

中国海菜花属的系统植物学 与物种生物学研究

何景彪 著



武汉大学出版社



作者简介

何景彪，1959年12月26日生于湖南冷水滩市。1990年8月获武汉大学理学博士学位，1991年破格晋升为武汉大学生物系副教授。系国际植物物种生物学家组织（IOPB）成员，湖北省林学会副理事长，曾参加《中华小百科全书》（生物卷）的编写。近年来致力于水生植物的研究，已发表有关学术论文14篇，其中两篇同期发表于国际核心期刊《水生植物学》（Aquatic Botany）第36卷上，受到国内外同行广泛关注。是1990年我国整个植物学科中仅有的5项国家自然科学基金青年基金获得者之一。

序

这部著作论述了中国海菜花属 (*Ottelia*) 植物的生物学问题。海菜花属与水鳖科 (Hydrocharitaceae) 所有其它各属明显不同, 为泛热带分布, 约 20 种, 多数种类 (13 种) 见于非洲。中国海菜花属的种数因不同植物学家的观点而异, 种数变动竟在 12 种至 4 种不等! 种数不一致的原因系植物本身的巨大变异所致。水生植物的表型变异是众所周知的。这就是说环境因素影响植物的形态。例如, 当植物生长在不同的水深或温度条件下时, 会表现出不同的形态。早期研究中国海菜花属的植物学家们, 如 Dandy, Gagnepain 和 Lévillé, 几乎全部依赖于保存在欧洲各博物馆的腊叶标本而进行工作。显然, 他们描述的许多种类不过是环境饰变的产物而已。然而, 要区分这些种类中哪些是环境饰变的、哪些是遗传决定的, 的确是一个棘手的问题。要解决这一问题, 就得研究生长在自然和栽培条件下的活植物。只有通过实验, 才能确定哪个环境因子影响哪个特征。何景彪博士所做的正是这类工作, 而且做得非常出色。他能指出哪些性状能够可靠地用于中国海菜花属的分类。结果, 他将原有的 12 个“种”归并为 4 个种和 1 个变种, 我认为这一处理令人十分满意。尽管在被归并的种类中, 也包括了我本人在 1984 年承认的一个种, 但他使我信服是我错了。

何景彪博士不仅仅满足于提出一个可靠的分类结果, 而是力图进一步探讨这群植物的遗传结构并进而建立在遗传上明显不同的类群之间的种系发生关系。为了弄清遗传结构, 他利用电泳技术研究了三种同工酶。这方面的工作进一步证实了他的其他结论。稍觉遗憾的是, 他没有在居群内和居群间水平上对龙舌草 (*Ottelia alismoides*) 略多做一点这类工作。因为一方面尽管本种几乎是专性自花授精但却明显地变化不定; 另一方面本种因成为灌溉系统和水生作物 (如水稻、莲、薹菜、菱等) 中的杂草而具经济意义。此外, 作者利用中国科学

院武汉植物研究所编制的程序还对本属植物进行了数值分类和分支分类研究。这方面的工作象其他方法一样,再一次肯定了他所提出的分类结论,同时也清楚地表明了中国海菜花属植物不是一个种系发生类群。因此,不是真的有必要进行更深入的数量分析以构建出种系发生树。为了构建种系发生树,就得对非中国产的种类进行同样的分析。

这部著作中最重要、最令人信服的部分,是基于生长在野外和栽培条件下的活植物基础之上所完成的工作。这类工作必将产生,而且在本项研究中已经产生了坚实、可靠、令人信服的结果。我期望它们将会经受住时间的检验。

