

# 国产短芒大麦的叶片表皮结构 及其在系统发育探讨中的意义

蔡联炳

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

杨春红

(青海省西宁植物园, 西宁, 810008)

摘要

本文通过国产短芒大麦 (*Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link) 不同纬度、不同海拔、不同生境的 75 份材料的叶表皮解剖观察, 总结了国产短芒大麦叶片表皮结构的 3 个基本类型以及这 3 个结构类型与类群宏观划分, 地理分布的一致性。同时结合生态气候条件, 分析探讨了短芒大麦叶片表皮结构的系统演化和演化中表皮结构细胞间的相互易变, 并根据这种演变趋势阐述了短芒大麦的种系发生、扩展途径及其与青藏高原隆升的相互关系。

**关键词:** 短芒大麦; 叶表皮; 演化; 迁移途径; 青藏高原

自本世纪以来, 叶表皮解剖在禾本科分类中的应用越来越普遍, 其中一些学者 (如 Prat, 1932; Tateoka et al., 1959; Metcalfe, 1960; Hsu Chunchang, 1965; Clifford et al., 1977; 陈守良等, 1987) 已取得了令人瞩目的成效, 分别在种以上不同层次的类群中解决了禾本科分类的一些难题。然则迄止至今, 对于种以下, 尤其是以结构细胞的变异来研究种, 这在国内外还未见报道。对此, 本文特选择了禾本科中空间分布范围较宽、生境发生多样的短芒大麦 (*Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link) 作为代表, 分析种内叶表皮结构的演化及其与类群划分、系统发育的一致性, 试图从物种生物学的角度阐明短芒大麦的发生、发展及其与青藏高原隆升的相互关系。

## 一、材料和方法

提供实验的材料全为腊叶标本, 均取自旗叶下第 1 叶片的中间部段, 按常规的叶表皮解剖法操作。即先将叶片水煮 5—10 分钟, 待材料软化后放于塑料板上用单面刀片轻

\* 本文 1995 年 8 月 14 日收到。

轻刮削,使其保留叶片上表皮或下表皮薄膜层;然后清水洗净薄膜,用1%的番红染液染色1分钟,再置于光镜下观察;观察的同时进行描述、绘图、拍照等工作;最后再以常规的永久制片法脱水封固保存。整个实验共取材75份,针对短芒大麦在我国仅分布于西南、西北、华北和东北的特点(Yang et al., 1987; 蔡联炳等, 1987, 1988),尽量选取不同纬度、不同海拔、不同生境的居群进行操作。其中探讨水平梯度的标本主要来自西藏、青海、新疆、甘肃、内蒙古、宁夏、山西、河北、吉林和黑龙江等省区,其最低纬度是西藏北纬 $31^{\circ}25'$ 的扎达,最高纬度是黑龙江北纬 $50^{\circ}15'$ 的黑河;而探讨垂直梯度的标本又主要选自纬度居中的新疆作为代表,其最低海拔是新疆塔城的540米,最高海拔是新疆塔什库尔干的4350米,纬度偏南的西藏标本还达到了4900米。所以除少数地区差异不大、生境又基本相似的标本外,具有代表意义的标本名录如下:

朱有昌等	72	黑龙江黑河	湿润草地	170米
中德队	7980	黑龙江克山	沙质地	270米
东北队	122	黑龙江龙江	草坡	250米
不详	440	黑龙江哈尔滨	路旁	170米
白城组	164	吉林镇赉	湿润草地	190米
叶居新	31	吉林通榆	渠边	180米
张玉良等	14	吉林双辽	沙质地	150米
刘慎溥	2973	辽宁北镇	湿地	550米
王战等	674	内蒙古海拉尔	河岸盐碱地	590米
王战等	806	内蒙古满洲里	山坡	630米
野田光藏等	302	内蒙古阿尔山	林缘	1250米
付冲云等	2450	内蒙古科右前旗	草甸	1050米
六组	69	内蒙古东乌旗	泉水边	1200米
蒙宁队	119	内蒙古敖汉旗	盐积低地	1100米
蒙宁队	534	内蒙古翁牛特旗	冲积平原	610米
中德队	8485	内蒙古达拉湖	沙质草原	1450米
10组	75	内蒙古阿巴戈旗	山坡	1350米
不详	484	内蒙古集宁	河边	1450米
伊万诺夫等	?	内蒙古武川	草地	1800米
不详	76	内蒙古达茂旗	山坡	1950米
黄河队	7223	内蒙古札萨志旗	潮湿草地	1350米
贺士元	20630	河北沽源	路旁	1350米
不详	6059	河北张北	小草滩	1380米
崔友文	1851	河北张家口	沙质土	1280米
山西队	428	山西大同	草地	1100米
黄河队	7103	陕西榆林	草地	1400米
王作宾	2319	陕西绥德	渠岸	1100米
于兆英	286	宁夏贺兰	冲积扇	1150米

