

水生植物系统学中若干问题的探讨*

王徽勤 郭友好 游浚

(武汉大学生物系)

A DISCUSSION OF SOME SYSTEMATIC PROBLEMS ON AQUATIC PLANTS

Wang Huiqin, Guo Youhao, and You Jun

(Department of Biology, Wuhan University)

关键词 水生植物, 系统学

Key words Aquatic plant, systematics

水生植物对其特殊生境的适应, 使得某些普遍存在于植物系统学中的问题在水生植物系统学领域里表现得更为突出。近年来, 作者采用细胞学、形态解剖学、生态学、植物地理学以及电镜扫描, 凝胶电泳等方法和技术对水生植物从细胞到群落的各个层次进行了综合性系统研究; 分析了水生植物的1. 环境饰变、遗传多态及由此产生的分类问题; 2. 水生植物的地理分布及生境特点; 3. 与分类有关的繁殖生物学问题; 4. 种间关系等若干问题的探讨。

在植物系统学研究领域里, 水生维管束植物(以下简称“水生植物”)的某些自然类群占有引人注目的地位。例如围绕水生单子叶植物某些类群间的关系及科属等级的处理, 就颇多分歧^[14,16,18]。

1978年以来, 我们采用细胞学、孢粉学、形态解剖学、生态学、数量统计等方法以及电镜扫描、凝胶电泳等技术手段, 对水生植物从细胞到群落的各个层次进行综合性的系统研究, 试图在水生植物系统学的研究方面形成较完整的体系。本文试图对水生植物研究中与系统学有关的若干问题作一初步的探讨。

(一) 环境饰变、遗传多态及由此而产生的分类问题

系统学的研究几乎都离不开处理分类性状及其变异。而环境饰变、遗传多态以及生

* 部分内容为中国科学院基金项目。
1986年10月6日收到。

态型分化由于直接关系到植物体性状的表现形式,理所当然地引起了研究者的普遍关注。在水生植物研究中,前两个问题尤为突出。

1. 关于环境饰变

环境因子对植物形态建成的普遍的塑造作用是不言而喻的。除植物自身遗传上的可塑性外,异质的生境,即因子的各种不同组合,必然导致其饰变幅度增大。水环境的特殊性,决定了在水生植物系统学中对环境饰变问题的考虑不能与在陆生植物研究中的考虑同等而论。

水环境虽不及陆地环境那样复杂多样,但却有其自身的复杂的一面。通常认为,陆地环境的重要生态因子包括光、温、水、土,而在水环境中则不止于此,尚应包括溶氧及水的其它理化性质等因素¹¹。就生态因子综合作用于植物而言,水生环境中可能形成更为多样的组合类型,但较少形成在陆地环境中十分多见的各类极端环境。而在事实上,极端环境对植物的作用已不再是塑造的问题,而是限制的问题。

水介质与空气介质对植物作用的显著不同,使得某些生态幅较宽的水生植物随着环境的变化而在形态上表现出更大的差异。如眼子菜属的马来眼子菜 (*Potamogeton malayanus* Miq.) 为一种沉水植物,通常多见于灌渠、湖泊,植物体在整个营养生长阶段完全沉没于水中。据我们实地观察发现,水环境的较大变化,对马来眼子菜的影响不仅通过叶形的可塑反应表现出来,在水位完全降落后的湿地上,还可出现形态上类似于陆生植物的直立而矮小的植株,与生于水环境中的植株差异极大。慈姑属的矮慈姑 (*Sagittaria pygmaea* Miq.) 叶的伸长能力有限,水深的变化可能使之完全沉水或部分露出水面。据观察,完全沉水的植株叶无柄状与叶片状两部分的分化;而叶上部露出水面的植株,则因水与空气这两种不同介质的作用而促使了叶的分化,出水部分呈匙形的叶片状,浸在水中的部分呈叶柄状。此外,介质的不同还会导致同一生态因子对植物表形塑造作用上的明显差异。以光因子而论,在空气介质中相对匀质,而在水介质中则随水深的变化,光强、光质呈明显的梯度变化,致使某些沉水或浮叶植物为获取足够的光而在不同的水深中叶柄长度及叶形相应发生很大的变化。如水车前属的海菜花 (*Ottelia acuminata* (Gagnep.) Dandy) 在水深3—4米的环境,叶柄长可达2—3米,而在水田及湖泊浅水处,柄长则不过4—20厘米。同属的龙舌草 (*O. alismoides*),叶形的变化则以线形和心形为其两个极端。

