

综 述

水生被子植物的繁育系统与进化^{*}

郭友好 黄双全 陈家宽

(武汉大学生命科学学院, 430072)

BREEDING SYSTEM AND EVOLUTION OF AQUATIC ANGIOSPERMS

Guo Youhao, Huang Shuangquan and Chen Jiakuan

(School of Life Sciences, Wuhan University, 430072)

关键词 水生被子植物, 繁育系统, 进化

Key words Aquatic angiosperm, Breeding system, Evolution

对植物繁育系统的多样化及其作用模式和机制的研究, 是理解植物各类群进化的一个重要基础。这一观点, 已被从事植物进化生物学研究的国内外学者普遍接受。本世纪三十年代基因流概念的引入, 促使人们在进化研究中, 对植物繁育系统的重要性进行了重新评价。在过去的半个多世纪, 植物进化生物学也因之而面貌一新, 并得到了飞速的发展。时至今日, 对植物进化过程中与繁育系统密切相关的一些重要机制, 已有了较为深刻的认识(如有性过程中的遗传重组与植物的变异、进而与居群进化之间的关系等)。遗憾的是, 这些认识几乎都是建立在对陆生植物研究的基础上的。特别是当我们考虑到水生被子植物作为一个特殊的生态群体, 并在许多方面表现出某些不寻常的进化式样时, 这种遗憾就更值得引起我们的格外重视。

1. 水生被子植物繁育系统的多样性

“繁育系统是指控制居群或分类群中异体受精或自体受精相对频率的各种生理、形态机制”^[1]。根据这一定义, Heywood 对植物的繁育系统进行了如表 1 的归类:

检查一下在水生植物中所观察到的种种现象, 我们不难得出这样一个结论: 在水生植物中, 几乎包括了所有主要的被子植物繁育系统类型。以泽泻科为例, 此科植物共 11 属,

* 国家自然科学基金资助课题(NSFC, No. 39570054)。

1997-04-25 收到。

表 1 繁育系统

Tab. 1 Breeding system

1 有性的(两性生殖)

- (a) 自体繁殖(自体受精), 如闭花受精
- (b) 异体繁殖(异体受精)

① 阻止自花授粉的花部结构特征

② 时相隔离特征, 如异熟现象

③ 雌雄同株

④ 雌花两性花异株或雄花两性花异株

⑤ 花粉管不同的生长率

⑥ 遗传上的自交不亲和

⑦ 花柱异长性

⑧ 雌雄异株

2 无性的(无融合生殖)

- (a) 营养繁殖有或无有性生殖

- (b) 无融合结籽偶发、兼性、专性

都具有特化无性繁殖器官。科内表现出从严格的自交、兼性的繁育系统到异体受精等多样的繁育系统。其中 *Burnatia* 属为雌雄异株; *Wisneria* 属和慈姑属 *Sagittaria* 的大部分种类为雌雄同株; *Limnophyton* 属和慈姑属的一些种具杂性花, 花序上部为雄花, 下部为两性花; 毛茛泽泻属 *Ranalisma* 等其它 7 属植物为两性花。按 Barrett 的观点, “在所有的维管植物中, 还没有哪一个类群象水生植物这样包括有更广泛的繁育系统多样性”^[2]。尽管这一说法的恰当与否尚待推敲, 但在深入考察繁育系统的作用机制时, 仍不难找到一些为水生植物所独具的、或在水生植物中表现出的更为突出的例证(如围绕水介质而发生的一些传粉现象)。

2. 水生被子植物的繁殖行为特点

作者仅在植物繁育系统一般性认识的基础上, 探讨水生被子植物繁殖行为; 而对具体的繁育系统机制将不作深入的讨论。

2.1 广泛而高效的无性繁殖

在水生被子植物中, 广泛而高效的无性繁殖构成了其繁殖行为中最为突出的一个特点。尽管在无性繁殖的方式上, 水生被子植物与陆生植物大同小异, 但就无性繁殖在各分类群中的相对分布和发生频率而言, 远高于陆生植物^[3-5]。尤为突出的是, 在大多水生植物的无性繁殖中, 往往伴有特化结构或器官的形成。以单子叶植物中的泽泻亚纲为例, 据初步统计, 隶属该亚纲的植物计约 52 属, 其中只有茨藻属、角果藻属等少数几个属缺乏特化的无性繁殖器官。