黄土队	3 163	宁夏盐池	草地	1 370 米
不详	130	甘肃永昌	水旁	1 900 米
郭本兆	3 445	甘肃肃北	河岸	3 360 米
青甘队	8 397	青海海晏	草滩	3 000 米
郭本兆等	11 677	青海德令哈	农田边	2 800 米
青甘队	333	青海大柴旦	湖边	3 100 米
李宪文等	52	新疆伊吾	农田边	2 100 米
秦仁昌	1 851	新疆富蕴	低草地	1 200 米
秦仁昌	895	新疆阿勒泰	河滩	1 700 米
新疆综考队	10 697	新疆塔城	荒地	540 米
秦仁昌	499	新疆乌鲁木齐	山间草地	1 700 米
关克俭	1 034	新疆乌苏	湿处	550 米
新疆队	613	新疆伊宁	河谷	700 米
新疆队	1 190	新疆昭苏	草甸	2 500 米
新疆综考队	6 996	新疆和硕	路边	2 300 米
青藏队	4 275	新疆若羌	湿润草地	4 100 米
新大队	190	新疆于田	水渠边	2 500 米
新疆综考队	10 588	新疆阿克苏	水旁	1 760 米
西植新疆队	2 218	新疆乌恰	山坡草地	3 500 米
吴玉虎	1 160	新疆叶城	河边	3 650 米
青藏队	870 573	新疆阿克陶	沼泽地	3 300 米
青藏队	870 104	新疆阿克陶	山坡	3 120 米
西藏队	3 098	新疆塔什库尔干	河边	3 360 米
青藏队	5 062	新疆塔什库尔干	河边	4 350 米
陈英生	6	新疆塔什库尔干	河滩	3 700 米
青藏队	1 503	新疆乔戈里峰	河滩	3 900 米
西藏队	3 628	西藏日土	湖边	4 200 米
青藏队	8 370	西藏日土	沙砾地	4 900 米
青藏队	8 728	西藏革吉	草甸	4 400 米
青藏队	8 608	西藏噶尔	草甸	4 250 米
青藏队	7 903	西藏札达	沼泽草甸	4 300 米

## 二、观察结果

观察了短芒大麦不同纬度、不同海拔、不同生境的居群的叶片表皮结构,发现短芒大麦的叶片表皮均由长细胞、气孔器细胞、短细胞、刺毛或大毛组成,这5类细胞在叶面上的排列完全符合禾本科(Poaceae)、早熟禾亚科(Pooideae)、小麦族(Triticeae)、大

麦属 (*Hordeum*) 的叶表皮结构共性 (Metcalf, 1960; 陈守良等, 1987; 蔡联炳等, 1987)。即长细胞纵向相接成行、平行排列于脉上和脉间, 脉上较短, 脉间一般较长, 上表皮脉间集生泡状细胞; 气孔器体积较大, 常离脉 2—4 列细胞着生而形成气孔带, 副卫细胞近乎平顶形; 短细胞如有, 则单生或孪生于长细胞间, 单生者多呈马鞍形, 孪生者常新月形和圆球形结伴; 刺毛生于脉上和脉间, 但脉上多刺, 脉间多钩, 尖时有延伸; 大毛仅在部分类群中发生, 并主生于上表皮脉上, 多呈刺基大毛。不过, 在短芒大麦的表皮结构上除了共性之外, 更重要的还明显存在一些个性。这些个性不仅能反映短芒大麦表皮结构细胞间的相互异变及其规律, 而且也能反映短芒大麦种下类群的歧异及其演进, 对探讨结构细胞的演化与物种形成、分化间的相互关系具有重要意义。现综观短芒大麦的叶片表皮结构, 其主要差异着重体现在叶片的下表皮上, 并可粗略地划分为 3 个基本结构类型, 即短胞多刺型、长胞少刺型和无刺钩毛型 (图版 1)。

短胞多刺型: 长细胞普遍较短, 脉间列数通常较少, 细胞壁稍薄、平直无波纹; 气孔器于脉间 1 侧 1 列或互生 2 列, 排列相对较密; 无短细胞或短细胞着生稀少、单生呈马鞍形; 刺广泛生于脉上、脉间, 钩极为稀少; 大毛除上表皮脉上着生外, 下表皮一般未见出现。实验表明, 具有该类型的居群主要分布于我国的内蒙古、黑龙江、吉林、辽宁、河北、山西、陕西、宁夏、甘肃和青海等省区, 新疆东北部个别生境干燥、风口处的居群也有类似情形发生。

