

薏苡

赵晓明 等著

图书在版编目 (CIP) 数据

蕙苡/赵晓明等著. —北京: 中国林业出版社, 2000. 8
ISBN 7-5038-2623-1

I. 蕙… II. 赵… III. 蕙苡-研究 N. S567.23

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2000) 第 40675 号

出版 中国林业出版社 (北京西城区刘海胡同 7 号 100009)

Email: cfphz @public. bta. net. cn

印刷 北京地质印刷厂

发行 新华书店北京发行所

版次 2000 年 8 月第 1 版

印次 2000 年 8 月第 1 次

开本 880mm×1230mm 1/16

印张 17.5

字数 534 千字

印数 1~1000 册

定价 35.00 元

序 一

薏苡是我国有数千年栽培历史的粮食作物，同时属于药食同用，为历版《中国药典》收录的传统中药。对此种作物的一般形态结构、栽培技术及营养成分等方面虽有一些研究报道，但无系统的专著。故该著作的出版，可填补此领域的空白，并有我国特色。

该著作系统总结了前人在薏苡的生物学特性、栽培技术、遗传育种、历史考证以及医药保健方面的研究成果，而且包含作者多年来的大量的科研成果和一些新发现与新见解。如根据细胞学和同工酶研究获得其分类地位结果；种间远缘杂交获得籽粒和饲料用的二个新品系；大规模集约化生产的新技术；薏苡系列保健食品的配制技术；薏苡的历史考证及其考古的新发现和新见解。为此，该著作有创见，具较高学术水平，并有重要实践意义。

胡正海

1997年9月19日

序 二

薏苡为我国原产的传统食、药两用经济作物，至今尚无一本专著出版。赵晓明副教授所著《薏苡》，集作者 20 多年在薏苡的生物学特性、栽培、遗传育种、开发利用以及中国古文献的整理和研究等，较全面地从理论和应用两方面总结了自己的研究成果，填补了我国经济作物专著方面的空白。尤其是在遗传育种、开发利用和薏苡的古文献研究方面，有创造性的成果，学术水平较高。对薏苡的栽培和育种以及开发利用都具有较高的理论指导和应用价值。

李懋学

1997 年 8 月 26 日

前言

薏苡原产中国，是远古乃至夏商时代最重要的作物，那时其地位远在粟、黍、豆、麦、稻、菰、粱之上。依文献记载和浙江余姚河姆渡遗址考古发现互相印证，说明薏苡在中国至少有 7 000 年以上的栽培驯化史。我国古代曾有过一个历史悠久绵长、内容博大精深、成就光辉灿烂的薏苡文化，以后在此基础上才发展出中国特有的粟（稷）文化。薏苡文化、麦类文化、玉米文化虽鼎足三分对东亚、中东、中美洲三个独立文明区〔哈伦（J. R. Harlan）1971 年提出的 B^1B^2 、 A^1A^2 、 C^1C^2 全世界栽培作物起源中心论〕的形成有决定性影响，但在全球生态系统中却都精确位于北纬 30° 线上，它雄辩地说明北纬 30° 线是人类起源和进化的生命线。然而远在 5 000 年以前一种作物对古老多民族的兴盛和如此幅员辽阔统一国家（夏朝）的建立起过特殊重要的作用，这在世界历史上也是仅见的。

大量的薏苡资料散见于经、史、子、集，特别是中医药学典籍中，然遍查古今中外并无一本有关薏苡的专著问世，不能不深深地扼腕叹息。时至今日，国人研究薏苡者还是凤毛麟角，甚至知道薏苡这一作物者也仅十之二三。7 000 年历史的尘埃落定，薏苡文化已湮没深久矣！我们如不能挖掘历史瑰宝重振科技雄风，就愧对祖先英灵，难称华夏子孙。

追溯隶书文献，薏苡在《尚书》《诗经》《国语》《神农本草经》中早有记载，但历代的研究主要偏重于其药性治疗作用。现代国内外仅有极少量文献报道了薏苡的形态、解剖、生态和分类，也有少量细胞学、遗传学、栽培学的报道，但对它的起源几乎没有了解，也未有一个现代品种培育出来。

本书从薏苡的生物学特性（形态、解剖、分类、生态）、农业生物学（栽培、食品、药用）、遗传育种（染色体组型、带型、同工酶、突变与杂交育种、远缘杂交）、甲骨文披露的薏苡文化、出土文物与薏苡文化、6 000 年来薏苡栽培地位的变化、薏苡方剂汇集等各方面汇总作者 30 多年来收集的大量资料，绝大部分内容为首次公开发表作者自己研究的成果。

由于已知高粱亚族（*Sorghastrae*）的染色体数目 $x=5$ ，因此人们认为高粱属从根本上起源于四倍体已完成多倍体的二倍化过程。由此加强下面的认识：通常认为东方玉蜀黍族（*Oriental Maydeae*）包括薏苡属（*Coix*）、硬颖草属（*Sclerachne*）、多裔草属（*Polytoca*）、雪秕禾属（*Chionachne*）、三裂叶属（*Trilobachne*）是玉米的远亲（Mangelsdorf 1974）。但有时推测其成结的复杂染色体为 $x=5$ 而不是 $x=10$ ，薏苡属与玉米的亲缘关系比其他东方属更近。有人认为 $x=10$ 的玉蜀黍族（*Maydeae*）是由两个 $x=5$ 的种，如薏苡属和高粱属（*Sorghum*）的种之间的双二倍体而出现的（Weatherwax 1954；Mangelsdorf 1974）。资料表明在中国西南山区分布一种植株低矮、果穗很小的土产玉米，这种小玉米包括糯质型、爆裂型和有稃型三大类，其中还有多穗的类型，众所周知这些类型都是玉米的较原始类型。此外还发现与玉米亲缘关系密切的类玉蜀黍和野生薏苡等。而且在 1492 年哥伦布发现新大陆之前的 1476 年前成书的《滇南本草》已有“玉麦须”即玉米雌蕊柱头可以入药的记载。所以中国玉米除了从国外引种的外，还有自己的演化过程。相反的事实是薏苡属除在亚洲分布外在美洲也有分布。这的确是一个非常有趣的问题：在禾本科玉蜀黍族中与人类关系最密切的就是玉米和薏苡，这两个属的植物在美洲与亚洲都有分布，然而为什么只是玉米对美洲古代文明，而仅是薏苡对中国古代文明曾起过巨大的推动作用而不是相反或共同起作用呢？

