

箬竹属和牡竹属(竹亚科)叶表皮微形态特征

王润辉 夏念和* 林汝顺

(中国科学院华南植物研究所, 广东广州 510650)

摘要: 利用光学显微镜和扫描电镜, 对箬竹属 21 个种(包括箬竹亚属 5 个种、孝顺竹亚属 2 种、单竹亚属 4 种、绿竹亚属 9 种和亚属未定 1 种)以及牡竹属 5 种叶表皮微形态特征进行了观察和研究。所得结果表明气孔保卫细胞上乳突的数目和分布存在一定的规律, 并具有一定的分类价值。绿竹亚属的叶表皮微形态特征介于箬竹属和牡竹属之间, 但更接近于箬竹属。因此认为在分类处理上, 将绿竹亚属置于箬竹属比单独成立绿竹属更为合理。

关键词: 禾本科; 箬竹属; 牡竹属; 绿竹亚属; 叶表皮; 副卫细胞; 分类学

中图分类号: Q944.56

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2002)01-0022-05

Micromorphological Study on Leaf Epidermis of *Bambusa* and *Dendrocalamus* (Poaceae: Bambusoideae)

WANG Run-hui XIA Nian-he* LIN Ru-shun

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Micromorphological characteristics of leaf epidermis of 26 species of bamboos (*Bambusa* subgen. *Dendrocalamopsis*, 9 species; subgen. *Bambusa*, 5 species; subgen. *Leleba*, 2 species; subgen. *Lingnania*, 4 species; subgenus uncertain, 1 species; *Dendrocalamus*, 5 species) were observed under SEM and LM. The results showed that the number and distribution of papillae in subsidiary cells of the stomata existed to some extent regular patterns which could be applied in the bamboo taxonomy. Micromorphological characters of leaf epidermis indicate that *Bambusa* subgen. *Dendrocalamopsis* is intermediate between genera *Bambusa* and *Dendrocalamus*, showing similarities to both of them, but is closer to genus *Bambusa*. So it is more reasonable to treat *Dendrocalamopsis* as a subgenus of *Bambusa* than as a separate genus.

Key words: Gramineae; *Bambusa*; *Dendrocalamus*; *Bambusa* subgen. *Dendrocalamopsis*; Leaf epidermis; Subsidiary cells; Taxonomy

绿竹亚属(*Bambusa* subgen. *Dendrocalamopsis* Chia et Fung)是由贾良智和冯学琳^[1]在废弃麻竹属(*Sinocalamus* McClure)时所建立的,隶属于箬竹属(*Bambusa* Schreber)。耿伯介赞成绿竹亚属的成立,但他还认为绿竹亚属可以从亚属级提升为属的级别^[2],并于1983年在对世界竹亚科植物进行考订时,把绿竹亚属提升为绿竹属[*Dendrocalamopsis* (Chia et Fung) Keng f.],置于牡竹族中^[3]。林万涛赞成绿竹属,并认为它是由箬竹属演化出牡竹属(*Dendrocalamus* Nees)的麻竹组(Sect. *Sinocalamus* Hsueh et D. Z. Li)和龙竹组(Sect. *Draconicalamus* Hsueh et D. Z. Li)的中间类群^[4];中国植物志第九

收稿日期: 2001-03-29 接受日期: 2001-12-14

基金项目: 国家自然科学基金(39670064)资助

* 通讯作者 Corresponding author

卷(1分册)也采用了绿竹属的观点。那么,绿竹亚属是否有必要提升为属,是作为亚属置于籼竹属(籼竹族)或作为属置于牡竹族呢?

