国产赖草属的叶表皮特征与组群划分

蔡联炳 张梅妞

(中国科学院西北高原生物研究所,西宁 810001)

摘 要 对国产赖草属 15个种的叶片表皮进行了光镜观察,发现下表皮呈现的微形态差异可以把国产类群划分为 3个群体,并参照各群体所具的外部形态特征,3个群体应分别属于前人组群划分中的 3个组,即多穗组(sect. *Leymus*)、少穗组(sect. *Aphanoneuron* (Nevski) Tzvelev)和单穗组(sect. *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvelev)。同时,根据叶表皮性状的递变趋势,分析了 3个国产组的亲缘关系。结果表明:多穗组最原始,单穗组最高级,少穗组演化居中;单穗组与少穗组亲缘关系直接,与多穗组关系间接。

关键词 赖草属;叶表皮;组群划分;组间关系;中国

Leaf epidermal characteristics and classification of sections of *Leymus* from China

CAI Lian-Bing ZHANG Mei-Niu

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

Abstract The leaf epidermises of 15 species of *Leymus* were examined under the light microscope. It was found that these micromorphological differences shown by the lower epidermis may be applied to dividing the Chinese *Leymus* species into three groups. And in accordance with the external characteristics of each group, these three groups should separately belong to sect. *Leymus*, sect. *Aphanoneuron* and sect. *Anisopyrum* which were described by our predecessors. Moreover, according to the variation trends of leaf epidermal characters, the relationships among three Chinese sections were analysed as well. The results show that sect. *Leymus* is the most primitive and sect. *Anisopyrum* is the most advanced among three sections, whereas sect. *Aphanoneuron* lies between the above two sections; sect. *Anisopyrum* shows direct relationship with sect. *Aphanoneuron*, but indirect relationship with sect. *Leymus*.

Key words *Leymus*; leaf epidermis; classification of sections; relationships among the sections; China

赖草属(*Leymus*)是禾本科(Poaceae)、小麦族(Triticeae)中的一个疑难属,目前虽世界各国均赞同该属的成立,但对它的认识却仍很肤浅。现且不说在亲缘演化、起源散布的研究上还几乎是空白,就是在类群划分上也存在诸多分异。就拿属内次级划分来说,在赖草属的分类史上,有的学者(Nevski)[1]在属下划分了组和系;而有的学者(Tzvelev; Löve)[2,3]仅主张划分组;还有的学者(Melderis)[4]则否定组、系的成立,在属内仅承认种或种下等级的类群。而我国学者对赖草属的分类是从未表明过有属内次级划分的,在过去出版的一些志书如《禾本科图说》、《中国植物志》(第 9卷,第 3分册)、《内蒙古植物志》(第 2版,第 5卷)和《青海植物志》(第 4卷)等上[5~8],都是在属下直接罗

基金项目:国家自然科学基金资助项目(编号:30370110)

第一作者简介:蔡联炳(1948—),男,研究员,主要从事系统与进化植物学研究工作。

收稿日期:2004-12-10

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

列种名进行形态描述和地理分布介绍的。所以,对于这样一个至今拥有近 50种、广布于北半球温寒地带、中国有 20余种、着重分布于西北地区的禾本科多年生属而言,究竟是否适合于属内次级划分?如果适合,又如何进行划分?则是当今赖草属分类应亟待解决的问题。对此,本文试以叶表皮微形态特征为依据,结合外部形态,对国产类群先行初步研究,从而为该属的全面深入探讨创建基础资料。

1 材料和方法

实验的供试材料全部取自副份腊叶标本。这些标本绝大多数来自于我国西北地区,仅少数采自西藏、河北及山东等地。每一材料均以花序下的倒2叶为准,择其叶片的中间部段,按常规的叶表皮徒手解剖法操作。即实验时先将叶片置于烧杯中水煮 20～30 min;待软化后放于塑料板上用单面刀片在中间部段轻轻刮削,使其保留叶片上表面或下表面薄膜层;然后将薄膜用清水洗净,再用 1%的番红染色 0.5 min,便可置于光镜下观察;观察的同时,分别进行描述、绘图、拍照等工作,最后按常规的脱水封固方法将薄膜制成永久片子保存。由于本文的实验材料主要用于印证国产类群的组群划分,故所选材料代表的种类并不完善,从参试的 45份材料来看,仅仅涉及到了 15个种,平均每 3份材料代表 1个种做重复实验。不过这 15个种中,除后续发表的新类群外,一半以上的种是参照过去学者提出的组群轮廓遴选出来的,一般不会在表皮特征上出现大的分类学纰漏。下面是每个实验种比较典型的凭证标本介绍。

