

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会 编辑

中国淡水藻志

第三卷

轮藻门

韩福山 李尧英 主编

李益健 凌元洁 王亚俊 副主编



科学出版社

CONSILIO FLORARUM CRYPTOGRAMARUM SINICARUM
ACADEMIAE SINICAE EDITA

**FLORA ALGARUM SINICARUM
AQUAE DULCIS**

TOMUS 3

CHAROPHYTA

REDACTORES PRINCIPALES

Han Fushan Li Yaoying

VICEREDACTORES PRINCIPALES

Li Yijian Ling Yuanjie Wang Yajun

SCIENCE PRESS

1994

(京)新登字 092 号

内 容 简 介

本志中记述了我国轮藻门植物 6 个属 152 个种 39 个变种,其分类群之多,已超过世界目前所记载过的任何国家和地区。值得注意的是在 152 个种中有 69 种是在我国发现的新种,39 个变种中有 21 个是新变种。每个种都有形态描述、产地、分布和插图。并附有外文检索表、参考文献、索引,是我国目前很有价值的一本藻类志。

本书是生物学、植物学、藻类学科研、教育工作者的宝贵参考资料。

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会 编辑

中 国 淡 水 藻 志

第 三 卷

轮 藻 门

韩福山 李尧英 主编

李益健 凌元洁 王亚俊 副主编

责任编辑 贺迎利 王惠君

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

*

1994 年 12 月 第 一 版 开本:787×1092 1/16

1994 年 12 月第一次印刷 印张:17 3/4 插页:2

印数:1-630 字数:397 000

ISBN 7-03-004124-0/Q·498

定价:33.20 元

序

中国孢子植物志是非维管束孢子植物志分《中国海藻志》、《中国淡水藻志》、《中国真菌志》、《中国地衣志》及《中国苔藓志》五部分。在内容方面 它们既非鉴定手册 更非资料汇编，而是在系统生物学原理与方法的指导下对中国孢子植物进行系统分类的研究成果。

系统生物学的任务在于从生物学的不同角度识别生物万千世界中的物种多样性及其演化关系，为现代生命科学的深入研究和生物资源的开发利用提供基本信息。

我国气候条件复杂，山河纵横，湖泊星布，海域辽阔，陆生和水生孢子植物资源极其丰富。中国孢子植物分类工作的发展和中国孢子植物志的陆续出版，必将为我国开发利用孢子植物资源和促进科学发展发挥积极作用。

随着科学技术的进步，我国孢子植物分类工作在广度和深度方面将有更大的发展，对于这部著作也将不断补充、修订和提高。

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会

1984年10月 北京

说 明

本卷包括的项目及编写格式，是按照《中国孢子植物志编写规格》（以下简称《规格》）并参照已出版的卷册编写的。对于在《规格》中未作具体规定的项目，所采取的编写格式说明如下：

1. 鉴于在轮藻的形态、构造中有专用的名词术语，而现代轮藻只有一个纲、目和科，它们的形态特征、生活史、生态分布都有一定的共性，我们在“门”的特征中结合专用术语作较详细介绍，在纲、目、科的特征中与门相同的，均不再重复描述。

