

从叶片表皮微形态特征探讨以礼草属、 冰草属和旱麦草属间的系统关系

蔡 联 炳

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

摘 要

解剖观察了禾本科以礼草属、冰草属和旱麦草属国产类群的叶片表皮,总结了3属植物叶表皮结构的共征和自征;并根据共征和自征的大小、结合外部形态评议了它们共族分属的合理性;分析了各属间亲缘关系的远近和演化位置的高低,探讨了3属植物的生态地理及地理起源。结果表明:以礼草属演化级次较低,冰草属居中,旱麦草属演化最高;冰草属直接起源于以礼草属,旱麦草属与以礼草属同源,是歧异于以、冰2属的新支类群;以、冰、旱3属植物可能共源于中国青藏地区,其中冰草属承袭祖型生态,是继扩于高原的寒温类群,旱麦草属背弃祖型生态,是跨离高原的旱生类群。

关键词: 以礼草属; 冰草属; 旱麦草属; 叶表皮; 系统关系

一、前 言

以礼草属 (*Kengyilia*)、冰草属 (*Agropyron*) 和旱麦草属 (*Eremopyrum*) 是禾本科 (Poaceae)、小麦族 (Triticeae)、小麦亚族 (Triticinae) 下的3个属。这3个属以冰草属确立最早,是1770年 J. Gaertner 根据 *A. cristatum* (L.) Gaertn. 所建立;其次是旱麦草属,为 H. Jaubert & E. Spach 于1851年根据 *E. orientale* (L.) Jaub. & Spach 所设置;而以礼草属确立最晚,直到1990年我国颜济、杨俊良先生根据 *K. gobicola* Yen & J. L. Yang 才正式树成。并且在此过程中,晚期发表的两个属在确立前,甚至确立后都有学者将它们的一些种或全部种归集到早期的冰草属中,从而给3属植物造成了似亲非亲的人为迹象。而这种迹象究竟真实程度如何?它们之间的演化亲缘怎样?是个值得探讨的问题。为此,本文特以叶片表皮解剖特征为依据,以国产类群为对象,结合外部形态、地理分布进行综合分析,试图从宏、微观领域为判定3属植物的系统关系提供新的

* 中国科学院西北高原生物研究所资助课题。

本文1993年12月10日收到。

证据。

二、材料和方法

材料 本实验全部材料均取自腊叶标本,其中绝大多数来自青海,少数来自内蒙古、新疆或西藏。共取材 43 份:以礼草属 22 份,代表该属 10 种 2 变种;冰草属 15 份,代表该属 6 种 2 变种;旱麦草属 6 份,代表该属国产的 2 个种。其各个类群典型的实验凭证标本选录如下:

- 无芒以礼草 *K. mutica* (Keng) S. L. Chen 青海祁连:甘肃队 8564
疏花以礼草 *K. laxiflora* (Keng) S. L. Chen 青海班玛:王为义等 27675
硬秆以礼草 *K. rigidula* (Keng) S. L. Chen 西藏昌都:西藏队 2629
糙毛以礼草 *K. hirsuta* (Keng) S. L. Chen 青海德令哈:郭本兆等 11617
善变糙毛草 *K. hirsuta* var. *variabilis* (Keng) S. L. Chen 青海共和:植被组 1233
窄颖以礼草 *K. stenachyra* (Keng) S. L. Chen 青海扎多:刘尚武 478
长颖以礼草 *K. longiglumis* (Keng) S. L. Chen 新疆乌恰:新疆队 1689
黑药以礼草 *K. melanthera* (Keng) S. L. Chen 青海囊谦:杨永昌 1171
大河坝黑药草 *K. melanthera* var. *tahopaica* (Keng) S. L. Chen 青海祁连:甘青队 1693
大颖草 *K. grandiglumis* (Keng) S. L. Chen 青海海晏:植被组 978
梭罗草 *K. thoroldiana* (Oliv.) S. L. Chen 青海玛多:吴玉虎 380
青海以礼草 *K. kokonorica* (Keng) S. L. Chen 青海玉树:魏振铎 83
沙芦草 *A. mongolicum* Keng 内蒙古:方文哲 170
冰草 *A. cristatum* (L.) Gaertn. 青海共和:植被组 657
光穗冰草 *A. cristatum* var. *pectiniforme* (Roem. & Schult.) H. L. Yang 新疆特克斯:周太炎等 650630
沙生冰草 *A. desertorum* (Fisch.) Schult. 内蒙古:陈山等 4
毛沙生冰草 *A. desertorum* var. *pilosiusculum* Meld. 内蒙古:刘书润 1203
根茎冰草 *A. michnoi* Roshev. 内蒙古:王朝品 2014
西伯利亚冰草 *A. sibiricum* (Willd.) Beauv. 山西右玉:考察组 1756
长穗冰草 *A. cimmericum* Nevski 内蒙古(引种):草原组 34
旱麦草 *E. triticeum* (Gaertn.) Nevski 新疆沙湾:关克俭 1516
东方旱麦草 *E. orientale* (L.) Jaub. & Spach 新疆伊宁:周太炎等 650071

