

睡莲科中的三属植物与龙胆科中的 苣荬菜的花柄比较解剖学研究

胡光万¹, 刘克明¹, 雷立公²

(1. 湖南师范大学 生命科学学院 植物学系, 中国 长沙 410081;
2. 中国科学院昆明植物研究所 植物标本馆, 中国 昆明 650204)

摘要: 报道了广义睡莲科中三属代表植物与龙胆科苣荬菜的花柄的比较解剖学研究结果。苣荬菜的花柄中具有3~4个外韧维管束; 野生居群睡莲具4个外韧维管束和4个双韧维管束, 两种维管束相间排列成一轮; 栽培居群睡莲具约20个维管束, 由外韧型和双韧型两种维管束组成, 呈3轮排列; 莲的花柄中具70余个维管束, 呈星散状排列, 其结构和排列方式与单子植物非常相似; 苣荬菜花柄中具8个维管束, 成不规则的一轮排列, 维管束韧皮部和木质部均正常发育, 木质部具导管。在广义睡莲科中, 菰菜属、睡莲属、芡属、萍蓬草属、王莲属的维管束具有许多相似性, 因而它们具较近的亲缘关系, 可能拥有一个营水生生活的共同祖先, 应该置于共同的睡莲目中。莲的维管束的结构和排列方式不同于广义睡莲科中的其它属, 而与单子叶植物相似, 但它又具有子叶两枚等双子叶植物的特征, 加上具有一个独特的倒圆锥形的花托, 离生心皮嵌在其中。因此, 莲属是一个非常独特的、原始的植物类群, 应该单独成科并立目, 并且可能是被子植物系统树基部的一个在双子叶植物与单子叶植物分化之前就分开的进化分枝。

关键词: 睡莲科; 花柄; 比较解剖学; 系统关系

中图分类号: Q943

文献标识码: A

文章编号: 1000-2537(2003)04-0070-06

Comparative Study on Peduncular Anatomy of Three Genera in *Nymphaeaceae* (s. l.) and *Nymphoides peltatum* of *Gentianaceae*

HU Guang-wan¹, LIU Ke-ming¹, LEI Li-gong²

(1. Department of Botany, College of Life Science, Hunan Normal University, Changsha 410081, China;

2. Herbarium, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Science, Kunming 650204, China)

Abstract: Peduncular anatomy of three genera in *Nymphaeaceae* (s. l.) and *Nymphoides peltatum* in *Gentianaceae* was studied. There were 3~4 collateral vascular bundles arranged in a circle in pedicel of *Brasenia schreberi*, 4 collateral bundles and 4 bicollateral bundles arranged alternately in a circle in wild population of *Nymphaea tetragona* and 20 vascular bundles in 3 circles in cultivated population, 8 vascular bundles in an irregular circle in *Nymphoides peltatum*, more than 70 vascular bundles scattered in *Nelumbo nucifera*. Bundles of *Brasenia*, *Nuphar*, *Euryale*, *Nymphaea* and *Victoria* were so similar that these five genera must have closed relationship and should be treated in the same order of *Nymphaeales*. Bundles in *Nelumbo* were different from those of the other genera in *Nymphaeaceae* (s. l.), but similar to those of Monocotyledons in despite of its seed possessing a pair of cotyledons. In addition, *Nelumbo* had a unique turbinate receptacle, in which the apocarpous pistils were embed. So *Nelumbo* should be treated not only as an independent family but also as an independent order. This taxon possibly was a basal clade in systematic tree of angiosperm diverged

收稿日期: 2003-08-09

基金项目: 湖南省自然科学基金资助项目 (01C0138)

作者简介: 胡光万(1974), 男, 湖南湘潭人, 湖南师范大学实验师, 主要从事种子植物系统分类学方面的研究。

earlier than the divarication between Dicotyledon and Monocotyledon.

