西北植物学报, 2004, 24(9): 1691—1696
Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.

文章编号: 1000-4025(2004)09-1691-06

根据叶表皮特征试论国产三齿稃亚族的属间关系*

蔡联炳[1], 张　燕[2], 张同林[1]

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; 2 四川师范大学 生物系, 成都 610066)

摘　要: 根据植物叶片表皮结构, 尤其下表皮特征, 对国产三齿稃亚族 6 个属(包括 1 个引进属)进行了属间关系的分析。结果表明: 国产三齿稃亚族中固沙草属最原始, 草沙蚕属最高级, 双稃草属、千金子属、三齿稃属和隐子草属演化居于其间; 隐子草属可能直接起源于固沙草属, 并在自身基础上派生了较为高级的三齿稃属; 双稃草属与千金子属渊源关系直接, 前者可能通过后者间接起生于固沙草属; 草沙蚕属具有别于它属的性状级次, 可能是起源于固沙草属、独树 1 支的顶级类群。这一结果不仅修正了前人演化理论的差误, 而且为今后探讨该亚族的地理起源、散布路线提供了资料。

关键词: 三齿稃亚族; 叶表皮; 属间关系; 中国
中图分类号: Q 944.56　　**文献标识码**: A

Relationships among genera of Tridentinae from China based on some leaf epidermal characteristics

CAI Lian-bing[1], ZHANG Yan[2], ZHANG Tong-lin[1]

(1 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; 2 Department of Biology, Sichuan Normal University, Chengdu 610066, China)

Abstract: Based on the leaf epidermal characteristics, especially on the lower epidermis, the relationships among 6 genera (including an introduced genus) of Tridentinae from China were analysed in the present paper. The results show that the genus *Orinus* is the most primitive and the genus *Tripogon* is the most advanced in the Tridentinae from China, while the other 4 genera, i.e., *Diplachne*, *Leptochloa*, *Tridens* and *Cleistogenes*, lie between the above 2 genera; the genus *Cleistogenes* probably derived from the genus *Orinus*, and produced the more advanced *Tridens* on itself; the genus *Diplachne* has direct relationship with the genus *Leptochloa*, and likely derived from the genus *Orinus* indirectly via the primitive *Leptochloa*; the genus *Tripogon* has character states different from other genera, and maybe is a independent summit taxon which derived also from the genus *Orinus*. The result not only revised the evolutionary theory presented by our predecessors, but also provided data for discussing the geographical origin and dispersal routes of this subtribe in future.

Key words: Tridentinae; leaf epidermis; relationships among the genera; China

三齿稃亚族(Tridentinae)是禾本科(Poaceae)、画眉草族(Eragrostideae)的一个多年生类群, 大约包含 15 个属, 主要分布于世界的温凉地带, 我国有 5 个属, 分布几乎遍及各地, 并多生于山坡、草地、林缘、灌丛、田边、路旁, 是草原、沙丘植被的主要成分, 也是畜牧业上的一类重要禾草[1]。

三齿稃亚族这一名称原代表有两类不同地理分布的群体, 一类是以产于澳大利亚的 *Triodia* 为代表的隶于狐茅族(Festuceae)的群体, 另一类是以产于美洲的 *Tridens* 为代表的隶于画眉草族的群

* 收稿日期: 2004-03-01; 修改稿收到日期: 2004-04-06
基金项目: 中国科学院西北高原生物研究所创新前沿项目资助(CXZY-2003)
作者简介: 蔡联炳(1948-), 男(汉族), 研究员, 主要从事系统与进化植物学研究。