方法 材料均采用常规的叶表皮徒手刮削法操作,其具体解剖步骤可参见陈守良等 1987 年发表的《小麦族(Triticeae)叶片表皮微形态观察及其分类意义的探讨》一文,只是本次实验的材料刮削是在塑料板上进行,这样刮削时既可减轻表皮薄膜的破损,有利于材料的脱水洗刷,又可提高刀片的使用寿命。

三、观察结果

在光镜下,通过以礼草属、冰草属和旱麦草属叶片表皮的解剖观察,发现这 3 属植物的叶表皮皆由长细胞、气孔器细胞、短细胞、刺毛或大毛 5 类结构细胞所组成。其中,长细胞普遍分布于各个类群中,是各个类群叶片表皮最基本的结构细胞,一般呈方条形,并以纵行平行排列于脉上和脉间;气孔器呈矩圆形或椭圆形,是各个类群叶片必备的功能细胞,数量较少,与长细胞交互排列成带而分散于脉间;短细胞的类群分布不完全,常

集生于叶片下表面，上表面着生少或不着生；刺毛有刺和钩或钩状毛，通常与短细胞分布成负相关，即上表面分布多而下表面分布少；大毛不仅着生类群稀少，而且着生数量也很零星，一般多见于上表皮脉上，并常与刺毛相延续。不过，在各个属中，这5类结构细胞的形态、数量和叶面排列形式等是不尽相同的，尤其是长细胞的长短与壁的厚薄、波曲，气孔器的大小、密度和副卫细胞的形状，短细胞的丰缺及着生形态，刺毛的类型及数量，大毛的有无与形式，以及脉上脉间的相对宽度等性状上是有明显差异的，而这些差异又特别在叶片的远轴面上表现格外突出，是本文分析3属间亲缘演化关系的重要依据，故下面着重将3属植物叶片远轴面的差异特征（图版I）概括如下：

1. 以礼草属 (*Kengyilia*) 脉上宽，通常有细胞3—4列；长细胞稍长，壁厚而多弯曲；气孔器通常较大，相邻较密，副卫细胞低圆顶形，稀平顶形；短细胞孪生或单生，稀3—4个联生，多呈马鞍形，少数呈新月形或圆球形；刺毛量少，有刺、钩和钩状毛，脉上个别刺无尖而形成孔纹细胞；大毛仅存于极个别种中，为钩尖延伸的钩基大毛。

2. 冰草属 (*Agropyron*) 脉上宽，通常有细胞3—5列；长细胞短，壁极厚，强烈弯曲；气孔器通常较大，相邻较密，副卫细胞平顶形，稀低圆顶形；短细胞一般单生，呈马鞍形，罕新月形；刺毛主生脉上，具尖刺毛偶尔，无尖孔纹细胞极为普遍；未发现有大毛存在。

3. 早麦草属 (*Eremopyrum*) 脉上窄，通常有细胞1—2列；长细胞显著延长，壁薄，平直无波纹；气孔器通常较小，着生稀疏，副卫细胞平顶形；无短细胞分布；但明显存在钩或钩状毛；大毛未见有其着生。

