

中国主要禾本科植物叶片表皮细胞、 表皮附属物的常见类型及其 分类价值的初步探讨*

蔡联炳 王世金 李健华

(中国科学院西北高原生物研究所)

摘 要

本文通过禾本科 28 个族 161 个属 267 种植物的叶表皮结构观察,对表皮细胞和表皮附属物的常见类型作了系统研究。认为表皮细胞和表皮附属物在类群中呈现的类型、形态、数量以及分布式样等,对禾本科植物的鉴定划分、亲缘演化的探讨具有重要意义。并根据各类型性状的规律性、稳定性和间断性以及适宜鉴分类群的等级、范围,分别评述了长细胞、气孔器细胞、短细胞、微毛、乳突、刺毛和大毛的分类价值,指出了实践中价值综合应用的必要性。

关键词: 禾本科;表皮细胞;表皮附属物;分类价值

一、前 言

解剖资料运用于分类已有较长历史了,而叶表皮解剖的应用却仍处于初期阶段,特别在禾本科中的应用,国内外还为数不多,英国著名解剖学家 C. R. Metcalfe (1960)曾考察了禾本科 206 属的 413 种植物的叶表皮,为开展这一领域的工作,奠定了基础。但由于地区和种别的限制,前人的调查仅仅是禾本科的一部分,更何况许多工作侧重于解剖而非分类。为此,作者系统地观察了中国主要禾本科植物的叶表皮,发现不但具有前人报道的同种细胞类型和附属物类型,而且还有与之不同的新类型,所有这些类型以及这些类型在类群中的表现状况对禾本科分类与系统演化具有重要意义。

二、材料和方法

共解剖研究了禾本科 28 个族 161 个属的 267 种植物的叶表皮,其中包括个别国外引进种。这些材

* 实验工作曾得到王为义先生的指导和帮助;文稿经杨永昌先生审阅修改,在此一并致谢。

国家自然科学基金项目。

本文 1989 年 6 月 2 日收到。

料主要来自于中国科学院西北高原生物研究所馆藏腊叶标本,少数是从栽培园或野外采集的新鲜植物。取材时尽量选择族、属中有代表性的种,多为模式种或以属的中文名称命名的种。每种材料采用旗叶下的第1叶片中段进行实验,按常规的叶表皮解剖法,经观察、描述、绘图、拍照等过程,最后脱水封固制成永久片子保存。

三、结果与讨论

(一) 类型

禾本科植物的叶片表皮仅由表皮细胞和表皮附属物组成。表皮细胞是表皮层的基本部分,在表皮上分布广、数量大、排列整齐致密。表皮附属物是表皮层的外突物,在表皮上分布稀疏、数量稀少,排列参差零落。一般表皮细胞或表皮附属物在叶面上呈现的形态不是完全一致,它们往往形成了多种多样的变异类型。这些类型不仅在不同族、属中表现悬殊,而且在同一属、种,甚至同一居群中也有差异。为了准确表述这些差异,本文只就其中常见而稳定的类型,特别是对较高分类等级有重要分类价值的那些差异予以介绍。

1. 表皮细胞类型(图版 I, 见 219 页)

众所周知,叶片的表皮细胞覆盖于叶片表面,主要行使保护叶肉组织,防止水分蒸散以及机械支持,气体交换的功能。在表皮解剖下,成熟的表皮细胞轮廓分明,边壁匀称,并相互连接成行,其行向同叶片长轴平行。通常,居于脉上的行称为脉上带,居于脉间的行称为脉间带。脉间带的行较脉上带的宽,细胞长,细胞壁薄,少纹孔,木质化程度弱,从而形成了叶面两类区域的显著差异。一般根据细胞顶面的形态和大小,表皮细胞明显地由下列3种不同类型所组成。

(1) 长细胞。长细胞是叶片表皮细胞中最常见、最基本的一类细胞,一般呈方形,占据整个叶片上、下两表面,其他类型的细胞镶嵌于其间。按照长细胞的形态、位置,还可分为3种不同的形式,即普通长细胞、气孔器间细胞和泡状细胞。普通长细胞的形状多呈长方形或延长五、六边形,少数呈正方形或不规则形,前者细胞瘦削、拉长(有的长远远超过宽,是宽的上百倍)称为长体长细胞,后者细胞短缩、展阔,称为正体长细胞。正体长细胞和长体长细胞一般分布于叶片下表面及上表面的脉与气孔带之间。气孔器间细胞也略似方形,只是邻接气孔器边凹陷而与之吻合,分布于气孔带列,多与气孔器交互排列。泡状细胞多呈长方形,但其细胞壁薄、平直、无纹孔、非木质化,故又称无色细胞,一般分布于上表面的气孔带间区域,并有卷、开叶片的功能。

(2) 气孔器细胞。气孔器细胞是禾本科植物叶片必备的特化细胞,一般分布于上、下表面的脉间区域,与长细胞交互排列成行而称为气孔带。通常脉间有2列,分别靠近两侧脉带,隔脉带1—3行细胞。气孔器外廓呈椭圆形或方形,由4个两类不同的细胞在横向上平行排列而成。中间两个是哑铃形的保卫细胞,形成气孔器的气孔,两侧两个是副卫细胞。根据副卫细胞横向外侧壁的形状,可分为尖顶副卫细胞、圆顶副卫细胞和平顶副卫细胞。圆顶副卫细胞如果宽略等于长者,为高圆顶副卫细胞,明显小于长者,为低圆顶副卫细胞。

(3) 短细胞。短细胞为多数禾本科植物叶片具有的一类细胞。这类细胞形体短小,横径往往大于纵长,分布于叶的上、下表面,常因细胞壁硅化与否而分为栓细胞和硅细胞。栓细胞有栓质化的细胞壁,细胞内常含有机物质,光镜下其胞色暗于长细胞;硅细胞不仅

细胞壁硅质化,而且细胞常为单个硅质体所充满,光镜下其胞色浓于长细胞。栓细胞和硅细胞一般根据其形状的差异均可分为结节形、十字形、哑铃形、马鞍形(包括矩圆形)、新月形和圆球形6类。这6类栓、硅细胞于脉上皆存,而脉间则通常为马鞍形、新月形和圆球形,且圆球形细胞又多处于新月形细胞的月凹处。

2. 表皮附属物类型(图版 II, 见 220 页)

表皮附属物是指叶片表皮细胞上或表皮细胞间由表皮细胞所产生的乳头状、刺状或毛状的突起物。这种突起物属于细胞性质,一般有纤维素组成的细胞壁,壁上有角质层,细胞内无明显可见的有机物质,主要功能是保护作用,兼有支持、防旱、防寒的效能。表皮附属物的先端都突出于表皮面外,基部着生位置也深浅不一,尤其一些深陷于表皮下的类型,常使周围附近的表皮细胞变短、层次增多、排列混乱、表皮上下加厚而形成一定范围的垫域。垫域对附属物有护固作用。C. R. Metcalfe 认为,表皮附属物可以准确地划分为以下4大类型。

