

虎尾草亚科系统发育关系的初步研究

刘青, 赵南先*, 郝刚

(中国科学院华南植物园, 广州 510650)

摘要: 运用广义形态学性状对虎尾草亚科 (Chloridoideae) 进行系统发育分析。内类群包括虎尾草亚科 52 属的 69 种植物, 代表虎尾草亚科的主要类群; 芦竹亚科 (Arundinoideae) 扁芒草族 (Danthoniaceae) 的 *Centropodia* 和 *Danthonia* 被选作外类群。分支分析表明, 虎尾草亚科是一个单系类群。其严格一致树包括 A、B、C、D、E 5 个分支。两个大族画眉草族 (Eragrostideae) 和虎尾草族 (Chlorideae) 代表虎尾草亚科内部类群分化的两个方向, 分开处理较合理。细穗草族 (Leptureae) 放到虎尾草族中较合理。冠芒草族 (Pappophoreae) 是虎尾草亚科的基部类群, 与画眉草族近缘。我们的研究支持虎尾草亚科从旧世界向新世界扩散的地理分布假说, 并提供了虎尾草亚科属上类群的系统发育关系的框架。

关键词: 禾本科; 虎尾草亚科; 形态学; 系统发育

中图分类号: Q949.714.201

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2005)05-0432-11

The Phylogeny of the Chloridoideae (Gramineae): A Cladistic Analysis

LIU Qing, ZHAO Nan-xian*, HAO Gang

(South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: One hundred of morphological characters of 69 species (representing 52 genera and all tribes and subtribes of the subfamily Chloridoideae of Gramineae) are used to reconstruct the phylogeny for the Chloridoideae. Cladistic analysis show that the monophyly of Chloridoideae and its origination from danthonoid group are supported. Five clades are found in correlation with traditional classification systems. Clade A comprises 2 genera of Pappophoreae, clade B 5 genera of Eragrostideae, clade C 6 genera of Eragrostideae, clade D 9 genera of Eragrostideae, and clade E comprises 8 genera of Eragrostideae, 9 genera of Chlorideae, and 1 genus of Leptureae. The two largest tribes Eragrostideae and Chlorideae turn out to be polyphyletic. The Chlorideae affinity of Leptureae is substantiated in the cladistic study. The basal tribe Pappophoreae may provide a link between the chloridoids and the danthonoids. A pattern of segregation of species from Old World to New World is evident in several clades. These results provide a framework for further studies at the supra-generic levels moving toward to a comprehensive systematic treatment of the Chloridoideae.

Key words: Gramineae; Chloridoideae; Morphology; Phylogenetic relationships

虎尾草亚科 Chloridoideae 约有 150 属 1 500 种^[1], 是禾本科的第二大亚科, 我国有 31 属 111 种^[2]。虎尾草亚科分类系统的问题集中体现在属上类群的分类处理^[3-9]。因此我们认为, 虎尾草亚科的

属上类群的系统发育关系需要详细的研究。

本研究试图以前人对禾本科的性状归纳为基础, 结合我们的研究, 尽可能全面地综合广义形态学性状, 以探讨虎尾草亚科属上类群的系统发育关

收稿日期: 2005-01-17 接受日期: 2005-04-15

* 通讯作者 Corresponding author

系。这将有助于理解虎尾草亚科性状的演化,修订现存的分类系统,并为形态学与分子性状的比较和结合分析提供数据。

1 材料和方法

1.1 内类群和外类群

本文的研究基础是对虎尾草亚科近千份腊叶标本的观察和野外记录。所有标本存于8个标本馆: B、IBSC、K、KUN、LINN、P、PE 和 US, 计52属69种,代表该亚科的大族和主要类群^[10]。外类群的选择基于 Hilu 等^[11]、Barker 等^[12,13]分子系统学研究。

1.2 形态学性状

选取11种类型的100个广义形态学性状(表1)。表2示分类单元-性状矩阵,某些未知或不详的特征以“?”形式处理。

生活型 根据 Hubbard^[14]、Stebbins^[15]、Davidse^[16]等推测禾本科植物的祖先是热带雨林或林缘的多年生禾草,生活周期从长到短。因此性状1的多年生状态为0,一年生或两年生为1;由于禾本科株高呈矮化的趋势,所以性状8的叶片自下至上生于秆上为0,生于秆基部为1。

叶片形态 Harris and Harris^[17]的术语描述披针形较线性或条形叶宽短,是禾本科的原始叶形,因此性状5的披针形为0,线形为1,条形内卷为2。*Crypsis*、*Kengia*等适应干冷生境,产生“隐花序”,叶鞘的演化呈增长趋势,因此性状7的叶鞘短于节间为0,叶鞘等于或长于节间为1。

花序 虎尾草亚科的花序多样,Denham 等^[18]认为总状花序 R-type 和穗形花序 S-type 较指形花序普遍,即相对原始,分别赋值1,2。本亚科具有独特的指形开展花序 D-type,赋值3。作者认为本亚科花序的长侧枝呈紧缩的趋势^[10],因此性状18的开展角度大于30°的为0,30°左右的为1,10°左右为2。

小穗 Clayton 和 Renvoize^[11]推测虎尾草亚科小穗由繁殖单元向传播单元转变,即性状22的小穗轴宿存为0,脱落为1,性状27的小穗脱落于颖片之上为0,在颖片之间脱落为1,与颖片一起脱落为2。根据 Vegetti 和 Anton^[19],性状28的小穗轴末端为一枚可育小花为0,一枚不育小花为1,一个芒端为2。

