

鹅观草属部分种的叶表皮微 形态特征及其分类学意义*

蔡联炳

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘 要 在过去叶表皮实验的基础上, 本文从鹅观草属不同组、系中新增解剖了 16 个有代表性的种。根据这些种叶片反映的表皮微形态特征, 进一步证实了鹅观草属共族分属以及属下类群划分的正确性, 揭示了属中各主要类群的演化水平和系统发育关系。研究结果最后表明: 鹅观草属的半颖组最原始, 在系统发育中它可能既派生了较进化的小颖组和大颖组, 又派生了最进化的长颖组; 在大颖组中, 齿草系较原始, 纤毛草系较进化, 宽叶草系最进化, 纤毛草系和宽叶草系可能相继起生于齿草系。并且, 鹅观草属的这种进化关系同过去细胞学和形态学提供的证据是基本一致的。

关键词 鹅观草属; 叶表皮; 分类学意义

LEAF EPIDERMAL CHARACTERS OF SOME SPECIES OF ROEGNERIA AND THEIR TAXONOMIC SIGNIFICANCE

CAI Lian - Bing

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001)

Abstract 16 representative species selected from the different sections and series of *Roegneria* are examined in leaf epidermal anatomy in the present paper. Based on the leaf epidermal characters displayed by these species (including *Roegneria* species anatomized in the past), the rationalities of the dividing and coexisting *Roegneria* in the tribe Triticeae and the subdivision below the genus are confirmed, the evolutionary levels and systematic relationships of the major taxa in the genus also revealed. In these characters, the forms of long cell walls, the quantity and shapes of short cells, the types and density of appendages, and so on possess probably the values for differentiating sections or series; the winding of long cell

* 作者简介: 蔡联炳(1948—), 男, 硕士, 研究员。从事植物系统与进化研究。
国家自然科学基金资助项目(批准号 39870090)。
收稿日期: 2000 - 3 - 10

walls, the increase and crescent change of short cells, the decrease of prickle hairs, the emergence of hooks and macro hairs, and so forth are probably parallel to the phylogenetic development of the taxa. The last results show that the sect. *Goulardia* (Husnot) L. B. Cai is the most primitive in *Roegneria*; in the phylogenetic process, it might produce the sect. *Roegneria* and the sect. *Ciliaria* (Nevski) H. L. Yang which are more advanced than it, and also the sect. *Curvata* (Nevski) H. L. Yang which is the most advanced among the 4 sections. In the sect. *Ciliaria* (Nevski) H. L. Yang, the ser. *Dentatae* Nevski is the most primitive in the section, the ser. *Ciliares* Nevski is more advanced than the former, the ser. *Platyphyllae* L. B. Cai is the most advanced among the 3 series, and the ser. *Ciliares* Nevski and the ser. *platyphyllae* L. B. Cai might be derived successively from the ser. *Dentatae* Nevski. Furthermore, the systematic relationships of *Roegneria* basically are in agreement with the evidences furnished by cytology and morphology.

Key words *Roegneria*; Leaf epidermis; Taxonomic significance

1997年,作者曾对青海地区的鹅观草属(*Roegneria*)植物作过叶表皮微形态的研究^[1],但由于鹅观草属是禾本科(Poaceae)、小麦族(Triticeae)中的大属,只中国类群就有4组、79种和22变种^[2],而青海地区所产的16种2变种,仅隶于其间的两个组,显然对整个属来讲,所解决的问题、提供的证据是有局限的。现为了全面、深入地研究该属,本文在过去实验的基础上,有针对性地重新选择了属中不同类别的部分种进行解剖,以进一步揭示该属类群歧异、演化的本来面目。

