

中国茨藻属的分类和进化

游浚 著

武汉大学出版社

1992·武汉

序

内陆水体,除溪流河川在一定区域内连成体系外,湖泊、沼泽、池塘以及其它小水体,基本上都呈隔离状态,彼此不连通,其生态条件可以说因湖、池而异。就是在流水体系中,水也是由高向低一个方向流通而不能逆行的。生长在这些水体中的水生植物,特别是沉水植物的分布规律、因生长条件导致在形态上产生差异而出现的生活型(Life form)、物种的形成、种间的演化关系、系统进化路线等问题,早就为植物学、生态学工作者所关注。由于野外调查资料不够充足,未导入有关的学科的新概念和新技术,对这些问题虽曾有多种假说,还一直没有得到很好的解说。

茨藻属的种类是淡水生沉水草本植物,约40种,分布于温带、亚热带和热带地区,它的形态结构,特别是花部器官极度简化,其系统位置含糊不清。过去我国的茨藻属也缺少系统研究,存在许多疑难之处,有待澄清。

1990年7月我在游浚同志的博士论文《中国茨藻属的分类和进化》答辩会上,知道他早在读硕士研究生时即在孙祥钟教授悉心指导下进行我国茨藻属的细胞分类学研究,在孙老指导下撰写博士论文时,先后在国内11个省区采集标本和取样,查阅了国内主要标本室收藏的标本,进行分类和分布的研究,做了大量的细致的形态学、解剖学和细胞学的观察和实验,提出了茨藻属类群划分的依据,对我国茨藻进行了修订;对形态演化趋势,起源地的推测,染色体进化和细胞地理学等方面都进行了研究。本书是以现代生物学观点和方法来处理很好的植物分类学专著。

武汉大学生物系孙祥钟教授有计划地组织和培养了一批有为的青年植物学者对我国的水生植物进行系统的、深入的、高水平的研究,硕果累累。已出版专著有陈家宽博士著的《中国慈姑属的系统与进化植物学研究》和赵佐成博士著的《中国水筛属植物系统分类》等。游浚同志勤奋好学,观察细致,思路清晰、实事求是。他以原来的论文为基础,增补了许多内容,写成专著《中国茨藻属的分类和进化》,行将出版。我虽对水生高等植物所知有限,亦愿向读者推荐这本好书。用乐为序。

黎尚豪

1991年11月28日于珞珈山

目 录

引 言	1
第一部分 茨藻属的分类资料	4
一、历史回顾	4
二、形态学资料	7
三、解剖学资料	14
(一) 材料和方法	14
(二) 结果与讨论	15
四、染色体资料	22
(一) 材料和方法	22
(二) 结果与讨论	23
五、化学资料——着重同工酶证据	31
(一) 同工酶证据与种的划分	32
(二) 同工酶证据和种下变异	34
六、生态学资料	38
七、其它资料	40
(一) 生活型	40
(二) 繁殖生物学	41
(三) 化石记录	43
(四) 茨藻属植物的控制和利用	43
八、茨藻属的系统位置	44
第二部分 中国茨藻属的修订	45
一、讨论几个混淆的问题	45
二、分类处理	49
三、小结	89
第三部分 茨藻属的地理分布和形态演化	91
一、地理分布	91
二、器官演化的设想	106
三、茨藻属的起源地	111
第四部分 茨藻属染色体进化和细胞地理学研究	113
一、染色体变异的类型	113
(一) 数目变异与多倍体	113
(二) 核型、形态变异	116
(三) 大小变异	118

二、染色体变异与形态分化.....	119
(一) 核型改变、形态分化和多形种	119
(二) 多倍性与多形种	121
三、核型、多倍体与地理分布.....	121
(一) 核型与地理分布	121
(二) 多倍体与地理分布.....	122
(三) 多倍体与现代分布中心	126
四、种的进化：染色体证据的综合分析.....	126
结束语.....	129
参考文献.....	131
图版 I—IX	139
英文摘要.....	148
后记.....	150

CONTENTS

Introduction	1
Chapter 1. -Taxonomic informations of <i>Najas</i>	4
History of the genus	4
Morphological information	7
Anatomical information	14
Materials and methods	14
Results and discussion	15
Chromosomal information	22
Materials and methods	22
Results and discussion	23
Chemical information; with special reference to the evidence of isozyme	31
Isozymes and distinction between species	32
Isozymes and variation within species	34
Ecological information	38
Other informations	40
Life form	40
Floral biology	41
Fossils	43
Control and economic value of <i>Najas</i>	43
Systematic position of the genus	44
Chapter 2. -A revision of Chinese <i>Najas</i>	45
Clarify some confusions	45
Taxonomic treatment	49
Brief summary	89
Chapter 3. -Geographical distribution and evolutionary trend of morphology	91
Geographical distribution	91
Evolutionary trend of morphology	106
Origin of the genus	111
Chapter 4. -Studing on chromosomal evolution and cytogeography in <i>Najas</i>	113
Types of chromosomal variation	113
Chromosome number and polyploid	113
Karyotype	116
Variation in size	118
Chromosomal variation and morphological differentiation	119