Key words: Nymphaeaceae; pedicel; comparative anatomy; systematic relationship

广义睡莲科是一个水生植物科,包括莼菜属(*Brasenia* Schreb.)、水盾草属(*Cabomba* Aubl.)、茨属(*Euryale* Salib.)、*Barclaya* Wllich、莲属[*Nelumbo* (Tourn.) Adans]、萍蓬草属(*Nuphar* Sm.)、睡莲属[*Nymphaea* (Tourn.) L.]、王莲属(*Victoria* Lindl.)和*Ondinea*等9个属.该科植物具有很多的原始特征,如具有离生心皮、叶片状雄蕊、层片胎座以及花被和雄蕊多数等等,符合“真花说”(euanthial/anthostrobilus theory)^[1]原始类群的特征.在“古草本说”[又称“草本起源说”(ferbaceous origin hypothesis)]中,也是原始类群“古草本”(paleo-herb)的组成成员^[2-4],因此,长期以来该科一直被认为是被子植物中的一个原始类群,甚至有的学者提出,由该科升级来的睡莲目是被子植物系统树基部最早的一个分枝^[5-7].同时,该科植物的某些特征又与单子叶植物很相似,因而被认为与单子叶植物的起源有关^[8].

一个多世纪以来,关于睡莲科的分类位置和各属之间的关系,许多学者持不同意见,Wettstein, Buchheim, Benthams 和 Hooker 等将其作为一科处理,即:睡莲科(Nymphaeaceae)^[9-11]; Hutchinson 将其中的水盾草属和莼菜属两属独立为水盾草科(Cabombaceae),并与睡莲科并列^[12]; Bessey 则将其分为3科,即:莼菜科、莲科和睡莲科,并把莼菜科、莲科归于毛茛目,而将睡莲科置于罂粟目^[13];李惠林认为,广义睡莲科植物,是由于它们生活在相同的水生环境之中,引起趋同演化而具有一些共同特征,它们并无近的亲缘关系.因此,他将之分为五科,即:莲科、睡莲科、Barclayaceae、水盾草科和茨科并分别置于莲目、毛茛目和茨目^[14].

鉴于前人对广义睡莲科的系统学关系还存在异议,该科的系统学研究所积累的证据也不够充分,因此,我们选择了睡莲科中睡莲属、莲属和莼菜属等3属植物的代表种(3种4个居群)的花柄,对其进行比较解剖学研究,同时也选择了与睡莲科植物在形态和生活习性上非常相似的苕菜(龙胆科)进行比较,以期为广义睡莲科的系统学研究积累和提供新的证据.

1 材料与方 法

材料包括睡莲科中3个属4个居群,另外,为便于比较、分析,我们还选择了与睡莲生长习性和环境相似的龙胆科的苕菜作为研究对象.研究材料见表1.

表1 研究材料的来源

物 种	凭证标本	采集地点	采集时间
莼菜 <i>Brasenia schreberi</i>	胡光万 2003005	湖南省宜章县莽山	2003-04-01
睡莲(栽培居群)	胡光万 2003011	湖南师大生命科学院植物园	2003-04-06
<i>Nymphaea tetragona</i> (cultivated)			
睡莲(野生居群)	胡光万 2003001	湖南省宜章县莽山	2003-04-01
<i>Nymphaea tetragona</i> (wild)			
莲 <i>Nelumbo nucifera</i>	胡光万 2003088	湖南省湘潭县柱塘铺乡火口村	2003-06-07
苕菜 <i>Nymphoides peltatum</i>	胡光万 2003089	湖南省湘潭县长岭乡石门村石门塘	2003-06-07

将已开放的花的花柄采下,放入 FAA(50%的酒精)溶液中固定并保存,部分用徒手切片,并用番红染色后进行观察记录,部分经石蜡包埋,制成每片厚度为 10 μm 的切片,用铁矾—苏木精—番红染色,中性树脂封片,在 Olympus 光学显微镜下观察和照相.本研究的所有凭证标本和永久切片均保藏在湖南师范大学生命科学学院植物标本馆(HINNU).

