

狗尾草属5种植物叶片的形态特征

陈洁, 李玉双, 庞莉莉, 王庆亚*

(南京农业大学生命科学学院, 南京 210095)

摘要: 为了解狗尾草属(*Setaria* Beauv.)植物的叶片形态特征, 采用石蜡切片法和徒手切片法观察 5 种狗尾草属植物的叶片形态结构。结果表明, 5 种狗尾草属植物叶表皮的解剖特征较一致, 叶表皮细胞长度、气孔器大小、叶厚、角质层厚度等性状在种间存在显著差异, 其中长细胞形状、垂周壁深浅、气孔器副卫细胞的形状和刺毛数量可以用来区分种类。叶片性状的相关分析表明, 叶片气孔密度与气孔长度以及气孔宽度呈显著负相关, 泡状细胞厚度与角质层厚度以及上表皮厚度呈显著正相关。根据禾本科叶表皮特征的演化趋势, 狗尾草(*S. viridis*)最原始, 金色狗尾草(*S. glauca*)和大狗尾草(*S. faberii*)较进化, 皱叶狗尾草(*S. plicata*)和葶草(*S. chondrachne*)最高级。这些为狗尾草属植物分类学和系统演化关系提供资料。

关键词: 狗尾草属; 叶表皮; 形态特征; 解剖结构

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.05.004

Leaf Morphological Characteristics of Five *Setaria* Species

CHEN Jie, LI Yu-shuang, PANG Li-li, WANG Qing-ya*

(College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: In order to understand the leaf morphological characteristics of leaves in *Setaria*, the anatomical structure of leaves in five *Setaria* species were studied by using paraffin section and freehand section methods. The results showed that the anatomical characteristics of leaf epidermis in five species were similar. The length of long cell and short cell, stomatal size and thickness of leaf and cuticular layer had significant differences among five species. And the shape of long cell, pattern of anticlinal wall, shape of stomatal subsidiary cells, and number of prickle hairs could be used to identify species. The correlation analysis showed that there were significant negative correlations between stomatal density and stomatal length, stomatal width. Besides, the thickness of bulliform cells had significant positive correlations with thickness of cuticular layer and adaxial epidermis for 5 species. According to leaf epidermal traits in Gramineae, the evolution trend was in the order of *S. viridis* → *S. glauca* and *S. faberii* → *S. plicata* and *S. chondrachne*. These could provide basic data for the study of systematics and evolution in *Setaria*.

Key words: *Setaria* Beauv.; Leaf epidermis; Morphological characteristics; Anatomical structure

狗尾草属(*Setaria* Beauv.)植物是禾本科(Gramineae)黍亚科(Panicoideae)一年或多年生 C₄ 禾草, 以狗尾草[*S. viridis* (L.) Beauv.]为模式种。本属约有 130 种, 广布于全世界热带和温带地区; 中

国有 15 种 3 亚种 5 变种, 广泛分布于全国各地^[1]。该属植物具有重要的经济价值, 可作为作物、饲料、牧草、编织材料, 在保持水土、固沙护堤上也有重要作用^[2]。

收稿日期: 2014-12-31 接受日期: 2015-03-02

基金项目: 江苏省生物物种资源调查(T2010-1)资助

作者简介: 陈洁(1990~), 女, 硕士研究生, 研究方向为资源植物学。E-mail: 1020368208@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: wangqy@njau.edu.cn

狗尾草属植物繁殖能力强、生长速度快、适应能力强。相关研究主要集中在生理代谢、生长特征、生理生态等方面^[3-4],对该属分类学的报道主要是分析属内近缘种的遗传多样性^[5-6]。植物叶片性状保守,对种间水平分类学有重要意义。陈守良等^[7]分析了狗尾草属叶片表皮细胞结构,并应用于分组。对该属植物气孔、表皮毛、维管束等特征还未见报道。江苏共有野生狗尾草属植物 5 种,分布广泛,分别代表狗尾草属内的折叶组、黍毛草组、狗尾草组和密穗组。我们对这 5 种植物叶表皮和横切面解剖特征进行观察,探讨叶片形态特征的种间差异,旨在为狗尾草属的物种鉴定提供资料。

1 材料和方法

1.1 材料

5 种江苏野生狗尾草属植物为狗尾草[*Setaria viridis* (L.) Beauv.]、金色狗尾草[*S. glauca* (L.) Beauv.]、大狗尾草(*S. faberii* Herrm.)、皱叶狗尾草[*S. plicata* (Lam.) T. Cooke]和葶草[*S. chondrachne* (Steud.) Honda],标本号分别为 G196~G200,存于南京农业大学资源植物实验室,全部材料均取自中国科学院南京中山植物园,生境一致。

1.2 方法

每种植物随机选取 20 株,每株取旗叶下第 1 片功能叶,剪取叶片中部中脉两侧 5 mm×5 mm 的小块,用 FAA 溶液[含 70% 酒精 90 mL、冰醋酸 5 mL 和 5 mL 福尔马林(37%~40% 甲醛)]固定。叶片表皮切片采用徒手切片法制备,经 FAA 固定的叶片用蒸馏水清洗,将目标表皮朝下置于载玻片上,用刀片刮去上面表皮及叶肉,1% 番红染色 5~10 min,洗去浮色,甘油封片。叶片横切面切片采用常规石蜡切片法^[8]制备,用 FAA 溶液固定叶片 24 h 以上,经梯度酒精脱水,二甲苯透明,浸蜡并且包埋,用手摇石蜡切片机制片(切片厚度 6~8 μm),采用番红-固绿二重染色法。中性树脂胶封片。全部制片在 Olympus 光学显微镜下观察并拍照,用显微镜图像处理软件 MIE 测量数据。

1.3 数据处理

分别测量表皮细胞长度、气孔器长宽、角质层厚度、表皮细胞厚度、叶厚、叶中脉厚、中脉维管束

高宽、泡状细胞厚度等。每种植物随机选取 20 个视野,以平均值±标准差表示。

气孔器类型:在光学显微镜下随机检查每种植物叶片上、下表皮的 30 个气孔,记录气孔器类型。

气孔指数:每种植物随机选取 20 个视野,统计气孔器的数目和该视野内表皮细胞的数目,计算气孔指数 $I=S/(S+E) \times 100\%$, S 为固定面积内气孔数目, E 为代表相同面积内表皮细胞数目。