引 言

茨藻属 (*Najas* L.) 植物全为沉水草本, 隶属于单子叶植物茨藻科 (Najadaceae), 是其唯一的成员。茨藻属植物形态结构, 特别是花部器官极度简化, 使得它虽然经常被考虑与其它水生单子叶类群有联系, 然而其系统位置仍含糊不清, 时而与某些类群或另外的类群合并成不同的目 (Engler, 1936; Cronquist, 1985; Тахтаджян, 1987); 时而单独成为一个目 (Dahlgren, 1975; Thorne, 1976)。Dahlgren et al. (1985) 只是谨慎地推测, 茨藻属“可能形成一条单独的进化路线”。这也是当前分类学界所抱有的普遍看法——对茨藻属莫名其妙的结构缩减的一种方便的处理。那么, 正是这一原因, 茨藻属类群的深入了解对相关类群乃至单子叶植物的进化不无重要的影响。笔者选择这个类群作为研究对象, 出发点就在于此。

本文分为四个部分。

第一部分是分析茨藻属的分类资料。主要总结笔者多年来进行茨藻属的形态学、解剖学、细胞学、同工酶化学、生态学及其它各方面的研究工作。并综合评述诸学科领域的研究成果在茨藻属分类中的运用及价值。其中介绍了许多研究者的研究工作。

第二部分通过上述资料的分析, 对我国茨藻属类群进行分类处理。茨藻属的分类学研究由来已久, 在林奈 (Linnaeus) 1737 年建立该属之前就已开始 (后文有专题论述)。然而在几次大范围的修订工作中, 包括 Rendle (1899, 1901) 的世界范围的修订和 Triest (1987, 1988) 在旧大陆的修订, 都存在对中国茨藻属植物了解甚少的缺陷。尽管这些作者都努力分析所能掌握的采自中国的标本, 后者甚至描述了分布包括中国东北地区和香港的各一个新种。但是中国大陆在他们有关茨藻属地理分布的分析中和分布图上呈现大片的空白。与此相对应的是, 直至本世纪 80 年代, 茨藻属在我国才逐渐获得较多的关注, 相继有一些新分布或新种发表。可惜由于缺乏长期的、系统的研究, 难免在类群处理上认识肤浅、甚至产生错误, 而造成混乱。这种状况亟待整理。这是笔者必须着重解决的问题。因此, 本文第二部分将对中国茨藻属进行修订。

讨论茨藻属的地理分布, 进而作出形态演化趋势以及起源地的推测是第三部分的中心议题。在近乎“填空”作用的对中国茨藻属的基本了解完成之后, 结合近期分类学工作者 (Horn af Rantzen, 1952; Wilde, 1962; Haynes and Wentz, 1974; Haynes 1977, 1979; Triest, 1987, 1988; Lowden, 1986) 在各大洲或地区的研究, 使全面分析茨藻属有关地理分布和演化等重要问题成为可能。类似问题过去几乎无人涉及, 但这些问题的澄清必然大大深化对茨藻属类群的认识。因此, 尽管有些证据尚嫌不足 (如个别地区的了解不深), 笔者仍提出对这些问题的初步设想。

Tomlinson (1982) 在总结了茨藻属分类学研究的现状和存在的问题后, 认为进一步的研究, 特别是运用先进的分析方法进行研究是很有必要的, 他并且暗示如扫描电镜观察证

据的运用。但笔者以为, 茨藻属的深入研究中, 研究染色体的变异更有前途。因为与形态结构等极度简化相反, 茨藻属染色体的变化很丰富, 曾有具“游移不定的染色体数目”(Chase, 1947)之说, 近期的一些工作(Harada, 1943, 1954; Sharma and Chatterjee, 1967; Fotedar and Ray, 1972; 游浚等, 1985)也都强调了这一点, 但是所有这些工作由于局限于描述一地的现象, 零散而非系统, 显然缺乏更广泛地域的调查比较, 无法进行更深层的分析。而事实上许多工作(史坦宾斯, 1957; Stebbins, 1971; Briggs and Walters, 1984)业已证明, 作为基因载体的染色体的变异和进化将会对于植物的形态建成, 地理分布规律以及进化途径等重要问题的认识提供强有力的证据。因此, 笔者在本文第四部分中, 基于对我国茨藻属染色体变异的普遍了解, 综合前人的资料, 阐述几乎代表对茨藻属类群的全新认识。其中将包括: 染色体变异, 及其与形态分化、种的进化和地理分布的关系的讨论。

为完成上述的研究, 笔者从1987年开始先后在黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、江西、湖北、湖南、广东、海南、广西和云南等11个省区采集和取样(图1)。共获得茨藻属植物标本100余号、约300份(不计用于染色体工作的材料)。查阅了以下各单位的植物标本室所藏标本270余号, 300余份。

ECNU—华东师范大学生物系;

HHBG—杭州植物园标本室*;

HIB—中国科学院武汉植物研究所;

HZU—杭州大学生物系*;

IBG—广西省植物研究所;

IBSC—中国科学院华南植物研究所;

IFP—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);

KUN—中国科学院昆明植物研究所;

LNTU—辽宁师范大学生物系;

NMU—内蒙古大学生物系;

PE—中国科学院植物研究所(北京);