为了回答这个疑问，有两条研究途径。一是遗传学研究：作者通过薏苡属种间远缘杂交、薏苡与玉米属间远缘杂交，在与此相关的领域中做了一些有益的探索，并取得一定成绩。二是考古学研究：作者独辟蹊径从已确定证据的商代甲骨文推断夏代文化，并以此成果为依据从出土文物、图画符号和摩崖石刻等探讨史前文明，逐步逼近薏苡文化的起源时期。甲骨学从诞生至今已整整一个世纪了，然而，它一直是人文科学家的御花园，遗传育种学家和生物工程学者无人涉足，表面看来这两门学科之间似乎风马牛不相干毫

无共同之处,实际上两门学科之间广漠的无人区是尚未开发的处女地,一个未识的金伯利岩简正等待着我们钻探。自70年代起作者从事薏苡远缘杂交工作,查阅了大量文献资料;80年代开始远缘杂交获得成功。从那时起至今对薏苡属两个基本种和大量远缘杂交后代类型的细致观察并与现有农家种进行比较研究,已确定栽培种和野生种的基本类型。薏苡原始类型的认定就做到了大约4 000~5 000年前甲骨文时代薏苡原形的复原。通过对这些类型薏苡的生物学特性和农艺性状的观察和分析,结合考古成果和文献资料的研究,我们便可粗略地对当时社会活动复原。通过对甲骨文字及更古老的刻划符号和出土文物与当时社会活动复原的比较,我们便可以比较确凿的事实破译上古时代薏苡文化的形式和内容。

研究结果使我们大吃一惊:是中华民族在世界上第一次正确区分并在理论上反映了薏苡的栽培类型和野生类型,进而对这两个种进行归类提出属(genus)的概念,这可能是世界上首次关于栽培种和相应野生种的文字记录。并且发现先民们又将更多与薏苡形态相似的花、草、树、药等植物进行归并分类到“蕒”项下尝试的事实。使我们更加吃惊的是至少在4 000年前我们的祖先已认识到只有在近代才建立的作物产量构成公式的全部三因素即:株数、粒数和粒重。薏苡作为农业文明之初最重要的作物对先民的生产、生活及意识形态都产生极深刻的影响,这些影响至今都未曾磨灭。文明之光照耀着人类前进的道路、这可以恰当地称之为薏苡文化。

历史上夏王朝的命名一直众说纷纭:有人说是大禹的封号;有人说是取自地名和水名;有人又说是取自氏族名;甚至有人认为是颛顼之项伪变来的。我们的研究结果提供了确切并且多方面互相印证的事实说明“夏”乃为薏苡图腾崇拜的一种表现形式,是薏苡生长最旺盛夏天形态的描述,如日升中天、如四时之炎夏。夏与华、大、中、盛、文明各义相同,这与前人的研究成果一致,而对薏苡甲骨文字与先代刻画符号辨识的联系与薏苡文化有关工农业文明的进展研究提供夏王朝起源与衰落的信息,这可能对当代考古学的重点夏、商、周断代工程有所裨益。

通过薏苡远缘杂交已获得远缘杂种2个稳定种类的多个品系。以此品种为依托进而研制了薏龙粥、薏龙奶、薏米糊等多项食品,具有食药兼用的特点。特别是薏龙奶、薏米糊已获1996年9月国家科委举办的“星火计划实施十周年暨‘八五’农业科技攻关成果博览会”优秀奖。结合分子遗传学和免疫学及流行病学又研制成功薏珠感冒片,为配合40余味中药精心调制的中药复方。因为它是目前为止惟一能全面抑制流感病毒的处方,所以,服药后20~30min即可中止鼻塞流涕等症状,很快痊愈。相信通过本书的出版不仅可推动薏苡研究深入发展,也会促进我们科研成果的社会化和商品化。

本书第一章、第二章、第三章由赵晓明与李贵全共同撰文;第四章由王玉庆撰文;第五章、第六章、第七章、第八章由赵晓明撰文;第九章由宋秀英撰文。全书由任贵兴校阅并绘图。

由于作者水平有限,又涉及遗传育种、生物工程学一直到考古学、甲骨学领域,错误和欠缺之处在所难免,如能不贻笑大方则已庆幸了。敬请读者及诸同道不吝指正。本书承胡正海先生、李懋学先生、张允中先生审阅全文,裘锡圭先生对部分章节提出指正。并获中国林业出版社温晋、时向阳、刘家玲先生鼎力相助得以面世,在此表示深切谢意。

作者于山西·太谷

山西农业大学

2000年3月1日

目 录

序一

序二

前言

第一章 薏苡的生物学特性	(1)
第一节 薏苡的形态分类	(1)
第二节 薏苡营养体结构	(2)
一、根的结构	(2)
二、茎的结构	(4)
三、叶的结构	(5)
第三节 薏苡大小孢子发生及雌雄配子体的形成	(7)
一、概述	(7)
二、小孢子囊及小孢子的发生	(7)
三、雄配子体的形成	(8)
四、大孢子的发生	(9)
五、雌配子体的形成	(9)
六、授粉与受精	(9)
七、结论	(11)
第四节 薏苡胚发育及贮藏营养物质的积累	(11)
一、概述	(11)
二、雌花形态、胚珠及胚囊的结构	(11)
三、胚的发育及分期	(12)
四、胚内营养物质的积累	(12)
五、胚的发育时期、盾片长度及颖果长度的对应关系	(16)
六、实验结果的引伸	(16)
第五节 薏苡的化学成分及药理作用	(17)
一、薏苡的化学成分	(17)
二、薏苡的现代药理作用	(20)
三、薏苡的经典药理作用	(22)
参考文献	(24)
第二章 薏苡的遗传育种	(26)
第一节 薏苡的遗传规律	(26)
一、薏苡遗传的细胞学基础	(26)
二、显性和隐性	(27)
三、分离规律	(28)
四、自由组合规律	(28)
五、数量性状遗传	(30)
第二节 薏苡的有性杂交	(32)