四、讨论

1. 根据观察结果所知，以礼草属、冰草属和早麦草属的叶片表皮是存在共征的，其中组成表皮的长细胞、气孔器细胞、短细胞、刺毛和大毛是这3属植物叶片表皮最基本的共征，而这一基本共征跟先前学者的报道以及作者过去对中国主要禾本科植物叶片表皮的解剖相对照 (Metcalf, 1960; 蔡联炳等, 1991)，则恰恰与早熟禾亚科 (Pooideae) 叶片表皮所含的结构细胞类型完全一致，这说明这3属植物在分类类别上归于早熟禾亚科是无疑的。再者，此3属植物的叶片表皮都含平顶副卫细胞或低圆顶副卫细胞，硅质短细胞都为马鞍形（即方形）、新月形或圆球形，又与我国陈守良先生等人1987年总结的小麦族叶表皮共征是基本吻合的，尤其刺毛量少、无尖孔纹细胞明显出现、钩尖延伸的钩基大毛时有存在还是小麦亚族植物的常见特征。所以单从叶表皮结构而论，3属植物的共征分级标明了它们是早熟禾亚科、小麦族、小麦亚族下的类群。这与外部形态上它们同为草本、具延伸小穗轴、小穗小花向心发育而归于早熟禾亚科、同具穗状花序而归于小麦族以及穗轴每节皆为单生小穗而归于小麦亚族的共征是相映衬的。

2. 以礼草属、冰草属和早麦草属的叶片表皮自征十分明显。通常，通过组成表皮的长细胞、气孔器细胞、短细胞、刺毛和大毛在表皮上形态、数量和分布式样的变化来实现的，特别是叶片远轴面脉带的宽窄与列数，长细胞的短缩与伸长，细胞壁的直曲与厚薄，气孔器的大小与排列，副卫细胞外侧壁的拱突与平削，短细胞的着生与形状以及刺毛的种类等特征，作者认为是属群歧异在叶表皮上的主要反映，这种反映同外部形态上

花序的外貌、穗轴的韧碎、小穗的着生、顶生小穗的发育、颖稃背部的隆脊以及生长周期等自征是互为对应的，皆具有类群划分的价值。不过观察表明，早麦草属的叶表皮自征要比以礼草属、冰草属的独到得多，以礼草属与冰草属的自征不甚明显，这也是外部形态上早麦草属确立较早、为多数学者所公认，以礼草属确立较晚，至今仍有学者坚持将它一些种置入冰草属（如苏联 N. N. Tsvelev）的一个内在原因吧！

3. 既然在表皮结构上以礼草属、冰草属和早麦草属的自征大小不等，则意味着这 3 属间的亲缘远近不一致。一般说来，在性状基本均衡的条件下，类群间自征差异小的，亲缘关系较近，自征差异大的，亲缘关系较远。现单就 3 属植物叶表皮远轴面特征来看，以礼草属和冰草属在脉的宽窄和列数、长细胞的长短和壁的厚曲、气孔器的大小和副卫细胞的形状以及具尖刺毛的数量等自征上悬殊皆不大，相似或相同的性状较多，尤其脉上同具孔纹细胞而异于小麦族其它属的特征，说明此两属的亲缘关系非常近；而早麦草属却与此不同，早麦草属无论在表皮细胞或者表皮附属物、甚至在这些结构细胞的叶面组合模式上，都与以礼草属或冰草属有着较宽的自征间隔，特别是它窄狭的脉带通常 1—2 列细胞、显著延长的长细胞其壁薄而平直、无短细胞着生而气孔器相邻极稀的特征为以、冰 2 属所缺如，说明早麦草属与以礼草属或冰草属亲缘疏远，不及以、冰 2 属间接近。事实上，早、以、冰 3 属间的系统亲缘早有学者从外部形态或其它学科领域作过影射，如我国著名禾草学家耿以礼教授曾将以礼草属的前身鹅观草属 (*Roegneria*) 下的一个组命名为拟冰草组 (*Paragropyron*)，以示两属间的密切亲缘（耿以礼主编，1959），后又将冰草属演至早麦草属的属间途径用虚线描绘，以示属间亲缘疏远（耿以礼等，1963）；1982—1990 年间，Löve, Dewey, Jensen, Yen 等人先后报道了以礼草属和冰草属同具染色体组“P”，是含有同等遗传基因的近亲属，而早麦草属则单独具“F”染色体组，是在遗传物质上有一定悬殊的远亲属。

