

中国慈姑属的系统 与进化植物学研究

陈家宽 著

Chen jiakuan

SYSTEMATIC & EVOLUTIONARY BOTANICAL STUDIES ON CHINESE SAGITTARIA

49.71

武汉大学出版社

究了与生境或遗传相关联的变异规律及其生物学意义，分析了变异式样与繁育系统的内在联系。尽管家宽同志对进化植物学的研究属于探索性工作，但毕竟迈出了坚实的一步。正如作者在研究后体会到的那样，实际上这两个方向并非彼此分开或相互对立的，相反，它们是紧密关联、相互补充的，缺少任何一个方面，分类学都不可能完整。这类研究是费时费力的，二次世界大战后，欧美植物分类学家往往挑选中、小属作毕生的精细研究，原因也许就在于此。

植物分类学是一门无限综合的学科。它不仅包括我们熟悉的经典分类研究，还必须包括运用现代生物学理论和方法进行的现代分类研究。每一位分类学工作者只要热爱它，不管遇到多大困难都不动摇，自然会有成就的。家宽同志于1979年考取了我的研究生。他珍惜学习机会，刻苦攻读，克服了学习和研究中的许多困难。三年硕士生阶段，他读完了规定的各门学位课程，取得优异成绩。攻读博士学位期间，他更加努力和勤奋，学习肯动脑筋；实验室和野外工作中吃苦耐劳，细心观察事物的变化，深入分析研究；学风实事求是，能理论联系实际，尊重他人的成果，虚心向别人学习。

家宽同志虽是我国植物分类学工作中的后起之秀，他的这本专著出版仅仅是个起点，何况书中疏漏和错误在所难免，希望读者多加指正！

孙 祥 钟

1989年3月

于武昌珞珈山

内 容 提 要

作者对中国慈姑属植物进行了系统植物学和进化植物学两方面的系统研究。本书包括了以下几方面研究成果:

1. 修订了中国慈姑属,澄清了分类上的混乱。确认中国慈姑属包括 2 亚属 8 种 1 亚种 3 变种 1 变型,即冠果草亚属的冠果草、腾冲慈姑、武夷慈姑和利川慈姑,以及慈姑亚属的小慈姑、矮慈姑、慈姑、长瓣慈姑、微凹慈姑、华夏慈姑和浮叶慈姑。其中武夷慈姑为新种。2. 研究了每一亚属和种的现代地理分布和分布式样,推测了整个慈姑属的起源、分化和迁移途径,讨论了地理分布和形态演化之间的关系。3. 对 7 种和 1 变型作了核型分析。所有分类群的根尖染色体数目为 $2n=22$,并基本上同型;在第 9 对染色体的短臂上有随体。核型分析支持将 *Lophotocarpus* 降为慈姑属的一个亚属。4. 运用数量分类方法对中国慈姑属已知的分类群进行了研究。结果表明:Q 型聚类分析结果与本书的经典分类结果相吻合;R 型聚类分析揭示了 70 个性状之间的关系;主成分分析反映了各性状的信息负荷量。5. 在个体内、居群内个体间和居群间三个水平上探讨了某些分类群的变异和变异式样,初步分析了这些变异的机制和生物学意义。

关键词: 慈姑属;分类学;植物地理学;细胞分类学;数量分类学;小进化;进化植物学

SUMMARY

In this monograph, systematic and evolutionary botanical studies of Chinese *Sagittaria* are presented:

1. On the basis of revising *Sagittaria* from China and clarifying some of confusions in classical taxonomy of the genus, these taxa acknowledged in the monograph are followed:

I. subgenus *Lophocarpus*

- (1) *S. guayanensis* ssp. *lappula* (D. Don) Bojin
- (2) *S. tengchongensis* H. Li
- (3) *S. wuyiensis* J. K. Chen et al
- (4) *S. lichuanensis* J. K. Chen et al

II. subgenus *Sagittaria*

- (5) *S. polamogetifolia* Merr.
- (6) *S. pygmaea* Miq.
- (7) *S. trifolia* L.
 - (7)₁ *S. trifolia* var. *trifolia*
 - (7)₂ *S. trifolia* f. *longiloba* (Turcz.) Makino
 - (7)₃ *S. trifolia* var. *retusa* J. K. Chen et al
 - (7)₄ *S. trifolia* var. *sinensis* (Shins) Makino
- (8) *S. natans* Pall.

One of these taxa, *S. wuyiensis* J. K. Chen et al. is a new species.

2. The writer investigates modern geographical distribution and distribution pattern of each subgenus and species, probes into the origin, differentiation and migration of *Sagittaria*. Also, he discusses the relationships between trends of morphological evolution and geographical distributions in *Sagittaria*.

3. The karyotypical analyses of 7 species and 1 form were carried out. The number of chromosomes in root-tip cell of each taxon is $2n=22$. It is found that the karyotypes of *Sagittaria* are basically homotype. A minute satellite locates at distal end of the shorter arm of the 9th chromosome. The data give basic support for the combination of *Lophocarpus* with *Sagittaria*. *Lophocarpus* cannot be maintained on a generic level.

4. Ten taxa of *Sagittaria* from China were studied by means of numerical taxonomic methods:

(1) Result obtained through Q cluster analysis is a unanimous conclusion with classical classification; (2) Result obtained through R cluster analysis is conducive to the revelation among the 70 characters; (3) Result obtained through principal component analysis (PCA) shows the loading of information possessed by each character.

5. The variation and the pattern of variation of among the characters of individual, of among the individuals of same population, and of among the populations of same taxon were studied. The mechanism and biological value of variation were preliminarily analysed.