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

体[2]。但前者中的 *Triodia* 后来被 Pilger(1954)将其与 *Plectrachne*、*Notochloe* 和 *Astrebla* 等属正式列为狐茅族下一亚族,即澳洲三齿稃亚族(Triodiinae)[3];而后者中的 *Tridens* 则由我国学者耿伯介、刘亮(1960)将其与北美产的隐子草属(*Triplasis*)和我国产的 *Orinus*、*Cleistogenes*、*Leptochloa*、*Diplachne* 和 *Tripogon* 几个属正式列为画眉草族下的一亚族,即主产北半球的原三齿稃亚族(Tridentinae)[4]。并且,我国学者在为北半球三齿稃亚族重新命名和给出拉丁描述的同时,还为该亚族类群间的亲缘关系作了分析,绘制了该亚族及其相关类群的演化图示,明确表明三齿稃亚族中的三齿稃属(*Tridens*)最原始,草沙蚕属(*Tripogon*)最高级,固沙草属(*Orinus*)、双稃草属(*Diplachne*)、千金子属(*Leptochloa*)和隐子草属(*Cleistogenes*)等类群演化居中,千金子属、双稃草属和固沙草属几乎同源于原始的三齿稃属,而草沙蚕属和隐子草属则又分别起生于较高级的双稃草属和固沙草属的先期类群[4]。现三齿稃亚族的这一系统关系已延续了将近半个世纪,它究竟是否科学,能否合乎自然,至今还未见有人作过任何验证。对此,本文特以叶表皮特征为依据,结合外部形态,专就国产类群(包括 1 个引进属)的演化关系进行重新分析、推证,以检验原有理论的正确与否,从而为其它方面的相关研究提供基础资料。

1 材料和方法

本实验是为解决国产三齿稃亚族的属间关系而开展工作的,实验的着重点在于属,故实验类群涉及到了现存中国的所有 6 个属(包括 1 个引进属),而实验种数则仅选用代表种。一般根据大属、关键属多选的原则,此次实验共在固沙草属中作了 2 种、隐子草属中作了 5 种、三齿稃属中作了 2 种、千金子属中作了 1 种、双稃草属中作了 1 种、草沙蚕属中作了 4 种,并在每个种中根据不同海拔或不同生境的居群又重复做了 1～3 次,共计取材 47 份,全部材料来自本所同号干藏标本。其每个种中最具代表的凭证标本如下:

固沙草(*O. thoroldii* (Stapf ex Hemsl.) Bor.) 西藏: 吴征镒等 711; 鸡爪草(*O. anomala* Keng ex Keng f. et L. Liou) 青海: 郭本兆、王生新 6486; 无芒隐子草(*C. songorica* (Roshev.) Ohwi) 青海: 青甘队 1389; 糙隐子草(*C. squarrosa* (Trin.) Keng) 内蒙古: 祝延成 245; 多叶隐子草(*C. polyphylla* Keng ex Keng f. et L. Liou) 甘肃: 王作宾 17359; 朝阳隐子草(*C. hackeli* (Honda) Honda) 辽宁: 王光正 45; 细弱隐子草(*C. gracilis* Keng) 山西: 刘心源 15681; 三齿稃(*T. flavus* (L.) Hitch.) 青海(引进种): 李健华 027; 无芒三齿稃(*T. muticus* (Torr.) Nash) 美国: Thorne R F 等 50744; 矶子草(*L. panicea* (Retz.) Ohwi) 四川: 植被组 14814; 双稃草(*D. fusca* (L.) Beauv.) 河北: 采集人不详 44403; 草沙蚕(*T. bromoides* Roem. et Schult.) 西藏: 西藏中草药普查队 3741; 小草沙蚕(*T. nanus* Keng ex Keng f. et L. Liou) 四川: 杨亚滨 28294; 中华草沙蚕(*T. chinensis* (Franch.) Hack.) 四川: 采集人不详 5767; 长芒草沙蚕(*T. longe-aristatus* Nakai) 贵州: 孙必兴等 78943。

供试材料一律取自花序下第二叶片的中间部段,按常规的徒手刮削法进行操作。即实验时,先将叶片材料水煮 15～20 min,待软化后置于塑料板上用刀片轻轻刮削,使其保留叶片上表皮或下表皮薄膜层;然后将薄膜清水洗净,用 1% 的番红染色 30 s,即行镜检、拍照;最后经脱水、透明等过程制成永久玻片保存。

