

从青藏大、小麦属植物叶片上刺毛的变化和断穗轴的机制试论它们的演化及其亲缘关系*

王为义

(中国科学院西北高原生物研究所)

前言

野生大、小麦的地理分布基本探查清楚了(邵启全 1980, 郭本兆等 1980), 而有关它们同栽培大、小麦的亲缘关系问题仍在讨论中。在国内, 近几年有关大麦的起源问题相继有报道。不同作者根据已占有的材料, 提出了各自的见解: 徐廷文根据川西野生大麦的分布情况和杂交育种工作的结果, 断定野生二稜大麦是栽培种的唯一祖先, 而不是六稜大麦的退化。邵启全根据西藏的材料, 提出二稜、瓶形和六稜野生大麦是由野生到栽培进化过程中的几个发展阶段, 认为六稜野大麦是六稜栽培大麦的直接祖先。李璠等则根据对大麦属植物的地理分布、生活习性以及形态学特征的比较研究, 提出: 大麦属植物的演化经历了多年生野生大麦草→一年生野生大麦→原始大麦→大麦品种的设想。关于小麦属植物演化的报道国内少见。作者写这篇报道的意图, 在于通过比较解剖学观察, 寻求有显示演化意义的特征, 从而确定青藏高原大麦属和小麦属植物各自演化的程序, 并探讨它们之间的亲缘关系。

材料与方 法

大麦属和小麦属植物分别来自青海和西藏。为比较, 也选择了低海拔的个别材料。供实验的大麦属(*Hordeum*)植物有: 1. 野生大麦草——短芒大麦草(*Hordeum brevisubulatum*); 2. 野生一年生大麦——野生二稜大麦(*H. spontaneum* var. *ithaburensis*), 野生四稜大麦(*H. intermedium*)和野生六稜大麦(*H. agriocrithon*); 3. 原始栽培大麦——拳芒青稞(*H. vulgare* var. *trifurcatum*)和瓦兰青稞(*H. vulgare* L. var. *nudum*); 4. 栽培大麦品种——栽培二稜大麦(*H. distichon*), 中间型大麦(*H. vulgare* subsp. *intermedium*)和栽培六稜大麦(*H. vulgare*)。小麦属(*Triticum*)植物有: 1. 野生小麦——白秃麦(*Triticum aestivum* var. *albidum*), 白秃红麦(*T. aestivum* var. *lutescens*)和红芒红麦(*T. aestivum* var. *ferrugineum*); 2. 原始栽培小麦——红芒红麦(*T. aestivum* var. *ferrugineum*), 圆锥麦(*T. turgidum*)

* 该项研究在中国科学院遗传研究所李璠教授领导下进行, 是总结工作的一部分。

表 1 大麦属植物叶片上刺毛的变化

Table 1 Variation in prickles on the leaf blades of genus *Hordeum*.

项 目 items 植物名称 species	被检查的表面 surfaces examined	单 细 胞 刺 毛 Unicellular prickles-hairs				在叶片上存在的部位 positions on the leaf blades
		刺 Prickles		钩 Hooks		
		长 length (μm)	基 宽 width at base (μm)	长 length (μm)	基 宽 width at base (μm)	
短芒大麦草 (<i>Hordeum brevisu-bulatum</i>)	两 面 both surfaces	平均 112 (80—145)	平均 41 (35—57)	平均 58 (45—70)	平均 26 (22—30)	刺和钩混生在脉上和脉间,近轴面多于远轴面。 Prickles and hooks mixedly distributed over and between the veins and those in adaxial more than in abaxial.
野生二稜大麦 (<i>H. spontaneum</i> var. <i>ithaburense</i>)	两 面 both surfaces	平均 132 (100—165)	平均 51 (45—60)	平均 60 (50—71)	平均 34 (28—40)	刺和钩稍混生在脉上和脉间,近轴面多于远轴面。但刺主要在脉上,钩在脉间。 Prickles and hooks rather mixedly distributed over and between the veins and those in adaxial more than in abaxial. But prickles mainly on and hooks between the veins.
野生四稜大麦 (<i>H. intermedium</i>)	两 面 both surfaces	平均 110 (75—145)	平均 49 (40—58)	平均 62 (55—70)	平均 27 (23—32)	同于野生二稜大麦 Similar to <i>H. spontaneum</i> .
野生六稜大麦 (<i>H. agriocrithon</i>)	近 轴 面 adaxial	平均 122 (105—140)	—	平均 65 (50—80)	平均 31 (28—35)	同于野生二稜大麦,但远轴面的钩消失 Similar to <i>H. spontaneum</i> , but hooks in abaxial degenerated.
	远 轴 面 abaxial	平均 33 (30—36)	平均 34 (28—40)	0	0	
拳 芒 青 稞 (<i>H. vulgare</i> L. var. <i>trifurcatum</i>)	近 轴 面 adaxial	平均 100 (80—120)	平均 44 (39—50)	0	0	刺于近轴面等于远轴面,主要生在脉上。脉间钩消失。 Prickles which in adaxial equal to in abaxial, hooks between the veins not found.
	远 轴 面 abaxial	平均 90 (79—110)	平均 51 (42—60)	0	0	
瓦 兰 青 稞 (<i>H. vulgare</i> var. <i>nudum</i>)	近 轴 面 adaxial	平均 107 (95—120)	平均 32 (30—35)	0	0	同于拳芒青稞 Similar to <i>H. vulgare</i> L. var. <i>trifurcatum</i> .
	远 轴 面 abaxial	平均 80 (70—91)				
栽培二稜大麦 (<i>H. distichon</i>)	近 轴 面 adaxial	平均 82 (75—90)	平均 35 (30—41)	平均 45 (40—50)	平均 22 (20—25)	刺和钩分别存在脉上和脉间。近轴面的刺毛多于远轴面。 Prickles and hooks distinctly grown over and between the veins, prickles-hairs in adaxial more than in abaxial.
	远 轴 面 abaxial	平均 80 (70—90)	平均 32 (30—35)	0	0	
中间型大麦 (<i>H. vulgare</i> subsp. <i>intermedium</i>)	近 轴 面 adaxial	平均 68 (62—75)	平均 37 (30—46)	0	0	只有刺,生于脉上,近轴面和远轴面相等。 Mere prickles which in adaxial equal to in abaxial over the veins.
	远 轴 面 abaxial	平均 95 (90—100)	平均 43 (40—46)	0	0	
栽培六稜大麦 (<i>H. vulgare</i>)	近 轴 面 adaxial	平均 94 (85—104)	平均 42 (38—46)	0	0	同于中间型大麦。但近轴面刺的长和宽大于远轴面。 Similar to <i>H. vulgare</i> subsp. <i>intermedium</i> , but length and width at base of prickles in adaxila biggest than those in abaxial.
	远 轴 面 abaxial	平均 60 (50—71)	平均 28 (25—30)	0	0	