大赖草 (*L. racemosus* (Lam.) Tzvel):新疆哈巴河,新疆队 1962; 粗穗赖草 (*L. crassiusculus* L. B. Cai):青海大柴旦,植被地理组 156; 滨麦 (*L. mollis* (Trin.) Hara):山东牟平, T. N. Liou 8399; 赖草 (*L. secalinus* (Georgi) Tzvel):青海同德,吴玉虎等 7248;毛穗赖草 (*L. paboanus* (Claus) Pilger):青海格尔木,植被地理组 169;宽穗赖草 (*L. ovatus* (Trin.) Tzvel):西藏普兰,西藏考察队 3983;伊吾赖草 (*L. yiwuensis* L. B. Cai):青海曲麻莱,黄荣福 0140;青海赖草 (*L. qinghaicus* L. B. Cai):青海西宁,张志和等 2967;多枝赖草 (*L. multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel):新疆特克斯,周太炎等 650607;芒颖赖草 (*L. aristiglumus* L. B. Cai):青海玉树,采集人不详 0219;弯曲赖草 (*L. flexus* L. B. Cai):青海西宁,吴玉虎 2185;羊草 (*L. chinensis* (Trin.) Tzvel):河北张北,采集人不详 4505;窄颖赖草 (*L. angustus* (Trin.) Pilger): 青海都兰,黄荣福 264;单小穗赖草 (*L. aemulans* (Nevski) Tzvel):新疆阿克苏,李安仁等 8358;若羌赖草 (*L. ruoqiangensis* S. L. Lu et Y. H. Wu):甘肃肃北,郭本兆 3344。

2 观察结果

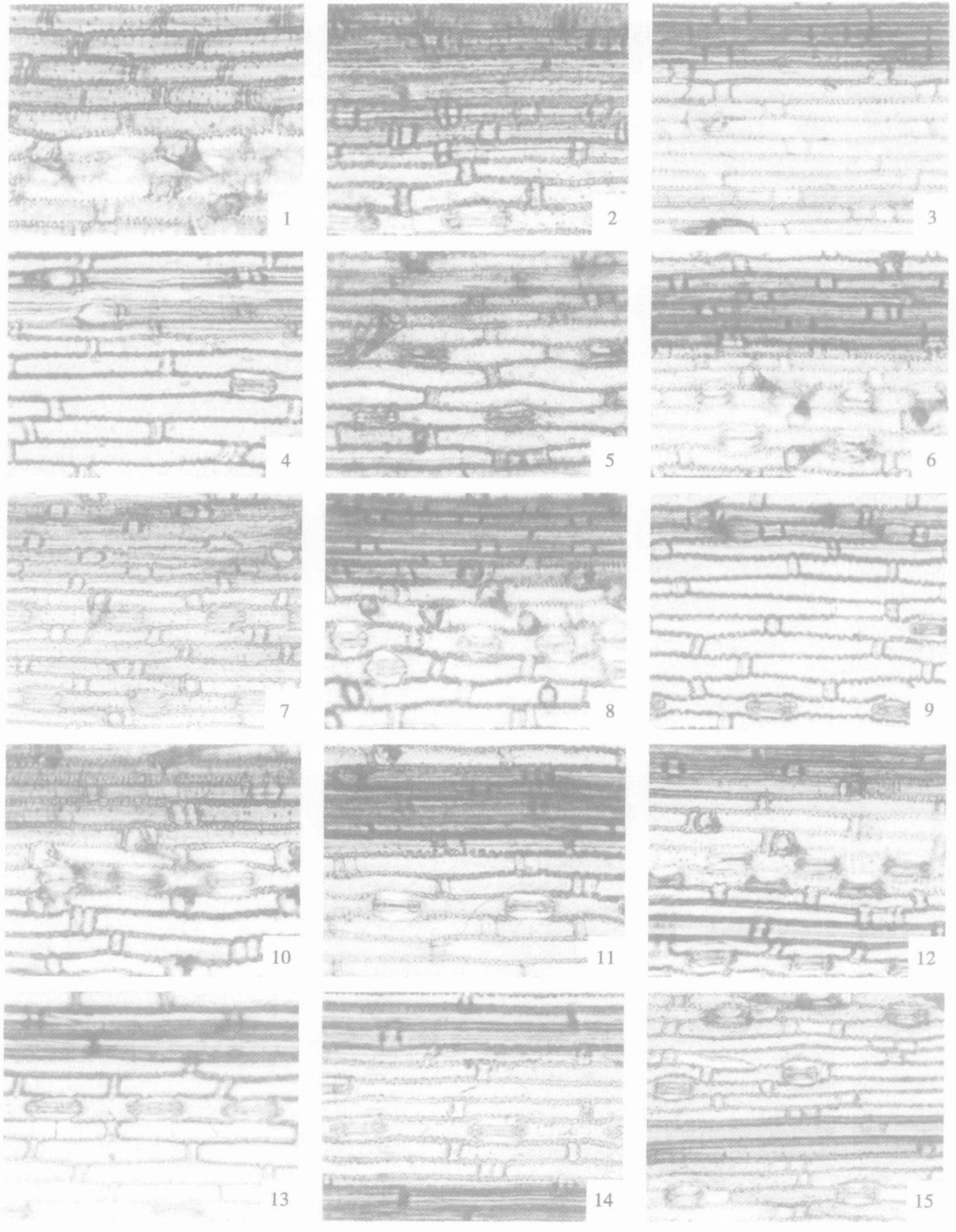
通过上述类群叶片表皮微形态特征的观察,一般说来国产赖草属的表皮是由长细胞、短细胞、气孔器和刺毛 4类结构细胞所组成。正面观,长细胞通常呈条方形,纵向相接成行,各行平行排列于叶片的脉上和脉间,细胞壁大都波状弯曲;短细胞镶嵌于长细胞间,呈马鞍形或新月形,一般单生或孪生;气孔器通常呈带分布于脉间两侧或正中,保卫细胞哑铃形,副卫细胞圆顶形或平边形;刺毛的类群分布不完全,具有刺毛的类群绝大多数为钩、生于脉间,尖有时延伸、甚至形成钩状毛。就各个类群的相互差异而言,则主要表现在组成表皮的结构细胞的形态、数量、分布和组合式样上,尤其下表皮上的特征还能把参试的各个类群进行不同阶元的等级划分 (图版 Ⅰ),对于推证它们之间的亲缘关系具有重要意义。其各个种下表皮微形态特征的主要差异见表 1。