2 观察结果

观察了上述类群的叶片表皮结构,发现三齿稃亚族的叶表皮计有 7 类性质不同的结构细胞,即长细胞、短细胞、气孔器、刺毛、乳突、微毛和大毛。其中,长细胞是各个类群必具的最普遍细胞,通常呈方形,壁波状弯曲,在叶面上纵向相接成行,各行平行排列形成界限分明的脉上区和脉间区;短细胞多分布于各类群的脉上,并仅偏于部分行着生,一般脉上的呈纵式哑铃形,脉间的呈单生的马鞍形;气孔器包括保卫细胞和副卫细胞,通常呈带状分布于脉间两侧或正中,保卫细胞呈哑铃形,副卫细胞呈圆顶形或三角形;刺毛分刺和钩两类,但刺多生脉上,钩多生脉间,刺毛尖有时延伸;乳突可生于叶片的两面或单面,并主要占据叶面的脉间区域,一般上表面是多域乳突,下表面是单域乳突;微毛主生于各类群的脉间,个别类群的上表皮脉上也伴生,其形态粗短,为 2 细胞的粗壮微毛,楔状基细胞往往长于弧状的远基细胞;大毛的类群分布极不完善,仅在个别属的类群上表面发生,毛身细长,基部具垫,为垫状大毛。就各个类群间的差异而言,则主要表现在组成表皮的结构细胞的类型、数量、分布和组合式样上,尤其下表皮结构细胞在这些方面的变异(图 1, 15),不仅可以作为区分亚族内各个类群的辅助证据,而且对于推导各属群间的亲缘关系也具有十分重要的意义。其各个属群叶片下表皮结构细胞呈现的性状差异见表 1。