Key words: *Sagittaria*; Taxonomy; Plant geography; Cytotaxonomy; Numerical taxonomy; Microevolution; Evolutionary botany

序

《中国慈姑属的系统与进化植物学研究》一书，是陈家宽同志近十年悉心钻研的结晶。

一项研究成果的学术价值常常与其研究对象有关，在植物分类学领域更是如此。慈姑属是泽泻科的一个重要属，泽泻科又是现存最古老、最原始的单子叶植物分类群之一。现代几个著名的被子植物分类系统中，以 A. Takhtajan 系统和 A. Cronquist 系统最受推崇，这两个系统都将包含泽泻科的泽泻超目作为单子叶植物的“开端群 (Starting group)”。而单子叶植物的起源是被子植物进化研究中最经典、最重要的理论难题之一。因此，泽泻科一直倍受研究者的关注，仅慈姑属的研究论文就有一百余篇。其中，美国的 C. Bojin 和捷克斯洛伐克的 K. Rataj 两位学者贡献最大，他们不但整理了世界范围的慈姑属植物，澄清了许多混乱，而且对慈姑属的系统发育提出了有益见解。然而，两位学者可能限于条件没有见到中国慈姑属植物的足够标本，更难于对这些植物进行实地考察。因此，他们的专著有着明显的不足，即对中国慈姑属植物缺乏全面的了解，因而不免会对该属的系统发育作出片面的结论。本书的出版希望能弥补这一缺陷。作者在阅读大量文献基础上，进行了全国范围内选点调查，采集了数千份标本，考察了几十个样地，并查阅了各大标本馆收藏的蜡叶标本，用综合研究方法进行较为系统的研究。因此，这一著作不失为研究中国和世界慈姑属的重要文献，也是研究泽泻科的重要文献。

一项研究成果的学术水平往往用其与该学科发展的趋势是否相符合来衡量。据我所知，现代植物分类学正朝着系统植物学和进化植物学两个方向上迅速发展，前者着重于种及种上分类群的分类和系统发育研究，后者着重于种下分化式样和小进化研究。我国系统植物学研究早已展开，有的研究并有长足的进步；进化植物学 (evolutionary botany)，亦称实验分类学 (experimentary taxonomy) 或植物物种生物学 (plant biosystematics)，则处于开拓阶段。该专著较好地体现了现代植物分类学发展的这种趋势：著作的前半部分属于系统植物学研究范畴，作者摒弃模式概念，坚持居群 (population) 概念，利用形态学、分布学、细胞学、数量分类学以及扫描电镜等方法或手段，力图解决慈姑属的分类和系统发育问题；著作的后半部分，作者以野外居群观察和取样分析为基础，用数理统计的方法来分析获得的数据，探讨了若干分类群种内的三个水平上的变异——一个体内、居群内各个体间和各居群间的变异，以及各种变异式样，研

■

目 录

序

一、引言	1
二、中国慈姑属的修订	4
1. 分类简史及分类上存在的问题	4
2. 属的系统位置	6
3. 器官的形态分化及其分类价值	8
4. 系统排列	11
三、慈姑属的地理分布与演化趋势	47
1. 地理分布及分布区类型	47
2. 形态演化趋势	59
3. 地理分布与演化之关系	63
四、细胞分类学研究	70
1. 材料和方法	73
2. 结果与分析	74
3. 结论与讨论	85
五、数量分类学研究	90
1. 材料和方法	90
2. Q 分析的结果与讨论	93
3. R 分析的结果与讨论	95
4. 主成分分析的结果与讨论	98
六、种内变异和分化式样的研究	101
1. 材料和方法	101
2. 结果与分析	103
3. 讨论	127
七、结语	132
参考文献	135
图版	
后记	

Contents

Preface	1
一、Introduction	1
二、Revision of the Chinese <i>Sagittaria</i>	4
1. Brief historical background and problems of classification	4
2. Systematic position of the genus	6
3. Morphological differentiation and value of Organ	8
4. Systematic treatment	11
三、Geographical Distribution and Evolutionary Trends within <i>Sagittaria</i>	47
1. Geographical distribution and distribution pattern	47
2. Trends of morphological evolution	59
3. Relationship between geographical distribution and trend of morphological evolution	63
四、Cytotaxonomic Study on the Chinese <i>Sagittaria</i>	70
1. Materials and methods	73
2. Results and analyses	74
3. Conclusions and discussion	85
五、Numerical Taxonomy of the Chinese <i>Sagittaria</i>	90
1. Materials and methods	90
2. Results and discussion of <i>Q</i> cluster analysis	93
3. Results and discussion of <i>R</i> cluster analysis	95
4. Results and discussion of principal component analysis (PCA)	98
六、Studies on the Variation within Species and the Pattern of Variation	101
1. Materials and methods	101
2. Results and analyses	103
3. Discussion	127
七、Conclusion	132
References	135
Plates	
Postscript	

一、引 言

慈姑属 *Sagittaria* L. 是泽泻科 Alismataceae 的一个重要属, 由林奈于 1753 年依据欧洲慈姑属植物 *S. sagittifolia* L. 建立起来的。该属为世界分布, 目前已知约 30 种, 在泽泻科各属中其种数仅少于北美洲分布的刺果泽泻属 *Echinodorus* Rich. (约 47 种)。泽泻科是现存的最古老、最原始的单子叶植物分类群之一。现代四个著名的被子植物分类系统, 其中影响最大的、最受推崇的 A. Takhtajan 系统和 A. Cronquist 系统都将包含泽泻科的泽泻超目 Alismatiflora 作为单子叶植物的“开端群 (starting group)”; 而单子叶植物的起源与被子植物的起源、“花”的起源、茛蓂花序类植物的地位同为被子植物大进化研究中长期争论的四个经典性问题。因此, 慈姑属的系统学研究对深入研究泽泻科进而探讨单子叶植物的起源有重要意义。

