



藁草属少花藁草组(莎草科)的 果囊形态及其系统学意义

鲁益飞^{1,2}, 刘永娣³, 郑子洪⁴, 何芳³, 褚文珂³, 金水虎¹, 金孝锋^{1*}

(1. 浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江大学 生命科学学院, 浙江 杭州 310058;
3. 杭州师范大学 生命与环境科学学院, 浙江 杭州 311121; 4. 浙江九龙山国家级自然保护区管理中心, 浙江
遂昌 323300)

摘要: 用扫描电镜观察了少花藁草组 *Carex* sect. *Paniceae* (莎草科) 26 种 3 变种的果囊形态和微形态特征。结果表明: (1) 果囊形状 (喙除外) 为倒卵球形、椭球形或卵球形, 均为钝三棱状, 果囊长度为 1.99~7.27 mm, 喙多弯曲 (仅 1 种 *C. striatula* 果囊的喙直立), 喙急缩或渐缩, 喙长与果囊长度的比值为 1/8~1/2, 表皮细胞多明显隆起, 极少数隆起不明显, 且多数性状种内保持稳定; (2) 喙口形态分斜截、平截、微二齿和二齿 4 类, 且在种内有变异, 如 *C. arakiana*、线柄藁草 *C. filipes*、丝柄藁草 *C. rouyana*、*C. purpurifera*; (3) 可根据果囊长度和喙的收缩情况区分部分近缘种, 如线柄藁草与少囊藁草 *C. egena*、浙江藁草 *C. zhejiangensis* 与显舌藁草 *C. macroglossa*; (4) 果囊长度、喙长与果囊长度的比值在 sect. *Paniceae* s.s. 与 sect. *Laxiflorae* 2 组间有显著差异, 对两组的界定有一定价值; (5) 被视为组或亚属重要分类性状的果囊横切形状 (三棱状或双凸状) 在界定少囊藁草组与相关组时无意义, 果囊形态对界定少花藁草组有重要的系统学意义。

关键词: 藁草属; 少花藁草组; 果囊; 微形态; 系统学意义

中图分类号: Q 948

文献标志码: A

文章编号: 1008-9497(2022)06-760-07

LU Yifei^{1,2}, LIU Yongdi³, ZHENG Zihong⁴, HE Fang³, CHU Wenke³, JIN Shuihu¹, JIN Xiaofeng¹ (1. College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A & F University, Hangzhou 311300, China; 2. College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 3. College of Life & Environment Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou 311121, China; 4. Administration of Zhejiang Jiulongshan National Nature Reserve, Suichang 323300, Zhejiang Province, China)

Utricle morphology of the species in *Carex* sect. *Paniceae* (Cyperaceae) and its systematic significance. Journal of Zhejiang University (Science Edition), 2022, 49(6):760-766

Abstract: The utricle morphological and micromorphological characters of 26 species and 3 varieties of *Carex* sect. *Paniceae* were investigated under scanning electron microscopy (SEM). The results reveal that (1) the shapes of utricle bodies (beak excluded) are obovoid, ellipsoid or ovoid, obtusely trigonous, the lengths of utricle ranged from 1.99 to 7.27 mm, and beaks are almost bent (only *C. striatula* erect), abruptly or gradually contracted. The ratios of beak lengths and utricle bodies range from 1/8 to 1/2, and the epidermal cells are generally distinctly elevated, the cases that indistinctly elevated are rare. These characters remain stable within species; (2) beak orifices are obliquely truncated, truncated, 2-minute-lobed or bidentate, which are variable within species, e.g. in *C. arakiana*, *C. filipes*, *C. rouyana*, *C. purpurifera*; (3) the characters of utricle length and beak apical contraction can be used to distinguish the close species, such as *C. filipes* and *C. egena*, *C. zhejiangensis* and *C. macroglossa*; (4) the characters of utricle length and the

收稿日期: 2021-10-19.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (32070218, 31770212).

作者简介: 鲁益飞 (1993—), ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6095-3821>, 女, 博士研究生, 主要从事植物分类和系统进化研究。
*通信作者, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8195-6738>, E-mail: docxfjin@163.com.

ratio of utricule length to beak are valuable for distinguishing sect. *Paniccae* s.s. and sect. *Laxiflorae*; (5) the utricule cross-sectional shape (trigonous or biconvex) may be not work for defining the related sections of sect. *Paniccae*, although it is always considered as an important trait in subgeneric classification. The present study shows that the utricule morphology is of systematic significance in sect. *Paniccae*.

