

禾本科植物导论

(包括竹子及禾谷类作物)

(英) G.P. 查普曼 著
W.E. 皮特 著

科学出版社

禾本科植物导论

(包括竹子及禾谷类作物)

[英] G. P. 查普曼 W. E. 皮特 著

王彦荣 译

南志标 校

This edition of An Introduction to the
Grasses is published with the assistance of
the British Council China Translation Scheme

科学出版社

1996

442122

(京)新登字 092 号

内 容 简 介

禾本科植物是世界上最重要的农用植物。对人类经济有重要作用的种
类有禾谷类作物、家畜饲草、工业原料甘蔗、竹类及环境用草坪等。禾本科植
物在表面上的简单性与进化上的先进性对生物学研究极为有用。

本书从生物多样性观点概述了禾本科植物结构、发育、繁育、分类应用、
驯化等方面,其中有许多新观点,对植物学研究者颇有裨益。

G. P. Chapman and W. E. Peat
An Introduction to the Grasses
(including bamboos and cereals)
1992, C. A. B. International

禾本科植物导论

(包括竹子及禾谷类作物)

[英] G. P. 查普曼 W. E. 皮特 著

王彦荣 译 南志标 校

责任编辑 彭克里

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1996年10月第一版 开本: 850×1168 1/32

1996年10月第一次印刷 印张: 4 3/8

印数: 1-900 字数: 110 000

ISBN 7-03-005365-6/Q · 643

定 价: 13.00 元

前 言

传统上,农业院校对禾本科植物的教学集中于主要的禾谷类作物及少数禾本科牧草。基于种种理由,这种方式需要彻底修正。进行固沙的地区,在潮湿的热带防止水土流失和改良盐碱土地或受损土地等已使上述之外的其他禾本科植物成为重要的植物。竹子显然可成为一种可更新资源,还有目前用于园林绿化的草坪草等均应在重要植物之列。

改变教育方式意味着赴外国学习的学生日益增多,如果一个机构不能对此做出反应,而仅是继续提供传统的课程内容,那不仅仅要被指责为狭隘地方观念,而且也会失去全球观点的极有意义的挑战。例如,主要在西欧居住的人将不可能清楚地认识到其他地区农业中日益增加的真正问题。

我们不仅需要注意到利用禾本科植物种数的日益增加,也必须认识到禾本科植物学的改变和发展。在最近的 25 年中,禾本科植物分类已变得更为复杂,而且我们对禾本科植物光合作用的认识已从根本上得到了修正。因此,编写一本禾本科植物教科书,由于种种原因,现在可认为是一种新的探索。它将不同于原有的课本。

大多数学生最初对禾本科植物的结构及其与功能的关系知之甚少。因此,本书将试图以几乎没有任何禾本科植物知识的人为对象。例如本书的一个特点是术语编汇部分仅入选了“关键性”的术语。禾草学名词有时是禾本科植物所专有的,或当其用于禾本科植物时便背离了在植物学上的习惯用法。所以本书对不同的术语不仅给出了定义,而且也重点阐述了由这些术语产生的问题。

有必要对禾本科植物作一展望。当专注于颖、外稃和浆片这些细节时,我们必须认识到在一个饥饿的世界中禾本科植物是农业

的中心。另外,当我们面对接连受损的环境时,禾本科植物为我们恢复受损环境提供了最好的希望。

在干旱的热带和亚热带地区,人们除对谷物明显关注外,对草原管理的态度也已发生了改变。而且重要的是其他方面的重要性也正在改变,为了了解和管理如此脆弱的环境,对生态学、遗传学和生理学知识的需求与日俱增。

禾本科植物构成了一个高度发展和在全球范围内成功的植物科。它已吸引了众多专家的科学研究的。撰写本书的目的在于阐述禾本科植物生物学的实质,并提出有趣问题之所在而不论问题之新老。本书系禾本科植物的导论。就此书篇幅而言,不可能是综合性的,鉴此也介绍了近期的和更为专门的禾本科植物的教科书。