WH—武汉大学生物系。

在实验室内完成形态学、解剖学、细胞学和同工酶化学的实验和分析。

* 由杭州大学丁炳扬提供资料。



图 1 野外采集地点

第一部分 茨藻属的分类资料

一、历史回顾

茨藻属的合法名 (*Najas* L.) 是由现代分类学的奠基人林奈 (Linnaeus, 1737) 在《植物属志》(“*Genera Plantarum*”) 上发表的。然而, 正如我们已经了解的, 林奈的杰出贡献主要在于他能够清楚地面对 18 世纪分类学界有关文献和分类系统等方面出现的混乱局面, 把前人的工作加以整理和提炼。因此, 茨藻属和其它许多类群一样, 并非是林奈本人的全新的了解。

英国人 Rendle (1899) 在他的 “*A Systematic Revision of the Genus *Najas**” 一文中, 将有关茨藻属植物的认识最早追溯到 Johann Bauhin 1651 年的著作。大约是林奈建立茨藻属之前八十年。Bauhin 当时将现在认为是 *N. marina* 和 *N. minor* 的 2 个种混为一团, 冠之以 “*Fluvialis Pisana, foliis denticulatis*” 的片语名称。

自 Johann Bauhin 以后, Plukenet (1691), Ray (1704), Vaillant (1719) 分别描述了一些现在看来属于 *N. marina* 的类群。到 1729 年, Micheli 第一次区分了被 Bauhin 混淆的 *N. marina* 和 *N. minor*。但他犯了一个严重的错误, 将 *N. marina* 分成 “一个种子” 和 “四个种子” 的 2 个种。而这 2 个种实际上分别是 *N. marina* 的雌株和雄株。所谓 “四个种子” 其实是雄花的 4 室花药。所有这些作者都是以从属于 *Fluvialis* 的片语名称来命名这些种的。

到 1737 年林奈建立 *Najas* 属, 接着他 (Linnaeus, 1753) 在《植物种志》(“*Species Plantarum*”) 中将 1 个种 (*N. marina*) 和 2 变种 (β 和 γ) 置于该属之下。他直接引用了 Ray (1704) 的文献, 显然没有涉及 *N. minor*。有趣的是, 他先在 “属志” 中将茨藻属放在 21 纲 (Monoecia. 植物雌雄同株纲), 而后在 “种志” 中, 又将其放在 22 纲 (Dioecia. 植物雌雄异株纲)。

1785 年, Allioni 不理睬林奈的划分, 重新组合 Micheli (1729) 的种, 分成 *N. major* 和 *N. minor*。此后好长一段时间, 很多文献都沿用他的划分。现在比较一致的处理是将 *N. major* 作为 *N. marina* 的同物异名。

从 17 世纪中叶到 18 世纪末的百多年时间里, 对茨藻属植物的认识基本局限在 *N. marina* 和 *N. minor* 2 个种的讨论。

1801 年, Willdenow 显然过分强调了茨藻属植物雌雄同株或异株的性状, 而将雌雄同株的一些茨藻属类群与雌雄异株的 *N. marina* 对立, 另成立一个新属 *Caulinia*。属下描述了 3 种: *C. flexilis*、*C. fragilis* (= *N. minor*) 和 *C. indica*。

这一失误后来被 Ascherson (1864) 改正。他将 *Caulinia* 降格为 *Najas* 的一个亚属, 并重新组合, 亚属之下仅描述 2 种。 *N. minor* 和 *N. flexilis*。将 *N. marina* 单立成一个亚属 *Eunajas*。这种将茨藻属划分成两个亚属的观点沿袭至今。

与此同时, 对茨藻属种的认识也逐渐丰富起来, 一些新种相继发表。导致 A. Brown (1864) 首次尝试对当时所有茨藻属的材料进行订正。他在“Revision of the Genus”一文中, 首先依赖叶鞘的形状, 其次是叶齿的形状, 描述了 8 种和一大批变种。并且在随后几年中又发表了一些茨藻属新类群。对茨藻属种的系统处理作出了宝贵贡献。迄今, 经他命名的类群有近半数仍获得人们的承认。

几乎与 A. Brown 同期, 另一个对茨藻属分类作出重要贡献的是 Magnus (1870)。他的工作的特殊价值在于除了营养体外, 还广泛研究了茨藻属植物花和果实的结构。

在 19 世纪后期, 茨藻属的分类学研究相当活跃, 有价值的工作除上述 A. Brown (1864) 和 Magnus (1870) 的以外, 还有 Magnus 后来一系列对属的详尽评述; K. Schuman (1894) 论述巴西的种的专著; Morong (1885, 1893) 对北美的种的研究等等。

众多的研究产生丰富的资料, 使 Rendle (1899) 得以再一次对世界茨藻属类群作出全面的修订。虽然此时距 A. Brown 第一次的修订仅三十余年, 然而与之相比, 却已跃进了很大的一步。Rendle 在这篇图文并茂的著作中, 描述 31 种、21 变种。并在随后的文章中 (Rendle, 1900, 1901) 增加到 32 种、24 变种和 3 个化石种。Rendle 在文章中采用了 Ascherson (1864) 的观点, 将茨藻属分为两个亚属; 在对种的认识上, 特别强调佛焰苞 (Spathe) 的作用, 并据此在 *Caulinia* 亚属中, 由 Magnus (1870) 分为 Sect. *Americanae* (美洲组) 和 Sect. *Euvaginatae* (有鞘组) 两个组的基础上, 再分出两个组: Sect. *Spathaceae* (具苞组) 和 Sect. *Nudae* (无苞组)。Rendle 这一有特点的认识引起后来一些作者的争议。Rendle 的工作旁征博引、内容丰富。现已被看作茨藻属分类学研究的经典文献。

