

裸帽藓属 *Groutiella* Steere 的研究 I

——形态特征和研究概况

于宁宁^{1,2}, 贾渝^{2*}, 赵遵田¹

(1. 山东师范大学生命科学学院, 济南 250014; 2. 中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要: 裸帽藓属 (*Groutiella*) 隶属于木灵藓科的藓亚科。其分布区主要集中在中、南美洲地区。裸帽藓属的显著特征为叶基部有分化边缘; 蒴帽仅覆盖孢蒴的 1/3, 平滑无毛。该属植物与藓属 (*Macromitrium*) 和卷叶藓属 (*Ulotia*) 植物形态上十分相似。自 1950 年建属以来, 对于它的分类学研究很少, 且主要集中在地区性研究和形态学研究。根据目前的研究现状, 裸帽藓属的概念还存在问题, 某些种类存在一定的混淆, 因此, 该属亟需进行世界范围内的分类学修订。

关键词: 裸帽藓属; 木灵藓科; 藓类植物

中图分类号: Q949.35

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2008)03-0319-06

Study on *Groutiella* Steere (Orthotrichaceae, Bryopsida) I

——Morphological Characters and Outline of Research

YU Ning-Ning^{1,2}, JIA Yu^{2*}, ZHAO Zun-Tian¹

(1. College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan 250014, China;

2. Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: *Groutiella*, belonging to Orthotrichaceae, was established in 1950 by H. A. Crum. Only a few studies on this genus have been reported since then. Morphologically, it is very similar to *Macromitrium* and *Ulotia*. The distribution of *Groutiella* is mainly in Central America and South America. In this paper, we introduce its main morphological characters and the history of research on *Groutiella*. Meanwhile, we also discuss the delimitation of the genus and the systematic relationships between *Macromitrium*, *Ulotia* and *Groutiella*. In *Groutiella*, there are some confusions at the level of species, and they need to be further studied by checking type specimens. Finally, we consider that there is a strong necessity to have a revision on *Groutiella*.

Key words: *Groutiella*; Orthotrichaceae; Bryopsida

裸帽藓属 (*Groutiella*) 由 Crum 和 Steere 建立于 1950 年, 取自北美藓类学家 Abel Joel Grout 之姓。裸帽藓属隶属于木灵藓科 Orthotrichaceae, 全世界有 15 个种^[1-3]。该属主要分布于中美洲地区, 以及南北美、亚洲、非洲和大洋洲的热带地区。中文名裸帽藓属, 取自蒴帽平滑无纤毛之意^[4]。

裸帽藓属的多数种类在该属成立之前属于木灵藓科的藓属 (*Macromitrium*), 1872 年 Bescherella 将藓属中蒴帽相对较短的种类转移出来建立了 *Micromitrium*^[5]。但是, *Micromitrium* (小藓属) 这一属名在 1870 年就已经被使用, 不符合国际命名法规, 故 1946 年, Grout 将属名改为 *Craspedophyllum*。

1950 年, Crum 和 Steere^[3] 在 Panama Mosses 一文中指出 *Craspedophyllum* 这一名称在藓类植物中被使用, 正式将属名更改为 *Groutiella*; 同时, 列出了 7 个分布于巴拿马地区的种类^[6]。在该属目前成立的 15 个种中, 有 9 个种是从藓属中移出; 3 个种是从小藓属 (*Micromitrium*) 中移出; 1 个种是从木灵藓属 (*Orthotrichum*) 中移出; 2 个种是该属建立之后发表的新种。

1 裸帽藓属简介及特征

1.1 形态特征

裸帽藓属植物体纤细到中等大小, 深绿色、黄绿

收稿日期: 2007-09-13, 修回日期: 2007-12-10。

作者简介: 于宁宁 (1981 -), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为植物分类及植物资源学。

* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: yjia@ibcas.ac.cn)。

色、红棕色或黄褐色；垫状丛生。主茎匍匐，分枝倾立，呈二回不规则分枝。叶干时螺旋状卷曲，湿时倾立，呈龙骨状；狭披针形、披针形、长或卵状披针形或舌形，钝端、急尖、渐尖或具短尖，有时尖部易断裂；叶边上部全缘，基部全缘或具锯齿，基部具几列狭长细胞构成的分化边缘（极少数是短矩形的细胞），并向上延伸至叶 1/4 或 2/3 处；中肋粗壮，近叶尖处消失，长达叶尖或突出。叶细胞通常厚壁，叶上部细胞圆六边形，平滑或有乳头状突起；基部细胞圆矩形，平滑或偶具小疣；近中肋处的细胞薄壁，略膨大。有时叶着生处具膨大的齿状突起。

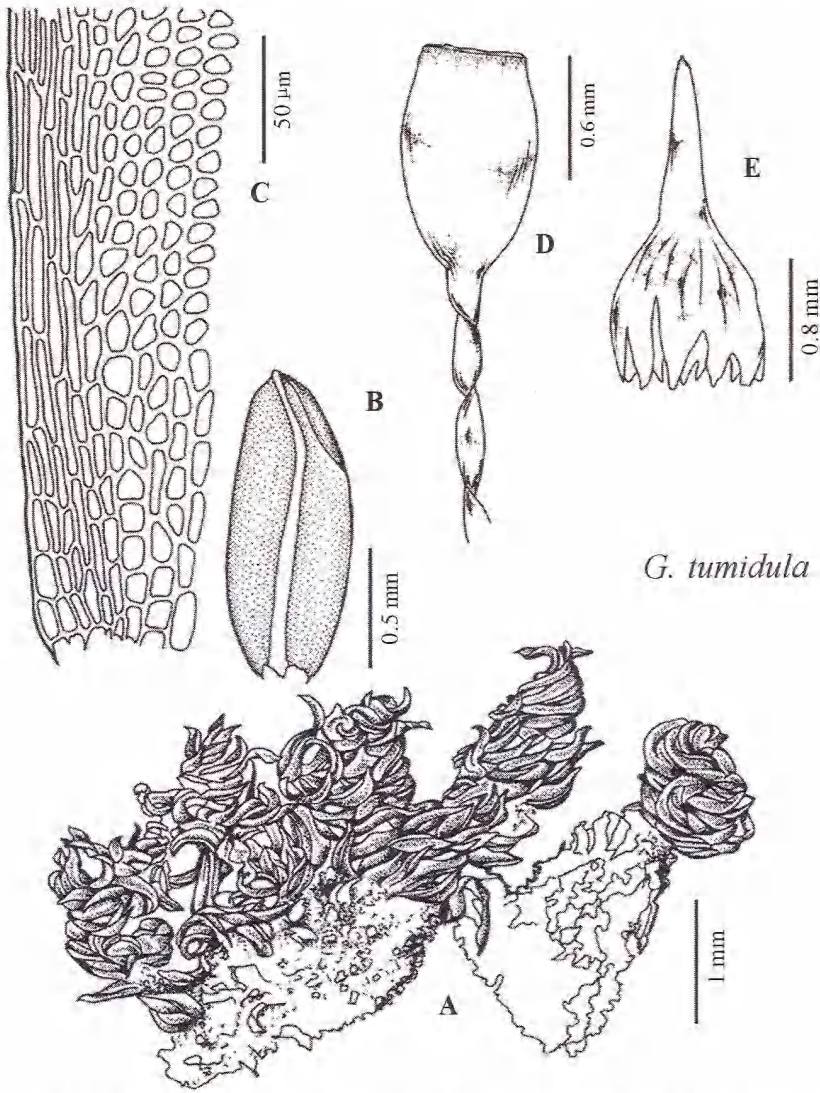
雌雄异株。蒴柄平滑，长 1.5 ~ 15 mm。蒴盖具喙。蒴帽圆锥状钟形，有细长裂瓣或有纵褶，无毛或