瑞士苏黎世大学
系统植物学研究所所长
植物园主任
C. D. K. 库克教授

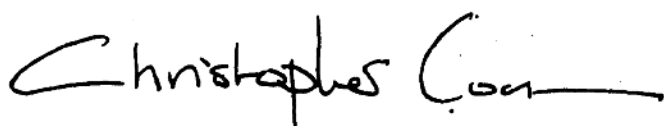
Preface

This work is concerned with the biology of the Chinese species of *Ottelia*. The genus is clearly separate from all other genera of the family Hydrocharitaceae. It is pantropical and contains about 20 species. The majority (13) are found in Africa. The number of species in China rather depends upon opinions of different botanists. It varies between 12 and 4 species! The reason for this discrepancy is the result of the enormous variability of the plants themselves. Aquatic plants are notorious for being phenotypically plastic. This means that environmental factors modify the form of the plant. When the plant grows in, for example, deep water or shallow water, or if it grows at high temperature or low temperature it will look different. The earlier botanists who concerned themselves with Chinese *Ottelia*, such as Dandy, Gagnepain and Lévillé worked almost exclusively with dead, preserved material stored in museums in Europe. It is clear that many of the species described by these botanists represent no more than environmentally induced modifications. The difficult problem, however, is which of these species are modifications and which are genetically fixed. To solve this problem one must study living plants in nature and in cultivation. Only by experimentation is it possible, with certainty, to discover which environmental factor influences which morphological feature. This is exactly the kind of work that Dr. He Jingbiao has done and has done very well. He has been able to show which characters can be used with reliability for the classification of the Chinese species of *Ottelia*. As a result of his work the 12 "species" have been reduced to four species and one variety. This seems to me to be a very satisfactory solution, in spite of the fact that he has reduced a species that I myself had recognised in 1984. He has convinced me that I was wrong.

Dr He Jingbiao was not satisfied with simply producing a reliable

classification but wanted to go further into the genetic structure of this group and he also wanted to work out the patristic relationships between the genetically distinct groups. To get a clearer view of the genetic structure he studied three isozymes using electrophoretic techniques. This work confirmed his other findings. It is a pity that he did not do a little more of this kind of work within and between populations of *Ottelia alismoides* because this species is obviously variable inspite of being almost exclusively self-fertilized and is of some economic importance because it is found as weed in irrigation systems and in aquatic crop plants (rice, lotus, *Ipomoea*, *Trapa*, etc.). Numerical studies were also undertaken using Q cluster analysis and a cladistic analysis using a programme developed in the Academy Sinica in Wuhan. This work again, like the other approaches, confirmed the proposed classification. This work also clearly showed that the Chinese taxa of *Ottelia* are not phylogenetic. It is, therefore, not really necessary to go deeper into numerical analyses to work out a phylogenetic tree. For this one would have to give the non-Chinese species the same analysis.

The most important and convincing part of this work is the work done on living plants in the field and in cultivation. This kind of work yields and in this case has yielded sound, reliable and convincing results that I hope will stand the test of time.



Professor Christopher D. K. Cook
Director of the University of Zürich
Institute for Systematic Botany and Botanic Gardens

目 录

前言	1
----------	---

第一部分 系统植物学

一、栽培实验	7
(一) 材料与方法	7
(二) 结果与讨论	8
1. 幼苗形态特征	8
2. 幼苗生长速率	8
3. 叶的个体发育比较	9
4. 龙舌草的表型可塑性	10
二、同工酶化学	12
(一) 材料与方法	12
1. 供试材料与取样方式	12
2. 样品的制备	12
3. 电泳	12
4. 染色及记录	14
(二) 结果与讨论	14
1. 过氧化物酶同工酶 (POX) (E. C. 1. 11. 7)	14
2. 细胞色素氧化酶同工酶 (COX)	17
3. 酯酶同工酶 (EST)	18
三、数值分类学	19
(一) 材料与方法	19
1. OTUs 和性状的选取与编码	19
2. 数学分析方法的说明	21
(二) 结果与讨论	22
1. 中国海菜花属的数值分类	22
2. 龙舌草居群的数值分类	30
3. 海菜花居群的数值分类	34
4. 关于居群水平的数值分类	37

四、分支分类学	40
(一) 材料与方法	40
1. 性状的选取及其极性的确定	40
2. 性状的分布及分支分析	42
(二) 结果与讨论	42
1. 分支图的分类含义	42
2. 分支图的进化含义	43
3. 海菜花属的起源与演化初探	44
五、中国海菜花属的修订	48
(一) 分类简史及分类上存在的问题	48
1. 属的简史与问题	48
2. 中国海菜花属的种类简史与问题	49
(二) 属的系统位置	50
(三) 性状的分类价值	52
1. 习性	52
2. 茎	52
3. 叶	53
4. 花序	53
5. 花	54
6. 果	54
7. 种子	54
8. 花粉	54
9. 染色体	55
10. 同工酶	55
(四) 分类处理	55
1. 属的记述	55
2. 种的记述	57

第二部分 物种生物学

六、形态变异和变异式样	78
(一) 材料与方法	78
(二) 结果与分析	79
1. 个体上的变异	79
2. 居群内个体间的变异	84
3. 种内居群间的变异	89
4. 种间变异的比较	98