植物叶表皮微形态特征大部分都是受基因的控制,具有明显的种属特异性,所以有很大分类价值^[9]。禾本科叶表皮微形态比其它科有更多的特征可以应用于分类学,如长细胞、短细胞、泡状细胞、硅质体、乳突、刚毛、气孔器、粗毛和微毛等具有分类上意义。张志耘等^[6]按照叶片下表皮脉间长细胞中乳突的大小和分布特征以及气孔器中小乳突的数目和着生位置将稻属(*Oryza* Linn.) 23 个种分成 3 个组。竹类生长有特殊规律性,竹子叶表皮微形态对竹子分类具有更为重要的意义,所以有关专家^[7]呼吁大量进行竹亚科叶表皮微形态研究。本文旨在为处理绿竹亚属的系统位置提供微形态特征方面的证据。

1 材料和方法

本实验用的 26 种代表两大类群,包括籼竹属籼竹亚属(subgen. *Bambusa*) 5 种、孝顺竹亚属(subgen. *Leleba*) 竹 2 种、单竹亚属(subgen. *Lingnania*) 4 种、绿竹亚属(subgen. *Dendrocalamopsis*) 9 种和亚属待定 1 种及牡竹属竹 5 种。以上材料全部采自华南植物园大竹园。采过新鲜材料后再在同一竹丛中采集凭证标本,凭证标本存放于华南植物研究所标本馆(IBSC),竹种名单详见表 1。

将新鲜的竹叶剪成小片放入沸水中软化 2-3 h,选取经软化的材料少许,置于载玻片上滴 2-3 滴自来水,用刀片刮去多余的部分;用 1% 的亚甲基蓝染色 1-2 min,用清水漂洗,甘油胶装片(装片时注意要将材料的外表皮向上),中性树脂封片。新鲜的竹叶采用徐信兰等^[8]的方法处理竹叶表皮蜡质层,电镜下观察气孔及其附属物的结构。

本文采用参考文献[9]和[10]中的术语。

2 结果

扫描电镜下乳突、钩毛和双胞毛等的立体感强,特征明显;光镜下长短细胞、硅体形状等的显示非常清楚。综合光镜和电镜的观察结果,表皮微形态特征最具分类意义的是在扫描电子显微镜下观察到的气孔副卫细胞上的乳突(图版 I, II)。

在扫描电镜下可见所有竹种气孔的副卫细胞两侧都有乳突,数目上有一定的分布规律;不同类群所具的乳突数目不同(表 1)。不同类群的代表种的乳突在气孔上方的排列方式有明显的差别,这些差别可作为分类的依据,这与陈晓亚^[10]的观点一致。籼竹属类群乳突数大多数为 4 个(图版 I: 2-11),极个别是 2 个或无(车筒竹,图版 I: 1);绿竹亚属多数以 4 个为主(图版 I: 14-18; II: 1),绿竹、花头黄竹、吊丝单竹、吊丝球竹、孟竹、乌脚绿竹等除了 4 个乳突的气孔外,还存在 5-8 个乳突的气孔,只有壮绿竹、大绿竹几乎全是 4 个乳突气孔(图版 I: 12, 13);牡竹属代表种气孔上方的乳突数全是 8 个(图版 II: 4-8)。

光镜下所观察到的特征未发现有明显的种属特异性,与典型的禾本科叶表皮相似。上表皮长细胞具有薄而波曲的细胞壁;短细胞单一或成对,常见;硅质体狭长状或宽短状马鞍形,伸长方向与叶片长轴垂直;泡状细胞不规则多边形或四边形,2-4 列排于相邻两脉的中间;气孔罕见或未见,乳突无或稀少。下表皮长细胞沿叶片长轴方向伸长,长为宽的 5-8 倍,壁薄而波曲,气孔间长细胞