(1) 微毛。微毛是形体细小,先端浑圆或略尖,由短细胞突起衍生而成的附属物。该附属物既有单细胞的单胞微毛,又有2细胞的双胞微毛,还有多细胞的多胞微毛。单胞微毛和多胞微毛在禾本科中不普遍。单胞微毛主要见于鼠尾粟属(*Sporobolus* R. Br.)、虎尾草属(*Chloris* Swartz)的一些类群,其突起不显著、短小、壁薄,外观圆球状;多胞微毛则多见于薏苡属(*Coix* L.)和葫芦草属(*Sclerachne* R. Br.),一般由3—4个细胞组成,先端的1—3个细胞薄壁无色。双胞微毛是禾本科叶片微毛的普遍形式,也是大多数禾本科植物共具的附属物类型。其形态复杂多样,一般可根据两细胞直径的大小、壁的相对厚薄而分为粗壮微毛、细弱微毛和头状微毛。粗壮微毛形体粗短,长普遍不超过径宽的4倍,远基细胞较短,多呈半球形,其壁近与基细胞同厚。其中,基细胞短小而隐没于远基细胞下的为隐基微毛,基细胞长而显露于表皮外的为显基微毛。显基微毛的基细胞常粗细不等,因而又有楔基微毛和柱基微毛之分。楔基微毛的基细胞呈锥状,着生面狭小;柱基微毛的基细胞呈柱状,着生面较宽。细弱微毛与粗壮微毛不同,其毛身细瘦,长往往在径宽的4倍以上,泡状化的远基细胞薄壁易脆、长短不均。其中,基细胞长于远基细胞者为长基微毛,等于远基细胞者为等基微毛,短于远基细胞者为短基微毛。至于头状微毛,则与上述2类皆相异。它的外形似鼓锤。特别粗长,先端的远基细胞短而膨大,近于椭圆形,下端的基细胞细狭等径,长短不定,为冠芒草属(*Enneapogon* Desv.)的独异微毛类型。

(2) 乳突。乳突是表皮细胞外壁局部小区域外突而形成的乳头状短微附属物。这种附属物通常于脉间长细胞上发生,但在脉上或短细胞上、甚至气孔器的保卫细胞和副卫细胞上也时有发生。乳突在一些类群中每一表皮细胞可产生多个,称为多域乳突;而在另一些类群中每一表皮细胞却仅有一个,称为单域乳突。多域乳突如在细胞上紊乱着生,则为紊序乳突。紊序乳突有时大小极为悬殊,因而又可分为异型乳突和同型乳突。不过,多数情况下的多域乳突在细胞上是成一单行发生,特称整序乳突。整序乳突的突起大小几乎均匀一致。单域乳突常着生于细胞近端处,其形态有圆头状、斜坡状和斑泡状,分别称为圆头乳突、倾斜乳突和斑状乳突。圆头乳突在一些旱生禾草中较为常见,其先端浑圆光洁,外突明显;倾斜乳突仅生于长细胞上,低矮坦阔,先端欠圆整;斑状乳突的突起不明显,往往细胞着色后才能辨别,在细胞上该处细胞壁微微拱突并皱褶呈斑痕状。

(3) 刺毛。刺毛是绝大多数禾本科植物叶片表面着生的一类附属物，其形态茁壮简短，体身膨大，基部下陷，具有厚而木质化的细胞壁。刺毛可依据尖的有无，分为有尖刺毛和无尖刺毛。有尖刺毛外观刚劲，先端锐尖，分布类群广泛，通常以基部大小及形态划分成刺和钩。刺形体较大，基部椭圆，主生脉上；钩形体较小，基部圆形，主生脉间，且有些类群的钩其尖显著延伸而成钩状毛。无尖刺毛上壁拱突、光洁，高临于表皮面之上，通常以细胞壁栓化与否而分为薄壁无色的泡状刺毛和厚壁深色的栓质刺毛。栓质刺毛和泡状刺毛均有刺、钩之分，均生于脉上脉间。

(4) 大毛。大毛是较微毛和刺毛长得多的一类附属物，一般也比较粗壮，平常在叶片表面用肉眼或简单的手持放大镜皆能看见。大毛同刺毛一样属于单细胞，这点与常见的双胞微毛有所不同。但大毛的存在量较少，同一叶片有刺毛不一定有大毛，而有大毛一般就有刺毛，大毛在一定程度上是由刺毛衍生而来。大毛在一些类群中其基部显著下陷，周围伴以形态不规则的短小细胞。这些短小细胞常常于毛基着生处形成 1 至多圈上下重叠的垫域，打乱原表皮细胞的成行排列，成为具有护固作用的护伴细胞，大毛却在这些护伴细胞的陪同下成为根基稳固的具垫大毛。具垫大毛以垫域的宽窄可分宽垫大毛和窄垫大毛。宽垫大毛具有 1 轮以上的护伴细胞，象玉蜀黍 (*Zea mays* L.) 等大毛不但垫域很宽，而且垫区高耸，隆凸于表皮面之上，特称高垫大毛；相应垫区宽而不高者则称低垫大毛。窄垫大毛具有 1 轮或不到 1 轮的护伴细胞，有的甚至只有 2 个细胞，这种大毛可明显地分为 3 类，即具垫根大毛、具垫细大毛和泡状大毛。其中，具垫根大毛表现粗壮，只是毛基特别细缩，毛体不能直立；具垫细大毛细狭等径，先端锐尖而直伸；泡状大毛较为柔弱，基部略细，向上渐粗，先端膨大、钝圆，细胞壁厚而无色、非木质化，为前人未报道的附属物类型。除具垫大毛外，还有一类是无垫大毛。无垫大毛着生于集行排列的表皮细胞上，其毛基下陷不明显，周围无不规则的短小细胞，通常以毛基大小而分为微基大毛、钩基大毛和刺基大毛。微基大毛的基部较为细小，一般小于或近等于其以上部位，常见类型有 2 种，即根大毛和细大毛。这两者同有垫的该类大毛形态相近，只是基部无护伴细胞。钩基大毛和刺基大毛的基部均比微基大毛为大，略有膨胀，并粗于其以上部位。只是钩基大毛的毛基形态类似于钩体，刺基大毛的毛基形态类似于刺体。

(二) 分类价值

禾本科植物叶片的表皮细胞和表皮附属物在分类中的意义不仅体现在 H. Prat (1932)、T. Tateoka 等(1959)、C. R. Metcalfe(1960)、H. T. Clifford 等(1977)的属上分类研究，而且也体现在 Hsu Chunchang (1965)、陈守良等 (1980, 1985)、王为义(1982)、蔡联炳等(1987, 1988)的属下分类及演化的探讨。在这些应用中，表皮细胞及表皮附属物各类型的分类价值并非均等，其中一些类型适用于较高等级的划分，一些类型适用于较低级别的确定，还有些类型在分类中意义不大，形态常随生态环境而变异。因此，在应用表皮性状进行分类时，很有必要对表皮细胞及表皮附属物各类型进行认真的价值探讨，以求表皮解剖特征与外部形态特征的相互印证，或用于解决经典分类中难以判定的存疑问题。

1. 表皮细胞类型的分类价值

叶片表面所含的长细胞、气孔器细胞和短细胞是 3 类形态悬殊、功能有异、存在普遍的表皮细胞。它们在叶片上不但具有类同的组合格局，其结构模式代表了禾本科叶表皮

解剖的共同特征,而且在叶片上具有各自的分布式样和变异类型,其细分型式能体现类群间的差异,提供类群鉴别的证据,对禾本科分类有着十分重要的价值。

(1) 长细胞。长细胞是表皮细胞中数量多、体积大、分布面宽的一类细胞。关于这类细胞在分类中的作用,过去的资料报道很少,惟我国陈守良等人在国产狼尾草属(*Pennisetum* Rich.) 分类中作过明示:长细胞的变异特征可用于区分种。作者在对禾本科 28 族 161 属的考察中,发现长细胞的变异是多方面的,其主要变异显示在细胞形状、大小、排列及细胞壁的厚薄、有无波纹上;这些性状不仅可以用来区分种,而且其中一些还可用于区分属,乃至某些族。不过长细胞的性状在类群中间断性不强,尤其数量性状在一些类群间有连续,甚至部分重叠,这是造成人们不便应用的原因之一。长细胞中的普通长细胞、气孔器间细胞和泡状细胞在类群中的变异是不一致的,变异形态也不等同,并有单行独到的特征存在,因而其分类意义各有所长。