中国是慈姑属植物的重要分布区, 但研究现状与其地位很不相称。迄今为止, 不仅所知种类甚少, 且在分类处理上亦相当混乱。因此, 尽管慈姑属经过两次世界范围内的修订, 但仍存在着明显的缺陷。可见, 中国慈姑属亟待修订整理。

目前, 国际植物分类学研究正朝着系统植物学 (systematic botany) 与进化植物学 (evolutionary botany) 这两个方面纵深发展。我国系统植物学研究已经展开, 除了少数分类群研究较为深入外 (如马先蒿属 *Pedicularis* L. 等), 大多与发达国家的水平相差甚远。进化植物学 (亦有称物种生物学 biosystematics) 尚处在开拓阶段。现代植物分类学家一般选择种数较少的属进行深入研究。慈姑属不但较小, 而且是种间关系、分布式样、变异类型及繁育系统都很复杂的类群, 因而虽是传统分类学中棘手的属, 但不失为现代系统学研究的好材料。加上其植株大小适中, 繁殖器官也易于野外肉眼观察, 为研究提供了方便。美国佛罗里达州立大学的 R. D. Houk (1966) 以一个种 (*S. subulata* (L.) Buch.) 为对象、J. W. Wooten (1968) 以美洲东北部的七种慈姑属植物为材料, 进行了系统学的博士学位论文研究, 发表了一系列有一定影响的论文。

本著作是作者 1979~1982 年间“湖北泽泻科的初步调查和分类研究”课题的扩展和深化。当时的研究使我们对慈姑属分类研究中所存在的问题比较明确, 并初步掌握了研究方法, 因此为本研究打下基础。

慈姑属植物还有一定的经济价值。在我国古代, 慈姑属植物的地下球茎就被食用, 整个植株可入药。对此, 李时珍 (1578) 的《本草纲目》、徐光启 (1640) 的《农政全书》和吴其濬 (1848) 的《植物名实图考》等著作都有记载。W. M. Porterfield (1940) 在《纽约植物园杂志》(Jour. N. Y. Bot. Gard.) 对此作过专文介绍。华夏慈姑 *S. trifolia* var. *sinensis* (Sims) Makino 在东亚各国广为栽培, 是我国华东、华南地区的一种常见蔬菜, 被大面积种植, 且有经长期精心培育的一些优良品种。美洲的当地土著民族也有栽培和食用慈姑属植物的习惯。因此, 本研究对开发和利用华夏慈姑野生近缘种的种质资源提供了依据。

本著作的目的: 1. 修订我国慈姑属植物; 2. 考察慈姑属的现代地理分布及属下各分类群的分布区类型, 探讨该属的起源、分化和迁移, 讨论与地理分布相关的形态演化趋势;

3. 提供我国慈姑属较完整的核型资料, 利用及评价它们在分类中的价值; 4. 作数量分类学研究, 以此来验证传统分类的结果, 探讨各性状之间的关系; 5. 研究若干代表分类群的个体内、居群内个体间和居群间三个层次的变异的规律及其机制。

为了达到上述目的, 从 1984 年 6 月开始, 作者先后在广东、广西、湖南、湖北、福建、江苏、河北、辽宁、吉林、黑龙江、云南等 11 个省区选点采集及作居群考察 (图 1-1), 野外工作于 1986 年 9 月底结束, 前后三年, 共获得植物标本 100 余号, 约 1600 份, 居群样本 35 个^{*}; 查阅了以下各单位的植物标本室所藏标本约 1000 份:

CDBI——中国科学院成都生物研究所;

FJTU——福建师范大学生物系;

FPI——中国科学院沈阳应用生态研究所 (原中国科学院林业土壤研究所);

IBG——广西省植物研究所;

JSBI——江苏省植物研究所;

KUN——中国科学院昆明植物研究所;

PE——中国科学院植物研究所 (北京);

SCBI——中国科学院华南植物研究所;

SZ——四川大学生物系;

WH——武汉大学生物系;

WUBI——中国科学院武汉植物研究所;

WUG——西北植物研究所;

在实验室内完成了我国慈姑属植物已知种的核型分析, 选择和测量了供居群研究的各样品的 70 个性状, 用电子计算机进行有关的运算, 并在水生植物试验区对有些种进行栽培观察。在此基础上, 对我国慈姑属的系统植物学和进化植物学问题作出分析和讨论。

