

文章编号 :1000-4025(2005)03-0448-06

国产画眉草亚族叶表皮微形态特征 及其在属间关系上的意义*

张同林^{1,2}, 蔡联炳^{1*}

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001 2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 通过国产画眉草亚族叶片表皮的解剖观察, 结合外部形态, 对该亚族内 6 个属的属间关系进行了分析。结果表明: 羽穗草属应是国产画眉草亚族中最原始的类群, 最高级的类群仍数细画眉草属, 而其余 4 属即画眉草属、弯穗草属、尖稃草属和镰稃草属的演化水平居于两者之间。画眉草属和弯穗草属可能直接起源于原始的羽穗草属, 而较高级的尖稃草属和镰稃草属又可能直接起源于较原始的画眉草属, 并在镰稃草属的基础上进而派生了最进化的细画眉草属。整个研究结果既弥补了前人演化理论的不足, 又为今后族进化的全面探讨提供了参考。

关键词 画眉草亚族; 叶表皮; 属间关系; 中国

中图分类号 Q 944.55

文献标识码 A

Leaf Epidermal Characteristics of Eragrostidinae from China and Their Taxonomic Significance in Relationships Among Genera

ZHANG Tong-lin^{1,2}, CAI Lian-bing^{1*}

(1 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China 2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract In this study, anatomic examinations were made on the leaf epidermis of subtrib. Chinese eragrostidinae, including *Desmostachya*, *Dinebra*, *Eragrostis*, *Acrachne*, *Harpachne* and *Eragrostiella*. With external morphology, systematic relationships among 6 genera were discussed. The results showed that genus *Desmostachya* was the most primitive and genus *Eragrostiella* was the most advanced among 6 Chinese taxa, whereas the other 4 genera, i.e., *Dinebra*, *Eragrostis*, *Acrachne* and *Harpachne*, stood between *Desmostachya* and *Eragrostiella*; two genera, *Eragrostis* and *Dinebra*, probably derived from *Desmostachya* directly, but more advanced genera, *Acrachne* and *Harpachne*, probably originating from *Eragrostis* which was a more primitive genus; and genus *Harpachne* also produced the most advanced *Eragrostiella* itself. The whole result of the study not only remedied the defects in the evolutionary theory evolved by former researches, but also provided data for analysing the evolution of trib. Eragrostideae in future.

Key words Eragrostidinae; leaf epidermis; relationships among the genera; China

收稿日期 2004-06-20 修改稿收到日期 2004-11-20

基金项目 中国科学院西北高原生物研究所创新领域前沿项目(CXQY-2003)

作者简介 张同林(1978-), 男(汉族), 硕士研究生。

* 通讯联系人。Correspondence to CAI Lian-bing

画眉草亚族(subtrib. Eragrostidinae)是 Ben-
tham 1981 年确认的类群^[1]。现知全世界约 15 属,
300 余种,主要分布于热带和亚热带区域,我国有 6
属,34 种,主要分布于西南、中南和华东地区^[2]。但
对于中国类群,我国学者耿伯介、刘亮(1960)早已将
它们与自己建立的三齿稃亚族(subtrib. Tridentinae
Keng et Keng f. ex Keng f. et L. Liou)、稃亚族
(subtrib. Eleusininae Keng f. et L. Liou) 共同组成
了画眉草族(trib. Eragrostideae Stapf)^[3]。并且在族
中,他们不但考证了 3 个亚族的形态特征和地理分
布,而且还对各属间的亲缘演化关系作了探讨。其
中,三齿稃亚族的属间关系最近已由蔡联炳等
(2004)根据叶表皮特征进行了分析和修正^[4],而余
剩的两亚族除稃亚族在我国仅含两小属的类群外,
相对较大的画眉草亚族的属间关系还未见有人作过
验证。为此,本文仍将以叶表皮解剖特征为依据,辅
以外部形态,试图对该亚族国产类群的属间关系进
行重新确认,从而为亚族、乃至整个族的深入全面
研究奠定基础资料。

