

# 睡莲科的属间关系研究\*

倪学明 於炳 周远捷 赵家荣

(中国科学院武汉植物研究所 武汉 430074)

**提要** 本文用谱系分支法分析睡莲科的属间关系。35个衍征中,分析了31个特征的进化趋势。根据分析将睡莲科提升为睡莲目,分为3个科:莲科、水盾草科、睡莲科。

**关键词** 系统进化,谱系分枝分析,睡莲科,水盾草科,莲科。

睡莲科隶属于双子叶植物的毛茛目,共有9属:*Barclaya*、*Brasenia*、*Cabomba*、*Euryale*、*Nelumbo*、*Nuphar*、*Nymphaea*、*Ondinea*和*Victoria*。由于睡莲科植物是古老的双子叶植物,又有某些单子叶植物的特征,所以在研究双子叶植物的起源和它在被子植物的进化中具有非常重要的地位。

睡莲科 Nymphaeaceae 最早由 Salisbury(1805)<sup>[1]</sup>建立。19世纪后期,该科包括8属:*Brasenia* Schreb.、*Cabomba* Aubl.、*Euryale* Salib.、*Barclaya* wallich、*Nelumbo* (Tourn.) Adans、*Nuphar* Sm.、*Nymphaea* (Tourn.) L.、*Victoria* Lindl.<sup>[2,3]</sup>,第9个属 *Ondinea* 由 Den Hartog<sup>[4]</sup>1970年命名,并归在睡莲科。

一个多世纪以来,睡莲科的分类位置,许多学者和著作意见纷云,有的分为1科:Nymphaeaceae<sup>[2,3,5-7]</sup>;有的分为2科:*Cabombaceae* (*Cabomba*、*Brasenia*) 和 *Nymphaeaceae*<sup>[8]</sup>;有的分为3科:*Cabombaceae*、*Nymphaeaceae* 和 *Nelumbonaceae* 或3个亚科:*Cabomboideae*、*Nymphaeaceae* 和 *Nelumboideae*<sup>[9-16]</sup>。Ito(1987)<sup>[17]</sup>也同意分为3科,但它们是:莲科 *Nelumbonaceae*、金鱼藻科 *Ceratophyllaceae* (*Cabomba*、*Brasenia*、*Ceratophyllum*) 和睡莲科 *Nymphaeaceae*,也有分为4科,增加1个萍蓬草科 *Nupharaceae*<sup>[18,19]</sup>,而最多的分为5科<sup>[20]</sup>。Takhatajan(1987)<sup>[21]</sup>将这些属分为2个超目,2个目,4个科:Nymphaeales (*Cabombaceae*、*Nymphaeaceae*、*Barclayaceae*)、*Nelumbonales* (*Nelumbonaceae*)。

本文就睡莲科9个属的形态特征进行比较,结合一些细胞学和孢粉形态的观察,根据形态解剖、细胞、孢粉和古植物的特征,寻找各特征的进化趋势,最后综合各种特征的分析结果,来探讨睡莲科的属间关系和系统分类。

## 1 材料和方法

形态比较、细胞学和花粉的材料:*Brasenia schreberi*、*Euryale ferox*、*Nelumbo nucifera*、*Nelumbo pentapetala*、*Nuphar pumilum*、*Nymphaea tetragona* 和 *Nymphaea mexicana* 来自中国科学院武汉植物园;*Victoria cruziana* 来自南京中山植物园。