类似上述的例子,在水生植物中还相当普遍。这无疑增加了水生植物系统学中性状的选择、分析及利用的难度。但充分的了解,足够的重视结合以种群¹²研究和栽培实验等必要的研究方法,会使我们接近对植物种真正属性的客观认识,减少因环境饰变导致个体差异而造成的判断失误。

2. 关于遗传多态现象

“基因杂合状态是自然界的正常状态”。即使表形上看来相当“正常”的个体,实质上也是异质的基因型集合体。一旦这种异质性表现得引人注目时,则被称为多态现象。水

1) 又称居群 population.

生植物中相当广泛地存在杂交及兼性无融合生殖类群的事实，迫使我们在具体的分类过程中不能不特别地注意其遗传上的多态现象。

以菱属 (*Trapa* L.) 植物为例：有两种类型(分别称之为 A 和 B) 的菱总是随机地生长于同一群落中，二者的形态差别仅在于 A 的果实具 4 角，2 对宿存萼片沿脊被毛；B 的果实具 2 角，1 对宿存萼片被毛。这两种类型的植物在前人的工作中分别被定名为 *Trapa quadrispinosa* (A) 和 *T. bispinosa* (B)。另有一个类型 (C) 与前二者并不出现于同一群落，其与 A 的唯一形态学差异是 4 角皆不发育，在野外自然居群中，A、C 两个类型在花萼脱落以前从形态上根本不能区分。这一类型，被日本学者 Makino 定名为 *T. acornis*。同时他又说明，把这一类型定为新种仅仅是强调了其遗传上的无角特征。

在对上述各类型选用较多性状进行了聚类分析，并结合花粉粒观察和生境定性分析等方面的工作后，证明上述 3 种应为同一种的几个多态类型，不宜分立为种。进一步的栽培实验也证实了这一判断。典型的例子是，在同一植株的不同分枝上，分别出现了有角和无角的果实。

多态现象的产生，内在的因素在于植物的杂合性，外在的因素在于环境的异质性。通过上例，虽然对导致多态的原因未能提出足够的实验证据，但其中仍给我们以这样的启示：并非能够遗传的变异性状都适用于分类学物种的鉴别；水生植物中广泛存在的杂交现象及高比例的兼性及专性无融合生殖现象，可能是导致多态现象发生的主要原因，并使得这一问题在水生植物中较之陆生植物更为普遍而突出。

(二) 水生植物的地理分布及生境特点

植物的地理分布图式与分类之间有着直接而密切的关系，当考虑到某一类群植物的演化问题时尤其如此。在水生植物中，即使是从种一级水平来看，仍有不少属于世界性分布的类群，或至少可以说具有相当广的分布区。但对种级水平的区系分析，依然可看出水生植物具有较明显的地带性与地域性分布规律的印迹。与水生植物多广布种相对的另一个极端是其高比例的特有种的存在。这一矛盾现象为水生植物的地理分布带来了不同于陆生植物的有趣问题。

1. 水生植物的地理分布

在解释水生植物多广布种的原因时，常见的观点有：①水不象土壤那样复杂多变化，这决定了水环境相对一致性的程度较大；②水体热量条件比较稳定；③水的流动性较大，非常有利于水生植物的广泛迁移与传播^[1]。

显然，上述解释都是基于环境-地理方面的考虑，尚有某些值得进一步讨论的问题。就其中的第一点而言，由于水的环境受其周围陆地环境的很大影响，在不同土壤状况的地区，势必形成不同的水体环境，如水底基质、水的化学相及矿化度等，均可因土壤状况不同而异。况且，植物与环境间的物质交流，毕竟主要是通过水来沟通的。换言之，在同一地方的陆生植物和水生植物，与其环境间所交流的物质内容应当是比较一致的，但在量及交流的途径上可能有所不同。再就水体的热量条件来说，无疑远较陆地环境更为稳定，但是据认为水生植物一般也具有较狭的耐温性^[18]，这在一定程度上会起到抵消差异的作用。至

