

稃属颖果微形态及其系统学意义

姜斌^{1,2}, Paul M. PETERSON³, 刘青^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3. Department of Botany, Smithsonian Institution, Washington DC 20013-7012, USA)

摘要:在电子扫描显微镜下观察了稃属(*Eleusine* Gaertn.) 9种植物颖果的微形态特征。结果表明,稃属颖果有卵形、披针形和矩圆形3种腹面形状,压扁方式有背腹压扁及两侧压扁,腹面形态有平腹面和凹腹面两种,胚比为0.29~0.58,种脐比为0.10~0.24,颖果纹饰有2种,包括疣突状一级纹饰和疣突规则排列构成的复合网状(二级)纹饰,表面小孔平均直径0.57~1.31 μm ,分布密度为30~200个(100 μm^2)。稃属植物的颖果腹面形状、纹饰、表面小孔直径及平均密度等性状,可为种类鉴定及种间关系分析提供有价值的证据。稃属颖果腹面形态呈平腹面或凹腹面,颖果体积相对小,生活周期相对缩短,这可能是与东非季节性干旱气候相适应的。

关键词:稃属; 颖果; 微形态; 分类; 禾本科

中图分类号: Q944.59

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2011)03-0195-10

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.03.001

Caryopsis Micromorphology of *Eleusine* Gaertn. (Poaceae) and Its Systematic Implications

JIANG Bin^{1,2}, Paul M. PETERSON³, LIU Qing^{1*}

(1. Key laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese

Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing

100049, China; 3. Department of Botany, Smithsonian Institution, Washington DC 20013-7012, USA)

Abstract: Caryopsis micromorphological characteristics of nine species of *Eleusine* were studied using the scanning electron microscopy (SEM). The results showed that there were three types of ventral shapes in caryopses including oval, lanceolate, and oblong, two types of compression including dorsiventral and lateral, two types of ventral faces including flat and concave. The embryo proportion ranged from 0.29 to 0.58, and hilum proportion from 0.10 to 0.24. There were two types of surface sculpture including the verrucate simple sculpture and the compound reticulate sculpture composed by the regular spread of verrucae. The mean diameter of caryopsis foveola ranged from 0.57 μm to 1.31 μm with a density from 30 to 200 in 100 μm^2 . It can be concluded that caryopsis ventral shape, sculpture, and foveola are very useful characteristics for the identification of species and the inference of interspecific relationships in *Eleusine*. Because of the flat and concave ventral face, caryopses of *Eleusine* have relatively small bulk, therefore possibly aiding rapid development and maturation. All characters seem to be particularly valuable in climates of East Africa seasonal drought.

Key words: *Eleusine*; Caryopsis; Micromorphology; Classification; Poaceae

收稿日期: 2010-09-16

接受日期: 2010-12-16

基金项目:国家自然科学基金项目(30700043); 中国科学院植物资源保护和可持续利用重点实验室项目(200922); 国家留学基金管理委员会国家公派访问学者项目(2008491004); 中国科学院生命科学领域基础前沿研究专项(KSCX2-EW-J-28)资助

作者简介:姜斌,男,硕士研究生,禾本科重要类群系统与演化研究方向, email: jiangbin@scib.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author, email: liuqing@scib.ac.cn

穆属(*Eleusine* Gaertn.)隶属于禾本科(Poaceae)虎尾草亚科(Chloridoideae)狗牙根族(Cynodonteae)穆亚族(Eleusininae),由德国学者 Josephus Gaertner 建立,约有 10 种,其中 6 种局域分布在热带东非^[1],牛筋草(*E. indica* (L.) Gaertn.)广布于全球温带和热带地区;*E. tristachya* (Lam.) Lam.分布在南美洲的阿根廷、乌拉圭、巴西等地,北美洲和澳大利亚有引种;栽培作物穆子(*Eleusine coracana* (L.) Gaertn.)分布在尼泊尔、中国、缅甸、菲律宾、印度尼西亚、马来西亚、巴西、印度、非洲等地^[2-3],非洲大陆穆子年产量超过 2×10^6 t,全球超过 4.5×10^6 t^[4]。

穆属属下分类缺乏清晰的支持证据^[2,5-7]。其一,种级分类单元 *E. multiflora* Hochst. ex A. Rich. 的归属存在疑问,*E. multiflora* 外稃先端有短尖^[8-9],而与尖稃草属(*Acrachne* Wight & Arn. ex Chiov.)种类相似,有学者认为 *E. multiflora* 是穆属和尖稃草属之间的过渡种类^[1,10]。其二,穆属 *E. indica*、*E. africana* Kennedy-O'Byrne 及 *E. coracana* 3 个分类单元地位混乱,Kennedy-O'Byrne 根据外稃长度差异发表新种 *E. africana*^[11],Harlan 等推测 '*africana*' 是 '*coracana*' 的野生祖先,将其处理为穆子的亚种 *E. coracana* subsp. *africana*^[12];Phillips 根据小穗疏松排列的特征将其处理为牛筋草的亚种 *E. indica* subsp. *africana*^[1],此后,她又将 3 个分类单元处理为 3 个

独立的种^[9,13]。其三,*E. tristachya* 除了澳大利亚有引种外,仅分布在美洲大陆,*E. indica* 则广布于全球温带和热带地区,Neves 等推测该种是 *E. indica* 经长距离散布到美洲大陆,适应当地生境形成的新特有种^[14],*E. indica* 和 *E. tristachya* 种间关系缺乏颖果微形态学支持证据。

禾本科颖果微形态性状对属级和种级分类单元具有较高的鉴定价值^[15-16]。颖果处于颖稃的包裹之中,受外界生境的影响间接、缓和^[17],某些性状受表型基因直接调控而相对稳定^[18],所以,颖果籽实学始终是禾本科系统学研究的重要内容^[19]。禾本科常用的颖果微形态特征包括形状、压扁方式、腹面形态、胚比和种脐比、纹饰等^[17-18]。穆属颖果的果皮与种皮粘和在一起,形成一个薄层透明的膜质,不易与种皮分离,呈囊状包裹颖果^[10]。本文比较分析了穆属 9 种植物颖果的微形态性状,探讨其分类学意义,为穆属系统演化研究提供证据。

1 材料和方法

我们于 2007–2010 年收集到穆属 9 种植物的实验材料(表 1)。*Eleusine semisterilis* S. M. Phillips 仅有采自肯尼亚 Kwale 地区的模式标本记录^[1],本实验未包括该种。

