

倭竹族花序演化的探讨

胡成华

汤敬杉

(南京大学, 南京 210008) (江苏植物研究所, 南京 210014)

摘要 倭竹族隶于禾本科之竹亚科。本族计有 10 属约 150 余种, 分布于东南亚季风带的印度、越南、中国及日本等国, 我国产 8 属约 120 种, 占该族全部属种的 80%, 其中唐竹属、短穗竹属、筇竹属、八月竹属等均为我国所特产, 唐竹属 1 种早期引入日本栽培, 倭竹属、大节竹属、方竹属、刚竹属等也主要分布于我国, 只有少数种分布于其它国家, 业平竹属和阴阳竹属为日本特产。

刚竹属计有 70 种之多, 我国产 50 种以上, 是本族中种类最多的属, 其中有许多种类分布广, 适应能力强, 用途多、产量大, 是重要的植物资源, 尤其是毛竹, 是我国亚热带地区的主要栽培竹种。

倭竹族花序演化的研究对于进一步认识和鉴别竹类植物, 了解竹类植物的演化关系, 使竹类植物的系统安排更加合理都是有益的。倭竹族的花序属于假花序, 与真花序相比较属于原始类型。本族中花序轴反复分枝, 具有极多小穗的短穗竹属, 业平竹属等是比较原始的, 大节竹属、唐竹属的花序简化、花序轴不分枝或仅有少数分枝, 含小穗数很少是进化类型。

关键词 倭竹族; 花序; 演化

一、引言

倭竹族 *Shibataceae* Nakai 为日本学者中井 猛之进 Nakai Takenoshin 于 1933 年建立^[10], 耿伯介 (1948) 在“中国竹类植物志略”一文中称为毛竹族, 但仅出现在检索表中^[6], 耿以礼 (1959) 称为刚竹族 *Phyllostachyae*^[6], 后两个族名仅有中名和拉丁名, 或仅有中文描述, 且因发表较晚, 据国际命名法规的规定不能采用, 而只能是倭竹族的异名。本族在发表时仅含 1 属即倭竹属 *Shibataea*。1948 年耿伯介把业平竹属 *Semiarundinaria*、唐竹属 *Sinobambusa*、方竹属 *Chimonobambusa*、毛竹属 *Phyllostachys*、大节竹属 *Indosasa* 等 5 属归入毛竹族中, 另外还将一未正式发表的单种属闽竹属 *Neobambus* Keng 也列入本族^[6], 现已知闽竹 *N. dolichanthus* (Keng) Keng 为唐竹属的成员 *S. tootsik* (Sieb) Makino^[9], 所以这个属名便是唐竹属的异名了。耿以礼 (1959) 成立了刚竹族, 包括大节竹属、唐竹属、方竹属、刚竹属、倭竹属等 5 属。陈守良 (1983) 将原隶于青篱竹族的短穗竹属 *Brachystachyum* 转移到倭竹族中^[2], 耿伯介和胡成华 (1986) 又将牧野富太郎 1918 年发表的业平竹属、耿以礼 1940 年发表的八月竹属 *Oreocalamus*、1979 年日本学者 Maruyama 和 H. Okamura 发表的阴阳竹属 *Hibanobambus* 以及 1980 年薛纪如等发表的筇竹属 *Qiongzhuea* 等 4 属归入本族^[8], 至此本族计包括 10 属 150 余种, 我国除阴阳竹属和业平竹属外产 8 属约 120 种, 占整个族的 80% (表 1)。

二、倭竹族花序、小穗、小花的演化趋势

倭竹族的花序为续次发生的花序* *Inflorescentia iterant* [8, 4, 8, 11] 习惯上称为假花序 *Pseudoinflorescentia*, 这种花序以其花序轴不延续、即其花序轴、穗轴**明显地具有节和节间(如同它的营养体——秆一样,)和小穗无柄, 小穗下方苞片内有潜伏芽以及穗轴分枝的腋内有前(出)叶、外方有苞片等为主要特点并以此与青篱竹类 *Arundinariatae* 具单次发生的花序* *Inflorescentia semeluctant* 习惯上称真花序 *Euinflo-*

