

禾本科叶片表皮结构细胞的组合式样及其分类学意义*

蔡联炳

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘 要 利用光学显微镜,对禾本科 204 属 373 种植物的叶片表皮进行了观察。发现禾本科叶片表皮细胞在下表面上的分布式样可以划分为 5 个基本类型,即竹型、稻型、黍型、虎尾草型和早熟禾型,而 5 个基本类型所附属的植物类群分别是禾本科中的竹亚科、稻亚科、虎尾草亚科早熟禾亚科。同时分析了这 5 个类型的演化水平,并同类群的外部形态、地理分布相印证,表明竹亚科最原始、稻亚科次之、黍亚科演化居中、虎尾草亚科较高级、早熟禾亚科最高级;禾本科可能起源于世界的热带区域。

关键词 禾本科;叶表皮;结构细胞;组合式样;进化趋势

COMBINATIVE PATTERNS OF CONSTITUENT CELLS OF LEAF EPIDERMIS OF POACEAE AND THEIR TAXONOMIC SIGNIFICANCE

Cai Lian - bing

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica, Xining 810001)

Abstract The leaf epidermises of 373 species (belonging to 204 genera) of the family Poaceae were examined under light microscope. It is considered that in Poaceae the combinative patterns of constituent cells on the lower epidermis of leaf blade may be divided into five major types, i. e. Bambusoid type, Oryzoid type, Panicoid type, Chloroid type and Poid type; and the taxa differentiated with the characters of the five types are Bambusoideae, Oryzoideae, Panicoideae, Chloridoideae and Pooideae. This result is in agreement with the five subfamilies divided by authors according to the morphological difference of constituent cell, also similar to some subfamilies confirmed by our predecessors according to the external morphology. In the evolution, some dis-

* 中国科学院基金资助课题(R850589)。
收稿日期:1999-2-15

tribution characters on the lower surface may be the most primitive in the family, for example, the stomatal apparatus are gathered in 2 – many rows on each side of the intercostal zone, the microhairs are distributed between the veins, the papillae are distributed densely and the number on each long – cell is more, and so on; and others advanced or slightly advanced distribution characters, for instance, the stomatal apparatus are distributed in 1 ~ 2 rows on each side or in the middle part of intercostal zone, the microhairs are only distributed in the middle part of intercostal zone or are absent, the papillae are distributed sparsely and only one is borne on each long – cell or are absent, and so forth. On these grounds, the evolutionary level of the five types were discussed, and the relationships among them correspond to the external morphology and geographic distribution of taxa. The last results show that Bambusoideae is the most primitive in poaceae, Oryzoideae is slightly more advanced than the former, the evolutionary position of Panicoideae is intermediate in the family, Chloridoideae is more advanced than it, and Pooideae is the most advanced among the five subfamilies; the family Poaceae might originate from the World's tropical zone.

Key words Poaceae; Leaf epidermis; Constituent cell; Combinative pattern; Evolutionary trend

有关禾本科植物的叶片表皮,过去国内外一些学者曾作过不同程度的研究,其中工作比较系统、全面的学者有 Prant (1932, 1960)、Davies (1959)、Tateoka et al. (1959)、Metcalf (1960)、Clifford et Watson (1977)、Renvoize (1985)、陈守良等 (1987, 1993)。作者近年来也作过部分研究 (蔡联炳等, 1991, 1994, 1995, 1996), 初步掌握了禾本科叶片表皮的基本特征, 尤其对表皮结构细胞的类型细分、演化及与类群系统发育的关系上作了有异于前人的深层工作。然而, 过去的学者以及作者的研究, 往往局限于表皮结构细胞的形态差异, 而未能从叶面的分布式样上进行考虑, 这种把本来具有一定价值的性状搁置一边的作法, 无疑是解剖应用的一个损失。所以为了注重这方面工作的研究, 本文专就结构细胞的叶面分布进行探讨, 既为这一领域的工作拓开视线, 又为禾本科植物的类群划分、演化分析增加旁证。

1. 材料和方法

本研究的原始资料主要源于作者过去解剖的 203 属 328 种, 并在此基础上新增解剖了以礼草属 *Kengyilia* Yen et J. L. Yang, 对其中比较关键的属在取材上增加了 45 种, 对个别种还进行了重复实验。叶片的选择、取舍同过去一样, 均取自于腊叶标本, 以完好、无损、无病虫害的穗下倒 2 叶为准, 择其叶片的中间部段, 并仅注重于分类意义较大的下表面。实验时先将叶片置于烧杯中水煮 10—15 分钟, 待软化后放在塑料板上用单面刀片轻轻刮去上表皮及叶肉组织, 保留其叶片下表皮薄膜层。然后将薄膜用清水洗净, 再用 1% 的番红染色 1 分钟, 即可置于光镜下观察。观察的同时, 进行描述、绘图、拍照, 最后按常规方法将薄膜脱水封固制成永久片子保存。由于本文实验材料较多, 其材料来源及凭证标本过去已作了一些介绍, 这里限于篇幅, 暂作省略。

文章中采用的术语, 一律参考于 Metcalfe (1960) 和陈守良等 (1993)。

2. 观察结果

通过禾本科 204 属 373 种植物的叶表皮解剖观察,发现禾本科植物的叶片表皮虽然由长细胞、短细胞、气孔器(或称气孔复合体)、微毛、乳突、刺毛和大毛所组成,但各类细胞在叶面的出现与分布情形是不一致的(表 1)。一般长细胞和气孔器细胞是各个类群必备的基本结构细胞或基本功能细胞,短细胞、微毛、乳突、刺毛和大毛的类群分布不完全,属于有选择着生的不定细胞;长细胞普遍分布于叶片的下表面、脉上脉间,其余各类细胞数量通常偏少,镶嵌于长细胞间或附生于长细胞上,其叶面分布往往随类群而异。现除长细胞外,根据各类细胞在叶片下表面的组合式样,可将禾本科植物的叶片表皮分为如下 5 个基本类型:

A. 竹型 Bambusoid type (图 1:1)

表 1 禾本科 204 属代表植物叶片下表皮结构细胞的分布比较

Table 1 Comparison of distribution of the constituent cells on the lower epidermises of leaf blades of representative plants in 204 genera of Poaceae

Genera	No. of species studied	Short - cells	Stomatal apparatus	Micro - hairs	Papillae	Prickle - hairs	Macro - hairs
<i>Dinochloa</i>	1	O(lr), B(s or p)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	O(sp), B(co)	A
<i>Melocalamus</i>	1	O(sr or s), B(s)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	B(sp)	A
<i>Bambusa</i>	3	OB(s or p)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori or odl)	OB(sp)	OB(sp)
<i>Sinocalamus</i>	2	OB(p or s)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	O(oc), B(co)	OB(co)
<i>Dendrocalamus</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	OB(sp)	OB(co)
<i>Lingnaria</i>	1	OB(s or p)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	O(sp), B(oc)	A
<i>Oxytenanthera</i>	1	O(s or sr), B(s)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	OB(sp)	A
<i>Brachystachyum</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	O(sp), B(co)	O(co)
<i>Shibataea</i>	1	OB(s)	Ba, GS(tm)	B	De(ori or odl)	O(oc), B(co)	A
<i>Indosasa</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	B(co)	A
<i>Chimonobambusa</i>	1	O(p), B(p or s)	Ba, Gs(tm)	B	O(ori)	A	A
<i>Semiarundinaria</i>	1	O(s or sr), B(s)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	B(sp)	B(oc)
<i>Sinobambusa</i>	1	O(lr), B(s)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	B(sp)	O(sp)
<i>Phyllostachys</i>	5	O(s or p), B(s)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	O(co), B(sp)	O(sp)
<i>Sasamorpha</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(ot)	B	De(ori or odl)	B(sp)	A
<i>Indocalamus</i>	3	O(p or s), B(s)	Ba, Gs(tm)	B	Sp(odl)	O(sp), B(co)	B(sp)
<i>Sasa</i>	1	O(p or s), B(s)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	O(oc), B(sp)	A
<i>Yushania</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(ot)	B	De(ori)	O(co), B(sp)	A
<i>Sinarundinaria</i>	2	OB(p or s)	Ba, Gs(tm)	B	De(ori)	OB(sp)	A
<i>Pleioblastus</i>	2	OB(s)	Ba, Gs(tm)	Gm	De(ori or odl)	O(sp), B(co)	O(sp)
<i>Pseudosasa</i>	2	O(s or sr), B(s)	Ba, Gs(tm)	B	De(odl or ori)	O(oc), B(co)	O(oc)

续表 1:

Genera	No. of species studied	Short –	Stomatal	Micro –	Papillae	Prickle –	Macro –
		cells	apparatus	hairs		hairs	hairs
		Oryzoid	type				
<i>Oryza</i>	1	O(lr), B(s)	Ba, Gs(tm)	B	De(odl)	O(sp)	A
<i>Leersia</i>	1	O(lr), B(s)	Ba, Gs(ot)	B	De(odl)	O(sp)	A
<i>Chikusichloa</i>	1	O(lr), B(s or p)	Ba, Gs(tm)	B	A	A	A
<i>Zizania</i>	1	O(lr), B(s or p)	Ba, Gs(tm)	B	De(odl)	O(sp)	A
<i>Hygroryza</i>	1	O(lr), B(s)	Nb, Db	B	De(odl)	O(oc)	A
		Panicoid	type				
<i>Centotheca</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(ot)	OB	A or Sp(ool)	OB(sp)	A
<i>Lophantherum</i>	1	O(s), B(p or s)	Ba, Gs(ot)	B	A	A	A
<i>Danthonia</i>	1	O(s or p), B(s)	A	B	A	O(oc)	B(oc)
<i>Schismus</i>	1	O(sr or s), B(s)	Ba, Gs(ot)	B	A	O(sp)	B(oc)
<i>Moliniopsis</i>	1	OB(s)	A	B	A	A	A
<i>Arundo</i>	1	OB(s)	Ba, Db	OB	A	O(co), B(sp)	A
<i>Phragmites</i>	2	OB(s or p)	Nb, Db	B(oc)	A	OB(co)	B(oc)
<i>Neyraudia</i>	1	OB(p or s)	Ba, Gs(ot)	B(oc)	A	O(sp)	A
<i>Thysanolaena</i>	1	OB(p or s)	Nb, Db	B	A	B(co)	B(sp)
<i>Aristida</i>	3	O(s or sr)	Ba, Db	B	A	O(sp)	A
<i>Rhynchelytrum</i>	1	OB(s)	Ba, Gm(ot)	B	A	B(co)	A
<i>Melinis</i>	1	OB(s)	Ba, Db	B	Sp(ool)	O(oc), B(co)	B(sp)
<i>Ichnanthus</i>	1	O(lr)	Ba, Gs(ot)	B	A	A	A
<i>Cyrtococcum</i>	1	O(s)	Ba, Gs(ot)	OB	A	O(co), B(oc)	B(co)
<i>Leptoloma</i>	1	O(s or sr)	Ba, Gm(ot)	B	Sp(ool)	B(sp)	A
<i>Pseudoraphis</i>	1	O(s)	Ba, Gm(ot)	B	Sp(ool)	OB(oc)	A
<i>Eriachne</i>	1	OB(s)	Ba, Gm(ot)	B	A	B(sp)	B(sp)
<i>Andropogon</i>	1	O(s or sr)	Ba, Gm(ot)	B	De(ori)	O(sp)	A
<i>Cymbopogon</i>	2	OB(s or p)	Ba, Gm(ot)	B	Sp(ool)	O(sp or oc)	A
<i>Schizachyrium</i>	1	O(sr), B(s)	Ba, Gs(ot)	B	A	O(co)	A
<i>Eremopogon</i>	1	O(lr), B(s or p)	Ba, Gm(ot)	B	Sp(ool)	OB(oc)	B(oc)
<i>Heteropogon</i>	1	O(s or sr), B(s)	Ba, Gs(ot)	B	Sp(ool)	A	A
<i>Themeda</i>	2	OB(s)	Ba, Gm(ot)	B	Sp(ori)	O(co or sp)	A
<i>Dichanthium</i>	2	O(sr or s), B(s)	Ba, GmGs(oo)	B	Sp(ori or a)	O(co)	A
<i>Capillipedium</i>	3	O(s or sr), B(s)	Ba, Gm(ot)	B	Sp(ori)	OB(sp or oc)	O(sp or oc)
<i>Bothriochloa</i>	2	O(s or sr), B(s)	Ba, Gs(ot)	B	Sp(ori)	B(sp)	B(sp)
<i>Imperata</i>	1	O(s), B(p or s)	Ba, Gm(ot)	B	Sp(ori)	A	A