dum) 和小佛手 (*T. sp.*)。羊草属 (*Aegilops*) 植物的山羊草 (*Aegilops squarrosa*)。

取材于抽穗后 1 星期,其部位为旗叶中部、旗叶以上茎秆的中下部及穗轴。除茎秆徒手切片外,其余均用石蜡法。叶片的表皮用双面刀片刮削制成。染色方法按番红-固绿(或苯胺蓝)二重染色法(李正理, 1973) 进行。文中图片均由作者按比例绘制。

结果与讨论

(一) 大麦属

(1) 刺毛的变化同大麦属植物演化的关系 刺毛系指有锐而短的尖,下陷的基,短尖通常指向叶尖,具有厚而木质化壁的表皮毛。按照大小,刺毛可分成两类:较大的刺毛基部显著伸长,较小的刺毛基部通常变圆。前者称刺,后者称钩 (Metcalfe C. R. 1960)。

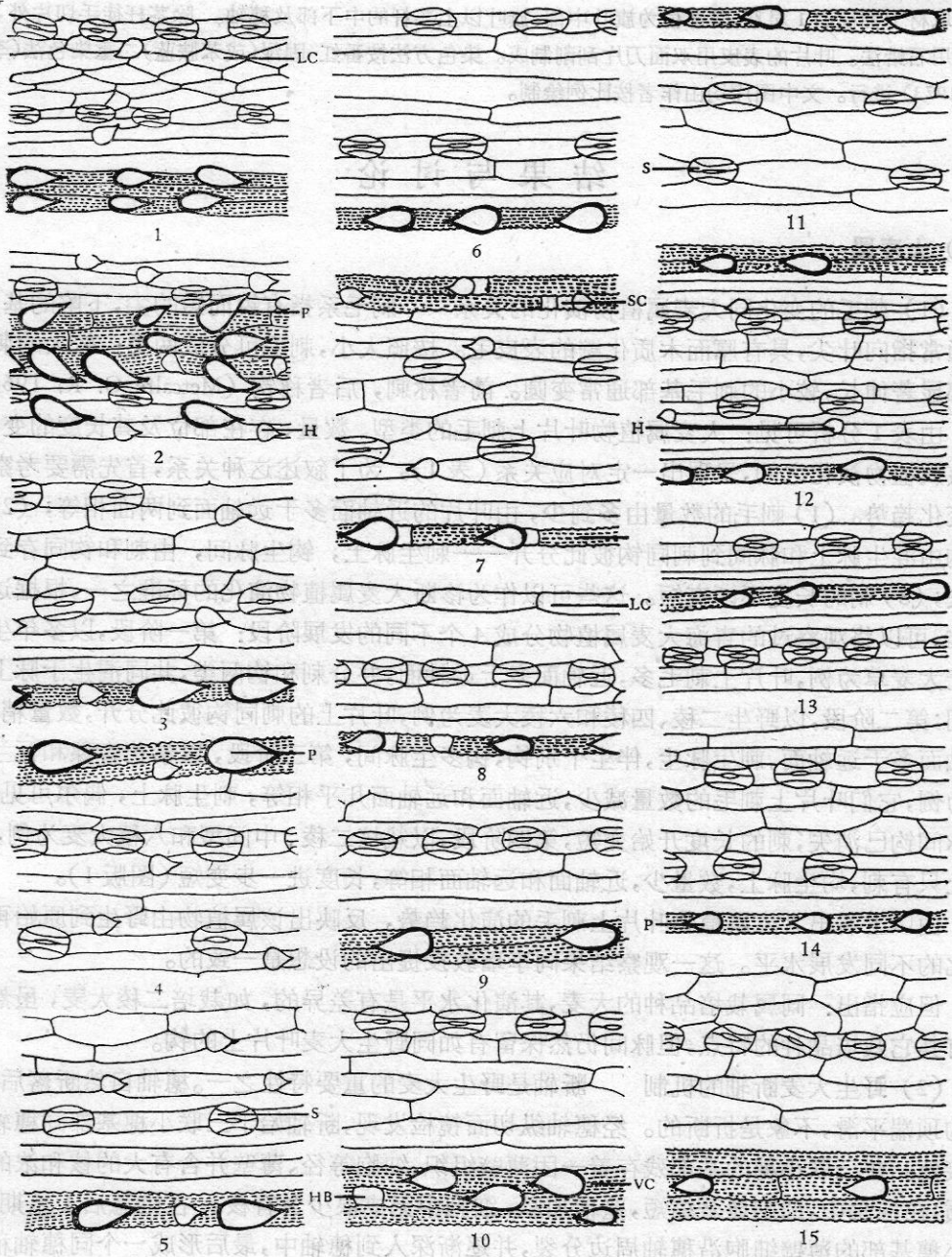
由表 1 分析可见:大麦属植物叶片上刺毛的类型、数量、存在部位及其长度的变化,同该属植物演化之间,呈现出一定对应关系(表 1)。为了叙述这种关系,首先需要考察刺毛变化趋势。(1) 刺毛的数量由多到少,由叶片的近轴面多于远轴面到两面对称;(2) 刺和钩由混生脉上和脉间到刺同钩彼此分开——刺生脉上,钩生脉间,由刺和钩同存到钩消失;(3) 刺的长度逐渐变短。这些可以作为诊断大麦属植物演化的标准之一,根据这种标准,可以将观察过的青海大麦属植物分成 4 个不同的发展阶段:第一阶段,以多年生的短芒大麦草为例,叶片上刺毛多,近轴面多于远轴面,并分刺和钩两类,共同混生于脉上和脉间;第二阶段,以野生二稃、四稃和六稃大麦为例,叶片上的刺同钩彼此分开,数量稍多,近轴面多于远轴面,刺生脉上,伴生个别钩,钩多生脉间;第三阶段,以拳芒青稞和瓦兰青稞为例,它们叶片上刺毛的数量减少,近轴面和远轴面几乎相等,刺生脉上,偶尔可见钩,但脉间钩已消失,刺的长度开始变短;第四阶段,以栽培二稃、中间型和六稃大麦为例,叶片上只有刺,均生脉上,数量少,近轴面和远轴面对称,长度进一步变短(图版 1)。

