维普资讯 http://www.cqvip.com

水鳖科植物花和花序的形态学及发育的基本式样

唐赛春[1,2]，王玉国[1,3*]，刘 演[1]，韦发南[1]，夏念和[2]

(1. 广西壮族自治区 中国科学院 广西植物研究所，广西桂林 541006；2. 中国科学院华南植物研究所，广东广州 510650；3. 中山大学生命科学学院，广东广州 510275)

摘 要：通过野外调查，结合实体解剖和扫描电镜观察，对国产水鳖科植物花和花序的分化式样及花部结构多样性进行了研究，并探讨了水鳖科植物的花部发育的基本式样，结果表明，在花部是三基数的植物中，如水筛属(*Blyxa*)、水车前属(*Ottelia*)等，花器官原基以轮状，向心发育，辐射对称的方式发生，后一轮倾向于与前一轮相交替；在花部非三基数的植物中，如虾子草属(*Nechamandra*)，苦草属(*Vallisneria*)等，由于部分花器官缺失，花器官原基呈不规则发生。

关键词：水鳖科；花；花序；形态；结构多样性；发育基本式样

中图分类号：Q944.58 **文献标识码**：A **文章编号**：1000-3142(2003)06-0543-06

Morphology and developmental model of flower and inflorescence in Hydrocharitaceae

TANG Sai-chun[1,2], WANG Yu-guo[1,3*], LIU Yan[1], WEI Fa-nan[1], XIA Nian-he[2]

(1. *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuangzu Autonomous Region and Academia Sinica*, Guilin 541006, China; 2. *South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Science*, Guangzhou 510650, China; 3. *School of Life Sciences, Zhongshan University*, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Differentiated patterns of flower and inflorescence and diversity of floral structure in Chinese Hydrocharitaeae have been discriminated by field investigation and floral anatomy. Developmental model has also been discussed by the observation under scanning electron microscope(SEM). Floral primordia are initiated on radii verticallately and in actinomorphic way in the groups with trimerous flower, such as *Blyxa* and *Ottelia*, which the latter whorl tend to be alternate with the former one. However, they are initiated irregularly by losing the floral organs partly in the groups with non-trimerous such as *Vallisneria*, *Nechamandra*.

Key words: Hydrocharitaceae; flower; inflorescence; morphology; structure diversity; developmental model

水鳖科植物皆为水生，包含有 17 属，约 80 种，中国产 9 属，其中 6 属为淡水生种类，3 属为海水生种类(孙祥钟等，1992)。雌雄同株或异株。花和花序对特殊的传粉方式(如水媒传粉)有广泛的适应，大多数种类的花和花序的形态结构发生了饰变。有的为多数小花甚至几百朵集成的花序，有的为仅一朵单花形成的花序；有的花各部为三基数，有的花各部不为三基数等。本文通过观察并结合相关文献(Cook，1998；Kaul，1968，1969，1970；Posluszny 和 Charlton，1993；Scribailo 和 Posluszny，1985；唐赛春

收稿日期：2002-08-22 **修订日期**：2002-10-28

基金项目：中国科学院生物分类区系特支费；广西科学院基金。

作者简介：唐赛春(1973-)，女，云南石屏人，助理研究员，硕士，植物学专业。* 为通讯作者

维普资讯 http://www.cqvip.com

等,2002),对水鳖科植物花和花序进行了概括分析。

1 材料和方法

材料详见表1。

野外实地考察各种植物生活状态下花序和花的基本形态结构、花部变异的基本式样等方面情况。

采集不同发育时期的实验材料固定于FAA,进行一般形态观察和实体解剖观察,以探讨花和花序的分化式样及花部数量变异情况,并利用扫描电镜进行花器官发生发育研究。凭证标本存于广西植物研究所标本馆(IBK)。