2 观察结果

2.1 花柄的外部形态特征

4种植物中除莲为挺水植物外,其他3种植物均为浮水植物.莲的花柄较硬且挺直,从埋在淤泥下10~20 cm的根状茎的节上长出,通过淤泥和水体,将花朵挺出水面约20~100 cm,表面密被有下弯的硬疣刺,越向下刺越密.莼菜、睡莲和荇菜的花柄较柔软,其长度因其生长水体的深度不同而不同,通常长10~100 cm.莼菜的花柄上密被腺毛,并为腺毛分泌的透明粘液所覆盖.荇菜的花柄上略有几个疣突,而睡莲的花柄表面光滑.

2.2 花柄的解剖构造

2.2.1 莼菜花柄的解剖构造 莼菜的花柄横切面呈椭圆形或近圆形.表皮细胞单层,近方形,排列均匀、紧密,在外面密被腺毛,腺毛由2个基细胞和1个稍大的顶细胞组成.腺毛分泌透明的粘液覆盖着花柄的全部表面,并将腺毛包裹于其中,使花柄粘滑.

表皮下的基本组织由20多层的薄壁细胞组成,每层细胞的大小、形状相似,在3~5层与13~15层基本组织细胞之间分布有一圈大小不一的气道,气道之间由单层细胞分隔.在基本组织的中央部分,没有气道分布,而维管束分布于其中.

花柄中常有3~4个有限维管束,维管束一般为外韧型,其中木质部非常简单,无导管,且木质分子很少,并有由初生木质部分子破坏而形成的空腔;韧皮部相对发达.我们认为这与其长期生活的水生环境有一定的关系,生活在水中,不需要强大的纵向输水系统,故不需要发达的木质部,而由叶片制造的养分同样需要发达的韧皮部运送到根和茎,因此韧皮部仍较发达.有时,由于两个维管束的木质部合并在一起,只出现一个木质部空腔(有时具两个),而出现双韧维管束或外侧具有两个韧皮部的外韧维管束的形式(图1:1).