七、染色体变异和变异式样.....	100
(一) 染色体数目变异与多倍体.....	100
1. 个体上的变异	100
2. 居群内个体间的变异	101
3. 种内居群间的变异及变异式样	101
4. 种间变异和染色体基数	103
5. 染色体倍性与地理分布	104
(二) 核型变异及其与形态学的相关性.....	105
(三) 染色体大小的变异.....	106
八、同工酶酶谱的变异.....	109
1. 个体水平上的酶谱变异	109
2. 居群内个体间的酶谱变异及其与繁育系统的关系	110
3. 种内居群间的酶谱变异	111
结束语	113
参考文献	116
英文摘要	121
后 记	130

Contents

INTRODUCTION	1
--------------------	---

PART ONE SYSTEMATIC BOTANY

CULTURE EXPERIMENTS	7
---------------------------	---

I. Materials and Methods	7
II. Results and Discussion	8
1. Morphological features of the Seedlings	8
2. Growth rate of the Seedlings	8
3. Ontogenetic Comparison among the Leaves	9
4. Phenetic Plasticity of <i>Ottelia alismoides</i>	10

CHEMISTRY OF ISOENZYMES	12
-------------------------------	----

I. Materials and Methods	12
1. Material Sources and Sampling Ways	12
2. Preparation of the Samples	12
3. Electrophoresis	12
4. Staining and Recording	14
II. Results and Discussion	14
1. Peroxidase (POX) (E. C. 1. 11. 7)	14
2. Cytochrome Oxidase (COX)	17
3. Esterase (EST)	18

NUMERICAL TAXONOMY	19
--------------------------	----

I. Materials and Methods	19
1. OTUs and Characters—selecting and Coding	19
2. Explanation of Mathematical Analyses Methods	21
II. Results and Discussion	22
1. Numerical Classification of <i>Ottelia</i> in China	22
2. Numerical Classification of the Populations of <i>Ottelia alismoides</i>	30
3. Numerical Classification of the Populations of <i>Ottelia acuminata</i>	34
4. Discussion on the Numerical Classification at the Level of Populations	37

CLADISTICS	10
I. Materials and Methods	40
1. Characters Selection and Its Polarity—determining	40
2. Characters Distribution and Cladistic Analysis	42
II. Results and Discussion	42
1. Taxonomic Implications of the Cladogram	42
2. Evolutionary Implications of the Cladogram	43
3. Preliminary Exploration into the Origin and Evolution of <i>Ottelia</i>	44
REVISION OF CHINESE OTTELIA	48
I. Brief Review on the Taxonomic History and Problems	48
1. Short History and Problems of the Genus	48
2. Short History and Problems of the Taxa of <i>Ottelia</i> in China	49
II. Systematic Position of the Genus	50
III. Taxonomic Value of Characters	52
1. Habits	52
2. Stems	52
3. Leaves	53
4. Inflorescences	53
5. Flowers	54
6. Fruits	54
7. Seeds	54
8. Pollen	54
9. Chromosomes	55
10. Isoenzymes	55
IV. Taxonomic Treatment	55
1. Description of the Genus	55
2. Description of Species	57

PART TWO BIOSYSTEMATICS

VARIATIONS AND VARIATION PATTERNS IN MORPHOLOGY	78
I. Materials and Methods	78
II. Results and Analyses	79
1. Individual Variations	79
2. Variations of among Individuals within Populations	84
3. Variations among Populations within Species	89
4. Variations Comparison between Species	98

VARIATIONS AND VARIATION PATTERNS IN CHROMOSOME	100
I . Variations in Chromosome Number and Polyploids	100
1. Variations at Individual Level	100
2. Variations of among Individuals within Populations	101
3. Variations among Populations within Species and Variation Patterns	101
4. Variations among Species and Chromosomal Basic Number	103
5. Ploidy Level and Distribution Range	104
II . Variations in Karyotype and Their Correlation with Exomorphology	105
III . Variations in Chromosomes Size	106
 VARIATIONS IN ISOENZYME BAND PATTERNS	 109
1. Variations at Individual Level	109
2. Variations of among Individuals within Populations and Their correlation with Breeding Systems	110
3. Variations among Populations within Species	111
 CONCLUSIONS	 113
REFERENCES	116
SUMMARY	121
POSTSCRIPT	130

前 言

海菜花属 *Ottelia* (L.) Pers. 是水生单子叶植物水鳖科 (Hydrocharitaceae) 中最大的一属, 同时也是该科中花部特征最为复杂、兼具两性花种类和单性花种类、形态特征最为原始的一个属。其繁育系统多种多样, 从异花传粉到闭花受精兼而有之; 生活型上既有沉水种类又有浮叶根生的代表; 此外, 在若干形态特征上存在着一系列的连续变异。因此, 海菜花属的研究对探讨水鳖科乃至整个单子叶植物的系统演化具有显而易见的意义。