2. 有些国外文献记载中，注明有我国分布的，但描述与插图不全的种类，均未列入正文，而放在附录中，作为未收入正文的分类群处理（见附录 I）。

3. 在本书末附加英文的“中国轮藻分种检索表”，以便于国外读者了解我国轮藻区系的组成及各个种的主要形态特征。

4. 有些种在我国目前尚未发现，但发现了它们的变种，在种的检索表中加以注明并附其变种名称，而在正文中，原变种的特征不予以描述，其变种详加描写。

5. 凡在我国采到的已发表的新种和新变种，以“本种为中国特有种”加以说明。

前 言

我国幅员辽阔 地跨温带、亚热带和热带 境内湖泊密布、河流纵横、水田毗连、池塘遍野，轮藻植物极其丰富。但由于我国轮藻的研究起步较晚，专门从事轮藻研究的学者又很少 所以在 60 年代以前我国轮藻很少有专文报道。据作者所知，记载我国轮藻较早的可能是 A. Braun 和 C. F. O. Nordstedt (1882)，在他们的著作中曾谈到 *Nitella pseudoflabellata* var. *multica* Br. 和 *Chara braunii* Gm. 在我国也有分布。1904 年，W. Migula 报道了产于我国北京的一新种，即 *Chara globata* Migula。H. Skuja (1937) 在 H. Handel-Mazzetti 主编的 SYMBOLAE SINICAE (中国植物札记) 一书中，记载了采自我国福建、湖南、江西、贵州、云南、四川等地的藻类共约 700 种 (包括变种和变型) 其中轮藻有 *Chara gymnophylla* Br. 及其变型 f. *subnudifolida* Migula 及 *C. foetida* Interf. *normalis* et f. *firma* Migula。J. Groves (1924) 和 J. S. Zaneveid (1940) 在他们各自的著作中，*Nitella mirabilis* Nordstardi et J. Groves, *N. pseudoflabellata* Braun, *N. pseudoflabellata* var. *multica* Braun, *N. mucronata* (Braun) Migula, *N. hyalina* Agardh, *Tolypella prolifera* Leonh. *T. glomerata* Leonh. *Chara braunii* Gm., *C. gymnopytyis* Braun, *C. gymnophylla* Braun, *C. contraria* Braun ex Kuetz. *C. vulgaris* var. *squmosa* Zanev. 等均有中国分布记录。O. J. Hasslow 于 1939 年又报道了在我国西康省 (今四川西部) 发现的轮藻属一新种，即 *Chara tenera* Hassl.

首先报道我国轮藻的中国学者是我国著名的藻类学家饶钦止教授。1940 年，他在西康淡水藻类研究报告中有 *Chara contraria* Braun ex Kuetz., 1947 年，在甘肃又发现了这个种的变型，即 f. *capillacea* Migula，同年，还专文报道了云南昆明的轮藻，其中包括 *Nitella mucronata* Migula, *N. hyalina* Agardh, *Tolypella prolifera* Leonardi, *Nitellopsis obtusa* J. Groves, *Lychnothamnus barbatus* Leonhardi, *Chara contraria* var. *hispidula* Braun, *C. fragifera* Dur. *C. vulgaris* Vaill. ex L. *C. vulgaris* var. *longibracteata* Kuetz., *C. vulgaris* var. *papillata* Kuetz. 等 5 属 7 种 3 变种。在上述文献中，除模式产地在我国的极少数分类群外，一般都是在其他国家或地区的轮藻专著中只注明也产于我国，或者是只有分布名录而无形态特征的描述。即使是包括所有的这些种类在内，在解放前报道的也只有 16 种 5 变种和 3 变型。1949 年以来，最先报道我国轮藻的论文是日本人今堀宏三 (K. Imahori) 他在 1951 年和 1952 年连续发表了两篇我国台湾轮藻的论文，其中包括丽藻属 7 种 1 变种和轮藻属 11 种 1 亚种 3 变种。1958 年，韩福山首次用中文报道了我国川西平原的轮藻。在该文中，不但对本地区所产的 5 属 26 种和 1 变种用中文作了较详细的描述和评论，而且还附有图版和名词释义，这为我国以后轮藻区系分类的研究奠定了基础。

为了全面了解我国轮藻植物资源，在中国科学院中国孢子植物志编辑委员会的统一领导和部署下，中国轮藻也作为《中国淡水藻志》中的一个分卷纳入了编志规划。又鉴于

我国国土辽阔，绝大部分地区还没有轮藻的分布记录，在这种情况下仅由某一单位和个人在短时间内完成如此艰巨和繁重的编志任务是非常困难甚至是不可能的。因此，于 1979 年由卷主编牵头，组成了由全国 11 个单位参加的中国轮藻志编写协作组，并根据各协作单位及其参加者的具体情况，按地区分工进行标本的采集和鉴定工作。近十年来，在各协作单位的支持和协作组成员的共同努力下，采有除台湾省和港澳地区以外所有省、直辖市和自治区的标本 1500 余号，发表有关轮藻区系分类的论文约 25 篇，成为编写本志的主要资料。本志中所收录的种和变种，都有形态描述、产地和分布、讨论及插图。共有 152 个种和 39 个变种，其分类群之多，已超过世界目前记载其他任何国家和地区。更值得注意的是在 152 种中有 69 种是先后在我国发现的新种，39 个变种中有 21 个新变种。