3 讨论

根据观察结果,本次实验的 15个种其下表皮仅由 4类结构细胞所组成,即长细胞、短细胞、气孔器和刺毛,而明显缺乏的是大毛、微毛和乳突。尤其缺乏微毛和乳突的组合特征跟过去 Prat、Metcalfe、Cliford & Watson、以及笔者等解剖过的禾本科主要植物的叶表皮相比较是典型的狐茅型 (Festucoid type)结构[9～14],同时也跟陈守良等专门解剖的小麦族植物的叶表皮基本一致[15],因而又进一步属于狐茅型中的小麦族型叶表皮。

不过,单从表 1列出的特征来看, 15个种的叶片下表皮在长细胞的长度,短细胞的类型,气孔器副卫细胞的形态,刺毛的数量、类型与分布,以及脉带与脉间带的相对宽窄上是存在差异的。这些差异不仅能将参试的各个类群区别开来,而且更为重要的是还能将参试的所有种基本划分为 3个大的群体。即一个是由大赖草和粗穗赖草组成的群体,其下表皮长细胞较短阔,皆具新月形短细胞,表皮有刺毛,脉带宽于或等于脉间带;另一个是由滨麦、

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net



图版 Ⅰ 赖草属 15个种的叶片下表皮光学显微镜照片（ ×100）

1. 大赖草；2. 粗穗赖草；3. 滨麦；4. 赖草；5. 毛穗赖草；6. 宽穗赖草；7. 伊吾赖草；8. 青海赖草；9. 多枝赖草；10. 芒颖赖草；11. 弯曲赖草；12. 羊草；13. 窄颖赖草；14. 单小穗赖草；15. 若羌赖草

Plate Ⅰ Light microscopic micrographs of the lower epidermises of leaf blades of 15 species of *Leymus* (×100)

1. *Leymus racemosus*; 2. *L. crassiusculus*; 3. *L. mollis*; 4. *L. secalinus*; 5. *L. paboanus*; 6. *L. ovatus*; 7. *L. yiwuensis*; 8. *L. qinghaicus*; 9. *L. multicaulis*; 10. *L. aristiglumus*; 11. *L. flexus*; 12. *L. chinensis*; 13. *L. angustus*; 14. *L. aemulans*; 15. *L. ruoqiangensis*