电子扫描显微镜(scanning electron microscopy,

表 1 穆属研究材料
Table 1 Investigated samples of *Eleusine*

植物 Species	凭证标本 Voucher	栽培颖果来源 Culture origin	产地 Locality	图版 Plate
<i>E. africana</i> Kennedy-O'Byrne	Qing Liu 090 (IBSC)	Columbus 2842*	墨西哥 Mexico	I: f, II: d, III: i
	J. D. Snowden 1404 (K)	—	乌干达 Uganda	
穆子 <i>E. coracana</i> (L.) Gaertn.	Qing Liu 093 (IBSC)	ILCA 13733	埃塞俄比亚 Ethiopia	I: a, II: a, III: b
<i>E. floccifolia</i> (Forssk.) Spreng.	Qing Liu 099 (IBSC)	ILCA 15383	埃塞俄比亚 Ethiopia	I: g, II: e, III: d
牛筋草 <i>E. indica</i> (L.) Gaertn.	Qing Liu 092 (IBSC)	ILCA 1042	布隆迪 Burundi	I: h, II: b, III: e
	Bogdan 4783 (K)	—	坦桑尼亚 Tanzania	
<i>E. intermedia</i> (Chiov.) S. M. Phillips	Bogdan 5522 (K)	—	坦桑尼亚 Tanzania	I: c, II: f, III: f
<i>E. jaegeri</i> Pilger	Qing Liu 097 (IBSC)	PI 273888	埃塞俄比亚 Ethiopia	I: d, II: g, III: h
	R. A. Dummer 3655 (K)	—	乌干达 Uganda	
<i>E. kigeziensis</i> S. M. Phillips	Qing Liu 109 (IBSC)	ILCA 1079	布隆迪 Burundi	I: e, II: h, III: g
	E. M. Norman 90 (K)	—	乌干达 Uganda	
<i>E. multiflora</i> Hochst. ex A. Rich.	Qing Liu 100 (IBSC)	PI 226067	肯尼亚 Kenya	I: i, II: c, III: a
<i>E. tristachya</i> (Lam.) Lam.	Qing Liu 107 (IBSC)	PI 230637	墨西哥 Mexico	I: b, II: i, III: c

K: 皇家植物园标本馆, Kew, 英国 Royal Botanic Gardens Herbarium, Kew, Britain; ILCA: 国际非洲物种保育中心, 埃塞俄比亚 International Livestock Centre for Africa, Addis Ababa, Ethiopia; PI: 美国农业部(USDA)遗传资源信息协作网(GRIN) Germplasm Resources Information Network (GRIN) of United States Department of Agriculture (USDA) at Beltsville; * 美国兰考圣安娜植物园标本馆 Rancho Santa Ana Botanic Garden Herbarium (RSA-POM)。

SEM)下观察穆属 9 种植物颖果的微形态特征,每种植物选取 10 ~ 15 粒颖果,颖果在镜下的放置方位是:花柱基位于上端,种脐位于下端,对着外稃的一面为背面,对着内稃的一面为腹面,背腹面之间的两侧为侧面^[8]。上下端之间的距离称为长度,两侧面之间的距离称为宽度,腹面中心至背面中心的距离称为厚度,宽度大于厚度为背腹压扁,宽度小于厚度为两侧压扁^[15,19]。

2 结果

穆属颖果微形态特征包括大小、形状(含压扁方式)、腹面形态、胚比和种脐比、纹饰、表面小孔

等。其中颖果的形状、纹饰和表面小孔为种类的鉴定及种间关系的分析提供了有价值的分类证据。

2.1 颖果大小

植物种子的大小属于种子生物量范畴,反映的是植物对不同环境的适应及生活史策略^[20]。穆属颖果的长度为 0.99 ~ 1.81 mm,宽度为 0.47 ~ 1.48 mm,厚度为 0.49 ~ 1.54 mm(表2)。穆子颖果长度略大于宽度和厚度,与其他种类区别明显。总体上,穆属颖果相对较小,有利于适应干旱生境和相对短的生长季节。

表 2 穆属颖果微形态特征比较
Table 2 Comparison of the caryopsis micromorphology of Eleusine

植物 Species	大小 Size (mm)			形状 Shape	压扁 Compression	胚比 Embryo ratio	种脐比 Hilum ratio	疣突密度 Verruca density (10000 μ m ²)	表面小孔 Foveola	
	长度 Length	宽度 Wide	厚度 Thick						直径 (μm) Diameter	密度 Density (100 μm ²)
<i>E. africana</i>	1.29~1.47	0.78~0.90	0.84~0.92	矩圆形 Oblong	两侧 Lateral	0.45~0.48	0.12~0.13	12~14	0.71 ± 0.11	160~200
穆子 <i>E. coracana</i>	1.20~1.42	1.15~1.48	1.25~1.54	卵形 Oval	两侧 Lateral	0.47~0.56	0.16~0.17	8~10	1.19 ± 0.28	50~70
<i>E. floccifolia</i>	1.16~1.24	0.75~0.95	0.73~0.84	矩圆形 Oblong	背腹 Dorsiventral	0.40~0.43	0.15~0.19	12~14	0.61 ± 0.11	120~130
牛筋草 <i>E. indica</i>	1.12~1.21	0.47~0.66	0.63~0.73	矩圆形 Oblong	两侧 Lateral	0.34~0.42	0.10~0.13	10~15	0.65 ± 0.14	90~130
<i>E. intermedia</i>	1.03~1.18	0.47~0.86	0.60~0.90	披针形 Lanceolate	两侧 Lateral	0.31~0.44	0.12~0.17	15~20	0.74 ± 0.12	90~110
<i>E. jaegeri</i>	0.99~1.47	0.71~0.84	0.49~0.61	披针形 Lanceolate	背腹 Dorsiventral	0.29~0.55	0.12~0.13	15~20	0.57 ± 0.09	90~120
<i>E. kigeziensis</i>	1.64~1.81	0.67~0.78	0.64~0.73	披针形 Lanceolate	背腹 Dorsiventral	0.34~0.42	0.11~0.15	14~18	0.58 ± 0.11	120~150
<i>E. multiflora</i>	1.13~1.21	0.80~0.81	0.88~0.98	矩圆形 Oblong	两侧 Lateral	0.38~0.58	0.23~0.24	15~20	1.31 ± 0.19	30~50
<i>E. tristachya</i>	1.17~1.36	0.85~0.92	0.56~0.70	卵形 Oval	背腹 Dorsiventral	0.50~0.52	0.15~0.17	10~12	0.77 ± 0.15	50~60