表1 材料

Table 1 Materials

属名 Genus	种名 Species	产地 Source	凭证标本 Voucher specimens
水筛属 *Blyxa*	水筛 *B. japonia* (Miq.) Maxim. ex Asch. u. Gürk	云南石屏宝秀 Baoxiu, Shiping, Yunnan	唐赛春 T01 Tangsaichun T01
		江西东乡岗上积 Gangshangji, Dongxian, Jiangxi	王玉国 W001 Wangyuguo W001
	有尾水筛 *B. echinosperma* (Clarke) Hook. f.	云南石屏宝秀 Baoxiu, Shiping, Yunnan	唐赛春 T02 Tangsaichun T02
水车前属 *Ottellia*	水车前 *O. alismoidea* (Linn.) Pers.	云南石屏宝秀 Baoxiu, Shiping, Yunnan	唐赛春 T03 Tangsaichun T03
		武汉市东湖 East lake, Wuhan	王玉国 W002 Wangyuguo W002
	海菜花 *O. acuminata* (Gagnep.) Dandy	云南石屏宝秀 Baoxiu, Shiping, Yunnan	唐赛春 T04, T05 Tangsaichun T04, T05
	路南海菜花 *O. acuminata* var. *lunanensis* H. Li	云南路南长湖 Long lake, Lunan, Yunnan	唐赛春 T06, T07 Tangsaichun T06, T07
虾子草属 *Nechamandra*	虾子草 *N. alternifolia* (Roxb.) Thw.	广西桂林雁山 Yanshan, Guilin, Guangxi	唐赛春 T08, T09 Tangsaichun T08, T09
苦草属 *Vallisneria*	苦草 *V. natans* (Lour.) Hara	广西桂林雁山 Yanshan, Guilin, Guangxi	唐赛春 T10、T11 Tangsaichun T10、T11
黑藻属 *Hydrilla*	黑藻 *H. verticillata* (Linn. f.) Royle	广西桂林临桂 Lingui, Guilin, Guangxi	唐赛春 T12、T13 Tangsaichun T12、T13

图1 水筛花序的发生

Fig. 1 The formation of inflorescence of *Blyxa japonica*

1-生殖生长前,腋芽近球形(×300); 2-生殖生长时,腋芽伸长,一侧形成营养部分继续生长,一侧发育为花序原基(×300); 3-花序原基基部产生突起,形成苞片原基,发育为佛焰苞,包着花序原基(×300)。V-营养芽; B-苞片; F-花原基或花序原基。

1-The subglobose apex of vegetative bud just before reproductive growth(×300); 2-The elongating vegetative bud at the time of reproductive growth(×300); 3-The formation of spathe(×300). V-Vegetative bud; B-Bract; F-Flower or inflorescence primordia.

2 结 果

2.1 花序

花序顶生或腋生于苞片愈合成的佛焰苞内。苞片所包被的复合结构为多数花形成的花序,如虾子草属、苦草属、水车前属的雄花序;或为一单花如黑藻属。

Kaul(1969)认为,水鳖科植物佛焰苞由最低的两个苞片形成,其内是一个花和合轴形成的复合结

维普资讯 http://www.cqvip.com

构。花序的进化包含了除最低一、二枚苞片外的所有苞片的缺失和在一些种类中合轴贴着到花梗上，如海菜花，以及在另一些种类中花梗愈合，后形成的花相继缺失，最终只剩下一朵单花(Kaul，1970)，如黑藻。从花部发育的方式来看(以水筛为例)，营养生长转变为生殖生长时，腋芽由半球形(图 1:1)逐渐伸长，一侧形成营养部分继续生长，另一侧发育为花序原基(图 1:2)。在花序原基的基部产生苞片原基，发育形成佛焰苞，包着花序原基。花序原基在佛焰苞内继续发育成 1 或多数花(图 1:3)。

2.2 花

2.2.1 花的类型　在水鳖科中既具有结构完整且较原始的两性花如水车前，也具有结构简化较为简单而特化的单性花。根据雌蕊和雄蕊的存在与否划分水鳖科花的类型：a. 两性花类型：主要存在于水车前属和水筛属的部分种类。b. 假两性花类型：雄花中有退化心皮，雌花中有退化雄蕊，如海菜花和水鳖属(*Hydrocharis*)等植物的花。c. 单性花类型：单性雄花和单性雌花，如黑藻属等植物的花。

水鳖科两性花类型较少，且为该科中原始类型，大多数种类都属假两性花类型，仅少数为纯单性花类型。雌花一般具退化雄蕊，雄花中有的具退化心皮，有的无。可能该科中单性花由两性花发展而来，例如：两性花的水车前，经过两条路线的演化，发展成为海菜花等类型的雄花和雌花。即：雄蕊退化消失或仅剩退化雄蕊，发展成雌花类型；或是心皮退化消失或仅剩退化心皮而发展成为雄花类型。雌花比两性花特化，而雄花较雌花更为特化。雄花的花部数目及结构简化，利于花粉的释放，且数目较多，能提供大量的花粉，保证了各种传粉方式的成功性及对生境的适应性。