1 材料与方法

本次实验的材料也如先前一样,均取自本所馆藏副份腊叶标本,并以穗下倒2叶的中间部段为准,只是选用时尽量做到类群的点面结合。即重点选取了鹅观草属中大颖组(sect. *Ciliaria* (Nevski) H. L. Yang)的7种植物,在其它3组中分别以代表种的形式各选了3个种。除过去研究过代表种的系外,也力求在未研系中寻找代表。整个实验取材标本共41份,分隶于4组、12系、16种,其典型的凭证标本如下:

乌岗姆鹅观草(*R. ugamica* (Drob.) Nevski):新疆特克斯,新疆队2191;大芒鹅观草(*R. macrathera* (Ohwi) L. B. Cai):新疆昭苏,新疆队1304;纤毛鹅观草(*R. ciliaris* (Trin.) Nevski):陕西华阴,时英、顾立华0004;毛花鹅观草(*R. hirtiflora* C. P. Wang et H. L. Yang):陕西长安,时英、顾立华0023;毛叶鹅观草(*R. amurensis* (Drob.) Nevski):甘肃徽县,郭本兆3001;偏穗鹅观草(*R. kamarovii* (Nevski) Nevski):新疆昭苏,新疆队1205;宽叶鹅观草(*R. platyphylla* Keng):青海西宁(引栽),李建华100;红原鹅观草(*R. hongyuanensis* L. B. Cai):四川红原,谢文忠005;高山鹅观草(*R. tschimganica* (Drob.) Nevski):新疆昭苏,新疆队1358;柔弱鹅观草(*R. debilis* L. B. Cai):青海祁连,蔡联炳等042;长芒鹅观草(*R. dolichathera* Keng):陕西长安,时英、顾立华0025;马格草(*R. glaucifolia* Keng):新疆塔什库尔干,青藏队870560;鹅观草(*R. tsukushiensis* (Honda) B. R. Lu, Yen et J. L. Yang):甘肃武都,郭本兆、王为义20017;短芒鹅观草(*R. breviarista* (D.

F. Cui) L. B. Cai):新疆乌鲁木齐,不详 3761;林地鹅观草 (*R. sylvatica* Keng et S. L. Chen):新疆昭苏,新疆队 1187;狭穗鹅观草 (*R. angusta* L. B. Cai):青海循化,雷更新 841810。

材料的处理和操作方法,请参阅《南京中山植物园研究论文集》1987:1~13^[3]

2 观察结果

观察了上述鹅观草属 16 个种的叶表皮微形态,其总体特征与先前解剖过的青海鹅观草属的完全一致。即在细胞类型上都是由长细胞、气孔器细胞、短细胞、刺毛和大毛所组成,长细胞和气孔器细胞是各个类群必须具备的基本细胞,短细胞、刺毛和大毛的类群分布不完全,属于有选择着生的不定细胞。在叶面上,长细胞通常呈条形,纵向相接成行,各行平行相排于脉上、脉间,细胞壁平直至密波状弯曲;气孔器椭圆形,常呈带状镶嵌于长细胞间,上表皮相邻较密,下表皮相邻较稀或无,副卫细胞平顶形或低圆顶形;短细胞马鞍形、新月形,稀圆形,一般分布于下表面,脉间通常单生,脉上可孪生或 3~4 个联生;刺毛可生于脉上、脉间,脉上多为刺,脉间多为钩,上表皮刺毛较下表皮为小;大毛如有,仅生脉上,有时下表皮大毛较短而与刺相延续。实际上,鹅观草属的这些特征跟早期 Metcalfe (1960)、陈守良等 (1987、1993) 报道的禾本科、小麦族植物的叶表皮特征也是吻合的^[3~5]。

但另一方面,就各个类群而言,16 种鹅观草属植物在组成表皮的结构细胞的类型、形态、数量和分布式样上是不同的,尤其下表面表皮所显示的差异格外明显,基本能把各个组、种乃至一些系区别开来(图版 I、II),通常这些差异不仅在类群区分上有意义,而且在推证类群亲缘关系上也是一个很好的辅据。下面特将鹅观草属 16 个种叶片下表皮的主要差异列于表 1。