普通长细胞的分类意义着重在细胞大小上。现知禾本科植物中最大的普通长细胞长可逾 2 000 微米,宽可达 45 微米,最小的普通长细胞长不到 40 微米,宽仅有 6 微米,几乎所有类群的普通长细胞大小不等,就是同一植株的同一叶片其大小也有悬殊。因此,如用统计方法处理该性状,则多数类群间的差异是明显的,特别在细胞长度上。一般看来,早熟禾亚科(Pooideae) 具有较大、较长的普通长细胞,其他各亚科的普通长细胞较小、较短。象小麦族(Triticeae) 中大麦属(*Hordeum* L.)、小麦属(*Triticum* L.) 和黑麦属(*Secale* L.) 的一些类群其普通长细胞显著延长,脉间正中部位的更长,是典型的长体长细胞;而黍族(Paniceae) 中球草属(*Oplismenus* Beauv.)、稗属(*Echinochloa* Beauv.) 的一些类群其普通长细胞特别宽短,长往往等于宽,且细胞排列不规则,是典型的正体长细胞。正体长细胞有双子叶植物叶表皮细胞特点,较长体长细胞原始。

气孔器间细胞处于两相邻气孔器之间,长度与气孔器分布的疏密有关,宽度受限于气孔器细胞的大小,体积变异相对较小。禾本科类群间所存在的体积差异,往往是类群差异的本质反映,可与类群划分相联系。在禾本科植物中,气孔器间细胞的主要变异是壁的外突与弯曲,这在竹亚科(Bambusoideae)、稻亚科(Oryzoideae)中表现特别突出,在芦竹亚科(Arundioideae)、画眉草亚科(Eragrostioideae)、黍亚科(Panicoideae)中表现也很明显,尤其一些独具特色的差异可视为类群划分的重要凭据。通常,气孔器间细胞是以单个形式与气孔器交互连接成气孔带,然而在解剖的每类植物中似乎都有例外的情况,即使是排列非常规则的气孔带也会出现 2—3 个相连的气孔器间细胞与气孔器相间,因此利用两相邻气孔器之间的细胞个数来确定类群意义是不大的。

泡状细胞在绝大多数类群中呈薄壁透明状,形状不太规则,排列不很整齐,顶面观细胞边壁相叠、界限交混,长宽度很难确测。但有少数类群泡状细胞的壁并非很薄,而是多少木质化,顶面观细胞排列规范,轮廓分明,能准确测其长宽度,这些类群的泡状细胞具有同普通长细胞一样的分类价值。禾本科植物中还有个别类群的叶片表面无泡状细胞或叶片两面均有细胞泡状化,这种典型的等面叶类群,泡状细胞的有无及分布是属、种识别的重要性状。泡状细胞的列数虽与类群类别有关,但更重要的是跟脉间宽度联系在一起,特别对那些脉间距离极度拉宽的种群,泡状细胞常以多区形式分散于普通长细胞间,从而构成多域分布的鉴定特征。

(2) 气孔器细胞。叶片表面的气孔器由保卫细胞和副卫细胞组成,这些细胞在形

状、大小、分布、排列上与长细胞显著不同。在大多数类群中，气孔器分布于叶片上、下两表面，并被限制在脉间近脉带的两侧区域；在少数类群中，气孔器仅出现于叶片上表面或下表面，既可分布于脉间中部，又可分布于脉间边缘，有的呈带分散排列，有的甚至零星散存，这种例外的分布特征对于类群的鉴别分类往往有帮助。在形成的气孔带列数上，除脉间最常见的2列(每侧1列)外，类群中含1列或多列的现象也明显存在。脉间为1列的气孔带时常于狭窄脉间的中央区域被发现，多列的气孔带既可密集于脉间两侧，又可分散于脉间各区，而分区陈列的气孔带通常与多域分布的泡状细胞相伴发生。

在禾本科植物中，气孔器的大小是不尽相同的。从所观察的代表种来看，竹类、稻类、芦竹类和画眉草类的气孔器一般较小，如芦苇(*Phragmites communis* Trin.)的气孔器，长约17微米，宽约15微米；而黍类和早熟禾类的气孔器一般较大，如拟金茅 [*Eulaliopsis binata* (Retz.) C. E. Hubb.]的气孔器长可达54微米，宽可达32微米。可以说每一类群的气孔器大小幅度是比较稳定的，只是禾本科植物整个气孔器大小悬殊不大，多数类群这一数值相互重叠，间断不分明，致使小类群的划分失其应有价值，大类群的划分仅作参考。

气孔器的形状在分类中是有意义的。不过气孔器的形状取决于副卫细胞，一般具尖顶副卫细胞的气孔器其外廓近乎方形，具平顶或圆顶副卫细胞的气孔器其外廓近乎椭圆形。对于一定的类群，副卫细胞的类型是基本固定的，如稻亚科、竹亚科以尖顶副卫细胞为主，黍亚科、早熟禾亚科植物以圆顶、平顶副卫细胞为常见，而且类群等级越低，副卫细胞的形状就更加严格、确切。比较类群的系统演化及副卫细胞的表现形式可知，尖顶副卫细胞是较为原始的类型，平顶和圆顶副卫细胞是较为进化的类型；尖顶副卫细胞隶属的气孔器通常较小，平顶或圆顶副卫细胞隶属的气孔器通常较大。此外，副卫细胞的壁在类群中也有外突、弯曲和泡状化的变异，这些变异均可参与其他性状一起作为划分类群的标志。

(3) 短细胞。叶片上的短细胞较长细胞和气孔器细胞分化晚，有些禾草的叶片几乎终生不出现短细胞，而具有短细胞的类群其叶片上的分布、数量也不一致。在类群中，短细胞分布于脉上脉间，且多见于脉上，一些脉间全无的种类脉上也偶有分布。通常脉上的短细胞依类群差异而连续成排或间隔分离，间隔分离的短细胞既可间插于长细胞间，又可紧限于附属物后；脉间的短细胞依类群差异呈均匀分布或零星散存，零星散存的短细胞以近脉两侧分布为多。不过，短细胞的数量似乎跟生态环境相关，一般同一种内，生于高海拔、高纬度的干寒种群较之低海拔、低纬度的湿热种群其短细胞量少。

就短细胞的分布而言，更重要的是短细胞的类型分布和类型组合分布。现知短细胞各类型均于脉上有分布，但同时出现一脉上的情形还未见。绝大多数种脉上有1—3型短细胞，少数种短细胞的类型比此增多。一般类型少的种，短细胞趋于单生；类型多的种，短细胞趋于并生或呈行集生。同一个种，短细胞的类型及组合基本一致，而不同的种，短细胞的类型及组合有所差异，特别对于不同的属、族，这种差异更大，可以作为这些类群划分的一个依据。至于脉间短细胞的类型和组合，普遍不及脉上复杂。它没有脉上独具的结节形、哑铃形等栓、硅短细胞，也没有脉上短细胞集生成排的聚合形式，而通常出现的是马鞍形、新月形和圆球形的栓、硅短细胞单生或并生于脉间各列，其分布面简单、明晰，往往较小的类群差异皆能体现，因而已为过去学者用以判别种间差异的证据之一。

