

宽叶兔儿风花序侧生分枝的变异式样 以及分枝兔儿风的分类地位问题

高天刚

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

Morphological variation of inflorescence paraclades of *Ainsliaea latifolia* and taxonomic status of *A. latifolia* var. *ramifera*

GAO Tian-Gang

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

Abstract The paraclade of the inflorescence of *Ainsliaea latifolia* was usually described as a cluster of one or 2–4 capitula without indicating its morphological nature. Extensive field and herbarium observations were conducted to examine the morphological nature and variation of paraclades in populations of *A. latifolia*. Three types of inflorescences can be distinguished according to the condition of reduction and condensation of the paraclades, which are simple compound cyme, complex compound cyme and the transitional type. Individuals with the last two types are rare in populations. This finding provides new insights into evolution of the various kinds of inflorescences in the genus, as well as taxonomy of this widely distributed species. The apexes of whole inflorescence axes of some individuals with complex compound cymes are broken, caused by insect eating or other external forces. It is noteworthy that the holotype of *A. latifolia* var. *ramifera* exhibits this phenomenon. Therefore *A. latifolia* var. *ramifera* is reduced to synonymy with the typical variety, as no other apparent difference in distribution, habitat and phenology is found between them.

Key words morphology, paraclade, *Ainsliaea latifolia* var. *ramifera*, taxonomy, new synonymy.

摘要 宽叶兔儿风 *Ainsliaea latifolia* 花序主轴上的侧生分枝通常被描述为由单个或2–4个头状花序聚集而组成的簇生花序。作者在野外和标本馆中仔细研究了该种居群内侧生分枝花序形态的变异, 依据其简化和集中的程度在居群内区分出3种花序类型: 简单的复合聚伞花序、复杂的复合聚伞花序以及两者之间的过渡类型, 具有后面两种类型的个体在居群内少见。这一发现不仅为探讨兔儿风属内各种花序的演化提供了新的线索, 而且为理清宽叶兔儿风这一地理广布种的分类学问题提供了新的视野。居群内有些侧生分枝为复杂的复合聚伞花序类型的个体整个花序的主轴折断了, 这是由于整个主轴顶端部分被昆虫蛀食或者其他外力造成的。值得注意的是分枝兔儿风 *Ainsliaea latifolia* var. *ramifera* 的主模式就属于这种情况。分枝兔儿风和宽叶兔儿风原变种之间在分布区、生境以及物候上并没有明显的分化, 因此分枝兔儿风被处理成宽叶兔儿风的异名。

关键词 形态学; 侧生分枝; 分枝兔儿风; 分类学; 新异名

2006-03-28 收稿, 2006-10-23 收修改稿。

基金项目: 国家自然科学基金(30670148, 39899400, 30499340); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX-SW-122)。(Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant Nos. 30670148, 39899400, 30499340; a Knowledge Innovation Project of the Chinese Academy of Sciences, Grant No. KSCX-SW-122).

兔儿风属 *Ainsliaea* DC. 属内花序类型的变异很丰富, 是探讨属下系统发育的重要性状。笔者在研究兔儿风属的系统学过程中, 对于“头状花序在茎顶复组成穗状花序或总状花序”(大约占全属2/3的种类)的这一群的花序形态学问题深感困惑, 特别是其中的宽叶兔儿风 *A. latifolia* (D. Don) Sch.-Bip., 其花序主轴上的侧生分枝(paraclade)通常被描述为由单个或2-4个头状花序聚集而组成的簇生花序(Hooker, 1882; 广东省植物研究所, 1974; 中国科学院植物研究所, 1975; Polunin & Stainton, 1984; 汤彦承, 1985; 程用谦, 1996; 庄旋, 2004)。这一描述没有指出该花序侧生分枝的形态学本质, 使得后续的研究者不便讨论它和属内其他类群的花序(如圆锥花序等)类型之间的关系; 形态学本质不清楚也不利于准确理解种下的一些变异, 容易引起一些分类学上的混乱。为此, 笔者在野外考察中详细地研究了昆明周边地区宽叶兔儿风几个居群内这一性状的变异, 并分析研究了国内几大标本馆(PE、KUN和IBSC)所藏该种标本的变异, 对于该种的花序侧生分枝的形态学本质有了新的认识。