描述术语参照陈守良等^[9]。实验数据采用 Excel 2007 整理,用 SPSS 22.0 软件进行相关性分析。

2 结果和分析

2.1 叶片表皮的结构特征

狗尾草属植物具等面叶,叶片表皮由表皮细胞、气孔器和表皮毛组成。因下表皮细胞排列平整有利于刮片,所以选择下表皮观察叶片表皮细胞特征。表皮细胞有两类,为长细胞和短细胞。长细胞是表皮的主要组成成分,短细胞分为硅质细胞和栓质细胞。气孔器由保卫细胞和副卫细胞构成,在上下表皮均有分布。表皮毛分为刺毛和微毛,大狗尾草上表皮无刺毛(图 1: C1),皱叶狗尾草上下表皮均无刺毛(图 1: D1, D2)。

表皮细胞 光镜下 5 种狗尾草属植物叶片的表皮细胞排列整齐,有长细胞和短细胞两种类型,长细胞与短细胞交替排列,与叶脉平行。长细胞通常较大,长方形或菱形,垂周壁为平直、浅波状至深波状。金色狗尾草表皮细胞垂周壁平直,狗尾草和大狗尾草上表皮细胞垂周壁浅波状,下表皮细胞垂周壁深波状,皱叶狗尾草和葶草的为齿状。狗尾草长细胞长度[(81.83±3.56) μm]显著小于其他 4 种($P<0.05$),金色狗尾草长细胞长度[(283.70±21.12) μm]显著大于其他 4 种($P<0.05$)。短细胞分为硅质细胞和栓质细胞,硅质细胞通常为单个硅质体所充满,栓质细胞的细胞壁栓质化。短细胞通常较小,椭圆形或长椭圆形,单生在长细胞行列中。狗尾草的短细胞长度[(15.49±0.28) μm]显著小于其他 4 种($P<0.05$),金色狗尾草短细胞长度[(21.72±0.80) μm]显著大于其他 4 种($P<0.05$)。5 种狗尾草属植物叶片表皮长细胞长度的变异系数为 56.10%,短细胞长度的变异系数为 31.24%(表 1)。

气孔器 5 种狗尾草属植物气孔器均分布

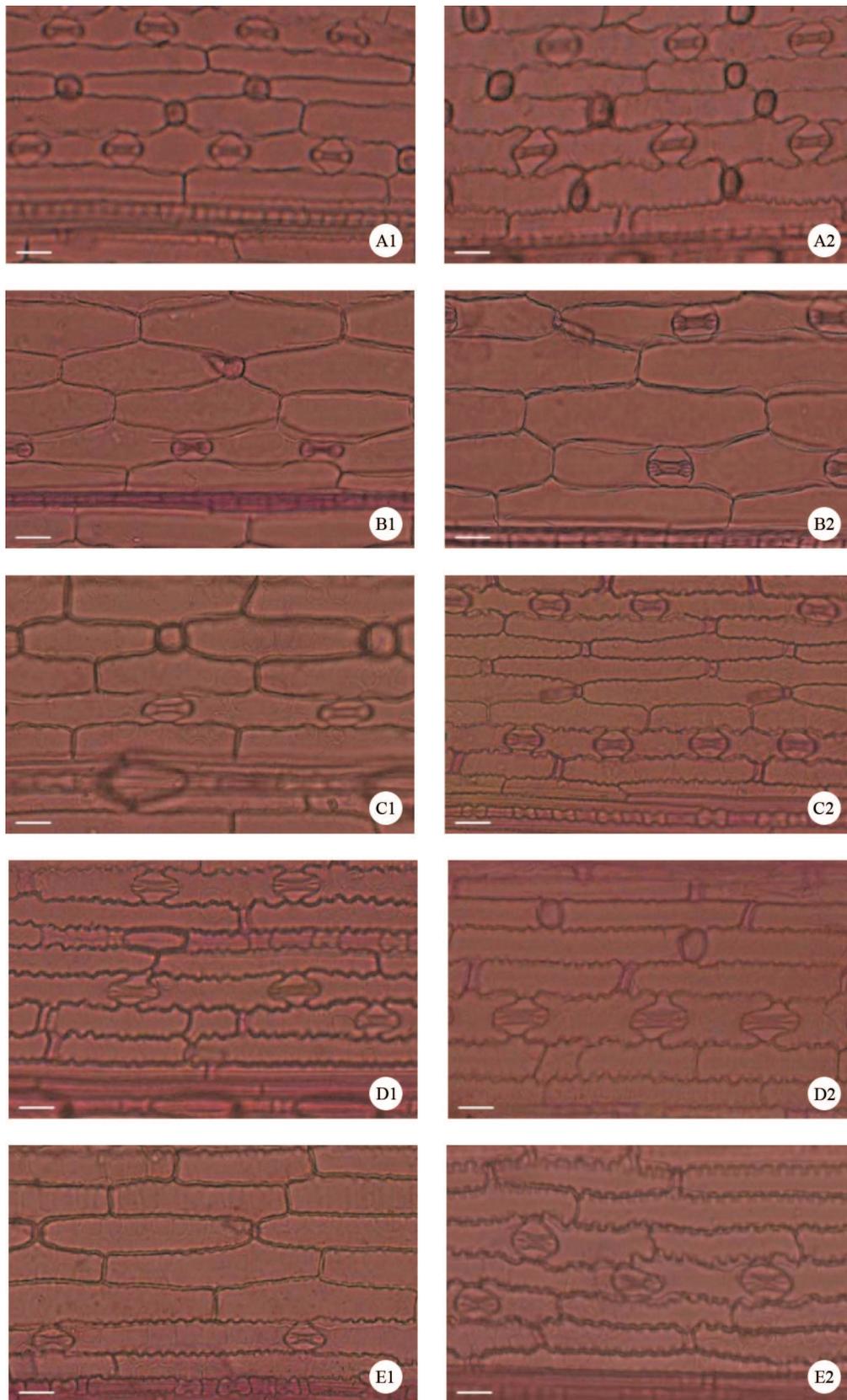


图 1 5 种狗尾草属植物叶片表皮形态特征。A: 狗尾草; B: 金色狗尾草; C: 大狗尾草; D: 皱叶狗尾草; E: 葶草; 1: 上表皮; 2: 下表皮。标尺 = 20 μm