自 Rendle 以后至今约一百年的时间里, 再没有如此广泛的世界性修订工作。比较重要的著作, 都是分别在各大洲或地区范围内作出的。

1952 年, Horn af Rantzen 对非洲大陆的种进行详述, 包括 16 个类群, 其中大部分是非洲大陆独有的种。分类群的处理、等级划分等几乎是照搬 Rendle 的观点。

1962 年, 在《马来植物志》中, Wilde 对马来群岛的茨藻属类群进行了详尽的分布、生境和形态学的描述。因为中国和马来群岛植物区系方面的密切联系, 他的工作对我国茨藻属分类研究有重要的参考价值。Wilde 在为该著作写作准备工作中, 首次对茨藻属佛焰苞的分类价值提出疑问 (Wilde, 1961)。不同意 Rendle 据此分组的观点。

70 年代, 美国阿拉巴马州立大学的 Haynes 教授发表了一系列文章, 主要论述北美的茨藻属植物 (Haynes, 1977, 1979; Haynes and Wentz, 1974)。共记述 8 种、4 变种。但可惜在其细致、广泛的研究中, 显然把只分布于亚洲的 *N. ancistrocarpa* 和只分布于美洲的 *N. conferta* 混淆了。他的这一失误迅即由 Lowden (1986) 予以更正。后者在其“Taxonomy of the Genus *Najas* L. (Najadaceae) in the Neotropics”一文中, 整理新热带所有茨藻属分类资料, 最终描述了 7 种、2 变种。Haynes 和 Lowden 两人的工作代表了当今人们对美洲大陆茨藻属的认识。不过, 与 Rendle 在约一个世纪前对美洲大陆的了解比较起来, 并没有太大的进步。

比利时人 Triest 1987 年综合旧大陆各地的研究资料, 结合自己的系统研究, 对整个旧大陆的茨藻属植物重新修订, 以此作为他的博士论文。笔者从 Triest 提供的博士论文详细摘

要和他一些已发表的有关论文中,了解到他对于茨藻属类群一些比较新的认识。他根据叶形态和种子结构,分别分出七种叶型和八种种子型,由此得到八个表型性的“群”(group)。而后用佛焰苞的有无和雄蕊的室数来强调这些“群”或用于分“亚群”(subgroup)。显然这里他降低了对佛焰苞的重视。另外他有一个与众不同的处理,是将许多 *N. marina* 的变种重新组合成亚种。修订的结果,他认为旧大陆茨藻属共有 32 种、12 亚种、5 变种。

与国外茨藻属研究的活跃气氛比较起来,我国分类学工作者对茨藻属的关注要少得多。在本世纪 50 年代以前,几乎所有关于中国分布的茨藻属植物的记载都是由国外学者作出的 (Bentham, 1861; Rendle, 1899; Groff, 1931; 佐藤润平, 1942; Baranov and Skvortsov, 1943)。而我国学者最早有关茨藻属比较正式的附有拉丁学名的描述,见于 1952 年出版的《华东水生维管束植物》(裴鉴、单人骅, 1952) 和《植物学大辞典》。二书均记载了 4 个种: *N. marina*, *N. minor*, *N. foveolata* 和 *N. graminea*。到 1978 年《台湾植物志》增加到 7 个种。而大陆学者直到 1983 年前仍沿袭上述二书的说法,认为大陆仅 4 个种。这一现点散见于当时发表的各地方植物志:如《江苏南部种子植物手册》(裴鉴等, 1959)、《东北植物检索表》(刘慎谔, 1959)、《江苏植物志》(江苏省植物研究所, 1977) 等。1983 年以后,情况有所改观,相继有一些志书、图鉴和研究论文发表 (内蒙古植物志编委会, 1983; 颜素珠, 1983; 中国科学院武汉植物研究所, 1983; 王宁珠, 1985; 官少飞、郎青, 1987; 何景彪等, 1988; 游浚等, 1989), 报道茨藻属在中国的新分布或新种。Triest (1986, 1988) 根据国外标本馆中大部分采自上世纪末至本世纪初的中国标本,报道了一些新记录和新种。以下列出国内外所有有关中国茨藻属的文章中出现过的学名: *N. ancistrocarpa* A. Br. ex Magnus (弯果茨藻); *N. browniana* Rendle (高雄茨藻); *N. chinensis* N. Z. Wang (中华茨藻); *N. foveolata* A. Br. ex Magnus (多孔茨藻); *N. gracilis* Kuzmin ex Skvortsov; *N. gracillima* (A. Br.) Magnus (纤细茨藻); *N. graminea* Del. (草茨藻); *N. graminea* var. *recurvata* J. B. He et al. (弯果草茨藻); *N. indica* Cham. (印度茨藻); *N. intromongolica* Ma (内蒙茨藻); *N. japonica* Nakai (日本茨藻); *N. marina* L. (大茨藻); *N. marina* var. *grossedentata* Rendle; *N. marina* var. *intermedia* (Gorski) A. Br. (短节大茨藻); *N. marina* var. *brachycarpa* Trautv. (短果茨藻); *N. marina* subsp. *brachycarpa* (Trautv.) Tzvelev; *N. marina* subsp. *intermedia* (Gorski) Casper; *N. minor* All. (小茨藻); *N. minor* var. *mandschurica* Kuzmin ex Skvortsov; *N. moshanensis* N. Z. Wang (磨山茨藻); *N. oguraensis* Miki (澳古茨藻); *N. orientalis* Triest & Uotila (东方茨藻); *N. poyangensis* S. F. Guan et Q. Pang (鄱阳茨藻); *N. pseudogracillima* Triest; *N. pseudograminea* Koch 和 *N. tenuis* Magnus。所有涉及中国茨藻属的文献 (包括国内外学者的工作) 大多属于诸如湖泊植被调查、名录、地方志、图鉴 (图说、图谱) 等小范围的调查或资料汇编性质,仅有极少数的研究论文 (游浚等, 1985; 王宁珠, 1985), 但也缺乏广泛的调查、比较和系统的研究。笔者从此现状中归纳出中国茨藻属分类存在以下几个主要问题: ①命名混乱、相互矛盾。体现出不同作者对分类群的界限把握不定。如 *N. gracillima* 和 *N. japonica* 被用于指示同一种茨藻; 同样的 *N. foveolata* 和 *N. indica* 的使用也是如此, 而且 Triest and Uotila (1986) 认为我国东北的 *N. foveolata* 应是 *N. orientalis*; ②分类群的处理颇显草率,几个新种都缺少令人信服的“种征”(如 *N. chinensis*、*N. moshanensis* 和 *N. poyangensis*); ③一般因为 *N. marina* 为雌雄异株而单立成一个亚属 (Subgen. *Najas*), 然而 *N. intromongolica* 也是雌雄异株,它与前者是何关系? 颇值商榷; ④有争议的佛焰苞的分类价值问题, 及