Key Words: *Carex*; sect. *Paniccae*; utricule; micromorphology; systematic significance

藁草是莎草科 Cyperaceae 最大的属,约 2 000 种,广布于世界 (<http://wcsp.science.kew.org/>)。在传统藁草族 tribe. Cariceae 分类研究中,常根据先出叶(果囊)合生情况、是否有小穗轴从先出叶中伸出以及小穗轴上雄花数、叶片有无主脉等性状分为 5 个属:藁草属 *Carex* L.、嵩草属 *Kobresia* Willd.、*Schoenoxiphium* Nees.、*Cymophyllus* Mack. 和 *Uncinia* Pers.。分子系统学研究结果显示,藁草属并非单系类群,在系统发育树上均嵌套了其他 4 种与之近缘的属,因此重新界定后的藁草属范围等同藁草族^[1]。随着采样广度和深度的增加,藁草属被分为 6 个亚属:subgs. *Siderosticta* Waterway、*Psyllophorae* (Degl.) Peterm.、*Euthyceras* Peterm.、*Uncinia* (Pers.) Peterm.、*Carex*、*Vignea* (P. Beauv. ex T. Lestib.) Heer, 该系统框架被广泛认可^[2-3]。

少花藁草组 sect. *Paniccae* G. Don 为东亚-北美间断分布的中等大小的组,有些种可分布至欧洲,根据雄小穗单生于顶部、上部雌小穗有柄或近无柄、下部雌小穗具柄、具茎生叶的特征,以 *C. panicea* L. 为模式建立。由于建立初期涉及该组种的研究成果发表不多,对其形态特征认识不足,导致界定存在问题,收录了本不属于该组的种,例如急尖藁草组 sect. *Acutae* Fries 中的 *C. rigida* Gooden. 和 *C. caespitosa* L. 等。随着越来越多新分类群成果的发表,对该组的界定愈加清晰,文献[4]认为,sect. *Paniccae* 顶生小穗雄性,侧生小穗雌性、具柄,雌花鳞片先端圆钝或具短芒,果囊鼓胀,具明显或不明显的脉,横截面呈钝三角形或圆形,具柄,柱头 3 个。还将顶生小穗雄性,雌花鳞片先端钝、急尖或具芒,果囊具明显脉,具柄,秆横切面呈锐三角形,柱头 3 个的种归为疏花藁草组 sect. *Laxiflorae* (Kunth) Mack.。HOSHINO 等^[5]对 sect. *Paniccae* 的界定与文献[4]相似。《中国植物志》^[6]则认为,sect. *Paniccae* 与 sect. *Laxiflorae* 的主要区别在于前者果囊喙短,仅收录 1 种 *C. sparsiflora* (Wahlenb.) Steud., 将许多本隶属于

sect. *Paniccae* 的种归为 sect. *Laxiflorae*, 如阿里山藁草 *C. arisanensis* Hayata、少囊藁草 *C. egena* H. Lév. & Vaniot、线柄藁草 *C. filipes* Franch. & Sav. 等。此外,sect. *Laxiflorae* 收录了菱形果藁草组 sect. *Rhomboidales* Kük.、隐匿藁草组 sect. *Infossae* S.W. Su 中的部分种,如白马藁草 *C. baimaensis* S. W. Su、长嘴藁草 *C. longerostrata* C.A. Mey. 和平菱果藁草 *C. macrandrolepsis* H. Lév. 和上海藁草 *C. shanghaiensis* S.X. Qian & Y.Q. Liu 等。Flora of China^[7]对 sect. *Paniccae* 的界定稍有调整,如将明显不属于同一类的白马藁草、和平菱果藁草等种移出,归为 sect. *Careyanae* Tuck. ex Kük.。最新的分子系统学研究表明,sect. *Paniccae*、sect. *Laxiflorae* 和 sect. *Bicolores* (Tuck. ex L. H. Bailey) Rouy 三者聚为一支,建议归并,采用少花藁草组 sect. *Paniccae* 的范畴^[2,8],但由于 sect. *Bicolores* 的柱头有 2 个,果囊呈双凸状或近球形,近无喙或具很短的喙,极易与 sect. *Paniccae* 和 sect. *Laxiflorae* 区别,故本研究界定的少花藁草组排除了 sect. *Bicolores*, 仅包括狭义少花藁草组 sect. *Paniccae* s.s. 和 sect. *Laxiflorae*, 共约 40 种。

果囊是藁草族植物的特有结构,其本质为先出叶,不同种类藁草的果囊形态不同,果囊形状、喙的形态、表面毛被和脉也有差别,而在同种内,果囊形态较稳定,受环境影响较小,可作为藁草属内物种划分的重要依据。大量研究表明,果囊形态和微形态对组的界定具有一定参考价值^[9-12]。本研究主要通过少花藁草组果囊形态和微形态的观测,分析并探讨果囊形态和微形态在种内和组内种间的稳定性及在少花藁草组中的系统学意义。