稀疏被毛。孢蒴长圆柱形或倒卵球形，长 1 ~ 4 mm，孢蒴外壁平滑或具皱褶，具显型气孔。蒴齿层发育不完全，由一层低的、多疣的基膜构成。孢子同型或异型（图 1）^[7]。

1.2 生活环境

该属植物习生树皮上，少数种类生于岩石（如 *Groutiella tomentosa*, *G. husnotii*）或腐木上（如 *G. obtusa*），偶生于土面（如 *G. chimborazensis*）。该属分布的海拔高度范围较大，约从 5 m 至 2900 m。

Bowers^[8] 对哥斯达黎加高海拔藓类的研究中，将 *Groutiella undosa* (= *G. chimborazensis*) 列入该地区高海拔藓类名录中。事实上，作者对该种查证，其分布范围为 220 ~ 2600 m，而并不是仅限于高海拔地区。



A. 植物体（干燥时）；B. 叶；C. 叶基部边缘细胞；D. 孢蒴；E. 蒴帽（A,B,C 引自 Allen, 2002^[3]，D,E 引自 Vitt, 2003^[7]）
A. Habit (when dry); B. Leaf; C. Basal cells of leaf at margin; D. Capsule; E. Calyptra (A,B,C from Allen, 2002^[3] and D,E from Vitt, 2003^[7])

图 1 裸帽藓属的特征示意图
Fig. 1 Illustration of the morphological characters of *Groutiella*

在对苏里南西部不同森林类型苔藓的对比研究中,Florschütz^[9]把 *Grouitiella obtusa* 列入“仅分布于干旱的灌木丛(xeromorphic scrub)”类型,在“湿地森林(marsh forest)”、“中湿度森林(mesophytic forest)”和“热带稀树森林(savanna forest)”类型中都没有分布;小生境是树荫下;基质为树干,也可以是藤本植物的茎。而把 *G. tomentosa* 列入“中湿度森林(mesophytic forest)”类型。这仅是对一个地区不同森林类型苔藓的对比研究,若要确定这两种植物是否仅局限于上述的森林类型中,还必须考查更多的地区。

从上可以看出,该属植物的生境相对比较专一,分布海拔高度范围较大,对森林类型的适应尚需进一步的研究。

1.3 地理分布

通过对大量文献及国外标本馆馆藏数据的搜集,作者绘制了该属 15 个种的分布图(图 2 ~ 图 5)。从图中我们可以看出该属主要分布于南北回归线内的热带地区(注: *Grouitiella tomentosa* 在我国云南的分布位于北回归线以北;此外, *G. apiculata*、*G. tumidula* 在南美洲南回归线以南有分布)。除 *G. tomentosa* 在全世界热带地区有较为广泛的分布, *G. laxotorquata* 主要集中分布在非洲热带地区外,其它种类按现有的资料来看,多分布于美洲热带地区。由此可以看出,除 *G. tomentosa* 外,其它种类都仅在新大陆分布。这一现象的出现,可能与其它地区的苔藓研究相对滞后,还没有完善的苔藓名录等因素有关。