不过,此次分析的属间关系是在原有国产类群
羽穗草属(*Desm. ostachya*)、画眉草属(*Eragrostis*)、镰
草属(*Harpachne*)、假龙爪茅属(*Sclerodactylon*)和细画
眉草属(*Eragrostiella*)的基础上,依据《中国植物志》
10(1)的编排,新增了弯穗草属(*Dinebra*)。并且其中
的假龙爪茅属也按照该志的类群修订,此属名更改
为尖稃草属(*Acrachne*)^[2]。

1 材料和方法

根据本研究课题的范畴和要求,本次实验的重
点在于属,而不在于种,故在对国产画眉草亚族 6 个
属照顾完全的前提下,采用以标本代表种、以种代表
属的形式进行实验。同时考虑到画眉草亚族内属群
大小极为悬殊,其选用的代表种数自然也有多寡差
异。其中象羽穗草属、镰草属、弯穗草属和尖稃草
属等是国内仅含 1 个种的小属,则选用的参试类群
也就唯有该种;而大型的画眉草属在国内近含 30 个
种,则本文选择的参试对象竟达 7 种。全部材料均取
自同号干藏标本。在具体取材时,针对每一个种还尽
量选取了不同海拔、不同生境的材料 2~3 份进行重
复实验,以获得对类群性状变异幅度的全面了解。下
面是每个种最具代表的凭证标本名录:

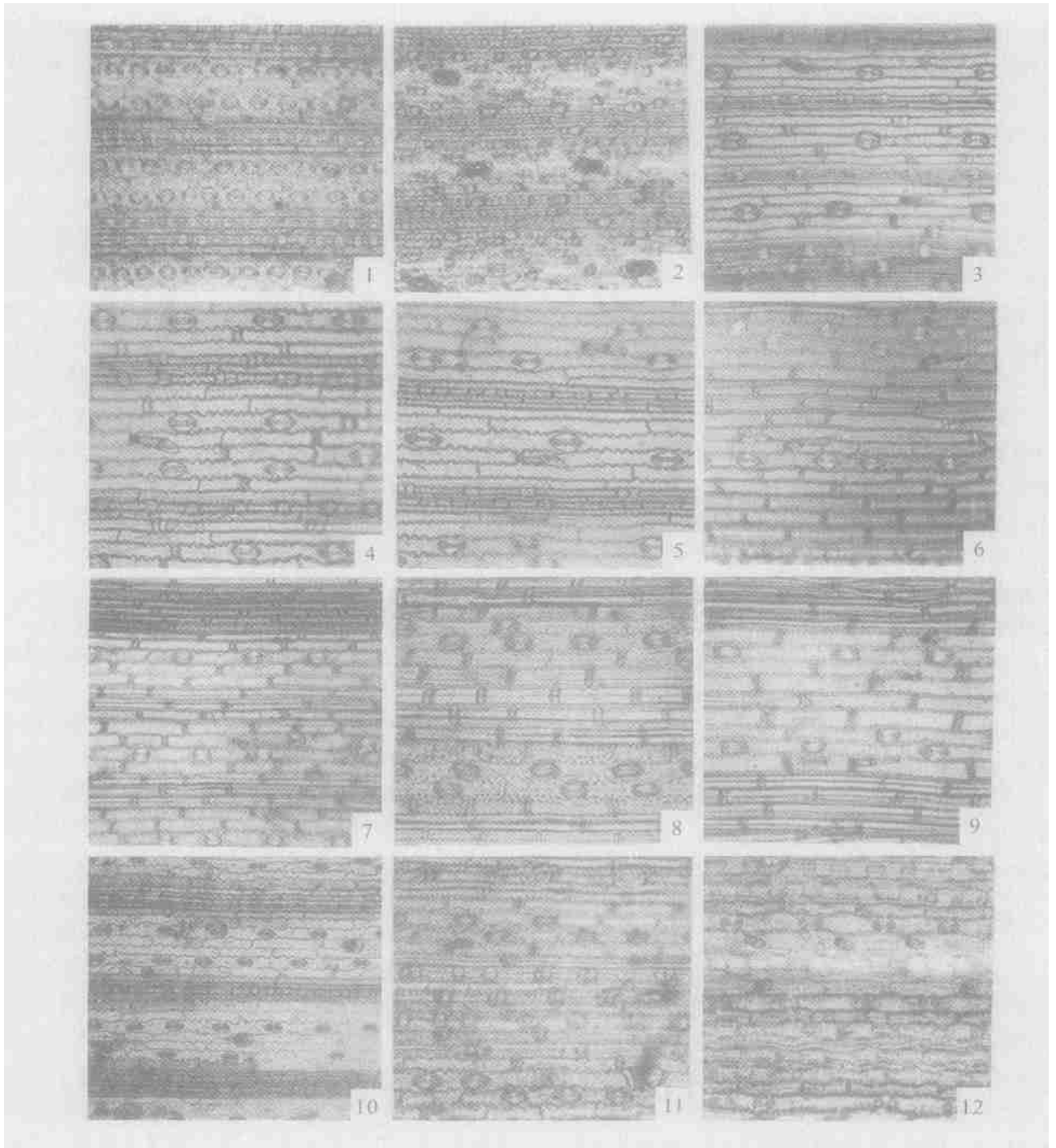
羽穗草(*Desm. ostachya bipinnata* (L.) Stapf),