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

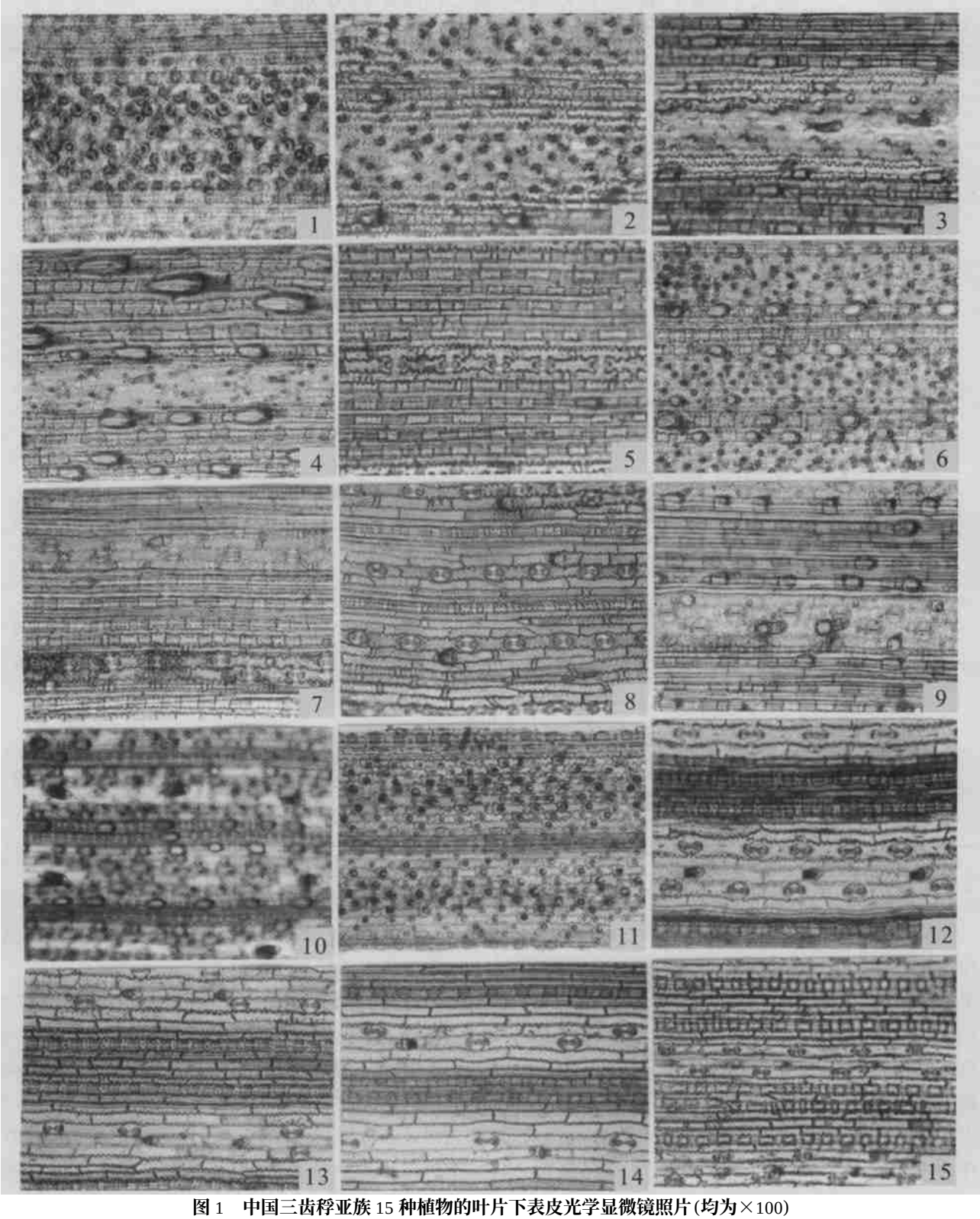

图 1　中国三齿稃亚族 15 种植物的叶片下表皮光学显微镜照片(均为×100)

1. 固沙草; 2. 鸡瓜草; 3. 无芒隐子草; 4. 糙隐子草; 5. 多叶隐子草; 6. 朝阳隐子草; 7. 细弱隐子草; 8. 三齿稃; 9. 无芒三齿稃; 10. 矶子草; 11. 双稃草; 12. 草沙蚕; 13. 小草沙蚕; 14. 中华草沙蚕; 15. 长芒草沙蚕

Fig. 1　Light microscopic micrographs of the lower epidermises of leaf blades of 15 species of Tridentinae from China (all ×100)

1. *Orinus thoroldii*; 2. *O. anomala*; 3. *Cleistogenes songorica*; 4. *C. squarrosa*; 5. *C. polyphylla*; 6. *C. hackeli*; 7. *C. gracilis*; 8. *Tridens flavus*; 9. *T. muticus*; 10. *Leptochloa panicea*; 11. *Diplachne fusca*; 12. *Tripogon bromoides*; 13. *T. nanus*; 14. *T. chinensis*; 15. *T. longe-aristatus*

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

表 1 国产三齿稃亚族 6 个属叶片下表皮主要性状比较

Table 1 Comparison of the main characters of lower epidermises of leaf blades among 6 genera of Tridentinae from China

属群 Genera	长细胞 Long-cells	短细胞 Short-cells	气孔器 Stomata	刺毛 Prickle-hairs	乳突 Papillae	微毛 Micro-hairs
固沙草属 *Orinus*	略呈正方形或长方形, 脉间中部不延长 Subsquare or subrectangular, not elongated in the middle of intercostal zones	脉上通常哑铃形, 脉间马鞍形 Usually dumb-bell-shaped over, saddle-shaped between the veins	副卫细胞尖顶形, 稀高圆顶形 With triangular, sparsely tall dome-shaped, subsi-diary cells	脉上稀生刺, 脉间无 Only sparse pricklesover, absent between the veins	生于脉上、脉间 Present both over and between the veins	基细胞长 With long basal cells
隐子草属 *Cleistogenes*	略呈长方形, 脉间中部稍延长 Subrectangular, slightly elongated in the middle of intercostal zones	脉上哑铃形, 脉间稀少、马鞍形 Dumb-bell-shaped over, sparsely saddle-shaped between the veins	副卫细胞高圆顶形或圆顶形 With tall dome-shaped or dome-shaped subsidiary cells	脉上多少具刺, 脉间通常无 Dense or sparse prickles over, usually absent between the veins	无或仅生脉间 Absent or only present between the veins	基细胞长 With long basal cells
三齿稃属 *Tridens*	略呈长方形, 脉间中部延长 Subrectangular, elongated in the middle of intercostal zones	脉上哑铃形或马鞍形, 脉间偶尔马鞍形 Dumb-bell-shaped or saddle-shapedover, infrequently saddle-shaped between the veins	副卫细胞圆顶形 With dome-shaped subsidiary cells	脉上多少具刺, 脉间无或偶尔钩 Dense or sparse prickles over, absent or occasional hooks between the veins	无或仅生脉间 Absent or only present between the veins	基细胞长 With long basal cells
千金子属 *Leptochloa*	略呈长方形, 脉间中部稍延长 Subrectangular, slightly elongated in the middle of intercostal zones	脉上哑铃形, 脉间无或偶尔马鞍形 Dumb-bell-shaped over, absent or infrequently saddle-shaped between the veins	副卫细胞圆顶形 With dome-shaped subsidiary cells	脉上多刺, 脉间无或偶尔钩 Dense prickles over, absent or occasional hooks between the veins	生于脉间, 偶生脉上 Present between, occasional over the veins	基细胞长 With long basal cells
双稃草属 *Diplachne*	略呈长方形或条形, 脉间中部稍延长 Subrectangular or sublinear, slightly elongated in the middle of intercostal zones	脉上马鞍形, 脉间无或偶尔马鞍形 Saddle-shaped over, absent or infrequently saddle-shaped between the veins	副卫细胞圆顶形 With dome-shaped subsidiary cells	脉上稀生刺, 脉间无 Sparse prickles over, absent between the veins	生于脉上、脉间 Present both over and between the veins	无或偶尔、基细胞长 Absent or occasional, with long basal cells
草沙蚕属 *Tripogon*	略呈条形或长方形, 脉间中部明显延长 Sublinear or subrectangular, markedly elongated in the middle of intercostal zones	脉上马鞍形或椭圆形, 脉间通常无 Saddle-shaped or elliptic over, usually absent between the veins	副卫细胞圆顶形或近于平边形 With dome-shaped or subparallel subsidiarycells	脉上、脉间无 Absent both over and between the veins	脉上、脉间无 Absent both over and between the veins	基细胞短 With short basal cells