4. 从上面的分析知道，以礼草属与冰草属亲缘较近，早麦草属与以礼草属或冰草属亲缘较远。但这种亲缘的远近落实在演化级次上又谁高谁低呢？亲缘最近的以礼草属和冰草属是属于姊妹群还是具有派生渊源的上下群？作者（1994）曾对叶表皮特征作过演化推导，并认为高海拔生境的植物其表皮上长细胞的短缩、壁的加厚与密弯，短细胞的联生至单生、乃至产生突起形成刺毛等均与类群演化相并行；低海拔生境的植物其表皮上脉带的窄狭，长细胞的强烈延伸、壁的直、薄及短细胞的消失等皆与类群发育相适应。所以结合以、冰、早 3 属植物的地理分布得知，亲缘关系最近、同处高原地区的以礼草属（主要分布于青藏高原）和冰草属（在我国主要分布于内蒙古高原），由于前者表皮长细胞较长，壁显薄、密弯程度不高，后者一般分布单生短细胞，脉上短细胞普遍形成孔纹细胞，因而后者略高级于前者，冰草属似从以礼草属直接衍生而来是有可能的；而亲缘较远、主要分布于我国新疆低海拔区域的早麦草属，虽然表皮结构与以、冰 2 属明显相异，但却与陈守良等（1987, 1991）以及作者解剖过的一些鹅观草属植物极为相象，只是早麦草属的叶片表皮基本消净了短细胞，远轴面表皮细胞壁很薄、普遍显著延长而高级于鹅观草属，甚至还凌驾于存在单生短细胞的冰草属之上。况且，鹅观草属陈守良等（1991）通过表皮结构判定它可能派生了以礼草属，如是这样，则早麦草属既与以礼草属同源，又超速演化、高级于以礼草属的衍生类群冰草属。

5. 以、冰、早 3 属植物间的系统亲缘关系不单体现在叶片表皮微形态上，就是印证

在外部形态上其性状也非常明显。其中特别突出的是颖的形态和质地，它在各个属中可以说表现均不统一。一般以礼草属的颖较柔弱，背脊不太明显，与小花常疏离；冰草属的颖较硬，但边缘膜质，具明显的背脊，常与小花相贴生；早麦草属的颖不但坚硬，而且边缘角质加厚，背脊特别隆凸，与小花着生紧密。并且，颖的这种变化也影响了与它相伴的小花或小穗形态的随属异变。如以礼草属的小花近于圆筒形，外稃无脊，小穗的穗轴排列不规范；冰草属的小花渐趋侧扁，外稃主脉似脊，小穗排列多呈篦齿状；早麦草属的小花两侧压扁，外稃明显具脊，小穗排列篦齿状。所以这些特征如果按照禾本科花序朝向紧缩、规范、小穗侧扁而进化的理论，则以礼草属是较原始的类群，冰草属是较进化的类群，早麦草属是最为高级的类群。其实，外部形态上有些性状既能反映类群间的演化级次，又能反映类群间的亲缘远近。象以礼草属和冰草属均有柱状、穗轴韧而长的花序，早麦草属仅含扁平、穗轴碎而短的卵圆形花序；以、冰2属的颖很短、常不及小穗的一半，早麦草属的颖却显长、甚至有的种类颖与小穗近等长；以、冰2属是植株略高、间或具根茎的多年生禾草，而早麦草属则是植株低矮、绝无根茎的一年生禾草等等。这些特征又充分显示了以礼草属和冰草属亲缘较近、演化位置较低，早麦草属距此亲缘较远、演化位置较高。