2.2 穆属颖果形状

穆属颖果形状包括卵形、披针形和矩圆形^[19,21]。
卵形:颖果上端和下端近圆形,腹部中央最宽,如 *E. coracana* (图版 I : a), *E. tristachya* (图版 I : b)。
披针形:颖果上端和下端钝圆,长度是宽度的两倍以上,如 *E. intermedia* (图版 I : c)、*E. jaegeri* (图版 I : d)、*E. kigeziensis* (图版 I : e)。
矩圆形:颖果上端和下端钝圆,长度约为宽度的 1 ~ 1.5 倍,如 *E. africana* (图版 I : f)、*E. floccifolia* (图版 I : g)、*E. indica* (图版 I : h)、*E. multiflora* (图版 I : i)。
穆属植物的颖果形状差异明显,凭经验就可以区分每种颖果的差异。卵形中最典型的是 *E. coracana*、披针形的是 *E. kigeziensis*、矩圆形的是 *E. multiflora*,其余各种的颖果处于过渡形态,形成系列(图版 I 和表 2)。
压扁情况分为两大类:两侧压扁和背腹压扁。

两侧压扁有: *E. africana*、*E. coracana*、*E. indica*、*E. intermedia*、*E. multiflora*; 背腹压扁有: *E. floccifolia*、*E. jaegeri*、*E. kigeziensis*、*E. tristachya*。穆属的颖果没有不压扁的种类,禾本科植物颖果的压扁是进化或特化的性状,也许与花部向压缩演化,且小花或小穗向压扁演化有一定相关^[19]。

2.3 穆属颖果腹面形态

穆属颖果有 2 种腹面形态:平腹面和凹腹面。
平腹面:颖果腹面扁平,背面呈半球球形,如 *E. coracana* (图版 I : a)和 *E. floccifolia* (图版 I : g)。
凹腹面:颖果腹面凹陷,背面明显凸起,如 *E. intermedia* (图版 I : c)、*E. jaegeri* (图版 I : d)、*E. kigeziensis* (图版 I : e)、*E. africana* (图版 I : f)、*E. indica* (图版 I : g)、*E. multiflora* (图版 I : h)和 *E. tristachya* (图版 I : i)。
平腹面和凹腹面颖果的体积,比凸腹面颖果小。颖果体积小有利于快速发育和成熟,这对于生

长在干旱生境、生长季节相对短的禾草具有特别重要的意义^[15,22]。

穆属腹面形态与种脐形状之间有一定的相关,平腹面颖果具有遗迹状种脐(图版 I:a),如 *E. coracana* 和 *E. floccifolia*,而凹腹面颖果具有沟槽状种脐(图版 I:e),如其余 7 种植物。*E. coracana* 和 *E. floccifolia* 腹面形态与种脐形状的关系,是否暗示栽培作物穆子的杂交祖先,这还有待系统发育证据验证。

2.4 颖果胚比和种脐比

胚的长度与颖果长度之比称为胚比,种脐长度与颖果长度之比称为种脐比^[17,19]。

穆属颖果的胚比为 0.29~0.58,较大的(0.40~0.58)有 *E. africana*、*E. coracana*、*E. floccifolia*、*E. tristachya*;其次是 *E. multiflora*,为 0.38~0.58;而 *E. jaegeri* 的胚比为 0.29~0.55,变化较大;其他种的胚比变化不大(0.31~0.44)。分布在温暖气候、雨水充足地区的种类的颖果胚比相对大^[19],胚比变化受生态环境的影响较大。

穆属颖果的种脐比为 0.10~0.24,*E. multiflora* 的最大,为 0.23~0.24,其余种为 0.10~0.19,其中 *E. coracana*、*E. floccifolia*、*E. tristachya* 种脐比较大(≥ 0.15)。可见,种脐比对穆属种级分类水平提供的信息有限。

2.5 穆属颖果纹饰

穆属颖果有 2 种纹饰,一种是疣突状一级纹饰,10000 μm^2 上有疣突 8~10 个,如穆子(图版 II:a);另一种是疣突规则排列构成的复合网状(二级)纹饰^[15],即疣突呈网状规则排列,10000 μm^2 的颖果表面有疣突 9~20 个,另外 8 种植物均为这种纹饰。

穆子颖果为疣突状一级纹饰,易与其他种区别。在复合网状(二级)纹饰的种类中,*E. indica*(图版 II:b)纹饰有条带状疣突,条带之间的细胞的细胞壁光滑;*E. multiflora*(图版 II:c)纹饰由呈带状分布的单个疣突构成(图版 I:i),相互之间极少联结;*E. multiflora*(图版 II:c)、*E. intermedia*(图版 II:f)和 *E. jaegeri*(图版 II:g)疣突密度最大,10000 μm^2 上有 15~20 个;*E. kigeziensis*(图版 II:h)为 14~18 个;而 *E. africana*(图版 II:d)、*E. floccifolia*(图版 II:e)和 *E. tristachya*(图版 II:i)只有 10~14 个,*E. coracana*(图版 II:a)的最小,仅 8~14 个。因此,颖果纹饰为穆

属种类鉴定提供有用证据。

2.6 穆属颖果表面小孔

穆属颖果表面纹饰密布小孔,平均直径为 0.57~1.31 μm ,密度为 30~200 个 $(100 \mu\text{m}^2)^{-1}$ (表 2)。穆属颖果表面小孔可分为 4 类:(1) *E. multiflora*(图版 III:a)平均直径最大,为 1.31 μm ,密度最小,为 30~50 个 $(100 \mu\text{m}^2)^{-1}$;(2) *E. coracana*(图版 III:b)和 *E. tristachya*(图版 III:c)的平均直径分别为 1.19 μm 和 0.77 μm ,密度为 50~70 个 $(100 \mu\text{m}^2)^{-1}$;(3) *E. floccifolia*(图版 III:d)、*E. indica*(图版 III:e)、*E. intermedia*(图版 III:f)、*E. kigeziensis*(图版 III:g)和 *E. jaegeri*(图版 III:h)的平均直径为 0.58~0.74 μm ,密度为 90~150 个 $(100 \mu\text{m}^2)^{-1}$;(4) *E. africana*(图版 III:i)的平均直径为 0.71 μm ,密度最大,为 160~200 个 $(100 \mu\text{m}^2)^{-1}$ 。穆属植物颖果表面小孔的特征可为类群鉴定提供证据。