G. P. 查普曼和 W. E. 皮特

伦敦大学 Wye 学院

1992 年 6 月

致 谢

我们感谢 Malcolm Kernick 审阅书稿并提出许多有益的建议, Jeff Brooks 在摄影和美术方面的帮助, Sue Briant 夫人和 Margaret Critchley 夫人的打字和整个过程的秘书工作。我们感激英国 Longman 集团有限公司允许采用图 1-1; 堪培拉澳大利亚国立大学生物资源研究所的 P. W. Hatterlsey 和英国剑桥大学出版社允许复制图 6-3, 6-5, 6-6 和 6-7; 以及 Stephen Renvoize 和皇家植物园允许复制图 6-4 和 Wye 学院的 N. Busri 小姐允许复制图 7-1 和图 7-2。

目 录

前言

致谢

第一章	禾本科.....	1
第二章	营养生长及其多样性.....	7
第三章	禾本科植物的花序及其功能	18
第四章	禾本科植物小穗多样性	27
第五章	分类	50
第六章	光合作用多样性	60
第七章	繁殖多样性	71
第八章	栽培的禾本科植物	80
第九章	禾本科杂草	93
禾本科植物的关键术语.....		100
推荐读物.....		117
参考文献.....		118
索引.....		123

第一章 禾本科

禾本科植物是世界上最重要的农用植物。它包括禾谷类作物、家畜的饲草、作为工业原材料的甘蔗、多种用途的竹类、各类环保禾草,其中一大类可做为扎扫帚、编席和搭屋顶的材料,还有一大类则用于园林观赏,建植草坪、绿地和各类运动场等。表面看会认为禾本科植物具有既简单又一致的特点。

禾本科植物的简单性

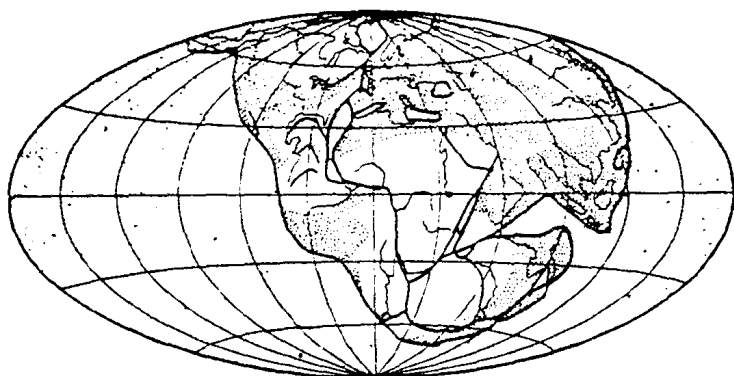
由于表面的一致性,均具绿色小花和在世界范围内的广泛分布,禾本科植物常给人以外貌简单的印象。然而,“简单”既可意味原始(*naïveté*),又可视为包罗万象的全艺术简化。例如,漫画家可通过数笔勾画来传递信息和诱发幽默,从而增加报纸的生气。更为显见的是,这种艺术无论在过去、现在或将来均有着无穷的创造力。那么,漫画的简单性可揭示多少内容?更有意义的是它又隐藏了多少内涵?

禾本科(*Poaceae*)是植物中集合了诸多进化更新与弃废的科。无论是在热带雨林、稀树干草原、极地植被或者农业生产和园林绿化中,它的代表都是默默奉献的典型。它们覆盖山丘,绿化沙漠,美化着大自然和我们的居住区。