续表 1:

Genera	No. of species studied	Short - cells	Stomatal apparatus	Micro - hairs	Papillae	Prickle - hairs	Macro - hairs
<i>Miscanthus</i>	3	O(sr or s), B(s)	Ba, Gs(ot)	B	Sp(ool)	A	A
<i>Saccharum</i>	1	OB(s)	Ba, Gm(tm)	B	A	A	A
<i>Narenga</i>	1	OB(s)	Ba, Gm(ot)	B	A	B(sp)	A
<i>Erianthus</i>	1	OB(s)	Ba, Gm(ot)	B	Sp(ool)	O(co), B(sp)	A
<i>Eccoilopus</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(ot)	B	Sp(ori)	B(oc)	B(sp)
<i>Spodiopogon</i>	2	OB(s)	Ba, Gs(ot)	B	Sp(ori)	A	A
<i>Microstegium</i>	2	OB(s)	Ba, Db	OB	De(ori)	A	B(sp)
<i>Eulalia</i>	2	OB(s or p)	Ba, GsGm(ot)	OB	A	O(oc), B(sp)	A
<i>Pseudopogonatherum</i>	1	O(s)	Ba, Gm(ot)	B	Sp(ool)	A	A
<i>Digitaria</i>	3	O(s or sr), B(s)	Ba, Db, Gs(ot)	OB	A	OB(sp)	B(sp)
<i>Eulaliopsis</i>	1	OB(s or p)	Ba, Db	B	A	O(oc)	A
<i>Pogonatherum</i>	1	O(s)	Ba, Gm(ot)	OB	Sp(ori)	O(oc)	A
<i>Apocopis</i>	1	O(s or sr)	Ba, Gs(ot)	Gm	Sp(odl)	A	A
<i>Germainia</i>	1	O(s)	Ba, GsGm(ot)	Gm	Sp(odl)	A	B(sp)
<i>Dimeria</i>	1	O(s or sr)	Ba, Gs(ot)	B	Sp(ori)	A	A
<i>Chrysopogon</i>	1	OB(p or s)	Ba, Db	B	A	A	A
<i>Apluda</i>	1	B(s)	Ba, Gm(ot)	OB	A	O(co), B(sp)	B(oc)
<i>Ischaemum</i>	2	O(s)	Ba, Db	OB	De(odl)	OB(co)	B(oc)
<i>Stenotaphrum</i>	1	O(s or sr), B(s)	Ba, Gs(ot)	B	A	A	A
<i>Phacelurus</i>	1	O(s or p), B(s)	Ba, Gm(ot)	OB	A	A	A
<i>Arundinella</i>	3	O(s or sr), B(s or p)	Ba, Db	B	A	B(sp)	B(sp)
<i>Garnotia</i>	1	O(s or p), B(s)	Ba, Gs(ot)	B	A	B(sp)	A
<i>Isachne</i>	3	O(sr or s)	Ba, Gs(ot)	OB	Sp(ool)	OB(sp)	A
<i>Panicum</i>	3	O(sr or s), B(s)	Ba, Db	B	A or Sp(ool)	A	B(sp)
<i>Vetiveria</i>	1	OB(p)	Ba, Db	B	A	A	A
<i>Sorghum</i>	2	OB(s or p)	Ba, Db	B	A	A	A
<i>Ottlochloa</i>	1	O(s or lr), B(s)	Ba, Gs(ot)	B	A	B(sp)	A
<i>Sacciolepis</i>	1	O(lr), B(s)	Ba, Gs(ot)	OB	A	O(co)	A
<i>Acroceras</i>	1	B(s)	Ba, Gs(ot)	B	A	OB(co)	A
<i>Oplismenus</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(ot)	B	A or Sp(ool)	B(oc)	A
<i>Echinochloa</i>	2	A or O(s)	Ba, Db	B	Sp(ool)	O(oc)	A
<i>Eriochloa</i>	1	O(s or sr)	Ba, Db	B	A	B(sp)	B(co)
<i>Paspalum</i>	2	O(s)	Ba, Gs(ot)	B	A	B(co)	B(sp)
<i>Axonopus</i>	1	O(s or sr)	Ba, Gs(ot)	B	Sp(ool)	B(oc)	A

续表 1:

Genera	No. of species studied	Short – cells	Stomatal apparatus	Micro – hairs	Papillae	Prickle – hairs	Macro – hairs
<i>Hymenachne</i>	1	O(lr), B(s or p)	Ba, Gs(tm)	Gm	A	A	A
<i>Alloteropsis</i>	1	O(s or sr), B(s)	Ba, GsGm(ot)	B	A	B(sp)	A
<i>Brachiaria</i>	2	O(s), B(s or p)	Ba, Gs(ot)	B	A	A	B(co)
<i>Setaria</i>	3	O(s or sr), B(s)	Nb, Db	OB	A	O(sp), B(co)	A
<i>Pennisetum</i>	2	OB(p or s)	Ba, Db, Gs(ot)	B	A	A	A
<i>Cenchrus</i>	1	O(s or sr), B(s)	Ba, Db	B	A	O(sp), B(co)	A
<i>Elytrophorus</i>	1	O(lr)	Nb, Db	OB	A	O(oc)	A
<i>Paspalidium</i>	1	O(s or sr), B(s)	Nb, Db	B	A	A	A
<i>Hemarthria</i>	1	OB(p or s)	Ba, Db	B	Sp(ool)	OB(oc)	A
<i>Rottboellia</i>	1	O(s or sr), B(s)	Ba, Gs(ot)	B	A	A	A
<i>Mnesithea</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(ot)	B	A	A	A
<i>Hackelochloa</i>	1	O(p or sr), B(p or s)	Ba, Db	B	A	A	B(sp)
<i>Eremochloa</i>	2	OB(p or s)	Ba, Db	B	A	B(oc)	B(co)
<i>Thaumastochloa</i>	1	O(p), B(s)	Ba, Gs(ot)	B	A	A	A
<i>Ophiuros</i>	1	OB(p or s)	Ba, Db	B	A	A	A
<i>Arthraxon</i>	3	OB(s)	Ba, Gs(ot)	B	A	A	B(sp)
<i>Thuarea</i>	1	O(sr or s), B(s)	Ba, Gs(ot)	B	A	A	B(sp)
<i>Coix</i>	1	O(p, s or sr), B(p or s)	Ba, Db	B	A	O(oc)	A
<i>Sclerachne</i>	1	O(s or sr), B(s)	Ba, Db	B	A	A	A
<i>Polytoca</i>	1	O(P), B(p or s)	Ba, Gs(ot)	B	A	A	A
<i>Zea</i>	1	OB(s or p)	Ba, Db	OB	Sp(ool) or A	A	A
Chloridoid type							
<i>Enneapogon</i>	1	O(s), B(p or s)	Ba, Gs(oo)	Gm	A	O(sp)	B(sp)
<i>Leptochloa</i>	1	O(sr), B(s)	Ba, Gs(ot)	Gm	Sp(ool)	O(co), B(sp)	A
<i>Aeluropus</i>	1	O(s), B(p or s)	Ba, Gs(oo)	Gm	Sp(ool)	O(sp)	A
<i>Orinus</i>	2	OB(p or s)	Ba, Gs(oo)	Gm	Sp(ool)	A	A
<i>Cleistogenes</i>	3	O(s or sr), B(p or s)	Ba, Gs(oo)	Gm	Sp(ool)	O(co)	A
<i>Diplachne</i>	1	O(s), B(p or s)	Ba, Gm(tm)	Gm(oc)	Sp(ool)	O(oc)	A
<i>Eragrostis</i>	3	OB(s or p)	Ba, Gm(ot)	B(oc)	A	A	A
<i>Desmostachya</i>	1	O(s or sr), B(s or p)	Ba, Gs(oo)	Gm	A	A	A
<i>Muhlenbergia</i>	2	OB(s)	Ba, Gs(oo)	OB	Sp(ool)	O(co)	O(oc)
<i>Crypsis</i>	1	OB(p or s)	Ba, Gs(oo)	Gm	A	A	A
<i>Buchloë</i>	1	O(lr), B(s or p)	Ba, Db, Gs(oo)	Gm	Sp(ool)	A	B(oc)
<i>Sphaerocaryum</i>	2	O(sr or s)	Nb, Gs	Gm	Sp(ool)	A	A

续表 1:

Genera	No. of species studied	Short - cells	Stomatal apparatus	Micro - hairs	Papillae	Prickle - hairs	Macro - hairs
<i>Zoysia</i>	2	OB(p or s)	Ba, Gs(oo)	Gm	A	A	A
<i>Tragus</i>	1	O(sr or s), B(s)	Ba, Gs(oo)	Gm	A	A	A
<i>Harpachne</i>	1	OB(s or p)	Ba, Gm(ot)	B	A	A	B(oc)
<i>Bouteloua</i>	1	O(lr), B(p or s)	Ba, Gs(oo)	Gm	A	A	A
<i>Perotis</i>	1	O(s)	Ba, Gm(oo)	Gm	A	A	A
<i>Eleusine</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(oo)	Gm	A	A	A
<i>Microchloa</i>	1	O(s or p)	Ba, Gm(ot)	Gm	Sp(ool)	O(sp)	A
<i>Cynodon</i>	1	O(lr), B(p or s)	Ba, Gs(oo)	Gm	Sp(ool)	O(oc)	A
<i>Enteropogon</i>	1	OB(s)	Ba, GsGm(ot)	Gm	Sp(ool)	O(co)	A
<i>Eustachys</i>	1	O(sr or s)	Ba, Gs(oo)	Gm	Sp(ool)	A	A
<i>Chloris</i>	2	O(lr), B(p or s)	Ba, Gs(oo)	Gm	Sp(ool)	O(sp)	A
<i>Spartina</i>	1	OB(s)	A	Gm	A	A	A
<i>Acrachne</i>	1	O(s or sr)	Ba, Gs(oo)	Gm	A	A	A
<i>Dactyloctenium</i>	1	O(lr), B(s)	Ba, Gs(ot)	Gm	Sp(ool)	A	B(oc)
<i>Tripogon</i>	2	O(sr or s), B(s)	Ba, Gs(oo)	Gm	A	A	A
<i>Lepturus</i>	1	OB(s)	Ba, Gm(tm)	Gm	Sp(ool)	O(co)	A
<i>Sporobolus</i>	2	OB(p)	Ba, Gm(ot)	Gm	A	O(oc)	A
<i>Coelachne</i>	1	A or O(s)	Ba, Gs(oo)	B	Sp(ool)	A	A
<i>Coleanthus</i>	1	O(s)	Ba, Gs(oo)	Gm	A	A	A
		Pooid type					
<i>Glyceria</i>	2	A or O(s)	Ba, Gm(ot)	A	Sp(ool)	O(sp)	A
<i>Catabrosa</i>	1	O(p or s)	Ba, Gs(ot)	A	Sp(ool)	A	A
<i>Schizachne</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(oo)	A	A or Sp(ool)	O(oc)	A
<i>Puccinellia</i>	2	OB(p or s)	Ba, Db	A	Sp(ool)	A	A
<i>Melica</i>	4	OB(s or p)	A	A	A	O(co), B(sp)	A
<i>Poa</i>	5	OB(p or s)	Ba, Gs(oo)	A	A	O(co), B(sp)	A
<i>Festuca</i>	3	OB(p or s)	A or Gs(oo)	A	A	OB(sp)	A
<i>Aulacolepis</i>	1	A	A	A	A	OB(sp)	A
<i>Leucopoa</i>	1	OB(s)	A	A	A	A	A
<i>Phaenosperma</i>	1	O(p), B(s)	A	A	A	OB(co)	A
<i>Diarhena</i>	1	O(sr), B(p or s)	A	A	A	OB(co)	A
<i>Brachyelytrum</i>	1	O(sr or s)	Ba, Gs(ot)	A	A	OB(co)	O(sp)
<i>Dactylis</i>	1	A	Ba, Gs(ot)	A	A	O(oc)	A
<i>Cynosurus</i>	1	O(p or s), B(s)	Ba, Gs(oo)	A	A	A	A

续表 1:

Genera	No. of species studied	Short - cells	Stomatal apparatus	Micro - hairs	Papillae	Prickle - hairs	Macro - hairs
<i>Briza</i>	1	O(s)	A(or oc)	A	A	O(sp)	A
<i>Spinifer</i>	1	OB(sr, p or s)	Ba, Gm(ot)	A	A	A	A
<i>Deschampsia</i>	1	OB(p or s)	Ba, Gm(ot)	A	A	OB(sp)	A
<i>Duthiea</i>	1	OB(p or s)	A	A	A	O(co)	A
<i>Koeleria</i>	1	O(s)	A or Gm(oo)	A	A	O(oc), B(co)	A
<i>Trisetum</i>	2	A	Ba, Gs(oo)	A	A	OB(co)	A
<i>Helictotrichon</i>	3	O(p or s)	Ba, Gs(ot)	A	A	O(sp)	A
<i>Avena</i>	1	A	Ba, Gs(oo)	A	A	O(co)	A
<i>Bromus</i>	3	O(s) or A	Ba, Db	A	A	OB(oc)	B(oc)
<i>Littledalea</i>	1	OB(s or p)	A	A	A	A	A
<i>Hierochloë</i>	1	B(s)	Ba, Db	A	A	O(co), B(oc)	A
<i>Anthoxanthum</i>	1	A	A(or oc)	A	A	O(sp)	A
<i>Phalaris</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(ot)	A	A	OB(co)	A
<i>Beckmannia</i>	1	O(s)	Ba, Gs(ot)	A	A	O(oc)	A
<i>Milium</i>	1	A	Ba, Gs(oo)	A	A	O(sp)	A
<i>Deyeuxia</i>	3	OB(s or p)	A	A	A	OB(co)	A
<i>Calamagrostis</i>	2	OB(s or p)	Ba, Gm(ot)	A	A	O(co), B(sp)	A
<i>Anisachne</i>	1	O(s), B(p)	A	A	A	OB(co)	A
<i>Agrostis</i>	4	A or O(s)	Ba, Gs(oo)	A	A	O(co), B(sp)	A
<i>Cinna</i>	1	O(s)	Ba, Gs(oo)	A	A	O(co), B(sp)	A
<i>Polypogon</i>	1	O(s)	Ba, GsGm(oo)	A	A	O(co), B(oc)	A
<i>Phleum</i>	2	OB(s)	Ba, Db	A	A	O(co), B(oc)	A
<i>Alopecurus</i>	2	A	Ba, Db, Gs(ot)	A	A	O(sp)	A
<i>Oryzopsis</i>	2	O(s), B(p or s)	Ba, Gs(ot)	A	A	OB(co)	A
<i>Ptilagrostis</i>	1	O(s), B(s or p)	A	A	A	O(co), B(sp)	A
<i>Stipa</i>	3	OB(p or s)	A	A	A	O(sp)	O(oc)
<i>Achnatherum</i>	3	OB(s or p)	A(or oc)	A	A	A or O(oc)	A
<i>Orthoraphium</i>	1	OB(s or p)	A(or sp)	A	A	OB(sp)	A
<i>Psammochloa</i>	1	OB(s or p)	Ba, Db	A	A	A	A
<i>Timouria</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(oo)	A	A	O(sp)	A
<i>Stephanachne</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(oo)	A	A	O(co), B(oc)	A
<i>Sinochasea</i>	1	OB(p or s)	A(or oc)	A	A	O(co), B(sp)	A
<i>Brachypodium</i>	1	O(p or s)	Ba, Gs(oo)	A	A	O(sp), B(co)	O(oc)
<i>Leymus</i>	3	OB(p or s)	Ba, Gs(ot)	A	A	OB(oc)	A