\* 本文于1993年8月9日收到,同年11月25日收到修改稿

\* 中国科学院生物分类区系特别支持项目。

何子灿、徐立铭同志参加染色体工作。

表1 睡莲科形态解剖特征

Table 1 Morphological and anatomical characters in the Nymphaeaceae

| 特征<br>Character            | <i>Nelumbo</i> | <i>Brasenia</i> | <i>Cabomba</i> | <i>Nuphar</i> | <i>Nymphaea</i> | <i>Euryale</i> | <i>Victoria</i> | <i>Barclaya</i> | <i>Ondinea</i> |
|----------------------------|----------------|-----------------|----------------|---------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|----------------|
| 萼片<br>Sepal                |                |                 |                |               |                 |                |                 |                 |                |
| 数目<br>number               | 3—4            | 3               | 3              | 4—7           | 4               | 4              | 4               | 5               | 4              |
| 位置<br>Position             | 下位             | 下位              | 下位             | 下位            | 周位              | 上位             | 上位              | 上位              | 上位             |
| 花瓣<br>Petal                |                |                 |                |               |                 |                |                 |                 |                |
| 数目<br>number               | 多数             | 多数              | 3              | 多数            | 多数              | 多数             | 多数              | 多数              | 1—5            |
| 位置<br>position             | 下位             | 下位              | 下位             | 下位            | 周位              | 上位             | 上位              | 上位              | 上位             |
| 雄蕊<br>Stamen               |                |                 |                |               |                 |                |                 |                 |                |
| 数目<br>number               | 多数             | 多数              | 3—6            | 多数            | 多数              | 多数             | 多数              | 多数              | 多数             |
| 花丝<br>filament             | 丝状             | 丝状              | 丝状             | 扁平            | 扁平              | 扁平             | 扁平              | 扁平              | 扁平             |
| 花药<br>anther               | 外向             | 侧向              | 外向             | 内向            | 内向              | 内向             | 内向              | 侧向              |                |
| 瓣化雄蕊<br>petaloid<br>stamen | 有              | 无               | 无              | 有             | 有               | 无              | 有               | 无               | 无              |
| 花粉<br>Pollen               |                |                 |                |               |                 |                |                 |                 |                |
| 萌发孔<br>aperture            | 三沟*            | 单槽*             | 单槽             | 单槽*           | 环槽*             | 环槽*            | 环槽、四合*          | 无               | 环槽             |
| 饰孔<br>sculpture            | 纲状*            | 粗糙*             | 条纹             | 刺*            | 光滑、瘤状<br>粗糙*    | 小刺*            | 光滑*             | 粗糙              | 瘤状粒状           |
| 雌蕊<br>Gynoecium            |                |                 |                |               |                 |                |                 |                 |                |
| 心皮数目<br>carpel<br>number   | 多数             | 多数              | 2—3            | 多数            | 多数              | 多数             | 多数              | 多数              | 多数             |
| 类型<br>type                 | 离生             | 离生              | 离生             | 合生            | 合生              | 合生             | 合生              | 合生              | 合生             |
| 胎座形式<br>placentation       | 垂生<br>(嵌生)     | 背生              | 背生、<br>腹生      | 层状            | 层状              | 层状             | 层状              | 层状              | 层状             |
| 柱头<br>stigma               | 顶生             | 侧生              | 顶生             | 盘             | 盘               | 盘              | 盘               | 盘               | 盘              |
| 胚珠<br>Ovule                |                |                 |                |               |                 |                |                 |                 |                |
| 数目<br>number               | 1              | 2               | 3              | 多数            | 多数              | 多数             | 多数              | 多数              | 多数             |
| 类型<br>type                 | 倒生             | 倒生              | 倒生             | 倒生            | 倒生              | 倒生             | 倒生              | 直生              | 倒生             |
| 珠被<br>integument           | 双              | 双               | 双              | 双             | 双               | 双              | 双               | 双               | 双              |

续表 1

| 特征<br>Character                                               | <i>Nelumbo</i> | <i>Brasenia</i> | <i>Cabomba</i> | <i>Nuphar</i> | <i>Nymphaea</i> | <i>Euryale</i> | <i>Victoria</i> | <i>Barclays</i> | <i>Ondinea</i> |
|---------------------------------------------------------------|----------------|-----------------|----------------|---------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|----------------|
| 子房<br>Ovary                                                   | 上位             | 上位              | 上位             | 上位            | 半下位             | 下位             | 下位              | 下位              | 下位             |
| 果实<br>Fruit                                                   | 坚果             | 坚果              | 坚果             | 浆果            | 浆果              | 浆果             | 蒴果              | 浆果              | 浆果             |
| 种子<br>Seed                                                    |                |                 |                |               |                 |                |                 |                 |                |
| 假种皮<br>aril                                                   | 无              | 无               | 无              | 无             | 有               | 有              | 有               | 有               | 有              |
| 胚乳<br>endosperm                                               | 无              | 有               | 有              | 有             | 有               | 有              | 有               | 有               | 有              |
| 外胚乳<br>perisperm                                              | 无              | 有               | 有              | 有             | 有               | 有              | 有               | 有               | 有              |
| 维管束<br>Vascular<br>bundle                                     |                |                 |                |               |                 |                |                 |                 |                |
| 木质部间隙<br>protoxylem<br>lacuna                                 | 无              | 有               | 有              | 有             | 有               | 有              | 有               | 有               | 有              |
| 花梗内层<br>支束<br>inner sate-<br>llite bundle<br>in pedicel       | 无              | 无               | 无              | 无             | 有               | 有              | 有               | 有               | 有              |
| 维管束丛<br>Vascular<br>plexus                                    |                |                 |                |               |                 |                |                 |                 |                |
| 带状束<br>girdling<br>bundle                                     | 无              | 有               | 有              | 有             | 有               | 有              | 有               | 有               | 有              |
| 不规则束<br>irregular<br>bundle                                   | 无              | 无               | 无              | 有             | 有               | 有              | 有               | 有               | 有              |
| 皮层或<br>辅维管束<br>Cortical or<br>auxiliary<br>vascular<br>bundle | 皮层             | 无               | 无              | 无             | 无,有<br>辅维管束     | 辅维管束           | 辅维管束            | 无               | 无              |
| 染色体数目<br>Chromosome<br>number                                 | n=8*           | n=40*           | n=12           | x=17*         | x=14*           | x=29*          | x=12*           | x=18            | x=10           |
| 叶<br>Leaves                                                   | 圆盾状            | 圆盾状             | 细条裂            | 箭形            | 箭形              | 箭形、圆盾状         | 箭形、圆盾状          | 箭形              | 箭形             |
| 刺<br>Spinecent                                                | 有              | 无               | 无              | 无             | 无               | 有              | 有               | 无               | 无              |
| 茎<br>Stem                                                     |                |                 |                |               |                 |                |                 |                 |                |
| 根状茎<br>rhizome                                                | 根状             | 根状              | 根状             | 根状            | 根状、<br>球茎       | 根状             | 根状              | 块茎(冠状)、球茎       |                |
| 沉水茎<br>submerging                                             | 无              | 有               | 有              | 无             | 无               | 无              | 无               | 无               | 无              |
| 传粉<br>Pollination                                             | 虫媒             | 风媒              | 虫媒             | 虫媒            | 虫媒              | 虫媒             | 虫媒              | 虫媒              | 虫媒             |
| 生活型<br>Life form                                              | 多年生            | 多年生             | 多年生            | 多年生           | 多年生             | 一年生            | 多年生             | 多年生             | 多年生            |