6. 以地理、生态而论，以礼草属主要分布于我国青海地区，少数种类延伸到了相邻的甘肃、新疆和西藏等省区；冰草属主要分布于我国的内蒙古，个别种类也分布到了相邻的甘肃、陕西、山西、河北、东北以及在远的青海、新疆；早麦草属主要分布于我国新疆，与新疆相近的内蒙古也有零星散存。以礼草属和冰草属虽有各自明显的地理分区，但其生态范围基本相似，即同处于海拔较高的高原地区，适应于寒冷、劲风、强辐射的生态环境；早麦草属虽与以、冰2属的地理分区相接，但其生态范围已明显不同，即单独处于海拔较低的盆地或山麓，适应于干旱、长日照、温差大的生态环境。可见，以、冰、早3属植物的生态地理也是与3属植物的系统亲缘相匹配的。所以，现今根据3属植物的亲缘远近、地理分布以及前面论述的冰草属派生于以礼草属、早麦草属与以礼草属同源、皆起生于鹅观草属的结论，则不难想象我国青藏地区可能是此3属植物的地理起源中心。因为从类群演化和地理迁移来看，3属植物中最原始的类群以礼草属主要处于青藏高原上，是在此特殊的高原生态下逐渐形成的适应产物；而由它衍生的冰草属则是向北扩伸的一新型类群，此新型类群尽管纬度和海拔日趋渐变，但毕竟多少滞留于祖型类群的生境之中，因而其宏观或微观性状两属差异并不大；早麦草属是跨离高原、向北潜移的另一新支类群，此类群不仅海拔削减、纬度增高，而且其生态条件也发生了根本的改变，结果造成了类群内外特征与以、冰2属极度悬殊，尤其一年生的生长习性是对干旱环境的强烈适应。当然，以、冰、早3属植物的地理分布，除以礼草属仅分布于中国外，其余两属还分布于蒙古、西伯利亚，甚至东到北美、西到地中海沿岸。不过，这种高级类群的远离分布比之起源类群以礼草属的中国分布或鹅观草属的主要中国分布（耿以礼等，1959，1963；中国植物志编委会，1987）来，还没有理由否认这3属植物共源于中国青藏地区的假设。

参 考 文 献

中国科学院植物志编委会，1987，中国植物志，第九卷，第三分册，科学出版社，51—118。

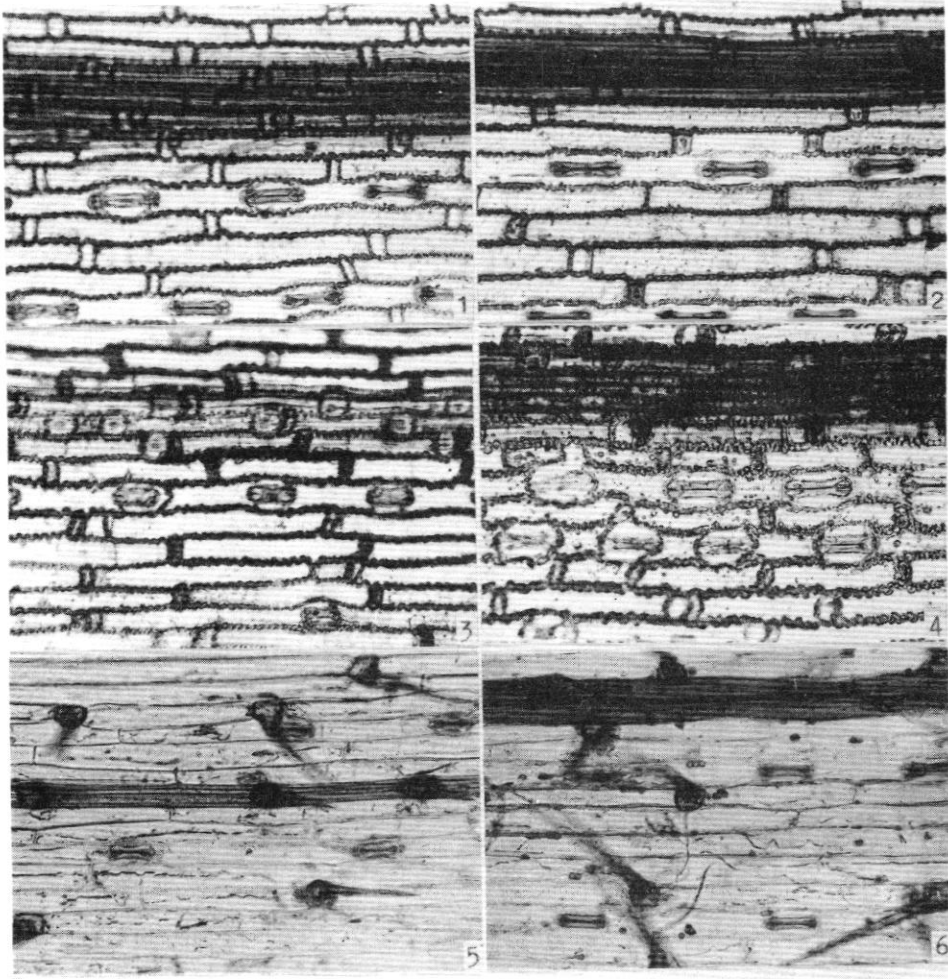
**A RESEARCH ON THE SYSTEMATIC RELATIONSHIPS
AMONG *KENGYILIA*, *AGROPYRON* AND *EREMOPYRUM*
WITH SPECIAL REFERENCE TO THE LEAF
EPIDERMAL CHARACTERS**