短细胞中一个值得提及的特征是硅质体。在先前的解剖分类中，人们都十分注重硅

质体,把硅质体的变异作为划分类群的根据,C. R. Metcalfe (1960) 和 H. T. Clifford (1977)等人也曾把不同形状的硅质体用于禾本科植物大类群的划分。然而,关于硅质体的分类作用,作者现持怀疑态度。因为硅质体是细胞中硅物质的填充,其填充状况往往与细胞非本质因素有关,最明显的是跟叶片成熟度有关,要辨认一个硅质体类型,必须是在硅物质充分饱填的情况下,否则无法确定。但饱填的硅质体其形状通常跟细胞外形一致,因而与其说是硅质体形状,倒不如说是细胞外形为好,更何况在一些类群中,细胞硅物质从无到有、从少到多是连续变化的,光镜下又难于清楚识别。

2. 表皮附属物类型的分类价值

表皮附属物同表皮细胞一样,在分类中是有价值的。并且,表皮附属物出露于表皮面之外,分布稀疏,发育受周围细胞影响小,形态更趋稳定,显示的性状多属定性而表现价值更高。附属物中的微毛、乳突、刺毛和大毛是用于表皮的四大分类依据,它们在类群中既有多样的变异类型,又有各别的分布式样,其细分型式能反映类群的实质,揭示类群间的差异,对禾本科分类具有极为重要的意义。

(1) 微毛。微毛可说是表皮解剖中最有分类价值的一类附属物。这类附属物无论在形态性状上,还是类型分布中都较表皮细胞和其他附属物规范、可靠,尤其2—多胞的特异形式为大多数禾本科植物所具有,与大类群的划分密切相关,早在1932年 H. Prat 曾利用微毛的有无区分出了狐茅型 (Festucoid) 和黍型 (Panicoid) 两类植物。现禾本科植物中,除早熟禾亚科一般无微毛外,其余各亚科均有微毛存在,而且微毛的类型在这些亚科中也各有所异。通常,芦竹亚科出现的是长基微毛或近等基微毛,稻亚科和竹亚科多为等基微毛,黍亚科普遍着生短基微毛,而画眉草亚科则是粗壮微毛集生的唯一类群。就某些族、属级类群而言,微毛的差异间隔也很明显,有的差异甚至在不同种间或同种的上、下2表面间也能表现,如鼠尾粟 [*Sporobolus indicus* (L.) R. Br.] 的上表面是2细胞的粗壮微毛,下表面才是单细胞的单胞微毛。

微毛的大小虽在禾本科植物中悬殊不大,但由于微毛是表皮结构中相对稳定的附属物,它的细小变异往往能代表类群间质的差异,是类群一系列变化在微毛上的具体体现,因此凡是对微毛大小有明显分异的类群,均可利用此据进行鉴分。在禾本科植物中,除头状微毛外,较粗的微毛属于粗壮微毛,其基细胞直径大,可达13微米,远基细胞短,微毛长宽比一般较小,是画眉草亚科主微毛特征;较细的微毛属于细弱微毛,其基细胞直径通常较小,可至2.5微米,远基细胞普遍细长,微毛长宽比较大,是其他亚科微毛特征。在长度上,除画眉草亚科的粗壮微毛较短外,平均最短的微毛可能是稻亚科和竹亚科,这两者的微毛不仅长度短,而且外观纤细微弱,远基细胞易于破碎。微毛平均较长的可能是芦竹亚科和黍亚科的。象芦竹 (*Arundo donax* L.) 的微毛,长可达62微米,毛身茁壮直伸,是作者现今观察的长微毛种群之一。看来,微毛的大小至少对于大类群的鉴分是有意义的,只是这一性状使用时尚需定量处理,在一些小类群中其量值连续并多有重叠,应有的多级分类价值不能充分显现。

在禾本科植物中,微毛的总量是不大的,即使是含量较多的类群,其叶面上微毛的着生也很稀疏,这可能与微毛的承担功能、多胞形式有关。从大多数具毛类群来看,微毛的数量虽说稀少,但其分布位置却十分限定。一般微毛在叶片上并非普遍分布,而是依类群差异有所侧重,其中很明显的特征是微毛仅出现于叶片的上表面或下表面,分布于脉上或脉

间,脉间的微毛有脉间中部,脉间边缘,脉间泡状区,脉间气孔带侧之分。若以微毛类型而论,柱基微毛和隐基微毛常见于叶片脉间正中部;楔基微毛多见于脉间气孔带两侧;长基微毛一般分布于脉上及脉间边缘;等基微毛和短基微毛通常匀布于整个脉间。当然,若按类群差异论,可以说凡是含同型微毛的类群,其微毛分布区域基本类似;凡是微毛异型的类群,其微毛分布区域不尽相同。而禾本科的各大、中型类群,微毛均纯化是不完全的,其下一些异样的分布型式,往往是属、种鉴分的参考辅据。

(2) 乳突。乳突在禾本科植物中出现的机率不是太大,普遍见于竹类和稻类,在画眉草类、黍类和芦竹类中仅部分出现,而早熟禾类几乎不出现。乳突在禾本科中的分类意义着重在类型上。在观察的植物中,一定型式的乳突总是在一定范围的类群中呈现,即有什么样的类群范围就有什么样的乳突类型。一般多域乳突中的紊序乳突在稻亚科、芦竹亚科中出现,整序乳突重点在黍亚科、竹亚科中存在;单域乳突中的圆头乳突主要出现于画眉草亚科,斑状乳突主要存于黍亚科,而倾斜乳突则在黍亚科的少数属、种中发生。本质上讲,乳突类型也同微毛类型一样是有级次区分的,每一大类乳突所依附的植物类群应随乳突型式的细分在外部形态上有所间隔,并且此间隔也应与类群划分完全一致。根据现知的乳突类型呈现的类群差异看,多数差异是符合现行植物类群划分的,只有少数差异还有分歧,这可能与多方面的原因有关,其中也与乳突类型的确切划分不开,如同具异型乳突的类群,在稻亚科中是圆头乳突于大小上的极度悬殊造成的,而偶尔出现于黍亚科中的则是异类乳突同时兼存造成的。

乳突虽是禾本科植物中最为短小的附属物,但其大小在类群间仍有变化。一个可以预及的差异是乳突的外突长度,这在斑状乳突外的其他乳突中是普遍存在的,只是这一性状在光镜下确测较难,部分类群的量值有重叠或连续,因而影响分类的使用效果。不过,也有一些性状特殊的类群,如小障毛 (*Aeluropus littoralis* Parl.)、固沙草 [*Orinus thoroldii* (Stapf) Bor] 的圆头乳突着生于气孔器侧,延伸较长,先端膨大、钝圆并覆盖于气孔器上,形成了具有保护功能的鉴别特征。乳突大小的另一差异是直径悬殊,这可能比乳突长度具有价值,因为至少它的量值能得到准确测定。在观察的乳突种类中,一般多域乳突的直径平均较小,可低于 1.5 微米,单域乳突的直径平均较大,通常在 6 微米以上,象细柄草 [*Capillipedium parviflorum* (R. Br.) Stapf] 气孔器间细胞上的单域乳突直径可达 25 微米,是现今发现的特大型乳突之一。

另外,既然乳突在数量上存在多域乳突和单域乳突的类群差异,那么在多域乳突中也必然有以乳突个数而分的类群间断。事实上,在解剖的禾本科植物中,含多域乳突的类群其单个细胞上的乳突个数多多少少均有呈现,尤其以 2—3 个、4—6 个、7—10 个以至 10 个以上形式的类群占有相当比例,间隔也较分明,这将对于这些类群的区分是很有帮助的。