3 讨 论

3.1 从观察结果可知,此次解剖的 16 种鹅观草属植物的叶表皮共征既与先前解剖的青海鹅观草属植物的一致,又与前人观察的小麦族植物的相吻合,说明两次解剖的鹅观草属植物在类群划分上确实同为一个属群,在系统位置上应同处禾本科、小麦族。不过,现行解剖的所有鹅观草属植物的叶表皮有些共征同小麦族其它属的仍然是有区别的。正如上次实验讨论的结果一样,即使是关系很近的冰草属 (*Agropyron*)、以礼草属 (*Kengyilia*)、或甚至披碱草属 (*Elymus*),解剖过的鹅观草属都没有象前者脉上存在孔纹细胞,也没有象后者长细胞和气孔器较宽大,脉间短细胞通常孪生。显然,鹅观草属作为小麦族中一个独立的自然类群^[6,7],在这里再次得到了证实。

3.2 已解剖的鹅观草属植物除了共征之外,对于属下类群还有自征存在。鹅观草属的自征主要表现在叶片下表皮上,并重点落实在下表皮不定细胞的类型、每类细胞的形态、着生数量和叶面分布等性状上。如表 1 列出的各个种的特征比较,就充分显示了这些性状在鹅观草属不同种间是有一定间隔差异的,特别是象长细胞壁的形态,短细胞的多少、形状,脉间附属物的有无、数量,可能具有组群鉴别价值。因为从实验过的类群来看,小颖组 (sect. *Roegneria*) 和大颖组类群的长细胞壁通常平直、稀微弯,半颖组 (sect. *Goulardia* (Hasnot) L. B. Cai) 的长细胞壁脉上明显弯曲、脉间平直或微弯,长颖组 (sect. *Curvata* (Nevski) H. L.

表 1 鹅观草属 16 个种的叶片下表皮主要差异

Table 1 The main differences of lower epidermises of leaf blades in 16 Roegneria species

种 名 Species	长细胞 Long cells		气孔器 Stomatal apparatus	
	形态 Form	细胞壁 Cell walls	大小 Size	排列 Arrangement
乌岗姆鹅观草 <i>R. ugamica</i>	狭长	平直或微弯	小	1~2 列或零星
大芒鹅观草 <i>R. macrathera</i>	狭长	平直或微弯	较大	2~4 列
纤毛鹅观草 <i>R. ciliaris</i>	阔长	平直	大	2~4 列
毛花鹅观草 <i>R. hirtiflora</i>	阔长	平直	大	2~4 列
毛叶鹅观草 <i>R. amurensis</i>	狭短	平直或微弯	较大	2~6 列
偏穗鹅观草 <i>R. komarovii</i>	狭短	平直或微弯	较大	1~4 列
宽叶鹅观草 <i>R. platyphylla</i>	阔长	平直	较大	2~4 列
红原鹅观草 <i>R. hongyuanensis</i>	狭长	平直	较大	1~2 列或缺乏
高山鹅观草 <i>R. tschimganica</i>	狭长	平直或微弯	小	1~2 列
柔弱鹅观草 <i>R. debilis</i>	狭短	平直或微弯	大	1~4 列
长芒鹅观草 <i>R. dolichathera</i>	狭长	脉上明显弯曲 脉间平直或微弯	小	零星或缺乏
马格草 <i>R. glaucifolia</i>	狭短	脉上明显弯曲 脉间平直或微弯	小	4~6 列
鹅观草 <i>R. tsukushiensis</i>	阔短	脉上明显弯曲 脉间平直或微弯	较大	2~4 列
短芒鹅观草 <i>R. breviarista</i>	狭短	明显弯曲	小	1~2 列
林地鹅观草 <i>R. sylvatica</i>	狭短	明显弯曲	小	零星或缺乏
狭穗鹅观草 <i>R. angusta</i>	狭短	明显弯曲	较大	1~3 列