3 讨 论

从观察结果可知, 三齿稃亚族所具有的 7 类结构细胞中含有 2 细胞的微毛和哑铃形的短细胞, 如单从这两点而论, 该亚族的叶表皮应属于 Prat (1932, 1936) 早年描述过的"Panicoid"型[5, 6]。况且这 7 类细胞中, 长细胞多数简短, 其壁稀波状弯曲, 副卫细胞常为圆顶形, 刺毛主为刺, 乳突一般单域, 大毛具垫等特征, 又恰恰与 Metcalfe (1960)[7] 以及作者等 (1995, 1996)[8, 9] 先前解剖过的虎尾草族 (Chlorideae) 或画眉草族的叶表皮特征基本符合, 这表明三齿稃亚族在类群划分上至少隶属于广义的画眉草族类群无疑。相应的另一方面, 表皮结构细胞在三齿稃亚族内是有差异存在的, 其中最大的差异存在于草沙蚕属和其它 5 属之间, 可以说无论表皮细胞、还是表皮附属物都能将依次对比的两类群一一区别开来; 而差异较小的类群如千金子属与双稃草属、隐子草属与三齿稃属也至少有 1、2 个明显特征与其间断, 这正如表 1 列出的特征一样, 两属间完全一致的表皮结构是没有的。

不过, 表皮结构中最有价值的是演化性状。综观三齿稃亚族的表皮结构, 具有演化意义的性状仍主现于下表皮, 尤其在表 1 列出的特征中, 似乎各类结构细胞都有演化趋势的性状发生。如: 长细胞略呈正方形或长方形, 于脉间中部不延长 → 略呈长方形, 于脉间中部稍延长 → 略呈条形或长方形, 于脉间中部明显延长; 脉上短细胞呈哑铃形、脉间马鞍形→脉上哑铃形和马鞍形混生、脉间仅偶生马鞍形→脉上马鞍形或椭圆形、脉间通常无短细胞; 气孔器副卫细胞尖顶形或高圆顶形→副卫细胞仅圆顶形→副卫细胞圆顶形或近于平顶形; 刺毛仅刺生于脉上→脉上刺、脉间偶生钩→脉上、脉间无刺毛; 乳突生于脉

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

上、脉间→仅生于脉间 →脉上、脉间不着生; 微毛基细胞长→基细胞短。其实, 这些演化趋势及其极性在作者等过去的文章中都已直接或间接地作过分析[8~10], 这里就不再多加赘述了。