一、杂交亲本的选配	(32)
二、杂交方式	(34)
第三节 杂交后代的选育	(36)
一、概述	(36)
二、系谱法	(36)
三、混合选择法	(40)
四、衍生系统法	(42)
五、母系系谱法	(42)
第三章 薏苡远缘杂交育种	(47)
第一节 植物远缘杂交概述	(47)
一、远缘杂交的概念	(47)
二、远缘杂交的生物学意义	(47)
三、植物远缘杂交的成就	(48)
第二节 薏苡×川谷的远缘杂交研究	(49)
一、概述	(49)
二、薏苡×川谷的远缘杂交	(49)
第三节 薏苡属种间杂交的细胞遗传分析	(52)
一、核型分析	(52)
二、薏苡×川谷杂种 F_1 减数分裂染色体行为的观察	(55)
三、对杂种 F_1 花粉观察和染色鉴定	(57)
四、薏苡×川谷杂种后代遗传分析	(57)
参考文献	(58)
第四章 薏苡的栽培	(59)
第一节 概述	(59)
一、薏苡在国民经济中的作用	(59)
二、薏苡的起源及我国栽培简史	(60)
三、薏苡的产地、分布及品种类型	(61)
第二节 薏苡的生长发育	(62)
一、薏苡的一生	(62)
二、薏苡的生育期和生育时期	(62)
三、薏苡生长发育对温度、光照的要求	(63)
第三节 薏苡器官与生理功能	(63)
一、根	(64)
二、茎	(65)
三、叶	(66)
四、花	(67)
五、薏苡的穗分化	(68)
第四节 薏苡生长的土壤基础	(68)
一、薏苡丰产的土壤条件	(68)
二、深耕改土是薏苡丰产的基础	(70)
第五节 施肥	(71)
一、薏苡合理施肥的生理基础	(71)
二、薏苡施肥技术	(74)
第六节 灌溉与排水	(76)

一、薏苡对水分的要求	(77)
二、薏苡合理灌溉技术	(78)
三、薏苡的排水	(80)
第七节 合理密植	(81)
一、合理密植的生理基础	(81)
二、合理密植的原则	(84)
三、密度与种植方式	(86)
四、薏苡空壳、倒伏的原因及防治途径	(86)
第八节 播种与田间管理	(87)
一、适时种好薏苡	(87)
二、加强田间管理	(90)
第九节 薏苡的机械化栽培	(92)
一、薏苡机械化栽培的重要意义	(92)
二、薏苡机械化栽培的现状和展望	(92)
参考文献	(94)
第五章 薏苡名实考	(95)
一、上古的木禾乃薏苡	(95)
二、苡苡非车前乃薏苡	(96)
三、薏苡的俗名	(98)
第六章 甲骨文披露的薏苡文化	(99)
第一节 薏苡的甲骨文形态	(99)
一、薏苡物种的判定	(99)
二、薏苡属的判定	(103)
三、作物产量构成公式三因素的判定	(107)
第二节 甲骨文描述的薏苡栽培收获	(113)
一、夏商时代的薏苡栽培	(113)
二、夏商时代的薏苡收获	(116)
第三节 甲骨文描述的薏苡消费	(122)
一、夏商时代的粥与饭	(122)
二、薏苡酒的发明	(129)
三、乌头与酒关系源考	(135)
第四节 薏苡的图腾崇拜	(143)
一、甲骨文中的四方	(143)
二、甲骨文中的四季	(155)
三、“帝”与“皇”二字含义解	(162)
第五节 薏苡文化的起源	(164)
一、薏苡文化与马家窑文化	(164)
二、薏苡文化与河姆渡文化	(165)
三、甲骨文中的农神	(168)
四、总结	(170)
参考文献	(171)
第七章 出土文物披露的薏苡文化	(180)
第一节 耒耜源考	(180)
一、薏苡与耒的起源	(180)

二、薏苡与粳的起源·····	(182)
第二节 酉亩源考·····	(187)
第三节 彝盃源考·····	(190)
一、薏苡与罍盃的起源·····	(190)
二、薏苡文化与夏王朝的建立·····	(194)
参考文献·····	(196)
第八章 六千年来汾渭流域薏苡栽培地位的变化·····	(198)
一、生态环境不可逆转淘汰了薏苡·····	(198)
二、农业生物学特性淘汰了薏苡·····	(202)
参考文献·····	(204)
第九章 薏苡方剂汇集·····	(206)
一、〔宋〕王怀隐等编《太平圣惠方》·····	(206)
二、〔宋〕赵佶编《圣济总录》·····	(221)
三、〔元〕危亦林编著《世医得效方》·····	(235)
四、〔明〕王肯堂辑《证治准绳》·····	(237)
五、〔明〕李时珍著《本草纲目》·····	(241)
六、〔明〕孙一奎撰《赤水玄珠》·····	(242)
七、〔明〕孙文胤著《丹台玉案》·····	(245)
八、〔朝鲜〕〔明〕许浚等著《东医宝鉴》·····	(246)
九、〔清〕傅山著《傅青主女科校释》·····	(248)
十、〔清〕吴谦,刘裕铎等撰《医宗金鉴》一册·····	(249)
十一、〔清〕吴谦,刘裕铎等撰《医宗金鉴》二册·····	(249)
十二、〔清〕吴谦,刘裕铎等撰《医宗金鉴》三册·····	(249)
十三、〔清〕喻昌撰《尚论篇》·····	(250)
十四、〔清〕王子接撰《绛雪园古方选注》上册·····	(250)
十五、张锡纯著《医学衷中参西录》·····	(251)
十六、秦伯未编撰《清代名医医案精华》·····	(251)
十七、北京中医院编《赵炳南临床经验集》·····	(267)
十八、《全国中草药汇编》编写组编《全国中草药汇编》(上册)·····	(268)
十九、江苏新医学院编《中药大辞典》·····	(268)
附录·····	(270)