短细胞 Short cells		刺 毛 Prickle hairs		
数量,形状 Number, shape	分布型式 Distribution pattern	脉上 Over the veins	脉间 Between the veins	大毛 Macrohairs
稀少,马鞍形	脉上孪生、 单生脉间通常单生	刺	钩(稀少)	缺乏
稀少,马鞍形	脉上孪生、 单生脉间单生	刺	缺乏	缺乏
偶尔,马鞍形	脉上通常 孪生脉间缺乏	刺(稀少)	缺乏	缺乏
偶尔,马鞍形	脉上通常孪生、 联生脉间通常单生	刺(稀少)	钩(稀少)	存在
稀少, 通常马鞍形	脉上孪生、 单生脉间通常单生	刺(稀少)	缺乏	存在
稀少,马鞍形	脉上通常单生、孪生脉间单生	刺、钩	缺乏	存在
缺乏	缺乏	刺、钩	缺乏	缺乏
稀少,马鞍形	脉上通常孪生、 联生脉间通常单生	缺乏	钩	缺乏
偶尔,马鞍形	脉上通常孪生 脉间缺乏	刺(偶尔)	钩(偶刺)	缺乏
稀少,马鞍形	脉上孪生、 单生脉间通常单生	缺乏	钩	缺乏
偶尔,马鞍形	脉上缺乏 脉间单生	刺(偶钩)	缺乏	缺乏
稀少,通常马鞍形	脉上通常孪生、 联生脉间单生	刺(稀少)	刺(稀少)	缺乏
稀少,通常马鞍形	脉上通常孪生 脉间通常单生	刺(稀少)	钩(偶尔)	缺乏
普遍,通常新月形	脉上孪生、 单生脉间通常单生	刺(稀少)	缺乏	缺乏
普遍,通常新月形	脉上单生、 孪生脉间通常单生	刺(稀少)	钩(偶尔)	缺乏
普遍,通常新月形	脉上孪生、 单生脉间通常单生	缺乏	钩(偶尔)	缺乏

Yang)的长细胞壁脉上、脉间均明显弯曲;长颖组的脉间普遍着生新月形短细胞,其它3组植物的脉间短细胞稀少,多呈马鞍形或缺如;小颖组的脉间多分布附属物钩,而其它3组的脉间无附属物或仅偶尔。就系而言,虽然受实验种数的限制,谈不上各个系进行区分,但从重点取材的大颖组来讲,可能脉上刺毛的数量和类型能将该组3个系进行辨别,即齿草系(*ser. Dentatae* Nevski)类群脉上多刺无钩,纤毛草系(*ser. Ciliares* Nevski)类群脉上仅具稀少刺,而宽叶草系(*ser. Platyphyllae* L. B. Cai)脉上刺、钩混生。可见,叶表皮微形态特征在鹅观草属中至少对于实验过的种具有类群鉴定意义。