长胞少刺型: 长细胞普遍延长, 脉间列数明显增多, 细胞壁厚而波状弯曲、稀平直; 气孔器于脉间 1 侧 1 列或不列, 排列相对较稀; 短细胞着生普遍, 单生或孪生 (个别 4 个集生), 孪生者由新月形和圆球形结伴而成; 刺和钩虽可生于脉上、脉间, 但量特别稀少, 有时尖略显延伸; 整面无大毛着生。该种类型的居群主要分布于我国的新疆及西藏西部边缘, 青海西北部生境潮湿的个别居群有时也能以此类型出现。

无刺钩毛型: 长细胞稍长, 脉间列数通常较多, 细胞壁略厚、平直或波状弯曲; 气孔器于脉间常多列、呈分散排列, 着生相对较稀; 整面无短细胞或短细胞极罕见; 无刺着生, 但钩遍及脉上、脉间, 且尖明显延伸、甚至成钩状毛或钩基大毛。该类型仅分布于我国新疆帕米尔或昆仑山西端的高海拔地区, 邻近区域随海拔增高, 渐与此类型趋近。

以上 3 个基本类型的地理分区见图 1。

### 三、讨 论

#### 1. 叶片表皮结构与类群划分

从实验观察结果可知, 短芒大麦的叶片下表皮结构可以粗略地划分为 3 个基本类型, 但根据这 3 个类型所附标本的外部形态相对照, 却恰恰与苏联 Tsvelev (1971) 以外形态差异而处理的 3 个亚种完全一致, 即具有短胞多刺型的类群属于原亚种短芒大麦 (*H. brevisubulatum* ssp. *brevisubulatum*), 具有长胞少刺型的类群属于涅夫大麦 (*H. brevisubulatum* ssp. *nevskianum* (Bowd.) Tzvel.), 具有无刺钩毛型的类群属于糙稈大麦 (*H. brevisubulatum* ssp. *turkestanicum* (Nevski) Tzvel.)。这说明种的内部结构差异是同外部形态差异相吻合的, 内部结构差异可以作为外部形态划分的依据和旁证。并且, 另一方面在地理分布上, 原亚种短芒大麦在我国主要分布于华北、东北及西北大部分地区, 涅夫大