* 1980—1981 年间, 在湖北省选点采集的慈姑属标本约 80 号 500 余份不包括在内。

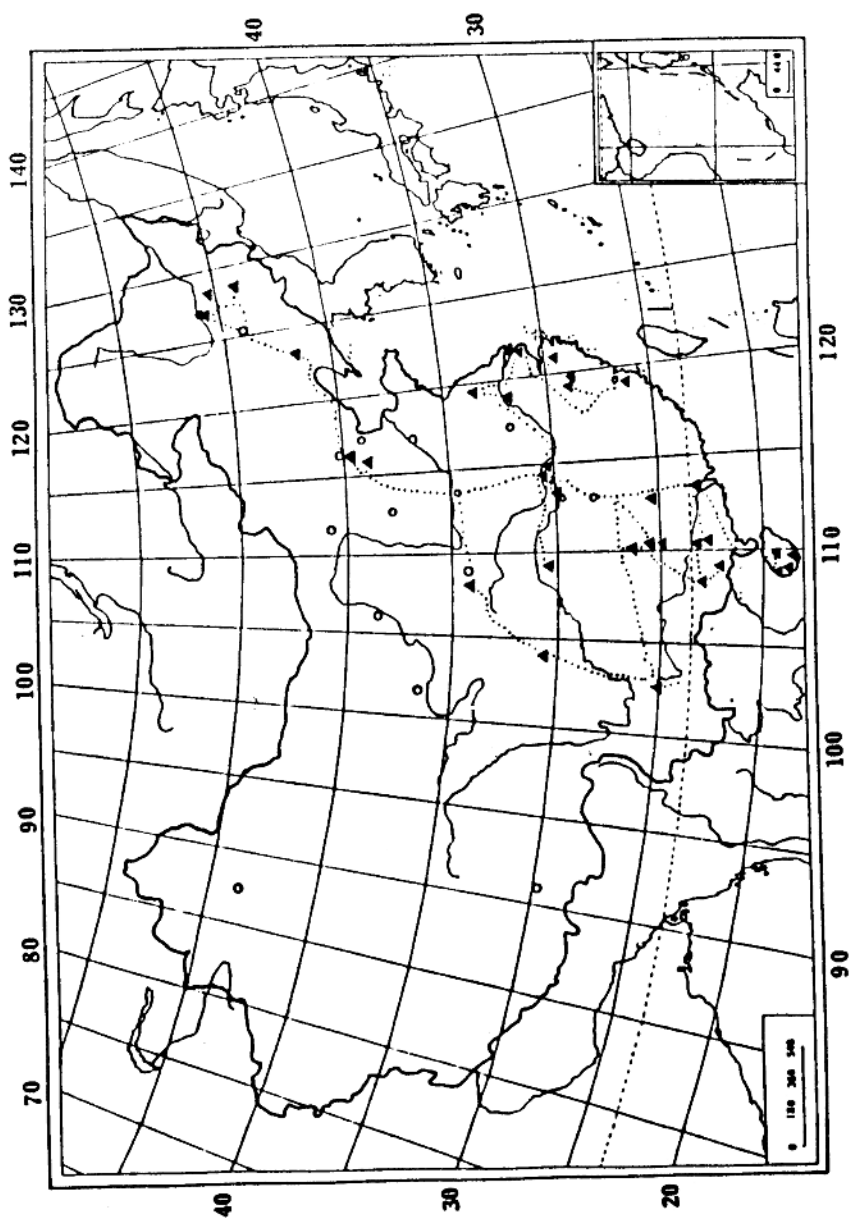


图 1-1 1984—1986 年同作者野外采集路线和取样地点

二、中国慈姑属的修订

1. 分类简史及分类上存在的问题

分类学家对慈姑属植物的认识已有很长的历史。林奈(1753)在 *Species Plantarum* (P. 993) 一书中记载了三个种, 其中 *S. sagittifolia* L. 和 *S. trifolia* L. 被保留, 而 *S. obtusifolia* L. 已被移置于 *Limnophyton* Miq. 属下。根据国际植物命名法规, 此为本属的有效发表。但早在林奈之前, *Sagitta* 一名已见于 A. G. Vaillant (1719) 的著作之中。林奈是依据 A. G. Vaillant 及其他著者的文献建立慈姑属的。根据林奈(1754)在 *Genera Plantarum* 中的描述, 本属的特征可概括为: 雄花一般多于雌花, 雌花位于雄花下面; 萼片3枚, 宿存; 花瓣3枚, 长于萼片; 雄蕊多数不定, 花丝锥形; 心皮多数, 离生, 着生在球状花托上; 瘦果压扁, 背、腹面具膜质翅。此概念虽被后来的学者扩展, 但基本内容仍一直被植物分类学家所沿用。

M. Adanson (1763) 将 *Sagitta* 作为慈姑属的学名, 因不合命名法规而被作为异名。到了十八世纪末和十九世纪初, 数目可观的“新种”由不少学者先后命名, 其中只有少数成立, 大多数“种”只不过是已知分类群的异名而已。

C. Rafinesque (1825) 建立两个新属: *Diphorea* 和 *Drepachnia*, 分别依据的是一些美洲的慈姑属植物。其分属的基础(雄蕊数目的多少)是如此不可靠, 因此当时就不被承认。

C. S. Kunth (1841, 3: 155—162) 曾试图把他认为属于慈姑属的27个种按照一定的顺序规则加以排列。他建立了三个组, 其中二组未加命名, 仅第三组命名为 *Lophiocarpus*, 并认为 *Lophiocarpus* 与刺果泽泻属(*Echinodorus*)的亲缘关系较之与慈姑属的关系还近些。该组的几个种如今已全部被归并到热带分布的冠果草 *S. guyanensis* H. B. K. 里了。

Lophiocarpus 后来被 M. Miquel (1870, P. 49—51) 提升到属级, 仅包括被 C. S. Kunth 列为此组中的那些亚洲种。M. Michel (1881) 又将 *S. seubertiana* (Mart.) Micheli 和北美的 *S. calycina* Engelm. 放到了 *Lophiocarpus* 属内。

G. Benthams 和 J. D. Hooker (1883) 将 *Lophiocarpus* 降为慈姑属的一个组, 并建立 *Eusagittaria* 作为第二组。

T. Durand (1888) 没有超越将 *Lophiocarpus* 作为一个属的认识, 但发现 *Lophiocarpus* 是毛茛科的一个已知属 *Lophiocarpus* Turcz. 的同名, 于是建议以 *Michelia* 作为替代名。然而不久, T. Durand 得知 *Michelia* 早已被林奈用来命名木兰科的一个已知属, 所以在同一出版物上, 他决定改用 *Lophotocarpus*。