Cai Lianbing

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

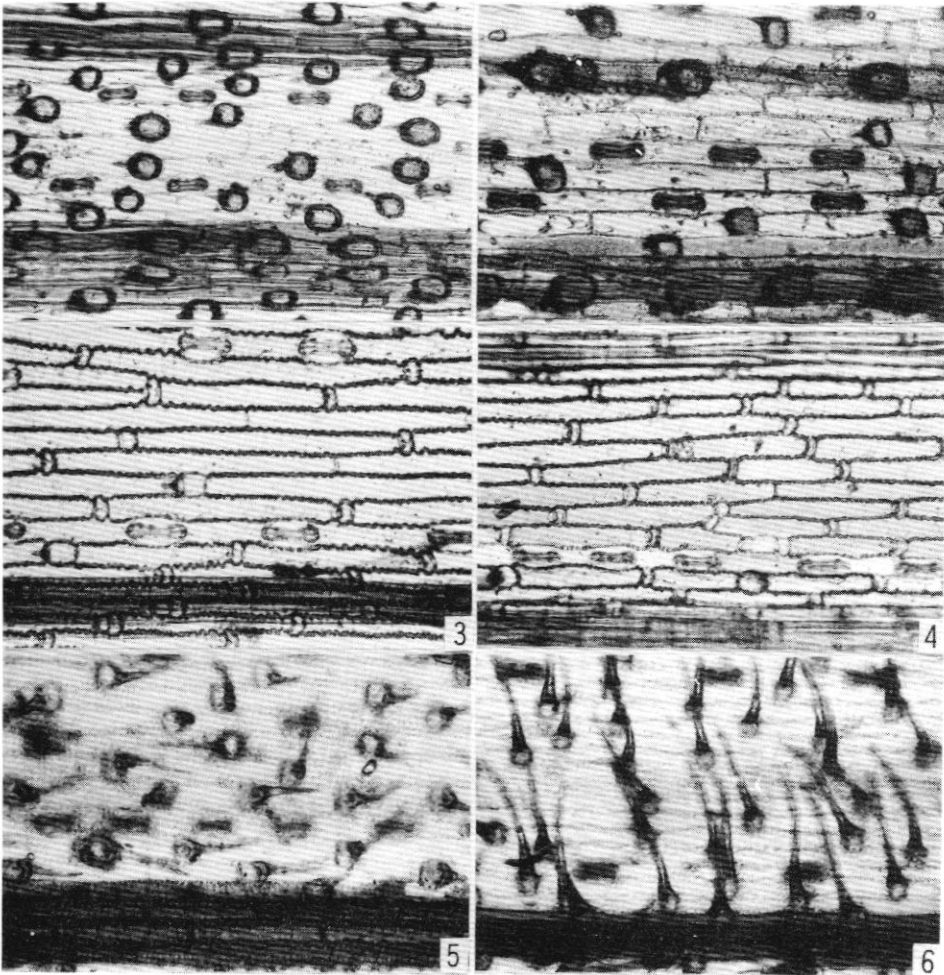
In this paper the leaf epidermises of the native taxa of *Kengyilia* Yen & J. L. Yang, *Agropyron* Gaertn. and *Eremopyrum* (Ledeb.) Jaub. & Spach are surveyed, their public and respective features on the leaf epidermises summarized; furthermore, according to the big or small of the public and respective features, with the viewpoint of combining external morphology, the rationality of dividing genera and coexisting in a tribe among them are discussed, their relationships and evolutionary positions analysed, and the ecological geography and the geographical origin also traced. The results show that the genus *Kengyilia* is the most primitive among the three genera, the genus *Agropyron* is slightly more advanced than the former one, and the genus *Eremopyrum* is the most advanced of them; the genus *Agropyron* derives immediately from the genus *Kengyilia*, it has a same origin with the genus *Eremopyrum*, and the genus *Eremopyrum*, which differs from the genus *Kengyilia* and the genus *Agropyron*, is a new branching taxon; the genus *Kengyilia*, the genus *Agropyron* and the genus *Eremopyrum* probably originated from the Qing hai-Xizang plateau of China, which of the genus *Agropyron* inherits the ancestor's ecological habits, belonging to the frigid or temperate taxon extending on plateaus, the genus *Eremopyrum* renounces the ancestor's ecological habits, belonging to the xeric taxon migrating from the plateau.