由以上看出大麦属植物叶片上刺毛的演化趋势,反映出该属植物由野生到原始再到特化的不同发展水平。这一观察结果同李璠教授提出的设想是一致的。

但应指出:同属栽培品种的大麦,其演化水平是有差异的,如栽培二稃大麦,虽然已具有其它栽培品种的特点,但脉间仍然保留有如同野生大麦叶片上的钩。

(2) 野生大麦断轴的机制 断轴是野生大麦的重要特性之一。穗轴自然断落后,节段的顶端平滑,不象是折断的。经穗轴纵切面镜检发现,断轴始于三联小穗基部同穗轴的邻接处。在三联小穗的基部残存着一团薄壁组织,细胞等径、薄壁并含有大的核和浓的原生质;在穗轴中,细胞显著缩短,壁稍加厚,细胞中无或很少含有核。在抽穗后 1 星期,三联小穗基部的薄壁细胞沿穗轴周边分裂,并逐渐深入到穗轴中,最后形成一个同穗轴稍倾斜的截面,即离层区。离层区的细胞中含有核,并较之周围的组织染色深(图版 2:1, 2),但离层区并非产生典型的迭生状细胞层。同时还观察到下列情况,即穗轴中的某些细胞不含有核,而是细胞壁显著膨胀加厚,并使细胞的轮廓逐渐变得模糊不清(图版 2:3)。这种现象的出现,可能由于细胞壁中层胶质化的结果。它将有助于细胞间的分离(李正理译 1956)。

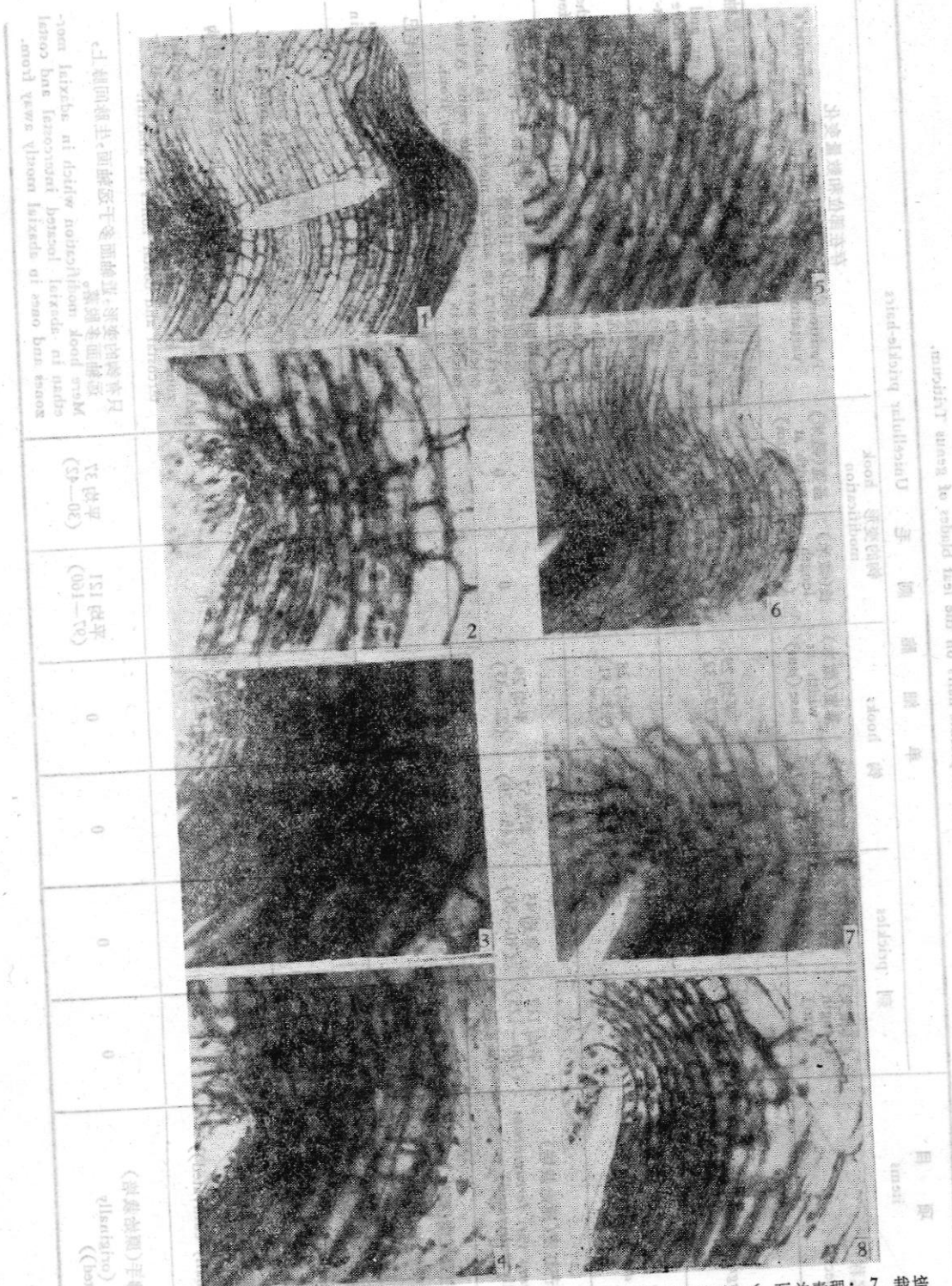
值得提出的是:断轴程度的差异,也反映出大麦属植物演化的水平问题。根据观察,所有大麦植物三联小穗基部均存在薄壁组织,只是多少不一,分裂能力不等而已。在野生