H. Baillon (1894) 不但没有正确地认识 *Lophotocarpus*, 而且将刺果泽泻属也降为慈姑属的一个组。O. Kuntze (1898) 按照着 H. Baillon 的分类法, 将刺果泽泻属的美洲种类归并到慈姑属下, 同时将全部已被认识到的南美洲慈姑属的种降低为 *S. pugioniformis* L. 的变种。

J. G. Smith (1894) 首先试图将北美洲慈姑属的种类作彻底修订。除了 *Lophotocarpus* 的

两个种外,他确定了22个种。后来J. G. Smith (1899)又修订了墨西哥北部的 *Lophotocarpus*, 建立了七个种,其中大多数种经后来研究只不过是一、二个种的土壤变异体而已。

F. Buchenau (1889)按照M. Michell的方式保留了两个属,后来他(1903)将热带分布的 *S. guayanensis* H. B. K. 放在 *Lophotocarpus* 属内,由此缩小了两个属间的距离。F. Buchenau的修订是首次较为彻底整理全世界慈姑属的工作。他确定了三十一一个种,并列其他五个存疑种;在 *Lophotocarpus* 属里确定两个种。他的重要修订是后来慈姑属专家的研究基础。

J. K. Small (1909)又一次修订了北美洲慈姑属的种类。他坚持J. G. Smith的小种观点。记载了北美洲的genus *Sagittaria* 的三十五个种和genus *Lophotocarpus* 的七个种。

C. Bojin (1955)的博士论文是“世界慈姑属的修订”。他对欧、美、拉等地区的主要标本室里存放的 *Sagittaria* 和 *Lophotocarpus* 的9000余份标本作了彻底检查和比较分析,结果他认为:无法找到在属级水平上保留 *Lophotocarpus* 的任何基础,而将慈姑属分为冠果草亚属和慈姑亚属——subgen. *Lophotocarpus* 和 subgen. *Sagittaria*。他确认了二十种九亚种十二个变种,其中冠果草亚属有八种,慈姑亚属十二种,并认为绝大多数种在西半球,而东半球仅有三种: *S. sagittifolia* L., *S. pygmaea* Miq. 和 *S. guayanensis* H. B. K.。毫无疑问,C. Bojin的研究较前人进了一大步,尤其是将慈姑属划分为两个亚属的分类处理被后来的学者广泛接受。但由于受到标本来源的局限,他对东半球慈姑属植物的认识颇是肤浅。

K. Rataj (1972—1973)又分别对东、西半球(部分地区)慈姑属植物进行整理,结果他支持将慈姑属划分为两个亚属的观点,并认为东半球有九种慈姑属植物(包括从北美洲引入的三至四个种)。K. Rataj对东半球慈姑属植物的认识较C. Bojin又进了一大步,而且其研究有一特点,每个种的描述后大量引证了约三十个国家八十三个标本室的标本,极便于后来的研究者核对。可惜他所看到的东亚慈姑属标本太少,因此对东亚慈姑属植物颇多错误认识。

在亚洲,尤其在东亚尚无分类学家整理慈姑属,只在编写地方植物志中发表了个别新分类群。我国是慈姑属植物分布的主要区域之一,食用历史也悠久,但研究极为薄弱。外国学者依据采自中国的标本为模式,先后发表了 *S. trifolia* L., *S. chinensis* Sims (= *S. trifolia* L.), *S. sinensis* Sims (= *S. trifolia* var. *sinensis* (Sims) Makino), *S. potamogetifolia* Merr., *S. alligena* Hand. —Mazz. (= *S. pygmaea* Miq.);发表的冠果草亚属的 *Lophotocarpus formosanus* Hayata (= *S. guayanensis* ssp. *lappula* (D. Don) Bojin)。但上述各分类群几乎都被欧美植物分类学家所否定。我国较好记载慈姑属植物志书应首推裴鉴、单人骅(1952)的《华东水生维管束植物》一书,该书记载了二种二变种;颜素珠(1983)在《中国水生高等植物图说》中记载了我国慈姑属植物五种,比前人又进了一步。作者(1982)在湖北省调查研究泽泻科植物时,也发现了一新种 *S. lichuanensis* J. K. Chen et al 和一新变种 *S. trifolia* var. *retusa* J. K. Chen et al,并对个别种进行了较深入的研究。但是,由于至此我国对慈姑属的研究仍远落后于欧美,因此使世界性研究慈姑属难免有所缺陷。

中国慈姑属在分类上存在的问题是:①我国慈姑属植物资料是否支持将 *Lophotocarpus* 放在亚属的位置上;②少数分类群例如: *S. trifolia* L., *S. natans* Pall. 是否成立,以及与混淆种的区别特征问题;③被认为杂种而加以否定的 *S. potamogetifolia* Merr. 实际情况究竟怎样;④西半球慈姑属的地理分布与演化趋势有一定的相关性,中国慈姑属植物的研究结果是否可得类似的结论;⑤慈姑属分布区极广,前人研究已表明北美洲的种类最丰富,并有特有类群,为慈姑属的现代分布中心,我国慈姑属植物区系一直被认为很贫乏,但事实究竟如

何?即中国慈姑属植物对认识世界慈姑属的重要性有多大。

经本研究结果表明:形态学、细胞学、分布学和数量分类的证据都支持将 *Lephotocarpus* 作为慈姑属的一个亚属的观点;慈姑属的形态演化趋势与其地理分布有十分明显的联系;在广为采集和大量鉴定的基础上,澄清了前人造成的一些混乱,确认我国慈姑属植物已知 8 种 1 亚种 3 变种 1 变型,共有 11 个分类实体,其中包括 *S. wuyiensis* J. K. Chen et al 一新种,因而事实表明我国慈姑属植物相当丰富;纠正了 C. Bojin 和 K. Rataj 对东亚一些种的若干片面认识。毫无疑问,我国慈姑属植物对认识整个慈姑属有重要意义。