热带东非的 *E. coracana* 分布在尼日利亚以东至厄立特里亚,向南至纳米比亚和南非 Natal 省的半湿润气候区,颖果表面小孔平均直径最大,密度最小;*E. intermedia* 分布于埃塞俄比亚和肯尼亚地区;*E. floccifolia* 分布在厄立特里亚、埃塞俄比亚、索马里等的稀树草原干旱、半干旱气候区^[1,23],颖果表面小孔平均直径缩小,单位面积孔数增加。因此,穆属颖果表面小孔也与类群系统发育和演化有联系。

3 结论和讨论

3.1 穆属颖果的微形态特征

穆属颖果的特征如下:(1)颖果相对较小,长度为 0.99~1.81 mm,宽度为 0.47~1.48 mm,厚度为 0.49~1.54 mm;(2)颖果形状有卵形、披针形和矩圆形,每种颖果形状都有差异,但有过渡形态相联系,形成系列,包括两侧压扁和背腹压扁;(3)腹面形态具有平腹面和凹腹面;(4)胚比为 0.29~0.58,种脐比为 0.10~0.24;(5)颖果有两种纹饰类型,有疣突状一级纹饰和疣突规则排列构成的复合网状(二级)纹饰;(6)颖果表面小孔的平均直径为 0.57~1.31 μm ,密度为 30~200 个 $(100 \mu\text{m}^2)^{-1}$ 。

穆属颖果的大小、腹面形态、种脐比和胚比等形态特征,为种类鉴定提供的信息有限。穆属颖果的长度、宽度、厚度较稳定,除了栽培作物穆子的颖果长度略微大于宽度和厚度外,其他种类颖果的宽度为 0.47~0.98 μm ,厚度为 0.49~0.92 μm ,因此,

颖果的大小对种类划分具有参考价值,而不是主要依据。穆属颖果腹面形态有平腹面和凹腹面两种,没有凸腹面颖果,腹面形态对种类鉴定仅有辅助价值,但为类群演化关系提供了线索,根据禾本科植物颖果腹面形态的演化关系,推测凸腹面是较原始的,平腹面和凹腹面是进化的类型^[15,19],说明穆属是一个相对年轻的特化类群(未发表)。穆属颖果胚比的变化受生态环境的影响较大,在暖热地带、雨水充足地区的种类胚比较大,如 *E. coracana*;而在凉冷气候和季节性干旱地区的种类胚比较小,如 *E. kigeziensis*^[1-2]。植物的胚比变化体现了颖果适应温度和降雨变化的胚发育程度^[17,19],种脐比的变化较小,对穆属种级分类水平提供的信息有限。

穆属颖果的形状、纹饰和表面小孔,为种类鉴定提供了有价值的分类证据。穆属颖果形状对种级水平分类具有重要意义^[15],典型的形状有卵形,如 *E. coracana*、披针形,如 *E. kigeziensis*、矩圆形,如 *E. multiflora*,各种颖果往往有过渡形态相联系,形成系列,为种间关系提供了证据。颖果纹饰可为种类鉴定提供重要证据,穆子颖果具有疣突状一级纹饰,而不具有二级纹饰,容易与其他种类相区别。在复合网状纹饰的种类中,*E. indica* 纹饰具有条带状疣突,条带之间由具有光滑细胞壁的细胞相联系;*E. multiflora* 单个疣突构成复合网状纹饰,疣突之间极少联结,其他种类未见到疣突间的联结细胞,但疣突密度有差异,*E. intermedia* 和 *E. jaegeri* 的疣突密度最大,为 15~20 个(10000 μm^2)⁻¹; *E. kigeziensis* 为 14~18 个(10000 μm^2)⁻¹;而 *E. africana*、*E. floccifolia* 和 *E. tristachya* 的较小,为 10~14 个(10000 μm^2)⁻¹。研究表明颖果表面小孔特征对禾本科大群(i.e., subfamily)的划分具有系统学意义^[24],其对穆属种类鉴定也有重要意义:*E. multiflora* 表面小孔的平均直径最大,密度最小;*E. africana* 表面小孔的平均直径较小,密度最大;其它种的平均直径和小孔密度介于它们之间,其中 *E. coracana* 和 *E. tristachya* 表面小孔的密度较小[为 50~70 个(100 μm^2)⁻¹],易与其他种相区别。因此,颖果微形态性状包括形状、纹饰和表面小孔对穆属种级水平分类具有重要意义。

穆属颖果检索表

- 1. 疣突状一级纹饰 *E. coracana*
- 1. 复合网状纹饰 2
- 2. 条带状疣突由具有光滑细胞壁的细胞相联系

- *E. indica*
- 2. 疣突间或者无联结或者联结细胞不可见 3
- 3. 疣突之间极少联结,相对独立 *E. multiflora*
- 3. 疣突之间联结细胞不可见 4
- 4. 表面小孔密度 50~70 个(100 μm^2)⁻¹ *E. tristachya*
- 4. 表面小孔密度 90~200 个(100 μm^2)⁻¹ 5
- 5. 疣突密度 10~14 个(10000 μm^2)⁻¹ 6
- 5. 疣突密度 14~20 个(10000 μm^2)⁻¹ 7
- 6. 表面小孔密度 90~150 个(100 μm^2)⁻¹ *E. floccifolia*
- 6. 表面小孔密度 160~200 个(100 μm^2)⁻¹ *E. africana*
- 7. 两侧压扁 *E. intermedia*
- 7. 背腹压扁 8
- 8. 颖果长 1.64~1.81 mm,疣突密度 14~18 个(10000 μm^2)⁻¹ *E. kigeziensis*
- 8. 颖果长 0.99~1.74 mm,疣突密度 15~20 个(10000 μm^2)⁻¹ *E. jaegeri*