海南:梁向日 68541;弯穗草(*Dinebra retroflexa*
(Vahl) Panz.), 云南:97 级丽江队 82797;画眉草
(*Eragrostis pilosa* (L.) Beauv.), 四川:张立教 9;
小画眉草(*E. minor* Host), 甘肃:钟补求 8756;大
画眉草(*E. cilianensis* (All) Link. ex Vignob. Lu-
tati), 新疆:新疆队 1830;红脉画眉草(*E. rufinerva*
Chia), 海南:采集人 不详 00539;牛虱草(*E. u-
nioloides* (Retz.) Nees ex Steud.), 海南:海南东队
839;宿根画眉草(*E. perennans* Keng), 广西:陈立卿
16739;鼠妇草(*E. atrovirens* (Desf.) Trin. ex
Steud.), 贵州:采集人 不详 60678;尖稃草(*Acrachne
racemosa* (Heyne ex Roem. et Schult.) Ohwi), 四
川:管中天 9381;镰草属(*Harpachne harpachnoides*
(Hack.) Keng), 四川:魏泰昌 牧 97;细画眉草(*E-
ragrostiella lolioides* (Hand-Mazz.) Keng f.), 云
南:张荣 8413。

材料的摘取、处理和操作方法见文献[4]。

2 观察结果

通过上述 6 属、12 种植物的叶片表皮解剖观
察,可以看出国产画眉草亚族的表皮结构较为单纯,
即绝大多数种仅含有长细胞、短细胞、气孔器、乳突
和微毛 5 类结构细胞,而刺毛和大毛仅在个别类群
中有发现。并且在叶面上,长细胞通常呈方形,纵向
相接成行而平行排列于叶片的脉上和脉间,细胞壁
大都波状弯曲;短细胞可呈哑铃形、新月形和马鞍
形,但哑铃形仅分布于脉上,新月形和马鞍形可于脉
上、脉间着生;气孔器通常呈带状分布于脉间两侧或
正中,保卫细胞哑铃形,副卫细胞可呈三角形、圆顶
形或近于平边形;乳突可生于叶片两面或单面,并多
为单域乳突,占据叶片的脉间区域;微毛主生于下表
皮脉间,但上表皮脉上有时也伴生,通常具 2 个细
胞,其基细胞可长于、等于或甚至短于远基细胞;刺
毛的类群分布明显不完全,具有刺毛的类群一般刺
生脉上、钩生脉间;大毛不仅类群分布不完全,而且
着生数量稀少,其所见大毛皆基部无垫,毛身细长,
分布脉上。不过尽管如此,表皮结构在各类群间仍不
完全一致,尤其下表皮结构细胞在类型、形态、数量
和分布上所表现的差异(图版 I),不仅对于区分各
个类群具有分类价值,而且对于推证亚族内的属间
进化关系也具有重要意义。其各个属叶片下表皮结
构细胞所呈现的主要差异见表 1。