于水的流动性对水生植物的传播作用，则应限于一定的水系与流区之内加以考虑，即同一水系或流域内种类较为一致，当跨越一定的水系或流域后，区系组成可能发生较大的变更。可想而知，若仅从这一点考虑，水生植物中地理隔离的有效程度应该是相当大了。

由此我们认为，导致水生植物种类分布较广的原因不能只从环境-地理的角度出发去考虑，更应注重生态-生物学的观点，考虑到种间竞争的因素。一种广为流传的看法是，植物种的分布直接依赖于生境内起主导地位的自然条件。但在实际上，通常只有在绝对分布极限，也就是说在极端环境条件下，环境因子才可能起到直接限制植物种分布的作用^[20]。而大多数植物都具有一定的生态适应幅度，在幅度以内的环境中，其分布情况在相当程度上应取决于物种自身及其竞争对象所具备的竞争能力。在种间竞争剧烈的情况下，往往使一些种类的扩散受到限制，形成较狭的分布区。反之，则为植物广泛分布的可能性创造了条件。我们认为，水生植物种类较少，群落结构远较陆生植物简单，不同植物种在群落中出现于同一生态位点的机率相应较低，因此生存竞争不及陆生植物间那样强烈，这可能是导致水生植物中多广布种的一个重要原因，有必要在今后的工作中通过实验来加以验证。

尽管在植被类型的划分中，水生植物被归于隐域植被，但其中某些类群的地带性或地域性分布规律也不容否定。如水车前属植物只分布于长江以南，为比较典型的热带、亚热带分布；川蔓藻属则主要分布于沿海滩地及我国西北地区，与其特定的盐生环境密切相关^[3]。在种级水平的区系分析中更可以看出地带、地域不同而引起的成分上的差异。如眼子菜属虽然广布于温带、亚热带水域，但作为一个主要分布于温带的属，其中不少种类仅见于我国北方温带地区^[4]，如 *Potamogeton acutifolius*, *P. nodosus*, *P. filiformis*, *P. gramineus* 等。另有两种 (*P. natans* 和 *P. gramineus* var. *heterophyllus*)，除我国北方少数省区外也见于云南高原。

水生植物地理分布中另一个有趣的问题是其高比例的特有种的存在。Sculthorpe 曾通过统计认为，“特有现象在水生植物中同其拥有广泛分布一样普遍”。在他的统计结果中，水生植物的特有种高达 25—30%，远远超过陆生植物特有种的比例^[21]。何景彪¹⁾对我国眼子菜属、黑三棱属、茨藻属和香蒲属 4 属植物特有种的统计亦得出了相似的结果：4 属植物的特有种比例高达 16.17%，为我国陆生种子植物特有种成分比例 1.53% 的 10.57 倍。考虑到新特有的数量通常大大超过古特有种的数量，因此某一植物区系中特有种的百分比一般与有关该地区的隔离程度成正比。这样看来，对依靠水流来进行传播的植物，水系不同，隔离应当是充分有效的，而对尚可通过其它途径进行传播的某些水生植物来说，则可能打破这种隔离（如候鸟对眼子菜属的传播作用）。水生植物特有种在分布上的不均匀性可以说明这一问题。