3.2 颖果微形态的分类学和系统演化意义

颖果的微形态证据支持穆属 *E. multiflora* 的系统位置独特,与其他种类的系统关系较远。曾有学者认为 *E. multiflora* 是 *Eleusine* 和 *Acrochne* 两属间的过渡种类,以外稃先端具短尖而与 *Acrochne* 的亲缘关系较近^[10]。穆属花序的拓扑学研究结果表明,*E. multiflora* 是 P2-鄂亚型圆锥花序,与其他种类的 D1 或 D2 亚型指状花序差别较大^[2]。细胞学方面,二倍体种 *E. multiflora* 的染色体数目多为 16,少见 18 (<http://www.tropicos.org/Project/IPCN>),穆属其他二倍体种 *E. indica*、*E. tristachya*、*E. floccifolia*、*E. intermedia* 的染色体数目为 18^[25-27]。*E. multiflora* 的矩圆形颖果与 *E. africana*、*E. floccifolia*、*E. indica* 的颖果形状相似,且其复合网状纹饰与 *E. indica*、*E. africana*、*E. floccifolia*、*E. intermedia*、*E. jaegeri*、*E. kigeziensis*、*E. tristachya* 也很相似,疣突的分布密度与 *E. intermedia*、*E. jaegeri* 接近(表 2)。因此,颖果形状和纹饰特征支持 *E. multiflora* 是穆属成员。但 *E. multiflora* 疣突之间相互独立分布,相互之间极少联结,表面小孔平均直径最大,单位面积分布密度最小,易与其他种类相区别,暗示 *E. multiflora* 系统位置独特,与其它种类的亲缘关系较远。

颖果微形态证据也支持近缘的 *E. indica*、*E. africana* 和 *E. coracana* 是 3 种独立的种。细胞学方面,*E. indica* 的染色体数目多为 18,偶见 36^[28]。前期核基因系统发育的研究表明 *E. indica* 的核基因仅为一个单倍型,也就是说 *E. indica* 的遗传学行为是同源二倍体,*E. africana* 和 *E. coracana* 的染色体

数目为 36^[25,27], 它们的核基因分别有 2 个单倍型, 表明 *E. africana*、*E. coracana* 是异源四倍体^[3], 所以, *E. indica* 与 *E. africana*、*E. coracana* 存在遗传学差异。颖果微形态方面, *E. coracana* 具有卵形、疣突状一级纹饰的颖果, 与 *E. africana* 的矩圆形、复合网状纹饰的颖果差别明显; 二者差别还体现在表面小孔平均直径和密度上, *E. coracana* 表面小孔平均直径大而密度小, *E. africana* 表面小孔平均直径小而密度大(表 2), 颖果微形态证据表明, *E. africana* 与 *E. indica* 更相似, 而与 *E. coracana* 差异明显。因此, 我们支持将这 3 个分类单元作为 3 个独立的种^[9]。

虽然 *E. tristachya* 和 *E. indica* 的颖果的长度、宽度、厚度相似, 但 *E. tristachya* 比 *E. indica* 更特化。*E. indica* 是矩圆形颖果, 而 *E. tristachya* 是卵圆形颖果; *E. indica* 是两侧压扁, 而 *E. tristachya* 是背腹压扁; *E. indica* 条带状疣突由具有光滑细胞壁的细胞相联系, *E. tristachya* 疣突间结细胞不可见; *E. indica* 表面小孔密度 50 ~ 70 个 (100 μm^2)⁻¹, *E. tristachya* 表面小孔密度为 90 ~ 150 个 (100 μm^2)⁻¹。Hilu 和 Johnson 推测 *E. tristachya* 是穆属的祖先种(极可能是 *E. indica*)传播到美洲大陆所衍生出的新特有种^[29], 两种之间的近缘关系得到多学科证据支持, 包括相同染色体组型^[30]、相同核 DNA 总量^[31]、相似 ITS 序列(仅 5 个替代碱基位点)^[14]。因此, 颖果微形态学证据支持 *E. tristachya* 是新特有种假说^[29]。

3.3 属的适应演化意义

穆属是一个小属, 颖果微形态特征富于变化, 四倍体种类不多, 包括 *E. coracana*、*E. africana*、*E. kigeziensis*, 而两次多倍化事件(未发表)暗示, 穆属是一个相对年轻、成种活跃、正在发育的类群^[3]。有学者认为 *E. indica* 和 *E. floccifolia* 是 *E. africana*、*E. coracana* 的双亲来源, *E. indica* 和 *E. jaegeri* 是 *E. kigeziensis* 的双亲来源^[3,27,32-33], 也就是说, *E. africana*、*E. coracana* 和 *E. kigeziensis* 母系祖先可能是 *E. indica*, 而 3 异源四倍体种具有不同的父系祖先。目前的 ITS 分子序列证据支持 *E. indica* 是 3 异源多倍体种的母系祖先之一, 其父系祖先未知, 但不能排除异缘四倍体种 ITS 分子序列趋同进化的可能^[14]。颖果微形态学表明, 3 异源四倍体种的颖果体积(长度 × 宽度 × 厚度)比二倍体物种大, 且其他颖果微形态特征(包括形状、纹饰、表面小孔)与二倍体物种存在差别, 可以将属内各种清楚地区分开