图版 I 国产画眉草亚族 12 种植物的叶片下表皮光学显微镜照片

1 羽穗草 2 弯穗草 3 画眉草 4 小画眉草 5 大画眉草 6 红脉画眉草 7 牛虱草 8 宿根画眉草 ;
9 鼠妇草 :10 尖稃草 :11. 镰稃草 :12 细画眉草(×100)

Plate I Light microscopic micrographs of underside epidermises of leaf blades of 12 species of Eragrostidinae native to China

Fig 1. *Desm. ostachya bipinnata* Fig 2. *D. inebra retroflexa* Fig 3. *Eragrostis pilosa* Fig 4. *E. minor* Fig 5. *E. cilianensis* ;
Fig 6. *E. rufinerva* Fig 7. *E. unioloides* Fig 8. *E. perennans* Fig 9. *E. atrovirens* Fig 10. *Acrachna racanosa* ;
Fig 11. *Hapachne hapachnoides* Fig 12. *Eragrostiella lolioides*(×100)

表 1 国产画眉草亚族 6 个属叶片下表皮主要性状比较

Table 1 Comparison of main characteristics underside epidermises of leaf blades among 6 genera of Eragrostidinae native to China

属群 Genera	长细胞 Long cells	短细胞 Short cells	气孔器 Stomata	乳突 Papillae	微毛 Micro-hairs
羽穗草属 <i>Desm. ostachya</i>	略呈正方形,脉间不延长 Subsquare, not elongated between the veins	脉上横式哑铃形,脉间新月形 Horizontal dumb-bell-shaped over, crescent-shaped between the veins	副卫细胞尖顶形或高圆顶形 With triangular or tall-dome-shaped subsidiary cells	生于脉上、脉间 Present both over and between the veins	基细胞长于远基细胞 Basal cell longer than distal cell
弯穗草属 <i>D. inebra</i>	多呈长方形,脉间稍延长 Mostly rectangular, slightly elongated between the veins	脉上纵式哑铃形,脉间马鞍形 Vertical dumb-bell-shaped over, 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	生于脉上、脉间 Present both over and between the veins	基细胞长于远基细胞 Basal cell longer than distal cell
画眉草属 <i>Eragrostis</i>	呈长方形,脉间明显延长 Rectangular, markedly elongated between the veins	脉上、脉间通常新月形 Usually crescent-shaped both over and between the veins	副卫细胞高圆顶形或圆顶形 With tall-dome-shaped or dome-shaped subsidiary cells	偶生于脉上、脉间 Occasionally present both over and between the veins	基细胞长于或短于远基细胞 Basal cell longer or shorter than distal cell
尖稃草属 <i>Acrachne</i>	呈长方形,脉间明显延长 Rectangular, markedly elongated between the veins	脉上马鞍形,脉间偶尔或无 Saddle-shaped over, occasional or absent between the veins	副卫细胞低圆顶形或近于平边形 With low-dome-shaped or subparallel subsidiary cells	仅生于脉间 Only present between the veins	基细胞长于或近等于远基细胞 Basal cell longer than or subequal to distal cell
镰稃草属 <i>Hapachne</i>	略呈长方形,脉间延长且扩宽 Subrectangular, elongated and widened between the veins	脉上新月形或马鞍形,脉间马鞍形 Crescent-shaped or saddle-shaped over, saddle-shaped between the veins	副卫细胞低圆顶形 With low-dome-shaped subsidiary cells	偶生于脉上、脉间 Occasionally present both over and between the veins	基细胞长于或近等于远基细胞 Basal cell longer than or subequal to distal cell
细画眉草属 <i>Eragrostiella</i>	略呈长方形,脉间延长且扩宽 Subrectangular, elongated and widened between the veins	脉上通常马鞍形,脉间偶尔或无 Usually saddle-shaped over, occasional or absent between the veins	副卫细胞低圆顶形或近于平边形 With low-dome-shaped or subparallel subsidiary cells	偶生于脉间 Occasionally present between the veins	基细胞短或偶尔消失 With short basal cells, occasionally absent