轮藻分类的研究虽然是藻类中较早的一个类群，但由于它的形态结构、生殖方式比较特殊，以致它在植物分类系统中的位置，至今仍然是人们争论的问题。远在 1469 年，S. C. Plinius 及其以后的不少学者，如 C. Bauhin (1620, 1623) 都把它放在蕨类植物的木贼属 (*Equisetum*) 里。1719 年，S. Vaillant 将它从木贼属中分离出来，创建了轮藻属 (*Chara*)。林奈 (Linnaeus, 1737) 在其 GENERA PLANTARUM (植物属志) 一书中，首先作为藻类植物处理，并把它安置在墨角藻属 (*Fucus*) 和线叶苹属 (*Pilularia*) 之间，可是以后 1778 在他以及 G. Hudson (1778), W. Withering (1776), J. E. Smith (1800) 等人的著作中，又把它放在种子植物的单雄蕊类 (Monandria) 里。M. Adamson (1763) 在 FAMILLE DES PLANTES 11 (植物科志) 中，将轮藻属和眼子菜属 (*Portamogeton*)，水韭属 (*Isoetes*)，大叶藻属 (*Zostera*)，水马齿属 (*Callitriche*)，狐尾藻属 (*Myriophyllum*)，金鱼藻属 (*Ceratophyllum*)，茨藻属 (*Najas*) 等属均放在拟白星芋科 (Aroides) 里，并置于该科的最后两属之间。A. L. de Jussieu (1789) 又把它安置在茨藻目 (Najades) 里。1815 年，L. C. M. Richard 虽然将轮藻属提升为科，可是仍然将该科放在高等植物的苹科 (Marsileaceae) 和胡椒科 (Piperaceae) 之间。A. von Haller (1768), G. Wahlenberg (1824), J. Lindley (1836), F. J. Ruprecht (1845), C. A. Meyer (1830) 等，还把它作为苔藓植物处理过。1897 年，W. Migula 仍然支持林奈早期的意见，将轮藻作为藻类植物中的一个类群，并认为轮藻起源于绿藻中的鞘毛藻 (*Coloeochaete*)。从此，轮藻隶属于藻类的概念，在植物分类学家中取得了比较一致的意见。关于轮藻在藻类分类系统中的位置问题，也有不同的看法：有的认为，轮藻的叶绿体结构、色素成分、同化产物以及运动细胞的形态结构与绿藻基本相同，主张将它作为绿藻门 (Chlorophyta) 中的一个纲，即轮藻纲 (Charophyceae) 或绿藻纲 (Chlorophyceae) 中的一个目，即轮藻目 (Charales) (F. E. Fritsch, 1935; G. M. Smith, 1938, 1950; R. D. Wood, 1947)；也有的认为，轮藻的体型、生长方式、生殖器官的结构以及生活史和绿藻均有显著的差别，所以主张把它作为独立的一个门，即轮藻门 (Charophyta) (W. Migula, 1890; A. Engler, 1916; J. Groves & Bullock-Webster, 1920, 1924; J. S. Zaneveld, 1940; K. Imahori, 1954; H. C. Bold, 1978)。根据目前国内外对植物系统发育看法的发展趋势，作者赞同后者的意见，在本志也作为一个门处理。

至于轮藻的分类系统，也是一个很难解决和有争议的问题。首先，由于古轮藻营养体的化石资料很少，均以藏卵器的形态结构作为分类的依据，而且这种化石藏卵器 (gyrogonite) 也不能完全反映真实藏卵器固有的形态特征。T. M. Harris (1939) 曾指出：“化

石藏卵器并不是一个完整的藏卵器，而只是其里面包围受精卵外膜的钙化部分”。F. E. Round (1965) 也说：“由于藏卵器的冠细胞经常脱落，而钙质又只沉积在它的合缝线 (suture line) 里，所以不可能用化石藏卵器鉴定到真正的属”。因此，不可能将现生轮藻 (living charophyte) 和化石轮藻 (fossil charophyte) 合在一起拟订一个完整的分类系统。近代学者都主张将现生轮藻放在轮藻门的一个纲、目和科里，所以对现生轮藻目前所争论的主要是轮藻科 (Characeae) 的分类系统问题。60 年代以前普遍采用的是以 A. Braun 系统为基础，经多次修订最后由 J. Groves (1920) 拟订，于 1935 年在他死后由 G. O. Allen 代为发表的所谓 Groves 系统。该系统虽经 J. S. Zaneveld (1940), K. Imahori (1954) 等人的修改和补充，但仍然存在一些问题，主要是：有些已知的种在该系统中没有适当的分类位置；分类群的拉丁名称多不符合国际植物命名法规；有些分类群之间的界限混淆不清。1962 年，R. D. Wood 将过去公认的 314 个种新组合为 81 个大种 (macrospecies) 并创建了新系统。Groves 系统的缺点在该系统中不但依然存在，而且带来了不少新问题，特别是将一些变异性较大、分种感到困难的形态特征，如植株的大小、小枝末端细胞顶部的形状等作为分组或亚组的重要依据；分类群之间的形态特征交叉重复，界限不清，分类群的拉丁学名除个别模式外均以藻类学家的姓氏命名，因此该系统发表后，除 R. D. Wood 本人及其合作者外，至今很少有人采用。本志中采用的系统是经过韩福山修订的 Groves 系统 (最近 1991 年)，本志其他著者遵照编审意见对其修订系统中不符合《国际植物命名法规》(1984) 中第二篇、第 II 章‘优先律’及‘优先律原则的限制’中的规定，对其中有些名词进行了更正。