1 材料与方法

1.1 材料来源

实验材料为少花藁草组中 26 种 3 变种,共 36 个样品,均取自腊叶标本,标本根据文献[4-7]鉴定。材料来源信息详见表 1。

表 1 材料来源

Table 1 The sources of materials

| 组 | 样品 | 采集地 | 凭证标本* |
|---------------------------------------|---|-------------------------|--|
| | <i>C. arakiana</i> -1 | Japan, Tottori | X.F. Jin & Y.F. Lu (金孝锋, 鲁益飞) 4416(ZJFC) |
| | <i>C. arakiana</i> -2 | Japan, Gifu | J. Oda 2800 (KYO) |
| | 阿里山薹草 <i>C. arisanensis</i> | China, Zhejiang | Y.F. Lu & X.F. Jin (鲁益飞, 金孝锋) 212(ZJFC) |
| | 宝华山薹草 <i>C. baohuashanica</i> | China, Jiangsu | W.J. Chen & X. Geng (陈伟杰, 耿新) 3447 (ZJFC) |
| | 少囊薹草 <i>C. egena</i> | China, Zhejiang | X.F. Jin (金孝锋) 3923(ZJFC) |
| | 线柄薹草 <i>C. filipes</i> -1 | Japan, Tochigi | X.F. Jin & Y.F. Lu (金孝锋, 鲁益飞) 4442(ZJFC) |
| | 线柄薹草 <i>C. filipes</i> -2 | Japan, Kochi | J. Oda 1842 (KYO) |
| | <i>C. filipes</i> var. <i>oligostachys</i> | Korea, Keinan | J. Ohwi 6903 (KYO) |
| | <i>C. filipes</i> var. <i>tremula</i> | Japan, Kagoshima | J. Oda 4076 (KYO) |
| 狭义少花薹草组 sect. <i>Paniceae</i> s.s. | <i>C. jackiana</i> | Australia, Victoria | R. Melville 3226 (P) |
| | 显舌薹草 <i>C. macroglossa</i> -1 | Japan, Tochigi | X.F. Jin & Y.F. Lu (金孝锋, 鲁益飞) 4443(ZJFC) |
| | 显舌薹草 <i>C. macroglossa</i> -2 | China, Zhejiang | H. Wang (王泓) 1546(ZJFC) |
| | <i>C. papulosa</i> | Japan, Tochigi | J. Oda 3032 (KYO) |
| | <i>C. parciflora</i> | Japan, Nagano | T. Shimizu 80-378 (TI) |
| | <i>C. parciflora</i> var. <i>tsukoensis</i> | Japan, Okayama | N. Kurosaki 9285 (TI) |
| | 毛缘薹草 <i>C. pilosa</i> | Japan, Hokkaido | K. Takita 1657 (KYO) |
| | 丝柄薹草 <i>C. rouyana</i> -1 | Japan, Tochigi | X.F. Jin & Y.F. Lu (金孝锋, 鲁益飞) 4444(ZJFC) |
| | 丝柄薹草 <i>C. rouyana</i> -2 | China, Zhejiang | Y.F. Lu (鲁益飞) 96(ZJFC) |
| | 丝柄薹草 <i>C. rouyana</i> -3 | Japan, Tochigi | J. Oda 2755 (KYO) |
| | <i>C. vaniotii</i> | Japan, Ishikawa | J. Oda 1593 (KYO) |
| | 浙江薹草 <i>C. zhejiangensis</i> -1 | China, Zhejiang | Y.F. Lu (鲁益飞) 100(ZJFC) |
| | 浙江薹草 <i>C. zhejiangensis</i> -2 | China, Zhejiang | X.F. Jin (金孝锋) 2130(ZJFC) |
| | <i>C. albursina</i> | America, Wisconsin | E.J. Judziewicz 14150 (WIS) |
| | <i>C. blanda</i> | America, Wisconsin | T.S. Cochrane 12936 (WIS) |
| | <i>C. crebriflora</i> | America, Virginia | M.L. Fernald & B. Long 12962 (HUH) |
| | <i>C. gracilescens</i> | America, Wisconsin | W.S. Alverson 1101 (WIS) |
| | <i>C. hendersonii</i> | America, Oregon | L.F. Henderson 4279 (HUH) |
| | <i>C. kraliana</i> | America, Virginia | M.L. Fernald & B. Long 11784 (HUH) |
| 疏花薹草组 sect. <i>Laxiflorae</i> | 疏花薹草 <i>C. laxiflora</i> | America, Vermont | D.E. Boufford et al. 22972 (KYO) |
| | <i>C. leptonevia</i> | America, Vermont | D.E. Boufford et al. 22920 (KYO) |
| | <i>C. ormostachaya</i> | America, Wisconsin | T.S. Cochrane & B.A. Cochrane 13267a (WIS) |
| | <i>C. purpurifera</i> -1 | America, North Carolina | A.E. Radford 45360 (HUH) |
| | <i>C. purpurifera</i> -2 | America, Tennessee | D.E. Boufford & S.A. Spongberg 22880 (HUH) |
| | <i>C. radfordii</i> | America, North Carolina | B.A. Sorrie 7311 (HUH) |
| | <i>C. striatula</i> | America, Virginia | J.T. Baldwin 194 (HUH) |
| | <i>C. styloflexa</i> | America, Virginia | M.L. Fernald & L. Griscom 4336 (HUH) |

注 KYO为日本京都大学综合研究博物馆, TI为日本东京大学综合研究博物馆, P为法国巴黎自然历史博物馆, WIS为美国威斯康星大学标本馆, HUH为哈佛大学标本馆, ZJFC为浙江农林大学植物标本馆。

1.2 实验方法

在查阅文献的基础上, 结合观察样品标本, 对果囊性状进行筛选, 最终选定的观测性状包括果囊形状、长度, 喙长与果囊长度的比值, 喙的收缩、弯曲情况, 喙口形态和果囊细脉间表皮细胞的隆起情况。

果囊长度测量: 每个样品随机取 10 粒成熟果囊, 在体视镜下用游标卡尺测量果囊长度, 进行统计分析, 用 IBM SPSS 21S 软件进行差异显著性分析检验。