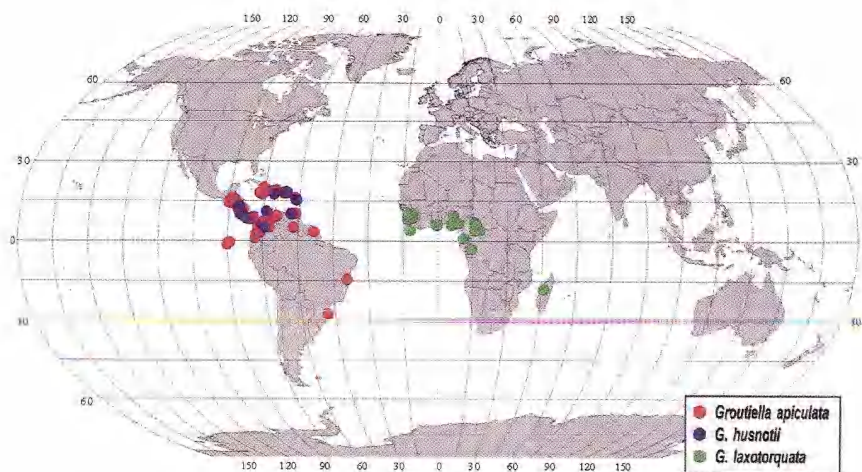


Fig. 2 The distribution of *Grouitiella apiculata* (Hook.) Crum & Steere, *G. husnotii* (Schimp. ex Besch.) Crum & Steere and *G. laxotorquata* (Müll. ex Besch.) Wijk & Margad.

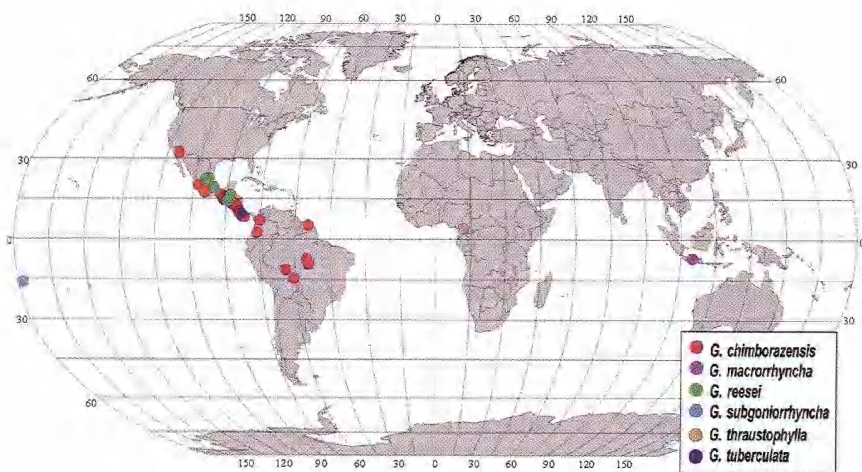


Fig. 3 The distribution of *Grouitiella chimborazensis* (Spruce ex Mitt.) Florsch., *G. macrorrhyncha* (Mitt. ex Bosch & Sande) Wijk & Margad., *G. reesei* (Vitt) Allen, *G. subgoniorrhyncha* (Broth.) Wijk & Margad., *G. thraustophylla* (Broth.) Wijk & Margad. and *G. tuberculata* Allen & Holz

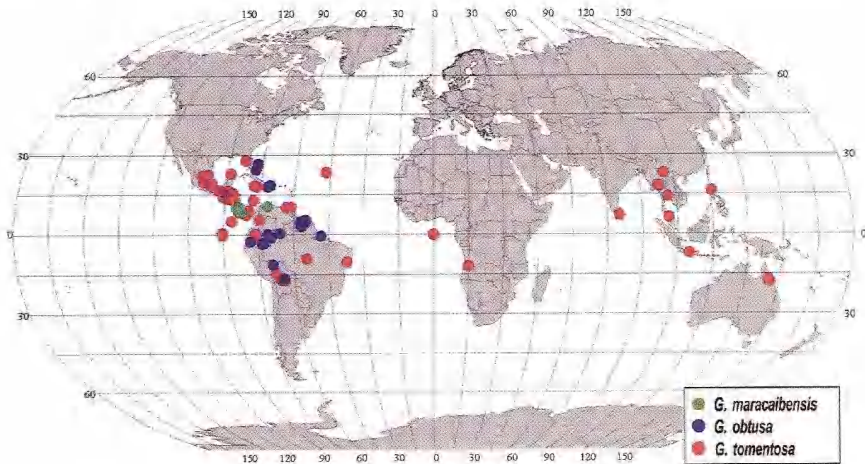


Fig. 4 The distribution of *Groutiella maracaibensis* (Broth.) Allen & Goffinet, *G. obtusa* (Mitt.) Florsch. and *G. tomentosa* (Hornsch.) Wijk & Margad.