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

表 1 赖草属 15个种的叶片下表皮主要差异

Table 1 Main differences of lower epidermises of leaf blades of 15 species of *Leymus*

种名 Species	长细胞 Long-cells	短细胞 Short-cells	刺毛 Prickle-hairs	气孔器 Stomata	脉带宽度 Width of costal zones
大赖草 (*L. racemosus*)	短阔 Short, broad	狭马鞍形,新月形 Narrowly saddle-shaped, crescent-shaped	脉上无,脉间多钩 Absent over, dense hooks between, the veins	副卫细胞圆顶形 With dome-shaped subsidiary cells	宽于或等于脉间带 Wider than or equal to the intercostal zones
粗穗赖草 (*L. crassiusculus*)	短阔 Short, broad	马鞍形,新月形 Saddle-shaped, crescent-shaped	脉上无,脉间偶生钩 Absent over, occasional hooks between, the veins	副卫细胞低圆顶形 With low-dome-shaped subsidiary cells	宽于或等于脉间带 Wider than or equal to the intercostal zones
滨麦 (*L. mollis*)	较长 Relatively long	宽马鞍形,马鞍形 Broadly saddle-shaped, saddle-shaped	脉上无,脉间偶生刺 Absent over, occasional prickles between, the veins	通常无 Usually absent	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones
赖草 (*L. secalinus*)	较长 Relatively long	马鞍形,狭马鞍形 Saddle-shaped, narrowly saddle-shaped	脉上偶生刺,脉间无 Occasional prickles over, absent between, the veins	副卫细胞平边形 With parallel subsidiary cells	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones
毛穗赖草 (*L. paboanus*)	较长 Relatively long	马鞍形 Saddle-shaped	脉上无,脉间偶生钩 Absent over, occasional hooks between, the veins	副卫细胞平边形 With parallel subsidiary cells	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones
宽穗赖草 (*L. ovatus*)	稍长 Slightly long	马鞍形 Saddle-shaped	脉上稀生钩,脉间多钩;尖延伸 Sparse hooks over, dense hooks between, the veins; the points elongated	副卫细胞低圆顶形 With low-dome-shaped subsidiary cells	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones
伊吾赖草 (*L. yiwuensis*)	较长 Relatively long	马鞍形 Saddle-shaped	脉上、脉间稀生钩,尖延伸 Sparse hooks both over and between the veins, the points elongated	副卫细胞低圆顶形 With low-dome-shaped subsidiary cells	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones
青海赖草 (*L. qinghaicus*)	稍长 Slightly long	马鞍形 Saddle-shaped	脉上稀生钩,脉间多钩 Sparse hooks over, dense hooks between, the veins	副卫细胞高圆顶形或圆顶形 With tall-dome-shaped or dome-shaped subsidiary cells	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones
多枝赖草 (*L. multicaulis*)	较长 Relatively long	马鞍形 Saddle-shaped	脉上多刺毛,脉间无 Dense over, absent between, the veins	副卫细胞平边形 With parallel subsidiary cells	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones
芒颖赖草 (*L. aristiglumus*)	较长 Relatively long	马鞍形 Saddle-shaped	脉上、脉间多少具钩状毛 Dense or sparse barbs both over and between the veins	副卫细胞低圆顶形 With low-dome-shaped subsidiary cells	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones
弯曲赖草 (*L. flexus*)	较长 Relatively long	马鞍形 Saddle-shaped	脉上偶生刺,脉间偶生钩 Occasional prickles over, occasional hooks between, the veins	副卫细胞平边形 With parallel subsidiary cells	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones
羊草 (*L. chinensis*)	较长 Relatively long	马鞍形 Saddle-shaped	脉上无,脉间稀生钩 Absent over, sparse hooks between, the veins	副卫细胞低圆顶形 With low-dome-shaped subsidiary cells	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones
窄颖赖草 (*L. angustus*)	较长 Relatively long	马鞍形 Saddle-shaped	脉上无,脉间偶生钩 Absent over, occasional hooks between, the veins	副卫细胞平边形 With parallel subsidiary cells	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones
单小穗赖草 (*L. aemulans*)	狭长 Long, narrow	马鞍形 Saddle-shaped	脉上、脉间无 Absent both over and between the veins	副卫细胞平边形 With parallel subsidiary cells	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones
若羌赖草 (*L. ruoqiangensis*)	狭长 Long, narrow	马鞍形 Saddle-shaped	脉上、脉间无 Absent both over and between the veins	副卫细胞低圆顶形 With low-dome-shaped subsidiary cells	明显窄于脉间带 Markedly narrower than the intercostal zones