果囊形态观察: 先选择成熟、干燥且完整的果

囊, 置于体视镜下观察, 记录果囊形状、喙的收缩和弯曲情况; 再将果囊粘贴于样品台上, 在喷金仪中抽真空喷金, 置于 GEMINI-300 扫描电镜下观察并拍摄果囊形态、喙和果囊表面照片。

2 结果

少花薹草组果囊的形态和微形态观测数据见表 2, 显微照片见图 1 和图 2。

表2 果囊形态和微形态特征统计

Table 2 Morphological and micromorphological characters of utricles

| 组 | 样品 | 果囊形状 | 果囊长度/ mm | 喙长与 果囊长度 的比值 | 喙 收缩 情况 | 喙 弯曲 情况 | 喙口 形态 | 表皮细胞 隆起情况 |
|--|---|-----------|-------------|--------------------|---------------|---------------|----------|--------------|
| 狭义少花 薹草组 sect. <i>Panicaceae</i> s.s. | <i>C. arakiana</i> -1 | 倒卵球形、钝三棱状 | 4.85±0.06 | 约 1/3 | 急缩 | 弯曲 | 斜截 | 明显隆起 |
| | <i>C. arakiana</i> -2 | 倒卵球形、钝三棱状 | 4.21±0.05 | 约 1/3 | 急缩 | 弯曲 | 微二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. arisanensis</i> | 倒卵球形、钝三棱状 | 5.85±0.22 | 约 1/2 | 急缩 | 弯曲 | 平截 | 明显隆起 |
| | <i>C. baohuashanica</i> | 椭球形、钝三棱状 | 6.15±0.10 | 约 1/2 | 急缩 | 弯曲 | 斜截 | 明显隆起 |
| | <i>C. egena</i> | 椭球形、钝三棱状 | 5.55±0.10 | 约 1/2 | 渐缩 | 弯曲 | 斜截 | 明显隆起 |
| | <i>C. filipes</i> -1 | 倒卵球形、钝三棱状 | 5.15±0.10 | 约 1/2 | 急缩 | 弯曲 | 二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. filipes</i> -2 | 倒卵球形、钝三棱状 | 5.23±0.22 | 约 1/2 | 急缩 | 弯曲 | 微二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. filipes</i> var. <i>oligostachys</i> | 椭球形、钝三棱状 | 6.35±0.11 | 约 1/2 | 渐缩 | 弯曲 | 斜截 | 不明显隆起 |
| | <i>C. filipes</i> var. <i>tremula</i> | 椭球形、钝三棱状 | 4.65±0.21 | 约 1/2 | 急缩 | 弯曲 | 斜截 | 不明显隆起 |
| | <i>C. jackiana</i> | 卵球形、钝三棱状 | 4.89±0.87 | 约 1/2 | 渐缩 | 弯曲 | 斜截 | 明显隆起 |
| | <i>C. macroglossa</i> -1 | 倒卵球形、钝三棱状 | 5.76±0.07 | 约 1/2 | 渐缩 | 弯曲 | 微二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. macroglossa</i> -2 | 倒卵球形、钝三棱状 | 4.16±0.68 | 约 1/2 | 渐缩 | 弯曲 | 微二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. papulosa</i> | 椭球形、钝三棱状 | 5.36±0.24 | 约 1/2 | 渐缩 | 弯曲 | 斜截 | 明显隆起 |
| | <i>C. parciflora</i> | 倒卵球形、钝三棱状 | 4.78±0.37 | 约 1/2 | 渐缩 | 弯曲 | 微二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. parciflora</i> var. <i>tsukoensis</i> | 椭球形、钝三棱状 | 5.34±0.28 | 约 1/2 | 渐缩 | 弯曲 | 二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. pilosa</i> | 倒卵球形、钝三棱状 | 4.93±0.34 | 约 1/2 | 渐缩 | 弯曲 | 二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. rouyana</i> -1 | 椭球形、钝三棱状 | 6.70±0.08 | 约 1/2 | 急缩 | 弯曲 | 斜截 | 明显隆起 |
| | <i>C. rouyana</i> -2 | 椭球形、钝三棱状 | 5.87±0.78 | 约 1/2 | 急缩 | 弯曲 | 二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. rouyana</i> -3 | 椭球形、钝三棱状 | 6.28±0.48 | 约 1/2 | 急缩 | 弯曲 | 微二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. vaniotii</i> | 椭球形、钝三棱状 | 4.73±0.22 | 约 1/2 | 急缩 | 弯曲 | 二齿 | 明显隆起 |
| <i>C. zhejiangensis</i> -1 | 卵球形、钝三棱状 | 7.27±0.46 | 约 1/2 | 渐缩 | 弯曲 | 二齿 | 明显隆起 | |
| <i>C. zhejiangensis</i> -2 | 卵球形、钝三棱状 | 7.12±0.39 | 约 1/2 | 渐缩 | 弯曲 | 二齿 | 明显隆起 | |
| 疏花薹草组 sect. <i>Laxiflorae</i> | <i>C. albursina</i> | 倒卵球形、钝三棱状 | 4.05±0.15 | 约 1/5 | 渐缩 | 弯曲 | 斜截 | 明显隆起 |
| | <i>C. blanda</i> | 倒卵球形、钝三棱状 | 2.80±0.08 | 约 1/8 | 急缩 | 弯曲 | 平截 | 明显隆起 |
| | <i>C. crebriflora</i> | 椭球形、钝三棱状 | 3.75±0.09 | 约 1/4 | 渐缩 | 弯曲 | 平截 | 明显隆起 |
| | <i>C. gracilescens</i> | 倒卵球形、钝三棱状 | 2.98±0.14 | 约 1/8 | 急缩 | 弯曲 | 平截 | 明显隆起 |
| | <i>C. hendersonii</i> | 椭球形、钝三棱状 | 5.55±0.11 | 约 1/3 | 急缩 | 弯曲 | 二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. kraliana</i> | 椭球形、钝三棱形 | 3.64±0.39 | 约 1/4 | 渐缩 | 弯曲 | 斜截 | 明显隆起 |
| | <i>C. laxiflora</i> | 椭球形、钝三棱状 | 3.48±0.11 | 约 1/4 | 急缩 | 弯曲 | 二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. leptonevia</i> | 卵球形、钝三棱状 | 3.08±0.05 | 约 1/8 | 急缩 | 弯曲 | 斜截 | 明显隆起 |
| | <i>C. ormostachya</i> | 倒卵球形、钝三棱状 | 1.99±0.03 | 约 1/8 | 急缩 | 弯曲 | 平截 | 不明显隆起 |
| | <i>C. purpurifera</i> -1 | 倒卵球形、钝三棱状 | 3.92±0.07 | 约 1/4 | 急缩 | 弯曲 | 斜截 | 明显隆起 |
| | <i>C. purpurifera</i> -2 | 倒卵球形、钝三棱状 | 3.96±0.32 | 约 1/4 | 急缩 | 弯曲 | 微二齿 | 明显隆起 |
| | <i>C. radfordii</i> | 卵球形、钝三棱状 | 5.25±0.12 | 约 1/4 | 渐缩 | 弯曲 | 斜截 | 明显隆起 |
| <i>C. striatula</i> | 倒卵球形、钝三棱状 | 4.84±0.15 | 约 1/5 | 急缩 | 直 | 平截 | 明显隆起 | |
| <i>C. styloflexa</i> | 卵球形、钝三棱状 | 3.69±0.05 | 约 1/5 | 急缩 | 弯曲 | 斜截 | 明显隆起 | |