颖片 小穗转变为传播单元后,颖片的保护

功能削弱而呈退化的趋势,因此性状37的第一颖存在为0,退化至无为1。

小花 严格地讲,外稃不是小花的结构而是小穗轴上的叶性器官^[20],考虑到多数情况下,外稃参与小花的脱落,因此放在这部分讨论。包括外稃、内稃、浆片各部分与传播的功能适应,有结构轻巧化、简化的趋势。

孢粉学、籽实学、细胞学 我们对这些方面有过研究^[10,21,22]。

胚胎学 Reeder 认为有外胚叶的类型相对进化^[23],因此性状74的无外胚叶为0,有外胚叶为1。

叶片解剖 参考的著作有: Metcalfe^[24]、Clifford 和 Watson^[25]的叶片解剖研究; Amarasinghe 和 Watson^[26]的微毛类型研究; Hattersley 和 Watson^[27]、Ellis^[28]、Prendergast 等^[29]的生理学研究; Cai^[30]、Cai 和 Guo^[31,32]、Van den Borre 和 Watson^[8]的叶表皮结构细胞研究; Piperno 和 Pearsall^[33]、Cialdella 和 Giussani^[34]、Denham 等^[18]的硅体形态研究。

1.3 系统发育分析

运用 PAUP* version 4.0b10^[35]对表2的数据矩阵进行最简约性分析。性状状态包括二态和多态,均被当作无序(unordered)处理。启发式搜索获得同等最简约树,并进一步运算其严格一致树。最简约性分析的信息通过一致性指数(CI)^[36]和保留系数(RI)^[37]来评估。最简约性树中出现的各单系群的可信度通过自引(bootstrap)分析、采取100次重复抽样自检来检验。

2 结果和分析

通过对数据矩阵(表2)的运算产生128个同等最简约树,其步长为1063,一致性指数(CI)为0.51,保留系数(RI)为0.69。运用128个最简约树,得到其严格一致树(图1)。主要分支的支持率(大于50%)见图1。

由图1可见,所有内类群形成一支(Bootstrap = 73%)。该支包括二歧分支:分支A(冠芒草族 Pappophoreae)单独构成一支;另一支包含其它所有内类群,包括分支B、C、D(画眉草族 Eragrostideae)和分支E(单穗草族 Leptureae、虎尾草族 Chlorideae)。其中分支E又进一步分为分支E₁和分支E₂。其中分支D和分支E₂的支持率分别为80%和100%。