由此产生的 *Caulinia* 亚属的分组问题。这个问题并非仅对于我国,也是全世界茨藻属分类中的共同问题。

以下将通过整理、分析野外调查,及形态学、解剖学、细胞学、化学、生态学等方面的研究所获资料,为我国茨藻属类群总体划分奠定基础。

二、形态学资料

有必要指出,形态学和解剖学是植物构造中不可分割的部份。因此也常使用外部形态学(exomorphology)和内部形态学(endomorphology)来表示其联系。这里为叙述方便和习惯,使用较老的术语,以形态学代表外部形态;解剖学代表内部结构。

由此至第二部分(中国茨藻属的修订)的“分类处理”前的所有叙述中,对于中国的茨藻属类群将使用汉文名称(无相应汉文名的和引用国外学者工作的除外)。这是由于对其中某些类群笔者有不同的看法,因此这些汉文名并不真正代表相应的拉丁学名(前文已列出),而仅代表过去文献中的认识。在“分类处理”中,笔者将提出自己的看法,对名称进行更正。因此从“分类处理”至文章以后的部分,所用的拉丁学名或相应汉文名(列于“名录”中)将代表笔者认为正确的命名。

本题结果根据野外调查和标本鉴定作出。

笔者在野外调查中,没有采到中华茨藻、磨山茨藻、短节大茨藻、*N. marina* var. *grossedentata*, *N. marina* subsp. *intermedia*, *N. marina* subsp. *brachycarpa*, *N. pseudogracillima*, *N. pseudograminea*, *N. tenuis*, *N. gracilis*, *N. minor* var. *mandschurica*。也未见标本。前3个类群为王宁珠(1985)报道的新种和新分布;*N. marina* var. *grossedentata* 采自18世纪末;大茨藻2个亚种采自上世纪末和本世纪初;接下来的2个种分布于香港;*N. tenuis* 的地点有问题;最后1种1变种是俄国人1943年根据采自东北的标本所定。所有这些类群在“讨论几个混淆的问题”和“分类处理”中将另行讨论。

日本茨藻和纤细茨藻是同物异名,笔者用纤细茨藻;印度茨藻,多孔茨藻和 *N. orientalis* 也代表同一类群,笔者暂用惯常使用的名称:多孔茨藻。

另外,笔者在广西涠洲岛发现的一种明显区别于上述类群,在“修订”前暂用涠洲茨藻称呼。

因此,本题研究的材料将包括:弯果茨藻、高雄茨藻、多孔茨藻、纤细茨藻、草茨藻、弯果草茨藻、内蒙茨藻、大茨藻、短果茨藻、小茨藻、澳古茨藻和鄱阳茨藻等10种2变种。

1. 植物体

外观通常纤细、柔弱。成熟植株多为10~20厘米长,不过大茨藻和生长在深水域的小茨藻可长到1米左右,甚至更长,植株下部匍匐状如根状茎,上部直立。

2. 根

茨藻属植物为很不发达的须根系,经常地在植株下部或有时在大部分节上(如高雄茨

藻)生有1至多根不定根,这些表现多与植物体匍匐生长有关。根的直径一般约为1毫米,长可以达到10厘米。无分枝。无根冠。

3. 茎

茎干多汁易碎,很容易从节部折断,一般呈透明状。成熟后,或多或少在近节部分的表面呈紫红色,而在其它部分呈黄绿色至绿色,在深水体中颜色更深,或呈褐红色。茎干圆柱形。大茨藻及变种茎干上散布有数目不等的锐尖刺,肉眼可见。其它种类光滑无刺。茎干直径从0.5毫米(如纤细茨藻)到2毫米(大茨藻和澳古茨藻)不等。节间长0.5厘米到数10厘米。茎的分枝是频繁的,在植株上部尤其如此,而且侧枝和主干的生长一样旺盛,形成外观上的二叉状生长。大多数的种类几乎每一个节就出现一个分枝,只有少数的种类(草茨藻及变种和纤细茨藻),有时连续地在植株上部的几个节没有分枝。而形成一段外观上似单轴状的生长。