\* 本试验所观察的花粉形态,染色体数目。

\* The morphological characters of pollen & the chromosome number were observed by this experiment.

睡莲科共 9 属, 我国现有 6 属, 其它 3 属参考有关文献。植物的形态比较观察在生长季节进行。细胞学染色体观察采用去壁低渗法。花粉形态观察采用 G... 艾特曼醋酸酐分解法。各特征的分析选择毛茛目 Ranunculales 作为外类群, 用数量分支分类方法进行谱系分枝分析<sup>[22]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 睡莲科的共同衍征

多年生, 少数一年生, 水生草本; 具根状茎。叶二型, 花两性, 辐射对称, 单生花梗顶端; 萼片、花瓣均为 3 至多数, 雄蕊 6 至多数, 纵裂, 心皮 3 至多数, 离生, 合生或嵌生, 柱头离生, 成辐射状或环状柱头盘, 子房上位, 半下位或下位, 胚珠 1 至多数, 双珠被。坚果, 蒴果, 浆果, 子叶 2 片, 上胚轴较短, 下胚轴模糊<sup>[23]</sup>。

### 2.2 特征分析

本文综合观察 35 个特征(表 1), 其中讨论了 31 个特征的进化趋势, 现说明如下:

(1) 萼片数目, 睡莲科萼片数 3—7, 判断那个萼片数目是最原始的类型是困难的。在毛茛目中 4 基数萼片为衍征。

(2) 萼片和花瓣的位置, 一般认为上位花是由下位花进化而来的<sup>[24]</sup>, 在睡莲科上位花是衍征。

(3) 雄蕊数目, 本科除 *Cabomba* 属雄蕊 3—6 枚外, 其余各属均为多数, 而毛茛目中, 雄蕊多数为祖征; 雄蕊 3—6 是衍征。

(4) 花丝, 在睡莲科中, *Nelumbo*, *Brasenia* 和 *Cabomba* 的花丝为丝状, 而其余属均为扁平状, 在毛茛目中绝大部分植物的花丝为丝状。扁平状花丝为衍征。

(5) 花药, 在睡莲科 *Nelumbo* 和 *Cabomba* 的花药外向开裂, *Brasenia* 和 *Ondinea* 的花药侧向开裂, 而其余属的花药均为内向开裂。在毛茛目中, 内向开裂为祖征, 侧向和外向开裂为衍征。

(6) 瓣化雄蕊, 在睡莲科、*Nelumbo*, *Nuphar*, *Nymphaea* 和 *Victoria* 具有瓣化雄蕊, 其余属均没有瓣化雄蕊, 毛茛目中瓣化雄蕊为衍征。