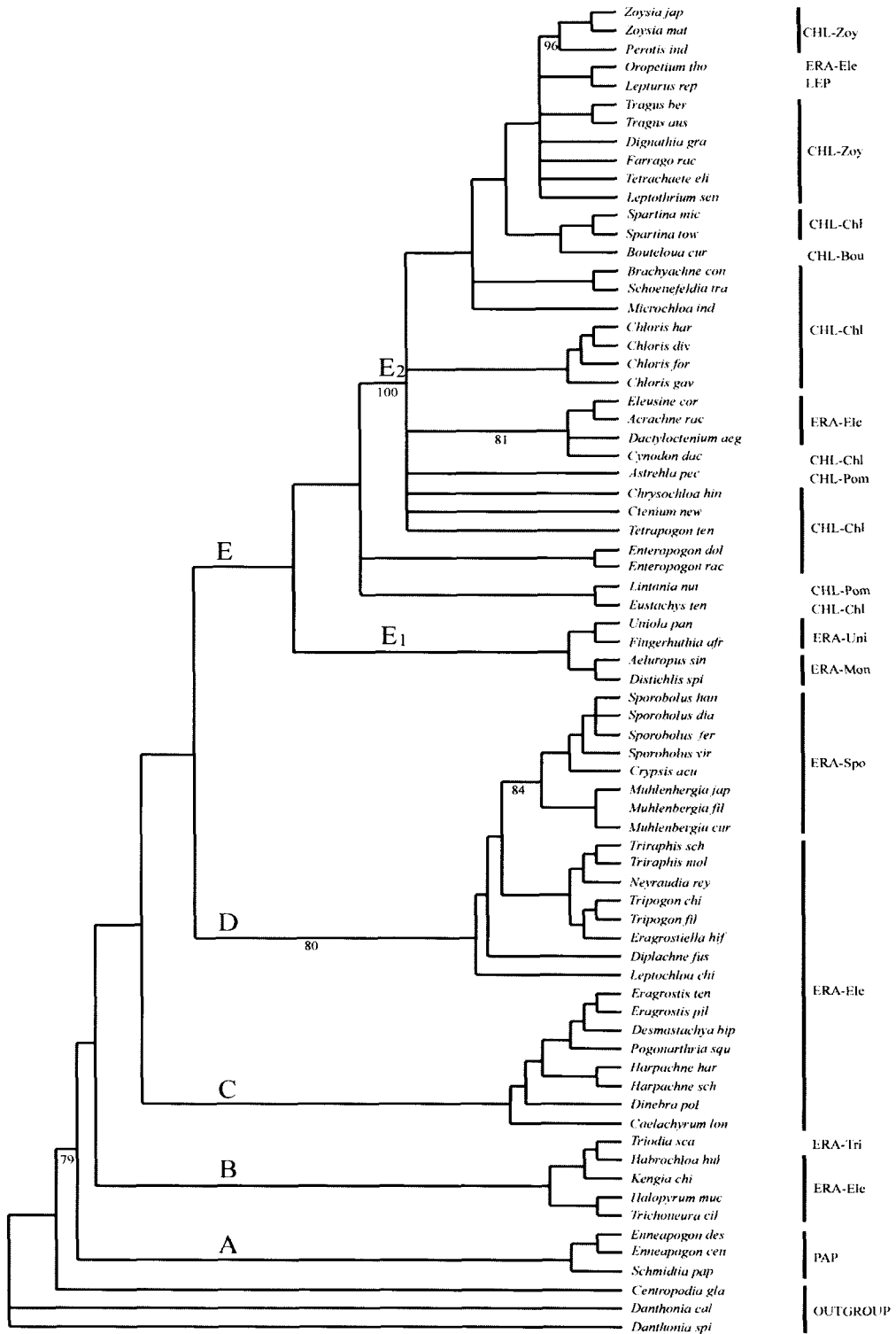


图 1 分支分析产生的 128 个最简约树的严格一致树

Fig. 1 Strict consensus of 128 equally most parsimony trees representing a morphological phylogeny of subfamily Chloridoideae 线条上的数字表示 100 次重抽样自检率。属上分类系统依据 Clayton 和 Renvoize^[1]。

Bootstrap values (>50%) are below the branches. For each accession, tribes and species are denoted by three uppercase letters (CHL = Chlorideae; ERA = Eragrostideae; LEP = Leptureae; PAP = Pappophoreae). Subtribal classification codes are as follows: Chlorideae (Bou = Boutelouinae; Chl = Chloridinae; Pom = Pommereullinae; Zoy = Zoysinae) and Eragrostideae (Ele = Elesininae; Mon = Monanthochloinae; Spo = Sporobolinae; Tri = Triodiinae; Uni = Unioliinae). Supra-generic classification follows Clayton and Renvoize^[1].

其他三个内部分支得到自引分析支持的有 *Sporobolus-Crypsis-Muhlenbergia* 属群 (Bootstrap = 84%), *Eleusine-Acrachne-Dactyloctenium* 属群 (Bootstrap = 81%), *Zoysia-Perotis* 属群 (Bootstrap = 96%)。其他主要分支均未得到自引分析的支持。

2.1 虎尾草亚科是单系类群

Jacob 认为该亚科是多系类群^[38]。Clayton 和 Renvoize 认为该亚科是单系类群。Kellogg 和 Campbell^[39]基于远轴叶表面的双细胞微毛也认为虎尾草亚科是单系类群。本研究在分析广义形态学数据的基础上,支持虎尾草亚科是单系类群,支持率为 79%。目前普遍接受的观点是虎尾草亚科起源于扁芒草族 (Danthonieae)^[1, 9, 11-13, 41]。本研究表明,扁芒草族与虎尾草亚科的分支 A 近缘,依据是 Kranz 解剖类型、圆锥花序、小穗多花、外稃多脉等形态学特征。

Clayton 和 Renvoize^[1]提出虎尾草亚科与酸膜芒亚科 Centothecoideae 也有密切联系,依据是酸膜芒亚科的 *Megastachya* 与画眉草亚科的 *Uniola* 的小穗基部 1-6 枚小花不育。本研究 *Uniola* 位于分支 E 内,并不是亚科的基部类群,因此, *Megastachya* 与 *Uniola* 的小穗相似性是平行演化的结果,不支持上面的假设。

2.2 虎尾草亚科的系统发育

虎尾草族 Chlorideae 包括 59 属近 300 种,主要分布在热带亚热带干热地区,少数属种扩散到北美温带草原。虎尾草族的特征是指形或总状花序,每小穗 1-2 花,外稃 3 脉。这里我们用 Clayton 和 Renvoize 系统^[1]为讨论的基础,他们将虎尾草族分为 4 个亚族: Pommereullinae、Chlorideae、Boutelouinae、Zoysiinae。

Pommereullinae 亚族包括 3 个旧世界的属 *Astrebla*、*Lintonia*、*Pommereulla*, 严格一致树 (图 1) 中 *Astrebla* 与分支 E₂ 群聚在一起,而 *Lintonia* 与 *Eustachys* 形成姐妹群,说明该亚族是多元起源的。*Astrebla* 与分支 E₂ 聚在一起,反映该亚族与虎尾草亚族的近缘关系。Clayton 和 Renvoize 基于花序的主轴坚硬、小穗形状和质地等相似性,认为 Pommereullinae 亚族是从虎尾草亚族的 *Tetrapogon* 分离的一支,图 1 表明 *Tetrapogon* 位于分支 E₂ 的基部,同时 Pommereullinae 亚族的 *Lintonia* 属群与虎尾草亚族分支 E₂ 形成并系类群,我们支持这个推测。

虎尾草亚族 Chloridinae 有 26 属,本研究包括 11 属,其中 9 属出现在分支 E₂ 中,支持率 100%,另外 2 属 *Enteropogon* 和 *Eustachys* 与分支 E₂ 是并系的。该亚族的特征是指形花序,小穗一花,整个小穗脱落在颖片之上。Clayton 和 Renvoize 认为 *Enteropogon* 和 *Eustachys* 与 *Chloris* 近缘,本研究不支持这个假设。图 1 显示,这两个属与 *Chloris* 近缘属群形成并系类群,他们与 *Chloris* 的区别是外稃顶端圆形、颖果表面具条形纹饰等,暗示这两个属从 *Chloris* 分离出来,但没有其他近缘属。多数虎尾草亚族的属发生在分支 E₂ 中,Clayton 和 Renvoize 提出 *Brachyachne*、*Cynodon* 和 *Chrysochloa* 3 个属近缘,本研究认为该假设存在疑问:其中两个属 *Cynodon* 和 *Chrysochloa* 在图 1 中的位置较近;而 *Brachyachne* 与前面两个属距离较远,似乎暗示了 *Brachyachne* 与 *Cynodon* 亲缘较远,并且以 1-2 支长侧枝的相似性与小草属 *Microchloa* 近缘,因此不支持上面 3 个属近缘的假设。画眉草族的 *Eleusine*、*Acrache*、*Dactyloctenium* 和虎尾草族的 *Cynodon* 形成的一支,位于与 *Chloris* 近缘的位置,支持了画眉草族和虎尾草族之间的近缘关系,同时 *Eleusine*、*Acrache*、*Dactyloctenium* 放在虎尾草族中更合理。Clayton 和 Renvoize 提出 *Spartina* 从虎尾草属群分离出来,位置独立,由于缺乏自引分析的支持,形态学证据也没有解决该属在虎尾草亚族内的地位,不过该属与 *Boutelouinae* 亚族的 *Bouteloua* 似乎近缘。