2. 水生植物的生境特点

依形态特征和生态习性的不同，水生植物的生活型可以分为挺水、浮叶、漂浮和沉水 4 种类型。这 4 类水生植物的生境特点既有共同之处，又因对水体环境的具体要求不同

1) 硕士研究生论文，尚未发表。

而存在诸多差异。根据对泽泻科、水鳖科、菱科及眼子菜属等植物的生态学观察,可以对水生环境中较为重要的生态因子进行大致的归纳。其中不同的因子对不同生活型的水生植物具有显著不同的作用。如水体的静流状态,常见于流水中的种类多为沉水,而大多数浮叶种类主要生于相对静止的水体,对水流的冲击力似乎具有较低的耐性。水深则与挺水植物和浮叶植物的分布具有直接的关系,如对泽泻科和眼子菜属浮叶种类的限制;此外,水深带来的光因子的变化加上水体透明度的因素又影响到沉水种类的分布深度;但这一因子对漂浮植物如浮萍科等则没有什么影响。能够在水位涨落变幅较大的环境中生存的种类,多具有各种特殊的适应方式,如马来眼子菜的陆生型植株,眼子菜的发达根茎,以及菹草的大量特化休眠芽等。其它一些种类则不适应水位的急剧变化,象泽泻科植物等。除上述几点外,水底基质、水的化学性质等均为重要的因子。特别是水的化学性质,在以往的研究中未能予以足够的重视,而这又是一个导致环境多样化的一个显著的变量。对陕西眼子菜属植物的研究表明,属内植物在陕西省的地理分布与境内不同化学性质(主要为化学相和矿化度)的水体的地域性配置,有着显见的密切相关性。

(三) 与分类有关的繁殖生物学问题

我们没有理由不重视植物繁殖系统对表征式样的变异起作用这一有价值的线索,但是,确定性的评价应基于慎重地分析繁殖系统与表型变异之间的因果联系。

1. 水生植物的开花、授粉及与之相关的适应性变异

水生植物中,兼有虫媒、风媒和水媒的传粉途径。前两种途径,在陆生植物中相当普遍,在水生植物中同样占有很高的比例。水体环境的特殊性,使水生植物为满足授粉的需要而常常产生其特有的适应性变异。如以蝇类为传粉媒介的矮慈姑,其花序梗的长度对水深的变化具有敏感的反应,可使全部花保持恒定地露出水面;风媒的钝脊眼子菜,在较浅的水体中并不恒定地出现浮水叶,有时仅上部数叶顶端稍扩展,即可使其腋部的花序伸出水面,而在较深的水体中,则产生典型的浮水叶,以保证将花序送出水面,花序梗只是在授粉之后才于基部弯曲,将花序拉入水中完成子房的发育。

许多沉水植物的开花授粉是以水为媒介的,其某些特殊的表现可以说明繁殖方式与表征变异的相关性。

苦草属(水鳖科)中的苦草 (*Vallisneria spiralis* L.) 是一个热带、亚热带的广布种,在我国分布广,并往往为优势种。据我们的观察,苦草的繁殖器官有很多与水生环境相关的生物学特征:①雄花数量大,最高每株可达到7,000余朵,以适应传粉的需要;②雄花结构和开放习性体现了与功能的统一,雄花苞从水下释放出来,因其密闭的花被内含有气泡而升至水面,“爆破式”开花,具大小不等的3个花被,两片大的反卷,使花漂浮水面,另一片小的直立似帆,利于水面漂移;③与水深呈正相关的雌花花茎长度及其特殊结构,雌花茎长度因水深不同而异,均只保证稍大于水深值。雌花在水面呈30°左右角度,既利于漂浮,又利于授粉。此外,雌花还分泌出一些胶质,使雄花漂近雌花时,能大量吸附在其周围,方便授粉。在雌花受精成熟时,花茎螺旋盘绕,紧缩在一起,将果实拉入水下成熟着地。

2. 水生植物的营养繁殖及杂交种问题

水生植物中营养繁殖现象是十分常见的。如眼子菜属 (*Potamogeton*)、苦草属 (*Vallisneria*) 中普遍存在的根状茎繁殖, 轮叶黑藻属 (*Hydrilla*) 植物及菹草 (*Potamogeton crispus* L.) 的休眠芽繁殖, 以及某些种类的植物体断枝的再生作用等^{[5,8,11]1)}。解释这些现象与水生环境的协同性及与形态建成之间的联系还缺乏直接的实验证据, 但至少可以肯定有性与无性繁殖方式的共存是导致植物多样性分化的一个重要原因。由此深入的研究, 可能为阐明水生植物的某些类群拥有众多下等级的原因之所在。此外, 某些种类的营养繁殖体具有一些特点, 可供物种的鉴别之用。如通过轮叶黑藻属的休眠芽进行早期鉴定。