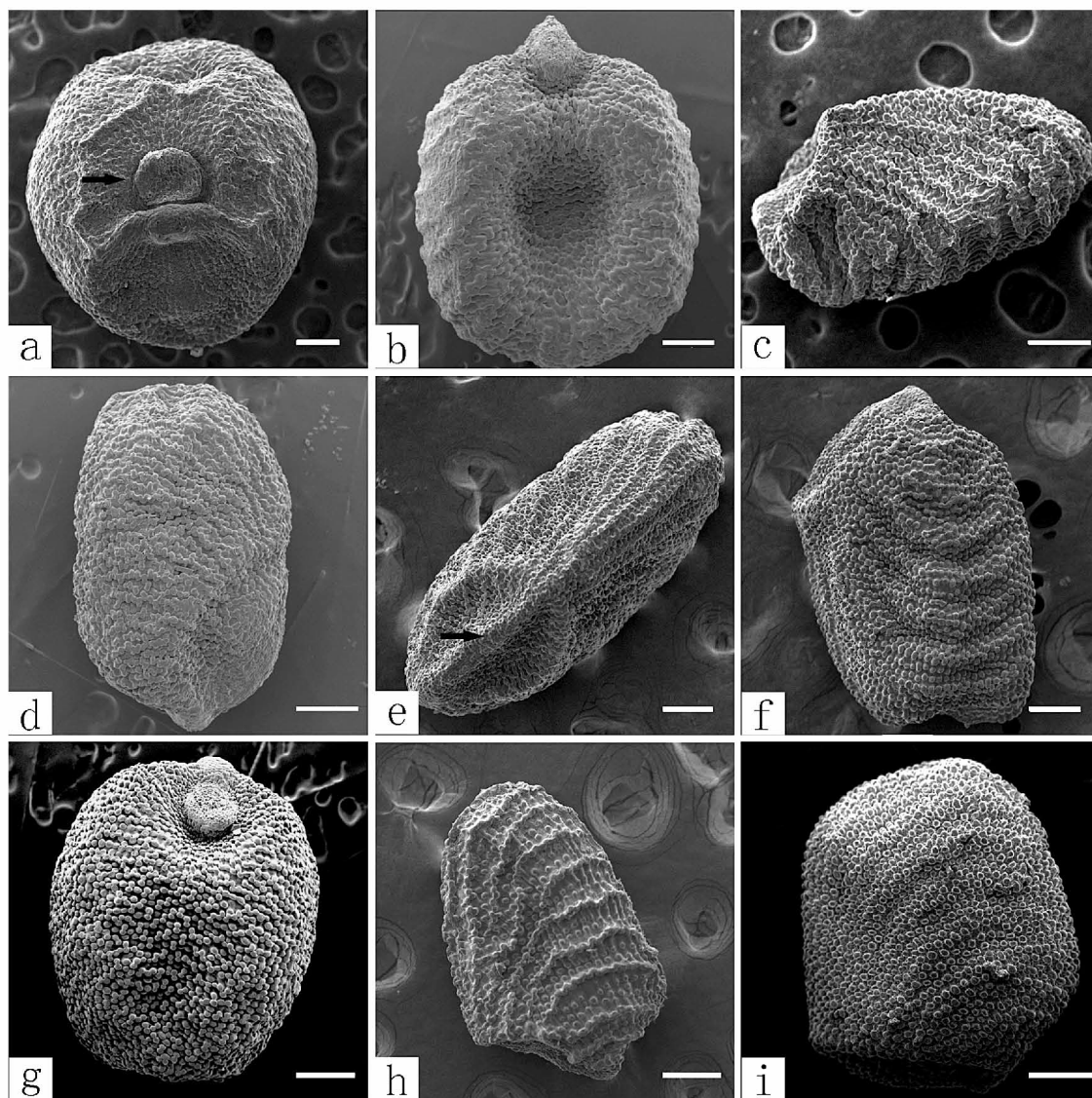
来, 对杂交起源提供的信息有限。穆属作为一个适应辐射的类群, 在很短分化时间内^[2], 从形态学到细胞学, 种间分化明显, 既体现了适应热带东非季节性干旱气候的趋同进化的结果(小颖果), 又反映类群经历了快速分化的结果。

致谢 感谢 USDA、ILCA 种质储存中心提供颖果材料, 感谢胡晓颖高级工程师、Scott Whitaker 先生在样品准备过程中提供的帮助, 感谢 Robert Soreng 博士、向建英博士提供相关文献。

参考文献

- [1] Phillips S M. A survey of the *Eleusine* Gaertn. (Gramineae) in Africa [J]. Kew Bull, 1972, 27(2): 251-270.
- [2] Liu Q(刘青), Peterson P M. Advances in systematics of adaptively radiated *Eleusine* Gaertn. (Poaceae) [J]. J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报), 2010, 18(3): 335-342.(in Chinese)
- [3] Bisht M S, Mukai Y. Genome organization and polyploid evolution in the genus *Eleusine* (Poaceae) [J]. Plant Syst Evol, 2002, 233(3/4): 243-258.
- [4] National Research Council. Lost Crops of Africa, Volume 1 Grains [M]. Washington, DC: National Academy Press, 1996: 39-58.
- [5] Peterson P M, Romaschenko K, Johnson G. A classification of the Chloridoideae (Poaceae) based on multi-gene phylogenetic trees [J]. Mol Phylogenet Evol, 2010, 55(2): 580-598.
- [6] Hilu K W, Alice L A. A phylogeny of Chloridoideae (Poaceae) based on *matK* sequences [J]. Syst Bot, 2001, 26(2): 386-405.
- [7] Columbus J T, Cerros-Tatila R, Kinney M S, et al. Phylogenetics of Chloridoideae (Gramineae): A preliminary study based on nuclear ribosomal internal transcribed spaced and chloroplast *trnL-F* sequence [C]// Columbus J T, Friar E A, Hamilton C W, et al. Monocots: Comparative Biology and Evolution. Vol. 2. USA: Allen Press, 2007: 565-579.
- [8] Phillips S M. *Eleusine* [M]// Clayton W D, Phillips S M, Renvoize S A. Gramineae (Part 2). Flora of Tropical East Africa. London: Crown Agents for Overseas Governments and Administrations, 1974: 260-267.
- [9] Phillips S M. Poaceae [M]// Hedberg I, Edwards S. Flora of Ethiopia and Eritrea. Vol. 7. Addis Ababa: Addis Ababa University and Uppsala: Uppsala University, 1995: 260-270.
- [10] Clayton W D, Renvoize S A. Genera Graminum [J]. Kew Bull, 1986(Add. Ser XIII): 187-255.
- [11] Kennedy-O'Byrne J. Notes on African grasses: XXIX. A new species of *Eleusine* from tropical and South Africa [J]. Kew Bull, 1957, 11(1): 65-72.
- [12] Harlan J R, De Wet J M J. Toward a rational classification of cultivated plants [J]. Taxon, 1971, 20(2): 509-517.
- [13] Hiremath S C, Salimath S S. Quantitative nuclear DNA changes in *Eleusine* (Gramineae) [J]. Plant Syst Evol, 1991, 178(3/4): 225-233.
- [14] Neves S S, Swire-Clark G, Hilu K W, et al. Phylogeny of *Eleusine* (Poaceae: Chloridoideae) based on nuclear ITS and

