

## 菰属系统与演化研究——孕花外稃表皮微形态\*

舒 璞 陈守良 钟文怡  
(江苏省植物研究所, 南京) (上海昆虫研究所)

**摘要** 应用扫描电子显微镜对禾本科菰属及其有关9属14种3变种1变型的孕花外稃顶端及其芒基部的表皮微形态进行观察比较研究。研究结果基本符合 E.E. Terrell 与 W.P. Wergin [11] 的研究报道, 但我们不仅种类收集齐全而且增加研究了与菰属有关的属种, 及菰属下的一些变种及混淆种, 更有利于探讨菰属的系统位置及其演化关系。菰属以其稻型的双胞微毛与硅质体应隶属于稻族。又根据它们所具硅质体形状及硅质乳突的数量, 除揭示它为单性花一支与稻属、假稻属、水禾属等两性花一支在稻族中存在平行演化现象外, 也揭示了在菰属中共有4种、2亚种, 其中以菰最为原始。

**关键词** 电镜扫描; 孕花外稃表皮微形态; 菰属; 禾本科

### 一、前 言

E. E. Terrell 与 W. P. Wergin [11] 应用扫描电子显微镜对菰属内4种的外稃(雌及雄)及其芒的基部表皮微形态进行扫描观察研究后, 认为孕花外稃及其芒基部的硅质体、硅质乳突、刺毛等在禾本科分类上很有价值; 但他们未做种下等级也未涉及与其有关属种的研究。因此, 有必要取全世界菰属及其有关属种的孕花外稃顶端及其芒的基部进行系统研究。

### 二、材料与方 法

**材料** 23份材料除采自本课题引种栽培植株外, 还取自本所植物标本室及借自美国国家植物标本馆 (United States National Herbarium, Washington, D. C., U. S. A.), 密苏里植物园标本室 (Missouri Botanical Garden Herbarium, U. S. A.) 与加拿大生物系统研究中心的维管束植物标本室 (Vascular Plant Herbarium Biosystematics Research Centre, Canada)。具体列如下:

1. 水生菰 *Zizania aquatica* L. subsp. *aquatica*; 中国: 陈守良87816 (引自美国, 栽培于南京中山植物园)。

2. 矮生菰 *Z. aquatica* var. *brevis* Fassett; 美国: Dore 1947, 8. 31., R. Swallan 9703; 中国: 陈守良87730 (引自美国, 栽培于南京中山植物园)。

3. 半矮生菰(拟) *Z. aquatica* var. *subbrevis* Boivin; 加拿大: S. Brisson 67155 (Topotype)。

4. 沼生菰 *Z. palustris* L. subsp. *palustris*; 中国: 陈守良8768 (引自美国, 栽培于南京中山植物园)。

\* 国家自然科学基金资助项目

5. 狭叶水生菰(拟) *Z. aquatica* var. *angustifolia* Hitchc., 美国: J. Roussouan 20707。
6. 湖生菰 *Z. palustris* var. *interior* Fassett, 美国: E. E. Terrell 4491; 中国: 陈守良 8766 (引自美国, 栽培于南京中山植物园)。
7. 得克萨斯菰 *Z. texana* Hitchc., 美国: Trelean 无号, 11/6 1970。
8. 菰 *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf, 中国: 胡秀英及刘昉勋 无号, 1984年9月7日。
9. 孟森菰(拟) *Z. mezii* prod., 美国栽培: 美国国家标本馆号 105038。
10. 拟菰 *Zizaniopsis miliacea* (Michx.) Doell & Aschers; 美国: A. Chase 无号, 10/7, 1912。
11. 克力拍拟菰(拟) *Z. killipii* Swallen, 美国: V. Pinkley 534。
12. 秘鲁拟地梅(拟) *Luziola peruviana* Gmel, 阿根廷: 密苏里植物园标本室号 971087。
13. 水稻 *Oryza sativa* L.; 中国: F. Courtois 21622。
14. 秕壳草 *Leersia sayanuka* Ohwi, 中国: F. Courtois 26788。
15. 李氏禾 *L. hexandra* Swartz, 中国: 贺贤育 6855。
16. 水禾 *Hygroriza aristata* (Retz.) Nees, 中国: 胡志浩 7900520。
17. 无芒涧草 *Chikusichloa mutica* Keng, 中国: 侯宽昭 73980。
18. 山涧草 *Ch. aquatica* Koidz., 中国: F. Courtois 10381。
19. 宽叶暗禾(拟) *Pharus latifolius* L., 秘鲁: R. Vesquez & N. Jaramillo 560。
20. 紫沼菰 *Zizania palustris* var. *palustris* f. *purpurea* Dore, 加拿大: W. G. Dore & R. J. Moore 10587 (Type)。