本志能在原有基础薄弱、任务艰巨、条件困难的情况下完成编写工作，主要是主管单位和协作单位的大力支持以及协作组全体成员共同努力的结果。中国科学院不但对科研经费给予资助，还派出专职干部并聘请有关专家组成中国孢子植物志编辑委员会来领导这一工作，特别是微生物研究所和水生生物研究所为本志的编写给予多方面的支援。各协作单位在教学科研任务繁重、经费困难的情况下，仍然对其参加编志的成员在时间上予以保证、在经费上尽力支持。特别感人的是，协作组成员对编志工作的拼搏和献身精神，参加编写本志工作的成员，均已年逾花甲，可是他们仍然爬山涉水深入农村和山区坚持标本采集工作。如果没有坚强的毅力和为科学献身的精神，决不会在生活如此艰苦的情况下，会为编志工作付出这样大的代价。在这里还应当指出的是云南大学的钱澄宇教授、中山大学的朱婉嘉教授、西北师范大学的程子俊教授和南京大学的朱浩然、曾昭祺、叶德娴等教授，他们虽然都未参加本志的编写工作，但他们都是在藻类学研究中造诣较深的学者，他们都将数十年来所采集和收藏的轮藻标本全部赠送给本志协作组成员鉴定发表。欧兵、戴尚真、陈宝联、王莉娟等同志在百忙中为本志的插图进行复墨。对于这些为本志编写作出贡献的单位和个人表示崇高的敬意和衷心的感谢。我们为本志的编写虽然做了很大的努力，但由于我们水平有限，又缺少编志经验，肯定有错误和欠妥之处，请读者批评指正。

编者

1991 年 3 月

著 者
(以姓氏笔画为序)

王兴华	王亚俊	王志学	卢德炳
刘 涟	毕列爵	李尧英	李益健
陈星球	陈维群	郑英敏	凌元洁
梁良弼	宿文瞳	傅华龙	韩福山

AUCTORES

Wang Xinghua, Wang Yajun, Wang Zhixue, Lu Debing
Liu Lian, Bi Liejue, Li Yaoying, Li Yijian, Chen
Xingqiu Chen Weiqun, Zheng Yingmin, Ling Yuanjie
Liang Liangbi, Su Wentong, Fu Hualong, Han Fushan

中国孢子植物志编辑委员会第四届编委名单

(1986年11月)

(右上角有*号者为常委)

主 编 曾呈奎*

副主编 黎尚豪* 余永年* 魏江春* 吴鹏程*

编 委 (以姓氏笔画为序)