Boutelouinae 亚族包括分布于新世界的 15 属,特征是总状花序、小穗 1 花、外稃 3 芒。由于本研究只有 1 属,很难评估亚族的系统位置,就图 1 来看,该亚族似乎与结缕草亚族的类群形成姐妹群。

Zoysiinae 亚族 13 属,特征是瓶刷状的总状花序、小穗一花、颖片扩大、外稃退化。Clayton 和 Richard^[40] 曾将该类群处理为一个族,Clayton 和 Renvoize 根据小花数目减少的趋势,将其处理为虎尾草族的一个亚族。本研究涉及 7 属,在分支 E₂ 内形成一支,未获得自引分析的支持。Clayton 和 Richard 强调 *Tragus* 以其独特的叶片表皮、解剖结构而与亚族内其他属种明显不同。*Perotis* 和 *Zoysia* 聚成姐妹群,支持率 96%。而单穗草族的 *Lepturus* 和画眉草族的 *Oropetium* 也在这一群内,暗示这两个属似乎与结缕草亚族近缘。因此,结缕草亚族有可能是单系群,单穗草族放到虎尾草族内更合理。

画眉草族 *Eragrostideae* 78 属, 主要特征为圆锥花序, 小穗多花, 外稃 3 脉。同时, 该族的形态多样化, 包括总状花序, 小穗 1 花, 脱落方式多样等。Ven den Borre 和 Watson^[8]、Hilu 和 Alice^[9] 的研究均表明该族是多元的, 本研究支持这个结论, 所选类群分布在分支 B、C、D 内, 分支 E 内还有 4 属。

Triodinae 亚族包括 4 个澳大利亚特有的属。独特的形态学和叶片解剖学特征与干旱生境相适应。Clayton 和 Renvoize^[1] 根据 *Triodia* 与芦竹亚科的形态相似而放在画眉草族起始分化的位置。*Triodia* 与 *Kengia*、*Habrochloa* 形成一支, *Halopyrum* 与 *Trichoneura* 形成一支, 这两支构成分支 B。因此, 本研究支持这个假说。

Uniolinae 亚族包括 4 个广布属, 特征是外稃多脉、独特的叶表皮形态 (远轴叶片表皮微毛不出现, PCR 叶鞘扩展不出现)^[4]。Clayton 和 Renvoize 认为该亚族位于虎尾草亚科从芦竹族分化的位置。Hilu 和 Alice 的分子学证据表明该亚族是虎尾草亚科的基部类群。本研究涉及的 2 属与画眉草族的 *Aeluropus*、*Distichlis* 形成姐妹群, 构成分支 E₁。与虎尾草亚族相似的特点包括小穗基部 2-4 小花不育、颖片锐尖, 看来是平行演化的结果。

Monanthochloinae 亚族 7 属, 分布在含盐份的海边沙滩, 特征是叶片芳香、小穗脱落在颖片之下、外稃 5-13 脉。本研究的 *Aeluropus*、*Distichlis* 构成分支 E₁ 姐妹群, 相似特征是多年生、具匍匐茎、花序退化、内陷微毛。我们认为该亚族是单系类群。

Eleusininae 亚族是画眉草族最大的亚族, 有 55 属。特征是圆锥花序或穗形花序、小穗多花至一花、小穗脱落方式多样、外稃形态多样。本研究包括 21 属 24 种。该亚族是多元的, 4 属在分支 B, 6 属在分支 C, 7 属在分支 D, 4 属在分支 E。Clayton 和 Renvoize 认为画眉草亚族包括 *Eragrostis* 属群和 *Leptochloa* 属群。本研究支持这个观点, *Eragrostis* 属群形成分支 C, *Leptochloa* 属群位于分支 D 内, 后者与虎尾草亚族的 *Chloris* 属群所在分支形成姐妹群, *Leptochloa* 与 *Chloris* 的相似性体现在总状花序、小穗 2-4 花, 证明画眉草族和虎尾草族之间近缘, 但不支持 Hilu 和 Wright^[10] 将这两个大族融合的处理。严格一致树表明, 画眉草亚族不是一个单系类群, 有几个游离的分支, 系统地位相对独立, 如分支 E 内的 *Oropetium*、*Eleusine-Acrachne-Dactyloctenium* 属

群、分支 B 内的 *Trichoneura-Halopyrum-Kengia-Habrochloa* 属群。虽然各自具独特的形态特征, 但不足以做出明确的分类处理。其中 *Eleusine-Acrachne-Dactyloctenium* 属群与虎尾草亚族的系统关系也得到了分子系统学的证明^[9], 这一支具有典型的指形花序, 我们目前正在对这一支的花序多样化的演化进行研究。