**方法** 将孕花外稃顶端及其芒的基部一段正确切割放在铜台上用金箔进行喷镀后在 ISI-DS-130 型号扫描电镜下观察拍摄照片, 个别种 (*Z. aquatica* var. *subbrevis* 及 *Z. palustris* var. *palustris* f. *purpurea*) 在 35CF 型号扫描电镜下观察拍摄。

### 三、观察结果

电镜扫描所拍摄图片上的硅质体、气孔、双胞微毛、刺毛等形态的异同, 无论在分属或分种上都很有意义, 列表比较, 并图示之 (表 1 及图版 1—2)。

### 四、结论与讨论

分析比较孕花外稃顶部与其芒基部的表皮微形态特征, 所得出菰属的系统位置与演化现象基本上符合其它形态特征的研究结果, 并且使一些疑点得到进一步肯定, 分析归纳如下:

**1. 系统位置** 本实验中的菰属以其指形的双胞微毛、近圆形、近 C 形或四瓣形的硅质体均属稻型<sup>[9]</sup>, 应位在禾本科 Gramineae 的稻族 tribe Oryzeae 内。

**2. 系统演化** 菰及其邻近属种在外稃表皮微形态上的特征, 除揭示其应隶属于稻族的上述共性外, 也表现出其在稻族中的平行演化现象, 特别是其硅质乳突的数量, 以及硅质

体的形态都揭示了此单性花一支与两性花另一支在稻族中有平行演化的现象。此乃从两种多年生菰(菰及得克萨斯菰)与水稻及秕壳草都具多数硅质乳突,而两种一年生菰(水生菰及沼生菰)与水禾不具硅质乳突,山涧草属(*Chikusichloa koidz.*)具很少硅质乳突的现象,以及菰与水稻的硅质体为圆形或近C形,而得克萨斯菰、沼生菰、水禾以及拟菰属 *Zizaniopsis* Doell & Aschers. 与拟地杨梅属 *Luziola* Juss. 的硅质体同为四瓣形等现象分析所得,此种现象符合多年生向一年生演化的规律,也符合禾本科中每小穗含多数小花向少数以至1个小花演化的现象,如较高等的假稻属 *Leersia* Swartz、山涧草属及水禾属的小穗均退化仅有1小花;也符合其孢粉形态的演化现象,即由两种多年生菰所具分离的细小颗粒(近似水稻及拟菰),向两种一年生菰所具2—4细颗粒聚团的外壁纹饰(类似秕壳草)的方向演化。据此,推测远古时代,菰属与稻属在稻族中可能有一共同祖先,在系统发育中平行向前演化,即单性花一支由菰向得克萨斯菰及一年生菰演化,另一两性花支由稻属向假稻属、山涧草属、水禾属等方面演化。表现在外稃表皮微形态上是硅质乳突由多数向少数以至无的方向演化,表现在硅质体的形态上是由近圆形或近C形向四瓣形的方向演化。所有这些都揭示了菰是菰属中最原始的种群,而特产得克萨斯州的得克萨斯菰以具四瓣形的硅质体还较菰为进化。孕花外稃表皮微形态显示出菰及水生菰的硅质体同为近圆形或C形,此点揭示了其彼此间的亲缘关系,但从地理分布上,却难以解释,乃因菰主产东亚而水生菰产于北美;关于此点,当推测菰至冰川降临前在北美洲也有分布,因为东亚遭受冰川危害的程度低于北美,致使菰在东亚保存下来,而在北美已经灭迹,关于此推论,虽然第二作者在美国国家标本馆内看到夏威夷群岛的菰标本(Hawaii; Hosoha 1641)、但仍需再作进一步的研究。

**3. 分类等级** 菰属在全世界的种类虽然不多,但自1753年 C. Linnaeus 建立此属并相继发表水生菰 *Z. aquatica* L. 及沼生菰 *Z. palustris* L. 后,各分类学者<sup>[1, 5-8, 12]</sup>对其属下分类等级存在分歧;如菰与孟森菰的分合问题;水生菰与沼生菰应否各自独立成种等等。根据本实验结果,拟作如下处理:

[A]、菰 *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz ex Stapf 与孟森菰 *Z. mezii* Prod. 应是一种;此乃因其同具多数硅质乳突,硅质体同为近圆形或近C形,刺毛同为短而粗等特征,而且均分布于东亚,并且两者在花粉形态与叶表皮微形态上也完全相同,如花粉外壁纹饰均为分离的细小颗粒,叶表皮微形态均具竖哑铃形硅质体,长细胞间的短细胞均成对。

[B]、水生菰 *Z. aquatica* L. 及沼生菰 *Z. palustris* L. 的分合问题,根据水生菰具多数双胞微毛,硅质体为近圆形或C形,刺毛散生,而沼生菰具极少数双胞微毛,硅质体为四瓣形,刺毛密集成行等特征可明显区别之。结合两者的花粉形态(水生菰的萌发孔具缩存孔盖,沼生菰的萌发孔盖明显脱落)有异,外部形态(水生菰高1.5米以上,叶片宽在1.5厘米以上,沼生菰高在1.5米以下,叶片宽在1.5厘米以下,及花期(水生菰花期6月中至8月初,沼生菰5月中至6月中),亦明显不同等现象,赞同 E. E. Terrell, H. Robinson, W. P. Wergin<sup>[10, 11]</sup> 等近代植物分类学家的观点,两种各自独立成种;而不赞同 A. S. Hitchcock<sup>[7]</sup> 将后者作为前者的变种处理成 *Z. aquatica* var. *angustifolia* Hitchc. 也不赞同 N. N. Tzvelev<sup>[12]</sup> 作亚种处理成 *Z. aquatica* subsp. *angustifolia* (Hitchc.) Tzvel.

表1 蕈属及有关属种的结实外稃顶端与其芒基部的表皮微形态特征比较表  
 Characters of Epidermis of Pistillate Lemma Connected with Its Awn in *Zizania* and Its Relatives

分类等级 Taxa	双胞微毛 Micro-hairs	双胞微毛的顶细胞: 基细胞 Distal cell: basal cell in length	气孔 Stomata	硅质体 Silica bodies	硅质乳突 Siliceous papillae	刺毛顶端形状 Shape of apex of prickle hairs	刺毛形状及排列 Shape of prickle hairs and its arrangement	图版号 Plate
<i>Zizania aquatica</i> subsp. <i>aquatica</i>	多 many	1: 5—1: 3	少 few	C形或近圆形 c-shape or suborbicular	未见 lack	渐尖 acuminate	长, 散生 long, scattered	1: 1
<i>Z. aquatica</i> var. <i>subbrevis</i>	同上 ditto	1: 4	未见 lack	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	1: 2
<i>Z. aquatica</i> subsp. <i>brevis</i>	少 few	1: 5—1: 3	少 few	近圆形或C形 suborbicular or c-shape	同上 ditto	同上 ditto	长及短, 散生 long and short, scattered	1: 3
<i>Z. Palustris</i> subsp. <i>palustris</i>	同上 ditto	1: 3—1: 4	未见 lack	四瓣形或1—4浅凹 or 1—4 shallow sinuses	同上 ditto	同上 ditto	长, 密集成行 long, densely arranged in lines	1: 4
<i>Z. palustris</i> var. <i>palustris</i> f. <i>purpurea</i>	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	1: 5
<i>Z. palustris</i> subsp. <i>interior</i>	同上 ditto	1: 4—1: 3	同上 ditto	C形或近四瓣形 c-shape or nearly 4-lobed	同上 ditto	同上 ditto	长而近扁舟形, 密集 long, nearly compressed boat shape, densely arrangement	1: 6
<i>Z. latifolia</i>	多 many	1: 3—1: 4	同上 ditto	近圆形或1—4浅凹 suborbicular or 1—4 shallow sinuses	多 many	同上 ditto	短, 散生 short, scattered	1: 7

续表 1

<i>Z. mezii</i>	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	1 : 8
<i>Z. texana</i>	同上 ditto	同上 ditto	多 many	四瓣形 4-lobed	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	长短混生 long and short, mixed together	2 : 1
<i>Zizaniopsis killipii</i>	少 few	1 : 2—1 : 3	未见 lack	同上 ditto	同上 ditto	未见 lack	同上 ditto	同上 ditto	2 : 2
<i>Luziola peruviana</i>	未见 lack	未见 lack	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	多 many	乳头状急尖 papillately acute	排成行 arranged in lines	2 : 3
<i>Oryza sativa</i>	同上 ditto	同上 ditto	少 few	近圆形或C形 suborbic- ular or c-shape	同上 ditto	同上 ditto	渐尖而微下弯 acuminate or slightly curved	散 生 scattered	2 : 4
<i>Leersia sayanuka</i>	少 few	1 : 1	未见 lack	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	同上 ditto	排成行 arranged in lines	2 : 5
<i>Hygroryza aristata</i>	同上 ditto	1 : 2.5	多 many	四瓣形 4-lobed	同上 ditto	未见 lack	渐尖而稍弯 acuminate and slightly curved	散 生 scattered	2 : 6
<i>Chikusichloa mutica</i>	未见 lack	未见 lack	未见 lack	近圆形或近C形 suborbicular or c-shape	同上 ditto	少 few	渐 尖 acuminate	排成行 arranged in lines	2 : 7
<i>Pharus latifolius</i>	同上 ditto	同上 ditto	多 many	同上 ditto	同上 ditto	多 many	钩 状 uncinata	密 集 densely aggregated	2 : 8