大麦叶片的表皮特征。(×100) 1—2. 短芒大麦草; 3—4. 野生二稜大麦; 5—6. 野生四稜大麦; 7—8. 野生六稜大麦; 9—10. 拳芒青稞; 11. 瓦兰青稞; 12—13. 栽培二稜大麦; 14. 中间型大麦和 15. 栽培六稜大麦。1, 3, 5, 7, 9, 11, 12, 14 和 15 为叶片近轴表面面观, 其余为远轴表面面观。H—钩;

HB—毛基; LC—长细胞; P—刺; S—气孔; SC—短细胞; VC—脉上细胞。

The epidermal characters of barley leaf. (×100) 1—2. *Hordcum brevisubulatum*; 3—4. *H. spontaneum* var. *ithaburense*; 5—6. *H. intermedium*; 7—8. *H. agriocrithon*; 9—10. *H. vulgare* var. *trifurcatum*; 11. *H. vulgare* var. *nudum*; 12—13. *H. distichon*; 14. *H. vulgare* subsp. *intermedium* and 15. *H. vulgare*. 1, 3, 5, 7, 9, 11, 12, 14 and 15 showing adaxial surface views and the rest the abaxial ones of the leaf blades. H—hook; HB—hair-base; LC—long cells; P—prickle; S—stomata; SC—short cells; VC—cells on the vein.



大麦穗轴纵切面局部。1—3, 野生二稜大麦; 4, 野生六稜大麦; 5, 拳芒青稞; 6, 瓦兰青稞; 7, 栽培二稜; 8, 栽培六稜大麦。箭头所示穗轴中离层由周边渐向中央形成 (1.6×51; 其余×160)
 The parts of the longitudinal sections of barley rachis. 1—3. *Hordeum spontaneum* var. *ithaburense*; 4. *H. agriocrithon*; 5. *H. vulgare* var. *trifurcatum*; 6. *H. vulgare* var. *nudum*; 7. *H. distichon*; 8. *H. vulgare*. Arrow indicating the formation of the abscission layer from the margin toward the center of the rachis. (1.6 × 51; the rest × 160)

大麦穗轴纵切面局部
 The parts of the longitudinal sections of barley rachis

上轴纵切面局部
 The parts of the longitudinal sections of barley rachis

30—45
 151
 151

0
 0
 0
 0

0
 0
 0
 0

0
 0
 0
 0

表2 小麦属植物叶片上刺毛的变化

Table 2 Variation of prickles-hairs on the leaf blades of genus *Triticum*.