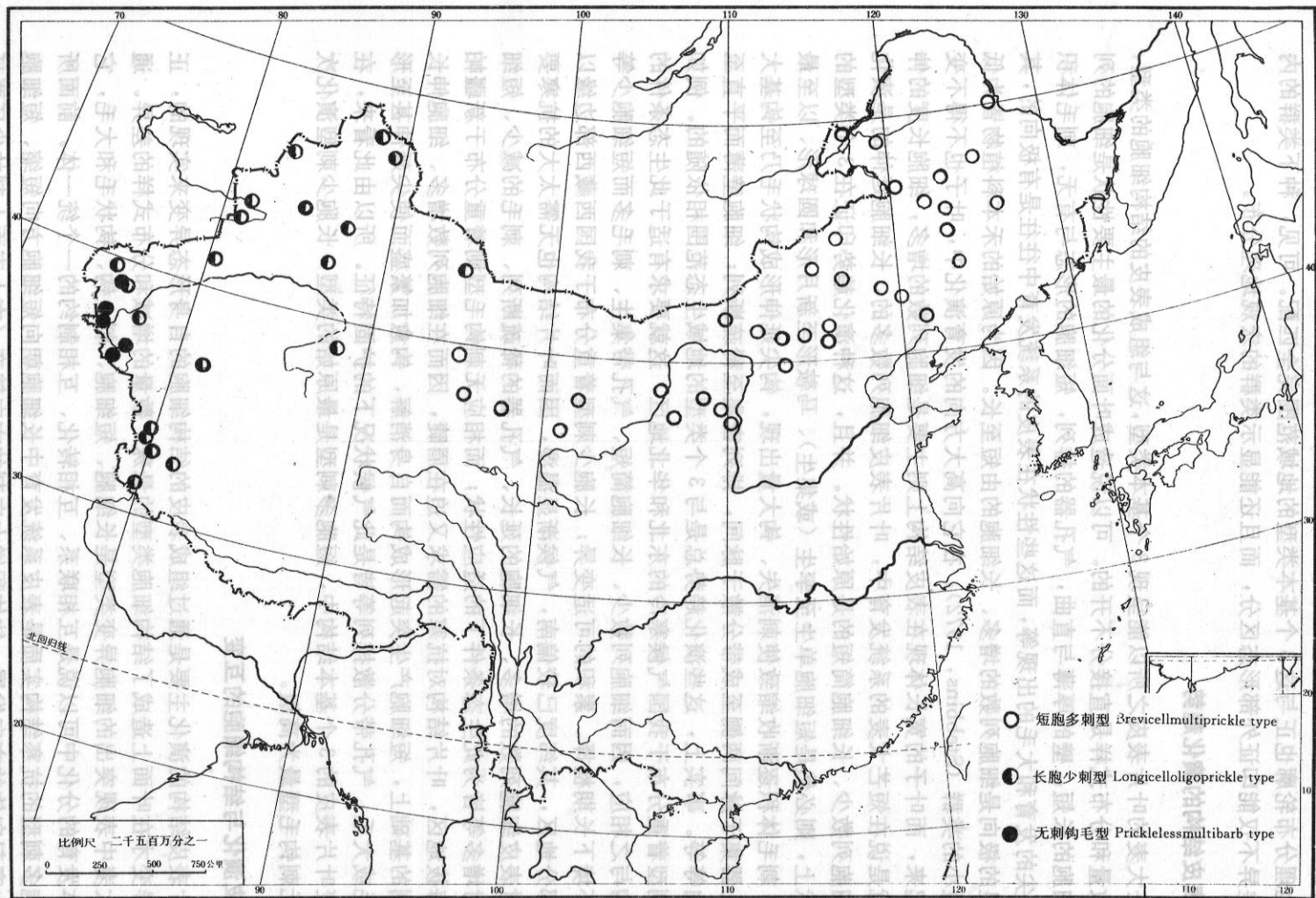


图1 国产短芒大麦叶片表皮结构3个基本类型的地理分布

Fig. 1 The geographical distribution of the three basic types of the leaf epidermis structures of *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link in China

麦在我国主要分布于新疆及西藏西部边缘，糙稃大麦分布于我国新疆的帕米尔、喀喇昆仑高海拔山地 (Bothmer, 1979; Yang et al., 1987; 蔡联炳等, 1987, 1988), 而这些类群的地理分布轮廓也正与这 3 个基本类型的地域范围完全匹配。可见, 种下类群的内部结构差异不仅能印证外部形态区分, 而且还能显示类群的宏观地理分布。

## 2. 叶片表皮结构的演化趋势

短芒大麦的叶片表皮之所以能呈现 3 个基本类型, 这与组成表皮的结构细胞的类型、形态、数量和分布式样是直接分不开的。可以说造成叶面分化的最主要性状是细胞的列数, 长细胞的长短, 壁的厚薄与直曲, 气孔器的排列, 短细胞的形态与有无, 刺毛体积的大小、尖的发育和大毛的出现等, 而这些性状在表皮的系统发育中往往是有极向的, 其中最明显的极向是细胞列数的增多、长细胞的由短至长。因为原始的禾本科植物皆为低矮、叶短小的类群 (Stebbins, 1972), 在它向高大方向的发育演化中, 叶子也不得不变得宽长起来, 而叶子的宽长体现在表皮结构上则主要是细胞列数的增多, 细胞长度的伸长。这就是说在短芒大麦的系统发育中, 叶片表皮细胞列数多的, 长细胞延伸的是演化性状, 细胞列数少、长细胞简短的是原始性状。并且, 这种演化趋势印证在 3 个类型的其它性状上, 则必然是短细胞单生至孪生 (或集生)、马鞍形至新月形和圆球形、以至最后消失; 刺毛体积逐渐收缩致使刺消失、钩大量出现, 钩尖延伸形成钩状毛乃至钩基大毛; 气孔器集于脉间两侧至成带分散于脉间, 排列密集至稀疏断列; 细胞壁薄而平直至厚而弯曲等等。事实上, 这些演化趋势总是与 3 个类型的地域生态范围相依随的。例如短胞多刺型着重分布于我国气候寒冷的东北和华北地区, 这就要求有适于此生态条件的表皮结构与之相应, 因而细胞列数少、长细胞简短、气孔带集生、刺毛多而短细胞少等皆为该环境下长期检择、累积的可适变异; 长胞少刺型着重分布于我国西藏西部边缘以及南疆部分地区, 其纬度已较偏南, 气候渐显温湿, 因而叶片结构也无需太大的抗寒要求, 此时表皮细胞列数的增多、长细胞的延长、气孔器的稀疏断列、刺毛的减少、短细胞的相对增多等皆为此生态条件下的适应性状; 而相应无刺钩毛型则着重分布于新疆帕米尔高海拔地区, 叶片结构对抗寒的需求又迫在眉睫, 因而在细胞列数增多、细胞伸长受到抑制的基础上, 短细胞产生突起形成钩而自身消解, 钩愈加繁盛而使尖延伸甚至形成钩状毛或大毛, 气孔带分散排列等皆是此气候状况下的护固特征。所以由此看来, 在短芒大麦叶片表皮的 3 个基本结构中, 短胞多刺型是最原始的类型, 长胞少刺型演化次之, 而无刺钩毛型最为高级。