首先需要说明的是, 部分学者(Kitamura, 1968; Koyama, 1981; 汤彦承, 1985)对宽叶兔儿风的范围有不同理解, 本文暂时采用《中国植物志》的处理, 即狭义宽叶兔儿风的概念, 这种处理并不影响本文的讨论。为了叙述上的方便, 避免将头状花序和由头状花序组成的花序(capitulescence)相混淆, 下文将头状花序(capitulum)统称为花头(flower-head), 这种用法在一些植物志中常见, 如著名的《The Flora of British India》(Hooker, 1882)。下文中所引证的标本, 除特别指出所藏标本馆外, 其余均存放于PE。

1 研究材料和方法

野外考察在昆明周边的西山、筲竹寺、嵩明和安宁等地进行。野外采集到大量的标本, 尽量涵盖居群内该性状的主要变异。回到室内借助于解剖镜研究, 绘图、拍照。同时分析研究国内几大标本馆(PE、KUN和IBSC)宽叶兔儿风的标本, 研究该性状在其自然分布区内的变异。

2 观察结果

对昆明周边地区宽叶兔儿风的考察以及国内几大标本馆馆藏的该种标本的研究发现, 宽叶兔儿风侧生分枝上的花序可分为3种类型: 简单的复合聚伞花序(Simple Compound Cyme, 以下简称SCC)、复杂的复合聚伞花序(Complex Compound Cyme, 以下简称CCC)以及两者之间的过渡类型(Transitional Type)。下面逐一描述和讨论。

2.1 简单的复合聚伞花序

侧生分枝主轴的顶端生有一个花头, 最先开放, 顶生花头下面、沿着主轴生有两个互生的小聚伞花序(cymule)(图10), 这两个小聚伞花序结构比较简化, 一般只有两个花头组成, 一个生于小聚伞花序主轴的顶端, 另一个侧生于主轴上, 侧生花头位于顶生花头的下面, 较顶生花头体积小(图1, 4, 7)。由于小聚伞花序主轴的强烈压缩变短, 整个SCC看起来就像是簇生的(fascicled)(图4)。在解剖镜下, 凭借花头下苞叶的位置以及花头之间



图1-6 宽叶兔儿风花序及其侧生分枝的形态变异 1. 侧生分枝为简单聚伞花序类型的花序。2. 侧生分枝为过渡类型的花序。3. 侧生分枝为复杂聚伞花序类型的花序。4. 简单聚伞花序类型。5. 过渡类型。6. 复杂聚伞花序类型。
Figs. 1-6. Morphological variation of paraclades of the inflorescence of *Ainsliaea latifolia*. 1. Inflorescence with the simple compound cyme type paraclades. 2. Inflorescence with the transitional type paraclades. 3. Inflorescence with the complex compound cyme type paraclades. 4. Simple compound cyme type. 5. Transitional type. 6. Complex compound cyme type.

的大小就可以将它们的相对位置判断出来。侧生分枝主轴顶端的花头最大, 2个小聚伞花序主轴的顶端花头次之, 这3个花头不需要借助于解剖镜便可以看到, 也是一般植物志中所描述的簇生花头中最典型的式样。最小的就是小聚伞花序主轴上的侧生花头, 它们往往败育, 花头直径很小, 不超过2 mm, 再加上它们生于几个相对庞大的花头下面, 不仔细观察不易发现。由于受到侧生分枝主轴顶端花头的强烈抑制, 小聚伞花序主轴上的侧生花头有时甚至不发育。文献记载中所称的由单个花头组成的侧生分枝尚未见到, 笔者推测这可能是前人依据花发育早期所采标本给出的描述, 当时小聚伞花序尚未充分发育。

这种花序类型是居群内最常见的, 在其整个自然分布区内也是如此。

2.2 复杂的复合聚伞花序

侧生分枝主轴的顶端为一个更简化的SCC, 下面有多个发育良好的典型的小聚伞花序(如高天刚A10-4、A10-7、A11、A17-2和A17-4), 侧生分枝的主轴伸长可达38 cm(如高天刚A10-7)(图3, 6, 9)。由于强烈压缩, SCC顶生花头和1-2个简化的小聚伞花序的顶生花头几乎是处于相同高度的位置, 有时小聚伞花序顶生花头下面的花头不发育。外观上看,

