectum*, *E. involucreatum*); 长 (0.3—)0.5—1.5 mm, 稀长达 2 mm (如在 *E. nasutum* var. *nasutum*, *E. filipes*, *E. lasiocephalum*, *E. bracteosum*) 或 3 mm (在 *E. minutifurfuraceum*); 扁平, 稀顶端呈兜形 [如在荔波楼梯草 *E. liboense* W. T. Wang, *E. coriaceifolium*, *E. nasutum* var. *nasutum* (图 B:19)], 或整个雌小苞片呈船形 [如在 *E. longibracteatum*, *E. attenuatoides* (图 B:13), *E. strigulosum*, *E. youyangense*]; 无任何突起, 稀在顶端具角状突起 (如在 *E. longibracteatum*, *E. xinningense*, *E. attenuatoides*, *E. attenuatum*, *E. youyangense*), 或在背面顶端之下有角状突起 (如在 *E. nasutum* var. *nasutum*); 无毛或被缘毛, 毛通常长 0.1—0.3 mm, 稀长 0.5—0.8 mm [如在 *E. goudotianum* var. *manongarivense* (图 B:14), *E. podophyllum* (图 B:15)]。

4.2.3 钝叶楼梯草组 sect. *Laevisperma* 本组的雌小苞片膜质,半透明,呈白色,无任何突起。在 *E. medogensense*(图 B:23),每一雌头状花序的小苞片约 24 枚,狭条形或倒披针状狭条形,长约 2 mm,上部有疏缘毛。在 *E. shuzhii*,每一雌头状花序的小苞片约 5 枚,倒披针状狭条形,长约 2 mm,无毛,顶端稍变厚。在 *E. obtusum*(图 B:24),每一雌头状花序的小苞片只有 2 枚,呈披针形,长 1—1.5 mm,疏被短缘毛。

4.2.4 骤尖楼梯草组 sect. *Elatostema* 本组每一雌头状花序的小苞片数目在多数种为 100—500 枚,在 *E. lungzhouense* 达 850 枚,在 *E. xanthophyllum* 达 900 枚,在 *E. eriocephalum* 和 *E. pseudobrachyodontum* 达 1 000 枚,在 *E. balansae* 达 1 300 枚,在 *E. angustitepalum* 达 1 500 枚,在巨序楼梯草 *E. megacephalum* 达 5 000 枚以上,另外,在少数种,由于花序托较小,小苞片数目随之较少,在 100 枚之下,如在 *E. retrohirtum* 约为 85 枚,在 *E. pseudocuspdatum* 约为 40 枚,在 *E. pubipes* 约为 30 枚;质地通常为膜质,半透明,呈白色,稀呈绿色(如在 *E. leioccephalum*, *E. molliifolium*, *E. papillosum*, *E. napoense*, 河口楼梯草 *E. hekouense* W. T. Wang, *E. xanthophyllum*, *E. pseudobrachyodontum*, *E. pseudoficoides*), 稀有褐色线纹[如在 *E. calci ferum*(图 B:50)]或有褐色小斑点[如在 *E. angustitepalum*, *E. megacephalum*, *E. ebracteatum*(图 B:37)],还稀呈黑绿色(在辐毛楼梯草 *E. actinotrichum* W. T. Wang; Wang 2010)或黑色(在黑苞南川楼梯草 *E. nanchuanense* var. *nigribacteolatum* W. T. Wang; Wang 2010);形状通常狭长,呈条形、狭倒披针形或匙形,稀呈宽椭圆形(在 *E. longipes*)、倒卵形[如在 *E. platyphyllum*(图 B:36), *E. pseudoficoides*(图 B:52)]、或狭三角形(*E. albopilosum* 的雌花序托上靠近其边缘的雌小苞片,图 B:53);长(0.3—)0.5—1.5 mm,稀达 2 mm [在河池楼梯草 *E. hechiense* W. T. Wang & Y. G. Wei(Wang & Wei 2007), *E. jianshanicum*, *E. petelotii*, *E. acutitepalum*],达 3 mm(在 *E. papillosum*),达 4 mm(如在 *E. maguanense*, *E. binerve*),甚至达 5 mm [在 *E. nemorosum*(图 B:42)];通常扁平,稀顶端呈兜形(如在 *E. procridioides*, *E. binerve*)或整个小苞片呈船形[如在 *E. subcuspidatum*, *E. acutitepalum*(图 B:48), *E. maguanense*, *E. wenzianense*];通常无任何突起,稀顶端具一角状突起[如在 *E. pseudocuspdatum*(图 B:29), *E. molliifolium*, *E. stigmatosum*, *E. pseudobrachyodontum*(图 B:49)],或在背面顶端之下有一角状突起[如在