(7) 花粉萌发孔, 作者对睡莲科花粉形态的观察与以前的报道<sup>[25, 26]</sup>相同。*Nuphar*, *Brasenia* 和 *Cabomba* 是单槽花粉, *Barclaya* 是无萌发孔花粉, *Nelumbo* 是三沟花粉, 其它属均为环槽花粉。Walker<sup>[25, 26]</sup>认为: 在被子植物中单槽花粉是原始的, 是祖征; 环槽, 无萌发孔和三沟花粉均为衍征。

(8) 四合花粉, *Victoria* 的花粉为四合花粉, 在毛茛目中罕见, 是衍征。

(9) 雌蕊类型, 本科 *Nelumbo*, *Brasenia* 和 *Cabomba* 的雌蕊群是离生心皮, 其它属均为合生心皮。离生心皮是祖征, 而合生心皮是衍征<sup>[24]</sup>。

(10) 心皮数目, Carlquist<sup>[27]</sup>认为: 睡莲科中, 心皮数目的减少是进化的趋势, 是衍征。

(11) 胚座形式, 睡莲科的花中, 层状胎座被认为是衍征, 因为层状胎座在毛茛目中是衍征, 仅在睡莲科和木通科 Lardizabalaceae 中发现<sup>[27]</sup>, 在本科中, *Barclaya*, *Euryale*, *Ondinea*, *Nuphar*, *Nymphaea* 和 *Victoria* 是层状胎座, *Brasenia* 和 *Cabomba* 为脊生胎座, 而 *Nelumbo* 为胎座垂生嵌生在海绵质的花托中。

(12) 柱头, 本科中 *Nelumbo*, *Cabomba* 为顶生柱头, *Brasenia* 为侧生柱头, 而其它属均为柱头成盘状, 在毛茛目中柱头盘为衍征。

(13)胚珠数目,一般认为胚珠数目的减少是进化的趋势。在本科中 *Nuphar*, *Nymphaea*, *Euryale*, *Victoria*, *Barclaya* 和 *Ondinea* 胚珠均为多数,其它属胚珠数均为衍征(*Nelumbo* 1, *Brasenia* 2, *Cabomba* 3)。

(14)胚珠类型,睡莲科中 *Barclaya* 是直生胚珠,其余都是垂生胚珠,一般认为垂生(倒生)胚珠是祖征,而直生胚珠是衍征。

(15)子房,在睡莲科中 *Nelumbo*, *Brasenia*, *Cabomba* 和 *Nuphar* 是子房上位,其它均为下位和半下位。一般认为子房下位是由子房上位进化而来,则子房下位是衍征。

(16)果实,睡莲科中 *Nelumbo*, *Brasenia* 和 *Cabomba* 为坚果, *Victoria* 为蒴果,其它均为浆果,一般认为由合生心皮产生的浆果(蒴果)比由离生心皮产生的坚果进化。本科中浆果、蒴果为衍征。

(17)种子,睡莲科中 *Nelumbo*, *Brasenia*, *Cabomba* 和 *Nuphar* 的种子没有假种皮,而其它属均有假种皮,一般认为原始类型的植物具有假种皮,则无假种皮为衍征。本科除 *Nelumbo* 没有胚乳和外胚乳外,其余属均有胚乳和外胚乳。一般认为具有胚乳的植物较原始,则无胚乳的为衍征;同样地具有外胚乳的植物也较原始,无外胚乳为衍征。

(18)维管束结构,在睡莲科中除了 *Nelumbo* 外,其它各属的花梗中,维管束具有木质部间隙<sup>[23,28-32]</sup>,在 *Barclaya*, *Euryale*, *Nymphaea*, *Victoria* 和 *Ondinea* 中,花梗中的大维管束丛具有 2 个小维管束,它们分别大木质部间隙的内、外层的边缘<sup>[23,33]</sup>。在 *Nuphar*, *Brasenia* 和 *Cabomba* 中,花梗中只有 1 个维管束在木质部间隙的外层边缘。而在 *Nelumbo* 的花梗中没有发现上述的木质部间隙,只有 1—3 个大管状分子。

在毛茛目中,花梗维管束一般没有木质部间隙,具有木质部间隙是衍征,在花梗的维管束系统中,具有 2 个卫星束,也就是具有内层卫星束的是衍征。

(19)花托中的带状束,在睡莲科中,除了 *Nelumbo* 外,其它各属在花托基部具有和花梗中一样的复杂维管束结构,是众所周知的<sup>[23,28-32,34]</sup>。而这类维管束都具有带状束,带状束被认为是由花梗中维管束数量的减少而形成的<sup>[28]</sup>,这样带状束的存在也是衍征。