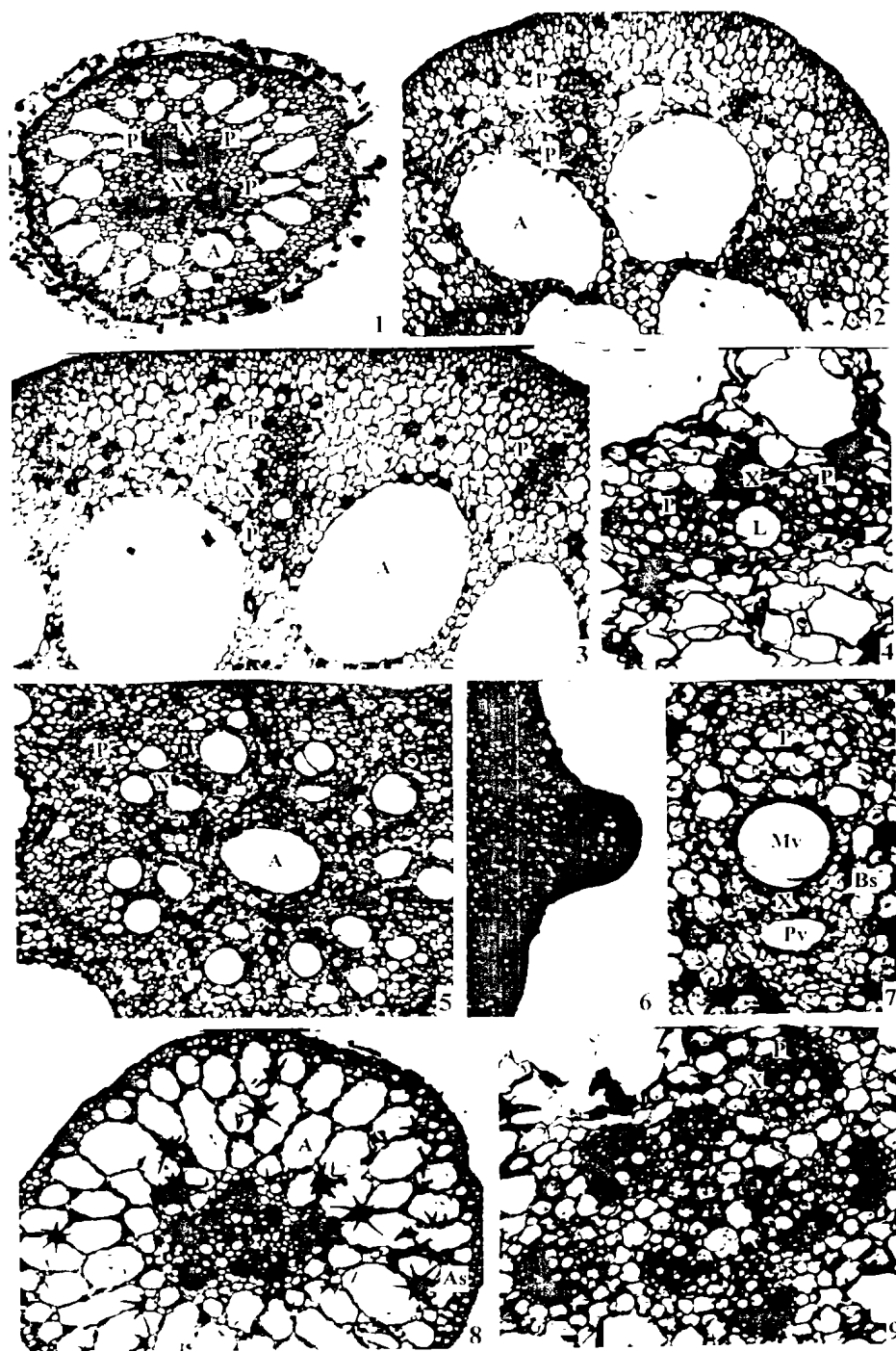
2.2.2 野生睡莲的花柄解剖构造 野生睡莲的花柄横切面近圆形.表皮细胞单层,近方形,排列均匀紧密,外面光滑无毛.表皮下的基本组织由30多层薄壁细胞组成,其中靠近表皮的2~5层细胞较小,形状大小与表皮细胞相似,往内的细胞体积逐渐增大,在基本组织中,有4个大的圆形气道,呈矩形排列在叶柄的中央,另外还零星分布着一些小的气道.

花柄中有8个有限维管束,成1轮排列,并分两种类型.一种为双韧型,分布在大气道相间处的外侧,此种维管束是由一个内韧维管束和一个外韧维管束通过木质部结合而形成的,因此在结合的木质部处能观察到两个木质部空腔,其中外侧空腔比内侧小,也有时木质部只有一个空腔.另一种为外韧型,分布在4个大气道的正外侧,与双韧维管束相间排列,此种维管束明显比双韧维管束小,其木质部具一个空腔.野生睡莲花柄中的维管束的木质部也非常简单,无导管,木质分子很少,亦存在由初生木质分子破坏后形成的空腔;韧皮部同样相对发达(图1:2).

2.2.3 栽培睡莲的花柄解剖构造 栽培睡莲的花柄横切面呈圆形.表皮也为单层,近方形,排列均匀紧密,外面光滑无毛.表皮下的基本组织由70多层薄壁细胞组成,其中靠近表皮的2~5层细胞较小,形状大小与表皮细胞相似,往内的细胞体积逐渐增大,在基本组织中,有4个大的圆形气道,呈矩形排列在叶柄的中央,大气道的外侧还有16个稍小的气道排成一圈,另外还零星分布着一些更小的气道(图1:3).

花柄中的维管束成3轮排列,最外一轮16个,排在外圈气道相间处,靠近表皮,也由两种类型组成,一种为双韧型,一种为外韧型,它们相间排列,结构与野生睡莲花柄中的维管束相似.第二轮4个,处在4个大气道外侧相间处,也由外韧型和双韧型两种维管束组成,其中外韧型维管束与外轮的结构相似,但双韧型的与外轮的不同,其木质部只有一个初生木质部空腔,这两种维管束有时相间排列,有时同类相邻排列.最内一轮只有一个维管束,处在花柄的正中央,是一个双韧型维管束,这个维管束个体较大,只有一个初生木质部空腔(图1:4).