E. acutitepalum(图 B:48)];在少数种无毛(如 *E. angustitepalum*, *E. yui*, *E. hechiense*, *E. napoense*, *E. jianshanicum*, *E. ferrugineum*, *E. maguanense*, *E. binerve*, *E. melanophyllum*),在多数种疏被缘毛,稀顶端有密集柔毛[如在 *E. eriocephalum*(图 B:38), *E. hekouense*, *E. manhaoense*],毛通常长 0.1—0.4 mm,稀达 0.5—0.8 mm [如在 *E. eriocephalum*(图 B:38), *E. nemorosum*(图 B:42)]。

4.2.5 梨序楼梯草组 sect. *Androsyce* 本组雌小苞片为膜质,半透明,无任何突起。在 *E. ficoides*(图 B:54),每一雌头状花序的小苞片约为 80 枚,呈白色,条形或三角状条形,长约 1 mm,顶端被缘毛。在 *E. brachyodontum*(图 B:55),每一雌头状花序的小苞片约为 400 枚,有约 3 条褐色纵线纹或有褐色短绒纹,近倒梯形、狭倒卵形或条形,长 1—1.4 mm,顶端疏被短缘毛。

5 演化趋势 Evolutionary trends

楼梯草属原始群疏伞楼梯草组 sect. *Pellionioides* 的雄花序为 2—5 回分枝的聚伞花序,有 15—90 枚苞片,苞片呈绿色,纸质,通常狭卵形、三角形或条形,长 0.5—4 mm,扁平,无任何突起,上述花序构造和苞片形态与楼梯草组的原始群冷水花属 *Pilea*(Weddell, 1869; Chen, 1995)和其近缘属赤车属 *Pellionia*(Weddell, 1869; Wang, 1995)的花序构造和苞片形态极为相似,因此,上述各种苞片形态无疑是楼梯草属苞片的原始特征,据此可观察到楼梯草属总苞苞片的以下演化趋势:(1)多少等大,形状相似,在花序托边缘成一层轮生→排列成二层,外层 2 枚较大,对生,其他排列成内层,较小,形状与外层多少不同;(2)狭卵形、狭三角形或条形→宽卵形、宽三角形或扁半圆形→由于长度强烈缩小,宽度增大,导致总苞苞片最后消失;(3)扁平→顶端兜形→船形→船形,顶部向上伸长成一细筒;(4)无任何突起
 ↗背面有 1 龙骨状突起,或有 1—6 条纵肋或翅 (5)
 ↘顶端有短至长的角状突起→背面顶端之下有角状突起;
 分生→基部合生→由于长度强烈缩小,宽度强烈增大,总苞苞片围绕花序托边缘合生成一横条形狭片;(6)每花序的苞片数目一方面由 7—45 枚增到 50—180 枚,另一方面则减少到 5 枚以下。此外,还观察到小苞片的以下演化趋势:(1)膜质,半透明,白色
 ↗具褐色线纹或整个小苞片呈褐色→呈黑色 (2)扁平→顶端
 ↘薄膜质,透明,无色;

兜形→船形;(3)无任何突起→顶端或背面顶端之下具角状突起;(4)每花序的小苞片数目一方面由 7—45 枚增到 100 或数百枚,甚至达到 1 千到数千枚,另一方面则减少到 5 枚以下,甚至到 0 枚,即完全消失。

上述各种形态的演变,角状突起等突起的出现,可在不同演化路线中发现,因此,这些特征对进行属下组、系等分类群的划分,不能起到任何作用,但是对了解和判断属下各级分类群的演化水平却有所帮助,例如:(1)疏伞楼梯草组的雄聚伞花序苞片的形态、大小与冷水花属和赤车属的雄苞片形态、大小极为相似,而此组的雌头状花序的总苞苞片与其雄苞片也颇相似,这种情况进一步说明疏伞楼梯草组是楼梯草属的原始群。(2)渐尖楼梯草,光叶楼梯草,细尾楼梯草及近缘种的雄苞片与 sect. *Pellionoides* 的雄苞片颇为相似,这可说明 *E. acuminatum* 这一小群在其所隶属的小叶楼梯草组中居于原始的系统位置。此外,上述演化趋势也有助于了解一些属下近缘分类群的不同演化水平,例如:(1)骤尖楼梯草中,多数种的苞片具角状突起或其他突起,而在小叶楼梯草组,这样的种则较少,由此说明前者比后者进化;(2)梨序楼梯草组 sect. *Androsyce* 中的 2 种,梨序楼梯草 *E. ficoides* 和短齿楼梯草 *E. brachyodontum* 是近缘种,前者的雄苞片膜质,半透明,白色,雌苞片三角形,无任何突起,而后者的雄苞片薄膜质,透明,无色,雌苞片宽三角形,顶端有角状突起,由此可见后者显然比前者进化(图 A:66—67;图 B:54—55);(3)在托叶楼梯草 *E. nasutum*, 模式变种 var. *nasutum* 的雄苞片顶端有一角状突起,其变种海南托叶楼梯草 var. *hainanense* 的雄苞片则在背面顶端之下有一角状突起,这一特征说明此变种比模式变种进化,可能是在海南岛脱离大陆后形成的新地理变种(图 A:28-29)。

致谢 蒙中国科学院华南植物园、广西植物研究所和昆明植物研究所惠借标本,昆明植物所税玉民博士和广西植物所韦毅刚副研究员惠赠或惠借珍贵标本,谢磊博士提供有关花序和马达加斯加楼梯草属文献,王忠涛和班勤二先生办理向国内外有关标本馆借用标本工作,孙英宝先生为本文绘图,作者谨表示衷心感谢。I am grateful to the director and curator of K for kindly sending specimens of *Elatostema* on loan.