2. 属的系统位置

泽泻科 Alismataceae 是世界分布的植物,现已知约 11 属 100 余种 (C. D. K. Cook, 1974),几乎每个属在形态上都十分多变。这些属都有以下一些共同特征而集成泽泻科:叶具叶柄鞘;花序上花轮生,呈总状花序或圆锥花序,每轮花被一轮苞片所包;花被、雄蕊下位,心皮离生,心皮内通常具一枚胚珠,为边缘胎座;果实一般为瘦果;种子无胚乳,具弯生的胚。G. Bentham 和 J. D. Hooker (1862—1883) 以及 A. B. Rendle (1929) 曾将花蔺科 Butomaceae 并入泽泻科(表 2-1),科下设泽泻亚科和花蔺亚科。实际上,花蔺科植物花单生或呈伞形花序,心皮内胚珠多枚,侧膜胎座,蓇葖果,因而近代学者都赞成将其从泽泻科中分出自成一科。

慈姑属是泽泻科内较进化的属:花通常单性,仅冠果草亚属的个别种在最低一轮雌花中有一轮发育雄蕊存在,并在慈姑亚属中出现了分化出雄株的种;在染色体数目和组型分析上,也显示其较进化的特点,即染色体基数 $X=11$,核型不对称程度在泽泻科中最为突出。但并非在所有性状演化上慈姑属都处于领先地位,其花托凸出呈球状,雄蕊和雌蕊均多数不定,且螺旋状排列在凸出的花托上,在这些特征上,相比其他具有平坦花托、雄蕊和雌蕊数目稳定而又轮生排列在花托上的属又要显得原始些。

慈姑属与刺果泽泻属 *Echinodorus* Rich. 有密切的亲缘关系,两者都具有这样的特征:凸出呈球状的花托上着生多数不定、成螺旋状排列的心皮,心皮 1 室 1 胚珠且发育成瘦果;染色体基数 $X=11$,且都只有一对中部着丝点的染色体,两者的核型同样地不对称。但慈姑属在亚热带、北温带分布占优势,并通常为单性花;而刺果泽泻属绝大多数种分布于热带,且具完全花。这种差别较为微弱,在较为原始的慈姑属的一些种里,雌花里存在一轮发育雄蕊,而在最为原始的种里,例如 *S. guayanaensis* H. B. K., C. Bojin (1955) 发现其雄花中偶尔有退化雌蕊。据我们研究,在中国慈姑属各个分类群的雄花中退化雌蕊是极为常见的。而且每朵雌花中通常也有一轮退化雄蕊围于雌蕊之外,尽管只有剔除萼片后才易见到退化雄蕊。在野外居群考察(1984—1986)中,居群内常可见到两性花的植株。这一系列事实支持这两个亚属有密切的亲缘关系的观点。在瘦果上,两者的差别比较稳定,慈姑属的瘦果比刺果泽泻属的瘦果更扁平些。

刺果泽泻属主要分布在热带美洲。*Baldellia* Parl. (分布在欧洲及非洲)和毛茛泽泻属 *Ranalisma* Stapf (分布在亚洲及非洲)与刺果泽泻属很类似,有的学者主张将这两个属归并在刺果泽泻属内。据唐进等(1955)在 J. Hutchinson 《有花植物科志》(II)的中译本中附加说明中国产泽泻科植物有七个属,即 *Ranalisma* Stapf, *Dumasonium* Miller, *Echinodorus* Rich., *Alisma*

表 2-1 各著者对泽泻科所包括属、种数目的不同见解表

种 属	著 者	Linnaeus (1753)	G. Benth & J. D. Hooker (1862-1883)	F. Buchenau (1903)	J. Hutchinson (1925)	A. B. Rendle (1929)	J. C. Willis (1973)	C. D. K. Cook (1974)
1. <i>Alisma</i> L. (1753)		7	9	1	✓	✓	10	9
2. <i>Baldellia</i> Parl. (1854)								1
3. <i>Berardia</i> Micheli (1881)			1	1	✓	✓	3	1
4. <i>Caldesia</i> Parl. (1858)				3	✓	✓	4	C. 4
5. <i>Damaconium</i> Miller (1754)			4	4	✓	✓	5	C. 6
6. <i>Echinololus</i> Richard (1848)			14	20	✓	✓	30	C. 47
7. <i>Elisma</i> Buchenau (1868)			1	1	✓	✓		
8. <i>Limnophyton</i> Miq. (1855)			1	2	✓	✓	1-3	3
9. <i>Lopholoxarpus</i> Durand (1888)				2	✓	✓	8	
10. <i>Loroxium</i> Rafin. (1840)							1	1
11. <i>Machaeocarpus</i> Small (1909)					✓	✓	1	
12. <i>Ranalisma</i> stapf (1900)				1	✓	✓	1	2
13. <i>Ranalisma</i> Buchenau (1897)				1	✓	✓	1	
14. <i>Sagittaria</i> L. (1753)		3	15	31	✓	✓	20	20
15. <i>Wiesneria</i> Micheli (1881)			3	1		✓	4	3
16. <i>Bidonia</i> L. (1753)			1			✓		
17. <i>Hydrocoleis</i> L. C. Rich. (1854)			3			✓		
18. <i>Limnolobos</i> H. B. et K. (1808)			3			✓		
19. <i>Odenia</i> Buchenau (1906)						✓		
20. <i>Tenagophytum</i> Hochst. (1841)			2			✓		