表1 倭竹族各属及各属所包含种类

属 别	种数	我国产 种数	日本	其它国家
倭竹属 <i>Shibataea</i>	8	8	1	
刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	70 ⁺	50 ⁺	6	印、越产数种
方竹属 <i>Chimonobambusa</i>	15	10 ⁺	2	印、越产数种
唐竹属 <i>Sinobambusa</i>	18	18	栽培 1种	
业平竹属 <i>Semiarundinaria</i>	10	?	10	
大节竹属 <i>Indosasa</i>	20	20		越产少数种
八月竹属 <i>Oreocalamus</i>	7	7		
短穗竹属 <i>Brachystachyum</i>	1	1		
阴阳竹属 <i>Hibanobambus</i>	1		1	
筴竹属 <i>Qiongzhusa</i>	2	2		
小 计	152	117 ⁺	20	

rescentia 相区别, 就整个竹类植物的花序演化趋势看, 假花序较真花序原始。在国产具假花序的竹类——籜竹类 *Bambusatae* 中又因地下茎类型、竿的形态、分枝方式、箨的性质、分布地区以及花序形态结构等的差异分为梨竹族 *Melocanneae*、籜竹族 *Bambuseae*、牡竹族 *Dendrocalameae* 和倭竹族等 4 族, 其中倭竹族具单轴型或复轴型地下茎、竿散生、分枝 2 或 3 (少数可较多) 个、分枝一侧具沟槽、大多分布于南岭以北的中亚热带、北亚热带和黄河流域以南的暖温带地区等等, 显然是进化类型。倭竹族中各属的花序结构繁简不同, 小穗形态多样, 小花构造也显示出一定差异, 其演化趋势如表 2 中所列。

各种器官性状的进化既有相关的、协同的一面, 又有非同步和并不是齐头并进的一面, 在一种竹种中常常出现花序轴反复分枝、花序具极多小穗、雌蕊具柱头 3 枚等等多个原始性状, 而它的雄蕊却简化到 3 枚的进化性状(如短穗竹属、业平竹属等), 也有花序轴简化, 只有少数分枝甚至于不分枝, 整个花序只有几个小穗或只有 1、2 个小穗的明显进化的性状却保留着 6 枚雄蕊这一原始特点(如大节竹属), 因此, 在判断各属间的演化关系时, 必须全面而有分析地考虑各性状在演化上的意义, 防止片面地、主观臆测地看问题, 否则, 不但不能得出正确的、符合自然规律的结论, 而且还会把演化关系颠倒过来造成紊乱。如果我们

* McClure (1966) 认为竹类续次发生的花序(或称无限制花序)的发展进程由于分枝的不断产生而继续延长, 在逐级分枝的每一花序轴中, 独立地始发并完成各自的“生长全程”, 每一花序轴都有小穗状外表并顶生一枚小穗; 单次发生的花序(或称有限制花序)的发展进程限于一个单一的“生长全过程”, 在此过程中单独一条花序轴的全部附加分枝都发了出来。在一个限定的时间内, 花序的所有分枝都停止其顶端生长。每一分枝都顶生一个小穗, 其下没有苞片及其腋内的休眠芽。

** 花序轴、主轴、穗轴过去常作同义词使用也有分开使用的, 引起紊乱。本文将穗梗(穗颈)以上并与之相连接的部分称花序轴, 也可称为主轴(耿以礼 1959), 主轴如有分枝, 此分枝称穗轴(其上着生小穗), 主轴如可分枝则称主轴分枝, 分枝上生穗轴。

结合禾本科其它亚科的情况仔细分析表2中各个性状的关系就可得出以下结论: ①竹类植物小花的形态和结构如同禾草(即禾本科中除竹亚科以外其它各亚科的总称)一样是比较稳定的。倭竹族各属的小花结构通常有内外稃、鳞被3枚、雄蕊3枚(大节竹6枚亦可有5枚者, 唐竹属3枚或4枚(偶可有5枚者), 柱头2或3枚等变化都较小, 和禾草一样通常不作为属的鉴别特征, 或仅可作为属的辅助鉴别特征, 这些数量上的变化)有的尚有过渡)在演化的意义上比小穗及花序的多样性变化来得次要些。