表 1 竹叶表皮微形态特征
Table 1 Micromorphological characters of leaf epidermis of bamboos

属 Genus	亚属 Subgenus	种名 Species	气孔上乳突数 Numbers of papillae on stomata	乳突分布 Papilla distribution	凭证标本 Vouchers*	图版 Plates	
箬竹属 <i>Bambusa</i> Schreber	箬竹亚属 subgen.	车筒竹 <i>B. sinosipitosa</i> McClure	2 (or none)	稀疏 Sparse	Wrh 002	I-1	
		小箬竹 <i>B. flexuosa</i> Munro	4 or 5-6	稠密 Dense	Wrh 007	I-2	
	Bambusa	牛角竹 <i>B. cornigera</i> McClure	佛肚竹 <i>B. ventricosa</i> McClure	4	稠密 Dense	Wrh 003	I-3
			坭竹 <i>B. gibba</i> McClure	4	稠密 Dense	Wrh 005	I-4
			坭竹 <i>B. gibba</i> McClure	4	稠密 Dense	Wrh 006	I-5
			孝顺竹 <i>B. multiplex</i> Raeuschel ex J. A. et J. H. Schult.	4	稀疏 Sparse	Wrh 008	I-6
	孝顺竹亚属 subgen. <i>Leleba</i>	龙头竹 <i>B. vulgaris</i> Schrad. ex Wendl.	4	稠密 Dense	Wrh 004	I-7	
		单竹亚属 subgen. <i>Lingnania</i>	粉单竹 <i>B. chungii</i> McClure	4 or 2-3	稠密 Dense	Wrh 009	I-8
	油竹 <i>B. surrecta</i> (Q. H. Dai) Q. H. Dai		4 or 5-6	稀疏 Sparse	Wrh 010	I-9	
	绿竹亚属 subgen. <i>Dendrocalamopsis</i>	青皮竹 <i>B. textilis</i> McClure	4	稀疏 Sparse	Wrh 012	I-10	
		慈竹 <i>B. emeiensis</i> Chia et Fung	4	稠密 Dense	Wrh 015	I-11	
		壮绿竹 <i>B. valida</i> (Q. H. Dai) W. T. Lin	4	稠密 Dense	Wrh 016	I-12	
		大绿竹 <i>B. grandis</i> (Q. H. Dai et X. L. Tao ex Keng f.) Ohrmberger	4	稠密 Dense	Wrh 018	I-13	
		绿竹 <i>B. oldhamii</i> Munro	4 or 5-8	稠密 Dense	Wrh 020	I-14	
		花头黄竹 <i>B. revoluta</i> N. H. Xia et R. H. Wang	4	稠密 Dense	Wrh 023	I-15	
		黄麻竹 <i>B. stenaurita</i> (W. T. Lin) Wen	4	稠密 Dense	Wrh 025	I-16	
		吊丝单竹 <i>B. varicostriata</i> (W. T. Lin) Chia et Fung	4 or 5-8	稀疏 Sparse	Wrh 021	I-17	
		孟竹 <i>B. bicarinata</i> (W. T. Lin) Chia et Fung	4 or 5-8	稀疏 Sparse	Wrh 024	I-18	
		吊丝球竹 <i>B. becheriana</i> Munro	4 or 5-8	稠密 Dense	Wrh 031	II-1	
	亚属待定 subgenus uncertain	乌脚绿竹 <i>B. odashimae</i> Hatusima	4 or 5-8	稠密 Dense	Wrh 026	II-3	
黄竹 <i>B. membranacea</i> (Munro) Stapleton et N. H. Xia		4	稀疏 Sparse	Wrh 032	II-2		
牡竹属 <i>Dendrocalamus</i> Nees		麻竹亚属 subgen. <i>Sinocalamus</i>	歪脚龙竹 <i>Dendrocalamus sinicus</i> Chia et J. L. Sun	8	稠密 Dense	Wrh 022	II-4
麻竹亚属 subgen. <i>Sinocalamus</i>	麻竹 <i>D. latiflorus</i> Munro	8	稠密 Dense	Wrh 027	II-5		
	龙竹 <i>D. giganteus</i> Munro	8	稠密 Dense	Wrh 030	II-7		
	牡竹亚属 subgen. <i>Dendrocalamus</i>	牡竹 <i>D. strictus</i> (Roxb.) Nees	8	稠密 Dense	Wrh 028	II-6	
		勃氏甜龙竹 <i>D. brandisii</i> (Roxb.) Kurz	8	稠密 Dense	Wrh 031	II-8	

* 凭证标本均保存在 IBSC. All specimens are deposited in IBSC.