表 2 陆生植物和水生植物中最常见的无性繁殖方式(泽泻亚纲为例)

Tab. 2 The most common methods of clonal reproduction found in aquatic and terrestrial plants in Alismatidae

1) 断枝(Shoot fragments) [如花蔺属 *Butomus*, *Egeria*, *Lagarosiphon*, 苦草属 *Vallisneria*, *Cymodocium*]

2) 蔓匐状茎(Creeping stems)

a) 压条(Layers) b) 纤匐枝(Runners) [毛茛泽泻属]

c) 蔓匐茎(Stolons) [慈姑属, *Baldezia*, *Luronium*, *Enhalus*]

d) 根状茎(Rhizomes) [泽泻属 *Alisma*, *Caldesia*, *Echinodorus*, *Damasonium*, *Limnophyton*]

e) 块茎(Stem tubers) [*Sagittaria latifolia*]

3) 变态茎

a) 鳞茎(Bulbs) [黑藻属 *Hydrilla*, *Wiesneria*]

b) 球茎(Corms) [小慈姑(*Sagittaria potamogetifolia*), 利川慈姑(*S. lichuanensis*)]

4) 根出条(Root suckers)

a) 蔓匐根(Creeping roots) b) 主根(Tap roots) c) 块根(Root tubers)

5) 假胎萌(Pseudovivipary) [*Baldezia*, *Amphibolis*]

注: 以 Leakey 的归纳为基础而改制^[6]。

已有的研究工作表明, 水生被子植物中的一些多年生种类, 其群体的扩展往往主要是

通过无性繁殖来完成的。而在那些一年生的水生种类之中,有性生殖则是不可缺乏,而且往往也有十分有效的(如茨藻属 *Najas*)。即使如此,在我们所考察的居群中,无性个体也常常占有相当高的比例(如眼子菜属 *Potamogeton* 中的情况^[7])。而这种情况在陆生植物中似乎是比较少见的。由此可知,无性繁殖对水生被子植物的居群结构产生着至关重要、有时甚至是决定性的影响。

2.2 相对有限的有性生殖

水生被子植物在拥有发达无性繁殖的同时,还表现出有性生殖相对有限的另一特点。正如 Grace 所指出的那样,“与有性繁殖相比,无性繁殖表现得更为突出”^[5]。这一点从对已有研究文献的分析也可得到间接的证实。1980—1990 年间发表于“*Aquatic Botany*”杂志上与繁殖生物学相关文献的统计结果表明,涉及有性生殖内容的文章不及有关无性繁殖内容文章的 1 / 10。这至少说明在前期的研究中,水生植物的有性繁殖没有像无性繁殖那样引起更多研究者的关注。

但在水生被子植物中,并非有性生殖不及无性繁殖重要。无性繁殖“突出”不等同于“重要”,有性繁殖“有限”并不意味着“次要”。特别是当我们从生物进化的意义来考虑时,将这一认识作为出发点就显得尤为重要。

对水生被子植物表现出有限的有性生殖,不少学者持“过度的营养活动抑制了有性生殖”的观点^[2]。这从资源配置的角度来看无疑是合理的,但似乎不是唯一原因。此外,不成功的有性繁殖可作为重要的原因之一。目前,人们对水生被子植物源于陆生祖先的观点已不再持有异议。关于水生被子植物与陆生植物之间的关系,Sculthorpe 在其经典著作“*The Biology of Aquatic Vascular Plants*”中有一段精彩的论述:“只是在有性繁殖阶段,水生被子植物才暴露了它与其陆生祖先之间的联系”^[3]。大多数水生被子植物趋于产生气生花这一特点,为 Sculthorpe 的论断提供了强有力的证据。