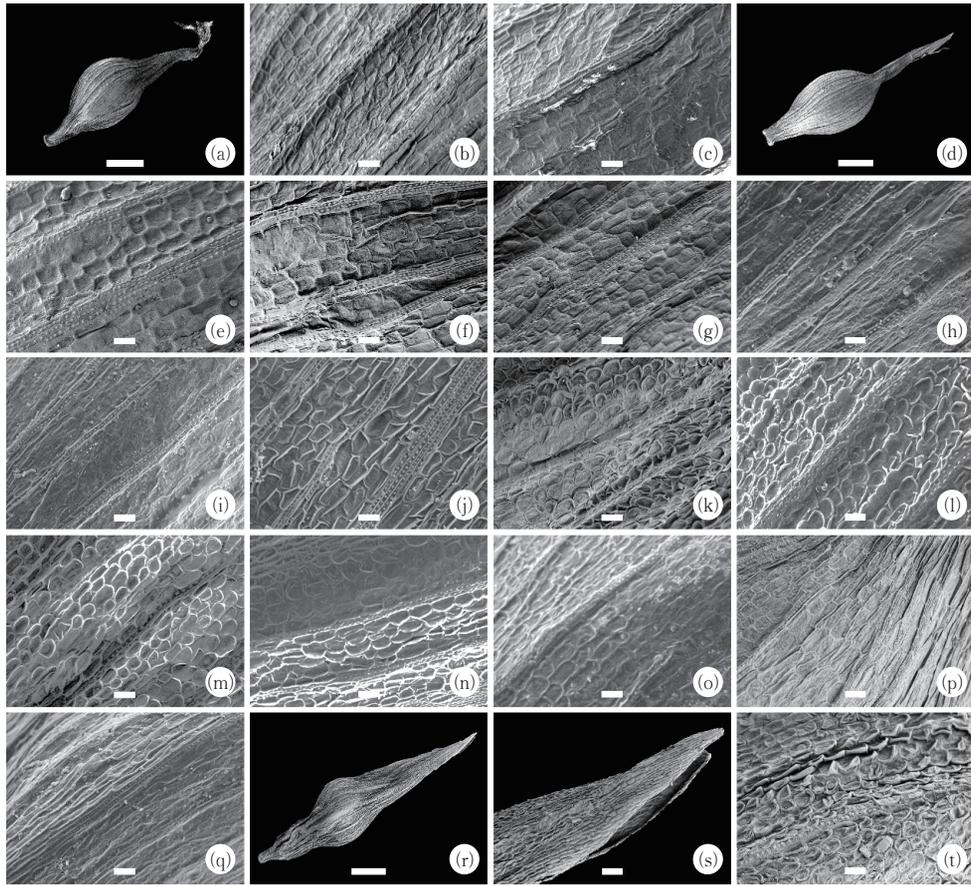


图1 狭义少花薹草组 sect. *Paniceae* s.s. 13种3变种的果囊微形态

Fig.1 Utricle micromorphology of 13 species and 3 varieties in sect. *Paniceae* s.s.