- plastid *trnL-trnF* sequences [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2005, 35 (2): 395–419.
- [15] Liu Q, Zhao N X, Hao G, et al. Caryopsis morphology of the Chloridoideae (Gramineae) and its systematic implications [J]. *Bot J Linn Soc*, 2005, 148(1): 57–72.
- [16] Liu Q. Phylogenetic and Evolutionary Study of the Subfamily Chloridoideae (Poaceae) [D]. Guangzhou: South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, 2005: 60–80. (in Chinese)
- [17] Sendulsky T, Filfueiras T S, Burman A G. Fruits, embryo, and seedlings [C]// Soderstrom R, Hilu C S, Campbell C S, et al. *Grass Systematics and Evolution*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1986: 31–36.
- [18] Song X J, Huang W, Shi M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase [J]. *Nat Genet*, 2007, 39(5): 623–630.
- [19] Wang S J (王世金), Kuo P C (郭本兆), Li J H (李健华). The major types of caryopses of the Chinese Gramineae in relation to systematics [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 1986, 24 (5): 327–345. (in Chinese)
- [20] Moles A T, Ackerly D D, Webb C O, et al. A brief history of seed size [J]. *Science*, 2005, 307(5709): 576–580.
- [21] Harris J G, Harris M W. *Plant Identification Terminology: An Illustrated Glossary* [M]. Beijing: Science Press, 2001: 269–274.
- [22] Terrell E E, Peterson P M. Caryopsis Morphology and Classification in the Triticeae (Pooideae: Poaceae) [M]. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1993: 1–3.
- [23] DeMenocal P B. African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene [J]. *Earth Planet Sci Lett*, 2004, 220(1): 3–24.
- [24] Jordan J J, Jordan L S, Jordan C M. Prominent spermoderm patterns of Poaceae [J]. *Bot Mag Tokyo*, 1983, 96(3): 269–272.
- [25] Mysore K S, Baird V. Nuclear DNA content in species of Eleusine (Gramineae): A critical re-evaluation using laser flow cytometry [J]. *Plant Syst Evol*, 1997, 207(1/2): 1–11.
- [26] Salimath S S, Hiremath S C, Murthy H N. Genome differentiation patterns in diploid species of *Eleusine* (Poaceae) [J]. *Hered (Lund)*, 1995, 122(1): 189–195.
- [27] Bisht M S, Mukai Y. Mapping of rDNA on the chromosome of *Eleusine* species by fluorescence in situ hybridization [J]. *Genes Genet Syst*, 2000, 75(6): 343–348.
- [28] De Wet J M J. Chromosome numbers of a few South African grasses [J]. *Cytologia*, 1954, 19(2/3): 97–103.
- [29] Hilu K W, Johnson J L. Systematics of *Eleusine* Gaertn. (Poaceae, Chloridoideae): Chloroplast DNA and total evidence [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1997, 84(4): 841–847.
- [30] Hiremath S C, Chennaveeraiah M S. Cytogenetical studies in wild and cultivated species of *Eleusine* (Gramineae) [J]. *Caryologia*, 1982, 35(1): 57–69.
- [31] Hiremath S C, Salimath S S. The quantitative nuclear DNA changes in *Eleusine* (Gramineae) [J]. *Plant Syst Evol*, 1991, 178 (3/4): 225–233.
- [32] Bisht M S, Mukai Y. Genomic in situ hybridization identifies genome donor of finger millet (*Eleusine coracana*) [J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 102: 825–832.
- [33] Bisht M S, Mukai Y. Identification of genome donors to the wild species of finger millet, *Eleusine africana* by genomic in situ hybridization [J]. *Breed Sci*, 2001, 51: 263–269.