项目 items 植物名称 species	单 细 胞 刺 毛 Unicellular prickles-hairs						存在部位和数量变化 Positions on the leaf blades and quantity's variation
	刺 prickles		钩 hooks		钩的变形 hook modification		
	长(微米) length (μm)	基宽(微米) width at base (μm)	长(微米) length (μm)	基宽(微米) width at base (μm)	长(微米) length (μm)	基宽(微米) width at base (μm)	
1. 山羊草 (<i>Aegilops squarrosa</i>)	平均 103 (90—140)	平均 45 (40—53)	平均 58 (45—70)	平均 29 (25—32)	0	0	刺和钩混生脉上和脉间,近轴面多于远轴面,远轴面刺毛多脱落。 Prickles and Hooks mixedly grown over and between the veins and ones in adaxial more than in abaxial. prickles-hairs in abaxial mostly away from.
2. 白秃麦(野生) (<i>Triticum aestivum</i> var. <i>albidum</i> (wild))	平均 107 (85—120)	平均 41 (35—50)	平均 47 (45—50)	平均 28 (23—31)	0	0	刺和钩彼此分开分布。近轴面刺生脉上,钩生脉间。远轴面只有刺,少数,均脱落。 Prickles and Hooks distributed for each other over and between the veins in adaxial. A few prickles in abaxial and all away from.
3. 红芒红麦(原始栽培) (<i>T. aestivum</i> var. <i>ferrugineum</i> (originally cultivated))	平均 112 (100—125)	平均 45 (40—50)	平均 57 (45—70)	平均 29 (22—35)	0	0	近轴面刺毛多于远轴面。刺生脉上,钩生脉间。远轴面刺毛少数并脱落。 Prickle-hairs in adaxial more than in abaxial. prickles over and between the veins. A few prickles in abaxial and all away from.
4. 白秃红麦(野生) (<i>T. aestivum</i> var. <i>lutescens</i> (wild))	0	0	平均 44 (38—50)	平均 36 (32—40)	0	0	近轴面脉上刺脱落,而钩生脉间。远轴面刺毛已消失。 prickles over the veins in adaxial away from and Hooks between the veins prickles-hairs in abaxial not found
5. 红芒红麦(野生) (<i>T. aestivum</i> var. <i>ferrugineum</i> (wild))	0	0	平均 60 (55—65)	平均 35 (30—40)	0	0	只有钩,位于脉间。远轴面刺毛脱落。 Mere hooks located at intercostal zones in adaxial. prickles-hairs in abaxial away from.
6. 圆锥麦(原始栽培) (<i>T. turgidum</i> (originally cultivated))	0	0	平均 60 (50—70)	平均 29 (21—35)	0	0	钩众多,位于近轴面脉间或脉上。远轴面少数钩位于脉间和脉上并脱落。 Alot of hooks located at intercostal or costal zones in adaxial. A few prickles-hairs at intercostal and costal zones in abaxial.
7. 小佛手(原始栽培) (<i>T. sp.</i> (originally cultivated))	0	0	0	0	平均 121 (97—160)	平均 37 (30—42)	只有钩的变形,近轴面多于远轴面,生脉间脉上,远轴面多脱落。 Mere hook modification which in adaxial more than in abaxial located intercostal and costal zones and ones in abaxial mostly away from.

表3 小麦属植物叶片上表皮细胞特点

Table 3 The epidermal cellular characters on the leaf blades of genus *Triticum*.

项目 items 植物名称 species	近轴面 Adaxial surfaces			短细胞 Short cells	
	脉上细胞 costal cells	脉间气孔带细胞 Cells between veins and stomatal bands	气孔间细胞 Cells between stomata	近轴面 Adaxial surface	远轴面 Abaxial surface
1. 山羊草(野生) <i>(Aegilops squarrosa (wild))</i>	厚壁平直 thick walls straightened	薄壁平直 thin walls straightened	壁稍厚平直 walls slightly thickened and straightened.	无 absent	有 present
2. 白秃(野生) <i>(Triticum aestivum var. albikum (wild))</i>	厚壁平直 thick walls straightened	薄壁平直 thin walls straightened	薄壁平直 thin walls straightened	无 absent	有 present
3. 红芒红(原始栽培) <i>(T. aestivum var. ferrugineum (originally cultivated))</i>	厚壁微弯曲 thick walls minutely curved	薄壁平直 thin walls straightened	薄壁平直 thin walls straightened	无 absent	有 present
4. 白秃红(野生) <i>(T. aestivum var. lutescens (wild)).</i>	厚壁弯曲 thick walls curved	薄壁平直 thin walls straightened	薄壁平直 thin walls straightened	有 present	有 present
5. 红芒红(野生) <i>(T. aestivum var. ferrugine- um (wild))</i>	厚壁弯曲 thick walls curved	壁稍厚并弯曲 walls slightly thickened and curved	壁稍厚弯曲 walls slightly thickened and curved	有 present	有 present
6. 圆锥麦(原始栽培) <i>(T. turgidum (originally cultivated))</i>	厚壁弯曲 thick walls curved	厚壁稍弯曲 thick walls slightly curved	厚壁稍弯曲 thick walls slightly curved	有 present	有 present
7. 小佛手(原始栽培) <i>(T. sp. (originally cultivated))</i>	壁稍厚微弯曲 walls slightly thickened and minutely curved	薄壁平直 thin walls straightened	薄壁平直 thin walls straightened	无 absent	有 present

大麦中,薄壁组织发达,分裂能力强,穗轴中均形成离层区,其中野生二稜大麦尤为突出。原始和栽培品种大麦中,三联小穗基部的薄壁组织较少,仅穗轴周边有部分细胞分裂,并非形成离层区(图版2:5—8),其中栽培二稜大麦穗轴中细胞分裂的数量又多于其余栽培品种。这反映出栽培二稜大麦在栽培品种中属于较为原始的类型。因此,野生大麦,特别是二稜和四稜大麦,穗子成熟早,颖果不饱满,全在于穗轴中过早地形成离层区,截断了通往三联小穗营养物质和水分运输的通道,造成了籽粒的营养不良。