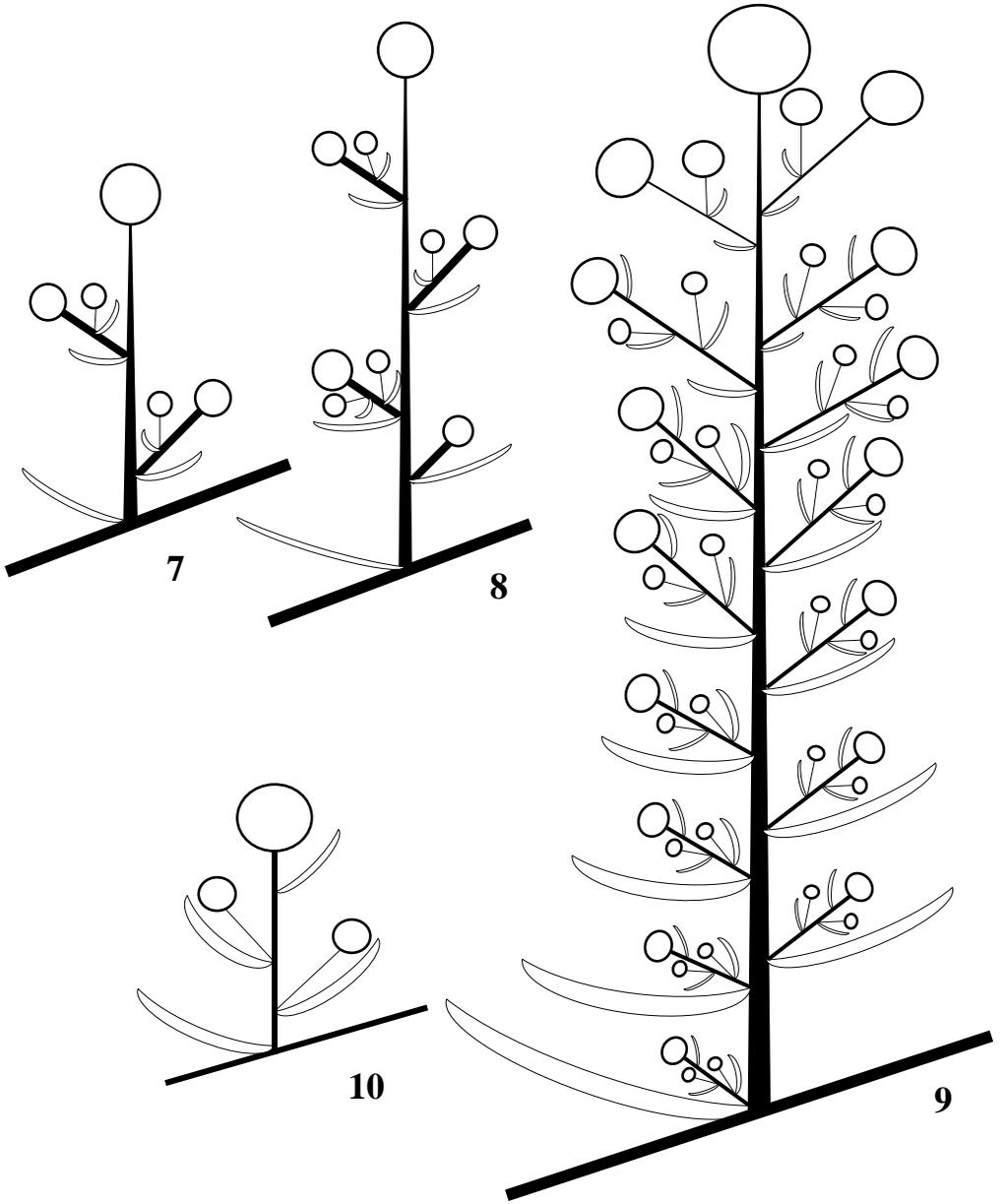


图7-10 宽叶兔儿风花序侧生分枝的形态变异示意图 7. 简单聚伞花序类型。8. 过渡类型。9. 复杂聚伞花序类型。10. 小聚伞花序。 , 花头。

Figs. 7-10. Morphological variation of paraclades of the inflorescence of *Ainsliaea latifolia*. 7. Simple compound cyme type. 8. Transitional type. 9. Complex compound cyme type. 10. Cymule. , capitulum.