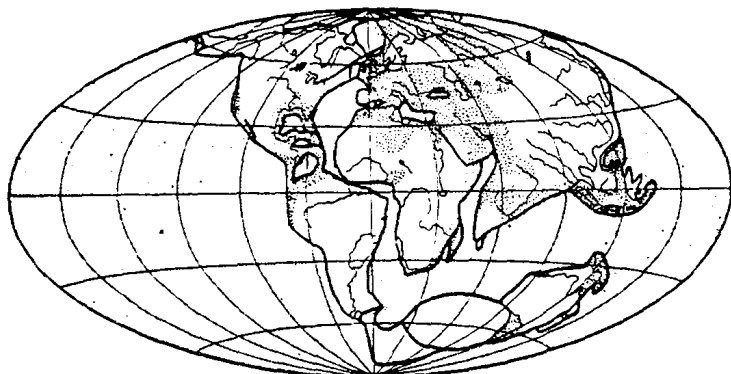
禾本科植物的起源

来自分布的证据

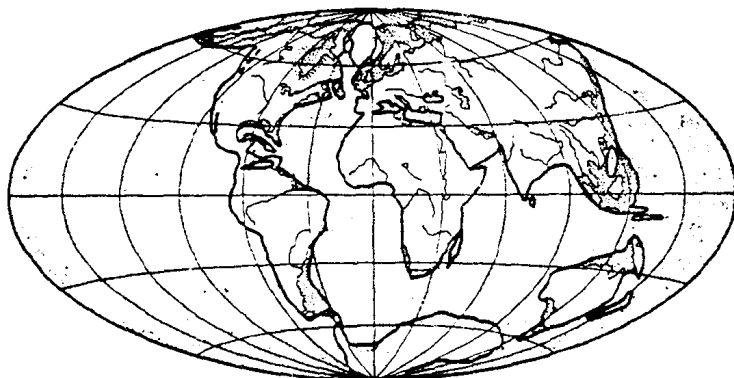
通常假设地球上现在分布的诸多大陆是由最初一块称做泛大陆的巨大、完整的陆地分裂而来。图 1-1 以一种简单的形式展示了



晚石炭纪



始新世



第四纪早期

图 1-1 从石炭纪到现代陆地群体的重组，展示了泛大陆分裂(Good,1964 重绘自 Wegener,1924)。

原来的大陆是如何随着时间的推移而分裂的。须理解的要点是已在原始陆地进化与分布的任何可辨的植物类群均可能在分裂后的各部分陆地出现。而陆地分化以后出现的任何植物进化类群可能进化较晚和分布较为局限。

禾本科植物显然起源较早,在所有的大陆上均有其分布,因此它是一个引人注目的世界范围内分布的科。如果我们考证一下它的主要单元——五个亚科,便发现它们是世界性分布的,然而,当研究不同的属时,则发现其分布的局限性较大,由此促使我们得出一个相当明确的结论,即大多数属是在陆地分裂并形成主要构造后才产生的。

这个似乎很明显的结论需要进一步的论证以明确某些属系由另一些属进化而来。同理,一个属如果局限分布,是否意味着其在进化上相对年轻,适应能力差限制了分布?还是虽然生长历史长但现在竞争能力差而限制了分布?事实上,如果对这些资料进行详细的、批判性的分析,可以发现,植物分布学的研究掩盖了对禾本科植物起源的某些认识。

时间与环境的变化

现有化石考证资料表明,在白垩纪以前尚未发现显花植物,在白垩纪晚期有许多我们熟悉的植物科存在,自白垩纪结束至今(约7000 万年左右)显花植物已有多种演变。这种演变是在气候发生相当大的变迁的背景下发生的。当今从寒冷极地到炎热赤道的巨大生境梯度对植物演替的不同作用尚不明确;另外,许多植物科在数百万年以前便在安第斯山脉、落矶山脉、阿尔卑斯山脉和喜马拉雅山脉生长,而这些山脉本身也是陆地漂移的结果。这种植物起源的山地可认为对那些很早以前便已存在而后发生多种变化的植物科提供了新的集合生态位。

禾本科植物化石

当对禾本科植物化石仔细考证时,所获证据并不令人满意。有

证据表明禾本科植物在数百万年前便已存在,但其与现在的植物种并无不同。这些包括相当于或近似于第三纪的羊茅属(*Festuca*)、*Nassella*、黍属(*Panicum*)、狗尾草属(*Setaria*)和针茅属(*Stipa*),对在这之前的禾本科植物尚无任何令人信服的化石证据。由此,便产生了一种相当不同的方法,现予以概述。

近代禾本科的系统发育学说

在单子叶植物之间,一个显著的主题是花为三基数。例如,百合有 6 个花瓣和 6 个花药各分为二轮排列,每轮 3 个,子房位于花的中央,含心皮 3 个等。这一论点被应用得如此之广,乃至凡是与上述典型结构有出入的均被解释为先于或派生于这种结构。而竹类花的结构之所以尤其有趣,是因为其介于三基数和大多数禾本科植物花的结构类型之间。这一主题将在第三章和第四章中予以介绍。