(二) 小麦属

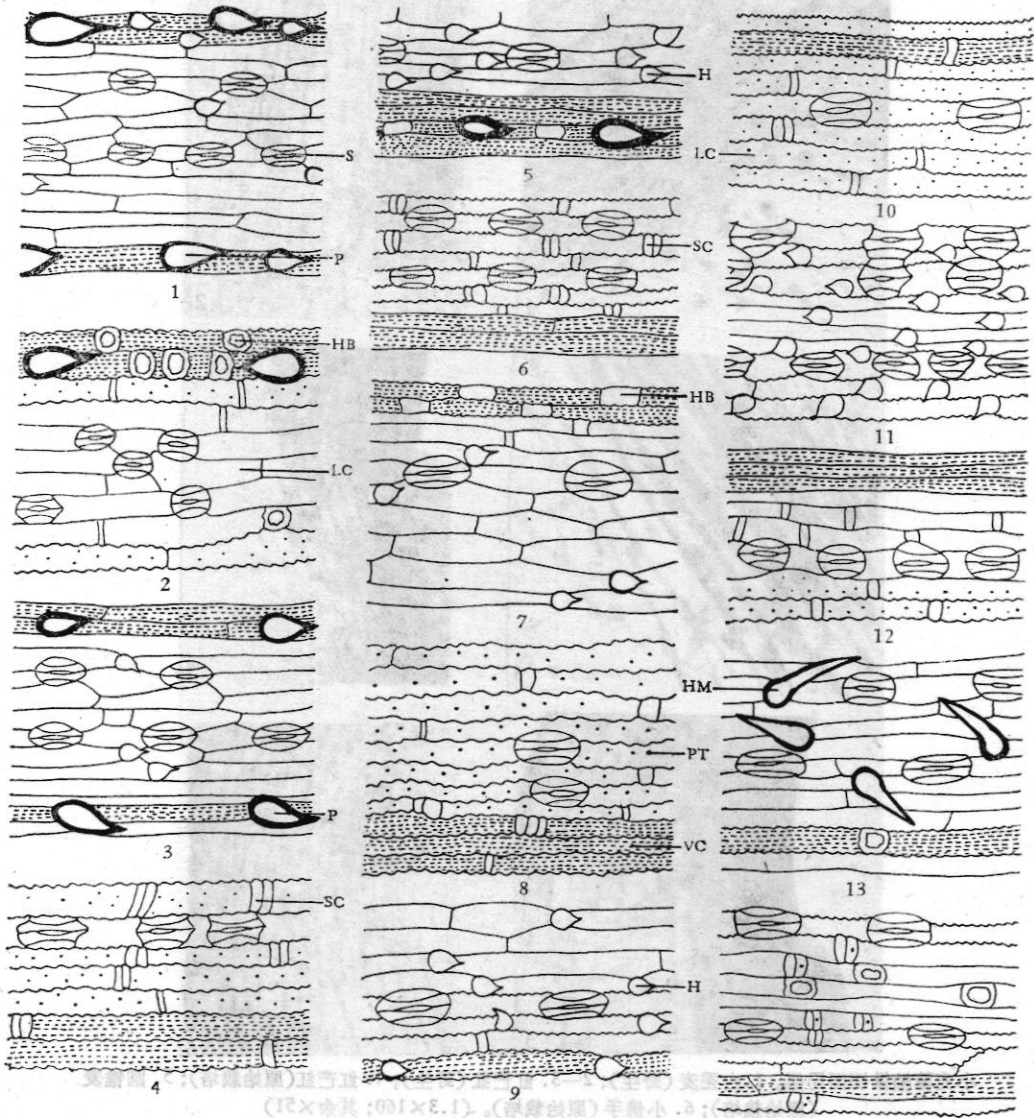
(1) 表皮特征同小麦属植物演化的关系 由表2—3和图版3的综合分析发现:小麦叶片上的刺毛,同大麦属一样,也可以分成刺和钩两类。刺毛的种类、数量、存在部位及表皮细胞特征,同该属植物的演化之间,也表现出一定的对应关系。小麦植物叶片上的刺毛和表皮细胞在属中的演化是这样的:1. 两类刺毛由混生脉上和脉间到刺和钩彼此分开——刺生脉上,钩生脉间;2. 刺毛由多变少,由刺和钩共存到刺逐渐消失(表2);3. 短细胞由少增多,由远轴面分布到近轴面;4. 长细胞由薄壁平直到逐渐增厚并弯曲(表3)。根据这些特征,可以将观察过的小麦划分成下面几个不同发展水平:(a) 刺和钩混生脉上和脉间,近轴面多于远轴面,远轴面的刺大多脱落;稀少的短细胞仅位于远轴面;长细胞的薄壁平直。(b) 刺同钩彼此分开分布,近轴面多于远轴面,近轴面的刺生脉上,钩生脉间,远轴面刺毛很少,常脱落;短细胞位于远轴面;长细胞的薄壁平直。(c) 刺同钩彼此分开分布,但近轴面的刺生脉上,均脱落,钩生脉间,远轴面刺消失,短细胞由远轴面分布到近轴面;长细胞的壁增厚并多弯曲。(d) 只有钩,近轴面多生脉上或脉间,远轴面刺毛个别脱落;短细胞分布到近轴面;长细胞的壁增厚并弯曲。小佛手是在河南省内沿黄河分布的一种原始栽培品种,叶片上虽只着生一种特殊刺毛¹⁾而不同于西藏小麦,但其短细胞只分布在远轴面,长细胞的薄壁平直。因此,这种特征显示出河南小佛手是黄河中、下游原始栽培品种的代表。

应当强调:小麦属植物的来源复杂,其演化也较之大麦属植物复杂得多。在观察西藏小麦属植物的演化时,是着重于野生种和原始栽培种,并坚持了整个属演化的总趋势,而并非纠缠在个别种或变种的比较上面。同时注意到,穗轴的断落与否,同其余结构特征之间没有绝对的一性,例如,西藏野生小麦同原始栽培小麦之间,除穗轴断落外,形态上极难诊断。一般认为,原始栽培小麦不再断穗轴,但其它特征并非比野生小麦特化,即使同样断穗轴的小麦,其结构的特化水平差异也较大。

山羊草同小麦分属于两个不同的属。笔者将山羊草放到小麦属中一起讨论,在于山羊草同小麦属植物形态学上的密切关系(郭本兆等1981);山羊草属中的山羊草被许多杂交试验证明同小麦属植物有密切的亲缘关系(李璠等1979);同功酶带谱分析确定,由山羊草、野生小麦、原始栽培小麦直到栽培品种,脂酶条带数²⁾有规则地递减,以及解剖学方面,山羊草同小麦属植物之间共性居多,如叶缘的结构、刺毛的类型、短细胞的分布、泡状细胞的形态和茎秆中维管束的排列等。所不同的只是叶片上两类刺毛混生、少乳头状突起、叶肉分化不够显著以及茎秆中维管束数较少等,这些特征反映了山羊草的野生原始