较短;脉间的短细胞于成对或单一,而脉上的则单一、成对或 3 至数个一列;硅质体在脉间呈狭长状或宽短状的马鞍形;脉间气孔 5-6 列;个别种(牡竹等)有密集的大毛,其余大多数种具刚毛;另外,双胞毛也存在于大多数种类中,只有极个别的种没有刚毛和双胞毛。硅质体形态都为马鞍形,这与丁雨龙^[1]从刚竹属(*Phyllostachys*)中得到的结果相同。

3 讨论和结论

McClure 在 1940 年发表的麻竹属(*Sinocalamus* McClure)是一个相当混乱的属,贾良智等^[1]认为它包括了三个邻近属(牡竹属、箬竹属、单竹属)的种类,该属的模式种麻竹(*Sinocalamus latiflorus*

McClure) 应隶属于牡竹属, 所以应把该属作为牡竹属的异名来处理。贾良智等对 McClure 原来组合到麻竹属的种类进行了分别处理, 根据“分枝全不具刺; 秆箨脱落性, 箨耳较小, 箨片常直立且其基部常较鞘先端稍窄或窄一倍; 叶片较宽大, 常混生有较小的叶片; 小穗短缩, 小穗轴具关节, 节间较短, 小花排列紧密”等特征, 将吊丝球竹、绿竹和其它一些箬竹属的种组成绿竹亚属, 作为一个新亚属隶属箬竹属。慈竹被并入单竹属, 同时又把单竹属降为箬竹属的一个亚属—单竹亚属。麻竹因是一无鳞被的种而归入牡竹属^[1]。李德铎等^[2]赞同以上的处理方法。而耿伯介^[3]在支持这些观点的同时, 还认为将绿竹亚属作为亚属处理则过于简单化, 应该提升为属的等级。而像箬竹属中原来因无枝条短缩成刺而作为亚属的“孝顺竹亚属”, 他也认为“今后可以考虑是否恢复它为属级”。从广义属的概念来看, 国产箬竹属的种类可分为: 带刺(包括硬刺和软刺)的箬竹亚属、不带刺的孝顺竹亚属、秆壁较薄的单竹亚属和既具有箬竹属特征(小穗轴具关节, 小花具三枚鳞被、柱头三枚)又具牡竹属特征(小花不逐节脱落、外稃一面膨大)的绿竹亚属。从以上结果来看, 绿竹亚属叶表皮形态所具有的特征介于箬竹属和牡竹属之间, 可能是两属之间的过渡类型, 但更接近于箬竹属。这再次证明了贾良智和冯学琳将绿竹亚属置于箬竹属的意见更为合理。如果把它提升为属归入牡竹族中, 无形中就拉近了它与牡竹属的亲缘关系而疏远了它与箬竹属的亲缘关系。

乳突在分类上的特殊性早就为植物学者所重视, Metcalf^[4] 将它所观察的竹种几乎都描述为“some papillae overarching the individual stomata”。张志耘等^[5]根据气孔上方的乳突的数目和着生位置把稻属分成 3 组。此外, 许多专家^[6,7]都认为它与保护气孔口、调节蒸腾及气体交换等功能有密切的关系。当气孔口上方的乳突多时, 形成包围于气孔口上方的拱盖, 有阻碍水分的蒸腾作用。换言之, 气孔上方的乳突数目很可能是与光合作用中水分利用有关的一种调节机制。温太辉^[8]认为“竹类植物从丛生到散生, 从要求高热量的生态环境到低热量的生态环境, 从强支撑通导组织到弱支撑通导组织, 从假花序到真花序, 是一种进化趋势”。依他的观点推理, 比较进化的竹种具有较进化的水分利用的调节机制。由此可见, 本实验观察所得的结果可证明牡竹属在三个类群中最为进化, 因为它有最多的乳突数来保护气孔, 可以更有效地减少水分的蒸发。箬竹属气孔副卫细胞上的乳突数大多为 4, 有的仅为 2 个或无(车筒竹), 故可认为它是最为原始的; 牡竹属则大多为 8, 较为进化; 绿竹亚属乳突的数目介于上述两者之间, 从 4 个到 8 个都有, 但大多还是以 4 个的为主, 这表明绿竹亚属类群与箬竹属的关系较为密切。