(3) 刺毛。刺毛是禾本科植物中最常见的一类附属物,约占禾草种的 95% 以上。其中,有尖刺毛的种类远比无尖刺毛多,而无尖刺毛中的泡状刺毛尤其稀少,仅于类芦属 (*Neyraudia* Hook. f.) 等少数种中发生。刺毛中有明显特征的刺和钩,不仅是有尖刺毛的下分类型,而且是无尖刺毛的包含内容,它们在类群中常相伴发生,在一些小类群中也可单行以刺或单行以钩的形式出现。在叶面分布上,虽然禾本科类群有刺生脉上,钩生脉间的趋势,但极端的情形毕竟少数,而绝大多数类群刺与钩的着生位置并不固定,它们既可

生于上表面,又可生于下表面,既可着生脉上,又可着生脉间,既能混生,又能彼此分生,在叶面上形成了各种分布式样。而这些式样即使在某些大类群中纷繁不清,可在小类群中却能明晰辨别。因此,若就刺、钩意义而言,则主要适合于种和种下等级的区分。

在解剖观察的禾本科植物中,刺毛的一个突出差异是数量的增减变化。正如前述,刺毛并非占据全部禾草种,有少部分植物的叶片可以完全无刺毛,而一些植物的叶片则刺毛密布,这虽说是与植物的生态环境和叶片的成熟度有关,但更重要的是跟类群的本质因素分不开。在不同的类群中,不光是刺毛的总量有差别,就是刺与钩的相对比例、脉上脉间不同区域的存在数也有一定悬殊,且这种悬殊对类群的鉴别、亲缘演化的推导往往是有重要帮助的。例如,我国学者王为义(1982)曾利用叶片表面刺与钩含量的相对变化,成功地论述了青藏高原大、小麦属植物的亲缘演化关系;蔡联炳等(1987,1988)也曾以下表面脉间刺毛类型及刺毛量的多少对中国大麦属进行了分类处理,对大麦属种间关系作了分析。除此之外,刺毛还有一个性状差异是大小长度的变化。在禾本科植物中,刺毛大小的变异幅度不是太大,而刺毛长度的变异却特别显著,但无论刺毛大小或长度,该类性状皆易受生态环境和地理位置的影响,加之性状的测定需显微抽样的统计处理,因而准确性不高,有时同一个种显现的差异比不同的种还大,致使普遍应用于分类的效果欠佳。

(4) 大毛。大毛在禾本科植物中的分类价值首先体现在类型上。大毛也有多种多样的类型,这些类型形态稳定,界限分明,依附类群确切,是植物鉴分的有力凭证。现知,大毛除稻亚科中未发现外,其余各亚科多少均有发现。象黍亚科和芦竹亚科主要是具垫大毛,早熟禾亚科和竹亚科主要是无垫大毛,而画眉草亚科则具垫大毛和无垫大毛均兼而有之。在具垫大毛中,宽垫大毛所占类群较多,而特异类型偏少,其中的高垫大毛主存于玉蜀黍(*Zea mays* L.)等少数种中;窄垫大毛占有较少类群,其特异类型却较多,其中的泡状大毛、具垫细大毛分别是扁芒草(*Danthonia schneideri* Pilger)、毛臂形草[*Brachiaria villosa* (Lam.) A. Camus]等个别种的特征类型。在无垫大毛中,微基大毛所占类群窄狭,其细大毛和根大毛可分别作为冠芒草属(*Enneapogon* Desv. ex Beauv.)和芦苇属(*Phragmites* Adanson)的鉴别特征;钩基大毛和刺基大毛类型单一,分布类群广泛,可看成是鉴定早熟禾类和竹类的大毛标志。

大毛不仅类型稳定、可靠,而且叶面分布也有一定规式。在禾本科植物中,现知的大毛类型几乎都有一个叶面分布区域,如具垫大毛分布于叶片脉间,高垫大毛多分布于脉间泡状细胞区,上表面的无垫大毛一般分布于脉上等。有些大毛分布面较宽,分布规律看来也紊乱,但一旦落实在具体类群中,则分布区域便有局限。如刺基大毛和钩基大毛虽为下表面普遍分布的大毛类型,可在一些类群中它们仅分布于脉上,在另一些类群中却疏生于脉间。有时疏生于脉间的大毛也依类群差异而有脉间边缘、脉间气孔带侧、脉间中部之别。所以,大毛这种依类型而异或引自类群差异而来的分布式样往往对分类群的划分是有参考意义的。

在禾本科植物中,大毛的直径和长度还是一个明显的性状。当然,关于大毛的直径实际在大毛类型中就作过估价,因为如象根大毛、细大毛、钩基大毛、刺基大毛等类型,事实上是涉及大毛粗细而进行的划分,它们既然在分类中有意义,就表明大毛的直径是个不可忽视的分类特征。不过要注意,同类大毛变异幅度不是太大,在关系较近的小类群间断也不是很分明。大毛的长度在一定程度上受生态地理的影响,也与植株本身叶片的发育

状况有关,一般认为大毛越粗壮,长度也越长。可从解剖的类群看,直径粗壮的大毛并非皆长,直径细小的大毛也并非皆短,它们在很大程度上既受限于自身类型的差异,又决定于所依类群的差别,致使长度悬殊的大毛,因掺杂因素较多,在分类使用时应特别谨慎或配以其他性状共同使用。最后还需提及的是大毛的数量差异,这尽管也是禾本科表皮毛的一个普遍性状,但由于在各类群中的呈现量稀少,不可能用准确的数字进行表述,加之也有自然因素的影响,因而利用价值不大。

(三) 价值的综合应用

表皮细胞和表皮附属物各类型在分类中价值的大小主要决定于类型的层次规律、稳定程度和间断状况以及鉴分类群的等级、范围,一般大的类型价值较高,小的类型价值较低。从现报道的类型来看,虽然完全无价值的类型还没有,但具备完全价值的类型也没有。就拿价值最高的微毛来说,其现有类型重点适合于较高分类级别的划分,然而至今即使是亚科一级的大类群,也无法单以微毛类型进行全面区分。如稻亚科和竹亚科间的细弱微毛,就无从在类型、形态上辨出两亚科间的明显差异,若要进行辨分需再参以其他类型,否则外部形态上的极度悬殊,会在微毛性状上得出相似的结论来。因此,表皮细胞和表皮附属物虽各具类型价值,但在作具体类群区分时,还得综合多方价值,充分发挥各成员类型的分类长处,使微观差异与宏观差异相互对应。事实上,在过去的应用中,不少学者也注重于价值的综合利用,在类群划分中实行多类型、多性状的集合方式,有的学者甚至直接采用表皮绘图来反映类群间的相异特征,从而收到了较好的分类效果。

表皮细胞和表皮附属物之所以在分类中有价值,其原因在于表皮是植物体的组成部分,当植物体发生质的变异时,势必也在表皮上有所反映;也就是说,表皮在自然发展中随植物体的演化而演化,新的类群的产生必然在表皮上有所记载,这种记载并非文字,而是所属类型的异变以及异变类型的组合分布式样。正是由于表皮结构的演变,在观察表皮材料时,时常会发现不同类型间的过渡类型存在。这些过渡类型不仅体现在小类型间,就是大的类型如长细胞与短细胞间、短细胞与刺毛间、刺毛和大毛间等也经常出现,因而造成了叶面类型的不均一,给类群的鉴定和区分带来困难。此时,如若采用多类型的价值集合,则能避免这少数类型引起的错乱,探清类群与类型间的自然对应关系。当然,过渡类型的存在也从另一方面给类群的演化、亲缘关系的探讨提供了线索和方向,使我们能依循类型演变的路线去追查类群的起源、发展和外部形态上的变异过程,增强对类群宏观和微观的统一认识。