1) 刺毛为钩的一种变形(下称钩的变形),基部短而圆,顶尖显著伸长,壁加厚。

2) 中国科学院遗传研究所余光泽同志分析。

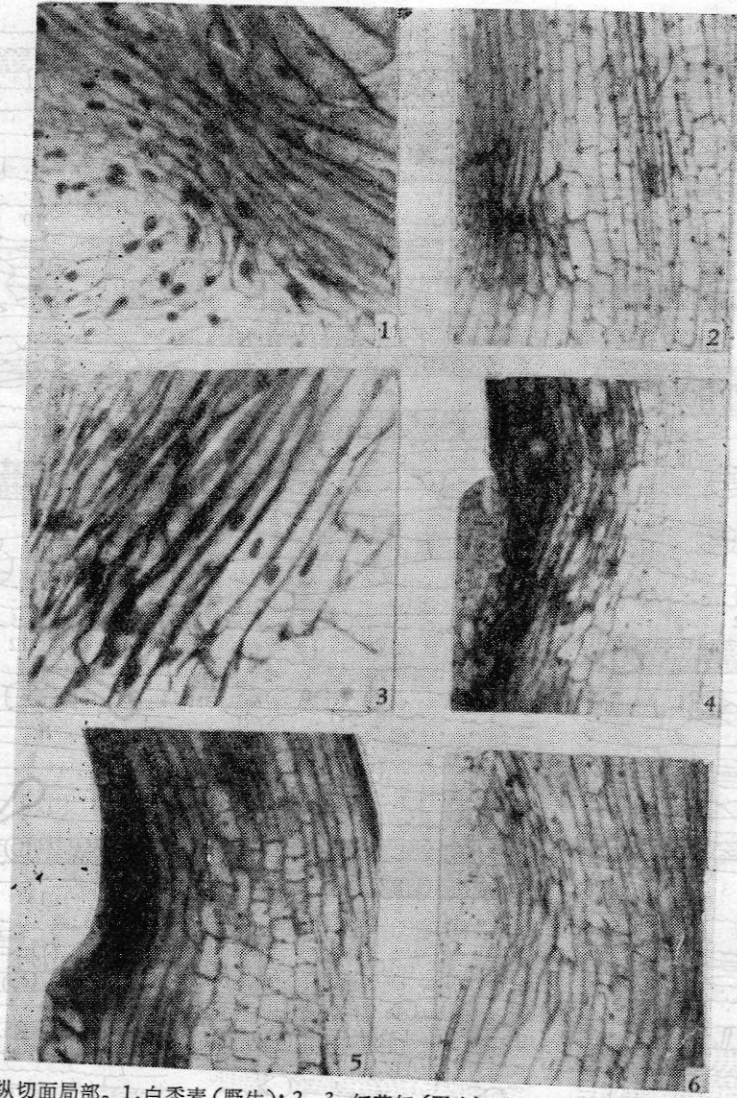


小麦叶片表皮特征。(×100) 1—2. 山羊草; 3—4. 白秃麦 (野生); 5—6. 红芒红 (原始栽培); 7—8. 白秃红麦 (野生); 9—10. 红芒红 (野生); 11—12. 圆锥麦 (原始栽培); 13. 小佛手 (原始栽培)。1、3、5、7、9、11 和 13 为叶片近轴面观。其余为叶片远轴面观。H—钩; HB—毛基; HM—钩的变形; LC—长细胞; P—刺; PT—穿孔; S—气孔; SC—短细胞; VC—脉上细胞。

The epidermal characters of wheat leaf. (×100) 1—2. *Aegilops squarrosa*; 3—4. *Triticum aestivum* var. *albidum* (wild); 5—6. *T. aestivum* var. *ferrugineum* (originally cultivated); 7—8. *T. aestivum* var. *lutescens* (wild); 9—10. *T. aestivum* var. *ferrugineum* (wild); 11—12. *T. turgidum* (originally cultivated); 13—14. *T. sp.* (originally cultivated). 1, 3, 5, 7, 9, 11 and 13 showing the adaxial surface views and the rest the abaxial ones of the leaf blades. H—hook; HB—hair-base; HM—hook modification; LC—long cells; P—prickle; PT—pitting; S—stomata; SC—short cells; VC—cells over the vein.

性状。因此,有的学者建议或已经将山羊草合并到小麦属中。

(2) 野生小麦穗轴的断落 西藏野生小麦穗轴断落的部位和机制都类似于野生大



小麦穗轴纵切面局部。1. 白秃麦(野生); 2—3. 红芒红(野生); 4. 红芒红(原始栽培); 5. 圆锥麦(原始栽培); 6. 小佛手(原始栽培)。(1.3×160; 其余×51)

The parts of the longitudinal sections of wheat rachis. 1. *Triticum aestivum* var. *albidum* (wild); 2—3. *T. aestivum* var. *ferrugineum* (wild); 4. *T. aestivum* var. *ferrugineum* (originally cultivated); 5. *T. turgidum* (originally cultivated); 6. *T. sp.* (originally cultivated). (1,3 × 160; the rest × 51)

麦,但同野生大麦相比,小麦小穗轴基部保留的薄壁组织较少,而且这些细胞开始分裂的时间也较晚,同时穗轴中的细胞更是沿纵轴延长,细胞分裂数较少,其中多数细胞的壁倾向栓化。可见野生小麦的断轴,除少数情况外,多数不如大麦的穗轴断落典型。因此,将西藏野生小麦改称半野生小麦,可能更为恰当。