综合 Cook^[8] 和 Les^[9] 的分别统计,在被子植物中约 79 科、380 属植物拥有水生种类,其中典型的风媒植物占 119 属,另外是大量虫媒或其它繁殖途径的植物类群,而真正的水媒仅分布于 18 个属中,且其中大多为单子叶植物,海生植物就占去了 12 属。这些属往往包括有为数有限的种类。不难理解,在从陆向水的成功过渡之中,环境压力的选择对水生被子植物的有性生殖行为将产生巨大影响,如水位上升对大多数趋于产生气生花的种来说,要完成有性生殖是很困难的,进而使之为进化付出相应的代价——有性生殖成功率的大大降低。

2.3 环境因素作用下有性与无性繁殖之间的交替现象

有性与无性繁殖之间的交替现象在水生被子植物中具有相对的普遍性,并且在大多数情况下都与环境因素,甚至地理分布都有着十分密切的关系(如菹草 *Potamogeton crispus*, 眼子菜 *P. distinctus*, 小叶眼子菜 *P. pusillus* 等等)。Vuillue 对泽泻科 *Baldellia* 属的繁殖生物学研究表明^[10],此属存在着 Warner 提出的有性与无性之间的进化平衡^[11]。另外的例子也证实这种交替机制的存在与生境和生活史相联系。海生水草大叶藻(*Zostera marina*)在相邻的生境中采取一年生和多年生的策略。单位面积上一年生大叶藻的种子量是多年生的 7 倍多;与多年生相比,一年生的大叶藻将最大的生物量配置到开花的结构中,损耗营养结构^[12]。蓖齿眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)在三个不同条件的居群中,

分配到有性繁殖的资源在占总生物量的 5—42% 之间变动, 这依赖于生境是荫蔽还是部分暴露^[13]。

3. 与繁育系统密切相关的若干进化问题

3.1 趋同进化 (Convergent evolution)

从系统发育的角度出发, 人们今天已不再怀疑水生植物在其演化过程中经历了多次的起源。据 Cook 最近就水生植物之系统学分布所进行的初步统计分析, 有证据表明从陆到水的演化事件在显花植物中至少发生过 50 次以上, 甚至可能多达 200 次^[14]。而在适应水生环境的过程中, 在水生植物中所引起的趋同进化较之在陆生植物中远为突出, 其结果往往导致系统学上的一些多元集合类群的产生。例如传统上所采用的沼生目 (Helobiae) 这一分类范畴, 如今已充分认识到其非自然性, 进而被划分为数个更趋合理 (较能客观反映其成员间系统发育关系) 目的。而我们知道, 高等级分类群的划分, 一向是很注重生殖结构 (部分地反映繁育系统类型) 的特点 (包括花、果), 但实际上, 至今对已作出的上述划分仍存在疑议。其原因在于, 趋同进化不仅导致水生植物在营养结构上表现出了高度的一致性, 而且以同样的压力作用于其生殖结构, 并引起相应的趋同效应。

3.2 低水平的物种分化速率 (或称为保守的大进化模式, *Conservative macroevolutionary pattern*)