第一章 薏苡的生物学特性

第一节 薏苡的形态分类

薏苡 (*Coix Lacryma-jobi* L. var. *frumentacea mekina*), 又称栽培种, 为1年生或多年生草本。幼苗红色或紫红色, 后变深绿色。秆直立, 分蘖丛生, 多分枝。茎粗0.7~10cm, 茎秆壁厚, 茎腔小, 因此并非实心, 株高1~1.7m, 全株有9~11节, 节上有分枝。叶互生, 长披针形, 长10~40cm, 宽1.5~3cm, 先端渐尖, 茎部宽心形, 鞘状抱茎, 中脉粗厚而明显并于叶背突起, 两面光滑, 边缘粗糙。从幼叶到旗叶的背面特别是茎秆表皮被有白色粉状蜡质, 能防止蒸腾, 淹水时又能防止水分渗入茎内, 这是薏苡能耐涝又能抗旱的原因之一。茎上有分枝, 各分枝顶上生花, 末端包有一叶, 分枝由叶腋间抽出, 花序总状或复总状。花为雌雄同株, 顶生或腋生, 长6~10cm, 直立或下垂, 有梗, 小穗单生。雄小穗生于花序顶端, 复瓦状排列于穗轴之每节上, 有数丛; 雌小穗含两朵小花, 2~3枚生于一节, 无柄, 其余1~2枚均有柄, 位于总状花序的上部。无柄雄小穗长6~7mm, 有柄雄小穗与无柄者相似, 但较小或退化。雌小穗位于花序下部, 内有1花结实(也有两花结实的), 1~2花退化。小穗长2~9mm, 外面包以珐琅质壶形总苞, 总苞约与小穗等长。第一小花仅具外稃, 第二外稃短于第一花, 具弓脉; 内稃较小, 雄蕊3枚退化; 雌蕊具花柱, 柱头分离, 红色颖果外有总苞包住, 呈壶形, 长1cm, 直径7mm, 坚硬, 淡褐色, 有光泽。颖果本身即薏苡仁, 呈椭圆形, 长3mm, 宽4mm, 侧面有1条纵沟, 颖果具圆形种脐和长形胚体。果皮淡黄色至深黄色, 胚乳白色, 粉状, 糯质。

川谷 (*Coix agrestis* L.), 为野生种, 与薏苡不同之处为: 须根较粗, 白黄色。秆粗壮, 直径达1cm, 高



图 1-1 薏苡的形态

1. 根部 2. 着花枝 3. 雄花序 4. 雄性小穗 5. 雌蕊及雄花序 6. 雌蕊 7. 雌花第一颖
8. 雌花第二颖 9. 雌花不孕性小颖 10. 雌花的小颖(外壳片) 11. 雌花的小苞(内壳片)

1~1.5m。叶绿色。雌小穗珐琅质，总苞强烈发育达1mm以上，富有光泽，球形或扁球形，不易破碎，有青、黑褐、黄等色。柱头白色。果皮褐色，籽粒粳性，胚乳小。

薏苡在植物分类系统上属禾本科 (Graminae) 玉米族 (Tripsaceae)，薏苡属 (*Coix*)。

玉米族包括8个属。起源于亚洲的5个属为：薏苡属 (*Coix*)、硬颖草属 (*Selerachne*)、多裔黍属 (*Polytoca*)、雪秕禾属 (*Chionachen*) 和三裂禾属 (*Trilobachne*)。起源于美洲的3个属为：玉米属 (*Zea*)、类玉米属 (*Euchlaena*) 也叫大刍草属、磨擦禾属 (*Tripsacum*) 也叫加马草属。

薏苡属共有4个种，除以上栽培种和野生种外，在东南亚还有2个种即 *C. aguatica* 和 *C. gigantea*。在中国和东南亚薏苡有大量的变异，其中1个变种 (var. *mayun*) 是软壳类型即裸仁特性，在巴西还发现有矮生类型。

又据报道，薏苡属 (*Coix*) 在世界上有10个种 ($2n=10, 20, 40$)^[11,12,13]。Mangelsdorf and Reeves 报道了存在 $n=5$ 的薏苡^[14]。我国对薏苡的分类众说不一，有的分为薏苡 (*C. lacryma-jobi* L.) 和川谷 (*C. agrestis* Lour.) 两个种^[1,5,11,14]。一种认为川谷是薏苡的变种^[15]。一种认为薏苡是川谷的变种^[11,16,17]。1994年庄体德等对来自我国12个省市的53个地方品种进行了研究，根据核型变异与总苞形态将我国薏苡分为3种4变种^[17]。1995年陆平等在广西进行种质资源考察时对收集到的139份薏苡资源进行遗传和生化研究，将其分为4种8变种^[19]。其中水生薏苡种 ($2n=10$)^[19~21]的发现，不仅丰富了我国薏苡遗传资源宝库，同时也为薏苡属植物的起源与演化研究及各种理论研究提供了物质基础和科学依据。我国所发现的除水生薏苡外的3种8变种中，薏米变种和台湾薏米变种的果实总苞壳质易碎，为普通栽培食用类型，其他种或变种果实珐琅质坚硬，均为野生类型。野生类型不仅适应性强，抗涝、抗旱、抗风、抗病等特性高于栽培类型，而且无论米仁、米壳中总蛋白质、总氨基酸含量均高于栽培类型。因此通过远缘杂交将野生类型的优良基因导入栽培类型，是培育薏苡新品种的有效途径。

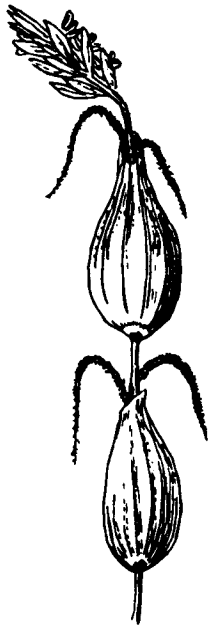


图 1-2 薏苡的果实及串连生长形式

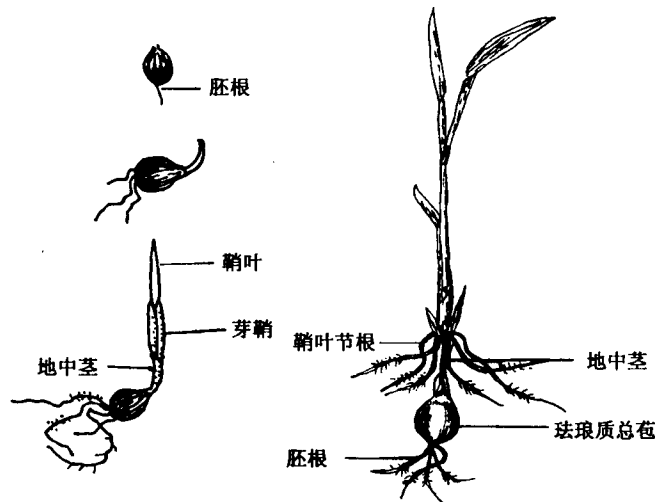


图 1-3 薏苡的萌发

第二节 薏苡营养体结构

一、根的结构

薏苡初生根从纵向看可分为根冠、分生区、伸长区和根毛区。根冠位于根尖的顶端，是由许多薄壁细胞组成的冠状结构。根冠的外层细胞排列疏松，外壁有黏液，原生质体内也含有淀粉和胶黏性物质。当脱