(a)(b) *C. arakiana*-1; (c) 阿里山薹草 *C. arisanensis*; (d)(e) 宝华山薹草 *C. baohuashanica*; (f) 少囊薹草 *C. egena*; (g) 线柄薹草 *C. filipes*-1; (h) *C. filipes* var. *oligostachys*; (i) *C. filipes* var. *tremula*; (j) *C. jackiana*; (k) 显舌薹草 *C. macroglossa*-1; (l) *C. papulosa*; (m) *C. parciflora*; (n) *C. parciflora* var. *tsukoensis*; (o) 毛缘薹草 *C. pilosa*; (p) 丝柄薹草 *C. rouyana*-1; (q) *C. vanitooii*; (r)(s)(t) 浙江薹草 *C. zhejiangensis*-1。(a)(d)(r) 为果囊外形, 比例尺为 1 mm; (b)(c)(e)~(q)(t) 为果囊表面, 比例尺为 100 μm ; (s) 为喙口形态, 比例尺为 50 μm 。

2.1 果囊的形状与长度

果囊形状(不包括喙和柄)为倒卵球形、椭球形或卵球形, 均为钝三棱状, 如 *C. arakiana* (Ohwi) Ohwi、线柄薹草、显舌薹草 *C. macroglossa* Franch. & Sav.、*C. parciflora* Boott 等 12 种为倒卵球形; 宝华山薹草 *C. baohuashanica* Tang & F.T. Wang ex L.K. Dai、少囊薹草、*C. filipes* var. *oligostachys* (Meinsh. ex Maxim.) Kük.、*C. filipes* var. *tremula* (Ohwi) Ohwi、*C. papulosa* Boott 等 9 种 3 变种为椭球形; *C. jackiana* Boott、浙江薹草 *C. zhejiangensis* X.F. Jin et al.、*C. leptonervia* (Fernald) Fernald 等 5 种为卵球形。果囊形状在各类群内保持一致, 如 *C. arakiana*、线柄薹草、显舌薹草、丝柄薹草 *C. rouyana* Franch.、浙江薹草和 *C. purpurifera* Mack. 的果囊形状稳定。

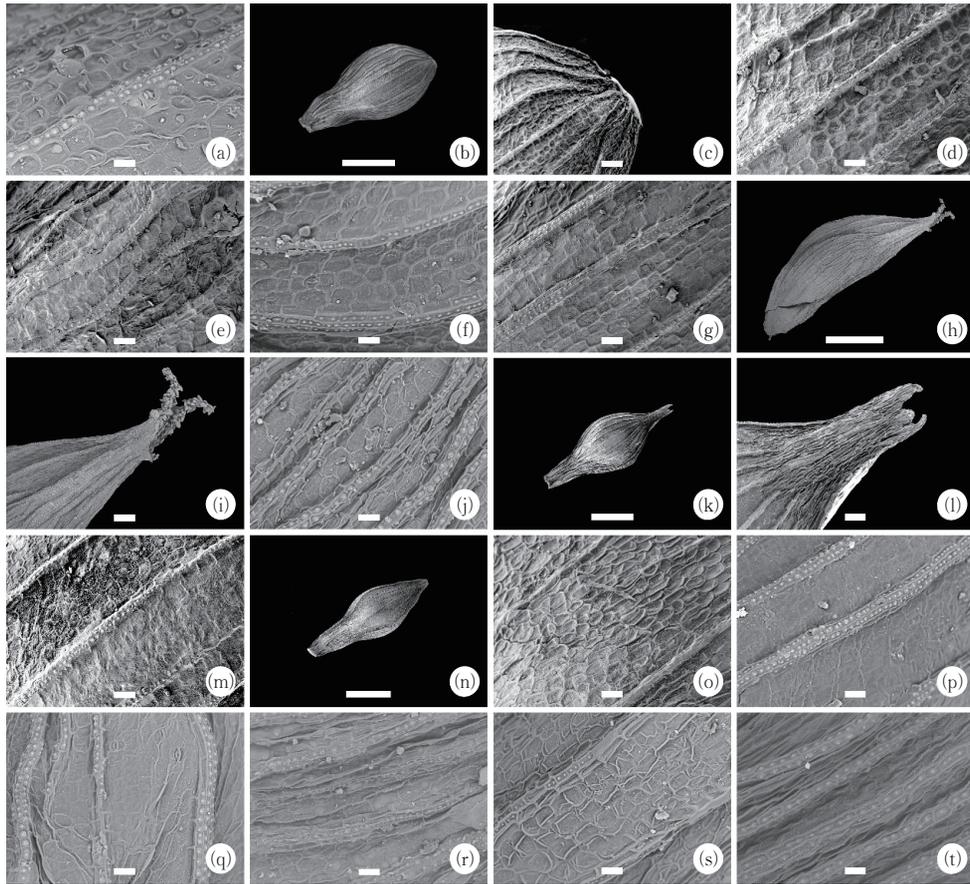
果囊长度(包括喙和柄)为 1.99~7.27 mm, 其中, *C. ormostachya* Wiegand 最小, 为 1.99 ± 0.03 mm, 浙江薹草最大, 为 7.27 ± 0.46 mm, 同种不同类群间果囊长度差异不大。sect. *Paniceae* s.s. 的果囊长度为