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

赖草、毛穗赖草、宽穗赖草、伊吾赖草、青海赖草、多枝赖草、芒颖赖草、弯曲赖草、羊草和窄颖赖草组成的群体,其下表皮长细胞通常较长,无新月形短细胞,表皮具刺毛,脉带明显窄于脉间带;还有一个是由单小穗赖草和若羌赖草组成的群体,其下表皮长细胞狭长,缺乏新月形短细胞,表皮无刺毛,脉带明显窄于脉间带。反映在外部形态上,则第一群体有粗壮的花序,穗轴中部每节着生 4～多枚小穗;第二群体花序较狭,穗轴中部每节着生 2～3枚小穗;第三群体花序呈线形,穗轴各节仅着生 1枚小穗。所以,依此外部特征对照过去学者如 Tzvelev, Löve 的组群划分[2,3],则不难看出第一群体应属 sect *Leymus*,第二群体应属 sect *Aphanoneuron* (Nevski) Tzvel,第三群体应属 sect *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvel。相应,中文名称也按穗轴同节着生小穗的多少而分别命名为多穗组、少穗组和单穗组。

另外,从表 1列出的特征还可看出,如果上述 3个群体的表皮差异被视作组群差异后,那么在组群之上或组群以内较大的表皮差异便不存在了,这也从侧面揭示了前人的赖草属分类不设亚属阶元、以及 N. N. Tzvelev和 Á. Löve都一致摒弃 S. A. Nevski组内系级划分的真正原因。其实,就 3个组群的表皮差异而言,证据的提供还不是强有力的。其中在气孔器的性状上还没有显示出具有组群间断的迹象来,而就是显示组群间断的 3类结构细胞以及脉带宽度,其间断幅度也不十分显著,尤其在短细胞形状、刺毛有无、脉带宽度上的差异,还仅能在 3个群体的 2个之间表现出间断,从而也使我们更加明了了有些学者、特别是我国学者在进行赖草属划分中一律不设属内次分等级的未表述原因。不过,尽管赖草属的组群划分存在分歧,但本文仍注重叶表皮微形态差异而赞同成立组群,并特将这些差异特征实施的组群划分检索如下:

1. 花序粗壮,穗轴中部每节着生 4～多枚小穗;叶片下表皮具有新月形短细胞,其脉带宽于或等于脉间带 …… **多穗组** sect Leymus
1. 花序狭窄、乃至呈线形,穗轴各节着生 1～3枚小穗;叶片下表皮仅具马鞍形短细胞,其脉带明显窄于脉间带。
  2. 穗轴中部每节着生 2～3枚小穗;叶片下表皮多少具刺毛,长细胞不显著延长 …… **少穗组** sect Aphanoneuron
  2. 穗轴各节仅着生 1枚小穗;叶片下表皮无刺毛,长细胞显著延长 …… **单穗组** sect Anisopyrum

很明显,在上述检索表中,若只按外部形态特征进行区分,则本文实验之外的几个国产种也同样可以进行组群归类。即除皮山赖草 (*L. pishanica* S. L. Lu & Y. H. Wu)、阿尔金山赖草 (*L. arjinshanicus* D. F. Cui)应归于单穗组外,其余未参试种应一概归于少穗组。

当然,赖草属的 3个国产组被确认后,其演化关系也有了一定轮廓。我们知道,叶面上长细胞的延长、刺毛的消失、短细胞类型的简化,皆与禾本科叶片表皮的系统发育相顺应[13,16]。印证在类群演化上,则长细胞短阔、具刺毛、短细胞马鞍形和新月形的多穗组最原始;长细胞狭长、短细胞仅为马鞍形、表皮无刺毛的单穗组最进化;而长细胞稍长,同时存在宽或窄马鞍形短细胞的少穗组演化居中。在亲缘关系上,演化居中的少穗组在长细胞延伸、短细胞类型、以及脉带与脉间带相对宽度上都与单穗组的相同或相近,两者可能是赖草属中最具直接渊源的类群;相应,与多穗组的却仅在刺毛的着生和短细胞类型上有相同或相似之处,其两者的渊源关系多少存在间接之嫌;而亲缘关系较远的两个组可能要算多穗组和单穗组了,因为它们在本文列举的性状中,除了气孔器之外几乎没有一项是完全相同的,从而表明它们即使有渊源关系也非常间接,很可能是前者通过中间类群少穗组而衍生出后者的。所以,国产赖草属的组群关系若果真这样,那么影射在外部形态上,则花序的细缩、穗轴同节小穗数目的削减应是该属宏观性状递变的演进方向。显然,这对于推证全属类群的系统关系以及属的地理起源、散步路线是具有重要意义的。