其他大量的资料证明禾本科植物具有高度的适应性,进化上决不是初级的植物类群。这种观点进一步发展认为一种称作原竹的竹子是其他单子叶植物进化的桥梁,它是现代竹类和所有其他禾本科植物的祖先。如果接受这种观点,随之便会产生一个重要且目前尚未解决的难题:即竹子茎秆木质化和粗大的特性,显然这是对森林生态系统的适应。令人进退两难的是竹子的花相对原始,但其茎具有派生的或高级的老化性,更接近于近代植物。因此,我们尚不可自行判定竹子是原始植物,而实际上 Renvoize 和 Clayton (1992)认为另一个亚科芦竹(*Arundinoideae*)更接近于早期禾本科植物的后裔。

假如我们暂且不讨论哪一个类群为禾本科的原型或祖先,而代之以系统地描述现在禾本科植物的特征。这样便会发现一些特征为所有禾本科植物所共有,而另一些或一类特征仅在少数植物中存在。如果我们愿意,可以仅用相似性和不相似性来描述植物,而不必做出进化程度上的结论。然而,我们希望能从进化的角度来了解植物,相似性几乎不加思考地被理解为“关系”。由此,即可自

动地前进一大步,提出进化谱。当然,也需要重新提出某些祖先类群。Renvoize 和 Clayton(1992)的论文和本书第六章论述了的分类的应用。

禾本科植物的建植能力

尽管禾本科植物的起源尚不清楚,但其广泛的分布和重要性是显而易见的。在禾本科与另外一个引人注目的单子叶大科兰科(Orchidaceae)之间可进行一种启发性的比较。一般而言,兰科植物的生境较为稳定,而当代一个明显的特征是生态不稳定性。热带森林正在被摧毁,城市正在扩建,由于旅游业与工业的发展,海滨的宁静正在被扰动,当然还有高速公路正在极大的地域内修建等。事实上,兰草由于生境的干扰正濒于生存危机,而禾本科植物却作为被干扰环境中充满活力的定殖者而不断扩展。无论是在新耕翻的谷物田,新建的足球场和路堤上,禾草总是那么引人注目,而兰草的生存却日益引起资源保护人员的忧虑。人类的活动已超出了地球的忍耐力并引致退化,若地球仍能支持生物生长,森林或许重建并创建一个遮荫的生境,附生兰草才得以重生,而在较为干旱的地区和林缘地带,兰草或许可重新开始繁茂。不过,在可见的未来,环境仍有利于禾本科植物。且其重要性似乎仍在增加,因为人类与禾本科植物有如此密切的相互依赖性。这种关系便需要更进一步地予以研究。

相互依赖性

关于人类与谷物的依存关系,Chaloner(1984)曾做过形象的比喻,认为谷物起主导作用。然而,我们认为新石器时代的猎人集聚而创建了定居农业,最终使城市社会的食品保证供应成为可能,由此现代文明才开始发展。第八章“驯化”将对此进行详细的论述。目前足以证明,小麦、玉米、水稻等主要谷物和大麦、高粱、谷子以

及其他许多次要的禾谷类作物与禾草是人类食品的主要成分和家畜的主要饲料。现在尚难以解释某些野生禾本科植物是怎样成为栽培作物,在世界农业中起支配作用的,但值得提出的是新石器时代农民选择的所喜爱的作物目前仍是最主要的作物。那么禾本科植物有什么特点?是什么原因使其尤其适合人类的需求呢?

禾本科植物生命周期的特征

如果土壤受到破坏,随之留存下的禾草总是在先锋植物群落中。在气候湿润,温度充足且养分适中条件下,禾草最终将在与灌木和林木区系竞争中被驱逐。虽然有时在寒冷和温暖的沙漠地带禾草会逐步为灌木所取代,但在较为干燥的生境下,树木建植非常缓慢,环境保持相对的开阔,多年生禾草将可长期生存。如果一个地区反复被土壤流失、沉积或翻耕所破坏,那些生命周期较短如一年生甚至短命植物会有明显的生存优势。

换种方式考虑,禾本科植物的某些属性似乎包含了成功的因素。其种子(后面将详细定义)含丰富的养分积累和相当健全的胚。因此发芽迅猛。另外,除竹类外,建植的植物极少有木质或高度进化的,因此可如期进入繁殖生长并顺利完成生长发育。

一年生和多年生禾本科植物含有许多生长点,这些生长点无论是发育成根茎、匍匐茎、蘖或枝条,均形成具高度竞争力的生长习性。这是进一步解释禾草在竞争中取胜的另一原因。禾草具有极强的耐旱性,对居住区草坪的观察便是很好的事例,在长期的炎热夏季草坪会变成棕色,但很少枯死,一开始降雨,它们便又迅速恢复绿色。其他禾本科植物包括谷物虽然在长期干旱情况下会有所减产,但也很抗旱。