## 3. 叶表皮演化与结构细胞的互变

叶片表皮结构的演化主要是通过组成表皮的结构细胞的自身形态异变来实现的, 正是这种异变才在叶面上造成了结构细胞类型的悬殊、数量的增减和分布式样的差异。通常短芒大麦中表现突出的细胞异变类型是长细胞、短细胞、刺、钩、钩状毛和大毛, 它们在个体发育的分化中可以说是互相联系、互相转化、互相制约的一个统一体。前面所说的短胞多刺型的抗寒结构实质是表皮系统发育中长细胞朝向短细胞方向短缩、短细胞外壁产生突起向钩的方向发展、钩体积增大向刺的方向转变 (在上表面上刺的尖还要延长以致形成刺基大毛) 的结果; 而由短胞多刺型演化到长胞少刺型, 则不仅是长细胞的

延长，就是原来的短细胞也向长细胞方向延伸，此时刺体身细缩而成为钩，钩尖发育受抑而形成短细胞，结果叶面刺毛减少、短细胞增加、长细胞拉长；可演化到了无刺钩毛型，由于环境条件的再度胁迫，表皮结构又试图倒逆而倾，此时不单长细胞的伸长被限制，短细胞也尖化形成钩，且钩尖延伸导致钩状毛的普遍发生、甚至出现大毛。因此，对于这种结构细胞的变异和互换过程如果进而联系到纬度梯度和海拔梯度的变化，则可简要绘示于下面图 2 中。

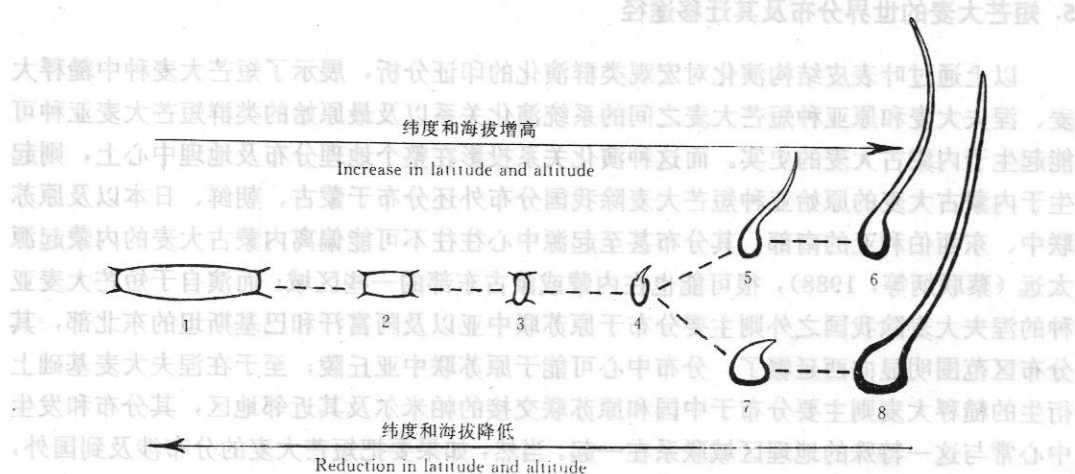


图 2 短芒大麦叶片表皮结构细胞主要类型间的延续互变

1. 长细胞；2. 发育不全的长细胞；3. 短细胞；4. 钩；5. 钩状毛；6. 钩基大毛；7. 刺；8. 刺基大毛。

Fig. 2 The mutual transformation among the major types of the constituent cells of the leaf epidermis of *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link

1. Long-cell; 2. Underdeveloped long-cell; 3. Short-cell; 4. Hook; 5. Barb; 6. Macrohair with a hook-like base; 7. Prickle; 8. Macrohair with a prickle-like base.