Fig. 1 Leaf epidermal characters of 5 *Setaria* species. A: *S. viridis*; B: *S. glauca*; C: *S. faberii*; D: *S. plicata*; E: *S. Chondrache*; 1: Adaxial epidermis; 2: Abaxial epidermis. Bars=20 μm

在上下表皮的长细胞中,通常在叶脉两侧。气孔器由2个保卫细胞和2个副卫细胞构成,保卫细胞呈哑铃型,副卫细胞有圆屋顶型、平屋顶型和三角型3种。狗尾草、大狗尾草、荻草为圆屋顶型,金色狗尾草为平屋顶型,而皱叶狗尾草为三角型。从表2可以看出,金色狗尾草气孔长度 $[(55.48\pm 7.35)\mu\text{m}]$ 和宽

度 $[(30.59\pm 2.69)\mu\text{m}]$ 都显著大于其他4种($P<0.05$)。狗尾草的气孔密度最大,气孔指数最小;金色狗尾草的气孔密度最小,气孔指数最大。在气孔长度、宽度、长宽比、气孔密度和气孔指数中,变异系数最大的是气孔密度(54.24%),气孔宽度(33.87%)次之,最小的是气孔长宽比(8.28%)(表2)。

表1 5种狗尾草属植物的叶片表皮细胞特征

Table 1 Characters of leaf epidermis in 5 *Setaria* species

植物 Species	下表皮 Abaxial epidermis				垂周壁式样 Pattern of anticlinal		刺毛 Prickle hair
	长细胞 Long cell		短细胞 Short cell		上表皮 Adaxial epidermis	下表皮 Abaxial epidermis	
	形态 Shape	长度 Length (μm)	形态 Shape	长度 Length (μm)			
狗尾草 <i>S. viridis</i>	长方形 Rectangle	81.83 ± 3.56^a	椭圆形单生 Ellipse, single	15.49 ± 0.28^c	浅波状 Shallow wavy	深波状 Deep wavy	很多 Much
金色狗尾草 <i>S. glauca</i>	菱形 Diamond	283.70 ± 21.12^a	长椭圆形单生 Long-ellipse, single	21.72 ± 0.80^a	平直 Straight	平直 Straight	很多 Much
大狗尾草 <i>S. faberii</i>	长方形 Rectangle	106.64 ± 5.42^a	椭圆形单生 Ellipse, single	15.56 ± 0.56^c	浅波状 Shallow wavy	深波状 Deep wavy	上表皮无刺毛 None on adaxial epidermis
皱叶狗尾草 <i>S. plicata</i>	长方形 Rectangle	117.99 ± 7.62^a	长椭圆形单生 Long-ellipse, single	18.04 ± 0.62^b	齿状 Dentate wavy	齿状 Dentate wavy	无刺毛 None
荻草 <i>S. chondrachne</i>	长方形 Rectangle	125.51 ± 3.65^a	长椭圆形单生 Long-ellipse, single	8.23 ± 0.37^d	齿状 Dentate wavy	齿状 Dentate wavy	较少 Little

同列数据后不同字母表示差异显著($P<0.05$)。下表同。

Data followed different letters within column indicate significant difference 0.05 level. The same is following Tables.

表2 5种狗尾草属植物的气孔器特征

Table 2 Characteristics of stomatal apparatus of 5 *Setaria* species

植物 Species	气孔类型 Type of stomatal	长度 Length (μm)	宽度 Width (μm)	长宽比 Length/Width	气孔密度 Stomatal density (mm^{-2})	气孔指数 Stomatal index (%)
狗尾草 <i>S. viridis</i>	圆屋顶型 Dome	26.02 ± 3.41^c	15.55 ± 0.32^b	1.67 ± 0.19^b	935.41 ± 63.38^a	16.04 ± 0.57^c
金色狗尾草 <i>S. glauca</i>	平屋顶型 Flat	55.48 ± 7.35^a	30.59 ± 2.69^a	1.81 ± 0.30^{ab}	110.83 ± 20.47^d	28.39 ± 1.41^a
大狗尾草 <i>S. faberii</i>	圆屋顶型 Dome	32.38 ± 0.84^{bc}	15.74 ± 1.14^b	2.06 ± 0.14^a	634.80 ± 25.23^b	21.12 ± 1.20^b
皱叶狗尾草 <i>S. plicata</i>	三角型 Triangle	33.71 ± 1.99^b	17.79 ± 0.78^b	1.89 ± 0.04^{ab}	483.45 ± 67.09^c	21.28 ± 1.70^b
荻草 <i>S. chondrachne</i>	圆屋顶型 Dome	32.21 ± 0.42^{bc}	15.93 ± 1.22^b	2.02 ± 0.16^{ab}	579.92 ± 42.95^b	22.08 ± 0.99^b

表皮毛 狗尾草属植物叶片上下表皮均有表皮毛,有刺毛和微毛2种类型。刺毛基部膨大顶端尖锐,分布中脉两侧、侧脉和小脉上。微毛顶端尖,由2个细胞组成,随机着生在表皮细胞行列间。表皮毛增加了植物表皮厚度,减少植物体内水分和