落时,可使土粒表面润滑,使根尖容易推进,因而保护幼嫩的生长点不受擦伤。在生长过程中,根冠外层的细胞与土粒磨擦而不断脱落,同时生长点或根冠原产生新细胞从里面补充,所以根冠得以保持一定的形状。分生区大部分被根冠包围着,是产生新细胞的主要地方,故又称为生长点。分生区是典型的顶端分生组织,其细胞形状为多面体,排列紧凑,胞间隙不明显,细胞壁很薄,细胞核约占整个细胞体积的 $2/3$,细胞质浓密,液泡很小,故其表面不透明,在根尖分生区的最前端,存在少数原分生组织的原始细胞,它们的分裂活动具有分层特性。其原始细胞的第一层产生原形成层,将来进一步分化成中柱;第二层产生基本分生组织和原表皮,将来进而分化为皮层和表皮;第三层分化为根冠层,产生根冠。许多关于根的原分生组织研究表明,在原始细胞上方有些分裂较弱的细胞,组成不活动区域,在稍离这些细胞的附近周围,有丝分裂活动则强烈进行。我们的观察表明,与蚕豆等双子叶植物相比,薏苡的这一不活动区域较大。因此,在进行根尖制片时,如果不进行适当的预处理,则在整个视野中,将较少观察到中期细胞,造成组型和核型分析的第一个困难。伸长区的细胞是距根尖顶端较远的那部分细胞,其分裂活动愈来愈弱,开始伸长,生长和分化,这里细胞的形态和分裂活动的强弱都是渐次递变的。愈向后伸长区的细胞愈迅速伸长,细胞质成一薄层位于细胞的边缘部分,液泡明显,逐渐分化为一些形态不同的组织,原生木质部的导管和原生韧皮部的筛管相继出现。与玉米相比薏苡的这种分化要更早和更加强烈,也就是说,导管和筛管甚至纤维细

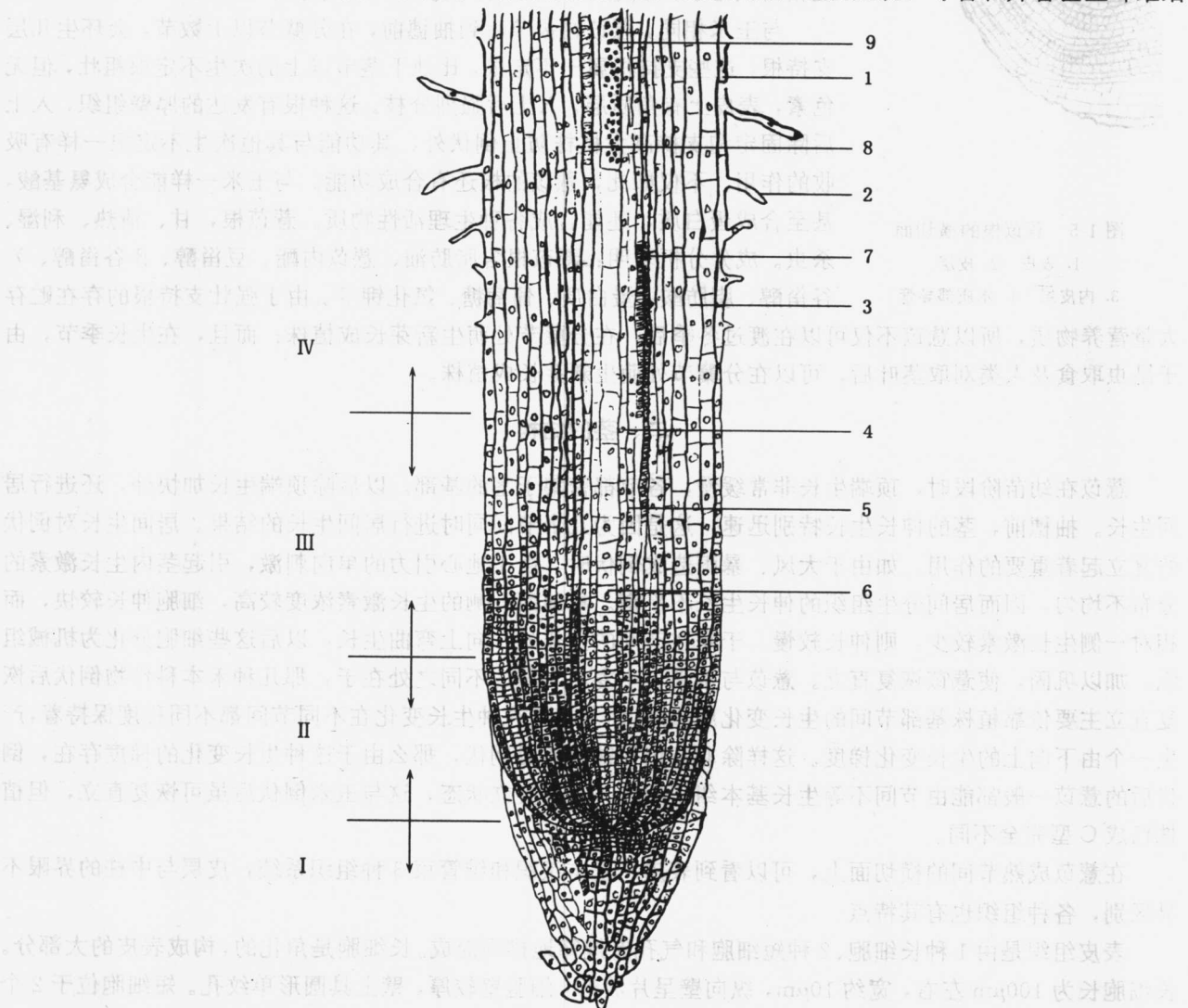


图 1-4 薏苡根尖纵切面 (将导管向下延伸)

1. 表皮 2. 根毛 3. 皮层薄壁组织 4. 内皮层 5. 中柱鞘 6. 原形成层 7. 螺旋纹导管

8. 双纹导管 9. 中央孔纹导管 I 根冠 II 形成区 III 伸长区 IV 成熟区

部都可在伸长区较下的部分观察到。这必然造成在根尖制片时较少观察到中期细胞,形成组型和核型分析的第二个困难。伸长区之上是根毛区。根毛区表面密被根毛,是根部吸收水分的主要部分,其内部细胞,分化为各种成熟组织,故亦称为成熟区。由于环境的不同,薏苡根毛区根毛的多寡变化极大。