综上所述,本章概述了禾本科植物的重要性与趣味性,在随后的章节中将对禾本科植物生物学的各部分予以较为详细的论述。

第二章 营养生长及其多样性

禾本科植物的生境极为广泛,因此表现出相当强的生态适应性。尽管它们具有某种程度的多功能结构,但在生长习性的描述形态和生命周期进程等方面却有极大的一致性。竹子醒目的木质茎是个例外,但当仔细研究其解剖结构时便会发现这种差别似乎仅是量的差异,而非质的不同。

禾本科植物种子

禾本科植物农学意义上的种子实际是果实。是一种不开裂、内含一粒种子称为颖果的果实(图 2-1)。颖果内含真实的种子,典型的禾本科植物种子有一个高度进化的胚,位于果实的一端,与提供

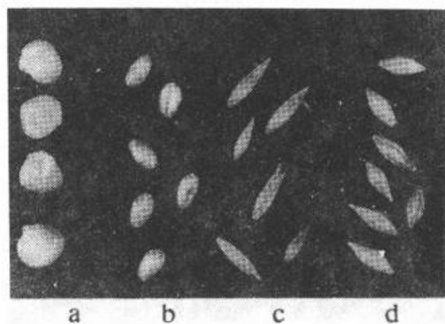


图 2-1 禾谷类作物的谷粒:a,b 裸粒(a,玉米;b,小麦),
c,d 带稃壳的谷粒(c,大麦;d,燕麦)。

营养的胚乳相邻。胚与胚乳各自所占比例因亚科而异。果实的大小亦相差悬殊。小者如画眉草(*Eragrostis tef*)的种子,2 或 3 个仅

相当于针尖大小，而大者如梨竹属(*Melocanna*)的种子可长达12cm，是前者的数千倍。另有少数植物，如鼠尾属(*Sporobolus*)植物其真种子和颖果可以分离。

所谓裸粒谷物如小麦或玉米的种粒是仅由颖果构成的。然而，大多数禾本科植物的颖果均包含在具有保护和传播作用的附属结构内，对此将在以后予以介绍。

胚中的单子叶或盾片系一较大的椭圆形组织，紧贴胚乳着生。胚芽与胚根轴位于盾片中央。在某些种的胚外，还生有一小鳞片状组织，称作活瓣。种子萌发时，芽在起保护作用的变形叶即胚芽鞘内扩展，将颖果分裂，与此类同，初生根穿过其保护器官胚根鞘而长成根系(图 2-2)。

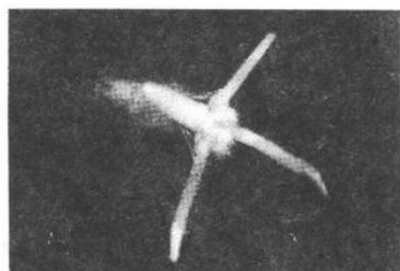


图 2-2 萌发中的小麦幼苗。已长出了 3 根种子根和大量根毛，胚芽鞘正在伸长。
芽鞘和根系之间的组织是外胚叶(最上端)和已破裂的胚根鞘。

营养生长

叶

随着幼株的发育，茎变得醒目，在此阶段，其仅含有一系列同轴心的叶片，老叶在外，新叶在内，向上驱动生长，直至破土而出。由此形成的典型营养生长期的禾本科植物结构如图 2-3 所示。

随着幼苗的生长，新形成的叶片在结构上开始发生变化，这对种的鉴别有重要作用。某些种的成熟叶片非常窄；仅略宽于叶厚，

具毛状或刚毛状外貌。大多数种的叶片为扁平或可伸展平的(薄片状),许多具有折叠或卷状叶片的种也属于这一类。还有一些种(主要是热带植物)具有硬质刚毛状叶子,称作针状叶。

对具薄片状叶片的种而言,出苗前幼叶在叶鞘中的排列形式与出苗后叶片是卷曲还是仅沿中脉折叠有重要关系。叶鞘间最重要的差异是边缘分离并重叠或是边缘重合形成一个完整的管状。