续表 1:

Genera	No. of species studied	Short - cells	Stomatal apparatus	Micro - hairs	Papillae	Prickle - hairs	Macro - hairs
<i>Psathyrostachys</i>	4	OB(s)	Ba, Db	A	A	OB(co)	A
<i>Hordeum</i>	5	OB(s or p)	Ba, Gs(oo)	A	A	OB(co or sp)	A(or oc)
<i>Elymus</i>	12	OB(s or p)	Nb, Db or Gs	A	A	OB(co or sp)	OB(oc)
<i>Taeniatherum</i>	1	OB(s)	Ba, Gs(ot)	A	A	O(sp)	O(oc)
<i>Asperella</i>	2	O(s)	A	A	A	OB(sp)	O(oc)
<i>Roegneria</i>	16	OB(s or p)	A or Gs(oo)	A	A	A or OB(co)	O(oc)
<i>Kengyilia</i>	9	OB(s or p)	Ba, Db or Gs	A	A	OB(sp or a)	O(sp)
<i>Lolium</i>	1	O(s)	A(or sp)	A	A	O(sp)	A
<i>Agropyron</i>	4	OB(s or p)	Ba, Gs(oo)	A	A	O(co), B(sp)	A
<i>Eremopyrum</i>	2	O(s)	Ba, Db	A	A	OB(sp)	A
<i>Haynaldia</i>	1	O(s)	Ba, Db	A	A	OB(oc)	O(sp)
<i>Heteranthelium</i>	1	O(s)	Ba, Gs(oo)	A	A	OB(oc)	O(oc)
<i>Secale</i>	2	OB(s)	Ba, Gs(ot)	A	A	O(oc)	A
<i>Parapholis</i>	1	O(p or s)	A(or sp)	A	A	A	A
<i>Aegilops</i>	21	O(p or s), B(s or a)	Ba, Gs(oo)	A	A	OB(sp or a)	O(sp or a)
<i>Elytrigia</i>	2	OB(s or p)	Ba, Gs(oo)	A	A	O(sp or a)	A
<i>Triticum</i>	15	OB(s or p)	Ba, Gs(oo)	A	A	OB(co or a)	A or O(sp)

Annotations A or a: absent. B: between the veins. Ba: in band. De: dense. Db: dispersive between the veins. Gm: gathered in the middle part of intercostal zone. Gs: gathered on each side of the intercostal zone. Nb: non in band. O: over the veins. Sp or sp: sparse. co: common. lr: in long row. oc: occasional. odl: occurring disorderly in the form of 2 - many on each long - cell. oo: only one row. ool: occurring in the form of only one on each long - cell. orl: occurring in the row of 2 - many on each long - cell. ot: 1 - 2 rows. p: paired. s: solitary. sr: in short row. tm: 2 - many rows.

竹型的下表皮细胞类型齐全,其短细胞分布于脉上脉间,单生或成对,稀脉上成排;气孔器常 2—多列集于脉间每侧,并被乳突所遮饰;微毛稀疏分布于脉间;乳突密布于下表面,常多个成排附生于长细胞上;刺毛较普遍,多分布于脉间;大毛如有,脉上脉间均可着生。如 *Dinochloa scandens*, *Sinocalamus affinis*, *Shibataea chinensis*, *Phyllostachys iridenscens*, *Indocalamus latifolius*, *Sasa longiligulata*, *Sinarundinaria nitida*, *Pseudosasa amabilis* (图版 1:1~8)。

B. 稻型 Oryzoid type (图 1:2)

稻型的下表皮无大毛;短细胞脉上成长排、稀单生,脉间单生或成对;气孔器 2—多列、稀 1 列分布于脉间每侧,无乳突遮饰;微毛生于脉间,常近靠气孔带列;乳突通常密布于下表面,每一长细胞多个紊乱附生;刺毛稀少,仅生于脉上。如 *Oryza sativa*, *Leersia hexandra*, *Zizania caduciflora*, *Chikusichloa mutica* (图版 1:9~12)。

C. 黍型 Panicoid type (图 1:3)

黍型的下表皮脉间多数较宽;短细胞脉上通常单生或成排、脉间单生或成对,稀缺如;气

孔器常 1—2 列分布于脉间每侧或脉间中部;微毛主生脉间,偶生脉上;乳突如有,分布于脉间,通常单个生于长细胞上;刺毛稀少或缺如,可脉上脉间着生;大毛如有,仅分布于脉间。如 *Centotheca lappacea*, *Phragmites communis*, *Cymbopogon distans*, *Dichanthium annulatum*, *Digitaria sanguinalis*, *Ottochloa nodosa*, *Acroceras munroanum*, *Eriochloa villosa*, *Pennisetum alopecuroides*, *Ophiuros exaltatus*, *Coix lacryma-jobi*, *Zea mays*(图版 2:13~24)。

D. 虎尾草型 Chloridoid type (图 1:4)

虎尾草型的下表皮通常无大毛、脉间较窄;短细胞脉上单生或成排联生、脉间成对或单生,稀缺如;气孔器多数情况呈 1 列分布于脉间中部或脉间每侧;微毛量少,常分布于脉间中部;乳突稀少或缺如,每一长细胞上常单个着生;刺毛如有,一般分布于脉上。如 *Leptochloa panicea*, *Cleistogenes hancei*, *Diplachne fusca*, *Eleusine indica*, *Microchloa indica*, *Enteropogon dolichostachyus*, *Dactyloctenium aegyptium*(图版 3:25~31)。