Sporobolinae 亚族 8 属, 本研究包括 3 属 8 种。Brown 等^[9] 根据圆锥花序、小穗 1 花等特征, 将其处理成一个族。本研究表明 *Sporobolus-Crypsis-Muhlenbergia* 形成高度自引支持的一支, 该支与画眉草族 *Leptochloa* 属群共同构成分支 D, 这一点是以前的研究没有发现的。

冠芒草族 *Pappophoreae* 5 属 41 种, 特征是外稃多脉多芒、微型毛的基细胞长圆形^[9]、颖片多脉、花序轴坚硬。严格一致树显示, 冠芒草族位于虎尾草亚科的基部与画眉草族的分支 B 邻近的位置, 表明该族是虎尾草亚科的基部类群, 与画眉草族近缘。

细穗草族 *Leptureae* 的特征是小穗单花、第二颖多脉、小穗深陷在穗形花序轴内。Clayton 和 Renvoize 根据叶片解剖结构的相似性, 提出细穗草属 *Lepturus* 与虎尾草族近缘, 但位置相对独立。在 Van den Borre 和 Watson 的数量分类研究中^[8], 该属出现在 *Chloris* 属群中; Hilu 和 Alice 的分子系统学证据^[9] 也支持该属与虎尾草族更近缘, 但没有解决细穗草属的系统位置。本研究中, 细穗草属位于分支 E₂ 内, 因此, 我们认为细穗草属放在虎尾草族值得考虑, 与虎尾草族的结缕草亚族更近缘。

3 初步结论

虎尾草亚科是单系类群, 起源于芦竹亚科中 C₄ 光合路径的 *Centropodia*。冠芒草族的 2 属都是非洲分布的类群, 支持了本亚科的非洲起源论^[43]。虎尾草亚科的新世界属种 *Bouteloua*、*Spartina* 和 *Zoysiinae* 亚族属种均分布在虎尾草亚科的最内层分支 E₂ 内, 充分证明了虎尾草亚科由旧世界向新世界扩散的地理分布模式^[2]。本研究提供了虎尾草亚科系统发育的框架, 初步的结论如下:

① 虎尾草亚科是一个单系类群。所选择的内类群聚成一支, 支持率 79%。虎尾草亚科起源于芦竹亚科的扁芒草族。否定了 Jacob^[38] 关于虎尾草亚科多元起源的假说。

表1 用于虎尾草亚科系统发育分析的形态学性状
Table 1 Morphological characters used in the phylogenetic analysis

性状 Characters	性状状态 Character states
生活型	
1. 习性	多年生(0); 一年生或两年生(1)
2. 植株密度	密丛生(0); 疏生(1); 单生(2)
3. 根状茎	发达根状茎(0); 有根状茎(1); 无根状茎(2)
4. 秆(茎)	匍匐具单生于节的分枝(0); 直立不分枝(1)
叶片形态	
5. 叶形	披针形(0); 线性(1); 条形边缘内卷(2)
6. 叶舌	膜质长圆形(0); 截形先端撕裂(1); 纤毛状(2)
7. 叶鞘	短于节间(0); 等于或长于节间(1)
8. 叶片着生	由下至上生于秆上(0); 基于于秆的基部(1)
花序	
9. 花序类型	P-type(0); R-type(1); S-或D-type(2)
10. 花序分枝	由下至上逐级分枝(0); 同节数枝(1); 同节一枚(2)
11. 列数(orthostichies)	X-2(0); 2-2(1); 0-X(2); 0-1(3) (X>2)
12. 侧枝末端	一枚小穗(0); 平截(1)
13. 花序轴	接近圆柱形(0); 扁平(1); 三棱形(2); 中空(3)
14. 花序主轴长度	>15 cm(0); 10-15 cm(1); <10 cm(2)
15. 主成花单元	有(0); 无(1)
16. 中部主轴上节间长度	>1 cm(0); 0.5-1.0 cm(1); <0.5 cm(2)
17. 长侧枝数目	10个左右(0); 几十(1); 几个(1); 1个(2); 0个(3)
18. 长侧枝开展角度	>30°(0); 30°左右(1); 10°左右(2)
小穗	
19. 小穗数目	100左右(0); 明显多于150个或少于90(1); 10-30(2)
20. 小穗着生方式	不镶嵌在穗轴中(0); 镶嵌在穗轴中(1)
21. 花序柄与叶鞘	不被叶鞘包被(0); 被叶鞘包被(1)
22. 小穗轴脱落方式	宿存(0); 随小花逐节脱落(1); 同小花一起脱落(2)
23. 小穗着生	单生(0); 成对着生(1); 三生(2)
24. 侧枝轴上小穗着生	两侧着生(0); 远轴面着生(1)
25. 小穗压扁方式	两侧压扁(0); 不明显压扁近圆柱形(1); 背腹压扁(2)
26. 小穗脱落方式	颖片之上(0); 在颖片之间(1); 与颖片一起脱落(2)
27. 小花脱落	小花之间逐个脱落(0); 整个小穗脱落而不在小花之间脱落(1)
28. 小穗轴末端	一枚可育小花(0); 一枚不育小花(1); 一个延伸盲端(2)
颖片	
29. 颖片的基部	具毛(0); 无毛(1)
30. 每小穗颖片数目	具2枚(0); 具1枚(1)
31. 颖片长度	短于邻近外稃(0); 等于或长于邻近外稃(1)
32. 颖片与穗轴	分离的独立结构(0); 基部与穗轴愈合(1)
33. 颖片的中部	具柔毛(0); 不具毛(1)
34. 颖片芒	不具芒(0); 具短芒或小尖头(1)
35. 颖片背部的质地	粗糙具脊状突起(0); 光滑(1)
36. 两个颖片形态相似程度	相似(0); 相差较大(1)
37. 第一颖	存在(0); 退化至无(1)
38. 第一颖	9至多脉(0); 5至7脉(1); 1至3脉(2)
39. 第二颖	9至多脉(0); 5至7脉(1); 1至3脉(2)
小花	
40. 不完全发育的小花	在小穗基部和末端均有(0); 在基部(1); 在顶端(2); 无(3)
41. 不完全发育小花的结构	结构完全只是不育(0); 特化仅余部分结构(1)
42. 小花数目	5-10(0); >10(1); <5(2); 1枚(3)
43. 外稃先端	具缺刻(0); 全缘(1)
44. 外稃的脉	5至多脉(0); 3脉(1); 1脉(2); 0脉(3)
45. 外稃的芒	具芒(0); 无芒(1)
46. 外稃芒的伸出部位	背部(0); 缺刻(1); 顶部(2); 无芒(3)
47. 外稃的芒	明显直芒(0); 膝曲或无芒(1)
48. 外稃的芒	被柔毛(0); 有纤毛(1); 无毛(2); 无芒(3)
49. 外稃背部	具毛(0); 无毛呈光滑(1)