热量流失,从而起到保护植物的作用。狗尾草和金色狗尾草的表皮毛较多,大狗尾草叶片上表皮无刺毛,皱叶狗尾草上下表皮均无刺毛,荻草表皮毛较少(表1)。

横切面结构 5种狗尾草属植物叶片的横

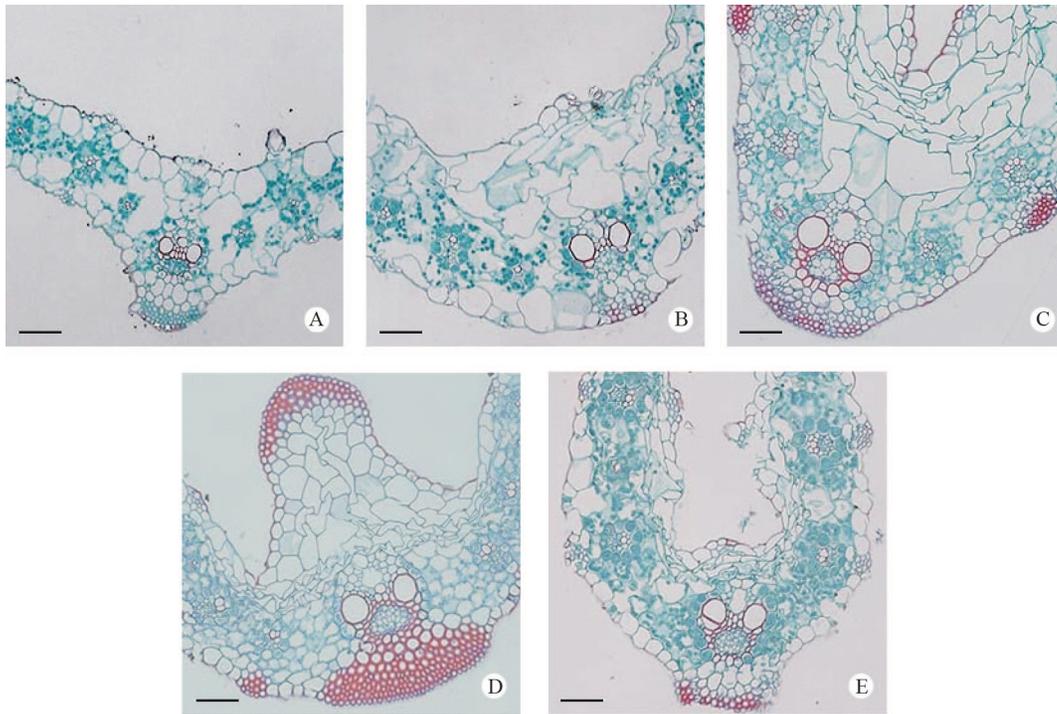


图 2 5 种狗尾草属植物的叶片横切面结构。A: 狗尾草; B: 金色狗尾草; C: 大狗尾草; D: 皱叶狗尾草; E: 葶草。标尺=50 μm

Fig. 2 Transverse section of leaves in 5 *Setaria* species. A: *S. viridis*; B: *S. glauca*; C: *S. faberii*; D: *S. plicata*; E: *S. chondrachne*. Bars=50 μm

表 3 5 种狗尾草属植物的叶片横切面特征

Table 3 Transverse section characters of leaves in 5 *Setaria* species

植物 Species	厚度 Thickness (μm)						中脉维管束 Midrib bundle	
	叶片 Leaf	中脉 Midrib	角质层 Cuticular layer	上表皮 Adaxial epidermis	下表皮 Abaxial epidermis	泡状细胞 Bulliform cell	高 Height (μm)	宽 Width (μm)
狗尾草 <i>S. viridis</i>	70.25±18.03 ^d	160.06±26.54 ^e	1.74±0.31 ^b	6.36±1.13 ^b	13.78±3.39 ^c	25.39±1.04 ^d	67.86±2.84 ^e	65.72±1.55 ^c
金色狗尾草 <i>S. glauca</i>	192.48±4.03 ^a	390.00±4.87 ^c	3.12±0.68 ^a	13.56±1.07 ^a	43.22±5.48 ^a	74.09±2.81 ^a	88.71±1.00 ^d	98.20±2.65 ^b
大狗尾草 <i>S. faberii</i>	141.72±13.02 ^b	462.20±23.53 ^b	2.09±0.23 ^b	6.44±1.07 ^b	18.83±2.45 ^b	44.92±3.45 ^b	145.69±7.75 ^a	133.45±4.9 ^a
皱叶狗尾草 <i>S. plicata</i>	134.11±10.16 ^b	760.52±36.19 ^a	2.25±0.65 ^b	7.48±0.75 ^b	18.07±1.38 ^b	45.95±0.72 ^b	135.40±1.10 ^b	133.74±4.0 ^a
葶草 <i>S. chondrachne</i>	107.37±4.32 ^c	317.10±34.33 ^d	1.98±0.09 ^b	12.42±2.42 ^a	24.06±1.66 ^b	34.46±4.40 ^c	104.14±4.74 ^e	99.66±3.76 ^b
变异系数 Coefficient of variation (%)	53.06	34.91	23.62	37.41	49.01	40.75	29.79	26.84

切面结构比较典型,叶片由表皮、叶肉和叶脉组成。叶片上下表皮细胞只有 1 层,且均角质化。上表皮有泡状细胞,分布在主脉两侧以及平行脉之间。狗尾草属植物叶片的输导组织由维管束和维管束鞘组成。维管束为有限外韧维管束,维管束鞘缺失或仅在大维管束中留存。维管束周围的叶肉细胞放

射状排列,呈“花环状”。

叶片厚度 狗尾草属植物叶片叶脉明显隆起,叶脉处叶片较厚,尤其是中脉。5 种狗尾草属植物叶片厚度相差较大,狗尾草、金色狗尾草和葶草的叶片厚度差异显著 ($P<0.05$),而大狗尾草和皱叶狗尾草的差异不显著,叶片厚度变异系数为 53.06%,

变异程度较大,狗尾草叶片较薄[(70.25±18.03) μm],金色狗尾草[(192.48±4.03) μm]的最厚。叶片中脉厚度的变异系数为 34.91%, 5 种狗尾草属植物的差异显著($P<0.05$),以狗尾草的最薄[(160.06±26.54) μm],其次是葶草[(317.10±34.33) μm],皱叶狗尾草最厚[(760.52±36.19) μm]。

叶片角质层 角质层位于表皮最外面,主要作用是保护表皮组织,减少植物体内水分散失。5 种狗尾草属植物叶表皮均覆盖较厚的角质层,含较多蜡质。金色狗尾草角质层较厚[(3.12±0.68) μm],与其余 4 种的差异显著($P<0.05$)。其余 4 种植物角质层厚度差异不显著,狗尾草的较薄[(1.74±0.31) μm],其次是葶草[(1.98±0.09) μm]。

表皮细胞 狗尾草属植物叶片上下表皮细胞只有 1 层,通常下表皮细胞厚度大于上表皮细胞厚度。上表皮细胞厚度(6.36~13.56 μm)的变异系数为 37.41%,金色狗尾草[(13.56±1.07) μm]和葶草[(12.42±2.42) μm]上表皮细胞厚度显著大于狗尾草、大狗尾草和皱叶狗尾草($P<0.05$)。下表皮细胞厚度(13.78~43.22 μm)的变异系数为 49.01%, 5 种狗尾草属植物的差异显著($P<0.05$),狗尾草的下表皮细胞厚度较小,其次是皱叶狗尾草,金色狗