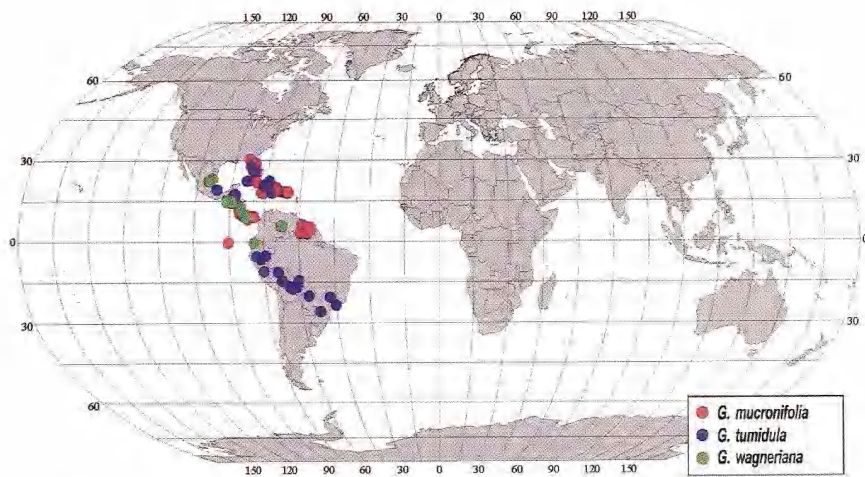


Fig. 5 The distribution of *Groutiella mucronifolia* (Hook. & Grev.) Crum & Steere, *G. tumidula* (Mitt.) Vitt and *G. wagneriana* (Müll.) Crum & Steere

2 分类处理

2.1 有关属的概念

该属植物的外形与藓属植物的外形类似,其主要特征为主茎匍匐,叶基部分化边缘多沿叶边向上延伸至叶片 1/3 处,角细胞厚壁,孢帽仅覆盖孢蒴的 1/3,多平滑无毛,有时上部具小突起^[10]。根据孢蒴的形状,裸帽藓属可以分成 2 组: *Apiculata* 组具长圆柱形的孢蒴, *Mucronifolia* 组具倒卵形的孢蒴^[3]。

该属与藓属和小藓属存在比较密切的关系,就此 Allen^[3] 提出,裸帽藓属和藓属可以通过其叶片与茎或枝的着生处 (insertion) 平滑短的内侧角部细胞和叶片部分的狭长细胞来加以区分。但值得注意的是, *Groutiella reesei* 的叶基部边缘是由短矩形细胞构成,分化不明显。此外,裸帽藓属植物都具

有明显的叶基部细胞网纹,而藓属植物不具有此特征。藓属中,叶基部边缘细胞膨大、薄壁,内侧的细胞狭长、厚壁,近中肋处细胞圆形,壁明显加厚。而裸帽藓属的一些种,叶着生处有膨大的齿状突起又使该属与藓属的 *Guatemalense* 组似相近。上述的讨论仅根据叶片的性状,而有关假根、孢蒴、孢子等方面的研究至今仍为空白。

该属分子系统学方面的研究至今尚未开展,仅限于 Goffinet^[11,12] 基于 *rbcL* 基因序列分析木灵藓亚目和木灵藓科系统分类位置的研究。在对木灵藓亚目的研究中, Goffinet 选择 *Groutiella apiculata* 和 *G. chimborazense* 代表该属。 *rbcL* 序列分析表明这两个种与 *Macromitrium longifolium* 系统关系最近。 Goffinet 进行木灵藓科属级修订时,将木灵藓科分成 4 个亚科, *Groutiella* 隶属于藓亚科 (*Macromitrieae*)。同时文中还列出了木灵藓科的属级检索表,其中,裸