2.2.2 花部结构多样性　佛焰苞：一般为 2 枚苞片愈合而成，水鳖属的雌花仅一枚苞片。水鳖属、水车前属、海菖蒲属(*Enhalus* R. C. Rich.)和黑藻属的雄花佛焰苞具翅或肋。佛焰苞在喜盐草属(*Halophila* Thou.)、水鳖属中是分裂的，在其它属是愈合的。雌花佛焰苞宿存于果实周围，雄花佛焰苞开放后仍可存在，厚的佛焰苞可保护果成熟和柔弱的雄花免受食草动物和干旱的威胁。

花被片：比较特化，最明显的是在大小和数目方面，虫媒传粉的种类花瓣大而艳丽，如水车前属；水媒传粉的种类花瓣小，退化或无，如喜盐草属等；有的水媒传粉的种类开花时花被片反卷，如苦草属、虾子草属、黑藻属和海菖蒲属，把雄花花粉载到水面，到达柱头完成授粉。花被片数目一般 6 枚，两轮排列，可明显地区分为外轮花萼和内轮花瓣，属异被花类型(Posluszny 和 Charlton，1993)。有的种类数目简化，整轮缺失如喜盐草(*Halophila ovalia*)或一轮的部份缺失如虾子草属、苦草属植物的雌花。

雄蕊群：雄蕊 3、6、9 甚至更多(苦草和虾子草为 2)，2～4 室，纵裂。一般雄蕊数目在特定种类中是恒定的，但有的种类雄蕊数目变化多，如水车前，雄蕊数为 3、4、5、6、9、10 等。从花器官发生的方式看，雄蕊轮状，交替发生，一般 3 个排成一轮。如海菜花、水鳖均为三基数，第 1、3 轮对萼，第 2、4 轮对瓣。

雌蕊群：在整个泽泻亚纲中是最特化的，其子房下位，心皮 3～20，在子房部位合生，花柱及柱头部位分离，数目在每个类群中大致恒定。花柱数目和心皮数目相同，每个花柱常分裂为 2 个长柱臂。在该科中，多心皮的属是最原始的属，如水车前属心皮 3～20；三心皮、胚珠多数的属是中间类型，如水筛属和苦草属；而三心皮、胚珠少数的属为该科中最为进化的属，如黑藻属。子房内有几个至多数直生胚珠或倒生胚珠，有的花中两种类型的胚珠都有。其下位子房具有保护胚珠免受传粉昆虫伤害等的适应作用。

花梗：有的具长花梗如水车前属，海菖蒲属等；有的无花梗如喜盐草属的雌花；有的花梗在开花后弯曲如水车前属，水筛属把成熟的果推到水下进入泥中；有的授粉后花梗缠绕，把果实拉到水面下如苦草属；有的种类的花梗无变化，果实仍保留在开花时的位置，如水鳖属。

2.3 花部发育基本式样

通过扫描电镜观察(图 2、3)，并与相关类群作比较分析，得出水鳖科植物花部发育的基本式样(表 2)。

由此可以看出，在水筛属、水车前属等花部为三基数的类群中，花器官原基主要以轮状、向心发育、辐射对称的方式发生；在苦草属、虾子草属等花部非三基数的植物中，花器官原基的发生不规则，但仍为向心发育。

3　讨　论

从形态演化分析，水鳖科原始的花序如水车前属与花蔺科的花蔺属(*ButomusLinn*)和黄花蔺属

维普资讯 http://www.cqvip.com

(*Limnocharis* Humb. et Bonpl.)花序相似，可能来自类似花蔺科的祖先(Kaul,1970)，由多分枝经过花梗和合轴逐渐愈合，发展到高度压缩，最终佛焰苞内只剩下一朵单花。花序的饰变与传粉方式由虫媒