大多数典型的水生植物科属, 包含远比陆生植物少的物种, 特别是那些从生殖到营养生长的整个生命周期均已高度适应沉水环境的类群, 平均每属不过数种而已^[9]。Sculthorpe^[3]统计, 在 33 科严格的水生植物中, 少于 10 属的科就有 30 个, 13 个科只有一属, 3 个科只有一种。导致这种缓慢物种分化速率的原因何在? den Hartog 基于对海生被子植物的研究, 将其归因于相对一致的环境^[15]。然而, 内陆水体环境的异质性是不言而喻的。并在理论上为各居群的独立分化提供了有效的隔离条件。如此看来, 问题的症结似乎仍在繁育系统方面: 一是内陆水体在分布上的不连续性——类似陆岛效应——对水生植物基因流的限制导致进化的最直接、最主要的原料——重组变异的短缺; 二是由发达无性繁殖所必然引起的表型与遗传结构上的高度稳定性。对 18 属沉水植物的繁育系统的研究表明 (13 个属有雌雄异株的种), 尽管在某些种中存在着潜在的高度异花受精, 但许多水媒植物居群优势的无性繁殖和克隆生长作用可能限制杂交, 居群的遗传结构显示出低水平的分化和高度的同形合子。在这些类群内转向为无性繁殖, 提供了一个缓慢物种分化速率的解释^[9]。在此之前, Hutchinson 曾提出低水平的有性繁殖很可能是居群遗传变异低的原因^[4]。

3.3 水媒传粉的进化

Arber 曾指出, 水生植物对其生存环境的成功适应, 将以有效的水媒传粉机制的形成成为最终标志。这一观点已为当今的许多研究者广为接受^[3, 15, 16]。问题在于, 这种从空气中传粉到水下传粉的转变又经历了怎样的一个发生与发展过程, 至今仍在探索之中。

水生植物除具有类似于陆生植物的虫媒、风媒传粉系统之外, 还具有一种独特的传粉方式——水媒传粉 (Hydrophily)。大约 380 属水生种类的被子植物中, 其中 119 属 (31.3%) 是风媒的, 另 100 属有明显的陆生近缘也是风媒的。看来在水生植物中风媒不是一个与水生环境有重要联系的特征^[8]。Faegri 和 van der Pijl 指出水媒传粉显然是一种来自风媒或

虫媒的衍生状态^[18],其直接的祖先应为风媒^[9]。水媒传粉仅见于被子植物7个科中的18个属。

水鳖科(Hydrocharitaceae)的传粉系统显示出一个特殊的序列。水鳖属(*Hydrocharis*),海菜花属(*Ottelia*)和*Stratotes*是严格的虫媒传粉,形态学和解剖学证据表明与这3属最接近的沼草属(*Limnobium*)是空气传粉的。*Appertiella*,海菖蒲属(*Enhalus*),软骨草属(*Lagarosiphon*),*Maidenia*,虾子草属(*Nechamandra*)和苦草属(*Vallisneria*)6属,雄花从母体上脱离后,通过风或水流,将花粉直接从雄蕊送到柱头上。黑藻属的传粉是雄花从母体释放后,突然开裂,冲到空气中的花粉再降落到柱头,完成授粉。*Elodea*花粉释放于水表面,被风或水流传递给柱头。海水生的喜盐草属(*Halophila*)和泰来藻属(*Thalassia*)有可湿性花粉(Wettable),传粉在水下进行^[8]。水鳖科中虫媒、风媒、水表(Epihydriophily),水下(Hypoedriophily)传粉的多种方式暗示了一条水媒传粉的途径。

业已发现*Amphibolis*,丝粉藻属(*Cymodocea*),二药藻属(*Halodule*),川蔓藻属(*Ruppia*)等属花粉释放于水表面并粘附在一起,形成花粉笺(Search vehicles);以及象苦草属等以雄花的方式在水表面(二维空间)来搜寻雌花,提高了花粉与柱头相遇的机会。另外*Amphibolis*和二药藻属花的柱头丝状,而淡水种川蔓藻属和*Lepilaena*的柱头象帽子,这些柱头表面的扩大,更增加花粉与柱头的碰撞概率。海生水草大叶藻科(Zosteraceae),丝粉藻科(*Cymodoceaceae*),具有丝状花粉(Filiform pollen),根据计算机模拟可能的碰撞几率,球形花粉转变为棒形(长形)花粉增加了水下三维空间的传粉效率^[19]。Guo等在角果藻(*Zannichellia palustris*)发现另一种水下三维传粉方式,花粉形成有预兆的浮云缓慢降落到柱头上,授粉率也相当高^[20]。这似与空气中黑藻属(*Hydrilla*)爆发式的三维传粉有异曲同工之妙。茨藻属(*Najas*)花粉具有在水中萌发的能力,伸出的花粉管(类似丝状花粉)同样增加捕捉柱头的机会。“这些开花的水生植物证明了朝着有效的传粉策略发展的趋同进化”^[20-21]。