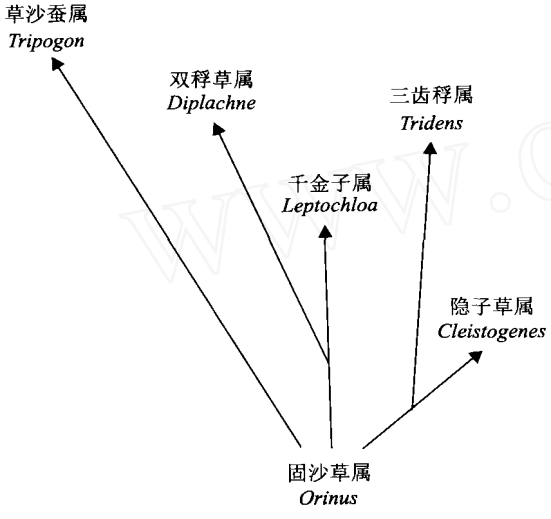

图 2　中国三齿稃亚族各个属系统演化

Fig. 2　Schematic diagram of the systematic evolution among the genera of Tridentinae in China

当然, 结构细胞的演化趋势被确认后, 印证在类群系统发育上则不难看出, 国产三齿稃亚族中最原始的类群是固沙草属, 最高级的类群是草沙蚕属, 其余 4 属演化居于二者之间。因为在表 1 所列的特征中, 固沙草属的表皮结构细胞所具有的性状似乎都处于性状演化的原始阶段, 草沙蚕属的性状则处于性状演化的高级阶段, 而其余 4 属所具的性状则多少处于此两个演化极之间。就亲缘关系而论, 国产三齿稃亚族中, 亲缘最近的类群应为千金子属与双稃草属, 它们除了在脉上短细胞形状上有明显区别外, 其余特征都很一致或类同, 只是双稃草属脉上的马鞍形短细胞较之千金子属脉上的哑铃形短细胞微显高级而已, 但它们两者与原始的固沙草属脉上都具刺、脉间同具乳突, 尤其窄狭的脉带范围这一独有特征而显示三者可能有直接的渊源关系; 其次关系较近的类群是隐子草属与三齿稃属, 隐子草属通常脉上仅生哑铃形短细胞和脉间具高圆顶形副卫细胞的原始特征而不同于三齿稃属脉上短细胞哑铃形与马鞍形混生以及脉间仅具圆顶副卫细胞的进化特征, 但隐子草属在短细胞形状和刺毛着生上与固沙草属很相似, 特别是同具高圆顶副卫细胞的唯一特性, 也同样揭示了两者间可能存在直接的派生关系; 草沙蚕属则是国产三齿稃亚族中与其它各属关系较远的类群, 该类群不仅在性状差异上与各属有严格区别, 就是在性状进化上也远远高于其它属, 不过草沙蚕属的许多进化性状在其它一些属中也多少兼而有之, 甚至还有个别特征如脉间无刺毛、存在长方形长细胞等与原始的固沙草属相同, 从而表明草沙蚕属也可能直接起生于固沙草属, 是独树一支的高级类群。其整个国产三齿稃亚族的属间关系如图 2 所示。

上述系统关系的确立, 虽然依据的是叶表皮特征, 但与过去依据外部形态而建立的系统关系是有相似之处的。如草沙蚕属都最高级, 隐子草属、双稃草属和千金子属皆演化居中, 隐子草属与固沙草属、以及千金子属和双稃草属亲缘均较近等。而所不同的是原系统三齿稃属最原始, 现固沙草属最原始, 三齿稃属相应改变位置与隐子草属关系接近; 原草沙蚕属直接起生于双稃草属, 而现独树一支、直接起生于固沙草属等。这种依据表皮微形态确立的系统关系与过去依据外部形态确立的系统关系之所以存在差距, 其主要原因是过去的学者对类群性状认识不足, 不知性状状态的演变趋势, 把一些本来就比较高级(低级)的性状作为原始(进化)性状处理造成的。譬如禾本科一般比较公认的花序演变趋势为: 圆锥花序→总状花序(或头状花序)→穗状花序, 可在耿伯介等的系统中[4]却把具有总状或头状花序的三齿稃属作为最原始的类群; 又如根茎是植物多年生的一个可靠标志, 在向一年生的演变中, 必然要经过丢掉根茎的过程, 可在耿伯介等的系统中却把具有发达根茎的固沙草属放到了无根茎的三齿稃属之上, 显然也不符合自然发展顺序。此外, 象草沙蚕属即使先前的学者也认定它是最高级的类群, 但作为植株低矮、细弱, 花序顶生、穗状的多年生草本也不可能直接从植株高大、圆锥花序开展、含一年生植物的双稃草属衍生而来。所以, 此次用叶表皮特征确立的三齿稃亚族的演化关系, 一方面证实了前人的研究成果, 另一方面也弥补了前人对类群性状分析的不足, 尤其是把仅分布于青藏高原的固沙草属放于该亚族最原始的位置, 把三齿稃属作为高于隐子草属的近亲类群, 这将对进一步探讨三齿稃亚族的地理起源、迁移路线以及北美三齿稃属和隐子草属与东亚类群的相互联系是有重要意义的。