白金铠 刘 波 庄剑云* 齐雨藻 齐祖同*

朱浩然 宋大康* 李尧英 毕列爵 应建浙*

吴继农 邵力平 陈灼华 陆保仁 张峻甫

郑柏林 郑儒永* 姜广正 赵震宇 胡人亮

胡鸿钧 倪达书 高 谦 韩福山 黎兴江

臧 穆

目 录

序	
说明	
前言	
轮藻门	CHAROPHYTA _____ 1
轮藻纲	CHAROPHYCEAE _____ 4
轮藻目	CHARALES _____ 5
轮藻科	Characeae _____ 5
丽藻族	Trib. <i>Nitzelleae</i> Gant. em. von Leonh. _____ 6
丽藻属	<i>Nitzella</i> Agardh emend. Braun _____ 6
同枝组	Sect. <i>Homocophyllae</i> _____ 12
无节亚组	Subsect. <i>Monarthrae</i> _____ 12
有节亚组	Subsect. <i>Pleonathrae</i> _____ 23
二细胞系	Ser. <i>Bicellulatae</i> _____ 23
异细胞系	Ser. <i>Heterocellulatae</i> _____ 77
多细胞系	Ser. <i>Pluricellulatae</i> _____ 114
异枝组	Sect. <i>Heterophyllae</i> _____ 121
鸟巢藻属	<i>Tolypella</i> Braun emend. Leonhardi _____ 137
柱节组	Sect. <i>Obtusifolia</i> _____ 138
锥节组	Sect. <i>Acutifolia</i> _____ 142
轮藻族	Trib. <i>Characeae</i> Leonhardi _____ 147
拟丽藻属	<i>Nitellopsis</i> Hy _____ 147
丽枝藻属	<i>Lamprothamnium</i> J. Groves _____ 149
灯枝藻属	<i>Lychnothamnus</i> (Rupr.) Leonhardi _____ 149
轮藻属	<i>Chara</i> Vaill. ex L. emend. Agardh, Leonhardi et Braun _____ 152
单轮托叶组	Sect. <i>Haplostephanae</i> _____ 157
无皮亚组	Subsect. <i>Ecorticatae</i> _____ 158
有皮亚组	Subsect. <i>Corticatae</i> _____ 166
裸枝系	Ser. <i>Gymnoclemae</i> _____ 166
裸足系	Ser. <i>Gymnopodes</i> _____ 176
被足系	Ser. <i>Angiopodes</i> Han _____ 179
双轮托叶组	Sect. <i>Diplostephanae</i> _____ 182
裸茎亚组	Subsect. <i>Gymnocaulia</i> _____ 182
被茎亚组	Subsect. <i>Phloeocaulia</i> _____ 182
单列系	Ser. <i>Haplostechae</i> (Braun) Han _____ 182
二列系	Ser. <i>Diplostechae</i> (Braun) Han _____ 191
三列系	Ser. <i>Triplostechae</i> (Braun) Han _____ 216

附录 I. 记载不全的中国轮藻目录	246
附录 II. 中国轮藻科分类检索表 (英文)	247
附录 III. 编写工作概况	256
附录 IV. 汉英名词术语对照	258
参考文献	259
中名索引	263
学名索引	266

轮藻门

CHAROPHYTA

轮藻植物 (Charophyte) 是淡水藻类中个体较大、结构复杂的一大类群。由于它的形态美观, 很容易引起人们的注意, 被人们赋予各种形象生动的俗名。我国西南地区等地有些人称之为水茴香。欧美各国因轮藻生在水中, 茎节上轮生枝状小枝 (branchlet), 常把它叫做马尾或水木贼; 德、法等中欧国家, 由于它的小枝上有桔红色或金褐色的配子囊, 好似一盏盏燃起的枝形吊灯, 所以又有水吊灯之称。在国外更普遍的是因为它的体外常被有大量钙质容易碎裂, 多称为石草 (stone worts) 或脆草 (brittle worts)。现生轮藻 (living charophyte) 或现存轮藻 (extant charophyte) 均为隶于本门的一个纲、目和科, 为了避免在其他等级分类群中的重复和对现存轮藻有全面的了解, 现将它作一较全面和系统的介绍。

一、形态特征

1. 营养体

轮藻植物体有类似根、茎、叶的分化, 外形很像木贼和金鱼藻。株高一般在 15—30cm 之间, 有的高达 3m, 主轴的直径多为 300—600 μm 最细者不到 100 μm , 有的粗达 4 000 μm 。地上部呈绿色、灰绿色或褐绿色, 常被有大量钙质。

(1) 假根 (rhizoid): 伸展于泥土中, 丝状分枝, 由单列细胞组成, 有的分化为节和节间两部分。一般无色或略呈粉红色, 是主要的固着和吸收器官。有的在假根的节上产生珠芽 (bulbil)。珠芽由单细胞或多细胞组成, 呈圆球形, 不规则球形或星芒状, 细胞内含有丰富的淀粉。类似被子植物的块茎或球茎, 是一种主要的营养繁殖器官。

(2) 茎 (stem): 是植物体的中轴部分, 所以又称为轴 (axis)。茎直立或匍匐于水中, 在茎上生有分枝, 其顶端具有分生细胞, 进行顶端生长。高度和直径常因种类或环境条件而有不同, 直径一般在 300—600 μm 之间。分化成短的节 (node) 和长的节间 (internode) 两部分。

1) 节 (node): 茎的节部, 一般是由中央细胞 (central cell) 和周围细胞 (peripheral cell) 组成, 结构的繁简与种类有关。在茎的节部除产生 1 至数个分枝外, 还有轮生的小枝或托叶。