叶片可以有多种演变,最常见的是退化成鳞叶,如在竹子的茎秆或根茎上所见(见下面),也有缩短成变态鞘状叶,如玉米穗的外果皮。

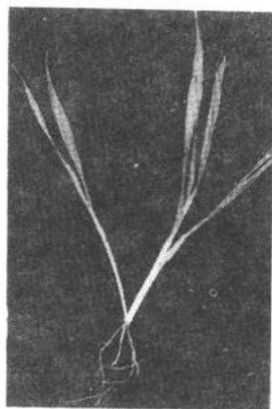


图 2-3 营养生长期的禾本科植物幼株。右侧为主茎,已生出 4 片叶片。左侧为第一个分蘖(外苞叶已移去)具 2 片叶片。

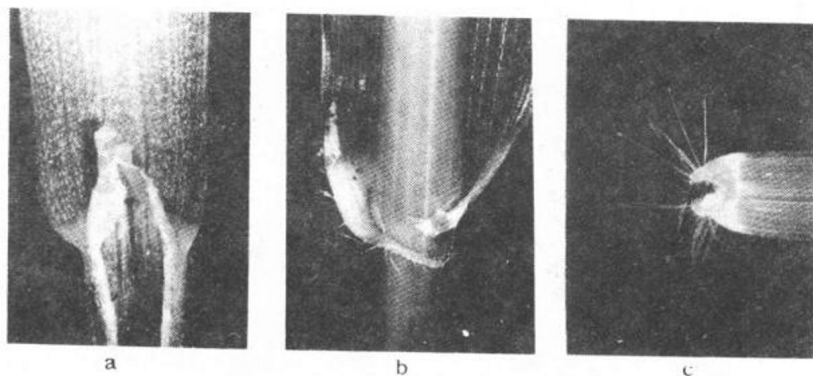


图 2-4 叶鞘与叶片连接处组织结构的一些变化:a:野燕麦(*Avena fatua*)的膜质叶舌; b:小麦(*Triticum aestivum*)的叶耳;c:芦苇(*Phragmites australis*)的具孔刚毛。

叶舌是识别禾本科植物最重要的特征之一(图 2-4a)。其在禾本科植物中普遍存在,但在质地、大小和形状上差异颇大。最常见的为膜质结构,但也有变硬成为鳞片或缩小为一撮毛状物。竹类叶舌的变化尤大,个别情况下,其在近轴(内部/上部)和远轴(外部/下部)的叶表上均有出现。这种现象也存在于其他种中,但非常少见。

除叶舌之外,有些种例如小麦和水稻其叶片还具有叶耳——耳状凸起物,也位于叶鞘和叶片相接处(图 2-4b)。另外,有的种,譬如画眉草和芦苇属(*Phragmites*)在这个位置上生有称作内孔刺毛的簇毛(图 2-4c)。

茎

茎的顶端连续不断的产生叶片,其在营养生长期很短,致使叶片着生密集。除竹亚科(Bambusoideae)的大多数种和某些其他种外,大多数植物的茎直到接近花期时才开始发育。发育中的茎,其结构相当一致;长而细并具有实心或者空心的节间,由实心的节分开(图 2-5)。节是茎上略微膨大的部位,故显而易见,但有的种,尤

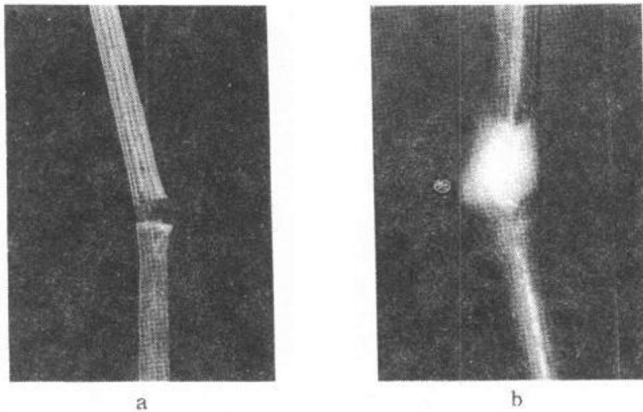


图 2-5 茎外部结构:a;不实雀麦(*Bromus sterilis*)惯常的节;
b:直长马唐(*Digitaria exilis*)膨大的叶座。