4. 叶

多为近对生或3叶假轮生,假轮生的叶是由于分枝从近对生的两叶中下叶的叶腋里伸出时,经历一次节间的缩短,同时分枝的第一对叶的下叶退化,仅上叶生出而与主干上的两叶形成轮生状(Rendle, 1901)。在草茨藻和纤细茨藻的植株的某些部位,可以发现由于连续的节间缩短,而产生5,或7,或9叶呈轮生状,其中5叶轮生状在纤细茨藻可以经常找到。叶质地柔弱,和茎类似,也多汁易碎,尤其如大茨藻和澳古茨藻。叶黄绿色至绿色。叶形多表现为细线形至线形,个别呈狭披针形(大茨藻)。大多数种类叶片向背面反卷,然而大茨藻的叶片稍向腹面弯曲或扭曲。叶仅具1条叶脉,大茨藻和澳古茨藻有时沿叶中脉的背面具1至数枚锐尖的刺,刺长1~2毫米。

叶尖在种间差异不大,通常渐尖,末端具1~2个黄褐色刺细胞;图1-1. A—I绘出叶尖的各种类型,这些类型大多可在同一植株上找到。王宁珠(1985)将叶尖形状(所谓“单凸”和“双凹”)用作分种的依据,显然有失偏颇。

茨藻属植物的叶缘通常具有锯齿,这些齿都是由叶缘一部分突出生长的细胞,在其最先端长出一个黄褐色刺细胞组成。绝大多数的齿端朝向叶的先端。齿的数目每侧4~50枚,齿长为叶片宽的 $1/2 \sim 1/10$ 。齿的数目和齿长与叶片宽的比值在种级水平一般比较稳定,常用作分种的补充证据,另外在大茨藻种下等级处理时,这是比较重要的依据。然而小茨藻的齿长可以有叶片宽的 $1/5$ 至近 $1/2$ 的变化。根据齿长,可将茨藻属的叶缘分成三类:

①细齿类:齿长约为叶片宽的 $1/10$,草茨藻属此类,肉眼一般不易察觉叶缘具齿(图1-1. J)。有些欧、美分布的种,如 *N. guadalupensis* 和 *N. flexilis* 也有类似情况。

②锯齿类:包括浅锯齿和锯齿(图1-1. K-L),齿长约大于叶片宽的 $1/10$,但小于 $1/2$,肉眼比较容易观察,绝大多数类群属于此类。

③粗齿类:大茨藻及其变种属此类,齿长 $\geq 1/2$ 的叶片宽,齿的长短不太一致,也不一定齿端朝向叶先端(图1-1. M)。

叶基是茨藻属营养体形态学中种间变化最多的结构。叶基部向两侧的生长形成叶鞘而抱茎,扩大的叶鞘有时还向上突起产生多种类型的叶耳,图1-1. N-T表示了叶基的变化。

①圆形叶鞘(少齿):叶鞘展开为圆形,不突出形成叶耳,叶鞘上部边缘1~2枚细齿。

如大茨藻具有此类叶鞘。

②圆形叶鞘(多齿):叶鞘展开为圆形,无叶耳突起,叶鞘每侧上部边缘约10枚细齿。多孔茨藻和弯果茨藻属此类。

③截状圆形叶鞘:叶鞘上部截平,其上具数枚细齿。小茨藻和澳古茨藻具此类叶鞘。

④浅心形叶鞘:叶鞘展开为浅心形,突起的叶耳很短,叶耳靠叶片一侧无齿,外侧至叶鞘具数枚细齿。溷洲茨藻属此类。

⑤心形叶鞘:叶鞘突起形成叶耳,展开为心形,叶耳比上一类要阔而圆,靠叶片一侧无齿,外侧具数枚细齿。纤细茨藻、小茨藻和澳古茨藻具此类叶耳。

⑥短三角形叶耳:叶鞘突起形成的叶耳为短三角形,叶耳内侧无齿,外侧少齿(3~4枚)。高雄茨藻属此类。

⑦长三角形叶耳:叶鞘突起形成的叶耳为长三角形,叶耳两侧均具有数枚细齿。草茨藻和弯果草茨藻属此类。

叶基的形态特征在种级有很强的一致性,只有小茨藻和澳古茨藻有时可以发现叶鞘有截状圆形,浅心形或心形等多种形态(甚至于同一株)。有必要提出,按Rendle(1899)的观点分在美洲组(Sect. *Americae*)的成员(绝大部分只分布在美洲,仅一个种分布到欧洲)叶基是另一种表现,它们仅稍向两侧扩展,决不向上突出形成叶耳。茨藻属植物的叶鞘或叶耳上,分布有一些细齿,齿端具一黄褐色刺细胞,结构与叶缘的齿一致。这种齿的数目是不定的,但均出现在叶鞘或叶耳的上部。叶表无气孔。