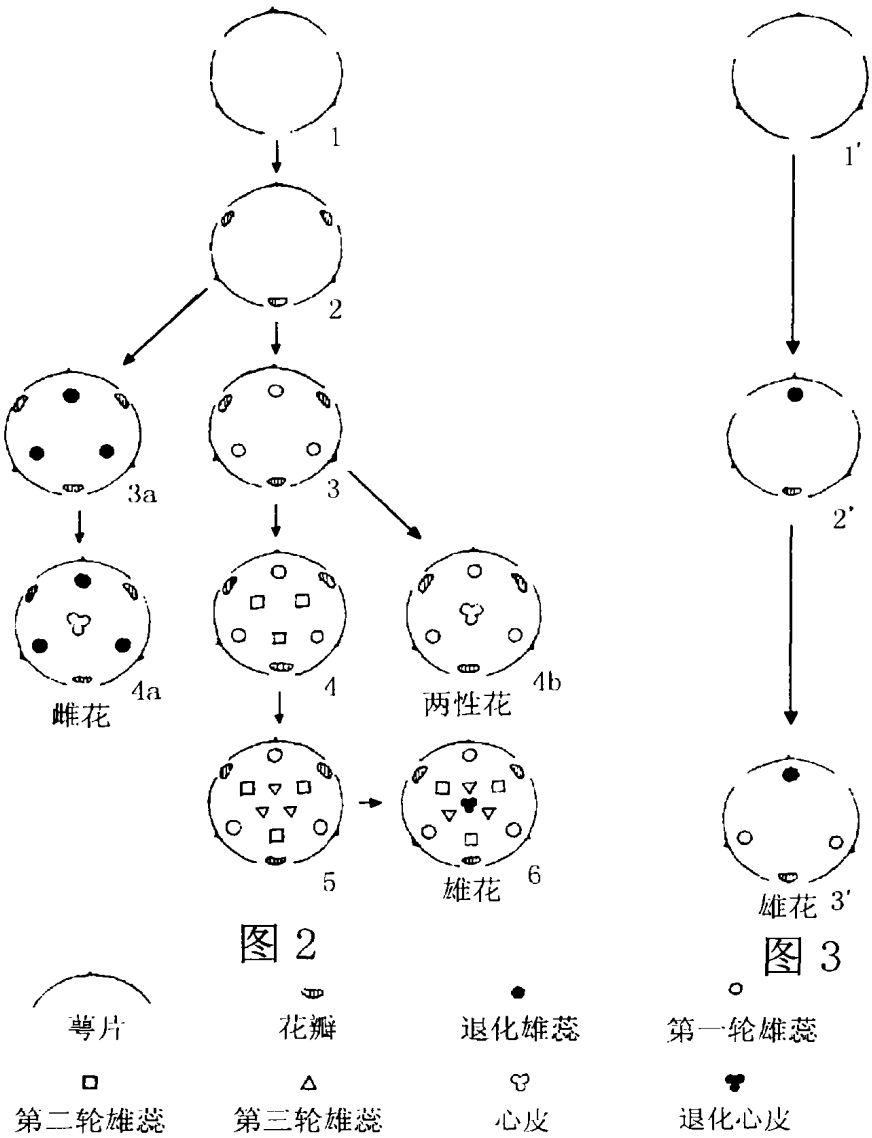

图 2 花部为三基数的植物(如水筛属、水车前属、水鳖属)的花器官以轮状，向心，后一轮与前一轮相交替的方式发生

Fig. 2 Floral primordia are initiated on radii verticillately and in actinomorphic way, in the groups with trimerous flower, such as *Blyxa*, *Ottelia*, *Hydrocharis*, which the latter whorl primordial tend to be alternate with the former one

1. 萼片原基的发生；2. 花瓣原基的发生；3. 雄蕊原基的发生；3a. 退化雄蕊原基的发生(雌花)；4a. 心皮原基的发生(雌花)；4b. 心皮原基的发生(两性花)；4～5. 第二、三轮雄蕊原基的发生(雄花)；6. 退化心皮的发生(雄花)。

1. The initiation of sepal primordia; 2. The initiation of petal primordia; 3. The initiation of stamen primordia; 3a. The initiation of staminode primordia in the female flower; 4a. The initiation of carpel primordial in the female flower; 4b-The initiation of carpel primordial in the bisexual flower; 4～5. The initiation of the second and third whorls of stamen primordia in the male flower; 6. The initiation of the rudimentary carpel primordia in the male flower.

图 3 花部非三基数的植物(如虾子草属、苦草属)雄花的花器官不规则发生

Fig. 3 Floral primordia are initiated irregularly in the groups with non-trimerous flower, such as *Nechamandra*, *Vallisneria*.

1. 萼片原基的发生，一个萼片原基小，另外两个等大；2. 一个花瓣原基和一个退化雄蕊原基的发生；3. 两个雄蕊原基的发生。

1. The initiation of sepal primordia; 2. The initiation of one petal and one staminode primordia; 3. The initiation of two stamen primordia.