主茎节上产生的芽, 通过顶端生长, 发育成为形态构造与主茎相同的分枝, 每个节上的分枝数与种类有关, 一般是 1 至数个。小枝由数枚到十多枚, 轮生于茎节上。托叶是一种单细胞结构, 轮生于小枝基部的外侧, 与小枝对生或互生, 如为单轮, 与小枝互生时多与小枝等数 二轮对生时 其数目可 2—3 倍于小枝。

2) 节间 (internode): 是茎的两个节之间的部分, 多为一个大型的长圆筒形细胞所组成 但在灯枝藻属 (*Lychnothamnus*) 和轮藻属 (*Chara*) 的大多数种类, 在这个大型的细胞外面, 被有一层由短小的皮层细胞 (cortical cell) 所构成的皮层 (cortex) 皮层细胞近长方形, 其长径与茎的纵轴平行, 而且多规则地成纵行排列, 这种成纵行排列的皮层细胞, 称为皮层细胞列 (cortical cell-series)。皮层细胞列一般是互相连接成为包围着节间的一层完整的皮层, 即所谓完全皮层 (perfect cortex)。如果节间的皮层细胞列中断或互相分离, 则称为不完全皮层 (imperfect cortex)。与小枝相对而生的皮层细胞列的横壁往往生出 1 至多个与托叶相似被称为刺细胞 (spine cell) 的单细胞结构, 这种皮层细胞列称为原生列 (primary series), 原生列之间, 不生刺细胞的, 称为次生列 (secondary series) 在两个原生列之间如果没有次生列, 其皮层细胞列与小枝数相等的为单列式皮层 (haplostichous cortex); 原生列之间有一列次生列, 皮层细胞列为小枝数 2 倍的 为二列式皮层 (diplostichous cortex), 原生列之间有二列次生列, 皮层细胞列为小枝数 3 倍的, 为三列式皮层 (triplostichous cortex), 皮层的原生列与次生列这样有规律的排列则称规则的单列式、二列式或三列式皮层, 如果在这三者之间偶尔出现有其他皮层细胞列, 则分别称为不规则的单列式、二列式或三列式皮层。

茎多呈绿色, 细胞内含有许多小而呈椭圆形的叶绿体, 所以它既是植物体地上部分的支持器官, 又能进行光合作用及合成有机养料。

(3) 小枝 (branchlet): 是轮生于茎节上行有限生长的一种枝状结构, 它除产生和支持配子囊 (gametangia) 外, 也是一种行光合作用的器官, 所以又称为短侧枝 (short lateral branch), 茎状叶 (stem-like leaf) 或叶 (leaf)。根据它的外部形态, 可将小枝分为三类:

1) 丽藻型: 这是丽藻属 (*Nitzella*) 所具有的一种小枝类型, 它的特点是每个小枝为等势分叉或辐射分叉 (radial furcate)。这种类型的小枝从直接着生在茎节上的部分开始, 在其顶端反复产生辐射状的分叉。组成这种分叉的每一段片, 叫做射枝 (ray)。小枝由一次至多次分叉, 直接着生在茎上的部分为一级射枝 (primary ray)。在一级射枝上生出的射枝为二级射枝 (secondary ray)。依次类推, 其顶端不再分叉的射枝称为末射枝, (ultimate ray 或 dactyl)。各级射枝均由单细胞组成, 但末射枝则由单细胞或多细胞构成, 细胞数目的多少为丽藻分类的重要依据。

有些种的二级射枝中, 有一枚位于分叉顶端而且特别粗壮或特别短小的中央射枝 (central ray)。也有的种, 在二级射枝的中央, 有一枚短缩的小枝, 称为副枝 (accessory branch)。在主茎的节上生出的小枝一般较长, 而且不生配子囊; 而在分枝的节上生出的小枝特别短, 生配子囊; 有的密集成头状或穗状, 有时还有大量胶质, 所以又有不育小枝 (sterile branchlet) 和能育小枝 (fertile branchlet) 之分。这种小枝一般为单轮, 也有 2—3 轮的。丽藻属多具有这种类型的小枝。