黄竹(*Dendrocalamus membranaceus* Munro) 发表时就置于牡竹属, 后来 Stapleton & N. H. Xia^[9] 将其组合到箬竹属中去。当时他们的组合依据是虽然黄竹的复合花序密集成头状, 像牡竹属的竹种, 但每一枝复合花序都有具二脊的前出叶(这一性状是箬竹属和牡竹属的主要区别特征), 其它营养性状(如叶片小、叶耳和鞘口缝毛发达等)都是箬竹属竹种的特征。黄竹气孔两侧的乳突数为 4 (图版 II: 2), 与箬竹属一致, 故支持将黄竹转移到箬竹属的观点。

参考文献:

- [1] 贾良智, 冯学琳. 关于慈竹属和单竹属的讨论 [J]. 植物分类学报, 1980, 18(2): 211-216.
- [2] 耿伯介. 对《关于慈竹属和单竹属的讨论》一文意见 [J]. 植物分类学报, 1981, 19(1): 22-27.
- [3] 耿伯介. 世界竹亚科各属的考订(之三、四) [J]. 竹子研究汇刊, 1983, 2(1): 11-27; 2(2): 1-17.
- [4] 林万涛. 对中国牡竹属的讨论 [J]. 竹子研究汇刊, 1989, 8(4): 30-36.
- [5] 代玉民等. 云南秋海棠属叶表皮及毛被的扫描电镜观察 [J]. 云南植物研究, 1999, 21(3): 309-316.

- [6] 张志私,等. 稻属叶表皮结构特征及其系统学意义 [J]. 植物分类学报, 1998, 36(1):8-18.
- [7] Ellis R P. A review of comparative leaf anatomy in the systematics of the Poaceae in the past twenty-five years [A]. In: Soderstrom T R, et al. Grass Systematics and Evolution [M]. Washington, D.C., London: Smithsonian Institution Press, 1988.
- [8] 徐信兰,胡晓颖,等. 禾本科竹亚科植物叶表皮除蜡方法的研究 [J]. 电子显微镜学报, 1999, 18(Supp):233-234.
- [9] 陈守良,等. 禾本科叶片表皮形态图谱 [M]. 南京:江苏科技出版社, 1992.
- [10] 陈晓亚,等. 方竹属(竹亚科)叶片表皮微形态特征 [J]. 植物分类学报, 1993, 31(3):227-235.
- [11] 丁雨龙. 刚竹属系统演化博士学位论文 [D]. 南京:南京林业大学博士学位论文, 1998.
- [12] 李德科. 竹亚科分类的若干方法问题—兼论竹属的范畴 [J]. 植物分类学报, 1994, 32(3):283-288.
- [13] Metcalfe C R. Anatomy of the Monocotyledons I. Gramineae [M]. Oxford: Clarendon Press, 1960, 1-731.
- [14] 温太辉. 中国竹亚科的几个分类问题 [J]. 竹子研究汇刊, 1986, 5(2): 10-27.
- [15] Stapleton C M A, Xia N H. A new combination in *Bambusa* (Gramineae-Bambusoideae) [J]. Kew Bulletin, 1997, 52(1): 235-238.

图版说明 Explanation of plates

图版 I Plate I 竹叶表皮气孔上方的乳突 Papillae overarching stomata of leaf epidermis of bamboos