栽培睡莲和野生睡莲花柄中维管束的结构相似,但在花柄直径大小和细胞层数及气道的多少上有区别,尤其是在维管束的数量和排列方式上,区别很大,同时,在叶的解剖结构上也有一些区别^[14],这些区别是否为生长环境的不同所至,还需作进一步的研究.



1. 菡菜花柄的横切面;2. 睡莲(野生居群)花柄的横切面;3. 睡莲(栽培居群)花柄的横切面;4. 睡莲(栽培居群)叶柄中央的双韧维管束放大;5. 莲花柄的横切面;6. 莲花柄上的疣刺;7. 莲花柄中的一个维管束放大;8. 苔菜花柄的横切面;9. 苔菜花柄中央部分放大。

A. 气道;As. 星状石细胞;Bs. 维管束鞘;L. 腔隙;Mv. 后生木质部导管;P. 初生韧皮部;Pv. 原生木质部导管;X. 初生木质部

图1 睡莲科中3属植物与苔菜花柄的解剖

2.2.4 莲的花柄解剖构造(图1:5~7) 莲的花柄横切面近圆形.表皮细胞1层,排列非常紧密,细胞壁高度木质化增厚,以至在切片上很难观察到细胞质.在花柄的外面存在下弯的硬疣刺,硬刺为皮刺,此处表皮隆起,隆起处表皮下的基本组织高度木质化,大部分已成为无胞质的死细胞.

表皮下的基本组织有 100 多层细胞,从外向内细胞逐渐增大,其中表皮下近 30 层细胞的细胞壁有不同程度的增厚,这些细胞与表皮一起构成花柄的机械组织部分,使花柄坚硬挺直,能将花托出水面 1 m 以上.基本组织中有 7 个大气道和 10 多个小气道,其中有 1 个小气道处在花柄的中央,在大气道中存在肉眼可见的气道内刺.

莲花柄中的维管束数量较多,可达 70 余个,呈星散状排列,排成 5 轮左右,外轮的数量多、个体小,内轮的数量少、个体大.维管束大部分为外韧型,只有与最内轮相邻的一轮为内韧型维管束.以前许多人认为莲和睡莲科其它属植物一样,除根以外的其它器官中维管束无导管^[15],但据我们观察,在莲花柄维管束的原生木质部和后生木质部中都有导管存在,只是大部分原生木质部中的导管分子的细胞壁已被破坏,只留下空腔,但后生木质部中的导管完整,并且在切片中可以观察到切片时从细胞壁上脱离下来的被番红染成红色的次生壁木质化加厚部分,至于导管是什么类型,还有待进一步研究.莲的维管束与单子叶植物的维管束非常相似,为星散状排列的有限维管束,维管束界限明显,有维管束鞘,多数维管束中的原生木质部具 1 个导管,后生木质部具 2 个导管,并且 3 个导管排成 V 字形,这种结构在禾本科植物的维管束中常可见到.

2.2.5 苳菜的花柄解剖构造(图 1:8,9) 苳菜的花柄横切面近圆形.表皮细胞 1 层,近方形,排列均匀、紧密.表皮下连续排列着 1~3 层较小的薄壁细胞,再往内是呈网格状排列大小不一的气道,气道有 80 多个,呈 3~4 层排列,气道之间以 1 层较大的薄壁细胞分隔.在花柄的中央部分具 10 多层连续的细胞,无气道分布,维管束排列于其中.气道间的细胞中,存在大量星状石细胞,石细胞的分枝伸入气道腔内.

苳菜花柄中具 8 个维管束,都为外韧型,呈不规则的一轮排列.维管束中形成层不发达,韧皮部与木质部均正常发育,韧皮部具筛管和伴胞,木质部具有管胞和导管,并有部分机械组织.