3 讨论

根据解剖观察知道,国产画眉草亚族的表皮结构是存在许多共征的,其中如各个类群所具的长细胞、短细胞、气孔器、乳突和微毛,尤其乳突和微毛就足以说明该亚族的叶表皮应归于 Prati (1932, 1936) 早年确认的“Panicoide”型^[5,6];又如表皮上长细胞皆较短、壁稀波状弯曲,脉上短细胞一般呈哑铃形或马鞍形,气孔器副卫细胞通常圆顶形,乳突单域、部分叶面或区域不着生,微毛双胞至单胞、较为粗壮,刺毛多为刺,脉上大毛无垫等特征,又与 Metcalfe (1960)、蔡联炳等 (1995, 1996) 先前解剖过的虎尾草族 (Chlorideae) 或画眉草族的叶表皮特征基本相符^[7-9],从而进一步说明该亚族隶于今天的广义画眉草族是科学的。不过另一方面,画眉草亚族的叶表皮在各个类群中还同时存在自征,这些自征常常是亚族下属、组、种,乃至种下等级划分的参考辅据。正如表 1 列出的下表皮特征一样,即使是差异较小的两个属群,至少也有 2~3 个特征与其间断。

综观画眉草亚族的表皮微形态,除了具有分类价值的特征外,更为重要的还有演化意义的特征存在,尤其下表皮上的演化特征数量多、变幅大、状态细腻,是推证类群亲缘关系的主导面。现就表 1 列出的特征也能看出一些性状的演化趋势来,如:长细

胞略呈正方形,脉间不延长;多数趋于长方形,脉间稍延长;通常呈长方形,脉间明显延长;略呈长方形,脉间延长且扩宽;短细胞脉上横式哑铃形,脉间新月形;脉上纵式哑铃形,脉间马鞍形;脉上、脉间通常新月形;脉上通常马鞍形,脉间偶尔或无;气孔器副卫细胞尖顶形或高圆顶形;副卫细胞通常圆顶形;副卫细胞低圆顶形或近于平边形;乳突生于脉上、脉间;仅生于脉间;偶生于脉上、脉间;微毛基细胞长于远基细胞;基细胞长于或近等于远基细胞;基细胞短于远基细胞或偶尔消失,等等。当然,这些演化趋势及其极性的推导,在过去的有关文章中已作过分析^[8-10],只是这里不妨再列举一个外类群稻属 (*Oryza*) 予以进一步印证。我们知道,稻属是禾本科中离画眉草亚族亲缘不远、且演化水平较低的一个类群,对于这样一个类群的叶表皮,先前张志耘等 (1998)、以及蔡联炳等 (1995) 已对它作过全部或局部种的解剖^[8,11],并从解剖的表皮特征来看,该属植物具有筒短而不延长的长细胞,脉上短细胞横式哑铃形,气孔器副卫细胞通常尖顶形,乳突生于脉上、脉间,多数微毛的基细胞长于远基细胞,而这些特征与上述画眉草亚族一些性状的演化趋势相对照,则都处于各类性状状态的原始阶段,从而表明本文拟定的性状进化方向是正确的。

并且,依据表 1 列出的特征,结构细胞的演化趋

势一旦被确认后,则 6 个属的属间关系也就十分明确了.首先在演化水平上,不难看出羽穗草属的叶面皆具正方形长细胞,脉上短细胞横式哑铃形,脉间新月形,气孔器副卫细胞尖顶形或高圆顶形,乳突生于脉上、脉间,微毛基细胞长于远基细胞,应是国产画眉草亚族中最原始的类群.细画眉草属的叶面长细胞不但延长呈长方形,而且横向扩宽,短细胞脉上通常马鞍形,脉间偶尔或无,气孔器副卫细胞低圆顶形或近于平边形,乳突偶生于脉间,微毛基细胞短或偶尔消失,应是国产属中最高级的类群.而其余 4 属所具的性状状态总是多少处于此两个演化极之间,其演化水平也自然居于该两属之间.其次在亲缘关系上,也不难看出画眉草亚族中羽穗草属与弯穗草属有较近的亲缘关系,从表 1 列出的特征中它们除了在长细胞形态和脉上短细胞着生方向上有区别外,其余特征基本类同,特别是它们脉上同具哑铃形短细胞和脉间高圆顶副卫细胞的独有特征还示意两者