薏苡的初生根或次生不定根,在成熟区作横切面观察,可见结构相似。从外向内有表皮、皮层、内皮层、木质部导管。然而次生根直径较大,中柱直径也较宽,木质部放射角数目较多,皮层在初期都没有气腔发生。

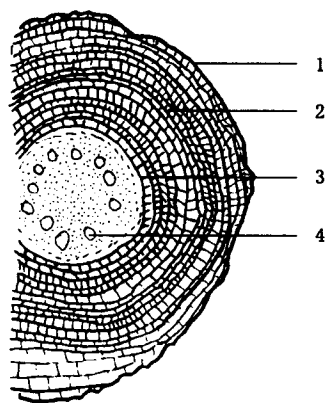


图 1-5 薏苡根的横切面

1. 表皮 2. 皮层
3. 内皮层 4. 木质部导管

从横切面观察,根的表皮为一层细胞组成,有根毛发生,但在淹水情况下不发生根毛。皮层下,离表皮数层处,有 1~2 层机械组织细胞,细胞壁木质化。内皮层的底壁和侧壁明显加厚而木质化,幼苗 6~7 片叶出现以后,皮层薄壁组织形成辐射排列的大型气腔。气腔由 1 列到多列薄壁组织细胞所分隔。气腔在淹水情况下更为明显,但不如水稻的发达。

根部的结构与一般禾本科作物相似,初生根中柱幅面较小,后生木质部导管数目较少,一般为 9~12 个。干旱地种植,中柱幅面较大,与皮层的宽度相当或略小,后生木质部导管可为 15~24 个。

与玉米相同,薏苡在拔节后到抽穗前,在分蘖节以上数节,会环生几层支持根,这些支持根属于不定根,比地下茎节以上的次生不定根粗壮,但无色素,表皮上有角质层,入土后强烈分枝。这种根有发达的厚壁组织,入土后除固定和支持高大植株防止倒伏外,其功能与其他次生不定根一样有吸收的作用。不仅如此,薏苡的根还有合成功能。与玉米一样能合成氨基酸,甚至合成蛋白质,还能合成各种生理活性物质。薏苡根,甘、清热、利湿、杀虫。成分分析表明:薏苡根含脂肪油、薏苡内酯、豆甾醇、 β -谷甾醇、 γ -谷甾醇、脂肪酸、蛋白质、葡萄糖、氯化钾等。由于强壮支持根的存在贮存大量营养物质,所以薏苡不仅可以在渡过冬季后,在分蘖节处萌生新芽长成植株;而且,在生长季节,由于昆虫取食及人类刈取茎叶后,可以在分蘖节处萌生新芽长成植株。

二、茎的结构

薏苡在幼苗阶段时,顶端生长非常缓慢,各节都密集于茎的基部。以后除顶端生长加快外,还进行居间生长。抽穗前,茎的伸长生长特别迅速,这是因为几个节间同时进行居间生长的结果。居间生长对倒伏的复立起着重要的作用。如由于大风、暴雨造成倒伏时,由于地心引力的单向刺激,引起茎内生长激素的分布不均匀,因而居间分生组织的伸长生长不平衡。靠地面一侧的生长激素浓度较高,细胞伸长较快,而相对一侧生长激素较少,则伸长较慢。于是在节间的生长处,向上弯曲生长,以后这些细胞分化为机械组织,加以巩固,使薏苡恢复直立。薏苡与玉米、小麦、水稻的不同之处在于,那几种禾本科作物倒伏后恢复直立主要依靠植株基部节间的生长变化所造成,而薏苡的这种生长变化在不同节间都不同程度保持着,产生一个由下向上的生长变化梯度。这样除非薏苡平铺于地面倒伏,那么由于这种生长变化的梯度存在,倒伏后的薏苡一般都能由节间不等生长基本纠正倒伏,达到直立状态,这与玉米倒伏后虽可恢复直立,但植株已成 C 型完全不同。

在薏苡成熟节间的横切面上,可以看到表皮、基本组织和维管束 3 种组织系统,皮层与中柱的界限不易区别,各种组织也有其特点。

表皮组织是由 1 种长细胞、2 种短细胞和气孔有规律地排列而成。长细胞是角化的,构成表皮的大部分。长细胞长为 $100\mu\text{m}$ 左右,宽约 $10\mu\text{m}$,纵向壁呈片波形,细胞壁较厚,壁上具圆形单纹孔。短细胞位于 2 个长细胞之间,排成整齐的纵列,一种短细胞是栓化的,称为栓细胞,另一种是含有大量二氧化硅的硅细胞。常常 1 个栓细胞和 1 个硅细胞成对排列,或 2 个栓细胞与 1~2 个硅细胞相间排列,或单个栓细胞分布等。气孔椭圆形,长 $40\sim 50\mu\text{m}$,宽约 $15\mu\text{m}$,分布数目较少。硅酸盐沉积于细胞壁上的多少,与茎秆强度和对病虫害抵抗力的强弱有关。薏苡与玉米一样硅酸盐沉积强烈发育。薏苡茎表皮上有一层蜡被覆盖着,它是

由许多棒状蜡线平行排列而成。

在薏苡茎表皮的内方为基本组织，表皮下为1~2层厚壁细胞构成皮下层，它们连成一环，形成坚强的机械组织。向内有2层大而木质化的薄壁细胞，薏苡栽培种的幼茎呈紫红色，这是由于这些细胞内含有花青苷的缘故。机械组织向内是基本组织。

维管束排列约为8圈，最外2圈维管束成菱形，其维管束鞘互相连接，形成一条不明显的纤维组织带；其余6圈维管束均分散排列于基本薄壁组织内。因此，薏苡维管束的分布不像稻、麦的茎明显排列成圆圈，又不像玉米、甘蔗作散生排列。愈接近茎的中部，维管束的数目较少，但较外围的大。薏苡维管束在结构上也有特点；它是由一环叫做维管束鞘的厚壁组织包围着，为坚强的机械组织。里面为初生韧皮部和初生木质部，没有束中形成层，这种维管束称为有限外韧维管束，是禾本科作物的主要特征之一。初生木质部位于维管束的近轴方，整个横切面的轮廓呈V形。V形的茎部为原生木质部，包括1至几个环纹和螺旋导管及少量木薄壁组织。在分化成熟过程中，这些导管带遭破坏，其四周的薄壁细胞互相分离，就形成了一个胞间道。在V型的两壁上，各有一个后生的大型孔纹导管。在这两个导管之间充满薄壁细胞，有时也有小型的管胞。初生韧皮部位于初生木质部的上方，其中的原生韧皮部已被挤毁。后生韧皮部是由筛管和伴胞组成的。筛管大型、多边形。每个筛管旁边有三角形或长方形的小细胞，叫做伴胞。