尾草最厚。狗尾草属植物叶片上表皮中有大量泡状细胞,为薄壁细胞,分布在主脉两侧以及平行脉之间。泡状细胞下陷,形成“绞合细胞”。每组泡状细胞排列成折扇形,中间的细胞最大,两侧较小。泡状细胞厚度的变异系数为 40.75%, 5 种狗尾草属植物的差异显著($P<0.05$),狗尾草泡状细胞厚度最小[(25.39±1.04) μm],金色狗尾草的最大[(74.09±2.81) μm]。

叶脉维管束 5 种狗尾草属植物叶脉维管束大小不一,最大的是中脉维管束,由木质部、韧皮部和维管束鞘构成。中脉维管束的维管束鞘有两层细胞,外层细胞壁薄,内层细胞壁厚。中脉维管束高度(67.86~135.40 μm)的变异系数为 29.79%,中脉维管束宽度(65.72~133.74 μm)的变异系数为 26.84%。5 种狗尾草属植物中脉维管束高度和宽度的差异显著($P<0.05$),大狗尾草中脉维管束的高度和宽度显著大于其他 4 种植物($P<0.05$)。

2.3 叶表皮形态特征分种检索表

根据叶表皮形态特征(表 1, 表 2), 5 种狗尾草属植物的分种检索表如下。

5 种狗尾草属植物叶表皮形态特征分种检索表

- 1. 垂周壁齿状
 - 2. 表皮无刺毛,气孔器三角型 皱叶狗尾草 *S. plicata*
 - 2. 表皮毛较少,气孔器圆屋顶型 葶草 *S. chondrachne*
- 1. 垂周壁平直至深波状
 - 3. 表皮细胞长方形,气孔器圆屋顶型
 - 4. 上下表皮均有刺毛 狗尾草 *S. viridis*
 - 4. 上表皮无刺毛 大狗尾草 *S. faberii*
 - 3. 表皮细胞菱形,气孔器平屋顶型 金色狗尾草 *S. glauca*

2.4 叶片性状间的相关性

5 种狗尾草属植物的 15 个叶片性状可以分为表皮性状和横切面性状两类。表皮性状包括长细胞长度、短细胞长度、气孔长度、气孔宽度、气孔长宽比、气孔密度和气孔指数。横切面性状包括叶厚、叶中脉厚、角质层厚度、上表皮细胞厚度、下表皮细胞厚度、中脉维管束高度、中脉维管束宽度和泡状细胞厚度。通过对 5 种狗尾草属植物叶片性状进行 Pearson 相关性分析,从表 4 可以看出,表皮性状中表皮长细胞长度、短细胞长度、气孔长度、气孔宽

度、气孔密度和气孔指数之间均呈显著相关关系,只有气孔长宽比与其他性状的相关性不显著。5 种狗尾草属植物叶片气孔密度与气孔长度呈显著负相关($r=-0.89, P<0.01$,图 3: A),与气孔宽度也呈显著负相关($r=-0.83, P<0.01$,图 3: B)。叶片气孔指数与气孔长度呈显著正相关($r=0.88, P<0.01$,图 4: A),与气孔宽度也呈显著正相关($r=0.77, P<0.01$,图 4: B)。

横切面性状中叶片厚度与角质层厚度、上下表皮细胞厚度、中脉维管束宽度和泡状细胞厚度呈显

著正相关。角质层厚度与上下表皮细胞厚度和泡状细胞厚度呈显著正相关。此外,泡状细胞厚度与角质层厚度呈显著正相关($r = 0.79, P < 0.01$, 图 5:

A),与上表皮细胞厚度也呈显著正相关($r = 0.58, P < 0.01$, 图 5: B)。

表 4 5 种狗尾草属植物叶片性状间的相关系数

Table 4 Correlation coefficient among leaf traits of 5 *Setaria* species

	LCL	SCL	SL	SW	SLW	SD	SI	LT	MT	CLT	Ada	Aba	MBH	MBW	BT
LCL	1.00														
SCL	0.65**	1.00													
SL	0.97**	0.71**	1.00												
SW	0.94**	0.76**	0.91**	1.00											
SLW	0.15	-0.17	0.25	-0.15	1.00										
SD	-0.91**	-0.58**	-0.89**	-0.83**	-0.26	1.00									
SI	0.90**	0.48*	0.88**	0.77**	0.39	-0.95**	1.00								
LT	0.82**	0.63**	0.83**	0.77**	0.28	-0.91**	0.90**	1.00							
MT	0.06	0.32	0.14	0.09	0.15	-0.40	0.25	0.47*	1.00						
CLT	0.75**	0.65*	0.73**	0.77**	-0.04	-0.72**	0.73**	0.77**	0.22	1.00					
Ada	0.77**	0.17	0.73*	0.61*	0.34	-0.71*	0.82**	0.53*	-0.13	0.53*	1.00				
Aba	0.95**	0.58**	0.93**	0.86**	0.20	-0.85**	0.90**	0.79**	-0.01	0.79**	0.86**	1.00			
MBH	-0.20	-0.07	-0.12	-0.27	0.45*	-0.15	0.11	0.34	0.77**	-0.02	-0.29	-0.21	1.00		
MBW	-0.02	0.11	0.07	-0.06	0.41	-0.35	0.27	0.49*	0.87**	0.14	-0.17	-0.05	0.95**	1.00	
BT	0.91**	0.73**	0.90**	0.87**	0.17	-0.93**	0.90**	0.94**	0.40	0.79**	0.58**	0.84**	0.13	0.29	1.00

LCT: 长细胞长度; SCL: 短细胞长度; SL: 气孔长度; SW: 气孔宽度; SLW: 气孔长宽比; SD: 气孔密度; SI: 气孔指数; LT: 叶厚; MT: 叶中脉厚度; CLT: 角质层厚度; Ada: 上表皮细胞厚度; Aba: 下表皮细胞厚度; MBH: 中脉维管束高度; MBW: 中脉维管束宽度; BT: 泡状细胞厚度; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$ 。