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

参考文献:

[1] 杨锡麟. 三齿稃亚族——Subtrib. Tridentinae Keng et Keng f. et L. Liou[A]. 中国植物志, 第 10 卷, 第 1 分册[C]. 北京: 科学出版社, 1990: 38- 63.

[2] HENRARD J TH. Notes on the nomenclature of some grasses[J]. *Blumea*, 1940, **3**(3): 411- 480.

[3] PILGER R. Das system der gramineae[J]. *Bot. Jahrb.*, 1954, 76: 281- 384.

[4] KENG P C(耿伯介), LIOU L(刘 亮). A study on the tribe eragrostideae and its two genera new to China[J]. *Acta Botanica Sinica*(植物学报), 1960, **9**(1): 48- 75(in Chinese).

[5] PRAT H. L'épiderme des Graminées étude anatomique et systématique[J]. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 10, 1932, 14: 117- 324.

[6] PRAT H. La systématique des Graminées[J]. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 10, 1936, 18: 165- 258.

[7] METCALFE C R. Anatomy of the Monocotyledons 1. Gramineae[M]. Oxford: Clarendon Press, 1960: I- Ixi, 1- 578.

[8] CAI L B(蔡联炳), GUO Y P(郭延平). Studies on constituent cells of leaf epidermis, systematics and phylogenetic path of the family Poaceae(1)[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 1995, **15**(4): 323- 335(in Chinese).

[9] CAI L B(蔡联炳), GUO Y P(郭延平). Studies on constituent cells of leaf epidermis, systematics and phylogenetic path of the family Poaceae(2)[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 1996, **16**(1): 65- 72(in Chinese).

[10] CAI L B(蔡联炳), WANG S J(王世金), GUO Y P(郭延平). Studies on the evolutionary trends and mechanism of the constituent cells of the leaf epidermis in Poaceae[J]. *Acta Bot. Plat. Sin.*(高原生物学集刊), 1994, 12: 13- 27(in Chinese).

CNKI 中国知识基础设施工程 编号: CAJ-SR 2003Z 4573

中国学术期刊综合引证年度报告(2003)

('2003 Chinese Academic Journal Comprehensive Citation Annual Report)

期刊名称: 西北植物学报

主办单位: 陕西省科学院 等

标准刊号: ISSN 1000-4025 CN 61-1091/Q

引证报告: 根据《中国学术期刊综合评价数据库(CAJCED2003)》5480 种统计刊源 120 余万篇中文论文引用参考文献及"中国期刊网"中心网站 2002 年全文下载记录的统计,并经综合评价分析,本刊 2003 年度文献计量指标及 Web 下载量报告如下:

总被引频次	影响因子	即年指标	他引率	被引半衰期	2002 载文量	Web 下载量
624	0.4872	0.0759	0.8510	4.3	237	11890

表中各项计量指标的定义及计算方法参见本报告背面说明。

统计: 张林林, 何辛 分析: 花平环 审核: 万锦堃

中国学术期刊(光盘版)电子杂志社
文献检索分析中心
2004 年 4 月 10 日

通讯地址: 清华大学 84-48 信箱 邮编: 100084
电 话: 010-82710752, 82710745, 82712288-3406
传 真: 010-82710752
E-mail: aspt@cnki.net

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