帽藓属植物的显著特征是叶基部具有分化的边缘^[12]。

以上资料表明,裸帽藓属作为一个属是基本成立的,但是,仍然需要更多形态方面以及其他方面的深入研究,尤其是研究和探讨与近缘类群的系统关系。

2.2 种的概念

该属自建立至今还未进行世界范围内的分类学修订工作,相关的研究很少,且主要集中在地区性植物志和形态学研究。形态学研究的内容又主要为叶片的特征,其它部分的形态特征很少涉及。

D. Vitt^[13] 对该属做过一些研究工作,在《*Groutiella tomentosa* New to the United States》一文中,报道了 *Groutiella tomentosa* 在北美地区出现的形态变异,指出该种在新、旧大陆存在居群水平的变异;通过模式标本及部分普通标本的检视,再次确认 *G. fragilis* (Jaeg. & Sauerb.) Crum & Steere, *G. goniorrhyncha* (Dozy & Molk.) Wijk & Margad. 和 *G. schlumbergeri* (Schimp.) Wijk & Margad. 为其异名。此外,还指出该种是该属中唯一同时分布在新旧大陆的种类。1979 年, VITT^[14] 还结合居群生物学和数量分类学对墨西哥的 2 个种及其相近的 4 个种进行了研究:①定位了 *G. tumidula* 为宽叶、小尖头的种类; *G. apiculata* 为窄叶、长尖的种类;由于 *G. apiculata* 变异很大, *G. mucronifolia* 可能与其为同一种,应做合并处理。② *G. undosa* 是 *G. chimborazensis* 的异名, *G. wagneriana* 是单独的一个种,墨西哥没有分布。同时,他还发表该属一新亚种 *G. chimborazensis* subsp. *reesei*。 Vitt^[15] 对澳大利亚 *Macromitrium* 属进行研究时,亦研究了其邻近属 *Macrocoma* 和 *Groutiella*, 对 *G. tomentosa* 进行了形态的描述及生境的分析。

Crosby^[16] 曾指出,由于茎的高度、基部分化边缘的长度和叶尖形态的高度变异性,该属有些种的居群往往很难准确鉴定。文中他重点研究了 *G. apiculata* 和 *G. mucronifolia* 两种叶和叶尖的变异范围,认为虽然 *G. mucronifolia* 或 *G. apiculata* 在美洲热带通常都代表一个种,但他的观点是 *G. apiculata* 的模式标本超出了 *G. mucronifolia* 的变异范围而是另一个种,故 Crosby 将热带美洲的标本定名为 *G. mucronifolia*。而 Vitt^[14] 在对墨西哥的木灵藓科进行研究时,则认为这两个种无法区分,建议将这两个种合并为一个种。

Allen^[3] 在《The Moss Flora of Central America》

中纪录了裸帽藓属的 10 个种。通过对这 10 个种性状描述的仔细分析,各个种之间的界线比较明确,但是其差别甚微。种与种之间的差异主要集中于叶片的尖部,下部分化边缘的长度,细胞大小、形状及细胞壁的细微不同。往往两个种之间只有 1~2 处微小不同,例如, *G. tumidula* 与 *G. mucronifolia* 和 *G. apiculata* 之间的区分仅仅根据叶尖的类型,前者具短尖(尖部 < 30 μm),而后两者具尾尖或锐尖(尖部 > 40 μm)。此外, *G. tumidula* 与 *G. mucronifolia* 两种叶形变异大,显然仅根据叶尖来区分两个种让人难以准确把握。