维普资讯 http://www.cqvip.com

到水媒传粉、由陆生到海生和淡水生的习性有密切联系。该科植物的虫媒传粉的类群具有最原始的花和最原始的雄花序，演化为水媒传粉的类群在花和花序都较特化(Kaul，1968，1970)，如黑藻属。水鳖属花序在该科中不够特化，它们可能是从陆生到水生习性、从完全花到雌雄异株、从多分枝到高度压缩的花序过渡类型(Kaul，1968)。其中，雌花序要比雄花序特化得多，雌花序所包含的花的数目较少。如水车前属海菜花，每个雌花序包含有 2～4 朵雌花，而每个雄花序包含有 10～50 朵雄花。

在花器官的发生方面，研究表明：水鳖科植物萼片原基的发生以轮状发生为主。花瓣原基也为轮状发生，并与前一轮的萼片原基相交替，但在有些种类中则为不规则发生，这些种类花瓣整轮缺失或部分缺失如虾子草、苦草、*Maidenia*。雄蕊原基轮状发生，1～4 轮，而有的种类雄蕊仅 2 枚如虾子草。雌蕊原基也是轮状发生的。退化雄蕊原基轮状发生，有的种类退化雄蕊无或仅 1 或 2。发育类型为向心发育。

表 2　水鳖科植物花部发育式样表

Table 2　Floral development model of Hydrocharitaceae

属 Genus	种 Species	花类型 Floral type	发生方式 Developmental pattern	发育类型 Developmental type	对称性 Symmetry
水筛属 *Blyxa*	水筛 *B. japonia*	两性花 bisexual flower	轮状 verticillately	向心发育 centripetally	辐射对称 actinomorphic
	有尾水筛 *B. chinosperma*	两性花 bisexual flower	轮状 verticillately	向心发育 centripetally	辐射对称 actinomorphic
水车前属 *Ottellia*	水车前 *O. alismoidea*	两性花 bisexual flower	轮状 verticillately	向心发育 centripetally	辐射对称 actinomorphic
	海菜花 *O. acuminata*	雄花 male flower 雌花 female flower	轮状 verticillately	向心发育 centripetally	辐射对称 actinomorphic
	路南海菜花 *O. acuminata* var. *lunanensis*	雄花 male flower 雌花 female flower	轮状 verticillately	向心发育 centripetally	辐射对称 actinomorphic
虾子草属 *Nechamandra*	虾子草 *N. alternifolia*	雄花 male flower 雌花 female flower	不规则 irregularly	向心发育 centripetally	两侧对称或不对称 zygomorphic or asymmetric
苦草属 *Vallisneria*	苦草 *V. natans*	雄花 male flower 雌花 female flower	不规则 irregularly	向心发育 centripetally	两侧对称或不对称 zygomorphic or asymmetric
黑藻属 *Hydrilla*	黑藻 *H. verticillata*	雄花 male flower 雌花 female flower	轮状 verticillately	向心发育 centripetally	辐射对称 actinomorphic

在对称性方面，水鳖科花的成熟结构为辐射对称，稀两侧对称。但在花的发育过程中，对称性受花各部原基的大小、数目的影响而存在辐射对称伴随着某阶段有两侧对称或两侧对称又伴随着有某阶段的辐射对称。即使是同一个种的不同个体中，成熟花的对称性也有不同情况存在。如水车前：花原基未发生分化时为辐射对称，三个萼片原基同时轮状发生后仍为辐射对称，接着三个花瓣原基近同时发生时也还是辐射对称，当三个雄蕊原基发生后情况就变复杂了，出现 3 基数的雄蕊原基的个体的花为辐射对称，出现四或五个雄蕊原基的个体的花即为不对称或近两侧对称。花柱原基 3 个同时轮状发生后，不影响此阶段前形成的对称性，从而反映水车前的对称性受雄蕊数目的影响。但水筛，花器官发生发育的各个阶段里，基本保持辐射对称。

综上所述，得出水鳖科植物花器官发育的基本模式是：在花部是三基数的植物中，花器官原基轮状发生，后一轮与前一轮相交替；辐射对称，向心发育。在花部是非三基数的植物中，花器官原基的发生不规则，由于花部部分缺失而不呈轮状，对称性为两侧对称或不对称，不过都为向心发育。