参考文献:

- Bernbeck F. 1932. Vergleichende Morphologie der Urticaceen- und Moraceen-Infloreszenzen[M]. Jena: Verlag von Gustav Fischer
- Chen CJ(陈家瑞). 1995. *Pilea*. In: Flora Republicae Popularis Sinicae(中国植物志)[M]. Beijing: Science Press, 23(2): 57—156
- Lin Q, Duan LD. 2008. Two new species and a new series of *Elatostema*(Urticaceae) from China[J]. *Bot J Linn Soc*, 158: 674—680
- Lin Q, Friis I, Wilmot-Dear CM. 2003. *Elatostema*[M]//Wu ZY, Raven PH, eds. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. 5: 127—163
- Schröter H, Winkler H. 1935-1936. Monographie der Gattung *Elatostema*[J]. *s. l. Repert Sp Nov Beih*, 83(1): 9351—56; 83(2): 1—174
- Shih BL, Yang YP, Liu HY, et al. 1995. Notes on *Elatostema* of Taiwan[J]. *Bot Bull Acad Sin*, 36: 155—167
- Wang WT(王文采). 1980. Classificatio specierum Sinicarum *Elatostematis*(Urticaceae)(中国荨麻科楼梯草属分类)[J]. *Bull Bot Lab N-E Forest Inst*(东北林学院植物研究汇刊), 7: 1—96
- Wang WT(王文采). 1995. *Pellionia* & *Elatostema*[M]//Flora Republicae Popularis Sinicae(中国植物志)[M]. Beijing: Science Press, 23(2): 160—317
- Wang WT(王文采). 1997. Two new species of *Elatostema* (Urticaceae) from Yunnan, China(云南楼梯草属二新种)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), 35(5): 457—460
- Wang WT(王文采). 2003. Notes on *Elatostema* Forst. (Urticaceae) from Yunnan Province(云南楼梯草属研究随记)[J]. *Bull Bot Res*(植物研究), 23(3): 258—260
- Wang WT(王文采). 2006. Notes on *Pellionia* and *Elatostema* (Urticaceae) in southeastern Yunnan(云南东南部赤车属和楼梯草属研究随记)[J]. *Bull Bot Res*(植物研究), 26(1): 15—24
- Wang WT(王文采). 2009. On some botanic terms III(关于一些植物学术语的中译等问题)[J]. *Guihaia*(广西植物), 29(1): 1—6
- Wang WT(王文采). 2010. New taxa of *Pellionia* and *Elatostema* (Urticaceae) from China(荨麻科赤车属和楼梯草属新分类群)[J]. *Guihaia*(广西植物), 30(1): 1—12
- Wang WT(王文采). Wei YG(韦毅刚). 2007. Five new species of *Elatostema* J. R. et G. Forst. (Urticaceae) from Guangxi, China(广西楼梯草属五新种)[J]. *Guihaia*(广西植物), 28(1): 1—3
- Wang WT(王文采). Wei YG(韦毅刚). 2008. *Elatostema duyunense*, a new species of Urticaceae from Guizhou, China(都匀楼梯草, 贵州荨麻科一新种)[J]. *Guihaia*(广西植物), 28(1): 1—3
- Weddell HA. 1869. *Pilea, Pellionia* & *Elatostema*[M]//De Candolle A(ed.). *Prodrum systematis naturalis regni vegetabilis*. Paris, 16(1): 104—191
- Wei YG(韦毅刚), Wang WT(王文采). 2009. Three new species and one variety of *Elatostema* J. R. & G. Forst. (Urticaceae) from Guangxi(广西楼梯草属三新种和一新变种)[J]. *Guihaia*(广西植物), 29(2): 143—148
- Wei YG(韦毅刚), Wang WT(王文采). 2009. Notes on *Elatostema* J. R. et G. Forst. (Urticaceae) from Guangxi(广西楼梯草属研究随记)[J]. *Guihaia*(广西植物) 29(6): 711—718
- Yang YP, Shih BL, Liu HY. 1996. *Elatostema*[M]//Huang TC(ed.). Flora of Taiwan. sec. ed. Taipei: Tah jinn Printing Company Ltd., 2: 205—221