Key words: *Kengyilia*; *Agropyron*; *Eremopyrum*; Leaf epidermis; Systematic relationship



叶片远轴面表皮(均为 $\times 150$) 1. 青海以礼草; 2. 大颖草; 3. 沙芦草; 4. 冰草; 5. 早麦草; 6. 东方早麦草。

Abaxial epidermises of leaf blades (all $\times 150$) 1. *Kengyilia kokonorica* (Keng) S. L. Chen; 2. *Kengyilia grandiglumis* (Keng) S. L. Chen; 3. *Agropyron mongolicum* Keng; 4. *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.; 5. *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski; 6. *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. & Spach.



国产短芒大麦叶片下表皮基本类型 1, 2. 短胞多刺型。1. 黑龙江黑河：北纬 50°15′，海拔 170 米，×100。2. 宁夏贺兰：北纬 30°32′，海拔 1150 米，×120。3, 4. 长胞少刺型。3. 新疆塔城：北纬 46°49′，海拔 540 米，×120。4. 西藏扎达：北纬 31°25′，海拔 4300 米，×100。5, 6. 无刺钩毛型。5. 新疆塔什库尔干：北纬 36°47′，海拔 3700 米，×100。6. 新疆塔什库尔干：北纬 37°17′，海拔 4350 米，×100。

Basic types of the abaxial epidermises of leaf blades of *H. brevisubulatum* (Trin.) Link from China Figs. 1, 2. Brevicell-multiprickle type. Fig. 1. Heihe, Heilongjiang; northlat. 50°15′, alt. 170m, ×100. Fig. 2. Helan, Ningxia; north lat. 30°32′, alt. 1150m, ×120. Figs. 3, 4. Longicell-oligoprickle type. Fig. 3. Tacheng, Xinjiang; north lat. 46°49′, alt. 540m, ×120. Fig. 4. Zanda, Xizang; north lat. 31°25′, alt. 4300m, ×100. Figs. 5, 6. Prickleless-multibarb type. Fig. 5. Taxkorgan, Xinjiang; north lat. 36°47′, alt. 3700m, ×100. Fig. 6. Taxkorgan, Xinjiang; north lat. 37°17′, alt. 4350m, ×100.