目前已知本属约有 20 种, 主要分布于热带非洲和亚洲东南部, 中国南部是其重要的分布区。自 Persoon 于 1805 年建立本属以来, 其分类状况一直相当混乱, 具体表现在属的范围的限定、属下等级的设立和种的划分上。直到 Dandy (1934, 1935) 对海菜花属较重要的修订发表以后, 本属的分类状况才有了明显的改观。但近期中外学者 (李恒, 1981; Cook et al., 1984; Cook and Urmi-König, 1984) 在各自的修订中对是否设立属下等级具有截然不同的意见; 而对中国种类的分类处理则更是大相径庭。此外, 近年来又有人发表了几个新种, 从而使中国海菜花属现知分类群涉及到 9 种 3 变种或 10 种 2 变种共 12 个学名 (详见本书“修订”部分的“分类简史及分类上存在的问题”一节)。但实际上究竟有多少个种级和变种级分类实体, 乃是很有必要澄清的分类问题。

另一方面, 海菜花属植物极易受环境影响, 其形态变异甚至染色体变异 (Cook and Urmi-König, 1984; 王宁珠, 1986; 罗国良等, 1990) 在水生植物中也是相当突出的。正是由于这种很大的形态可塑性, 人们很难把握本属种间界限, 更不用说阐述其种下分化式样和变异规律及变异的生物学意义了。也正是由于本属植物有较大的形态变异, 加之植株大小适中、繁殖器官特征易于观测, 却为研究小进化提供了很好的材料。美国路易斯安纳西南大学的 D. H. Dike (1969) 以研究龙舌草 *Ottelia alismoides* (L.) Pers. 的生物学作成一篇硕士论文; 印度迈加大学的 M. P. Misra (1974) 以研究龙舌草的细胞学作为其博士学位论文的重要组成部分。

海菜花属植物不仅在理论研究上有其重要性, 而且具有较高的经济价值。其茎叶脆嫩, 是鱼类和一些家禽的好饲料, 亦可作绿肥。若干种类的幼叶、花序均可蔬食, 有的种 (如龙舌草) 蛋白质含量较高, 是人类食物的潜在来源 (Vyas and Das, 1978)。龙舌草可治咳血、哮喘、肝炎、便秘、痢疾、癰疽和烫火伤等药用价值早在明朝李时珍 (1578) 的《本草纲目》中就有记载。海菜花 *O. acuminata* (Gagnep.) Dandy 等是中国南方尤其是云贵高原湖泊的观赏植物; 此外, 本种对污染较敏感, 因此对监测水体具有一定的意义。

本书旨在: 修订中国海菜花属植物; 探索海菜花属的起源、演化、分布及迁移; 进行数值分类学研究, 以对传统分类进行验证和修改, 同时揭示各性状间的相互关系; 研究代表种类的个体内、居群内个体间和种内居群间三个水平的变异规律及其机制, 比较种间变异式样, 以理解物种分化与形成的多样性。

为达到上述目的, 作者从代表当前植物分类学的两个发展方向——系统植物学和物种生物学——展开工作。在系统植物学方面, 数值分类学 (表征分类学)、分支分类学 (系统

发育分类学)和进化分类学三者目前已形成鼎足而立的局面。作者利用栽培实验、同工酶研究、野外居群考察和形态研究诸方面得到的证据,研究了中国海菜花属植物的数值分类学、分支分类学,最后采用综合分类学的观点,解决了有关系统学问题。在物种生物学方面,主要基于野外居群考察及居群统计学方法并辅以栽培实验和同工酶分析及染色体资料的分析来探讨分类群不同水平的变异规律、变异式样与机制及其生物学意义。1987年6月至1989年7月,作者先后到湖北、广东、海南、广西、云南、贵州等6省区共计18个采集点进行采集、居群考察与取样(图1),前后历时三年,共获海菜花属标本23号约800份,其中包括代表中国海菜花属全部已知分类群的18个居群样本;查阅了以下各标本馆(室)(标本室代号见:毕培毅,1988)所藏该属标本约1000余份:

CDBI——中国科学院成都生物研究所;

GZNU——贵州师范大学生物系;

HHM——湖北省鹤峰县药检所;

HIB——中国科学院武汉植物研究所;

IBSC——中国科学院华南植物研究所;

JNU——暨南大学生物系;

KUN——中国科学院昆明植物研究所;

NEFU——东北林业大学;

PE——中国科学院北京植物研究所;

SYS——中山大学生物系;