2) 鸟巢藻型; 这种类型的小枝分叉方式与丽藻型小枝相似, 其主要区别是, 它有一个特别粗壮的主轴, 在主轴下部的 1—3 个节上, 生出 2—3(—4) 枚特别短小的侧射枝 (lateral ray), 即二级射枝, 其中央主轴的射枝为主射枝 (main ray) 侧射枝也可以作为主轴, 产生更细小的侧射枝, 即三级射枝。这种小枝的分叉方式很像被子植物的总状花序或茎的单轴分枝, 所以把它称为单轴分叉 (monopodial furcate), 在这种类型的小枝中,

能育小枝一般均为单轴分叉，但都不被胶质，不育小枝分叉或不分叉，鸟巢藻多为这种类型的小枝。

3) 轮藻型：是以轮藻属 (*Chara*) 小枝为代表的一种类型。这种小枝不分叉，只有一个与茎的形态结构相似的主轴，在节上除产生配子囊外，还产生数枚被称为苞片细胞 (bract cell) 的单细胞结构，生在配子囊下面的苞片细胞称为小苞片 (bracteole)。小枝的节间部分叫做节片 (segment 或 articulation)。有的节片只是一个长圆筒形的细胞，也有的在这个大型细胞外面也具皮层。这种类型的小枝基部的外侧常生有 1—2 轮的托叶 (stipulode)。托叶也是一种单细胞结构，有的长达 3 000 μm ，也有的退化成乳头状或瘤状。

2. 生殖器官

轮藻不产生无性孢子 (asexual spore)，其有性生殖都是卵式生殖 (oogamy)。它的有性生殖器官称为配子囊 (gametangia)，雌雄配子囊分别称为藏卵器 (oogonium) 和藏精器 (antheridium)。

(1) 藏精器 (antheridium): 圆球形，成熟时多呈桔红色，通常较藏卵器早熟而脱落，外面具有由 8 个盾片细胞 (shield cell) 镶嵌而成的外壳，每个盾片细胞在中央向内生起一个圆柱形的盾柄细胞 (stalk cell 或 manubrium)，其顶端又生有 1—2 个圆球形的初级头细胞 (primary capitulum cell)，每个初级头细胞上还可生出二级、三级乃至四级头细胞。在未级的头细胞上，生有由单列细胞组成的分枝或不分枝的藏精器丝体 (antheridial filament)，在它的每个细胞内产生一个呈螺旋状、顶端略偏于一侧生有 2 条鞭毛的精子。少数种类的藏精器由 4 个盾片组成。

(2) 藏卵器 (oogonium): 多呈卵形或椭圆形，它的外面是由 5 个左旋细胞 (spiral cell) 组成的外壳，内含一个大型的卵球。螺旋细胞又称管细胞 (tube cell) 或包围细胞 (enveloping cell)。在每个螺旋细胞的顶端都具有 1 个或 2 个短小的冠细胞 (coronular cell)，螺旋细胞在藏卵器的底部，它们的中心包围着 1—3 个卵囊节细胞 (oogonial nodal cell) 在上面还有 1—3 个与卵球相连的不育卵囊细胞 (sterile oogonial cell) (T. Sawa, 1974) 当螺旋细胞从藏卵器的底部开始扭转向上并在顶部收缢集中时，其上面的冠细胞构成为由 5 个排成一层或 10 个排成两层的冠 (coronula)。每个藏卵器的螺旋细胞虽然都是 5 个，由于它扭转一圈以上，所以从藏卵器的侧面观，螺旋细胞所呈现的螺旋环数 (number of convolution) 就在 5 个以上。卵球受精后所形成的受精卵 (oospore) 外壁加厚并具有螺旋脊 (stria)。外壁上有的具有各种形状的突起。

藏卵器和藏精器的底部，都具有一个柄细胞 (pedicel cell) 直接着生在小枝的分叉上或小枝的节上，有的也生于小枝轮的基部。雌雄同株或异株，在雌雄同株，配子囊混生时，雌雄配子囊在小枝上着生的相关位置，成为轮藻科 (Characeae) 分属的主要依据。

从雌雄配子囊的构造看，它不是一个单一的性器官，而是一个包括多细胞外壳在内的一个或多个性器官的复合体，所以 G. M. Smith (1955) 支持 J. Sachs (1874) 的意见，认为分别沿用卵囊球 (nucule) 和精囊球 (globule) 更适当一些。但在近代的专著中，仍然采用藏卵器和藏精器这些名词。