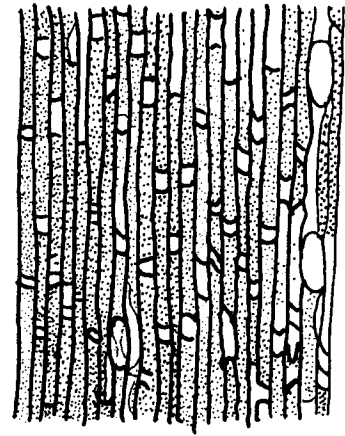


图 1-6 薏苡茎表皮顶面观 (示表皮细胞组合)

茎秆中部有不整齐轮廓的小髓腔。

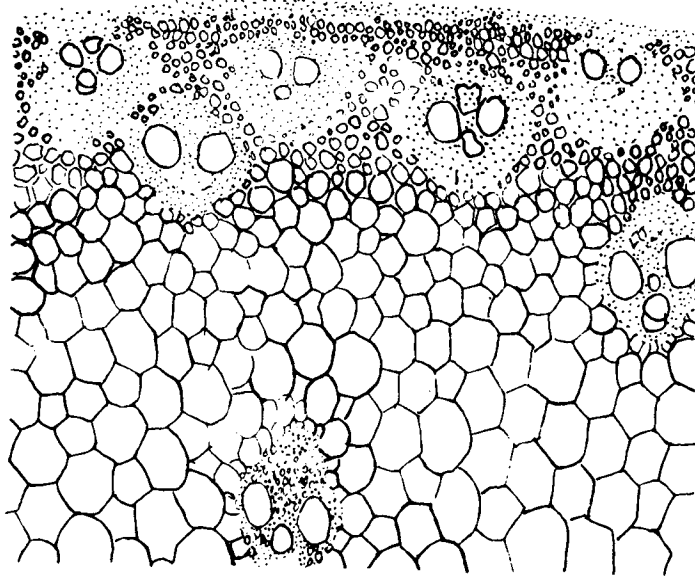


图 1-7 薏苡茎部分横切面 (示细微结构)

三、叶的结构

薏苡的叶片由表皮、叶肉和叶脉3部分组成，各有不同的特点。

表皮的结构比较复杂，由表皮细胞、泡状细胞和气孔器有规律地排列而成。表皮细胞有1种长细胞和2种短细胞。其结构和排列基本与茎的表皮细胞相似。表皮中的硅细胞向外突出，如齿或成刚毛，使表皮坚硬而粗糙，可以抵抗病虫害的侵袭。泡状细胞又称运动细胞，它位于相邻两个叶脉之间的上表皮，为几个大型薄壁细胞，其长轴与叶脉平行。在叶片的横切面上，每组泡状细胞常呈扇形，中间的细胞最大而厚，两

旁的较小薄。与玉米不同，薏苡的泡状细胞陷入叶肉内较深，这与它更加突出的功能有关。泡状细胞的原生质不含或少含叶绿体。当气候干燥及土壤缺水时，叶片蒸腾失水过多时，泡状细胞因而发生萎蔫，于是叶片内卷成筒状；当天气湿润，土壤含水正常时，叶片上的泡状细胞又吸水膨胀，于是叶片又平展。由于薏苡需水量远远超过玉米、小麦，在无灌溉情况下，经常会发生生理缺水，其泡状细胞的功能超过玉米、小麦，实质上是一种抗干旱的适应。薏苡气孔器的两个保卫细胞为狭长的哑铃状，两端膨大，壁薄，中部胞壁特别增厚。当保卫细胞吸水膨胀时，薄壁的两端膨大，互相撑开，于是气孔开放；缺水时，两端萎软，气孔就闭合。保卫细胞两旁还有一对近似于长棱形的副卫细胞围着，与其他禾本科作物相似，薏苡叶下表皮气孔较多，但薏苡与水稻相似，气孔通连着较大的气室；在中肋维管束上方，可具有很大的气腔。在叶鞘的横切面上，可见到其上表皮与叶片的下表皮相似，也有较大的气室。介于两个维管束之间，有较大的气腔，有较发达的通气组织。但薏苡与水稻不同，这气腔不是分隔的。气孔在叶片上的分布，往往近叶尖和近叶缘部分较多。气孔多的地方，有利于光合作用，也增强了蒸腾失水。在水分供应充足植株生长旺盛的早晨，往往会发现薏苡叶尖吐水现象；而缺水后，往往枯黄，这是薏苡根部缺水而叶尖蒸腾失水过多造成的。

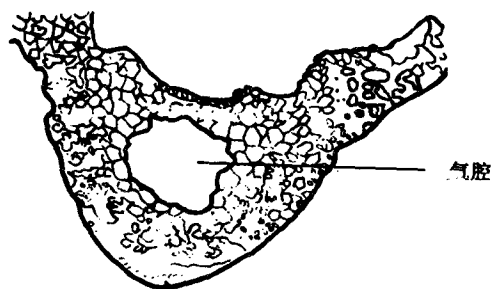


图 1-8 薏苡叶的横切面（示气腔）

薏苡的叶肉细胞没有栅栏组织和海绵组织的分化，这样的叶称为等面叶。表皮以内为叶肉细胞，由不整齐的、紧密排列的薄壁细胞所组成，细胞间隙小。除近中肋处细胞无叶绿素外，叶肉细胞内有很多叶绿体，进行光合作用。

叶脉内的维管束是有限外韧维管束，与茎的基本相似。其维管束鞘至少由一层细胞组成。维管束鞘细胞是薄壁细胞，细胞较大，排列整齐，含叶绿体。在显微结构上，这些叶绿体比叶肉细胞所含的为大，没有或仅有少量基粒，但其积累淀粉的能力却超过叶肉细胞中的叶绿体。由于已有实验证明薏苡是 C_4 植物，这就说明薏苡维管束鞘细胞与玉米、高粱等功能相同都含有磷酸烯醇式丙酮酸（PEP）羧化酶，起着固定原初 CO_2 的作用，是