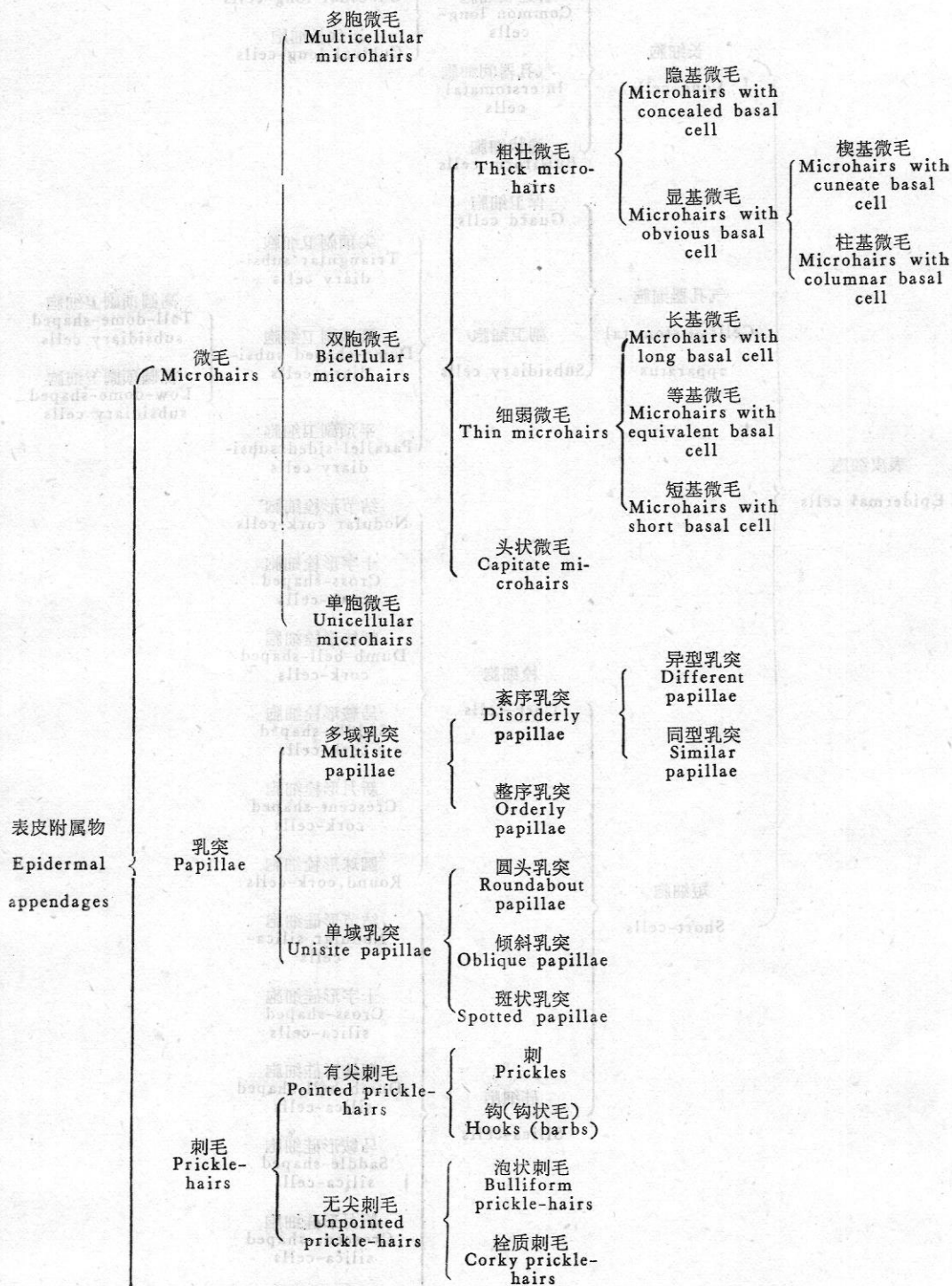
表皮结构除了自身类群演化而形成的变异外,还有来自自然因素的生态变异。生态变异在禾本科植物表皮结构中是普遍存在的,尤其是对那些地面分布宽广的类群变异程度更大。通过一些种群的对比观察,发现这种变异主要跟海拔高度和地理纬度相关。同种植物处于高海拔、高纬度的地带与低海拔、低纬度的地带其表皮结构是有较大差异的,而这种差异原则上与外部形态差异平行一致。表皮结构的生态变异主要落实在表皮细胞和表皮附属物的类型上,然而环境中的这些类型接受生态变异的程度是不一样的,有的类型塑性较强,变异幅度较大,有的类型塑性较弱,变异幅度较小。综观表皮所附类型的变异,易受环境干扰的有刺毛、长细胞和短细胞,而微毛、气孔器细胞等则是环境中相对稳定的类型,这与类型价值高低的确定也几乎是吻合的。所以,由于表皮结构的生态变异,在应用

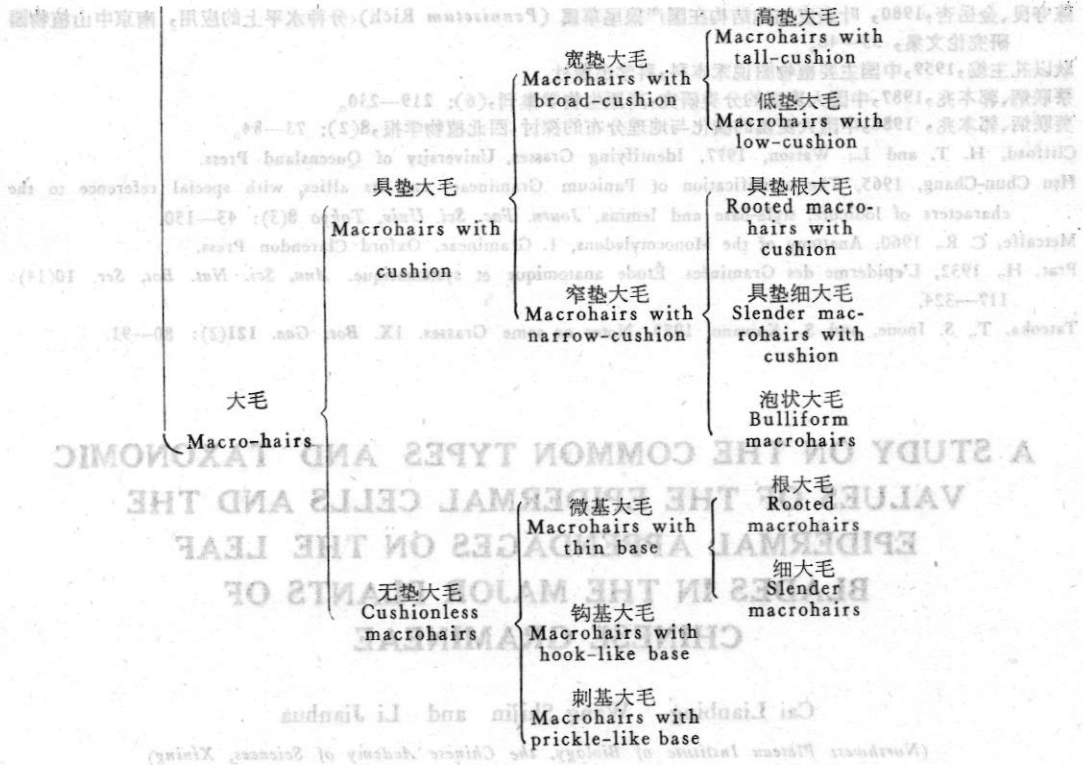
表 1 中国主要禾本科植物叶片表皮细胞的常见类型

Table 1 The common types of the epidermal cells on the leaf blades in the major plants of Chinese Gramineae