在水媒传粉机制的进化过程中,水环境压力对植物花部结构的“可湿性”(Wettable)选择,被认为是水媒传粉系统进化最重要的一个动力^[7,17]。小眼子菜(*Potamogeton pusillus*)和*Althenia filiformis*^[23]在水下气泡(Bulb-pollination)传粉和水表传粉,可认为是干态花粉向湿态花粉演化的过渡典型。花粉可湿性增强观点的证实还须来自于系统学上的比较研究。

3.4 趋向于自交的进化

在有花植物中,与所有提高异交(Outbreeding)机制相反的是大量提高对自花受精的适应。Darwin(1876,1877)是第一位评价植物中异交机制的功能和意义的研究者。杂交子代优势的阐述导致其后的追随者,试着解释在植物繁殖系统中任何变异,看作是对杂交的适应^[24]。然而,自交在两性花植物中是一种相当普遍而又频繁发生的现象。一些遗传上自交不亲和为基础的专性异交的分类群转向自交系统发育的例子常有报道^[25,26]。雨久花科风眼莲属(*Eichhornia*)有8种淡水植物。大花的、异交的、三型花柱种(*E. azurea*,*E. crassipes*,*E. paniculata*)中出现半同型花柱(Semi-homostylous)的居群,而在小花的、优势自交、半同型花柱的种*E. diversifolia*,*E. heterosperma*,*E. paradoxa*中有三型花柱综合征遗留的痕迹。表明此属繁育系统的进化,通过重复打破三型花柱以致产生自交的半同

型花柱居群^[26]。本文作者之一曾对眼子菜属花生物学进行了研究。雌雄异熟在眼子菜属内广泛存在,并不意味着完全阻止自交。即使是那些认为最强烈的雌雄异熟的种类,也表现出雌雄花期部分重叠。而且大多数眼子菜属植物表现出的非寻常的开花形式(被片爪部伸长),使得被片、花药和柱头的空间排列格局在花粉释放的初期极利于自花授粉。不同控制条件下结实率的变化表明,几乎所有种类(供试材料11种)都具有良好的自交结实能力。蓖齿眼子菜水下传粉借助“气泡”的作用在短时间内完成,几乎无一例外地导致自花或偶然的同株异花传粉和果实的产生。此属中雌雄异熟程度的减弱呈现出与供试种类的适水性(Aquaticness)明显相关的系列。故此,作者提出,这一现象指示了水环境的压力对向专性自交系统的演化具有加速,甚至很可能具有导向作用^[7]。除眼子菜科外,泽泻亚纲中的泽泻科、水鳖科、花蔺科(Butomutaceae)等都出现了一些转向自花受精,乃至闭花受精的属或种。如 *Baldellia* 属基本上是昆虫传粉的,也有自花传粉的倾向, *B. alpestris* 在意外的沉水情况下,传粉就在花蕾中进行^[10]。长喙毛茛泽泻(*Ranalisma rostratum*)等在花未开放之前,花粉产生的花粉管就到达了柱头^[27]。

繁育系统的转变被认为可能来自影响有效传粉比率的环境变化^[28]。这一观点被提出并正被检验。水生植物承袭了近缘陆生祖先的传粉系统,水生环境迫使水生植物朝着适水的传粉系统方向发展,或者趋向于自交乃至无性系繁殖以保证生存成功。