光合 C_4 途径中的关键酶，维管束鞘起到结构保障作用。

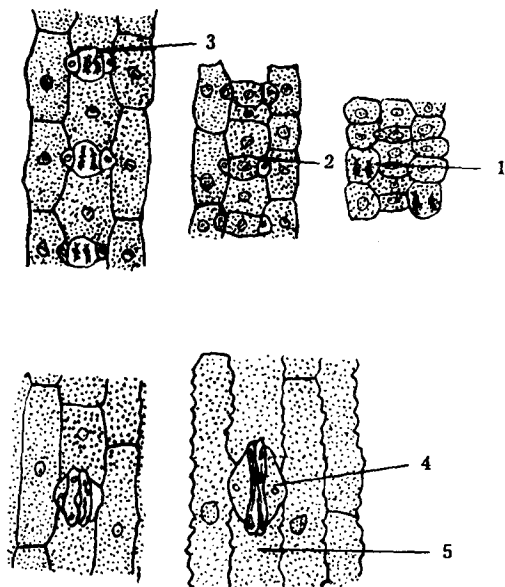


图 1-9 薏苡叶气孔的发育

1. 副卫细胞形成前细胞核的分裂 2. 副卫细胞
3. 保卫细胞形成前的细胞核分裂 4. 保卫细胞 5. 表皮细胞

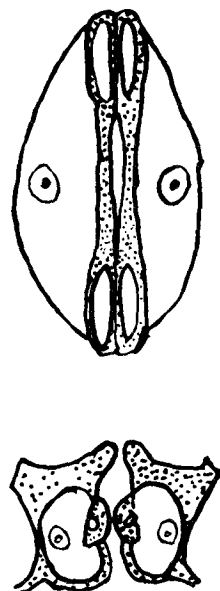


图 1-10 薏苡的气孔

第三节 薏苡大小孢子发生及雌雄配子体的形成

一、概述

在高等植物中从减数分裂开始到雌雄配子形成是一个复杂的过程。减数分裂仅仅是这个过程中的一个关键环节,为了全面了解薏苡从一个世代向另一个世代过渡的全部内容,还必须介绍一下薏苡的性器官——花的构造、孢子发生和配子形成的有关内容。

薏苡的花包括萼片、花瓣、雄蕊和雌蕊等几个部分。萼片是叶的变态,在花的外部形成花托或花萼,在开花前对花有保护作用。花瓣也是叶的变态,位于萼片之内,呈轮状排列称为花冠。花冠之内是雄蕊,包括花丝、花药两部分。花药是小孢子形成的地方。花的中心是雌蕊,由子房、花柱和柱头构成。子房内有一个胚珠,是大孢子和雄配子形成的地方。最后发育成为种子。柱头位于雌蕊的顶端,表面是粗糙的,或有黏液,有时呈分枝状,利于接受花粉和花粉发芽。

薏苡花药壁的发育属单子叶植物型。小孢子母细胞减数分裂前期Ⅰ时,其胼胝质壁上存在胞质通道。胞质分裂属连续型。四分体呈左右对称式排列。生殖细胞最初形成的壁呈PAS正反应。成熟的花粉为三细胞型。子房一室,倒生胚珠双珠被,胚囊发育属蓼型,反足细胞增殖为多个。成熟胚囊中,中央细胞含淀粉粒;卵细胞核略偏珠孔端,周围的细胞质较丰富并含有淀粉粒,胞质分布着许多液泡,且合点端液泡比珠孔端的大;助细胞核位于珠孔端,有发达的丝状器,合点端有许多小液泡。有关薏苡胚胎学方面的研究很少,经检索仅有 Weatherwax (1930) 对薏苡的胚乳发育进行了简单的观察。董建华、席湘媛等 (1992) 对薏苡大、小孢子的发生及雌、雄配子体的形成作了详细报道;为禾本科胚胎学及薏苡的栽培育种提供了基础资料。

薏苡花单性,雌雄同株,总状花序腋生,雌小穗为珐琅质念珠状总苞包被,位于总状花序基部,内含可育的花1朵,雌花含雌蕊1枚。多数雄小穗排列于总状花序之上部,从念珠状总苞中抽出,每朵雄花有雄蕊3枚。

二、小孢子囊及小孢子的发生

薏苡每个花药有4个药室,当总状花序长2~3mm,花蕾长0.6~0.8mm时,在很幼小的花药横切面4个角隅处各出现一个体积较大、核较大的孢原细胞(图1-11:1)。孢原细胞进行平周分裂,形成初生壁细胞和初生造孢细胞。初生壁细胞继续进行平周分裂和垂周分裂,产生两层同心圆排列的细胞,外层细胞发育为药室内壁,内层细胞进行平周分裂形成外方的中层和内方的绒毡层(图1-11:2)。花药壁的发育属单子叶型。初生造孢细胞分裂形成次生造孢细胞,进一步发育为小孢子母细胞(图1-11:3)。此时的花粉囊由表皮,药室内壁、中层及绒毡层组成。药室内壁在小孢子母细胞及其减数分裂时期含有淀粉粒(图1-11:4、5),小孢子期淀粉粒消失。花粉成熟时,该层细胞变得狭窄扁长,有带状的厚壁。中层细胞在小孢子母细胞减数分裂开始时扁化,至小孢子期退化消失。绒毡层细胞在横切面上略呈正方形,初期具单核,细胞质浓稠,在小孢子母细胞减数分裂时,核分裂成为双核细胞(图1-11:5)。小孢子时期呈退化现象,细胞质染色加深(图1-11:7)。至三胞花粉刚形成时,仅见其退化痕迹。薏苡绒毡层属分泌型。当雄花序长6~8mm,花蕾长2.5mm,花药长1~1.5mm时,薏苡小孢子母细胞开始减数分裂,其过程与大多数被子植物相同(图1-11:4、5)。胞质分裂为连续型,四分体呈左右对称式排列(图1-11:6)。小孢子母细胞在粗线期开始沉积胼胝质壁(图1-11:4),至双线期整个小孢子母细胞为胼胝质壁包围。胼胝质在小孢子母细胞内切向壁积累较多,而在外切向壁积累较少。在粗线期至终变期,相邻小孢子母细胞的胼胝质壁上存在胞质通道(图1-11:4)。同一花的不同花药,同一花药的不同药室以及同一药室内的小孢子母细胞同时进入减数分裂,在前期Ⅰ时同步,以后经常相差1~3个时期,如有的花药或药室的母细胞分裂为二分体时,另一花药或药室的母细胞分裂至中期Ⅱ或后期Ⅱ。