光镜下观察,可以发现某些叶片上有分隔(septa)或纤维(fibre)。Triest(1988)非常强调这些特征在划分种中的作用。但根据笔者的观察,这些特征并不是很稳定的。如小茨藻被认为是具有分隔的,笔者采自辽宁盘山的材料中分隔很清楚,但采自哈尔滨和云南清水海的材料中分隔很不明显;又如多孔茨藻,也被认为有分隔,但采自湖北武昌的材料中没有观察到。另外,Triest本人的描述也表明某些种这些特征是不稳定的。因此,笔者认为这些特征的分类价值是有限的。

5. 营养体的结构特征

Triest(1988)总结了茨藻属营养体的结构特征,笔者综合其观点,提出茨藻属植物基本构造如下:

①植物体下部有一个象根状茎生长的匍匐的部分,其每个节部都生长1~多条不定根;

②直立茎起源于这些匍匐生长的植物体节部的分枝;

③叶为亚对生,但表现为3~9叶的假轮生状,这种状态是侧枝节间缩短的结果。

④亚对生叶的低叶是第一叶,其叶腋处产生腋芽和花。而上叶是第二叶,其叶基包裹主干,不产生腋芽和花;

⑤直立茎的下部,节较稀疏,到每个分枝的顶端,节密集分布。因此,叶在分枝顶端比其它部位要密集得多;

⑥每个侧枝的生长都和主枝同样旺盛,因此,植物体外观呈二叉状生长;

⑦除大茨藻外,叶齿齿端朝向叶的尖端。

茨藻属结构和生长习性上有区别的特征是:

①植物体节间长度;

生有1至多根不定根,这些表现多与植物体侧生长有关。精部如茎基部具不定根,新叶基部具不定根等,均属不定根。不定根和主根,在图式开列时,以(图1-1)和(图1-2)表示。