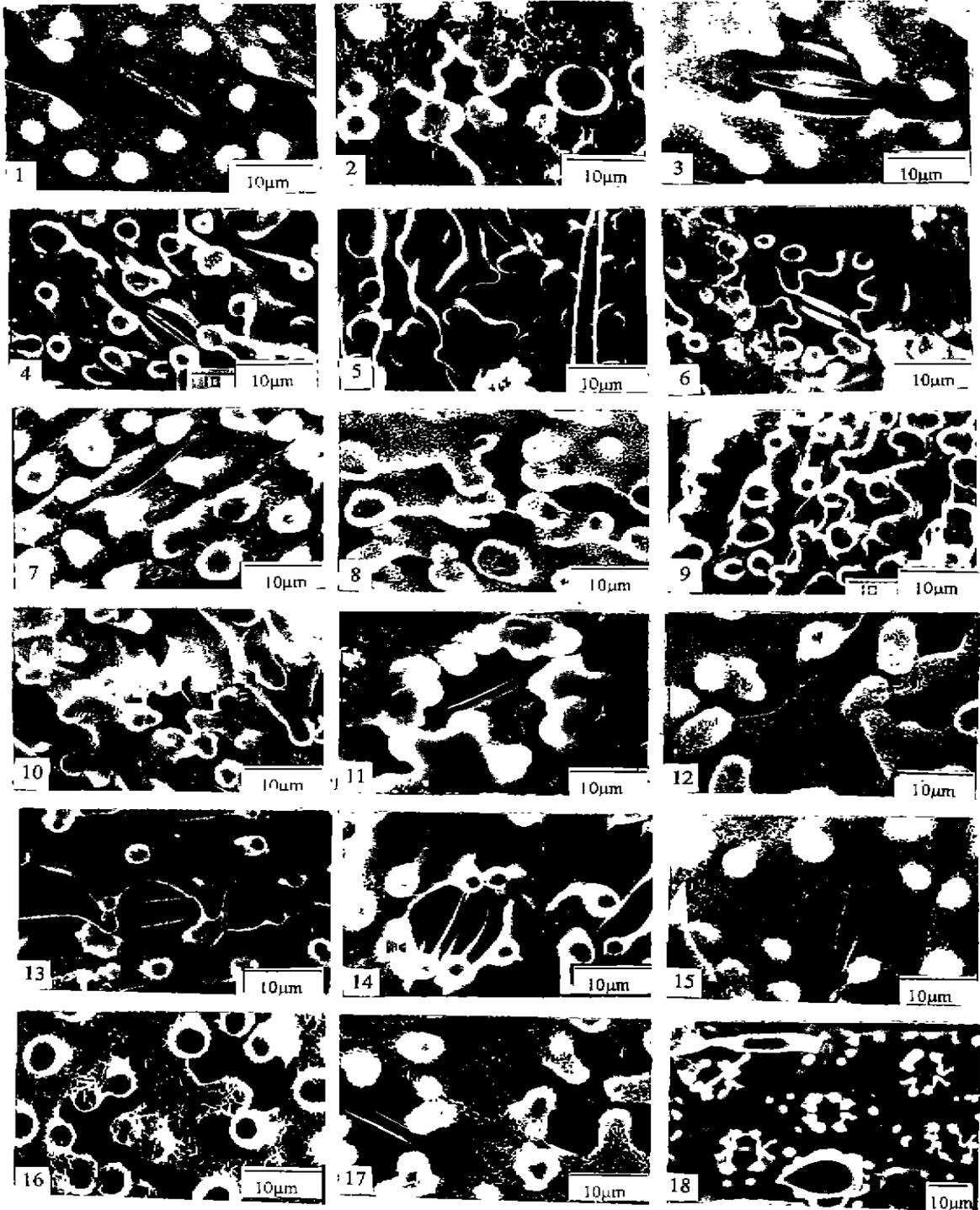
1. 车筒竹 *Bambusa sinospirata* McClure; 2. 小籐竹 *B. flexuosa* Munro; 3. 牛角竹 *B. coriacea* McClure; 4. 佛肚竹 *B. ventricosa* McClure; 5. 坭竹 *B. gibba* McClure; 6. 孝顺竹 *B. multiplex* (Lour.) Raeusch ex J. A. et J. H. Schult.; 7. 龙头竹 *B. vulgaris* Schrad. ex Wendl.; 8. 粉单竹 *B. chungii* McClure; 9. 油竹 *B. surrecta* (Q. H. Dai) Q. H. Dai; 10. 青皮竹 *B. textilis* McClure; 11. 慈竹 *B. emeiensis* Chia et H. L. Fung; 12. 壮绿竹 *B. culaba* (Q. H. Dai) W. T. Lin; 13. 大绿竹 *B. granulis* (Q. H. Dai et X. L. Tao) Ohrmberger; 14. 绿竹 *B. oldhamii* Munro; 15. 花头黄竹 *B. revoluta* (W. T. Lin et J. Y. Lin) N. H. Xia et R. H. Wang; 16. 黄麻竹 *B. stenourita* (W. T. Lin) Wen; 17. 吊丝单竹 *B. variostriata* Chia et H. L. Fung; 18. 孟竹 *B. bicostriata* Chia et H. L. Fung