WH——武汉大学生物系;

YNKU——云南大学生物系;

YNTU——云南师范大学生物系。

在实验室研究了18个居群样本的过氧化物酶同工酶和部分居群样本的细胞色素氧化酶同工酶和酯酶同工酶;选取和测量了18个居群样本的84个性状,利用微机处理了有关数值运算;对少数疑难分类群进行了栽培观察。在此基础上,探讨中国海菜花属的系统植物学与物种生物学问题。本文所用居群标本全部保存于武汉大学生物系植物标本室。

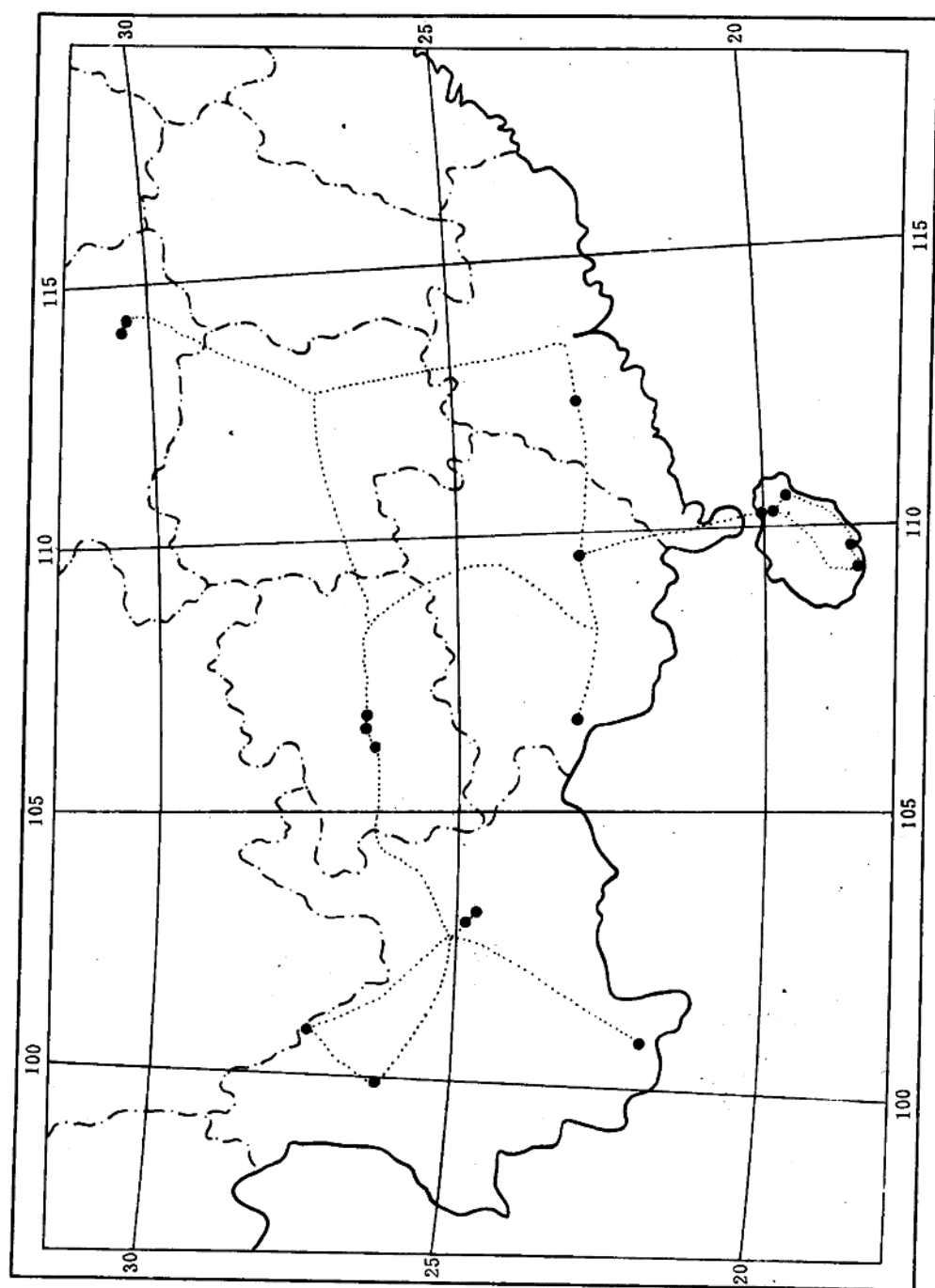


图1 1987—1989年间作者采集路线和取样地点 (●)

第一部分

系统植物学