3 讨论

陈维培等对睡莲科植物的叶进行了比较解剖研究,发现睡莲科中菂菜的叶柄中只有一对维管束,指出菂属是睡莲科中非常简化的类群,而其它属的植物的叶柄中有多数维管束,并且分散排列于基本组织中,并指出这与单子叶植物的茎相似^[8].我们观察睡莲科植物的花柄结构时,发现菂菜具 3~4 个维管束,野生居群睡莲具 8 个维管束,在基本组织中都呈一轮排列,仍同于多数双子叶植物茎维管束成一轮的排列方式.花是一具有生殖功能的变态枝,因此,花柄的结构也就能够代表茎的结构.而在叶柄中,维管束从茎中分枝以后,分布和结构都会发生变化,许多双子叶植物叶柄中的维管束都不同于在茎中呈规则的一轮排列.因此,我们认为睡莲科植物叶柄中的维管束不呈一轮排列并不能说明其与单子植物相似.

陈维培等^[8]认为,莲叶柄维管束的木质部中无导管,而存在 3 个由初生木质部分子形成的空腔,我们用莲的花柄与挺水叶的叶柄进行了比较,发现莲花柄维管束结构与挺水叶叶柄相似,木质部中的 3 个空腔并非为原生木质部分子解体形成的裂隙,而是导管分子的细胞腔,在切片上可以观察到其周围完整的细胞壁,并可看到从细胞壁上脱离下来的被番红染成红色的次生壁木质化增厚.莲的生活习性不完全同于广义睡莲科中的其它属植物,它是广义睡莲科中唯一的挺水植物,挺水叶的叶柄和花柄坚硬挺直,挺出水面 1 m 以上,圆形的挺水叶叶片巨大,直径可超过 80 cm.如此硕大的叶片,需要叶柄运送大量的水分提供其进行蒸腾作用.同样,莲花挺出水面可超过 1 m,直径可超过 15 cm,也需要花柄供给足够的水分来补充在太阳的暴晒下快速蒸发掉的水分.因此,莲的叶和花部的水分运输需要强大的运输系统,只有具有导管的维管束才能适应此功能.莲的维管束中发育出导管是对其所生活的环境适应的结果.

陈维培等^[8]对睡莲科植物叶的解剖结构进行了比较分析,指出广义睡莲科中白睡莲、萍蓬草、芡实及亚马逊王莲都具星状石细胞,并把此共同特点作为它们具有较近亲缘关系的证据.但据我们观察,龙胆科浮水植物苳菜的花柄气道边缘薄壁组织细胞之间,也发育出星状石细胞.据我们分析,在浮水植物的叶柄、花柄气道边缘具有星状石细胞,一方面可以起到支撑作用,使气道不易被挤扁而堵塞;另一方面,柄中具有坚硬的石细胞不利于水中的虫子和鱼类摄食和消化,从而起到保护的作用.因此,具有石细胞只是一些水生植物对水生环境产生适应的结果,不适作为分析亲缘关系的证据.在我们所观察到的菂菜和睡莲(野生居群和栽培居群)的花柄中,以及陈维培等^[16]研究过的芡实花柄中,施国新^[17]等研究过的萍蓬草的叶柄中,陈维培等^[8]观察过的菂菜、白睡莲、萍蓬草、芡实和亚马逊王莲的叶柄中,胡光万等^[15]研究过的睡莲(野生居群和栽培居