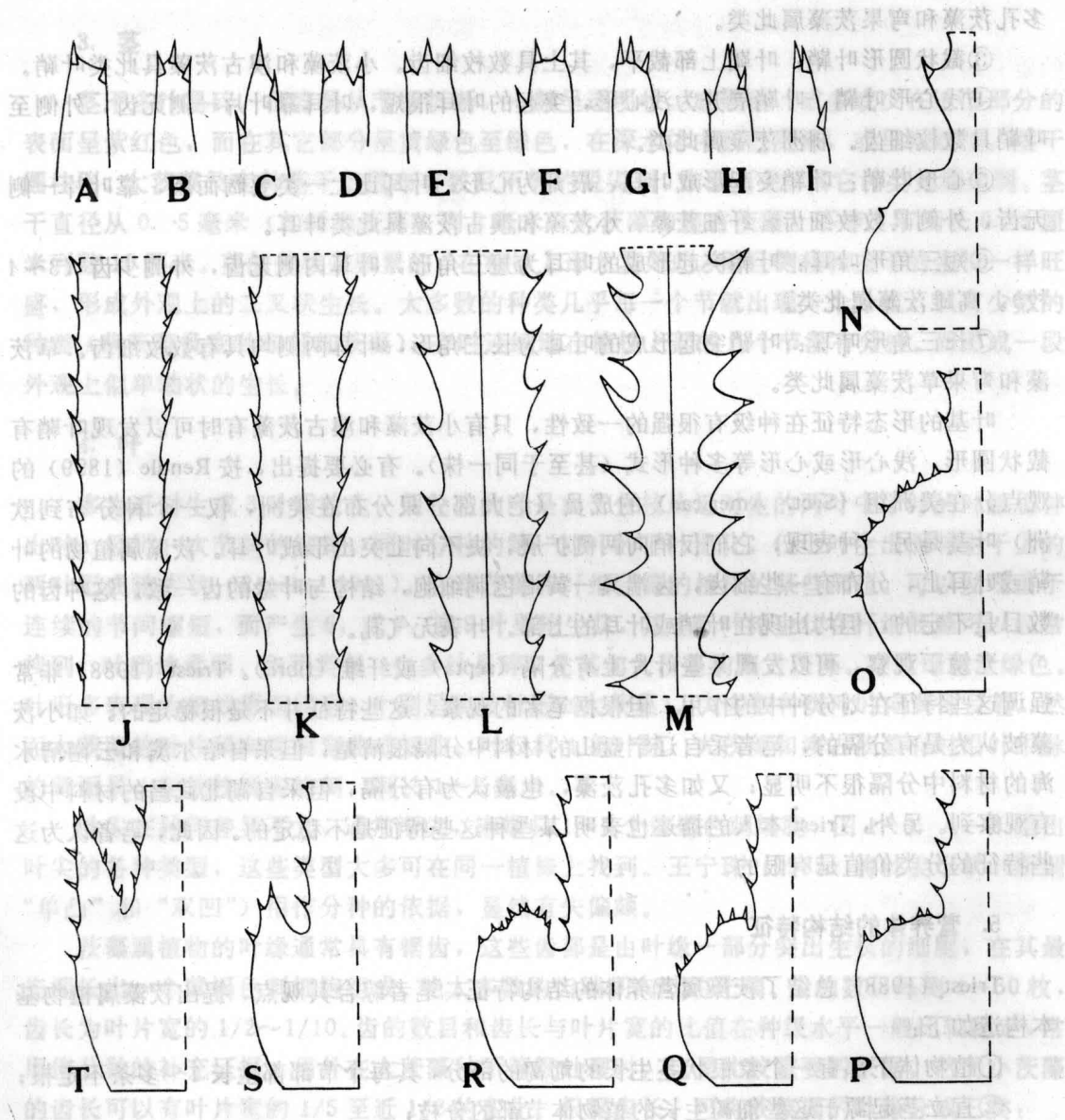


图 1-1 A-I. 叶尖的各种类型; J-M. 叶缘锯齿的类型: J. 细齿, K. 浅锯齿, L. 锯齿, M. 粗齿; N-T. 叶基的形态: N. 圆形叶鞘(少齿), O. 圆形叶鞘(多齿), P. 截状圆形叶鞘, Q. 浅心形叶鞘, R. 心形叶鞘, S. 短三角形叶耳, T. 长三角形叶耳。

②决定假轮生的叶子数目和短缩的腋生枝上，非常短或几乎未发展的节间数目；

③茎和叶的长度、疏松、粗糙、具刺和叶齿的大小。

6. 花

茨藻属的花无一例外是单性花，腋生，个别植株发现为顶生（标本采集号：马毓泉 153）。花大多是单生，也有 2~4 枚聚生，此现象常与 5 叶至 5 叶以上拟轮生状相联系。2 枚以上聚生时，如果有雄花，那么只有 1 枚，其余均为雌花。大茨藻和内蒙茨藻为雌雄异株（偶然在大茨藻里发现雌雄同株的个体，标本采集号：刘果厚、郎新城、81-3），花比较显著，雌花长 1~4 毫米，直径 1~2 毫米，雄花长约 2 毫米，直径约 1 毫米。其它种类均为雌雄同株，花一般较小，雄花生于植株上部，长约 1 毫米，紧裹在叶腋中，不易发现。特别是草茨藻的雄花，长大约不到 0.5 毫米。雌花生于植株下部，长约 1~2 毫米，比较容易发现。雄花的形状为卵形，淡黄色至黄绿色，只 1 枚雄蕊，具 1 短颈瓶形佛焰苞和 1 囊状花被，但草茨藻的雄花特殊地没有佛焰苞。雌花的形状有些变化，有狭长椭圆形，椭圆形至卵圆形，直立，有些种先端弯曲（小茨藻、弯果茨藻及鄱阳茨藻）。雌花仅 1 枚雌蕊，无佛焰苞，无花被，仅弯果茨藻和鄱阳茨藻雌花外裹 1 膜质佛焰苞。无论雄花或雌花的佛焰苞，口缘均有数枚细齿，其结构组成与叶的细齿相似。关于花及其佛焰苞和花被，在解剖学部分还要详加讨论。花的形态参阅“分类处理”中各种的绘图。

7. 花粉

茨藻属的花粉呈圆形，椭圆形至长圆形，三核。额尔特曼（1952）、Zavada（1983）认为无萌发孔。简永兴等（1991）利用扫描电镜观察了 7 种茨藻属植物的花粉，发现所研究的 7 个种均具有远极单槽；花粉外壁 2 层，外壁表面具有由不同大小的波状条纹无规则分布所形成的绉波状纹饰。但 Pettitt and Jermy（1975）研究 *N. flexilis* 认为无纹饰。

简永兴（1991）发现茨藻属花粉具罕见的、特别丰富的椭球形淀粉粒，认为其增大了花粉的比重使花粉易于下沉而适应水中传粉。另外还发现茨藻属的花粉在营养缺乏的蒸馏水中易于萌发，长出花粉管。笔者也观察到茨藻属植物花粉从花药释放后就很快萌发出花粉管。花粉管的迅速萌发，有利于花粉在水中漂浮，提高了其粘着和缠绕柱头的机会，显然也是对水中传粉的一种适应。

8. 果实和种子

果实在未成熟时，为深绿色或呈紫色，成熟后常呈黄褐色。果为瘦果，果皮极薄，膜质、易碎。弯果茨藻和鄱阳茨藻的果皮成熟后很易破裂脱落，因此在腊叶标本上不易见到。果实与成熟雌花的界限外观上不易区别，大小基本一致，但大茨藻的果实较雌花为大。果实的形状因此也和雌花相似，不过弯果茨藻和鄱阳茨藻的果实成熟后，弯曲程度较雌花时强烈，而呈新月形。柱头宿存。由于果皮极薄，所以果实的形状和大小几乎等于种子的形状和大小。种子一般为黄褐色，多孔茨藻的种子特殊地呈灰白色，并有微弱的金属般光泽。种子外种皮表面由于细胞壁部分加厚，形成所谓的“网隙”，这些网隙有各种纹饰（游浚等，1985）。这些特征一般在种一级比较稳定，因此通常就作为定种的重要依据。图 1-2 列出各种种子形态和各类网隙的形态。