E. 早熟禾型 Pooid type (图 1:5)

早熟禾型的下表皮缺乏微毛,通常也无乳突发生;短细胞可生于脉上脉间、单生或成对,稀缺如;气孔器如有,多稀疏呈 1 列分布于脉间两侧或脉间中部;刺毛时有发生,可密布于脉上脉间;大毛通常不着生,如有则多分布于脉上。如 *Diarrhena manshurica*, *Littledalea tibetica*, *Elymus excelsus*, *Roegneria stricta*, *Triticum aestivum*(图版 3:32~36)。

3. 讨 论

3.1 从观察结果可知,禾本科叶片下表皮结构细胞的组合式样可以划分为 5 个基本类型,但如果按照这 5 个基本类型对禾本科进行类群划分,其结果将与过去依照结构细胞形态差异而区分的 5 个亚科是基本一致的(蔡联炳等,1995),同时也与前人根据外部形态而确认的一些亚科有类似之处(中国科学院植物研究所,1976;王世金等,1986;郭本兆等,1988),即竹型相当于竹亚科 Bambusoideae,稻型相当于稻亚科 Oryzoideae,黍型相当于黍亚科 Panicoideae,虎尾草型相当于虎尾草亚科 Chloridoideae,早熟禾型相当于早熟禾亚科 Pooideae。看来,表皮结构细胞的叶面分布式样对禾本科类群的鉴分具有一定的参考价值。其亚科级的分类检索如下:

1. 下表皮具微毛;通常亦具乳突。
 2. 乳突常密布于下表皮脉间,每一长细胞多个着生;气孔器常 2—多列集于脉间每侧。
 3. 气孔器被乳突所遮饰;刺毛较普遍,主生脉间;乳突于长细胞上通常成排着生;下表皮稀具大毛 竹亚科 Bambusoideae
 3. 气孔器无乳突遮饰;刺毛稀少,仅生脉上;乳突于长细胞上通常紊乱着生;下表皮无大毛 稻亚科 Oryzoideae
 2. 乳突疏布于下表皮脉间或缺如,每一长细胞通常单个着生;气孔器常 1—2 列分布于脉间每侧或脉间中部。
 4. 微毛分布于脉间各区、甚至脉上;下表皮脉间通常较宽、时有大毛着生;刺毛可出现于脉上、脉间 黍亚科 Panicoideae
 4. 微毛一般分布于脉间中部;下表皮脉间通常较窄、无大毛着生;刺毛一般仅出现于脉上 虎尾草亚科 Chloridoideae
1. 下表皮无微毛;通常亦无乳突 早熟禾亚科 Pooideae

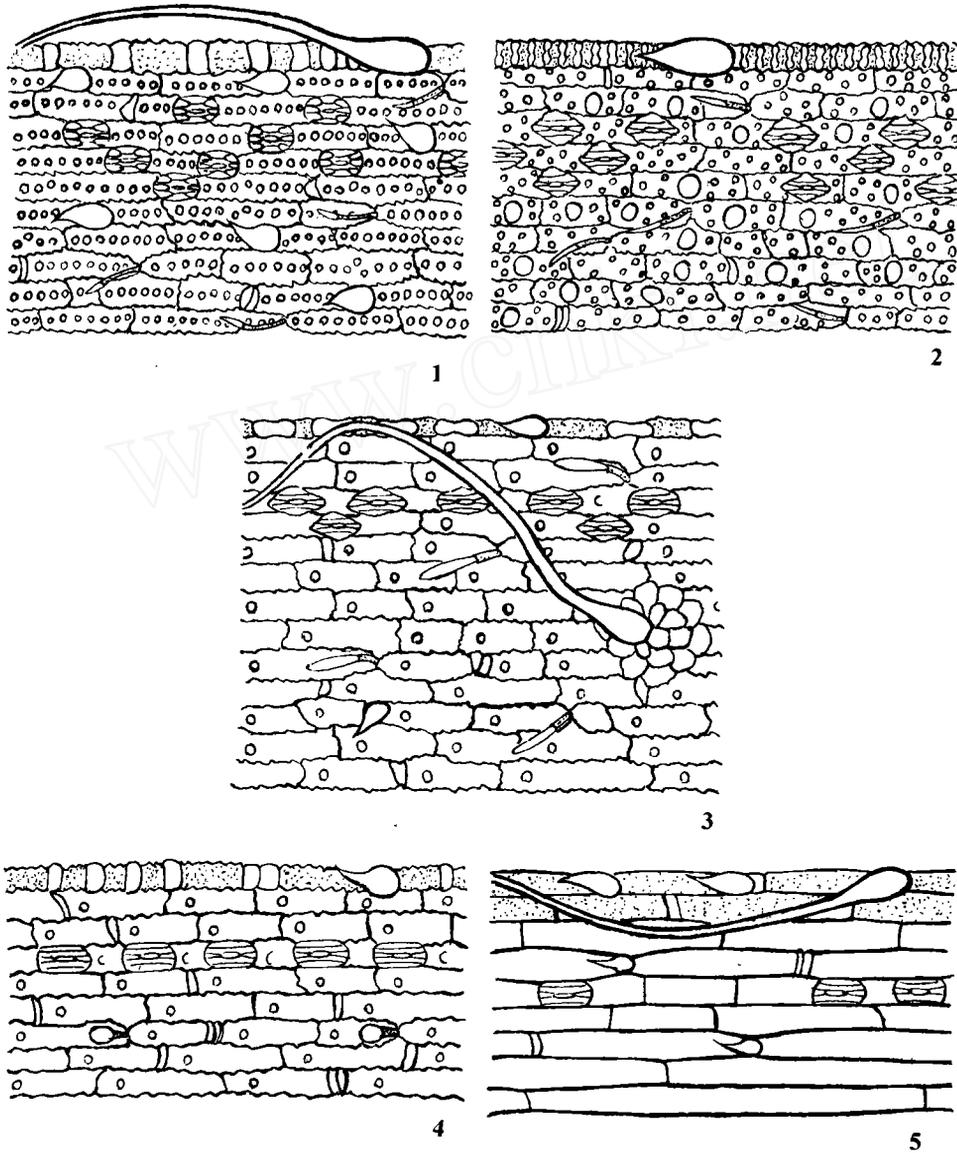


图1 禾本科叶片下表皮结构细胞的基本组合式样

Fig.1 Basic combinative patterns of the constituent cells on the lower epidermises of leaf blades of Poaceae