群)、莼菜、中华萍蓬草的叶柄中等,维管束的结构都非常相似,都为无形成层的有限维管束,韧皮部发育正常而木质部高度退化,只有管胞而无导管,机械组织极不发达,并且都具有1个初生木质部空腔。而生活习性和营养器官的外部形态与它们非常相似的苕菜的维管束则不一样,为无限维管束,只是形成层不甚发达,木质部发育正常,管胞和导管都存在,不具原生木质部空腔,并具有一定的机械组织。据此,我们认为,广义睡莲科中的这几种植物的维管束所具有的这些共同特征,并非完全是由于在相同的水生环境中进行趋同演化的结果,还与它们具有较近的亲缘关系密切相关,它们可能具有共同的、营水生生活的祖先,而苕菜则可能是由营陆生生活的祖先逐渐适应水生生活而演化过来的。因此,莼菜属、睡莲属、萍蓬草属、芡属和王莲属,不论将它们如何分科,都应置于共同的睡莲目之中。莲花柄中,维管束数量多达70余个,星散状排列,木质部中具导管,维管束的结构和排列方式明显不同广义睡莲科中的其它属植物,而与单子叶植物相似,但它又具有子叶两枚等双子叶植物的特征,加上它有一个倒圆锥形的花托,离生的心皮包埋于其中等独特特征,所以莲属是一个非常独特的、原始的植物类群,应该独立成科,成目,并且可能是被子植物系统树基部的一个在双子叶植物与单子叶植物分化之前就分开的进化分枝。

参考文献:

- [1] ARBER E A N, PARKIN J. On the origin of angiosperms[J]. Bot J Linn Soc, 1907, 38: 29-80.
- [2] TAYLOR D W, HICKEY L J. Evidence for and implications of a herbaceous origin for angiosperms. In: TAYLOR D W, HICKEY L J, eds. Flowering plant origin, evolution and phylogeny[M]. New York: Chapman & Hall, 1996.
- [3] TUCKER S C, DOUGLAS A W. Floral structure, development, and relationships of paleoherbs: Saruma, Cabomba, Lactoris, and selected Piperalea. In: TAYLOR D W, HICKEY L J, eds. Flowering plant origin, evolution and phylogeny[M]. New York: Chapman & Hall, 1996.
- [4] RAVEN P H, EVERT R F, EICHHORN S E. Biology of plants (6th ed.) [M]. New York: W H Freeman and Company/Worth Publishers, 1999.
- [5] HAMBY R K, ZIMMER E A. Ribosomal RNA as a phylogenetic tool in plant systematics. In: SOLTIS P S, SOLTIS D E, DOYLE J J, eds. Molecular systematics in Plants[M]. New York: Chapman & Hall, 1992.
- [6] DOYLE J A, DONOGHUE M J, ZIMMER E A. Integration of morphological and ribosomal RNA data on the origin of angiosperms[J]. Ann Mo Bot Gard, 1994, 81: 419-450.
- [7] CHAW S M, ZHARKIKH A, SUNG H M, et al. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution: Analysis of nuclear 18S rRNA sequences[J]. Mol Bio Evol, 1997, 14: 56-68.
- [8] 陈维培,张四美. 睡莲科叶的比较解剖[J]. 植物分类学报, 1992, 30(5): 415-422.
- [9] BENTHAM G. HOOKER J D. Genera plantarum, Vol. 1[M]. London: Reeve, 1862.
- [10] WETTSTEIN R. Hand buch den systematischen botanik[M]. Leipzig & Vienna: Deuticke, 1935.
- [11] BUCHHEIM G. Nymphaeaceae. In: H Melchior, A Engler's syllabus der pflanzenfamilien (12th ed.) [M]. Berlin: Gebruder Borntrager, 1964.
- [12] HUTCHINSON J. The families of flowering plants[M]. Oxford: Clarendon, 1959.
- [13] BESSEY C E. The phylogenetic taxonomy of the flowering plants[J]. Ann Missouri Bot Gard, 1915, 2: 109-164.
- [14] LI H L. Classification and phylogeny of the Nymphaeaceae and allied families[J]. Amer Midl Naturalist, 1955, 54: 33-41.
- [15] 胡光万,刘克明,雷立公. 睡莲科三属植物叶的比较解剖学研究[J]. 生命科学研究, 2003, 7(3): 243-248.
- [16] 陈维培,张四美,徐祥生等. 芡的花部解剖结构和发育的研究[J]. 植物学报, 1991, 33(2): 104-109.
- [17] 施国新,解凯彬,常福辰等. 萍蓬草 [*Nuphar pumilum* (Thunb.) DC.] 营养器官的形态解剖观察[J]. 植物资源与环境, 1998, 7(3): 43-48