3.3 鹅观草属的叶表皮微形态特征不但可以用于类群鉴定,而且还可用于类群演化关系的探讨。我们知道,表皮结构细胞的演化趋势是与类群的系统发育相对应的;在表皮演化中,密波状弯曲壁的长细胞系由平直壁的长细胞进化而来,数量稀少的马鞍形短细胞原始于数量密布的新月形短细胞,附属物刺的减缩、钩的着生、大毛的出现等均与类型发育方向相适应^[8]。所以很明显,在组群关系上,脉上、脉间长细胞壁显著弯曲、新月形短细胞普遍分布、脉上刺少、脉间钩生的长颖组最为进化,仅在脉上出现大毛的大颖组和脉间多钩的小颖组较为进化,而脉上无大毛、脉间又无钩(或偶尔)的半颖组比较原始;原始的半颖组通过脉间平直或微弯的长细胞壁、稀疏分布的马鞍形短细胞而与较进化的大颖组或小颖组相密切,通过脉上明显弯曲的长细胞壁、脉间稀少的刺毛而与进化的长颖组相关联,半颖组可能直接派生了其它进化或较进化的3个组。在系群关系上,也不难看出大颖组的3个系中,脉上多刺、无大毛的齿草系较原始,脉上刺量稀少、出现大毛的纤毛草系较进化,而脉上钩刺并存、且具大毛的宽叶草系最进化;最进化的宽叶草系通过脉上大毛而与较进化的纤毛草系相近,纤毛草系却通过脉间稀少的钩而与原始的齿草系相亲,纤毛草系和宽叶草系可能均在齿草系基础上相继所派生。当然,在各个系中,还可进一步推证种间演化水平。如纤毛草系的3个种,脉上无大毛、脉间无附属物的纤毛鹅观草可能最原始,脉上具大毛、脉间出现钩的毛花鹅观草可能最进化,而脉上具大毛、脉间无附属物的毛叶鹅观草演化居中。事实上,用这种表皮方法推证的鹅观草属不同组、系、乃至种的演化关系与过去利用外部形态、核型分析所获得的结果是一致的^[9~11],表明鹅观草属进化的一些宏、微观性状趋于同步。

参 考 文 献

1. 蔡联炳. 青海鹅观草属的叶片表皮微形态特征及其分类意义的探讨. 西北植物学报, 1997, 17(5): 48~53
2. 蔡联炳. 中国鹅观草属的分类研究. 植物分类学报, 1997, 35(2): 148~177
3. 陈守良, 金岳杏, 吴竹君. 小麦族(*Triticeae*)叶片表皮微形态观察及其分类意义的探讨. 南京中山植物园研究论文集, 1987, 1~13
4. 陈守良, 金岳杏, 吴竹君. 禾本科叶片表皮微形态图谱. 南京: 江苏科学技术出版社, 1993
5. Metcalfe C. R. *Anatomy of the Monocotyledons*, 1. Gramineae. Oxford: Clarendon Press, 1960
6. 朱光华, 解新明, 杨锡麟. 鹅观草属与披碱草属属界划分的酯酶和过氧化物酶同工酶比较研究. 西北植物学报, 1990, 10(1): 43~53
7. Baum B. R., Yen C., Yang J. L. *Roegneria*: its generic limits and justification for its recognition. *Can. J. Bot.* 1991, 69: 282~294
8. 蔡联炳, 王世金, 郭延平. 禾本科植物叶片表皮结构细胞的演变趋势及其机理的研究. 高原生物学集刊, 1994, 12, 13~27
9. 蔡联炳. 根据外部形态特征试论鹅观草属的亲缘演化关系. 西北植物学报, 1998, 18(4): 606~612

10. 蔡联炳,冯海生. 鹅观草属五个类群的核型与进化. 广西植物,1998,18(1):35~40
 11. 蔡联炳,冯海生. 鹅观草属4个种核型与进化的研究. 植物研究,1999,19(3):268~272