#### 4. 短芒大麦的演化与系统发育

前面既然对短芒大麦的叶表皮演化作了探讨，那么，根据结构与类群的对应关系，则种下类群间的演化也就十分明了了。即具有短胞多刺型的原亚种短芒大麦其演化级次较低，具长胞少刺型的涅夫大麦演化档次较高，而具无刺钩毛型的糙稈大麦其演化水平最高；在系统发育上，最高级的糙稈大麦可能来源于演化次之的涅夫大麦，而涅夫大麦可能又起自于级次最低的原亚种短芒大麦。其实这种演化关系作者曾于 1988 年就作过简要的图示，不过当时是依据种内综合性状来结论的，而现在看来以外部形态上中间小穗的颖和稈芒相对于稈体的长以及颖和稈是否被毛来判断是最为简捷的。因为原始的短芒大麦亚种其中间小穗颖均显著短于稈体，稈芒极短，仅具 1—2 毫米的芒尖，颖和外稈无毛或仅上部粗糙；较进化的涅夫大麦其中间小穗的颖和稈芒已见伸长，颖近等长于稈体，芒通常 2—3 毫米，颖和外稈出现了短小刺毛；可到了糙稈大麦，则在颖和稈芒保持较长的状况下，颖和稈体还密被长柔毛，实为我国短芒大麦种中最为高级的类群。再者，从种

的起源上讲,作者也曾推测原亚种短芒大麦可能起生于内蒙古大麦(*Hordeum innermongolicum* Kuo et L. B. Cai)(蔡联炳等,1988),这不仅在于内蒙古大麦同原亚种短芒大麦具有中间小穗颖、稃芒短于稃体以及多年生、具根茎的相似性状,而且在于内蒙古大麦还具有比之更原始的特征,其中花序疏松、无稜数,中间小穗含不育第2花为大麦属花序形成过程中穗状花序集缩不彻底、小花节减不完全的表现,而短芒大麦则是此基础上实现了两者飞跃的新类群。

## 5. 短芒大麦的世界分布及其迁移途径

以上通过叶表皮结构演化对宏观类群演化的印证分析,展示了短芒大麦种中糙稃大麦、涅夫大麦和原亚种短芒大麦之间的系统演化关系以及最原始的类群短芒大麦亚种可能起生于内蒙古大麦的史实。而这种演化关系投影在整个地理分布及地理中心上,则起生于内蒙古大麦的原始亚种短芒大麦除我国分布外还分布于蒙古、朝鲜、日本以及原苏联中、东西伯利亚的南部,其分布甚至起源中心往往不可能偏离内蒙古大麦的内蒙起源太远(蔡联炳等,1988),很可能也在内蒙或蒙古东部的一些区域;而演自于短芒大麦亚种的涅夫大麦除我国之外则主要分布于原苏联中亚以及阿富汗和巴基斯坦的东北部,其分布区范围明显向西延轶了,分布中心可能于原苏联中亚丘陵;至于在涅夫大麦基础上衍生的糙稃大麦则主要分布于中国和原苏联交接的帕米尔及其邻近地区,其分布和发生中心常与这一特殊的地理区域联系在一起。当然,如果要把短芒大麦的分布涉及到国外,自然也就要联系到中国类群之外的另外两个亚种伊朗大麦(*H. brevisubulatum* ssp. *iranicum* von Bothmer)和紫大麦(*H. brevisubulatum* ssp. *violaceum* (Boiss. & Hohen.) Tzvel.)了。这两个类群不单在形态上具有长于中国类群的颖和稃芒,而且在地理分布上已明显偏外于中国以西,分布到了伊朗西部和原苏联高加索,甚至扩展到了土耳其西侧(Nevski, 1941; Tsvelev, 1976; Bothmer, 1979; Bothmer & Jacobsen, 1985; 蔡联炳等, 1988),其分布和发生中心也理应在各中国类群之西。即整个短芒大麦类群的分布趋势和分布中心的位移,标明了短芒大麦的地理演进是从东到西,迁移路线起始于中国内蒙古(或许蒙古东部),途径原苏联中亚、攀涉于帕米尔和伊朗高地;再展延于原苏联高加索及地中海北岸。

## 6. 短芒大麦的演扩与青藏高原的隆升

短芒大麦的地理演进之所以由东到西而不由西向东、甚至向南向北进行,这与短芒大麦所处的地域特点和本身的气候特性所决定的。其中向东扩展可能与大洋阻隔直接有关,向北向南扩展可能与短芒大麦的温凉习性分不开。不过这里可能有人会问,我国西藏西缘的涅夫大麦不也向南分布了吗?对此,作者认为涅夫大麦的向南分布乃是青藏高原隆升、气候转凉之故,如果没有青藏高原的兀起,可以说短芒大麦的纬向延伸是比较整齐的。然而,从涅夫大麦仅分布于西藏西缘而不分布于西藏中、东部以及青海西南部的地理特征来看,涅夫大麦的南下似乎是从原苏联中亚经帕米尔、喀喇昆仑而侵入的,这说明青藏高原的抬升是在涅夫大麦衍生之后或在短芒大麦(原亚种)西扩过程中同时进行的。因为如果这种抬升竣工在涅夫大麦起生之前,则西进之中的短芒大麦就会长驱直入,遍布于整个青藏高原或至少达青海西南部。事实上,现今青藏高原大约百分之八十