杂交种的问题同样为水生植物的分类带来许多麻烦。以眼子菜属为例, 据 Ascheson 和 Hagstrom 的分别统计, 杂种数约占全部分类群的三分之一, 并且某些杂种的亲本同时涉及数个种类, 致使类群间的形态连续变异, 难以掌握划分的标准。类似的问题还有我们在前面曾提到过的菱属植物。

上面的讨论, 大致可以说明有关繁殖生物学方面的资料对分类工作的重要性, 原因在于繁育系统大致限定了植物变异的式样, 并且能为理解分类中的某些复杂现象, 解释植物可能的演化途径提供必要的证据, 加强我们据以进行分类学判断的基础。

(四) 探讨种间关系

在近几十年里, 对分类学的最大影响之一是细胞学的贡献。染色体的数目和形态等细胞学方面的性状, 可以象其它类比资料一样加以利用。此外, 电子显微镜扫描技术的应用, 使我们有可能观察到有机体形态上更为细微的结构; 同工酶凝胶电泳等生化技术的发展, 为我们从更细微的层次认识有机体的属性提供了一条快速并可能是有效的途径。

这里, 仅通过对茨藻属 (*Najas* L.) 植物和泽泻属 (*Alisma* L.) 植物的研究, 说明一下利用新的资料探讨种间关系的初步尝试。

茨藻属在前人的工作中有分为两个亚属, 也有认为两个亚属的划分估计过高的观点。我们对该属 6 种植物染色体组型、同工酶酶谱和种子表面网隙排列形式的电镜扫描结果的分析, 支持两个亚属的划分。其中亚属 *Najas* 仅 *N. marina* L. 一种, 其核型及种皮表面网隙的排列形式与其它种类比较具有显著的特异性, 但同工酶酶谱则与亚属 *Caulinia* 中的小茨藻 (*N. minor* All.) 相似, 这可以被理解为两亚属间联系的一个证据。在 *Caulinia* 亚属的 5 个种类中, 小茨藻似乎占据了比较关键的地位, 其余 4 个种类, 有 3 个种性状分析与之关系密切。其间的形态差异, 则分别与染色体倍数、同工酶酶谱及种子表面网隙的形式相对应。令人感兴趣的一点是, 这 4 个种类的最小一对染色体均具随体。这一现象有利于说明 4 个类群间的联系。与上述 4 种形态上区别明显的多孔茨藻 (*N. footeolata* A. Br.), 在核型、同工酶酶谱及外种皮扫描特征等方面同样反映出显著的差异。只是在花药四室这一性状上, 与草茨藻 (*N. graminea* Delile) 相接近。将几方面的资料归纳起