表皮细胞 Epidermal cells	长细胞 Long-cells	普通长细胞 Common long-cells	长体长细胞 Cuboidal long-cells		
		气孔器间细胞 Interstomatal cells	正体长细胞 Cubical long-cells		
		泡状细胞 Bulliform cells			
	气孔器细胞 Cells of stomatal apparatus	保卫细胞 Guard cells	尖顶副卫细胞 Triangular subsidiary cells	高圆顶副卫细胞 Tall-dome-shaped subsidiary cells	
			副卫细胞 Subsidiary cells		圆顶副卫细胞 Dome-shaped subsidiary cells
			平顶副卫细胞 Parallel-sided subsidiary cells		低圆顶副卫细胞 Low-dome-shaped subsidiary cells
	短细胞 Short-cells	栓细胞 Cork-cells	结节形栓细胞 Nodular cork-cells		
			十字形栓细胞 Cross-shaped cork-cells		
			哑铃形栓细胞 Dumb-bell-shaped cork-cells		
马鞍形栓细胞 Saddle-shaped cork-cells					
新月形栓细胞 Crescent-shaped cork-cells					
硅细胞 Silica-cells		圆球形栓细胞 Round cork-cells			
		结节形硅细胞 Nodular silica-cells			
		十字形硅细胞 Cross-shaped silica-cells			
		哑铃形硅细胞 Dumb-bell-shaped silica-cells			
		马鞍形硅细胞 Saddle-shaped silica-cells			
	新月形硅细胞 Crescent-shaped silica-cells				
	圆球形硅细胞 Round silica-cells				

表 2 中国主要禾本科植物叶片表皮附属物的常见类型
Table 2 The common types of the epidermal appendages on the leaf blades in the major plants of Chinese Gramineae





表皮特征进行类群处理时,务必注意类型的选择、类型适用的等级,分清生态型、过渡型,力求价值的综合应用。

四、小 结

1. 中国主要禾本科植物叶片表皮细胞常见类型概括于表 1。
2. 中国主要禾本科植物叶片表皮附属物常见类型于表 2。
3. 表皮细胞和表皮附属物在类群中呈现的类型、形态、数量以及分布式样等,能揭示类群间的差异,反映类群的实质,提供类群演化的证据,对禾本科植物的鉴定划分具有极为重要的价值。
4. 根据表皮细胞和表皮附属物表现类型的规律性、稳定性和间断性以及鉴分类群的等级、范围,可以揣其各组成类型价值的大小;通常表皮细胞的价值低于表皮附属物,表皮附属物中以微毛价值最高。
5. 由表皮结构的演化、环境因素的干扰而造成的类型过渡和暂时的生态变异是现今分类运用的障碍。故在实践中应注意类型的选择、类型的适用等级,分清生态型、过渡型,力求价值的综合应用。

参 考 文 献

中国科学院植物研究所主编,1979,中国高等植物科属检索表,科学出版社,459—490。
 王为义,1982,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,高原生物学

- 集刊,(1): 209—220。
- 陈守良、金岳杏,1980,叶表皮细胞结构在国产狼尾草属 (*Pennisetum* Rich) 分种水平上的应用,南京中山植物园研究论文集,33—40。
- 耿以礼主编,1959,中国主要植物图说禾本科,科学出版社。
- 蔡联炳、郭本兆,1987,中国大麦属的分类研究,高原生物学集刊,(6): 219—230。
- 蔡联炳、郭本兆,1988,中国大麦属的演化与地理分布的探讨,西北植物学报,8(2): 73—84。
- Clifford, H. T. and L. Watson, 1977, Identifying Grasses, University of Queensland Press.
- Hsu Chun-Chang, 1965, The classification of Panicum Gramineae) and its allies, with special reference to the characters of lodicule, style-base and lemma. *Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo* 9(3): 43—150.
- Metcalfe, C. R., 1960, Anatomy of the Monocotyledons, 1. Gramineae. Oxford Clarendon Press.
- Prat, H., 1932, L'épiderme des Graminées. Étude anatomique et systématique. *Ann. Sci. Nat. Bot. Ser.* 10(14): 117—324.
- Tateoka, T., S. Inoue, and S. Kawano, 1959, Notes on some Grasses. IX. *Bot. Gaz.* 121(2): 80—91.

A STUDY ON THE COMMON TYPES AND TAXONOMIC VALUES OF THE EPIDERMAL CELLS AND THE EPIDERMAL APPENDAGES ON THE LEAF BLADES IN THE MAJOR PLANTS OF CHINESE GRAMINEAE