注: 1. "✓" 为有此属而未确定其种数, 2. 16-20 属现一般作为花蔺科内分类群。

、*Caldesia* Parl.、*Lophotocarpus* Durand 和 *Sagittaria* L.。据文献分析及对已有我国泽泻科标本的鉴定,我国仅有四个属:*Ranalisma* Stapf、*Alisma* L.、*Caldesia* Parl. 和 *Sagittaria* L. (含 *Lophotocarpus*)。这四个属中,只有毛茛泽泻属与慈姑属较为接近。中国的毛茛泽泻 (*Ranalisma rostrata* Stapf) 分布在浙江丽水四明山,标本藏于江苏省植物研究所标本室。有的学者将毛茛泽泻作为 *Echinodorus ridleyi* Steen. 的异名。

在 C. Bojin 修订慈姑属之前,慈姑属中几个较为原始的种总是被放在分开的 *Lophotocarpus* 属里。直到现在,不少东亚的学者(包括我国大部分植物志书的撰写者)还将它们作为两个属处理。理由是 *Lophotocarpus* 为一年生植物,其雄花在上部,完全花在下部;而 *Sagittaria* 为多年生植物,仅具单性花。C. Bojin 认为这些理由是建立在推测的基础上而极不可靠。两个分类群都有兼为一年生或多年生的种,即使同一个种在不同的生境里也可以从一年生转变为多年生,例如 *S. pygmaea* Miq., 在冷水田里就有越冬球茎,使其典型的一年生习性发生了变化(陈家宽等, 1983a)。至于第二个理由是由于缺少仔细观察而造成的误解,因为在 *Lophotocarpus* 和 *Sagittaria* 的所有种里都可发现完全花,而 *Lophotocarpus* 中可以找到仅具单性花的种,例如 *S. wuyiensis* J. K. Chen et al 和 *S. lichuanensis* J. K. Chen et al. C. Bojin 将 *Lophotocarpus* 和几个原先属于 *Sagittaria* 的种合并起来建立 subgenus *Lophotocarpus*, 建立冠果草亚属的共同特征:雌花具下弯或向外伸展、加粗的花柄,紧贴或松散贴生在果实上的萼片(在果实期,宿存萼片不反折),以及偶尔的完全花。据我们研究,这些特征不但可用来区分两个亚属,而且更有利于理解两个亚属的演化关系。C. Bojin 这一观点已被深入研究慈姑属的分类学家所接受。

3. 器官的形态分化及其分类价值

世界分布的属常常是复杂、棘手的分类群,沼生的慈姑属植物更是如此。据 C. Bojin 考证,仅 *S. sagittifolia* L. 就有约 43 个异名,原因是 *S. sagittifolia* L. 在广大的分布区内有不少变异体和栽培种,分类学家们先后将它们作为“种”来发表,随着采集的标本的增加,常常发现它们只是其变异极端之间的中间类型,这些中间类型的差别并不比同一居群内极端个体间差别更大一些。我们在各大标本室鉴定慈姑属标本时,还深感到具备足以鉴定到种的特征的标本之不足。

要作好慈姑属植物的分类,首先取决于选取哪些性状,以及如何处理这些性状。据我们(1983a)研究,即使分类性状,也不能用来保险地鉴定每一份标本,只有对每个种的变异幅度及变异规律有较全面的了解后,才可能最大限度地避免错误鉴定。

为免受前人及主观上的影响,我们将注意力放在尽可能多的性状上,以期发现被其他研究者忽视而实际上很重要的分类性状。作者仔细测定每一居群内各性状的变异幅度,并将同一种内不同居群的变异幅度汇在同一张表上,得出各个种的各性状的变异幅度,并考察各性状在各个种中间断的状况,客观地选取了有价值的一套性状,最后较有成效地分类处理了中国慈姑属植物的各个种。现将反复比较分析性状后对各种性状的分类价值讨论如下:

(1) 习性

绝大多数种为多年生草本，靠根茎、匍匐茎、球茎或珠芽来实现；个别种为一年生，较典型的如冠果草和矮慈姑。矮慈姑的匍匐茎顶端当年萌发成新植株，罕见越冬球茎而转变为多年生。绝大多数种的匍匐茎最后两节发育成越冬储藏组织——球茎。球茎大小不等，但都富含淀粉，可供食用。

一般认为，本属植物的球茎都在秋季形成，故花果标本上极少具有球茎的，因而未考虑其分类价值。在我国，对华夏慈姑的多个栽培品种，园艺学家们多用球茎形态和色泽来分类。作者还注意到一个值得重视的现象为：东亚有一组慈姑属植物，包括 *S. aginashi* Makino (日本特有种)、*S. potamogetifolia* Merr.、*S. uryuensis* J. K. Chen et al 和 *S. lichuanensis* J. K. Chen et al (后三个为中国特有种)，均在叶腋内有形态和数目各异的珠芽。这一事实，对慈姑属植物在大区域范围内演化和分化的认识有一定意义；同样，也有分类价值。

(2) 叶

此器官是慈姑属植物各器官中最易变化而引起研究者关注的部分。不少作者的错误鉴定是由于把握不住其变异幅度所造成的。本属内叶形极为多样，有叶柄状叶、线形叶、带形叶、披针形叶、匙形叶、椭圆形叶、卵形叶、心形叶直至箭形叶。有时在同一株植物上，可有五种叶形，例如 *S. potamogetifolia* Merr. 最突出。对此，包括 C. Bojin 在内的慈姑属研究者曾认为：同一株上的不同叶形似乎是不同水深环境对叶形塑造起决定作用，即沉水叶呈叶柄状等，浮水叶呈心形，出水叶为箭形，叶形一旦形成，不管随后的水深发生多大变化，叶形不再改变。据作者大量的野外观察，事实上同一株植物上的不同形态的叶出现的先后都有一定的规律，即叶形主要是个体发育阶段的产物。已获得若干个种的不同个体发育阶段的系列标本，不但强烈地支持这个观点，而且是比较各个种亲缘关系程度的珍贵材料。

