

海菜花属的分类、地理分布和系统发育

李 恒

(中国科学院昆明植物研究所)

海菜花花瓣洁白,黄蕊素萼,是我国南方、特别是云南高原广大湖泊的水面观赏植物。其花萼和花序可供蔬食,滇人珍为海味;全草为鱼饵和饲料,是值得重视的水生植物。此外,海菜花在湖水清洁、酸碱度适中的湖泊中自成群落,水体一旦遭受工业废水和农药的污染,则衰败灭绝,因此是水体污染物质的敏感植物。

一、属的特征

海菜花属 *Ottelia* Pers. Syn. Pl. 1: 400. 1805.

多年生水生草本,具短根茎。叶线形、披针形、宽卵形、心形或肾形;具长柄或无柄;叶脉3—11,平行,直伸或弧曲,有平行的横脉,中脉常明显隆起。花两性或雌雄异株。花萼长,螺旋状上升。佛焰苞椭圆形或卵形,具2—6条多少隆起的棱脊或2—10条翅,有时无脊又无翅;常有成行的刺或无;内含1—多花。两性花和雌花无梗,雄花具长梗;萼片3,线形、长圆形或卵形,边缘膜质透明,宿存;花瓣3,长圆形、圆形、宽倒卵形、倒心形,长为萼的2—3倍,白色、黄色或其它颜色;雄蕊3数(3—15),花丝线形、扁平,花药线形或长圆形,侧向开裂;子房长圆形、长纺锤形或三棱形,上部狭;侧膜胎座3、6、9,1室或隔成不完全的6室或9室;胚珠多数、下垂、倒生;花柱3、6、9,2深裂。雄花中除3—15枚能育雄蕊外,常保持3枚2裂或全缘的退化雄蕊,中央通常有球形附属体(由退化花柱集成);雌花中除3—15枚2裂的花柱外,也常有3枚分叉的退化雄蕊。果长圆形、纺锤形、圆锥形或棱柱形,果皮增厚,富含粘质,外面具纵棱或翅,有疣凸或肉刺。种子多数,细小,长圆形或纺锤形,种皮厚。

二、属下等级的划分

Dandy 碍于在干标本上不易观察花序和花的结构,偏重于可见的表面特征,即佛焰苞翅的有无及多少,把整个海菜花属分为: Subgen. *Boottia* (Wall.) Dandy, Subgen. *Dipteron* Dandy, Subgen. *Otteliastrum* Dandy 三个亚属。这样的划分在许多情况下都不能反映事物的本质。例如: *O. alismoides* 的佛焰苞确是经常具明显的叶状翅的,但翅的数目变化在5—10条之间,翅的表现强弱不同,有的宽达1厘米,有时一条也不明显或仅成脊状或棱状。如果按上述划分法, *O. alismoides* 的不同个体势必要分散到三个亚属中了。又如 *O. acuminata* 的佛焰苞一般是无翅的,但有2—8条纵棱,棱的表现强弱也有不同,有时也宽得像翅(如云南泸沽湖、通海杞麓湖中的变种),和 *O. alismoides* 弱翅类型并无差别,这样,也就要同时放在有翅和无翅的不同亚属中了。Dandy 根据这一多变特征,把单性花的 *O. lanceolata* 和 *O. alismoides* 同时放在 Subgen. *Otteliastrum* 内,没有顾及到 *O. lanceolata* 是单性

花,雄花有 9 个雄蕊,雌花有花柱 3 枚,佛焰苞上的“翅”并非叶状,和 *O. acuminata* 的亲缘关系极为接近。

本属植物佛焰苞上的翅或棱与叶的形状和大小一样,是非常多变和易变的,以此作为亚属或组的区别特征,结果造成混乱。我们试图根据花序和花的结构特征来划分属下等级,或许能反映各类群的亲缘关系。本文把亚洲的全部种类处理如下:

A. **两性花亚属** Subgen. *Ottelia* ——Subgen. *Otteliastrum* Dandy in Journ. Bot. 72: 138. 1934 p. p. excl. *O. lanceolata* (Gagnep.) Dandy, *O. thorelii* (Gagnep.) Dandy. Flores hermaphroditi, in quaque spatha solitarii vel plures. Spathae 5—10-alatae, alis longitudinaliter foliaceis interdum obsolescentibus, rare exalatae.

花两性,佛焰苞内具 1 花或多花,外面通常有 5—10 条多少明显的叶状翅,稀无翅。

亚属模式种: *O. alismoides* (L.) Pers. (Typus subgeneris)。

本亚属的种根据花的数目和心皮数目可分为两个组。

1. **单花组** Sect. *Ottelia*

Flos in quaque spatha solitarius; ovari carpodia 6(—9)。

佛焰苞内具单花;子房心皮 6(—9)。

组的模式种: *O. alismoides* (L.) Pers. (Typus sectionis)

2. **多花组** Sect. *Oligolobos* (Gagnep.) Dandy in Journ. Bot. 73:212. 1935 —— Gen. *Oligolobos* Gagnep. in Bull. Soc. Bot. France 54:542. 1907.

Flores in quaque spatha plures; ovari carpodia 3.

佛焰苞内具多花;子房心皮 3。

组的模式种 *O. balansae* (Gagnep.) Dandy (Typus sectionis) —— *Oligolobos balansae* Gagnep.

B. **单性花亚属** Subgen. *Boottia* (Wall.) Dandy in Journ. Bot. 72: 137. 1934, p. p. excl. *O. balansae* (Gagnep.) Dandy. —— Gen. *Boottia* Wall. Pl. As. Rar. 1: 51. 1830.