水鳖科雌蕊群的发生，在整个泽泻亚纲中是比较独特的，我们通过对水筛属、海菜花属等雌蕊发生的研究表明：在萼片、花瓣发生后，花原基的顶端由半球形逐渐变成扁平，并且呈现凹陷状态，在花瓣原基的基部逐渐出现突起，发育为马蹄形环带，这些马蹄形状的原基，继续发育为雌蕊原基，与此同时，由于环带区居间分生组织的活动，形成的雌蕊心皮在子房部位合生，在花柱及柱头部位分离。这与 Scribailo 和 Posluszny(1985)的观察一致。泽泻目原始的离生心皮的种类如泽泻属(*Alisma*)和刺果泽泻属(*Echinodorus*)(Sattler 和 Singh，1978)在雌

维普资讯 http://www.cqvip.com

蕊群的发育过程中也出现马蹄形原基。由此也许可以推断出水鳖科植物合生心皮的下位子房有可能与泽泻属和刺果泽泻属等的离生心皮的上位子房之间存在着一定的联系。

与泽泻亚纲相关类群比较，水鳖科植物发育成熟的花在花部数目、排列方式、对称性、子房下位、心皮在子房部位合生，花柱部位分离等特征分析，比该亚纲的其它类群特化。泽泻科花器官原基的发生有螺旋状和轮状发生共存和过渡的现象，反映出泽泻科花部结构中螺旋状发生较轮状发生原始（王玉国等，1999），但在水鳖科中，花器官原基的发生主要以轮状为主（有的因部分缺失不成轮），也有不规则发生。这说明了水鳖科花器官的轮状发生和不规则发生较泽泻科的螺旋状发生和轮状发生共存进化，而花部结构的部分缺失或整轮缺失的情况在水鳖科中却又是更为特化的现象。水鳖科花的发育类型为向心发育。此特点与泽泻科是相同的（王玉国等，1998，1999），因此可以认为整个泽泻目都是向心发育的。花的对称性在花器官原基的发生发育过程中的变化也与泽泻科相似。

参考文献：

孙祥钟，等. 1992. 中国植物志水鳖科[M]. 北京：科学出版社，**8**：153－188.

Cook CDK. 1998. Hydrocharitaceae. in Kubitzke K (eds). The Families and Genera of Vascular Plants. volume IV. Flowering Plants Monocotyledons. Alismatanae and Commedinanae(except Gramineae)[M]. Berlin: Springer. 234－249.

Kaul RB. 1970. Evolution and adaptation of inflorescences in The Hydrocharitaceae [J]. *Am J Bot*, 708－715

Kaul RB. 1969. Morphology and development of the flowers of *Bootia cordata*, *Ottelia alismoides*, and their synthetic hybrid (Hydrocharitaceae) [J]. *Am J Bot*, 951－959.

Kaul RB. 1968. Floral morphology and phylogeny in the Hydrocharitaceae[J]. *Phytomorphology*, **18**: 13－35.

Posluszny U, Charlton WA. 1993. Evolution of the helobial flower[J]. *Aquat Bot*, **44**: 303－324.

Scribailo RW, Posluszny U. 1985. Floral development of Hydrocharis morsus-ranae (Hydrocharitaceae)[J]. *Am J Bot*, **72**(10): 1 578－1 589.

Sattler R, Singh V. 1978. Floral organgenesis of Echinodorus amaronicus Rataj and floral construction of Alismatales[J]. *Bot J Linn Soc*, **77**: 141－156.

Tang SC(唐赛春), Wang YG(王玉国), Xia NH(夏念和), *et al*. 2002. Floral organogenesis of *Blyxa japonica* (Hydrocharitaceae)(水筛的花器官发生)[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*(热带亚热带植物学报). **10**(2): 139－144.

Wang YG(王玉国), Wang QF(王青锋), Chen JK(陈家宽), *et al*. 1998. Floral organogenesis of *Ranalisma rostram* (Alismataceae)(长喙长苞泽泻的花器官发生)[J]. *Acta Botanica Yunnanica*(云南植物研究). **20**(3): 303－308.

Wang YG(王玉国), Wang QF(王青锋), Chen JK(陈家宽), *et al*. 1999. Floral organogenesis of *Sagittaria guayanensis* ssp. *lappula*——with additional reference to its relationship with the relative genera(冠果草的花部发育——兼论冠果草与近缘属的亲缘关系)[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*(武汉植物研究), **17**(2): 158－162.