Table 1 (Continued)

性状 Characters	性状状态 Character states
50. 外稃背部隆起	不隆起具2至多脉(0); 隆起具1脉(1)
51. 内稃	有(0); 无(1)
52. 内稃先端	有几裂呈毛刷状(0); 顶端凹槽(1); 全缘(2)
53. 内稃的芒	具芒(0); 具短尖(1); 无芒也无短尖(2)
54. 内稃的脉	多于2条(0); 明显2条(1); 1条(2); 无(3)
55. 内稃背部	2脊(0); 1脊(1); 无脊(2)
56. 浆片	有(0); 无(1)
57. 浆片	同形(0); 一个较另一个特化(1)
58. 子房顶生附属物	无(0); 有(1)
59. 花柱分支	从基部分离(0); 基部联合(1)
孢粉学	
60. 花粉粒大小	中等(0); 较小(1) (Liu et al., 2004)
61. 环带	无(0); 有(1)
62. 环带高度(μm)	0(0); ≤0.5(1); >0.5(2)
63. 萌发孔直径(μm)	>2.5(0); ≤2.5(1)
64. 外壁纹饰类型	粒(0); 刺(1); 疣(2); 岛(3); 短脑纹负网状(4)
籽实学	
65. 颖果腹面	凸腹(0); 平腹或凹腹(1)
66. 颖果压扁方式	两侧压扁(0); 圆柱形(1); 背腹压扁(2)
67. 颖果大小	较大(0); 中等(1); 较小(2)
68. 胚比	较小(0); 1/2左右(1); 几乎与颖果等长(2)
69. 颖果先端	无花柱基宿存(0); 有花柱基(1); 有花柱宿存(2)
70. 种脐类型	遗迹状(0); 叶或长方形(1); 三角形沟槽状或针状(2)
71. 颖果表皮纹饰	I-III(0); IV-VI(1); VII(2)
细胞学	
72. 染色体基数	6(0); 10(1); 9(2)
73. 多倍体	二倍体(0); 多倍体(1)
胚胎学	
74. 外胚叶	无(0); 有(1)
叶片解剖形态	
75. 叶表皮脉和脉间区别	不明显(0); 明显(1)
76. 乳突	无(0); 有(1)
77. 多细胞微毛	有(0); 无(1)
78. 微毛的位置	脉间区(0); 脉上(1); 叶缘(2)
79. 叶表皮长细胞形状	不规则(0); 规则(1)
80. 叶表皮木栓细胞	出现(0); 不出现(1)
81. 微毛顶细胞形状	长圆形(0); 近球形(1)
82. 微毛结构	显基微毛(0); 隐基微毛(1)
83. 微毛类型	九顶草型(0); 虎尾草型(1); 黍型(2)
84. 微毛顶细胞壁	与基细胞等厚(0); 比基细胞薄(1)
85. 顶细胞/总长	>0.5(0); ≤0.5(1)
86. 气孔	无或稀少(0); 常见(1)
87. 脉间短细胞的分布	规则分布(0); 不规则分布(1); 无(2)
88. 脉间短细胞	成对并着生刺(0); 不成对(1); 无(2)
89. 脉上硅体细胞	非圆形(0); 圆形或接近圆形(1)
90. 脉上短细胞	明显长列(0); 不具明显的长列或成对(1); 单个(2)
91. 脉上硅体形状	哑铃形(0); 非哑铃形包括圆形、马鞍形、十字形、长方形(1)
92. 叶片韧生理路径	C ₃ (0); C ₄ (1)
93. 叶鞘主要的维管束	不出现(0); 出现(1)
94. 叶鞘维管束细胞层数	0(0); 1-2(1); 3-4或更多(2)
95. 泡状细胞	无或偶见(0); 常见(1)
96. 泡状细胞分布	不与无色叶肉细胞伴生(0); 与无色叶肉细胞伴生(1)
97. 叶肉细胞	不具横生多列无色细胞(0); 具横生多列无色细胞(1)
98. 叶片具肋情况	仅有近轴肋(0); 近轴肋和远轴肋连接处结节状(1)
99. 中肋	不易区分(0); 易于区分(1)
100. 工字型厚壁组织	无(0); 有(1)