叶的特征在本属植物分类中有较重要的价值，主要表现在：①叶片形状的类型；②箭形叶的上裂片与下裂片的长度比值；③叶片先端及下裂片尾端的形态；④成年植株叶异形与否等。据对下裂片尾端扫描电镜观察，各个种之间存在一些稳定差别，对若干个种是较好的分类性状，而过去对此一直未给予重视。中国慈姑属植物的叶片宽窄变异幅度很大，同号标本上宽叶与窄叶的宽度之比有时可达 8 倍以上，甚至同一植株上也有很大差异，而叶片长度变异幅度却要小得多，仅 1.5 倍。宽叶的植株绝大多数生长在水肥充足、底质松软的肥田或水沟里，可能是生境对叶片宽度有影响，但长瓣慈姑除外。叶脉多少曾被早期学者视为关键特征之一，然而据标本分析，发现这是易变化的性状，叶脉数目常随叶片增宽而增多。

据野外观察，冠果草亚属的几个种的叶柄近圆柱状，而慈姑亚属的种，其叶柄常具棱。

(3) 花序

所有慈姑属植物的花序挺出水面，使雌、雄花能露出水面而便于昆虫授粉。虽然先前的著者强调叶和花萼长度之比为一重要特征，我们研究结果赞成 C. Bojin 的观点，即它们极少有分类价值。据对慈姑 (陈家宽 0052) 的 17 份标本的统计分析表明，即使在同一居群

内,各植株因着生的土壤中水份或质地不同,花葶与叶的长度之比有三种状况:①花葶短于所有的叶;②短于一些叶又长于另一些叶;③长于所有叶。在标本室,初见到极端标本时,曾引起作者的重视,一到产地作野外观察时才发现,花葶短于叶的植株在山区田埂或干田中常可见到,显然是水份不足而土壤干旱使慈姑花葶难以长高。

苞片的质地、皱褶、连合程度及柔毛有无,曾被 C. Bojin 用作分类的可靠指标。作者在检查标本时对其相当重视,结果发现中国慈姑属已知的分类群之间在苞片上无明显的区别。可见,对西半球分种有价值的性状,在其他地区未必如此了。

(4) 花

雌花梗有重要的分类价值。它们可能向上伸展,或极叉开,或向下弯。雌花梗与萼片的某些特征结合起来,可将慈姑属划分为两个亚属。雌花梗的有无、长短、加粗程度及伸展方式常用来有效地分种,例如 *S. pygmaea* Miq. 的雌花近无柄,极少例外。

慈姑属的花通常单性,一般雌雄同株,雌花一至数轮,位于花葶下部,上部着生数轮雄花。据我们(1983a)研究,有些种内从雌雄同株中分化出雄株来的现象很普遍,有的居群里雄株占 41.7%。毫无疑问,雄株的分化已成为某些种的一个重要进化趋势。在冠果草亚属里,有几个原始的种具两性花(并非是畸形的两性花),这些两性花仅有一轮发育雄蕊。据调查,在某些植株上出现明显的畸形两性花,初步研究认为,可能是疾病、干旱或其他特殊原因所造成。在慈姑、矮慈姑等雌花中一般都可可见一轮退化雄蕊。这更支持 *Lophotocarpus* 与 *Sagittaria* 之间有密切联系的观点,把它们置于同一属内是合适的。雄花中的退化雌蕊也极为常见。

雄花的萼片均反折,雌花的萼片在 *Lophotocarpus* 亚属中是紧贴或松散伸展而不反折(指果实成熟时的状态),而在 *Sagittaria* 亚属中则反折。这一特征如此稳定而被 C. Bojin 十分有效地作为划分亚属的依据。萼片的分种价值也受到重视,例乳头状突起、柔毛的有无以及加厚的程度,这些常用来区别西半球的种。

花瓣一般为萼片二倍那么大,白色或稀淡红色,偶尔在它们基部具紫色的小圆点,均早落。在 *S. trifolia* L. 和 *S. pygmaea* Miq. 中都发现了非 3 枚花瓣的花,即在居群内可寻找到具 2、4、5 或 6 枚花瓣的畸形花。花瓣无明显分种的价值。

雄花中雄蕊数目 6—27 枚/朵,即多数不定,即使在同一株上的雄花上也可有完全不同的雄蕊数目。

据 C. Bojin 认为,花丝在鉴定上十分重要,它的形状、大小和有无毛被可作鉴定指标。在我国所产各种中,花丝无大差别。干标本上,花丝因干燥而易收缩变形,形态难以准确判断,应用这些特征要格外谨慎。花粉粒黄色,圆球形,直径 0.2 毫米左右,花粉壁具孔及刺突。

雌蕊多数不定,离生,着生在球形花托上,子房上位,一室一胚珠,胚珠倒生。处在下部的雌花先开,靠易脱落的白色花瓣吸引昆虫(蝇类)授粉。因为同株的雄花后开,所以一般为异株授粉。

(5) 果实

每一雌蕊发育成熟后成瘦果,这些瘦果具有若干稳定的特征,使其分类价值常常超过任何其他器官而起决定作用。鉴定用的特征主要有瘦果大小、形状、果喙着生位置及其喙