的面积上无短芒大麦(原亚种)分布,而这些区域在隆升之前即使是不为水淹的陆地,其气候也特别炎热湿润(吴鲁夫,1960;李吉均等,1979;王荷生,1992),是造成温寒区系植物南下入侵的天然屏障。现有资料表明,大麦属的起生可能早于第三纪,也许在中生代的白垩纪末就演化产生了(Bowden, 1959; Bothmer et al., 1981)。如是这样,则居于大麦属原始位置的涅夫大麦其起生决不晚于老第三纪,况且地质隆升时速往往缓慢于植物散播时速,故推测青藏高原的抬升至少在新第三纪初就已进行,在新第三纪末已达到增强,并具有适于短芒大麦栖生的自然条件。这与地学上公认的青藏高原抬升、增强时间是基本符合的(李吉均等,1979)。

此外,西藏西缘的涅夫大麦若果真由原苏联中亚侵入,那么入侵后的涅夫大麦首先面临的是青藏高原继续抬升的威胁,为了适应这一寒旱条件的逼近,植物体不仅在表皮结构上进行改观,而且在外形上也发生异变,其中小穗颖、稃密被柔毛便是迎合这一严峻条件的适应特征,其结果在帕米尔一带由于气候寒旱较烈,植物体的累积变异时间较长,则首先演变成新的类群糙稃大麦。而位处西藏西缘的涅夫大麦,由于纬度已很偏南,植物体入侵时间较晚,累积的形态结构差异还未得到质变,因而尽管海拔增高很快,变异仍在涅夫大麦范畴中进行。

### 参 考 文 献

- 王荷生, 1992, 植物区系地理, 科学出版社。
- 伊稍, K. (李正理等译), 1962, 植物解剖学, 科学出版社。
- 李吉均、文世宣、张青松、王富葆、郑本兴、李炳元, 1979, 青藏高原隆起的时代、幅度和形式的探讨, 中国科学, (6): 608—616。
- 吴鲁夫, E. B. (仲崇信、张梦庄译), 1960, 历史植物地理学引论, 科学出版社。
- 陈守良、金岳杏、吴竹君, 1987, 小麦族(Triticeae)叶片表皮微形态观察及其分类意义的探讨, 南京中山植物园研究论文集, 1—13。
- 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。
- 蔡联炳、王世金、李健华, 1991, 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, 高原生物学集刊, (10): 1—14。
- Bothmer, R. von, 1979, Revision of the Asiatic Taxa of *Hordeum* sect. *Stenostachys*, *Bot. Tidsskr.* 74: 117—147.
- Bothmer, R. von, N. Jacobsen, and R. B. Jørgensen, 1981, Phylogeny and taxonomy in the genus *Hordeum*—Barley Genet. 1V. Proc. 4th internat. barley genet. symp., Edinburgh: 13—21.
- Bothmer, R. von and N. Jacobsen, 1985, Origin, Taxonomy, and Related Species, *ASA Agronomy Monogr.* 26: 19—56.
- Bowden, W. M., 1959, The taxonomy and nomenclature of the Wheats, barleys and ryes and their wild relatives, *Can. J. Bot.* 37: 637—684.
- Clifford, H. T. and L. Watson, 1977, Identifying Grasses, Queensland; University of Queensland Press.
- Hsu Chunchang, 1965, The classification of *Panicum* (Gramineae) and its allies, with special reference to the characters of lodicule, style-base and lemma, *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo* 9 (3): 43—150.
- Metcalf, C. R., 1960, Anatomy of the Monocotyledons, 1. Gramineae. Oxford: Clarendon Press.
- Nevski, S. A., 1941, Beiträge zur Kenntnis der Wildwachsenden Gersten im Zusammenhang mit der Frage über den Ursprung von *Hordeum vulgare* L. und *Hordeum distichon* L. (Versuch einer Monographie der Gattung *Hordeum*), *Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk. SSSR*, Ser. 1, 5: 64—255.