②竹类植物小穗的形态构造是多样的。它的颖或苞片内有潜伏芽的称为假小穗^[7], 这些潜伏芽在一定的条件下可以形成新的

次生假小穗(这就形成续次发生的花序), 而小穗的颖内无潜伏芽的, 以后也不可能再形成新小穗的(形成单次发生的花序); 其次, 小穗柄长而明显的形成总状花序类(属于真花序), 无小穗柄者形成穗状花序类(属于假花序); 再次是在花序轴和穗轴之腋内有前叶, 外方基部有苞片的和无前叶和苞片的则可说明穗轴本身是营养枝(假花序)抑或是生殖枝(真花序)的情况。③花序分为两大类。花序轴有明显的节和节间, 节部有苞片的, 其节间是中空的因而是延长的, 和普通营养枝相近, 称为假花序, 而穗轴无明显的节和节间, 即在穗轴分枝和小穗柄着生处的对方没有节的痕迹, 穗轴和小穗柄为实心或近于实心的称为真花序, 整个花序的繁简、着生方式、苞片的有无和形态等又使花序更加多样。综上所述不难看出: 花序是鉴别竹类植物的最重要的特征, 也是确定大类别超族(supertribe)和族、属亲缘关系的最重要的依据, 因此在演化上有着极重要的意义。小穗柄的有无、颖或苞片内潜伏芽的有无等是形成不同类别花序的基础, 花序中小穗的数量多少、疏密、含小花数量的多少等是鉴别属的特征之一(还要结合营养体特点决定), 在演化上比小花的构造有较为重要的意义。

表2 倭竹族花序、小穗、小花的演化趋势

	原始性状	进化性状
穗轴分枝	多回	1回或不分枝
分枝总数	多	少或仅1枚
全花序中含小穗数	多	少
每个穗轴分枝上的小穗数	多	简化或仅一个
穗轴基部外方苞片	大, 呈佛焰苞状	小型、早落
穗轴下部节及苞片数	多而形大	少而形小
花序着生位置	主竿	分枝
小穗基部苞片	大型	小型
小穗含小花数(包括单性及中性花)	多	少
小穗中成熟花的比例	小	大
小穗大小	小	大
颖质地	草质	近革质
小花具雄蕊	6	3
小蕊具花柱及柱头数	3	2

三、倭竹族各属间的演化关系

在倭竹族中, 大多数竹类研究工作者都认为具有6枚雄蕊和3枚柱头的大节竹属是最原始的类群^[1, 9], 唐竹属具3枚雄蕊, 有时可2—4枚, 柱头3个, 接近于大节竹属, 也被认为是比较原始的, 其它各属都起源于大节竹属, 有的并认为业平竹属、短穗竹属甚至刚竹属都是由大节竹属或类似大节竹属那样有假花序和6枚雄蕊的散生竹进化而来的, 而刚竹属是

假花序中最高级的类型^[1]。但是,根据繁殖器官演化趋势来分析:①大节竹属虽然小花含雄蕊6枚这一原始性状,但是它的花序却是倭竹族中最为简化的类型,其穗轴很少分枝,甚至于可以不分枝,每个穗轴上只有极少的小穗及至只有1或2枚小穗,小穗大型、颖片近革质、含小花多但成熟花也多,这样的类型决不是原始的,其它各属也决不可能由大节竹属演化而来,恰恰相反,业平竹属、短穗竹属、八月竹属、刚竹属及箬竹属等的花序轴具分枝甚至于可以反复分枝,每个分枝具较多的小穗,穗轴分枝基部大都具有大型苞片,整个花序具有密集的小穗,其数量可达几十个以至于上百个,小穗小型,顶端小花常发育不完全,可因花中雌蕊退化而为雄性花,也可以完全不发育而为中性,这样的花序才是原始类型,并且由这种类型通过简化路线演化到大节竹属和唐竹属,或者它们有共同的祖先。②倭竹族的八月竹属、箬竹属在花序、小穗等形态构造上与业平竹属、短穗竹属相近,但八月竹属分布多在高山地区,竿基部具根刺、果实坚果状;箬竹族分布也在较高海拔地区,且节部特别膨大等显然较后者为进化,可能是业平竹、短穗竹向特化方向发展的结果。③刚竹属的花序也比较原始,但其地下茎为单轴型,分枝数减少到每节2个且较稳定,并可分布于亚热带的中部和北部以及温带地区,是由其祖先向适应于旱生和较低的温度条件发展的结果。④倭竹属为灌木状小型竹类,花序较上列数属有明显地简化趋势,每节分枝多而无次级分枝;阴阳竹属花序已较业平竹属、短穗竹属简化且分枝仅有一枚等显然都是较为进化的类群。⑤方竹属是倭竹族中比较特殊的类群,其花序近于假圆锥状,小穗无柄而细长,小花排列稀疏,在营养体方面则为单轴型地下茎,地面竿方形而具根刺,箨迟落,箨片极小等等与其它属不同,可能系短穗竹属或业平竹属特化而向高海拔分布所产生的适应。⑥自从Munro(1868)首次建立竹类植物系统以来的100多年中,许多从事竹类研究工作的中外学者从形态、解剖、生理、生态、化学以及地理分布等方面研究竹类植物的分类系统并取得了很大的成绩,其中耿以礼和耿伯介(1957, 1959)所建立的竹亚科系统为许多中外学者接受。这个系统将竹类植物分为两大类(超族supertribe或称为系seris),即北美箭竹超族(或称箭竹系)Arundinariatae Keng et Keng f.和箬竹超族(或称箬竹系)Bambusatae Keng et Keng f.但这个系统将具有延续而无明显节环的穗轴和小穗具柄等(相当于McClure之有限花序即真花序)较为进化的类群——北美箭竹超族置于较为原始的箬竹超族之前是不合理的。Holtum, R. E. (1956), McClure, F. A. (1966), 耿伯介(1982)以及许多中外学者对竹类植物的花序进行了深入地研究并取得很大的成绩,其中最为重要的是:弄清了许多竹子的花序及小穗的结构,并又在此基础上提出箬竹超族是较为原始的类型而北美箭竹超族是进化类群等等。