可能具有直接的渊源关系.同样,尖稃草属与画眉草属的亲缘关系也十分接近,在表 1 的性状中它们仅在短细胞形状和乳突分布上有明显差异外,其它特征也基本一致,只是后者所具的马鞍形短细胞和近于平边的副卫细胞较之前者新月形短细胞和圆顶副卫细胞的特征来更显高级而已,但它们两者与最原始的羽穗草属脉间同具乳突和长基微毛,特别是脉上区域小于脉间的独有特征,也同样示意三者可能存在直接的派生关系.此外,亲缘关系很近的类群还有镰稃草属与细画眉草属,镰稃草属通常在短细胞类型与分布、微毛基细胞长短和乳突数量上原始于高级的细画眉草属外,其余特征也基本吻合,特别是镰稃草属与相对原始的画眉草属叶面乳突偶生、脉上短细胞呈新月形的歧异特征,也同样揭示两者间可能存在固有的繁衍关系.所以,整个国产画眉草亚族的属间关系可草拟于图 1.

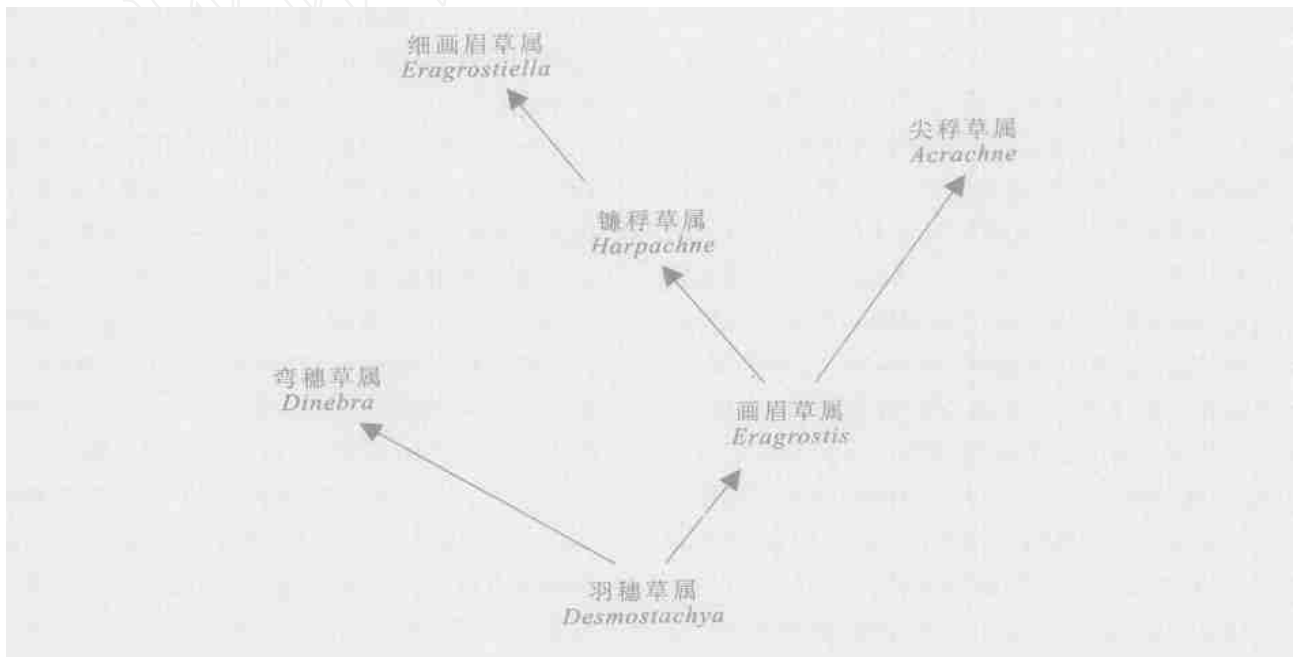


图 1 国产画眉草亚族 6 属间的演化关系

Fig. 1 Systematic evolution relations among six genera in subtribe Eragrostidinae native to China