LCL: Length of long cell; SCL: Length of short cell; SL: Stomatal length; SW: Stomatal width; SLW: Stomatal length/width; SD: Stomatal density; SI: Stomatal index; LT: Thickness of leaf; MT: Thickness of midrib; CLT: Thickness of cuticular layer; Ada: Thickness of adaxial epidermis; Aba: Thickness of abaxial epidermis; MBH: Height of midrib bundle; MBW: Width of midrib bundle; BT: Thickness of bulliform cell; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

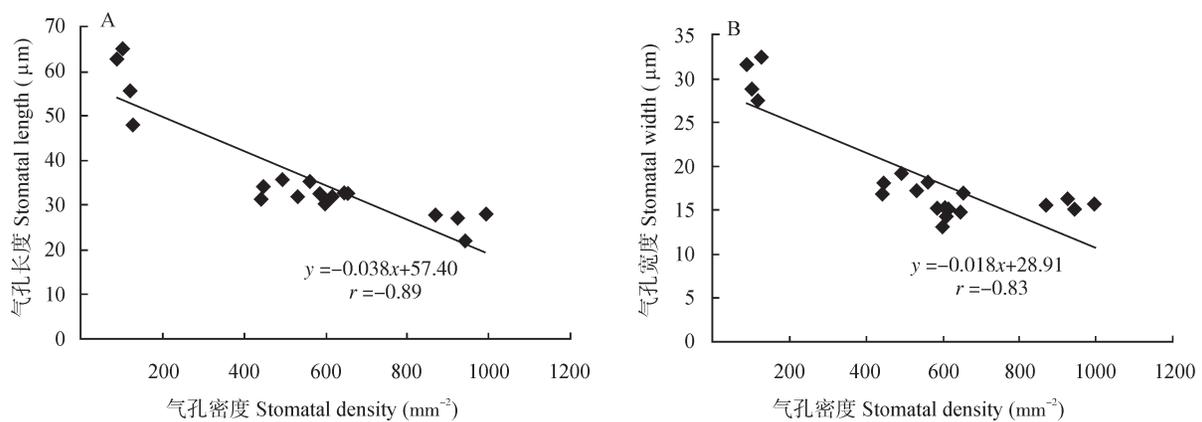


图 3 气孔密度与气孔长度(A)、气孔宽度(B)的关系

Fig. 3 Relationships of stomatal density with stomatal length (A) and with stomatal width (B)

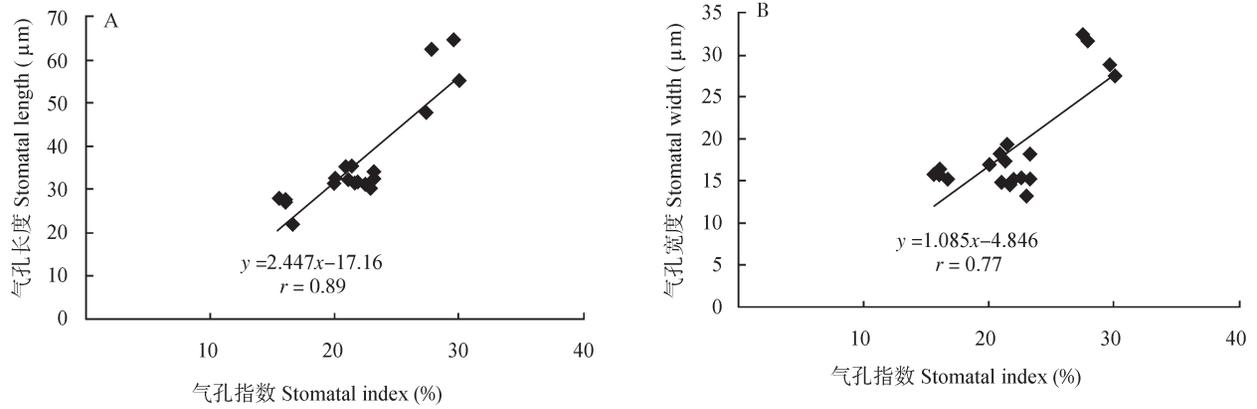


图4 气孔指数与气孔长度(A)、气孔宽度(B)的关系

Fig. 4 Relationships of stomatal index with stomatal length (A) and with stomatal width (B)

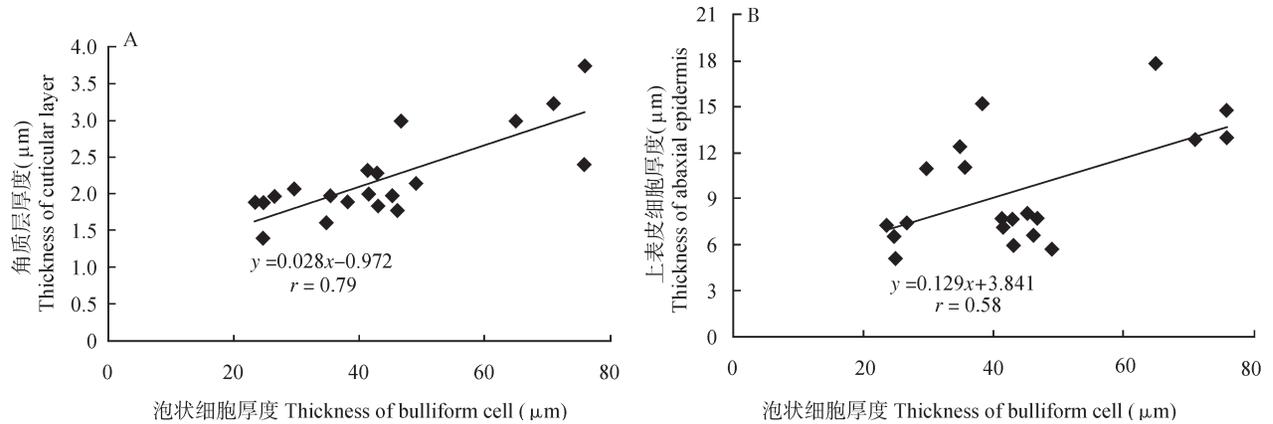


图5 泡状细胞厚度与角质层厚度(A)、上表皮细胞厚度(B)的关系

Fig. 5 Relationships of thickness of bulliform cell with thicknesses of cuticular layer (A) and adaxial epidermis cell (B)