(20)不规则维管束,在睡莲科中,进一步发现 *Brasenia* 和 *Cabomba* 的花托维管束由带状束和顺着花瓣、雄蕊形成分支的花托维管束组成<sup>[23]</sup>,而 *Nuphar*, *Nymphaea*, *Euryale*, *Victoria*, *Barclaya*, *Ondinea* 的花托维管束有带状束和由它产生的不规则的维管束组成,Ito 认为,不规则维管束的存在为衍征<sup>[17]</sup>。

(21)皮层,在睡莲科中,据 Ito 报道:*Nelumbo* 具有皮层,其它属均无皮层。具有皮层是衍征<sup>[23]</sup>。

(22)染色体,睡莲科染色体数目的观察与以前所报道的相符<sup>[21,35]</sup>。在本科中除 *Nelumbo* 为二倍体外,其它均为多倍体起源。多倍体起源为衍征<sup>[36]</sup>。

(23)叶,睡莲科成熟叶片主要有 3 个类型:*Euryale*, *Victoria*, *Brasenia* 和 *Nelumbo* 为圆盾形叶,而 *Nymphaea*, *Barclaya*, *Ondinea* 和 *Nuphar* 为稍具箭形的盾状叶,只有 *Cabomba* 为条裂状叶,但 *Victoria*, *Euryale* 成年叶片是圆盾形,而幼年叶是箭形的。在被子植物中,圆盾叶或条裂叶是少见的,箭形叶是这 3 个类型中最古老的。所以在睡莲科中没有箭形叶为衍征。

(24)刺,睡莲科的 *Euryale* 和 *Victoria* 叶片、叶柄、花梗和果实有刺,*Nelumbo* 叶柄、花梗有小皮刺,其余属均无刺,在毛茛目中有刺为衍征。

(25)地下茎,睡莲科植物都是水生植物,由于水生环境条件的不同,反映在地下茎上,有不同的类型。*Nelumbo*,*Nuphar* 和 *Nymphaea* 的某些种,具有长的匍匐地下茎,而 *Nymphaea* 的大部分种及 *Ondinea* 和 *Barclaya* 都具有球茎,*Barclaya* 还具有冠状的块茎<sup>[20]</sup>,而 *Brasenia* 和 *Cabomba* 除有根状茎外,还具有沉水茎。由于它们从陆地进化而来,具有沉水茎、球茎都是衍征。

(26)传粉,睡莲科中除 *Brasenia* 是风媒,其它属均为虫媒(*Euryale*,*Barclaya* 2 属也能闭花受精),而风媒在毛茛目中为衍征。

(27)睡莲科除 *Euryale* 为一年生外,其余均为多年生植物,一年生植物由多年生植物进化而来,一年生为衍征。

### 2.3 系统关系的分析。

根据睡莲科的祖征和衍征(表 2)和睡莲科特征的矩阵(表 3)的分析,建立谱系分支图(图 1)。在睡莲科中,根据谱系分支分析结果,存在 3 个单源类型,第 1 个仅有 *Nelumbo* 组成,第 2 个由 *Brasenia* 和 *Cabomba* 组成,称为:*Cabomba* 类,第 3 个由 *Euryale*,*Victoria*,*Nymphaea*,*Ondinea*,*Barclaya* 和 *Nuphar* 组成,称为:*Nymphaea* 类。在这 3 个类型中,*Cabomba* 和 *Nymphaea* 之间有如下的共同衍征:层状胎座,在花梗维管束中具有木质部间隙,在花托基部具有带状维管束和多倍体起源。所以它们之间亲缘关系更近,而 *Nelumbo* 具有三沟花粉、没有胚乳和外胚乳、有皮层等自征。

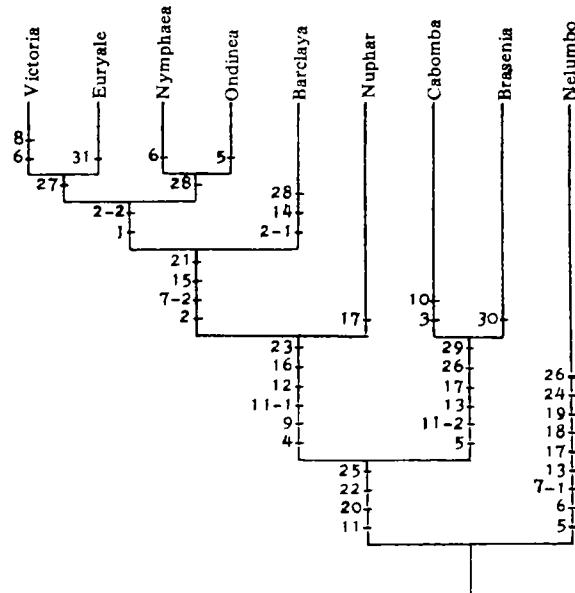


图 1 睡莲科谱系分支图

Fig. 1 Cladogram of the Nymphaeaceae

*Cabomba* 类由 2 个共同衍征:背生胎座和沉水茎所限定。*Nymphaea* 类由下列 6 个共同衍征所限定:花丝扁平,雌蕊心皮合生,柱头盘状,浆果(蒴果),具有不规则维管束丛和具有层状胎座。