② 两个大族虎尾草族 Chlorideae 和画眉草族 Eragrostideae 分开处理比较合理。形态学分支分析的结果证明, 虎尾草族分布在分支 E 中, 而画眉草族主要分布在分支 B、C、D 中。研究^[2, 10, 21, 22, 44]表明, 两个大族各自适应不同的生境, 代表了虎尾草亚科内部类群分化的两个不同方向。

③ 细穗草族 Leptureae 放到虎尾草族内较合理, 位置靠近结缕草亚族 Zoysiinae。细穗草族的细穗草属位于结缕草亚族的分支 E₂ 内, 暗示着这一分支在虎尾草亚科的系统位置较特化, 将其独立的处理没有说服力。

④ 冠芒草族 Pappophoreae 是虎尾草亚科的基部类群, 与画眉草族近缘。冠芒草族位于分支 A 中, 与画眉草族的分支 B 相邻。冠芒草族的圆锥花序、外稃多脉、多芒代表了虎尾草亚科的祖先形态。

参考文献

- [1] Clayton W D, Renvoize S A. Genera Gramineae [J]. Kew Bull, 1986, Add Series XIII:187-255.
- [2] Liu Q (刘青). Studies on the taxonomy in South China and phyto-geography of the Chloridoideae [D]. Guangzhou: South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, 2001. 11-111. (in Chinese)
- [3] Liu Q (刘青), Zhao N X (赵南先). Change and development of the classification systems of the subfamily Chloridoideae (Gramineae) [J]. J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报), 2004, 12(1):91-98. (in Chinese)
- [4] Pilger R. Gramineae II [A]. In: Engle A, Prantle K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien [M]. Berlin: Durker and Humblot, 1956. 1-168.
- [5] Prat H. Vers une classification naturelle des Graminées [J]. Bull Soc Bot Fr, 1960, 107(1):32-79.
- [6] Hilu K W, Wright K. Systematics of Gramineae: a cluster analyses study [J]. Taxon, 1982, 31:9-36.
- [7] Watson L, Dallwitz M J. The Grass Genera of the World [M]. Wallingford: C. A. B. International, 1992. 11.
- [8] Van den Borre A, Watson L. On the classification of the Chloridoideae [J]. Aust Syst Bot, 1997, 10:491-531.
- [9] Hilu K W, Alice L A. A phylogeny of the Chloridoideae (Poaceae) based on *matK* sequences [J]. Syst Bot, 2001, 26:386-405.
- [10] Liu Q, Zhao N X, Hao G. Inflorescence structures and evolution in subfamily Chloridoideae (Gramineae) [J]. Plant Syst Evol, 2005, 251:183-198.
- [11] Hilu K W, Alice L A, Liang H. Phylogeny of Poaceae inferred from *matK* sequences [J]. Ann Miss Bot Gard, 1999, 86:835-851.
- [12] Barker N P, Linder H P, Harley E H. Polyphyly of Arundinoideae (Poaceae): evidence from *rbcl* sequence data [J]. Syst Bot, 1995, 20:423-435.
- [13] Barker N P, Linder H P, Harley E H. Sequences of the grass specific insert in the chloroplast *rhoC2* gene elucidate generic relationships of the Arundinoideae (Poaceae) [J]. Syst Bot, 1999, 24:327-350.
- [14] Hubbard C E. Gramineae [A]. In: Hutchinson J. British Flowering Plants [M]. 2nd ed. London: Gawthorn, 1948. 284-349.
- [15] Stebbins G L. Major trends of evolution in the Poaceae and their possible significance [A]. In: Estes J R, Tyril R J, Brunken J N. Grasses and Grasslands: Systematics and Ecology [M]. Norman: University Oklahoma Press, 1982. 3-36.
- [16] Davidse G. Fruit dispersal in Poaceae [A]. In: Soderstrom T R, Hilu K W, Campbell C S, et al. Grasses: Systematics and Evolution [M]. Washington: Smithsonian Institution Press, 1987. 143-155.
- [17] Harris J G, Harris M W. Plant Identification Terminology: An Illustrated Glossary [M]. Beijing: Sciences Press, 2001. 108-150.
- [18] Denham S S, Zuloaga F O, Morrone O. Systematic revision and phylogeny of *Paspalum* subgenus *Ceresia* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) [J]. Ann Miss Bot Gard, 2002, 89:337-399.
- [19] Vegetti A C, Anton A M. Some trends of evolution in the inflorescence of Poaceae [A]. In: Jacob S W, Everett J. Grasses: Systematics and Evolution [M]. Melbourne: CSIRO Press, 2000. 29-31.
- [20] Geng B J (耿伯介). A preliminary study of the inflorescence type arising bamboos and its variation [J]. J Wuhan Bot Res(武汉植物学研究), 1986, 4:323-336. (in Chinese)
- [21] Liu Q, Zhao N X, Hao G. Pollen morphology of the Chloridoideae [J]. Grana, 2004, 43:238-248.
- [22] Liu Q (刘青). Systematic and evolutionary studies of the subfamily Chloridoideae (Poaceae) [D]. Guangzhou: South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, 2004. 22-53. (in Chinese)
- [23] Reeder J R. The embryo in grass systematics [J]. Amer J Bot, 1957, 44:756-769.
- [24] Metcalfe C R. Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae [M]. London: Oxford University Press, 1960. 3-56.
- [25] Clifford H T, Watson L. Identifying Grasses: Data, Methods and Illustrations [M]. Brisbane: University of Queensland Press, 1977. 112-160.
- [26] Amarasinghe V, Watson L. Comparative ultrastructure of microhairs in grasses [J]. Bot J Linn Soc, 1988, 98:309-319.
- [27] Hattersley P W, Watson L. C₄ grasses: an anatomical criterion for distinguishing between NADP-malic enzyme species and PCK or NAD-malic enzyme species [J]. Aust J Bot, 1976, 24:297-308.
- [28] Ellis R P. Distribution of the Kranz syndrome in the southern African Eragrostoideae and Panicoideae according to bundle sheath anatomy and cytology [J]. Agrostologia, 1977, 9:73-110.
- [29] Prendergast H V, Hattersley P W. Australian C₄ grasses (Poaceae): leaf blade anatomical features in relation to C₄ acid decarboxylation types [J]. Aust J Plant Physiol, 1987, 14:403-420.