参 考 文 献

1. Nevski S. A. Tribe Hordeeae Benth. In: Komarov V. L, ed. Flora of the USSR. Vol. 2. Leningrad: Nauka, 1934. 590～728
2. Tzvelev N. N. Poaceae USSR. Leningrad: Nauka, 1976. 176～189
3. Löve Á. *Conspectus* of the Triticeae. Feddes Repert, 1984, 95: 425～521
4. Melderis A. Genus *Leymus* Hochst. In: Tutin T. G, ed, Flora Europaea. Vol. 5. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. 190～192

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

5. 耿以礼主编. 中国主要植物图说 ——禾本科. 北京:科学出版社, 1959. 431～434
6. 郭本兆,崔乃然. 赖草属. 见:郭本兆编. 中国植物志 (第9卷,第3分册). 北京:科学出版社, 1987. 15～22
7. 杨锡麟. 赖草属. 马毓泉主编. 内蒙古植物志 (第2版,第5卷). 呼和浩特:内蒙古人民出版社, 1994. 150～155
8. 蔡联炳. 赖草属. 刘尚武主编. 青海植物志 (第4卷). 西宁:青海人民出版社, 1999. 103～108
9. Prat H. L'Épiderme des Graminées Étude anatomique et systématique. Ann Sci Nat Bot, série 10, 1932, 14: 117～324
10. Prat H. La Systématique des Graminées. Ann Sci Nat Bot, série 10, 1936, 18: 165～258
11. Metcalfe C R. Anatomy of the Monocotyledons 1. Gramineae. Oxford: Clarendon Press, 1960. I～lxi, 1～578
12. Clifford H T, Watson L. Identifying grasses. Queensland: University of Queensland Press, 1977. 1～141
13. 蔡联炳,郭延平. 禾本科植物叶片表皮结构细胞主要类型的演化与系统分类和发育途径的探讨. 西北植物学报, 1995, 15(4): 323～335
14. 蔡联炳,郭延平. 禾本科植物叶片表皮结构细胞主要类型的演化与系统分类和发育途径的探讨 (续). 西北植物学报, 1996, 16(1): 65～72
15. 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. 见:南京中山植物园编. 南京中山植物园研究论文集. 南京:江苏科学技术出版社, 1987. 1987: 1～13
16. 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. 见:印象初主编. 高原生物学集刊. 北京:科学出版社, 1994. 12: 13～27

欢迎订阅《植物研究》

《植物研究》创刊于1959年,由东北林业大学植物研究所主办,科学出版社出版,国内外公开发行的植物学综合性学术期刊。现已成为植物科学研究发表论文的主要学术性刊物之一,为中国自然科学核心期刊;中国科学院文献情报中心《中国科学引文数据库》(CSCI)的来源期刊;《中国学术期刊光盘版》源期刊,并加入了《中国期刊网》和《万方数据库网》。《植物研究》所发表的新分类群,已被英国皇家植物园出版的《邱园索引》(Index kewensis)收录,在植物学界享有很高声誉。

主要刊载的内容:以植物分类学的新物种、新现象、新规律为主;同时包括植物的群落生态学、生殖生态学、生理生态学、分子生态学的基础研究和应用研究等原始性论文和具有创新性论文。

主要读者对象:从事植物学研究的科研人员以及相关方面的工作者。

国内统一刊号: CN 23-1480/S,**国际标准刊号**: ISSN 1000-1042,**国际标准** A4大16开本,铜版纸,双月刊,每期128页。

定　　价: RMB 12.00元,全年 RMB 72.00元。

邮发代号:国内邮发代号 14-77。全国各地邮局(所)均可订阅。错过订期者可直接向本刊编辑部邮购(加收邮资:平寄2.00元/本,挂号寄4.00元/本),并注明订阅年份、期数、册数。

国外邮发代号: Q562。

欢迎广大读者踊跃订阅,也欢迎国内外的同行、专家、教授、学者投稿,开展学术讨论,促进学术交流。

通讯地址: 哈尔滨东北林业大学《植物研究》编辑部,邮编 150040。

电　　话: 0451-82190611

传　　真: 0451-82102082

E-mail: duanxihua828@163.com

联 系 人: 段喜华

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net