睡莲 *Nymphaea* 类的系统进化关系,在这类中除 *Nuphar* 外其余 5 属均有下列 2 个共同衍征:子房下位或半下位,花梗维管束中具有内层卫星束。而 *Nuphar* 有 1 个自征:无假种皮。这类中的 *Nuphar* 和其它属都是单系类群<sup>[22]</sup>。*Victoria*,*Euryale*,*Nymphaea* 和 *Ondinea* 的共同衍征:4 基数的萼片,萼片和花瓣均上位。*Barclaya* 的自征是:萼片下位,花瓣上位,直生胚珠和具有冠状的块茎。*Nymphaea*,*Ondinea* 和 *Barclaya* 的共同衍征是:具有球茎。*Victoria* 和 *Euryale* 的共同衍征是:叶片、叶柄、花梗和果实有刺。*Victoria* 的自征是具有四合花粉。*Euryale* 的自征是植株一年生。

表 2 睡莲科的祖征和衍征

Table 2 List of plesiomorphic and apomorphic characters in the Nymphaeaceae

| 编号<br>No. | 特征<br>Character                           | 祖征<br>Plesiomorphic |                     | 衍征<br>Apomorphic |
|-----------|-------------------------------------------|---------------------|---------------------|------------------|
|           |                                           |                     |                     |                  |
| 1         | 萼片数目 Sepal number                         | 3 或 5               | 4                   |                  |
| 2         | 萼片和花瓣位置 Sepal & petal position            | 二者均下位               | 萼片下位,花瓣上位 1,二者均上位 2 |                  |
| 3         | 雄蕊数目 Stamen number                        | 多数                  | 3—6                 |                  |
| 4         | 花丝 Filament                               | 丝状                  | 扁平                  |                  |
| 5         | 花药 Anther                                 | 内向                  | 外向、侧向               |                  |
| 6         | 瓣化雄蕊 Petaloid stamen                      | 无                   | 有                   |                  |
| 7         | 花粉萌发孔 Pollen aperture                     | 单槽                  | 三沟 1,环槽,无 2         |                  |
| 8         | 四合花粉 Pollen tetrad                        | 无                   | 有                   |                  |
| 9         | 雌蕊 Gynoecium                              | 离生心皮                | 合生心皮                |                  |
| 10        | 心皮数目 Carpel number                        | 多数                  | 2—3                 |                  |
| 11        | 胎座形式 Placentation                         | 嵌生                  | 层状 1,背生 2           |                  |
| 12        | 柱头 Stigma                                 | 顶生、侧生               | 盘状                  |                  |
| 13        | 胚珠数目 Ovule number                         | 多数                  | 1—3                 |                  |
| 14        | 胚珠类型 Ovule type                           | 倒生                  | 直生                  |                  |
| 15        | 子房 Ovary                                  | 上位                  | 下位,半下位              |                  |
| 16        | 果实 Fruit                                  | 坚果                  | 浆果,蒴果               |                  |
| 17        | 假种皮 Aril                                  | 有                   | 无                   |                  |
| 18        | 胚乳 Endosperm                              | 有                   | 无                   |                  |
| 19        | 外胚乳 Perisperm                             | 有                   | 无                   |                  |
| 20        | 木质部间隙 Protoxylem lacuna                   | 无                   | 有                   |                  |
| 21        | 花梗内层支束 Inner satellite Bundle in peduncle | 无                   | 有                   |                  |
| 22        | 带状束 Girdling bundle                       | 无                   | 有                   |                  |
| 23        | 不规则束 Irregular bundle                     | 无                   | 有                   |                  |
| 24        | 皮层 Cortical                               | 无                   | 有                   |                  |
| 25        | 染色体 Chromosome                            | 二倍体                 | 多倍体                 |                  |
| 26        | 叶 Leaves                                  | 箭形                  | 圆盾状,条裂状             |                  |
| 27        | 刺 Spinecent                               | 无                   | 有                   |                  |
| 28        | 球茎 Corm                                   | 无                   | 有                   |                  |
| 29        | 沉水茎 Submerging                            | 无                   | 有                   |                  |
| 30        | 传粉 Pollination                            | 虫媒                  | 风媒                  |                  |
| 31        | 生活型 Life form                             | 多年生                 | 一年生                 |                  |