一般只有3个较大的花头。在侧生分枝主轴上, 典型的小聚伞花序数目较多, 有的多达22个(如高天刚A10-7)。小聚伞花序结构也比较典型, 即顶生一个较大的花头, 下面有两个互生的较小的花头(图9), 偶尔也有不发育的。沿着侧生分枝的主轴向上, 小聚伞花序基部的苞叶逐渐变小, 而其顶端的花头体积逐渐变大(图9)。

这种类型的个体在居群内比较少见, 一般生长于常绿阔叶林下的湿润处或土壤肥沃

处。在干燥的山坡、路旁难觅其踪。其中有些个体整个花序主轴的顶端部分被昆虫蛀食或者其他外力折断, 导致顶端优势丧失, 花序主轴下半部发育出大量的复杂的复合聚伞花序, 如高天刚A10-4、A10-7和17-2。外观上看似整个花序主轴下面生出许多分枝, 似圆锥花序。分枝兔儿风 *Ainsliaea latifolia* (D. Don) Sch.-Bip. var. *ramifera* H. Chuang 的主模式刘慎谔14847号乃是属于这种类型。

2.3 过渡类型

形态特征介于SCC和CCC之间, 即侧生分枝主轴的顶端为一个简单的复合聚伞花序, 下面为1-2个典型的小聚伞花序, 其中最下面的一个小聚伞花序往往简化成只有顶生的一个花头(图2, 5, 8)。整个侧生分枝长可达3 cm, 如高天刚A10-1。

这种类型在居群内也比较少见, 大多见于常绿阔叶林下的湿润处或土壤肥沃之处。

3 讨论

3.1 宽叶兔儿风花序侧生分枝的形态学本质及其可能的演化途径

宽叶兔儿风侧生分枝上的花序可分为3种类型: 简单的复合聚伞花序、复杂的复合聚伞花序以及两者之间的过渡类型。从花序类型学(typology of inflorescence)的角度来看, 它们都属于单末端复合花序类型(monotelic synflorescence) (Weberling, 1989)。

花序在演化过程中的主要表现是花的简化和集中, 其次为花数的减少; 花序的轴系也常有简化现象(Eames, 1961)。从上面宽叶兔儿风花序侧生分枝形态变异的式样来看, 这种演化过程也在由花头所组成的花序中发生了, 即宽叶兔儿风花序侧生分枝最常见的式样——简单的复合聚伞花序可能是由复杂的复合聚伞花序压缩简化而来, 在简化的过程中, 小聚伞花序以及每个小聚伞花序上花头的数目都在减少, 同时, 侧生分枝的主轴变短了。过渡类型就是复杂的复合聚伞花序压缩简化和集中过程中的过渡式样。简单的复合聚伞花序的轴系以及其中花头的梗也极为缩短, 以至于表面上看起来像是花头簇生在一起。由于简化轴系的苞叶仍然存在, 所以可以据此判断出花头之间的相对位置。简单的复合聚伞花序进一步简化和集中所形成的式样可能是由单个花头组成侧生分枝, 这一式样在兔儿风属内有些种类的部分个体上可以找到, 如云南兔儿风 *A. yunnanensis* Franch. 的一些个体。从这3种花序类型的生境来看, 宽叶兔儿风花序侧生分枝的简化和集中的演化过程可能是对干旱生境的适应, 对此笔者将另文讨论。兔儿风属内其他种类花序侧生分枝的变异类型也很丰富, 除了上述宽叶兔儿风的3种类型外, 尚有单生的和总状的等等。整个属内侧生分枝的变异和演化是怎样的? 这有待进一步研究更多的类群之后才能讨论。

3.2 分枝兔儿风的分类地位问题

分枝兔儿风 *Ainsliaea latifolia* (D. Don) Sch.-Bip. var. *ramifera* H. Chuang 是庄旋教授2004年建立的, 主要分布于云南省维西、福贡、永平、漾濞、大理、景东和师宗。该变种区别于原变种的主要特征是分枝兔儿风“茎下部具少数至多数分枝, 头状花序无梗, 1-4个簇生于苞叶腋内, 沿茎先端和分枝排成穗状花序, 再组成达圆锥花序”(庄旋, 2004)。笔者仔细检查了庄旋教授引证的全部标本, 发现它们花序的侧生分枝属于上面描