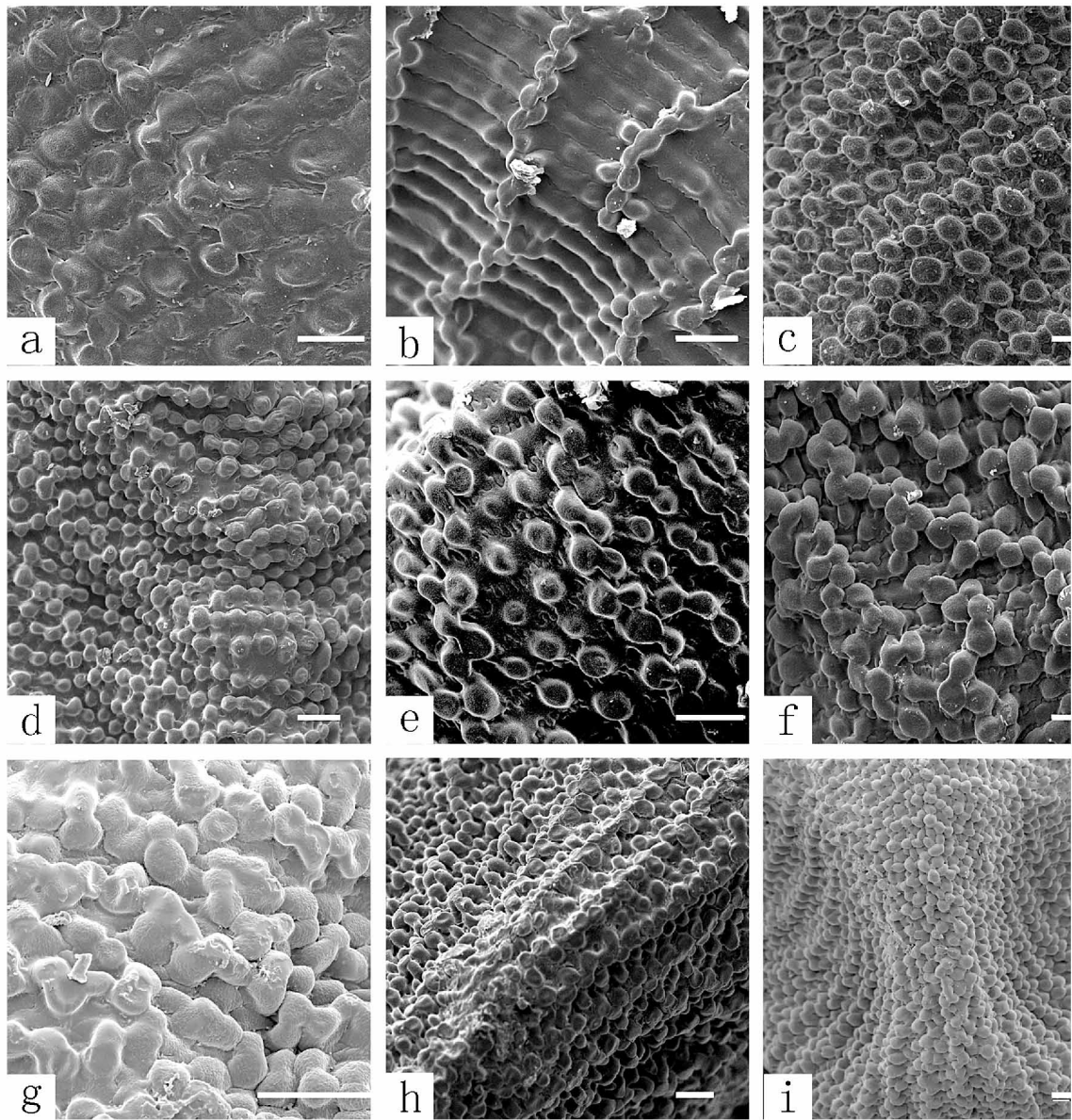
图版 I 稃属颖果形状

Plate I Caryopsis shape of *Eleusine*

a~b. 卵形 Oval; a. 稃子 *E. coracana*; b. *E. tristachya*; c~e. 披针形 Lanceolate; c. *E. intermedia*; d. *E. jaegeri*; e. *E. kigeziensis*; f~i. 矩圆形 Oblong; f. *E. africana*; g. *E. floccifolia*; h. 牛筋草 *E. indica*; i. *E. multiflora*.

Bars = 200 μm

箭头示种脐。Arrows show hilums.

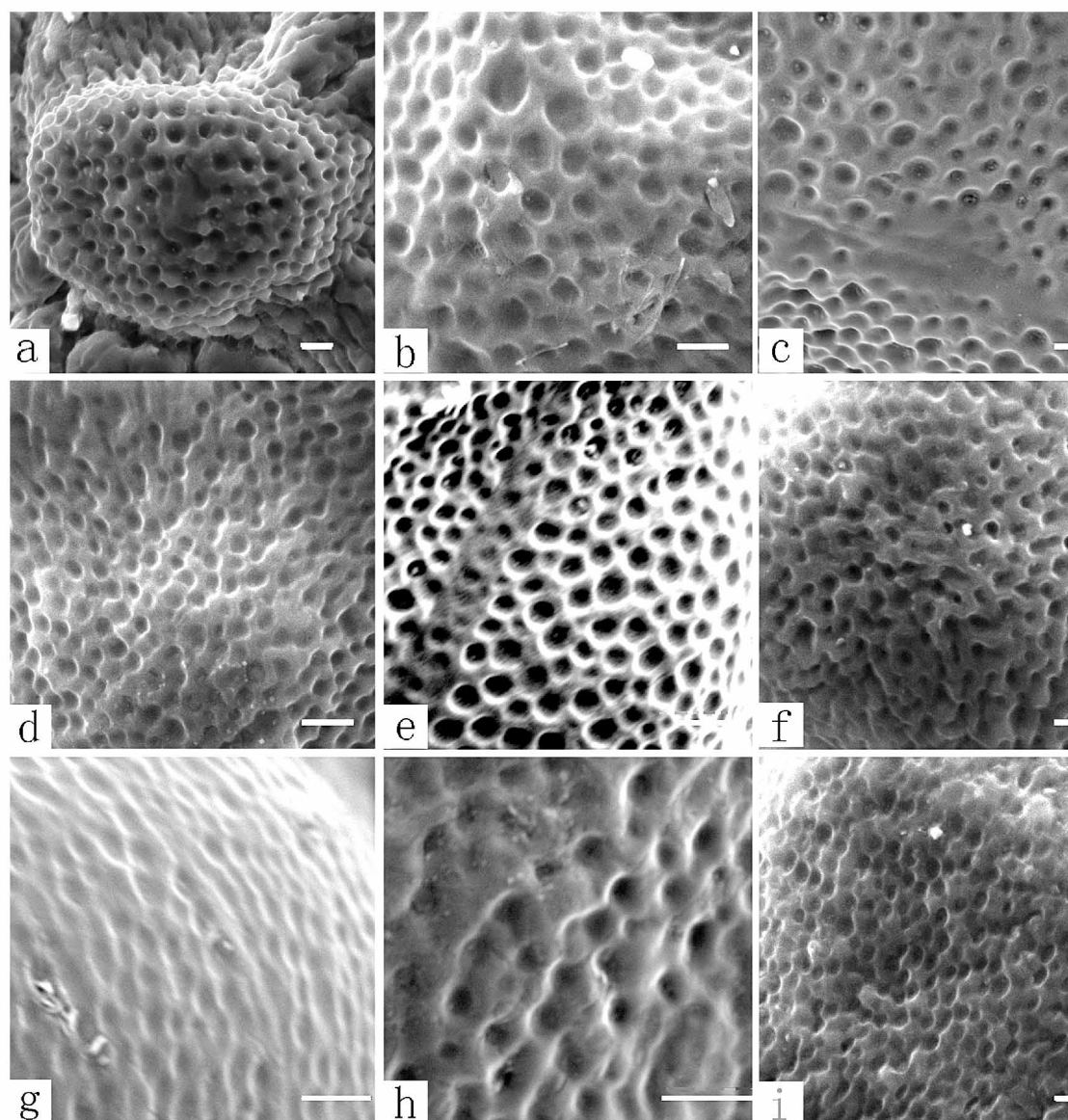


图版 II 稃属颖果纹饰

Plate II Caryopsis sculpture of *Eleusine*

a. 稃的疣突状一级纹饰 Verrucate simple sculpture in *E. coracana*; b ~ i. 疣突规则排列构成的复合网状纹饰 Compound reticulate sculpture composed by the regular spread of verruca; b. 牛筋草 *E. indica*; c. *E. multiflora*; d. *E. africana*; e. *E. floccifolia*; f. *E. intermedia*; g. *E. jaegeri*; h. *E. kigeziensis*; i. *E. tristachya*.

Bars = 50 μ m



图版Ⅲ 穆属颖果表面小孔

Plate III Caryopsis foveola of *Eleusine*

a. *E. multiflora*; b. 穆子 *E. coracana*; c. *E. tristachya*; d. *E. floccifolia*; e. 牛筋草 *E. indica*; f. *E. intermedia*; g. *E. kigeziensis*; h. *E. jaegeri*; i. *E. africana*.

Bars = 2 μm