3 讨论和结论

3.1 叶片性状在狗尾草属种间的分类学意义

陈守良报道,狗尾草、大狗尾草和轮生狗尾草上下表皮脉间均为微波纹至波纹、壁薄的长细胞;金色狗尾草、褐色狗尾草和莠狗尾草上表皮脉间为无波纹、壁薄的长细胞;皱叶狗尾草和棕叶狗尾草上下表皮脉间均为波纹、壁厚的长细胞;荇草、贵州狗尾草和西南狗尾草下表皮脉间为波纹、壁厚的长细胞^[7]。本研究对5种狗尾草属植物叶片进行观察,认为狗尾草、金色狗尾草、大狗尾草、皱叶狗尾草和荇草的叶片特征为黍型,这与赵惠如等^[10]对主要禾本科植物解剖结构的分类相符,即叶片表皮结构包括表皮细胞、气孔器和表皮毛;叶片横切面结构包括表皮、叶肉和叶脉;叶片维管束为有限外韧维管束。但具体性状在种间存在较大差异,金色狗

尾草气孔器副卫细胞为平屋顶型,皱叶狗尾草为三角型,其他3种为圆屋顶型。皱叶狗尾草上下表皮均无刺毛,大狗尾草上表皮无刺毛,荇草表皮毛较少。叶片表皮细胞长度、气孔器大小、叶厚、角质层厚度、上下表皮细胞厚度和泡状细胞厚度等特征在种间也存在显著差异(表1~3)。

目前狗尾草属分类中应用广泛的性状是叶片、花序和小穗等宏观形态,而这些宏观形态受环境影响较大,且在植物未抽穗前鉴定有一定难度。本研究表明,叶片表皮和解剖特征可以有效地鉴别狗尾草属植物的一些种类,并建立了5种狗尾草属植物叶表皮形态特征分种检索表。该检索表与《中国植物志》^[11]中对这5种狗尾草植物属内分类一致,皱叶狗尾草与荇草归为一类,皱叶狗尾草为折叶组,荇草为黍毛草组;狗尾草、大狗尾草和金色狗尾草归为一类,狗尾草和大狗尾草为狗尾草组,金色狗

尾草为密穗组。因此,本研究结果表明叶片特征差异可以作为属内种间水平的划分依据。

3.2 叶片性状间的相关性

植物生长过程中,通过不同性状间的相互作用应对外界环境的变化^[12]。植物叶片表皮气孔器是与外界水气交换的通道,影响植物光合、蒸腾、呼吸和生理形态。目前已对禾本科的甘蔗(*Saccharum officinarum*)、玉米(*Zea mays*)、小麦(*Triticum aestivum*)和水稻(*Oryza sativa*)等气孔进行了研究报道^[13-14]。傅志强等^[15]对水稻叶片气孔的研究表明,晚稻品种叶片气孔密度与气孔长度、气孔宽度均呈负相关。刘丽霞^[16]报道籼稻品种的气孔密度与气孔长度呈显著负相关。本研究结果表明,5种狗尾草属植物的叶片气孔密度与气孔长度、气孔宽度均呈显著负相关,与前人的研究结果一致。这表明气孔密度与气孔大小密切相关,叶片表皮面积一定,气孔越大,则气孔密度越小。

泡状细胞是禾本科植物叶片的重要特征,分布在叶片上表皮的维管束间,主要与植物的抗性有关。王元军^[17]研究了小麦叶片泡状细胞的特征,认为泡状细胞厚度与叶厚以及维管束间距呈显著正相关。本研究结果表明,泡状细胞厚度与角质层厚度和上表皮细胞厚度均呈显著正相关,泡状细胞的厚度与其所在叶片的结构相关,角质层越厚,上表皮细胞越厚,则泡状细胞厚度越大,这也与其控制叶片的卷缩、伸展运动的功能相适应。

3.3 叶片性状与环境之间的关系

叶片是植物进化过程中对环境变化比较敏感而且可塑性较大的器官,叶片的结构特征反映植物对环境的适应。叶片的表皮特征和解剖结构中,既有利于划分类群的特征,也有具演化意义且能确定演化趋势的性状。蔡联炳等^[18]对禾本科植物表皮细胞进行研究,认为长细胞伸长、短细胞类型的简化、刺毛的消失等均与类群的演化保持一致。一般认为,禾本科表皮长细胞的演化过程为细胞伸长、细胞壁增厚、波曲加大。短细胞的演化趋势为哑铃形→马鞍形→圆球形,着生方式由成排联生至两两并生再至单个独生。气孔器副卫细胞的分类价值明显,演化趋势为高圆顶→低圆顶→平边形。刺毛按无尖到有尖演化,数量由多进化到少。5种狗尾草属植物叶片的长细胞呈狭长形,垂周壁波曲程度

不同,垂周壁平直的金色狗尾草可能进化程度较低,而垂周壁齿状的皱叶狗尾草和荩草则进化程度较高;短细胞呈椭圆形或长椭圆形单生,说明该属植物的短细胞进化程度较高。气孔副卫细胞平顶或圆顶的植物能适应寒冷、干燥的环境,5种狗尾草属植物气孔副卫细胞多数为圆顶或平顶形,表明这5种植物适应性广、抗旱、抗寒能力较强,可以进一步开发为抗旱或抗寒资源。狗尾草和大狗尾草气孔副卫细胞为圆屋顶型,进化程度较低,金色狗尾草为平屋顶型,进化程度较高。狗尾草属不同植物叶片表皮刺毛分布状况不同,皱叶狗尾草和荩草刺毛较少,进化程度较高。

因此,5种狗尾草属植物的类群演化趋势为:狗尾草应是最原始的种类,金色狗尾草和大狗尾草处于性状演化的中间状态,皱叶狗尾草和荩草则应是最高级的种类。

禾本科植物叶片表皮结构的系统发育研究可为狗尾草属不同种的演化地位提供依据。一般认为,单子叶植物由原始的双子叶植物进化而来,所以在禾本科内有双子叶植物的特征。因此,与双子叶植物叶片表皮细胞短狭、细胞壁薄、稀波状弯曲等特征相似的种类是原始类型。短细胞由禾本科植物叶片的表皮细胞分化,并随着进化而逐渐减少。禾本科起源于热带地区,因此有热带特征的类型较为原始。气孔器圆顶副卫细胞在湿热环境中经常出现,平顶副卫细胞总是在干、寒环境的类群中附生,故圆顶副卫细胞较原始,平顶副卫细胞较进化。刺毛的形态逐渐趋于成熟,禾本科内演化程度高的类群内刺毛数量不断减少。因此在狗尾草属内演化的总体趋势为长细胞伸长、垂周壁波曲加大、气孔副卫细胞由圆屋顶型演化到平屋顶型、刺毛的减少甚至消失等,狗尾草组进化程度应为最低,密穗组处于进化的中间状态,折叶组和黍草组进化程度相对较高。