值得一提的是,在该属现有的 15 个种中, *Groutiella subgoniorrhyncha* 和 *G. thraustophylla* 这两个种,除原始文献和 Crosby 的藓类名录^[2] 外,各自仅有一篇文献^[17,18] 引证了原始文献的采集地点,而 *G. macrorrhyncha* 自 1860 年发表后,除 Crosby 的藓类名录^[2] 中提到外,147 年内无其它的文献涉及该种,对于上述 3 个种的其他信息我们几乎一无所知。

2.3 地区报道

此外,该属还出现在地区性苔藓志的报道中(见表 1)。

表 1 各地苔藓志中出现裸帽藓属的种类
Table 1 The species from some bryofloras

地区苔藓志 Bryofloras	出现 <i>Groutiella</i> 的种 Species of <i>Groutiella</i>
《Mosses of Guatemala》 ^[19]	<i>Groutiella. apiculata</i> , <i>G. fragilis</i> (= <i>G. tomentosa</i>), <i>G. mucronifolia</i> , <i>G. undosa</i> (= <i>G. chimborazensis</i>), <i>G. wagneriana</i>
《Mosses of Eastern India and Adjacent Regions》 ^[10]	<i>G. tomentosa</i>
《Mosses of Eastern North America》 ^[20]	<i>G. tomentosa</i> , <i>G. tumidula</i>
《The Moss Flora of Mexico》 ^[21]	<i>G. apiculata</i> , <i>G. chimborazensis</i> , <i>G. tomentosa</i> , <i>G. tumidula</i>
《Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis》 ^[22]	<i>G. apiculata</i> , <i>G. chimborazensis</i> , <i>G. husnotii</i> , <i>G. obtusa</i> , <i>G. tomentosa</i> , <i>G. tumidula</i>
《Bryophyte Flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea》 ^[23]	<i>G. tomentosa</i>
《The Moss Flora of Central America》 ^[2]	<i>G. apiculata</i> , <i>G. chimborazensis</i> , <i>G. husnotii</i> , <i>G. maracaibensis</i> , <i>G. mucronifolia</i> , <i>G. obtusa</i> , <i>G. reesei</i> , <i>G. tomentosa</i> , <i>G. tuberculata</i> , <i>G. tumidula</i>
《Bryophyte Flora of North America》 ^[7]	<i>G. tomentosa</i> , <i>G. tumidula</i>

综合各地区文献,我们可以发现,该属植物除 *G. tomentosa* 为世界广布种,在新、旧大陆均有分布,其他种则仅分布于新大陆,并集中分布于中美洲地区。

3 结束语

通过对裸帽藓属相关文献的查阅,我们发现至少存在以下问题:(1)自1950年建属以来,对于该属的研究非常少,使得我们对于该属的认识相当匮乏。且研究地区主要集中于中美洲,性状主要集中在对叶形态特征的观察。(2)该属与木灵藓科其它属的界限问题。①裸帽藓属的多数种类主要从蓑藓属及小蓑藓中转移出来,该属与这两个属的界限需进一步明确;②在对木灵藓科的研究中,我们发现该属与木灵藓亚科卷叶藓属(*Ulotia*)在叶的形态上差别不大(基部都具分化边缘)。(3)裸帽藓属现有的15个种是否都能成立,还有待于进一步地研究。①通过对比种的描述,作者发现该属种间差异都不大,且主要以叶的特征作为检索性状,例如,叶形、叶尖、叶分化边缘的长度,边缘细胞的组成等;②该属茎的高度、叶基部分化边缘的长度和叶尖形态的高度变异性,一个种的不同居群可能鉴定为两个种^[16]。

上述问题的有效解决需要:①通过查阅模式标本及大量各地普通标本对该属进行一次全面的修订,从而充实该属的鉴定特征,明确其在木灵藓科的系统位置,为进一步研究木灵藓科提供资料。②通过研究更多形态性状,诸如孢子体及叶片的其他特征,从而使该属分种的依据更为合理充分。

参考文献:

- [1] 陈邦杰,万宗玲,黎兴江,高谦,吴鹏程. 中国藓类植物属志(I-II) [M]. 北京:科学出版社,1963-1978.
- [2] Crosby M R, Magill R E, Allen B, He S. A Checklist of the Mosses [M]. Version 2. St. Louis: Missouri Botanical Garden, 1999.
- [3] Allen B H. Moss Flora of Central America, Part 2. Encalyptaceae-Orthotrichaceae [M]. St. Louis: Missouri Botanical Garden, 2002.
- [4] 吴鹏程. 中国几个新纪录藓类植物属的讨论 [A]. 见:中国科学院植物研究所. 植物学集刊 [C]. 北京:科学出版社, 1994. 133-138.
- [5] Grout A J. Orthotrichaceae. North American Flora 15A [M]. New York: New York Botanical Garden, 1946. 41.
- [6] Crum H A, Steere W C. Additions to the moss flora of Panama [J]. *Bryologist*, 1950, 53: 139-152.
- [7] Vitt D H. Bryophyte Flora of North America [M]. St. Louis: Missouri Botanical Garden, 2003.
- [8] Bowers F D. High elevation mosses of Costa Rica [J]. *J Hattori Bot Lab*, 1970, 33: 7-35.
- [9] Florschütz-de W J, Bekker J M. A comparative study of the bryophyte flora of different types in west Suriname [J]. *Bryol Lichenol*, 1987, 8: 31-45.
- [10] Gangulee H C. Mosses of Eastern India and Adjacent Regions [M]. Calcutta: Privately Published, 1976.
- [11] Goffinet B, Vitt D H. Revised generic classification of the Orthotrichaceae based on a molecular phylogeny and comparative morphology [A]. In: Bates W J, Ashton N W, Duckett J G eds. *Bryology for the Twenty-first Century* [C]. Leeds, UK: Maney & Son Ltd, 1998. 143-159.
- [12] Goffinet B, Bayer R J, Vitt D H. Circumscription and phylogeny of the Orthotrichales (Bryopsida) inferred from *rbcL* sequence analysis [J]. *Am J Bot*, 1998, 85: 1324-1337.
- [13] Vitt D H, Crum H A. *Groustiella tomentosa* New to the United States [J]. *Bryologist*, 1970, 73: 145-149.
- [14] Vitt D H. New taxa and new combinations in the Orthotrichaceae of Mexico [J]. *Bryologist*, 1979, 82: 1-19.
- [15] Vitt D H, Ramsay H P. The macromitium complex in Australasia (Orthotrichaceae: Bryopsida). Part I. Taxon and phylogenetic relationships [J]. *J Hattori Bot Lab*, 1985, 59: 325-451.
- [16] Crosby M R. A Study of *Groustiella apiculata* and *G. mucronifolia* [J]. *Bryologist*, 1970, 73: 607-611.
- [17] Schultze-Motel W. Die Moose der Samoa-Inseln [J]. *Willdenowia*, 1974, 7: 333-408.
- [18] Schultze-Motel W. Katalog der Laubmoose von West-Afrika [J]. *Willdenowia*, 1975, 7: 473-535.
- [19] Bartram E B. Mosses of Guatemala [J]. *Fieldiana, Botany*, 1949, 25: 442.
- [20] Crum H A, Anderson L E. Mosses of Eastern North America [M]. New York: Columbia University Press, 1981. 736-738.
- [21] Vitt D H. Orthotrichaceae. Moss Flora of Mexico [M]. New York: New York Botanical Garden, 1994. 69: 590-656.
- [22] Churchill S P, Linares E L. Prodrómus Bryologiae Novo-Granatensis [M]. Santa Fe de Bogota: Instituto de Ciencias Naturales Museo de Historia Natural Universidad Nacional de Colombia, 1995. 455-924.
- [23] Vitt D H, Koponen T, Norris D H. Bryophyte Flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. LV [J]. *Acta Bot Fennica*, 1995, 154: 1-94.