## 2.4 属间关系

根据谱系分支分析结果,建议将睡莲科提升为睡莲目,分类系统如下:

|      |                               |
|------|-------------------------------|
| 睡莲目  | <i>Nymphaeales</i>            |
| 莲科   | <i>Nelumbonaceae</i>          |
|      | <i>Nelumbo</i> (Tourn.) Adans |
| 水盾草科 | <i>Cabombaceae</i>            |
|      | <i>Brasenia</i> Schreb.       |
|      | <i>Cabomba</i> Adans          |
| 睡莲科  | <i>Nymphaeaceae</i>           |
|      | <i>Nuphar</i> Sm.             |
|      | <i>Barclaya</i> Wallich       |
|      | <i>Ondinea</i> Den Hartog     |
|      | <i>Nymphaea</i> (Tourn.) L.   |
|      | <i>Victoria</i> Lindl         |
|      | <i>Euryale</i> Salib.         |

表3 睡莲科特征的矩阵

Table 3 Data matrix of characters in the Nymphaeaceae

| 属名<br>Genus     | 1 2 3 etc.                                                    |
|-----------------|---------------------------------------------------------------|
| <i>Nelumbo</i>  | 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 |
| <i>Brasenia</i> | 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 2 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 1 0 0 1 1 0 0 1 1 0 |
| <i>Cabomba</i>  | 0 0 1 0 1 0 0 0 0 1 2 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 0 |
| <i>Nuphar</i>   | 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 1 1 0 0 1 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 |
| <i>Barclaya</i> | 0 1 0 1 0 0 2 0 1 0 1 1 0 1 1 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 1 0 0 0   |
| <i>Ondinea</i>  | 1 2 0 1 1 0 2 0 1 0 1 1 0 0 1 1 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 1 0 0 0 |
| <i>Nymphaea</i> | 1 2 0 1 0 1 2 0 1 0 1 1 0 0 1 1 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 1 0 0 0 |
| <i>Euryale</i>  | 1 2 0 1 0 0 2 0 1 0 1 1 0 0 1 1 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 1 0 0 0 1 |
| <i>Victoria</i> | 1 2 0 1 0 1 2 1 1 0 1 1 0 0 1 1 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 1 0 0 0 0 |

## 3 讨论

本文分析结果基本支持 Takhtajan (1987)<sup>[21]</sup> 的观点(将这类植物分为 2 个超目,2 个目,4 个科)。所不同的是,Takhtajan 将莲单独成 1 个目,并将 Barclayaceae 作为 1 个科放在睡莲目下。而本文将莲作为 1 个科放在睡莲目下,Barclaya 作为 1 个属放在睡莲科下。