1) 王徵勤, 1983。武汉地区苦草属植物形态分类, 同工酶、染色体的综合研究。

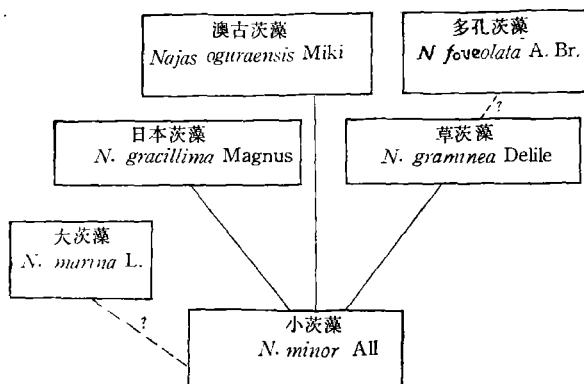


图 1 茨藻属内几个分类群的假定关系图

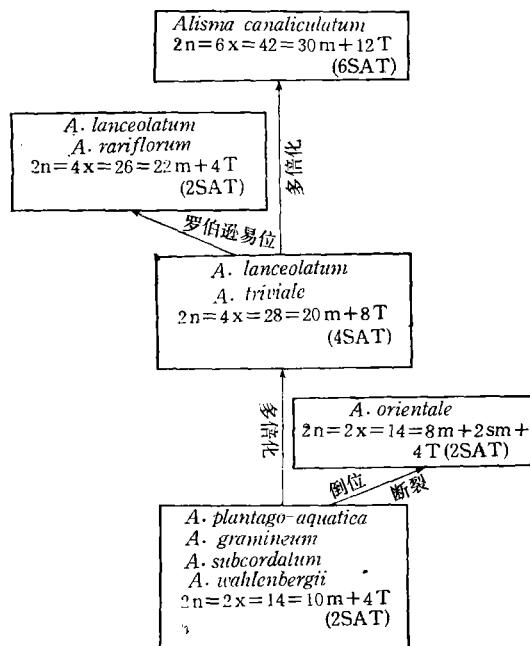
Fig. 1 Supposed relationships between some taxa of genus *Najas*

图 2 泽泻属核型进化示意图

Fig. 2 Diagram of Karyotype evolution in *Alisma*

来,可以得出图 1 所示的种间关系。

通过泽泻属的细胞分类学研究,从各种间的核型比较可以看出其核型大致有三种进化方式¹⁾。一是染色体倍性的增加,从二倍体、四倍体到六倍体种形成一个系列。二是染色体结构由对称向不对称的进化。三是核型由不对称向对称性的变异。在 3 种进化方式中,以染色体的多倍化占主导地位,其余两种方式较为少见(图 2)。据此,可以结合其它

1) 据王真强硕士研究论文(手稿)。

方面的资料对种间关系作出判断。

参 考 文 献

- [1] 中国植被编委会, 1980。中国植被。666。科学出版社。
- [2] 李恒, 1981。海菜属的分类、地理分布和系统发育。植物分类学报, 19(1): 29—42。
- [3] 陈家宽等, 1983。湖北矮慈姑居群的初步研究, 武汉大学学报(自然科学版), (1): 103—110。
- [4] ——, 1983。湖北泽泻科植物的区系特点与地理分布。武汉大学学报(自然科学版), (3): 115—163。
- [5] 陈洪达, 1985。菹草的生活史、生物量和萌发的研究。水生生物学报, 9(1): 32—39。
- [6] 赵佐成等, 1984。华南地区淡水水鳖科植物的生态特征和群落学观察。生态学报, 4(4): 354—363。
- [7] 胡婵慧等, 1981。凤眼莲等水生植物对重金属污水监测和净化作用的研究。植物生态学与地植物学丛刊, 5(3): 187—192。
- [8] 郭友好等, 1985。陕西眼子菜属植物的地理分布及生境特点。武汉大学学报(自然科学版), (1): 97—104。
- [9] ——, 1985。陕西眼子菜属植物的分类研究。西北植物学报, 5(4): 291—304。
- [10] 游凌等, 1985。茨藻属的分类——细胞学、同工酶和扫描电镜观察证据的综合分析。武汉大学学报(自然科学版), (4): 111—118。
- [11] 彭东升等, 1983。武汉轮叶黑藻属的细胞分类学初步研究, 武汉大学学报(自然科学版), (2): 103—109。
- [12] 熊治庭等, 1985。湖北菱科植物的数量分类研究 [I]。武汉植物研究, 3(1): 45—53。
- [13] ——, 1985。湖北菱科植物的数量分类研究 [II]。武汉植物研究, 3(2): 157—164。
- [14] Engler's A., 1964. *Syllabus der Pflanzenfamilien II*, 12th ed., Berlin, Gebruder Borntraeger.
- [15] Heywood, V. H., 1975. *Plant Taxonomy*, 2nd ed., Edward Arnold.
- [16] Hutchinson, J., 1934. *The Families of Flowering Plants II. Monocotyledons*, 2nd ed., Oxford at the Clarendon Press.
- [17] Odum, E. P., 1971. *Fundamentals of Ecology*, 3rd ed., CBS College Publishing.
- [18] Rendle, A. B., 1956. *The Classification of Flowering Plants vol. I*, 2nd ed., Cambridge at the Univ. Press.
- [19] Sculthorpe, C. D., 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*, London.
- [20] Walter, H., 1979. *Vegetation of the World*, 2nd ed., Springer-Verlag New York Inc.