[C]、种下分类等级：矮生菰 *Z. aquatica* subsp. *brevis* (Fass.) S. L. Chen<sup>[4]</sup> 的孕花外稃表皮所具双胞微毛较少，长及短刺毛散生而明显区别于水生菰所具双胞微毛多数，刺毛均很长；结合此矮生菰的植株远矮（高约80厘米）于水生菰，并且外壁皱，而且叶脉上的硅质体常为浅结节形，明显不同于水生菰的硅质体为竖哑铃形等特征均说明应作亚种处理。湖生菰 *Z. palustris* subsp. *interior* (Fass.) S. L. Chen<sup>[4]</sup> 以其孕花外稃表皮的硅质体有近C形出现，刺毛长而扁舟形等特征明显不同于沼生菰的硅质体大多为四瓣形，刺毛不呈扁舟形等，结合其花粉粒小于沼生菰，花粉萌发孔的孔盖宿存而不脱落（沼生菰的孔盖脱落），以及叶片表皮微形态的硅质体有浅结节形，长细胞间的短细胞单个；而沼生菰的硅质体无浅结节形，大都为十字形等特征，都表现出湖生菰明显有别于沼生菰，应作亚种处理。表1显示出半矮生菰 *Z. aquatica* var. *subbrevis* Boivin除气孔未见到外，其它性状均同水生菰，并且在花粉形态及叶表皮微形态也表现出两者具完全相同的特征，仅在外形上，表现略矮些，故不赞同此变种成立。表1上还显示了紫沼菰 *Z. palustris* var. *palustris* f. *purpurea* Dore 的孕花外稃表皮微形态各特征完全类同沼生菰的现象，此现象也完全符合花粉形态与叶表皮微形态所表现出的两者完全相同的性状，仅其植株的花序及部分秆常较沼生菰更为深紫色，而且通过栽培，此紫色亦常有变化，因而此变型也难以成立。

本实验结果完全符合叶片解剖、花粉形态以及外部形态特征，得出菰属在全世界共有4种2亚种。即菰 *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf, 得克萨斯菰 *Z. texana* Hitchc. 水生菰 *Z. aquatica* L. subsp. *aquatica*, 矮生菰 *Z. aquatica* subsp. *brevis* (Fass.) S.L. Chen, 沼生菰 *Z. palustris* subsp. *palustris*, 及湖生菰 *Z. palustris* subsp. *interior* (Fass.) S. L. Chen。

### 参 考 文 献

- (1) 耿以礼等, 1959: 中国主要植物图说——禾本科628—635, 科学出版社。
- (2) 秦慧贞等, 1989: 菰属系统与演化研究——叶片解剖, 南京中山植物园研究论文集, 1988—1989。
- (3) Chen, S. L. et al., 1986: A research on the systematic position of tribe Zizaniaceae with special reference to the characters of leaf epidermis in Intern. Symp. Grass System. & Evolut.: 26., Washington, D. C., U. S. A.
- (4) Chen, S. L. et al., 1989: preliminary studies on systematic position and evolution of *Zizania* L. (Gramineae) in Proc. Intern. Rymp. Bot. Gard.: Nanjing, China.
- (5) Clayton W.D., Renvoize, S.A, 1986: Genera Gramineae in Kew Bull. Addit. ser. XIII: 34—78.
- (6) Fassett, N. C. 1924: A study of the genus *Zizania* in Rhodora 26 (308): 157.
- (7) Hitchcock, A. S., 1951: Man. Grass U.S. 561—569, United States Government Printing Office.
- (8) Honda, M., 1930: Monographia Poacearum Japonicerum, Bambusoideis exclusis in Journ. Fac. Sci. Sect. III. vol. III (1): 303.
- (9) Metcalfe, C. R., 1960: Anatomy of the monocotyledons (Gramineae), Oxford

Clarendon Press.