1. Bambusoid type; 2. Oryzoid type; 3. Panicoid type; 4. Chloridoid type; 5. Pooid type.

3.2 过去的研究表明,禾本科叶片表皮结构细胞的总体演化趋势是简化(蔡联炳等,1994)。如是这样,则结构细胞在叶面的分布也存在演化趋势,其中最为明显的演化趋势有3个,即气孔器2—多列集于脉间每侧→1—2列分布于脉间每侧或脉间中部→仅1列分布于脉间每侧或脉间中部、甚至缺如;微毛分布于下表皮脉间→仅分布于脉间中部→下表皮无微毛着生;乳突密布于下表皮,每一长细胞多个着生→疏布于下表皮,每一长细胞单个着生→下表皮无乳突着生。现按此演化趋势不难看出,竹型和稻型的下表皮气孔器通常2—多列集于

脉间每侧,微毛分布于脉间,乳突密布于下表面,每一长细胞多个着生,是处于较低的演化水平,且前者竹型细胞类型全面,微毛疏散于脉间各区,乳突于各长细胞上数量均多而其进化水平显得更低;黍型和虎尾草型的下表面气孔器通常 1—2 列分布于脉间每侧或脉间中部,微毛均有类群仅分布在脉间中部,乳突疏散于下表面,每一长细胞常单个着生,其演化水平居高,但后者虎尾草型的下表皮通常无大毛,微毛量少,一般仅分布于脉间中部,脉间中部或两侧的气孔器多数情况明显减至 1 列,其演化程度又偏高于黍型;早熟禾型的下表皮无微毛,通常也无乳突,脉间两侧或中部的气孔器多数情况仅稀疏出现 1 列或甚至缺如,因而其进化程度在 5 个类型中最高。

3.3 禾本科叶面上表皮结构细胞形成的 5 个基本类型的演化层次被确认后,印证在宏观类群上则竹亚科最原始、稻亚科次之、黍亚科演化居中、虎尾草亚科已见高级、早熟禾亚科最高级。这不仅与过去依据结构细胞形态差异而分析的 5 亚科演化级次完全相符(蔡联炳等, 1996),而且与 5 亚科外部形态上的进化、甚至地理扩展趋势也基本吻合。如竹亚科具有原始于其它亚科的假花序、假小穗和前叶;稻亚科虽普具真花序,但相互紧扣或边缘合生的内、外稃也很原始;黍亚科却在圆锥花序的基础上演化出了柄、轴愈生的总状花序;而虎尾草亚科的相当种类已具备了更为高级的指状簇生或细狭单生的穗状花序;到了早熟禾亚科,则穗状花序已发展到了粗厚、坚实、几与穗轴对称的完全程度。地理分布上,原始的竹亚科、稻亚科以及演化居中的黍亚科主要分布于世界高温潮湿的热带、亚热带区域;较进化的虎尾草亚科多数类群已扩展到了世界的温带以至于寒带;而最进化的早熟禾亚科则已成为主生温带地域的凉温性植物类群了。当然,5 个亚科的演化层次和地理演扩趋势既是这样,那么禾本科起源于世界的热带区域(胡成华等, 1990)便是无可置疑的结论了。

参 考 文 献

1. 中国科学院植物研究所主编. 中国高等植物图鉴(第五册)北京: 科学出版社, 1976
2. 王世金, 郭本兆, 李健华. 中国主要禾本科植物颖果形态的基本类型与系统分类. 植物分类学报, 1986, 24(5): 327~345
3. 陈守良, 金岳杏, 吴竹君. 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, 1987: 1~13
4. 陈守良, 金岳杏, 吴竹君. 禾本科叶片表皮微形态图谱. 南京: 江苏科学技术出版社, 1993
5. 胡成华, 高兆杉, 安树清等. 关于禾本科植物起源问题的探讨. 南京大学学报(自然科学版), 1990, 26(1): 95~100
6. 郭本兆, 时英, 郭延平. 禾本科花序的形态演化与系统分类. 西北师范学院学报, 专辑: 1988, 6~9
7. 蔡联炳, 王世金, 李健华. 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, 1991, 10: 1~14
8. 蔡联炳, 王世金, 郭延平. 禾本科植物叶片表皮结构细胞的演变趋势及其机理的研究. 高原生物学集刊, 1994, 12: 13~27
9. 蔡联炳, 郭延平. 禾本科植物叶片表皮结构细胞主要类型的演化与系统分类和发育途径的探讨. 西北植物学报, 1995, 15(4): 323~335
10. 蔡联炳, 郭延平. 禾本科植物叶片表皮结构细胞主要类型的演化与系统分类和发育途径的探讨(续). 西北植物学报, 1996, 16(1): 65~72
11. Clifford H. T., Watson J. Identifying Grasses: data, methods and illustrations. University of Queensland Press, 1977
12. Davies I. The use of epidermal characteristics for the identification of grasses in the leafy stage. Journ. Br. Grassl. Soc. 1959, 14: 7~16
13. Metcalfe C. R. Anatomy of the Monocotyledons, 1. Gramineae. Oxford: Clarendon Press. 1960