参 考 文 献

- [1] Heywood V H. 植物分类学. 柯植芬译, 北京: 科学出版社, 1979
- [2] Barrett S C H et al. Evolutionary processes in aquatic plant populations. *Aquat Bot*, 1993, 44:105—145
- [3] Sculthorpe C D. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold, London 1967
- [4] Hutchinson G E. Treatise on Limnology. III. Limnological Botany. New York: John Wiley, 1975
- [5] Grace J B. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquat Bot*, 1993, 44:159—180
- [6] Leakey R R B. Adaptive biology of vegetatively regenerating weeds. *Adv. Appl. Biol.*, 1981, 6:57—90
- [7] Guo Youhao. Studies on the floral biology of some genera of Potamogetonaceae Sensu Lato. PH. D. Thesis. Wuhan: Wuhan Univ. 1990
- [8] Cook C D K. Wind pollination in aquatic angiosperms. *Ann Missouri Bot Gard*, 1988, 75:768—777
- [9] Les D H. Breeding system, population structure and evolution in hydrophilous angiosperms. *Ann M Bot Gard*, 1988, 75:819—835
- [10] Vuille F L. The reproductive biology of the genus *Baldellia* (Alismataceae). *Pl. Syst. Evol*, 1988, 159:173—183
- [11] Warner R R. Sexual—sexual evolutionary equilibrium. *Amer Naturalist* 1978, 112:960—962
- [12] Keddy C J, Patriquin d J. An annual form of eelgrass in Nova Scotia. *Aquat Bot*, 1978, 5:163—170
- [13] Kautsky L. life-cycles of three *Potamogeton pectinatus* L. populations, at different degree of wave exposure, in the Asko area, northern Baltic Proper. *Aquat. Bot*, 1987, 27:177—186
- [14] Cook C D K. Aquatic Plant Book. The Netherlands: SPB—Academic Publishing, 1990
- [15] Den Hartog C. The sea—grasses of the world. Amsterdam: Noth—Holland Publ. Comp. 1970
- [16] Arber A. Water plants: a study of aquatic angiosperms. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1920
- [17] Philbrick C T. Evolution of underwater outcrossing from aerial pollination system: a hypothesis. *Ann. M. Bot. Gard*, 1988, 75:836—841

-
- [18] Fager K, & van der Pijl L. The principles of pollination ecology 3rd. Oxford: Pergamon Press Ltd., 1979
 - [19] Cox P A, Knox R B. Pollination postulates and two-dimensional Pollination in hydrophilous monocotyledons. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1988, 75(3):811—818
 - [20] Guo You-hao et al. Pollination ecology of *Zannichellia palustris* L. *Aquat Bot.*, 1990, 38:341—356
 - [21] Cox P A. Hydrophilous pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1988, 19:261—280
 - [22] Cox P A & Knox R B. Two-dimensional pollination in hydrophilous plants: convergent evolution in the genera *Halodule* (Cymodoceaceae), *Halophila* (Hydrocharitaceae), *Ruppia* (Ruppiaceae), and *Lepilaena* (Zannichelliaceae). *Amer J Bot.*, 1989, 76:164—175
 - [23] Cook C D K, Guo Youhao. A contribution to the nature history of *Althenia filiformis* Petis (Zannichelliaceae). *Aquat Bot.*, 1990, 38:261—281
 - [24] East E M. The distribution of self-sterility in the flowering plants. *Proc Am Philos Soc.*, 1940, 82:449—518
 - [25] Stebbins G L. Adaptive radiation in angiosperms I. Pollination mechanisms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1970, 1: 307—326
 - [26] Barrett C H. Evolution of breeding system in *Eichhornia* (Pontederiaceae): a review. *Ann. M. Bot. Gard.*, 1988, 75:742—767
 - [27] 王建波, 汪小凡, 陈家宽等. 长喙毛茛泽泻繁殖特性的初步研究. 武汉大学学报(自然科学版), 1993, 39(6):130—132
 - [28] Wyatt R. Pollinator-plant interaction and the evolution of breeding system. In Leslie Real (ed): *Pollination Biology*. Orlando, Florida: Academic Press Inc. 1983:51—86