不过,这种依据叶表皮微形态特征建立的属群关系与前人依据外部形态而建立的属群关系是有差异的.在过去耿伯介、刘亮的系统中,画眉草属是国产属中最原始的类群,由它分别派生了羽穗草属、弯穗草属和尖稃草属,并在尖稃草属先期类群的基础上进而衍生了细画眉草属^[3].而在本文新建的系统中,虽也保持了细画眉草属最高级、尖稃草属和镰稃

草属演化居中以以及羽穗草属、镰稃草属、尖稃草属同与画眉草属近缘的类群关系,但此次是把羽穗草属作为国产属中最原始的类群,而相反画眉草属则由它所派生,细画眉草属则又由镰稃草属所派生,新增的弯穗草属是另一直接起源于羽穗草属的近亲类群.很明显,造成这种差异的原因主要是过去的学者对某些性状的演化层次不了解,把本来进化的性状

当成原始性状处理的缘故。譬如耿、刘系统中的一个明显失误就是把多年生、具根茎的原始性状放到了一年生、无根茎的进化性状之上,从而导致画眉草属(无根茎、含一年生类群)与羽穗草属(多年生、具粗长根茎)位置的颠倒,以及细画眉草属(多年生)与尖稃草属(一年生)等渊源关系的错乱。当然,新系统中也有示意多年生类群(如镰稃草属)起源于画眉草属的现象,那也仅能针对起源于画眉草属中的多年生

类群而已。因为只有这样才能既与叶表皮特征相吻合,同时又与外部形态相匹配,否则具原始圆锥花序的画眉草属将会高级于具总状花序、乃至穗状花序的其它类群,这又有悖于花序进化的自然顺序。所以,利用叶表皮微形态特征确立的画眉草亚族的演化关系,不仅继承了前人的研究精华,而且还纠正了前人演化理论的差误,为今后族进化的全面探讨奠定了基础。

参考文献:

- [1] BENTHAM G. Notes on Gramineae[J]. *Journ. Linn. Soc. Bot.*, 1881, 19: 31- 215.
- [2] 孙祥钟,王徽勤. 画眉草亚族—Subtrib. Eragrostidinae Benth. [A]. 中国植物志(第十卷,第一分册)[C]. 北京: 科学出版社, 1987: 9- 38.
- [3] GENGB J(耿伯介), LIU 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).
- [4] CAIL B(蔡联炳), ZHANG Y(张燕), ZHANG TL(张同林). The relationships among the genera of Tridentinae from China based on some leaf epidermal characteristics[J]. *Acta Botanica Sinica* (西北植物学报), 2004, 24(9): 691- 696(in Chinese).
- [5] PRATH L. Étude anatomique et systématique[J]. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 1932, 14: 117- 324.
- [6] PRATH L. La Systématique des Graminées[J]. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 1936, 18: 165- 258.
- [7] METCALFE C R. Anatomy of the Monocotyledons I. Gramineae[M]. Oxford: Clarendon Press, 1960: 1- 578.
- [8] CAIL 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 Botanica Sinica* (西北植物学报), 1995, 15(4): 323- 335(in Chinese).
- [9] CAIL 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 Botanica Sinica* (西北植物学报), 1995, 16(1): 65- 72(in Chinese).
- [10] CAIL B(蔡联炳), WANG SH 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 Botanica Sinica* (高原生物学集刊), 1994, 12: 13- 27(in Chinese).
- [11] ZHANG ZH Y(张志耘), LU BR(卢宝荣), WEN J(温洁). The structural features of leaf epidermis in *Oryza* and their systematic significance[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 1998, 36(1): 8- 18(in Chinese).