参考文献

- [1] Fu L G, Chen T Q, Lang K Y, et al. Higher Plants of China, Vol. 12 [M]. Qingdao: Qingdao Publishing House, 2012: 1070-1077. 傅立国, 陈潭清, 郎楷永, 等. 中国高等植物, 第12卷 [M]. 青岛: 青岛出版社, 2012: 1070-1077.
- [2] Damalas C A. Pyriithobac reduces control of green foxtail (*Setaria viridis*) and bristly foxtail (*Setaria verticillata*) by propaquizafop [J]. Crop Prot, 2009, 28(7): 616-618.
- [3] Jia F Q, Zhang N, Nuermaiti, et al. Biomass structure and

- growth of reproductive ramets of *Setaria viridis* (L.) Beauv and *S. glauca* (L.) Beauv. [J]. *Chin J Ecol*, 2014, 33(1): 48–52.
贾风勤, 张娜, 努尔买买提, 等. 狗尾草和金色狗尾草种群生殖分株生物量结构及生长 [J]. *生态学杂志*, 2014, 33(1): 48–52.
- [4] Wang J, Wang Z L, Yang H Q, et al. Genetic analysis and preliminary mapping of a highly male-sterile gene in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) Beauv.] using SSR markers [J]. *J Int Agri*, 2013, 12(12): 2143–2148.
- [5] Wang Y Q, Zhi H, Li W, et al. Chromosome number identification of some wild *Setaria* species [J]. *J Plant Genet Resour*, 2007, 8(2): 159–164.
王永强, 智慧, 李伟, 等. 狗尾草属野生近缘种的染色体鉴定 [J]. *植物遗传资源学报*, 2007, 8(2): 159–164.
- [6] Li H Q, Zhi H, Wang Y F, et al. Application of SRAP technology on foxtail millet and its wild relative green foxtail [J]. *Hebei Agri Sci*, 2010, 14(11): 68–72.
李海权, 智慧, 王永芳, 等. SRAP标记技术在谷子及其近缘种野生种青狗尾草的应用分析 [J]. *河北农业科学*, 2010, 14(11): 68–72.
- [7] Chen S L, Jin Y X, Wu Z J, et al. The study leaf epidermis at the sectional level on Chinese *Setaria* [J]. *Bull Bot Res*, 1985, 5(2): 105–112.
陈守良, 金岳杏, 吴竹君, 等. 叶表皮细胞结构在国产狗尾草属 (*Setaria* Beauv.) 分组水平上的应用 [J]. *植物研究*, 1985, 5(2): 105–112.
- [8] Li Z L. *Plant Section Technology* [M]. Beijing: Science Press, 1978: 129–137.
李正理. *植物制片技术* [M]. 北京: 科学出版社, 1978: 129–137.
- [9] Chen S L, Jin Y X, Wu Z J. *Micromorphological Atlas of Leaf Epidermis in Gramineae* [M]. Nanjing: Phoenix Science Press, 1988: 25–48.
陈守良, 金岳杏, 吴竹君. 禾本科叶片表皮微形态图谱 [M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1988: 25–48.
- [10] Zhao H R, Liu A T. Preliminary study on leaf anatomical and taxonomic characteristics of Gramineae [J]. *J Nanjing Norm Univ (Nat Sci)*, 1984(4): 72–79.
赵惠如, 刘霁堂. 禾本科植物叶片的解剖与分类的初步研究 [J]. *南京师大学报: 自然科学版*, 1984(4): 72–79.
- [11] Chen S L. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 10(1)* [M]. Beijing: Science Press, 1990: 336–360.
陈守良. *中国植物志*, 第10卷第1分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1990: 336–360.
- [12] Ninou E, Tsialtas J T, Dordas C A, et al. Effect of irrigation on the relationships between leaf gas exchange related traits and yield in dwarf dry bean grown under Mediterranean conditions [J]. *Agri Water Mgt*, 2013, 116(1): 235–241.
- [13] Zhang F J, Li J, Du C Z, et al. Stomatal response to water stress in leaves of different sugarcane cultivars [J]. *Guihaia*, 2014, 34(6): 821–827.
张凤娟, 李健, 杜成忠, 等. 不同甘蔗品种叶片气孔对水分胁迫的响应 [J]. *广西植物*, 2014, 34(6): 821–827.
- [14] Motzo R, Pruneddu G, Giunta F. The role of stomatal conductance for water and radiation use efficiency of durum wheat and triticale in a Mediterranean environment [J]. *Eur J Agro*, 2013, 44: 87–97.
- [15] Fu Z Q, Huang H, He B L, et al. Rice leaf stomata characteristics and their relativity [J]. *Acta Agri Univ Hunan (Nat Sci)*, 2007, 33(6): 646–650.
傅志强, 黄璜, 何保良, 等. 水稻叶片气孔特性及其相关性 [J]. *湖南农业大学学报: 自然科学版*, 2007, 33(6): 646–650.
- [16] Liu L X, Cheng H W, Chen W F. Study on stomata length, width and density of different rice leaves [J]. *Nor Rice*, 2001(2): 5–8.
刘丽霞, 程红卫, 陈温福. 不同类型水稻剑叶气孔长、宽度与气孔密度的研究 [J]. *水稻栽培*, 2001(2): 5–8.
- [17] Wang Y J. Statistics analysis on the quantitative characteristics of bulliform cells in wheat leaves [J]. *J Triticeae Crops*, 2009, 29(6): 1100–1104.
王元军. 小麦叶片表皮泡状细胞形态的数量特征 [J]. *麦类作物学报*, 2009, 29(6): 1100–1104.
- [18] Cai L B, Guo Y P. Studies on constituent cells of leaf epidermis, systematics and phylogenetic path of the family Poaceae [J]. *Acta Bot Boreal-Occid Sin*, 1995, 15(4): 323–335.
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 [J]. *西北植物学报*, 1995, 15(4): 323–335.