图版 II Plate II 竹叶表皮气孔上方的乳突 Papillae overarching stomata of leaf epidermis of bamboos

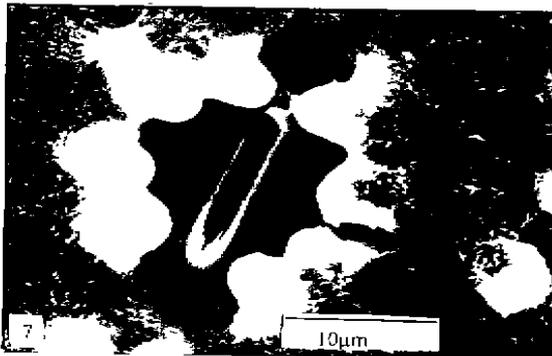
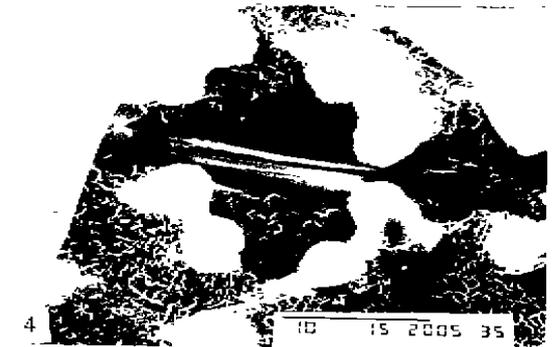
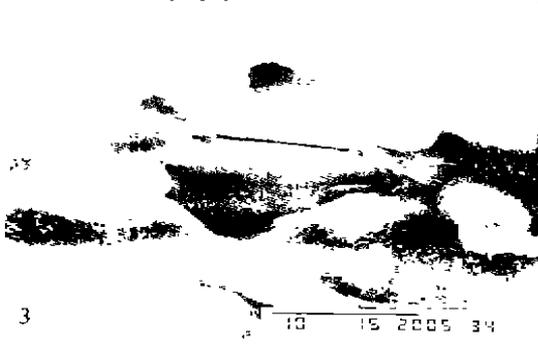
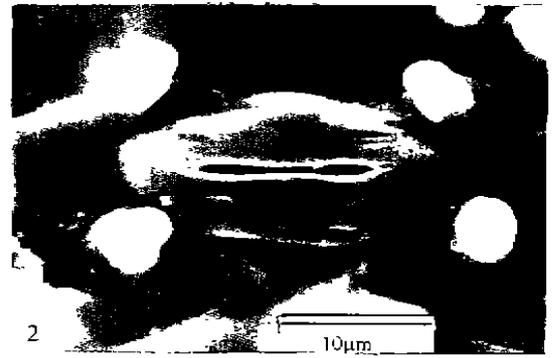
1. 吊丝球竹 *Bambusa beehayana* Munro; 2. 黄竹 *B. membranacea* (Munro) Stapleton & N. H. Xia; 3. 乌脚绿竹 *B. ulashimae* Hatusima; 4. 歪脚龙竹 *Denstrobolium sinicus* Chia et J. L. Sun; 5. 麻竹 *D. hayflorum* Munro; 6. 牡竹 *D. strictus* (Roxb.) Nees; 7. 龙竹 *D. giganteus* Munro; 8. 勃氏甜龙竹 *D. brandisii* (Roxb.) Kurz

本刊入编《中国学术期刊(光盘版)》、“中国期刊网”和“万方数据”

为适应我国信息化建设需要,扩大广大作者的学术交流渠道,本刊已加入《中国学术期刊(光盘版)》、“中国期刊网”和“万方数据—数字化期刊群”,其作者提成与本刊印刷版稿酬一次付清。如作者不同意所著文章编入《中国学术期刊(光盘版)》、“中国期刊网”和“万方数据—数字化期刊群”,请在来稿时声明,本刊将做适当处理。



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text