本文与 Ito (1987)<sup>[17]</sup> 的观点也较相近,但他将金鱼藻放在睡莲目的水盾草科中,在睡莲科中没有 Ondinea。

## 参考文献

- 1 Salisbury R A. Description of the natural order of Nymphaeaceae. Ann Bot, 1805, 2:69—76
- 2 Bentham G, Hooker J D. Genera plantarum, Vol. 1. London: Reeve, 1862
- 3 Caspary R. Nymphaeaceae. In: A. Engler & K. Prantl. Die Naturlichen pflanzenfamilien, 1891, 3:1—10
- 4 Hartog C Den. Ondinea, a new genus of Nymphaeaceae thymelaeaceae. Blumea, 1970, 18:413—417
- 5 Wettstein R. Hand buch den systematischen Botanik. Leipzig & Vienna: Deuticke, 1935
- 6 Gunderson A. Families of dicotyledons. Waltham, MA: Chronica Botanica, 1950
- 7 Buchheim G. Nymphaeineae. In: H. Melchior, A. Engler's Syllabus der pflanzenfamilien. 12th ed. Berlin: Gebruder Borntraeger, 1964
- 8 Hutchinson J. The families of flowering plants. Oxford: Clarendon, 1959. 403—407
- 9 Hutchinson J. The families of flowering plants. 3d ed. Oxford: Clarendon, 1973. 403—407
- 10 Bessey C E. The phylogenetic taxonomy of the flowering plants. Ann Missouri Bot Gard, 1915, 2:109—164
- 11 Takhtajan A L. Die Evolution der Angiospermen. Stuttgart & Jena: Gustav Fisher Verlag, 1959
- 12 Takhtajan A L. Outline of the classification of flowering plants. Bot Rev, 1980, 46:226—359
- 13 Thorne R F. A phylogenetic classification of the angiosperms. Evol Biol, 1976, 9:35—106
- 14 Stafika F A, et al (eds). International Code of Botanical Nomenclature. Regnum Vegetabile, 1978, 5: 97
- 15 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志, 27卷·北京:科学出版社, 1979. 1—5
- 16 Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia University Press, 1981
- 17 Ito Motomi. Phylogenetic systematics of the Nymphaeales. Bot Mag, 1987, 100:17—35
- 18 Nakai T. Classes ordines familiae, subfamiliae, tribes, genera nove quae attinent ad plantas koreanas. J Jap Bot, 1949, 24:8—14
- 19 Bukiwiecki H, Furmanowa M, Oledzka H. The numerical taxonomy of Nymphaeaceae. I. Estimation of taxonomic distance. Acta Polon Pharm, 1972, 29:319—327
- 20 Li H L. Classification and Phylogeny of the Nymphaeaceae and allied families. Amer Mid Naturalist, 1955, 54: 33—41.
- 21 Takhtajan A L. СИСТЕМА МАРГУНОВЫХ. Ленинград: издательство НАУКА Ленинградское отделение, 1987. 44—47
- 22 钟杨等. 数量分类的方法与程序. 武汉: 武汉大学出版社, 1990. 161—183
- 23 Ito Motomi. Studies in the floral morphology and anatomy of Nymphaeales. III. Floral morphology and anatomy of *Brasenia schreberi* Gmel. and *Cabomba caroliniana* A Gray, Bot Mag, 1986, 99:82—96
- 24 Eames A J. Morphology of the Angiosperms. New York: McGraw-Hill, 1961
- 25 Walker J W. Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms. Amer J Bot, 1974, 61:1112—1136
- 26 Walker J W. Comparative pollen morphology and phylogeny of the ranalian complex. In: Beck C B ed. Origin and Early evolution of Angiosperms. New York: Columbia Univ. Press, 1976. 241—299
- 27 Carlquist S. Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy. Phytomorphology, 1969, 19:332—363
- 28 Ito Motomi. Studies in the floral morphology and anatomy of Nymphaeales. I. The morphology of vascular bundles in the floral in the flower of *Nymphaea tetragona* George. Acta phytotax Geobot, 1983, 34:18—26
- 29 Moseley M F. Morphological studies of Nymphaeaceae. III. The floral anatomy of *Aleuria*. Phytomorphology, 1965, 15:54—84
- 30 Moseley M F, Metha I J, Williamson P S, et al. Morphological studies of Nymphaeaceae. XIII. Contributions to the vegetative and floral structure of *Cabomba*. Amer J Bot, 1984, 71:902—924
- 31 Richardson F C. Morphological studies of Nymphaeaceae. IV. Structure and development of the flower of

- Brasenia schreberi* Geml. Univ. Calif. Publ. Bot., 1968, 47:1—101
- 32 Schneider E L. 'Morphological studies of the Nymphaeaceae. VIII. The floral anatomy of *Victoria Schomb.* (Nymphaeaceae). Bot J Linn Soc. 1976, 72:115—148
- 33 Hiroshi Okada, Michio Tamura. Karyomorphological study on Nymphaeales. Journ Jap Bot. 1981, 56(12):366—375
- 34 Moseley M F. Morphological studies of Nymphaeaceae. II. The flower of *Nymphaea*. Bot Gaz, 1961, 122:233—259
- 35 塔赫他间 A L. (黄云晖译),有花植物(木兰植物)分类大纲.广州:中山大学出版社,1986. 44—47
- 36 海吾德 V H. (柯植芬译) 植物分类学.北京:科学出版社,1979

## STUDIES ON THE PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS AMONG THE NYMPHAEACEAE

Ni Xueming      Yu Bing      Zhou Yuanjie      Zhao Jiarong

(*Wuhan Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences Wuhan 430074*)

**Abstract** In this paper, a cladistic analysis was applied to reveal the phylogenetic relationships among the Nymphaeaceae. Thirty one out of thirty five characters in gross morphology, anatomy and palynology were analyzed for their evolutionary polarities. A conclusion obtained from the present analysis was that following three families should be recognized in the Nymphaeales (*Nelumbonaceae*, *Cabombaceae* and *Nymphaeaceae*).

**Key words** Phylogenetic systematis, Cladistic analysis, *Nelumbonaceae*, *Nymphaeaceae*, *Cabombaceae*

### 勘误 Erratum

柯治国等:植源昆虫拒食剂苦皮藤的研究进展。11(3)

| 页 Page | 行 Line | 误 Error   | 正 Correction |
|--------|--------|-----------|--------------|
| 270    | 3      | 对小鼠有致突变作用 | 对小鼠未见有致突变作用  |