4.16~7.27 mm, sect. *Laxiflorae* 为 1.99~5.55 mm。显著性分析表明, 二者差异极显著 ($P < 0.01$)。

2.2 果囊的喙

喙长与果囊长度的比值为 $1/8 \sim 1/2$, 其中具很短喙的有 *C. blanda* Dewey、*C. gracilescens* Steud.、*C. leptonervia* 和 *C. ormostachya*, 具长喙的有阿里山薹草、宝华山薹草、少囊薹草等 12 种 3 变种, 同种不同类群间差异不大; sect. *Paniceae* s.s. 的喙长与果囊长度的比值为 $1/3 \sim 1/2$, sect. *Laxiflorae* 的喙长与果囊长度的比值为 $1/8 \sim 1/3$, 二者差异极显著 ($P < 0.01$)。

喙收缩分急缩和渐缩 2 种。急缩的有 15 种 1 变种, 分别为 *C. arakiana*、阿里山薹草、宝华山薹草、线柄薹草、丝柄薹草等, 渐缩的有少囊薹草、*C. filipes* var. *oligostachys*、*C. jackiana*、显舌薹草等 11 种 2 变种, 同种不同类群间喙的收缩情况相同; sect. *Paniceae* s.s. 中有 6 种 1 变种喙为急缩, 5 种 2 变种喙为渐缩, sect. *Laxiflorae* 中有 9 种喙为急缩, 4 种喙为渐缩, 两组间喙收缩情况无显著差异。

图2 疏花藁草组 sect. *Laxiflorae* 13种的果囊微形态Fig 2 Utricle micromorphology of 13 species in sect. *Laxiflorae*

(a) *C. albursina*; (b)~(d) *C. blanda*; (e) *C. crebriflora*; (f) *C. gracilescens*; (g) *C. hendersonii*; (h)~(j) *C. kraliana*; (k)~(m) 疏花藁草 *C. laxiflora*; (n)~(o) *C. leptonevria*; (p) *C. ormostachya*; (q) *C. purpurifera*-1; (r) *C. radfordii*; (s) *C. striatula*; (t) *C. styloflexa*。(a)(d)~(g)(j)(m)(o)~(t)为果囊表面,比例尺为100 μm;(b)(h)(k)(n)为果囊外形,比例尺为1 mm;(c)(i)(l)为喙口形态,比例尺为50 μm。

喙弯曲分直、弯曲2种。仅1种 *C. striatula* Michx.为直。同种不同类群间喙的弯曲情况相同。

喙口形态分斜截、平截、微二齿和二齿4类。其中 *C. arakiana*、宝华山藁草、少囊藁草、*C. filipes* var. *oligostachys*、*C. filipes* var. *tremula*、*C. jackiana* 等12种2变种(14个样品)为斜截;阿里山藁草、*C. blanda*、*C. crebriflora* Wiegand、*C. gracilescens*、*C. ormostachya* 和 *C. striatula* 6种为平截; *C. arakiana*、线柄藁草、显舌藁草、*C. parciflora* 等6种(7个样品)为微二齿;线柄藁草、*C. parciflora* var. *tsukoensis*、毛缘藁草 *C. pilosa* Scop.、丝柄藁草等7种1变种(9个样品)为二齿。同种不同类群间喙口形态稍有差异,如 *C. arakiana*(斜截或微二齿)、线柄藁草(微二齿或二齿)、丝柄藁草(斜截、微二齿或二齿)、*C. purpurifera*(斜截或微二齿)。

2.3 果囊表皮细胞

大多数种的果囊表皮细胞外垂周壁明显隆起,仅1种2变种 *C. filipes* var. *oligostachys*、*C. filipes*

var. *tremula*、*C. ormostachya*的表皮细胞为不明显隆起。同种不同类群间的表皮细胞隆起情况稳定。

3 讨论

通过对少花藁草组26种3变种共36个样品的果囊形态和微形态进行观察,发现:(1)果囊形状为倒卵球形、椭球形或卵球形,均为钝三棱状,此性状在同种内稳定;(2)果囊长度为1.99~7.27 mm,此性状在同种内差异不大;(3)喙长与果囊长度的比值为1/8~1/2,喙呈急缩或渐缩,多数弯曲,喙直的仅有 *C. striatula*,此性状在同种内稳定;喙口形态有斜截、平截、微二齿和二齿4类,此性状在同种内有变异;(4)果囊表皮细胞多为明显隆起,不明显隆起的仅1种2变种,此性状在同种不同类群内稳定。

果囊形态和微形态可为某些近缘种的区分或归并提供依据。如可根据喙的收缩情况区分喙口形态接近的宝华山藁草、线柄藁草、丝柄藁草与少囊藁草、

C. filipes var. *oligostachys*、显舌薹草;又如浙江薹草与少囊薹草的果囊形状相似,但前者果囊长度达 7.12~7.27 mm,可据此对二者进行区分;再如可轻易将具极短喙的 *C. blanda*、*C. leptonevia*、*C. ormostachya* 与其他种区分。此外,文献[6-7]将 *C. filipes* var. *oligostachys* 并入少囊薹草,两者的果囊形态除形状和长度略有差异,其余均一致,故赞同做归并处理。