关于轮藻雌雄配子囊的起源问题是由 Goebel (1930) 首先提出的。他认为轮藻的两

性生殖器官都是变态的分枝，藏卵器是由一轮向上弯曲并作螺旋状旋转的小枝把顶生的卵细胞包被起来，冠细胞为小枝末端的细胞束，其顶端互相聚合，构成藏卵器的冠。R. D. Wood & K. Imahori (1947) 也提出过类似的假说。

二、生殖和生活史

轮藻不行孢子生殖，它的生殖方式有两种。

1. 营养繁殖 (vegetative reproduction)

最常见的营养繁殖方式是匍匐在地面的茎或断裂后沉于水底的茎枝，在节上产生假根和芽，然后发育成为一株新的植物体。产生珠芽的一些种类，也可以用珠芽进行营养繁殖，因为轮藻的珠芽也像被子植物中的鳞茎、块茎和块根一样，在适宜的环境条件下，也能产生根和芽，发育为新植株。

2. 有性生殖 (sexual reproduction)

雌雄配子囊成熟后，藏精器的盾形细胞互相分离，使盾柄细胞、头细胞及其生长的藏精器丝体暴露出来。不久，在适宜的时间，一般是在早晨，游动精子即通过藏精器丝体细胞壁上的小孔逸出，游泳于水中。在藏卵器成熟时，螺旋细胞在冠的下面互相分离形成 5 条裂缝，游动精子即通过这种裂缝进入藏卵器内与卵进行受精作用。受精后的卵称为受精卵 (oospore)。

受精卵是轮藻生活史中唯一的二倍体，具有一层厚壁，内含有丰富的淀粉和脂肪，经数星期或数月后，即开始萌发。萌发前，受精卵的核移向顶端，并进行两次连续的分裂（其中的第一次为减数分裂）成为 4 个单倍体的子细胞核。然后，在受精卵的顶部出现横壁将它分裂成两个不对称的细胞：上面的一个较小，成透镜状，单核；下面的一个较大，含有其余的 3 个核。上面的细胞在受精卵的壁开裂时露出，纵裂成两个子细胞，并向两个相反的方向生长，分别形成假根原始体 (rhizoidal initial) 和原丝体原始体 (protouema initial)。下面的细胞保持不分裂，最后导致细胞核分解。假根原始体向下生长发育成无色丝状、有节和节间分化的假根，原丝体原始体则向上生长发育成为一条绿色也有节和节间分化的丝状体，称为初生原丝体 (primary protonema)。在初生原丝体的下面的第一个节上产生假根和次生原丝体 (secondary protonema)，在其下面的第二个节上产生一轮附属物，其中的一条发育成主轴，并进一步生长分化出植物体的各部分，而其余的附属物保持简单的绿色丝状体。

轮 藻 纲

CHAROPHYCEAE

形态特征与轮藻门相同。

如果包括古轮藻在内，多赞同 K. Madler (1953) 的分类意见，按轮藻化石藏卵器包

围细胞（即螺旋细胞）从底部向上生长的方向分为 3 个目，即直立轮藻目（Sycidiales）右旋轮藻目（Trochiliscales）和左旋轮藻目（Charales）。现生轮藻均归隶于左旋轮藻目，简称轮藻目。

轮 藻 目

CHARALES

形态特征与轮藻门相同。

L. Grambast (1962) 曾根据轮藻化石藏卵器的形态构造，将左旋轮藻目又分为 5 个科，并将现生轮藻均纳入其中的轮藻科（Characeae），但按现生轮藻的分类系统，本目只有轮藻科（Characeae）1 个科。

轮 藻 科

Characeae

形态特征与轮藻门相同。

轮藻科分族及分属检索表

1. 茎和小枝均无皮层 冠细胞两层 每层 5 个细胞（丽藻族 *Nitelleae*）……………2
1. 茎和小枝无或有皮层；冠细胞 5 个，排成一层（轮藻族 *Chareae*）……………3
 2. 小枝一次或多次分叉，藏精器顶生于小枝的分叉上；藏卵器侧生…………… 丽藻属 *Nitella*
 2. 小枝不分叉或单轴分叉，藏精器侧生于小枝分叉处或小枝的基部…………… 鸟巢藻属 *Toiypella*
3. 无托叶…………… 拟丽藻属 *Nitellopsis*
- 3 有托叶 但有时退化……………4
 4. 藏卵器生于藏精器下方；无皮层…………… *Lamprothamnium*
 4. 藏卵器与藏精器并生于小枝节上；无皮层或具不完全皮层…………… *Lychnothamnus*
 4. 藏卵器着生于藏精器的上方；有或无皮层…………… *Chara*