图 版 说 明

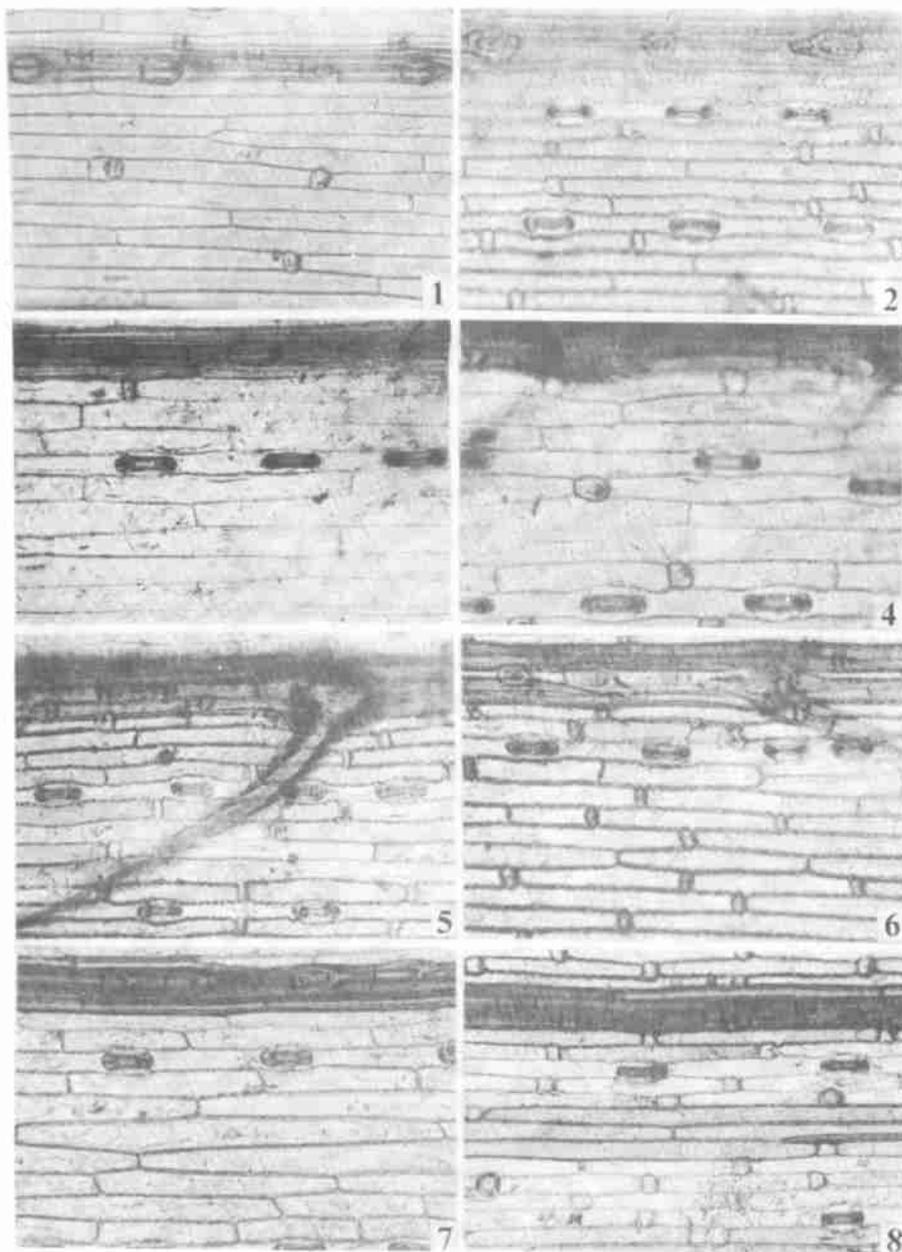
图版 (均为 $\times 120$) 1、乌岗姆鹅观草;2、大芒鹅观草;3、纤毛鹅观草;4、毛花鹅观草;5、毛叶鹅观草;6、偏穗鹅观草;7、宽叶鹅观草;8、红原鹅观草。

图版 (均为 $\times 120$) 9、高山鹅观草;10、柔弱鹅观草;11、长芒鹅观草;12、马格草;13、鹅观草;14、短芒鹅观草;15、林地鹅观草;16、狭穗鹅观草。