穗轴断落的程度差异同该属植物的演化水平也是一致的。在典型的野生小麦中,穗轴中基本可以形成离层区(图版 4:1—3),当穗子成熟时,稍加振动,穗轴断落。在原始栽培小麦中,仅穗轴周边的少数细胞进行分裂,并非形成离层区(图版 4:4—6)。因此,它们的穗轴在成熟时并非自行断落。

(三) 大、小麦属植物间的亲缘关系

小麦属植物的穗轴每节着生一枚小穗的单生小穗,每小穗通常含3朵花,大麦属植物的穗轴每节着生3枚的三联小穗,小穗通常含1朵花。在某些器官的组织结构上也显示出它们之间的差异性。小麦叶片上的短细胞广泛存在并由远轴面向近轴面分布。乳头状突起位于叶缘附近,大麦中缺失或稀少。小麦叶片表皮的长细胞(除泡状细胞外)的壁多弯曲并具穿孔,大麦叶表皮的长细胞薄壁多平直。小麦叶片上的刺毛较之大麦少,两类刺毛沿脉上和脉间分布到刺消失,钩位于脉间,大麦叶片上的刺毛沿脉上和脉间分布到钩消失,刺生脉上。小麦茎秆中维管束数多,有的呈现3环,几乎是大麦的2倍。小麦茎秆周围的薄壁组织较发达,维管束同厚壁组织之间的排列方式也多变,特别在野生小麦中更是如此。这些特征上的差异性显示了两个属各自演化的路线和发展水平。尽管如此,它们之间仍有某些共同之处:叶片上缺少大毛和微毛,而均生刺和钩两类刺毛并有极相似的形态学特征。叶肉中维管束周围的薄壁细胞多呈放射状排列。大维管束结构相同。维管束鞘双层,内层封闭,细胞小,厚壁多木化,外层于近或远轴面中断,细胞大,薄壁,含叶绿体。

通过上述比较,可以认为:大麦属和小麦属植物有着共同的起源,并沿着稍不同的路线发展。除少数天然杂交种外,大麦属植物从野生到栽培种的形态和结构特征比较一致,特化较少,并已相对地稳定在较为原始的发展阶段上。而小麦属植物则处于更高的发展阶段,并且正在发展和分化之中,特别野生和原始栽培小麦植物更是如此。

小 结

1. 大麦属植物叶片表面刺毛的类型、数量、大小及其分布部位的变化,可以作为大麦属植物演化水平的诊断标准之一,它反映了该属植物由低级向高级发展的趋势。为此,可以将青海大麦属植物的演化划分成多年生野生大麦草→一年生野生大麦→原始栽培大麦→栽培品种4个自然的发展阶段。

2. 同大麦属植物相比,小麦属植物的演化更为复杂,但根据大麦属植物中提到的刺毛类型、数量和分布,加之短细胞的分布和长细胞的形态特征,也可以将西藏小麦分成几个不同的发展阶段。

3. 穗轴易于断落是野生大、小麦属植物的显著特性之一。断轴的机制分别在于三联小穗或小穗轴基部的薄壁细胞转化为分生细胞,分生细胞的分裂逐渐横过穗轴并形成离层区。

4. 大麦属和小麦属植物有着共同的起源并向着稍不同的路线演化。但小麦属植物较大麦属植物更为特化,位于更高的演化阶段,并处于发展分化之中。

参 考 文 献

- 李璠、钱燕文、罗明典、刘肃、刘锡璠, 1979, 生物史, 5: 18—28, 科学出版社。
李璠、郭本兆、王为义, 1980, 青海两河源头栽培植物野生种分布情况的考察。遗传, 2(2): 39—42。
李正理, 1973, 植物制片学, 46—50, 科学出版社。
邵启全, 1975, 栽培大麦的起源与进化——我国西藏和川西的野生大麦。遗传学报, 2(2): 123—128。

邵启全, 1980, 西藏半野生小麦. 遗传学报, 7(2): 149—156.
 徐廷文, 1975, 从甘孜州野生二稜大麦的发现论栽培大麦的起源和种系发生. 遗传学报, 7(2): 129—137.
 郭本兆, 周立华, 1980, 中国大麦属分类、分布的初步研究. 植物分类学报, 18(4): 420—426.
 Metcalfe C. R., 1960, Anatomy of the monocotyledons. I. Gramineae, 23—24.

ON THE EVOLUTIONARY TRENDS IN GERERA *HORDEUM* AND *TRITICUM* ON THE QING-ZANG PLATEAU FROM THE VARIATION OF PRICKLE HAIRS ON THE LEAF BLADES AND THE MECHANISM OF BROKEN RACHIS

Wang Weiyi

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

There are plenty materials of barley and wheat, both wild and cultivated species and varieties on Qing-Zang Plateau. This work attempts to discuss the evolutionary trends of barley and wheat and the relationship between them. The results show that the types, the quantities, the positions and the sizes of the prickles on the leaf blades may be regarded as one of the indicators diagnosing the evolutionary trends. On this basis barley on Qinghai Plateau can be classified into four evolutionary stages from the lower to the higher levels, namely, the perennial wild barley, annual wild barley, originally cultivated barley and cultivated barley. Samely, according to the features of the prickles and epidermal cells of wheat on the Xizang (Tibet) Plateau can so be divided into the wild type, originally cultivated type and cultivated types.

The broken axes is one of the most important characteristics in wild barley and wheat. The formation of abscission layer in rachis as the breaking mechanism, reduced gradually until lacking. The sequence is from the wild type to originally cultivated type, to cultivated types.

Barley and wheat may originate from a same ancestor, and develop along a slight different lines. Barley had early stabilized at a more original stage, and wheat at a higher level and it is in developing and differentiating, at least in the wild and originally cultivated ones.

摘 文 卷