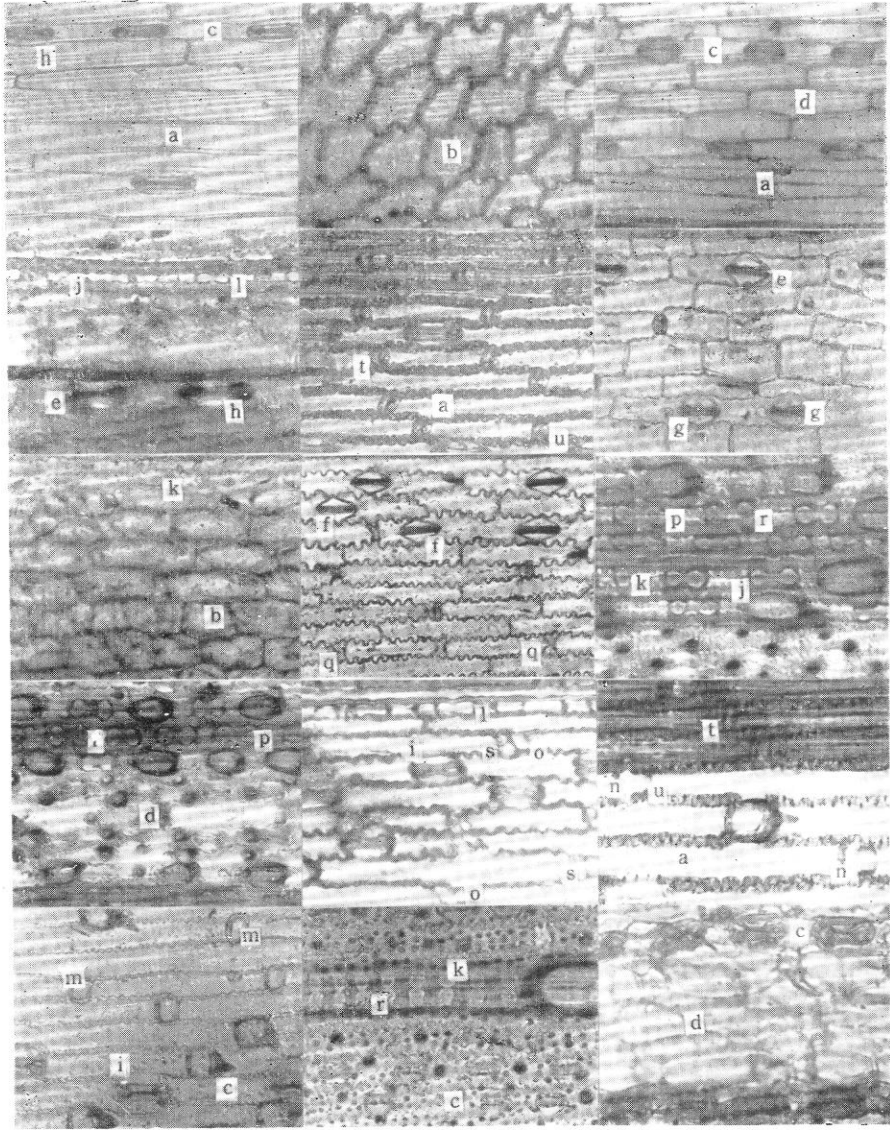
Cai Lianbing Wang Shijin and Li Jianhua

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

Examinations were made on the structure of leaf epidermis of 267 grass species representing over 161 genera and 28 tribes. The common types of the epidermal cells and the epidermal appendages were summarily introduced, the unreported new types among them were defined and named. The authors consider that the types, morphologies, quantities and distribution patterns, shown in the taxa by the epidermal cells and the epidermal appendages, can reveal diversities between the taxa, reflect the essences and provide evidences for evolution of the taxa, and are of important significance for identification and division of Gramineae. On the basis of regularity, stability and discontinuity of the types, the rank and the category of differentiated taxa, the taxonomic values of long-cells, cells of stomatal apparatuses, short-cells, microhairs, papillae, prickle-hairs and macrohairs were appraised. It was pointed out that the intermediate types and the ecological types, engendered by the epidermal evolution and environmental interference are obstacles in the classification application. In practice, we should apply values comprehensively to selection of types and suiting rank of a taxon.

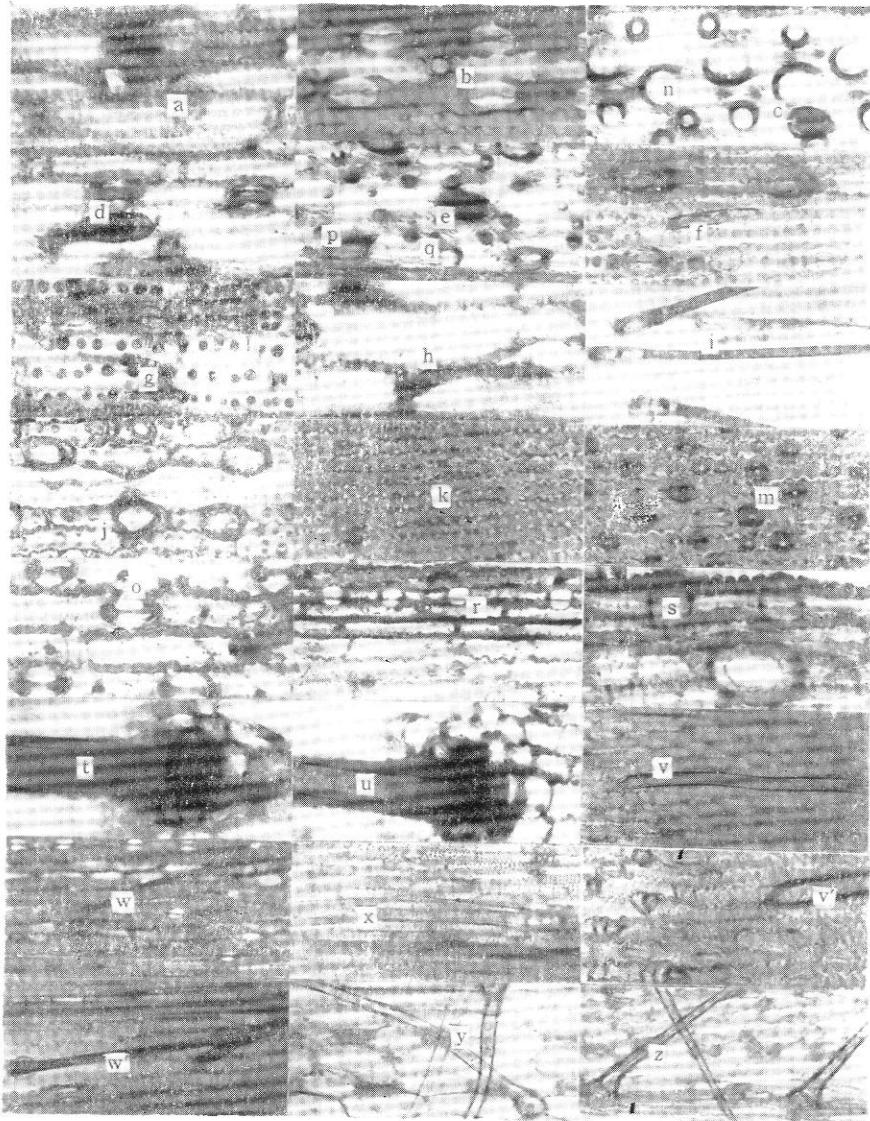
Key words: Gramineae; Epidermal cell; Epidermal appendage; Taxonomic value

植 文 卷 卷



叶片表皮细胞类型 a. 长体长细胞; b. 正体长细胞; c. 气孔器间细胞; d. 泡状细胞; e. 保卫细胞; f. 尖顶副卫细胞; g. 高圆顶副卫细胞; h. 低圆顶副卫细胞; i. 平顶副卫细胞; j. 结节形栓细胞; k. 十字形栓细胞; l. 哑铃形栓细胞; m. 马鞍形栓细胞; n. 新月形栓细胞; o. 圆球形栓细胞; p. 结节形硅细胞; q. 十字形硅细胞; r. 哑铃形硅细胞; s. 马鞍形硅细胞; t. 新月形硅细胞; u. 圆球形硅细胞

The types of epidermal cells on the leaf blades a. Cuboidal long-cells; b. Cubical long-cells; c. Interstomatal cells; d. Bulliform cells; e. Guard cells; f. Triangular subsidiary cells; g. Tall-dome-shaped subsidiary cells; h. Low-dome-shaped subsidiary cells; i. parallel-sided subsidiary cells; j. Nodular cork-cells; k. Cross-shaped cork-cells; l. Dumb-bell-shaped cork-cells; m. Saddle-shaped cork-cells; n. Crescent-shaped cork-cells; o. Round cork-cells; p. Nodular silica-cells; q. Cross-shaped silica-cells; r. Dumb-bell-shaped silica-cells; s. Saddle-shaped silica-cells; t. Crescent-shaped silica-cells; u. Round silica-cells



叶片表皮附属物类型 a.多胞微毛；b.单胞微毛；c.隐基微毛；d.楔基微毛；e.柱基微毛；f.长基微毛；g.等基微毛；h.短基微毛；i.头状微毛；j.异型乳突；k.同型乳突；l.整序乳突；m.圆头乳突；n.倾斜乳突；o.斑状乳突；p.刺；q.钩；r.泡状刺毛；s.栓质刺毛；t.高垫大毛；u.低垫大毛；v.具垫根大毛；w.具垫细大毛；x.泡状大毛；v'.根大毛；w'.细大毛；y.钩基大毛；z.刺基大毛

The types of epidermal appendages on the leaf blades a. Multicellular microhairs; b. Unilocular microhairs; c. Microhairs with concealed basal cell; d. Microhairs with cuneate basal cell; e. Microhairs with columnar basal cell; f. Microhairs with long basal cell; g. Microhairs with equivalent basal cell; h. Microhairs with short basal cell; i. Capitulate microhairs; j. Different papillae; k. Similar papillae; l. Orderly papillae; m. Roundabout papillae; n. Oblique papillae; o. Spotted papillae; p. Prickles; q. Hooks; r. Bulliform prickles; s. Corky prickles; t. Macrohairs with tall-cushion; u. Macrohairs with low-cushion; v. Rooted macrohairs with cushion; w. Slender macrohairs with cushion; x. Bulliform macrohairs; v'. Rooted macrohairs; w'. Slender macrohairs; y. Macrohairs with hook-like base; z. Macrohairs with prickles-like base