- (10) Terrell, E.E., Robinson, H., 1974: Luziolinae, a new subtribe of Oryzoid grasses in Bull. Torr. Bot. Club. 101 (5): 235—245.
- (11) Terrell, E.E., Wergin, W. P., 1981: Epidermal Features and silica deposition in lemmas and awns of *Zizania* (Gramineae) in Amer. J. Bot. 68 (5): 697—707.
- (12) Tzvelev, N.N., 1976: Grass Sov. Union: 138—140, Nauka published Leningrad Section, Leningrad.

## A SYSTEMATIC AND EVOLUTIONARY STUDY OF ZIZANIA L. (GRAMINEAE)—EPIDERMAL FEATURES OF PISTILLATE LEMMA

Su, Pu and Chen, Shou Liang  
(Jiangsu Institute of Botany, Nanjing)

Zhon, Wen Yi  
(Shanghai Institute of Entomology, Academia Sinica)

**Abstract** The epidermal features of apex of pistillate lemma connected with its basic part of awn in all species of *Zizania* L. and its related species were studied by SEM. According to the characters of silica bodies, siliceous papillae etc., the results are summarized as follows:

1. Genus *Zizania* should belong to tribe *Oryzeae* in *Gramineae*, by its *Oryza* type of microhairs and silica bodies.

2. The phylogenetic evidence of epidermis features of pistillate lemma indicates that from many siliceous papillae (two perennial species of *Zizania* and gen. *Oryza*, *Leersia*, *Luzoila*) to few and without siliceous papillae (two annual species of *Zizania* and gen. *Chikusichloa*, *Hyqrorryza* etc.) is the evolutionary trend of these taxa, of which gen. *Zizania* may derived from the same ancient stock with gen. *Oryza* and can be ascribed to parallel evolution in *Oryzeae*, i.e. one from perennial species to annual species in gen. *Zizania* (spikelets monoecious), the another from gen. *Oryza* to *Chikusichloa*, *Hyqrorryza* etc. (spikelets bisexual).

3. *Zizania mezii* is similar to *Z. latifolia* in this research. According to the priority of International Code, the former species should be as synonym under the latter.

4. According to the shape of silica bodies, prickly hairs, microhairs etc. of *Zizania* L., there are 4 species and 2 subspecies in the world, i.e. *Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf, *Z. texana* Hitchc., *Z. aquatica* subsp. *aquatica*, *Z. palustris* subsp. *palustris*, *Z. aquatica* subsp. *brevis* (Fassett) S. L. Chen, *Z. palustris* subsp. *interior* (Fassett) S.L. Chen.

**Key words** SEM; Epidermal feature of pistillate lemma; Gramineae; *Zizania*

图 版 说 明  
Explanation of plate

图 版 1  
Plate I

菰属及其有关属种的孕花外稃表皮微形态(扫描电镜下) Pistillate lemma epidermis of *Zizania* and its relatives (Gramineae) under SEM

1. 水生菰 *Zizania aquatica* subsp. *aquatica*; 2. 半矮生菰 *Z. aquatica* var. *subbrevis*;  
3. 矮生菰 *Z. aquatica* subsp. *brevis*; 4. 沼生菰 *Z. palustris* subsp. *palustris*; 5. 紫沼菰  
*Z. palustris* var. *palustris* f. *purpurea*; 6. 湖生菰 *Z. palustris* subsp. *interior*; 7. 菰  
*Z. latifolia*; 8. 得克萨斯菰 *Z. texana*.

图 版 2  
Plate II

菰属及其有关属种的孕花外稃表皮微形态(扫描电镜下) Pistillate lemma epidermis of *Zizania* and its relatives (Gramineae) under SEM

1. 得克萨斯菰 *Zizania texana*; 2. 克力拍拟菰 *Zianiopsis killipii*; 3. 秘鲁拟地梅 *Luziola peruviana*;  
4. 水稻 *Oryza sativa*; 5. 秕壳草 *Leersia sayanuka*; 6. 水禾 *Hygroryza aristata*;  
7. 无芒润草 *Chikusichloa mutica*; 8. 宽叶暗禾 *Phauus latifolius*.

图版注字缩写说明

(Abbreviations used in the plate)

M —— 双胞微毛 microhairs;

SP —— 硅质乳突 siliceous papillae;

S —— 硅质体 silica bodies;

P —— 刺毛 prickle.

St —— 气孔 stomata;