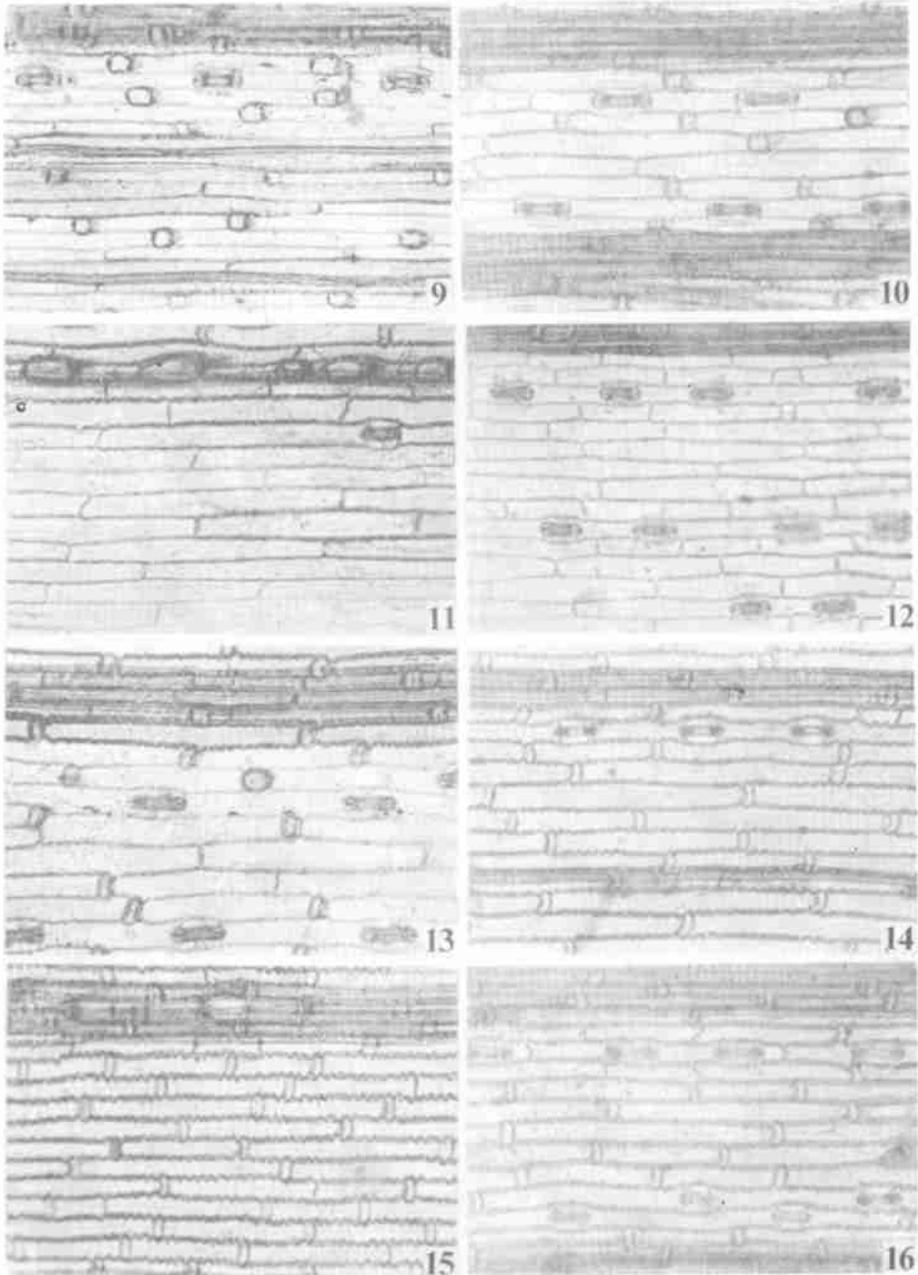
Explanation of plates

Plate (all $\times 120$) 1. *Roegneria ugamica*; 2. *R. macrathera*; 3. *R. ciliaris*; 4. *R. hirtiflora*; 5. *R. amurensis*; 6. *R. kamarovii*; 7. *R. platyphylla*; 8. *R. hongyuanensis*.

Plate (all $\times 120$) 9. *Roegneria tschimganica*; 10. *R. debilis*; 11. *R. dolichathera*; 12. *R. glaucifolia*; 13. *R. tsukushiensis*; 14. *R. breviarista*; 15. *R. sylvatica*; 16. *R. angusta*.



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text