- [30] Cai L B(蔡联炳). Comparative patterns of constituent cells of leaf epidermis of Poaceae and their taxonomic significance [J]. Bull Bot Res(植物研究), 1999, 19:415-427.(in Chinese)
- [31] Cai L B(蔡联炳), Guo Y P(郭延平). Studies on constituent cells of leaf epidermis, systematics and phylogenetic path of the family Poaceae [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin(西北植物学报), 1995, 15:323-335.(in Chinese)
- [32] Cai L B(蔡联炳), Guo Y P(郭延平). Studies on constituent cells of leaf epidermis, systematics and phylogenetic path of the family Poaceae [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin(西北植物学报), 1996, 16:65-72.(in Chinese)
- [33] Piperno D R, Pearsall D M. The silica bodies of tropical American grasses: Morphology, taxonomy, and implications for grass systematics and fossil phytolith identification [J]. Smithsonian Contrib Bot, 1998, 85:1-40.
- [34] Cialdella A M, Giussani L M. Phylogenetic relationships of the genus *Piptochaetium* (Poaceae, Pooideae, Stipeae): Evidence from morphological data [J]. Ann Miss Bot Gard, 2002, 89:305-336.
- [35] Swofford D L. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods) version 4.0b10 [CP/DK]. Massachusetts: Sinauer, 2000.
- [36] Kluge A G, Farris J S. Quantitative phyletics and the evolution of *Anurans* [J]. Syst Zool, 1969, 18:1-32.
- [37] Farris J S. The retention index and homoplasy excess [J]. Syst Zool, 1989, 38:406-407.
- [38] Jacobs S L. Systematics of the chloridoid grass [A]. In: Soderstrom R, Hilu C S, Campbell C S, et al. Grasses: Systematics and Evolution [M]. Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. 277-286.
- [39] Kellogg E A, Campbell C S. Phylogenetic analyses of the Gramineae [A]. In: Soderstrom T R, Hilu K W, Campbell C S, et al. Grasses: Systematics and Evolution [M]. Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. 311-322.
- [40] Clayton W D, Richardson F R. The tribe Zoysieae Miq., studies in the Gramineae: XXXII [J]. Kew Bull, 1973, 28:37-48.
- [41] Campbell C S. The subfamilies and tribes of grasses in the southeastern United States [J]. J Arn Arb, 1985, 66:123-199.
- [42] Brown W V, Harris W E, Graham J D. Grass morphology and systematics I. The internode [J]. Southwestern Naturalist, 1959, 4: 115-125.
- [43] Hartley W, Christine S. Studies on the origin, evolution and distribution of the Gramineae III. The subfamily Chloridoideae [J]. Aust J Bot, 1960, 8:256-276.
- [44] Liu Q, Zhao N X, Hao G, et al. Caryopsis morphology of the Chloridoideae (Gramineae) and its systematic implications [J]. Bot J Linn Soc, 2005, 148:57-72.

欢迎订阅 2006 年《植物资源与环境学报》

“中国期刊方阵”双效期刊 “江苏期刊方阵”优秀期刊
季刊, 单价 10 元, 邮发代号: 28-213, 统一刊号: CN32-1339/S

《植物资源与环境学报》是江苏省中国科学院植物研究所、江苏省植物学会及中国环境科学学会植物园保护分会联合主办的学术刊物, 国内外公开发行。本刊为 BA、CA、CAB、Elsevier's、中国生物学文摘、中国环境科学文摘、中国科学引文数据库、万方数据—数字化期刊群、中国学术期刊(光盘版)和中文科技期刊数据库等国内外著名刊库收摘。本刊围绕植物资源与环境两个中心命题, 报道我国植物资源的考察、开发利用和植物物种多样性保护, 自然保护区与植物园的建设和管理, 植物在保护和美化环境中的作用, 环境对植物的影响以及与植物资源和植物环境有关学科领域的原始研究论文、研究简报和综述等。凡从事植物学、生态学、自然地理学以及农、林、园艺、医药、食品、轻化工和环境保护等领域的科研、教学、技术人员及决策者, 可以从本刊获得相关学科领域的研究进展和信息。从 2006 年起本刊每期页码将增加至 80 页, 定价改为每期 10 元。

本刊于 1992 年创刊, 全国各地邮局发行, 若错过征订时间或需补齐 1992-2005 年各期者, 请直接与编辑部联系邮购, 订价 1992-1994 年每年 8 元, 1994-2000 年每年 16 元, 2001-2005 年每年 24 元, 2006 年每年 40 元(均含邮资)。编辑部地址: 南京中山门外江苏省中国科学院植物研究所内, 邮编: 210014。电话: 025-84347016; Fax: 025-84432074; Email: nbjxx@jlonline.com 或 zwzy@mail.cnbg.net