在倭竹族(假花序)中,大节竹属和唐竹属的花序极为简化,它们的花序轴很少分枝或不分枝,花序轴下部的一组苞片表示着其下部之各节及其下方之分枝经过简化之后留下的痕迹。此外,它们的穗轴上仅有少数小穗且常常仅有一个小穗,此小穗为顶生,下方具有一个明显的“柄”,这个柄实际上是具节的穗轴的一部分而非真正的小穗柄,这种简化了的花序除了穗轴上有节和苞片之外,外形上和真花序是很相近的,如果此种花序进一步简化——节和苞片消失,此时便与具真花序类的某些竹子例如苦竹属*Pleioblastus*、茶秆竹属*Pseudosasa*等没有本质的差别了,因此,我们可以把大节竹属、唐竹属的花序看作是假花序向着真花序过渡的中间类型。

最后, 我们根据本族中各属花序的结构(已如前面所述)划分为三类并成立亚族这一分类阶层, 以表示本族内的类型的差别:

1. 倭竹亚族 1. Subtrib. 1. *Shibataeinae* 短穗竹属、业平竹属、八月竹属、筇竹属、刚竹属、倭竹属、阴阳竹属。
2. 方竹亚族 Subtrib. 2. *Chimonobambnsinae* C. H. Hu; 方竹属。
3. 大节竹亚族 Subtrib. 3. *Indosasinae* C. H. Hu; 大节竹属、唐竹属。

参 考 文 献

- [1] 王正平等, 1980: 中国刚竹属的研究。植物分类学报, 18(1): 15—19。
- [2] 陈守良等, 1983: 苦竹亚族的修订。植物分类学报, 21(4): 404—415。
- [3] 林维治, 1974: 竹花形态之研究, 台湾省林业试验所报告, 第248号。
- [4] 洪效川译, 1982, 1983: 竹子的生殖相。竹子研究汇刊, 1(2): 104—116, 2(2): 119—136。
- [5] 耿以礼等, 1959: 中国主要植物图说——禾本科。科学出版社。
- [6] 耿伯介, 1948: 中国竹类植物志略。伪农林部中央林业试验所研究专刊第8号。
- [7] 耿伯介, 1986: 试论竹类的花序及其演变。武汉植物学研究, 4(4) 323—336。
- [8] 耿伯介、胡成华, 1986: 竹亚科倭竹族订正。南京大学学报(自然科学版), 22(3): 408—430。
- [9] 温太辉, 1982: 中国唐竹属的研究及其它(之一)。竹子研究汇刊, 1(2): 6—30。
- [10] 中井猛之进, 1933: 日本本部, 竹卜笹(其二), *Journ. Jap. Bot.* 9(2): 83。
- [11] McClure, F. A. 1966: *The Bamboos — a fresh perspective.*

STUDIES ON MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF INFLORESCENCE IN SHIBATAEEAE NAKAI

Hu Chenghua

(Nanjing University, Nanjing 210008)

Tang Jingshan

(Jiangsu Institute of Botany, Nanjing 210014)

Abstract The present paper deals with the morphological evolution of inflorescence in the tribe *Shibataeae* Nakai. Studies show that the inflorescence in the tribe belongs to the pseudoinflorescence type, which is relatively primitive when compared with the euinflorescence type. In the tribe *Brachystachyum* and *Semiarundinaria* which have a repeatedly branching inflorescence axis and numerous spikelets are relatively primitive; on the other hand, *Indosasa* and *Sinobambusa* have the simplified inflorescence, in which the axis doesn't branch or only has a few branches and fewer spikelets, are considered to be advanced relatively.

Key words: *Shibataeae*; inflorescence; evolution