果囊形态在同组内具有一定相似性,在不同组间常存在明显差异,可作为划分组的重要依据。sect. *Paniccae* s.s. 与 sect. *Laxiflorae* 在果囊长度、喙长与果囊长度的比值上具有显著差异,这为前人划分此二组的合理性增加了有关果囊形态和微形态的证据。然而根据系统学相关研究^[3],sect. *Paniccae* s.s. 和 sect. *Laxiflorae* 与 sect. *Bicolores* 在同一支中,其中 sect. *Laxiflorae* 和 sect. *Bicolores* 分别形成单系且互为姐妹群,sect. *Paniccae* s.s. 大致形成了一个并系类群,因此将三者合并更为合理。结合果囊形态变异,果囊形状(三棱状或双凸状)不一定是划分组的重要标准。此性状一般由柱头数决定,柱头为 3 个的果囊为三棱状,柱头为 2 个的为双凸状或平凸状。因此,一直以来将其作为划分组的重要依据,在少花薹草组中,果囊三棱状为祖征,双凸状仅为 sect. *Bicolores* 的衍征。此外,观察到 sect. *Paniccae* s.s. 和 sect. *Laxiflorae* 的果囊表皮细胞多为明显隆起,根据文献[4],sect. *Bicolores* 的果囊表皮细胞明显隆起,一些还形成乳头状突起,这与 ROALSON 等^[3]对少花薹草组的描述一致,支持将 sect. *Bicolores* 与 sect. *Paniccae* s. s. 和 sect. *Laxiflorae* 归并,这说明此性状可为界定少花薹草组提供一定依据,具有一定的系统学意义。

日本京都大学综合研究博物馆(KYO)、日本东京大学综合研究博物馆(TI)、法国巴黎自然历史博物馆(P)为标本查阅提供了方便,并提供了部分实验材料;浙江大学生命科学学院李攀博士帮助收集美国威斯康星大学标本馆(WIS)和哈佛大学标本馆(HUH)的相关北美实验材料;浙江大学分析测试中心戎念杭老师协助拍摄扫描电镜照片,在此一并致谢。

参考文献:

[1] Global Carex Group. Making *Carex* monophyletic (Cyperaceae, tribe Cariceae): A new broader circumscription[J]. **Botanical Journal of the Linnean**

- Society**, 2015, 179: 1-42. DOI:10.1111/boj.12298
- [2] VILLAVARDE T, JIMÉNEZ-MEJÍAS P, LUCENÓ M, et al. A new classification of *Carex* (Cyperaceae) subgenera supported by a HybSeq backbone phylogenetic tree[J]. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 2020, 194(2): 141-163. DOI: 10.1093/botlinnean/boaa042
- [3] ROALSON E H, JIMÉNEZ-MEJÍAS P, HIPPIA L, et al. A framework infrageneric classification of *Carex* (Cyperaceae) and its organizing principles[J]. **Journal of Systematics and Evolution**, 2021, 59(4): 726-762. DOI:10.1111/jse.12722
- [4] Flora of North America Editorial Committee. **Flora of North America, North of Mexico (Vol 23)** [M]. New York: Oxford University Press, 2002: 254-272.
- [5] HOSHINO T, MASAKI T, NISHIMOTO M. **Illustrated Sedges of Japan** [M]. Tokyo: Heibonsha Ltd, 2011.
- [6] 戴伦凯, 梁松筠. 中国植物志(第 12 卷)[M]. 北京: 科学出版社, 2000.
- DAI L K, LIANG S Y. **Flora Reipublicae Popularis Sinicae (Vol 12)** [M]. Beijing: Science Press, 2000.
- [7] DAI L K, LIANG S Y, TANG Y C, et al. **Flora of China (Vol 23)** [M]. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2010.
- [8] MARTÍN-BRAVO S, JIMÉNEZ-MEJÍAS P, VILLAVARDE T, et al. A tale of worldwide success: Behind the scenes of *Carex* (Cyperaceae) biogeography and diversification [J]. **Journal of Systematics and Evolution**, 2019, 57(6): 695-718. DOI:10.1111/jse.12549
- [9] 郑毅. 中国广义灰帽薹草组(莎草科)系统分类学研究[D]. 杭州: 杭州师范大学, 2012.
- ZHENG Y. **The Systematic and Taxonomic Studies of *Carex* sect. *Mitratae* (s. l.) from China** [D]. Hangzhou: Hangzhou Normal University, 2012.
- [10] JIN X F, ZHENG C Z. **TAXONOMY of *Carex* sect. *Rhomboidales* (Cyperaceae)** [M]. Beijing: Science Press, 2013.
- [11] 鲁益飞. 柔果薹草组(莎草科)的分类修订及其与密花薹草组的关系[D]. 杭州: 杭州师范大学, 2019.
- LU Y F. **Taxonomic Revision on *Carex* sect. *Molliculae* (Cyperaceae) and Its Relationship with Sect. *Confertiflorae*** [D]. Hangzhou: Hangzhou Normal University, 2019.
- [12] ODA J, FUSE S, YAMASHITA J, et al. Phylogeny and Taxonomy of *Carex* (Cyperaceae) in Japan I. C. sect. *Rarae* [J]. **Acta Phytotaxonomica et Geobotanica**, 2019, 70(2): 69-85. DOI:10.18942/apg.201821