- Prat, H., 1932, L'epiderme des Graminées. Étude anatomique et systématique. *Ann. Sci. Nat. Bot. Ser.* 10 (14): 117—324.
- Stebbins, G. L., 1972, The Evolution of the Grassfamily, in V. B. Youngners and C. M. Mckell eds., *The Biology and Utilization*. New York: Acad. Press, 1—15.
- Tateoka, T., S. Inoue and S. Kawano, 1959, Notes on some Grasses. 1X. Systematic significance of bicellular microhairs of leaf epidermis, *Bot. Gaz.* 121: 80—91.
- Tsvelev, N. N., 1976, Poaceae URSS. Part 1. Translated from Russian, New Delhi: Oxonian Press, 276—290.
- Yang, J. L., C. Yen, B. Lu and R. von Bothmer, 1987, The Genus *Hordeum* (Gramineae) in China. Variation and Distribution, *Willdenowia* 16: 479—490.

## EPIDERMAL STRUCTURES OF LEAF BLADES OF *HORDEUM* *BREVISUBULATUM* FROM CHINA AND ITS SIGNIFICANCE IN PHYLOGENETIC RESEARCH

Cai Lianbing

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

Yang Chunhong

(Xining Botanical Garden of Qinghai Province, Xining, 810008)

The leaf epidermis of *H. brevisubulatum* (Trin.) Link belonged in the genus *Hordeum* of Poaceae has been studied anatomically in the present paper. Based on the laboratory observation of 75 specimens representing different latitudes, altitudes and habitats of this species, the basic types of the leaf epidermis structures of *H. brevisubulatum* (Trin.) Link in China are summarized, their systematic evolution and pattern of mutual transformation among constituent cells analysed, and with the viewpoint of combining external morphology, geographical distribution and ecoclimatic adaptation, the classification, the phylogeny and the migratory path of this species, as well as their relationship with the upheaval of the Qing-Zang Plateau, also approached. The main conclusions are as follows:

1. The leaf epidermis of *H. brevisubulatum* (Trin.) Link in China may be divided into three basic types: Brevicell-multiprickle type, Longicell-oligoprickle type and Prickleless-multibarb type. Moreover, the three types are found to be correlated with the external morphology and geographical distribution of the species, their corresponding taxa are three subspecies treated in past classical taxonomy. That are, *H. brevisubulatum* ssp. *brevisubulatum*, *H. brevisubulatum* ssp. *nevskianum* (Bowd.) Tzvel. and *H. brevisubulatum* ssp. *turkestanicum* (Nevski) Tzvel.

2. In the structure of leaf epidermis, the various types of constituent cells are a single entity of mutual connection, transformation and transition. Their mutual variation

not only causes the structural difference on leaf epidermis, but also brings about the margin of evolutionary level, of which the Brevicell-multiprickle type is the most primitive, the Longicell-oligoprickle type is intermediate and the Prickleless-multibarb type is the most advanced among the three types.

3. According to the corresponding relations of structure, morphology and taxon's evolution, the *H. brevisubulatum* ssp. *turkestanicum* (Nevski) Tzvel. with a Prickleless-multibarb type probably derives from the *H. brevisubulatum* ssp. *nevs kianum* (Bowd.) Tzvel. with a Longicell-oligoprickle type, and the latter also originates from the *H. brevisubulatum* ssp. *brevisubulatum* with a Brevicell-multiprickle type. The *H. brevisubulatum* ssp. *brevisubulatum* is located at the initial stage of species formation, and in origin, maybe derives from *H. innermongolicum* Kuo et L. B. Cai which is even more primitive in systematic position.

4. *H. brevisubulatum* (Trin.) Link is widely distributed in some countries of Central Asia, Western Asia and Eastern Asia besides China, and spreads from east to west to form a belt-shaped distribution area. The migratory route of infraspecific taxa starts from Inner Mongolia of China (or eastern Mongolia), via Central Asia of erstwhile USSR to the Pamirs and the Iran Plateau, and to Caucasia of erstwhile USSR and northern shore of Mediterranean.

5. The distribution and the dispersal character of this species show that the rise age of the Qing-Zang Plateau is after the derivation of the *H. brevisubulatum* ssp. *nevs kianum* (Bowd.) Tzvel., viz. it was possibly risen during Neogene. At present, the *H. brevisubulatum* (Trin.) Link on the Plateau is invaded by the *H. brevisubulatum* ssp. *nevs kianum* (Bowd.) Tzvel. which came from Central Asia of erstwhile USSR via Pamirs and Kalakunlun, and in the process, the high-elevation populations at the Pamirs and the adjacent regions were evolved into the *H. brevisubulatum* ssp. *turkestanicum* (Nevski) Tzvel..

**Key words:** *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link; Leaf epidermis; Evolution; Migratory path; The Qing hai-Xizang Plateau