述的复杂的复合聚伞花序, 其变异完全落在其中。其主模式刘慎谔14847号采于云南大理, 整个花序主轴的顶端部分被折断, 这可能是由于昆虫蛀食所致, 花序主轴在顶端优势丧失后, 侧生分枝便大量发育, 形成复杂的复合聚伞花序, 外观上看近似圆锥花序(图11, 12)。笔者2006年考察宽叶兔儿风西山居群时经常发现类似的个体。更有甚者, 笔者还发现了一个个体同时具有两个分枝(这在该种内罕见), 一个分枝生有宽叶兔儿风原变种的简单的复合聚伞花序, 另一个分枝生有分枝兔儿风变种的复杂的复合聚伞花序, 如高天刚A17-3。另外, 分枝兔儿风的分布区完全处于宽叶兔儿风原变种的分布区范围之内, 两者在小生境以及物候上也没有明显分化。实际上, 笔者在昆明西山考察时, 发现这两种变异式样的个体有时混杂生长在一起。因此分枝兔儿风这一变种不能成立, 应予归并。处理如下:

宽叶兔儿风

Ainsliaea latifolia (D. Don) Sch.-Bip in *Pollichia* 18–19: 169. 1861; Y. C. Tseng in *Fl. Reip. Pop. Sin.* 79: 36. pl. 7: figs. 1–6. 1996.——*Liatris latifolia* D. Don in *Prodr. Fl. Nepal.* 169. 1825. Type: Nepal. Without precise locality, *Buckanan s.n.*, BM barcode number 000035554 (isotype, BM!).

Ainsliaea latifolia (D. Don) Sch.-Bip. var. *ramifera* H. Chuang in *Fl. Yunnan.* 13: 835. 2004, syn. nov. Type: China, Yunnan (云南), Dali (大理), *T. N. Liou* (刘慎谔) 14847 (holotype, KUN!).



图11 分枝兔儿风的主模式(刘慎谔14847号, KUN)。
Fig. 11. Holotype of *Ainsliaea latifolia* (D. Don) Sch.-Bip. var. *ramifera* H. Chuang, *T. N. Liou* 14847, KUN.



图12 分枝兔儿风主模式花序主轴(图11部分放大), 顶端已经折断, 可能由昆虫蛀食所致。
Fig. 12. The apex of the inflorescence axis of the holotype (part in Fig. 11), broken, probably caused by insect eating.

参 考 文 献

- Chuang H (庄璇). 2004. *Ainsliaea latifolia* (D. Don) Sch.-Bip. In: Wu C-Y (吴征镒) ed. Flora Yunnanica (云南植物志). Beijing: Science Press. 13: 835.
- Eames J A. 1961. Morphology of the Angiosperms. New York: McGraw-Hill Company, Inc.
- Guangdong Institute of Botany (广东省植物研究所). 1974. Flora Hainanica (海南植物志). Beijing: Science Press. 4: 423.
- Hooker J D. 1882. The Flora of British India. London: L. Reeve & Co. 3: 388.
- Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences (中国科学院植物研究所). 1975. Iconographia Cormophytorum Sinicorum (中国高等植物图鉴). Beijing: Science Press. 4: 662.
- Kitamura S. 1968. Compositae of southeast Asia and Himalaya. Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 23 (1-2): 1-7.
- Koyama H. 1981. Taxonomic studies in the Compositae of Thailand 1. Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 32 (1-4): 56-67.
- Polunin O, Stainton A. 1984. Flowers of the Himalaya. Delhi: Oxford University Press. 212.
- Tang Y-C (汤彦承). 1985. *Ainsliaea latifolia*. In: Wu C-Y (吴征镒) ed. Flora Xizangica (西藏植物志). Beijing: Science Press. 4: 921.
- Tseng Y-C (程用谦). 1996. *Ainsliaea latifolia* (D. Don) Sch.-Bip. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 79: 36-39.
- Weberling F. 1989. Morphology of Flowers and Inflorescences. Cambridge: Cambridge University Press.