Flores unisexuales, in quaque spatha feminea solitarii vel plures. in spatha mascula numerosi. Spathae glabrae, angulosae vel angustialatae.

花单性。雌株佛焰苞内具 (1—) 多花;雄株佛焰苞具多花;佛焰苞光滑,具棱或狭翅。

亚属模式种: *O. cordata* (Wall.) Dandy (Typus subgeneris)。

亚洲大部种属于此亚属。本亚属下仍应分为下述两个组:

3. **单雌花组** Sect. *Boottia* —— Sect. *Euboottia* Dandy in Journ. Bot. 73:211.1935.

Flos femineus in quaque spatha fem. solitarius; ovari carpodia 9(—15)。

雌性佛焰苞内雌花单一;子房心皮 9(—15)。

组的模式种: *O. cordata* (Wall.) Dandy (Typus sectionis)。

4. **多雌花组** Sect. *Xystrolobos* (Gagnep.) H. Li, sect. nov. —— Gen. *Xystrolobos* Gagnep. in Bull. Soc. Bot. France 54:544. 1907.

Flores feminei in quaque spatha fem. (2—) plures; ovari carpodia 9 vel 3.

雌性佛焰苞内雌花 (2—) 多数,心皮 3 或 9。

组的模式种: *O. acuminata* (Gagnep.) Dandy. (Typus sectionis)。

还包括亚洲下列 4 个种: *O. thorelii* (Gagnep.) Dandy — *Boottia thorelii* Gagnep.; *O. mesenterium* (Hall. f.) Hartog — *Boottia mesenterium* Hall. f.; *O. lanceolata* (Gagnep.) Dandy — *Boottia lanceolata* Gagnep.; *O. alata* (Gagnep.) H. Li, comb. nov. — *Boottia alata* Gagnep. in Bull. Soc. Bot. France 54:539. 1907.

三、我国的海菜花

我国古籍本草学中记载了两种海菜花属植物: 李时珍的《本草纲目》记载了我国南方池泽湖泊中常见的 1 种, 称为“龙舌草” (*Ottelia alismoides*); 吴其濬在《植物名实图考》中较详尽地描述了云南高原湖泊常见的一种“海菜” (*Ottelia acuminata*)。

外国学者 C. H. Wright (1903) 记载中国只有 1 种 *Ottelia alismoides*。1907 年 Gagnepain 对我国海菜花这一类植物作了研究, 分别在 *Boottia*, *Ottelia*, *Xystrolobos* 3 个属名下发表了 4 个新种; 1908 年又在 *Oligolobos* 属名下记载了 1 种 *O. triflorus* Gagnep. 1908 年, Lévillé 记载了贵州的 1 个种 *Boottia sinensis* Lév. et Van. 后来 W. W. Smith (1915) 发表了 1 种 *Boottia echinata* W. W. Sm. 值得指出的是 Lévillé 在 Cat. Pl. Yunnan. 131. 1916 记录的 4 种 *Boottia*, 其中 *B. cordata* 的标本 (E. E. Maire 采自云南巧家) 是 *Monocharia vaginalis*, *B. mairei* Lév. 是 *Monocharia vaginalis* var. *plantaginea*, 系雨久花科, 并非水鳖科植物。1934 年, Dandy 在研究水鳖科植物时 (1934, 1935), 将 *Boottia* Wall., *Oligolobos* Gagn., *Xystrolobos* Gagnep. 等一并归入海菜花属 *Ottelia*, 并把我国的海菜花作了较为系统的整理, 共得出 9 种 (未包括 *Boottia heterophylla* Merr. et Metc. 1938)。不论是 Dandy 或他以前的研究者, 对我国海菜花的认识大都限于干标本和简略的采集记录。由于花在标本制作过程中难于保存或从干标本上解剖十分困难, 在划分种时往往着眼于叶形的变化和营养体的其它次要特征 (如刺等), 但是这些性状极不稳定, 变化无常, 因而分出来的种是不可靠的。例如, 同一个滇池中的同一种海菜花就被 Dandy 划分为 *Ottelia esquirolii* (Lév. et van.) Dandy (Cavalerie 4738), *O. acuminata* (Gagnep.) Dandy (Ducloux 748), *O. yunnanensis* (Gagnep.) Dandy (Ducloux 2218), *O. cavaleriei* Dandy (Cavalerie 4740...) 等 4 个种。它们的区别特征 (叶形、叶尖、叶缘锯齿等) 在云贵高原大多数湖泊的同一海菜花群落中都可重复看到, 甚至对同一株植物可连年观察到。近四年来, 我们对云南高原各大湖泊的海菜花作了系统的调查和观察, 查阅了国内各标本室本属的大部分干标本, 认为上述大多数种类应予合并, 有的种应降低等级, 这样, 我国海菜花属仅有下列 3 种和 3 个变种。

分种和变种检索表

1. 花两性, 每苞有花 1 朵 (稀 2—3 朵), 佛焰苞有 5—10 条叶状翅, 花柱、雄蕊皆 6(—9) 枚 (江南各省) (A. 两性花亚属 Subgen. *Ottelia*) 1. 龙舌草 *O. alismoides* (L.) Pers.
1. 花单性, 雌雄异株, 雄株佛焰苞内花多数, 佛焰苞外通常无翅, 有棱或无棱 (B. 单性花亚属 Subgen. *Boottia* (Wall.) Dandy)。
 2. 雌株佛焰苞具单花, 心皮 9(—15); 雄花中雄蕊 12(—15); 叶异型: 沉水叶椭圆形、无柄, 浮水叶(?) 心形、具长柄 (广东海南) (单雌花组 Sect. *Boottia*) 2. 水菜花 *O. cordata* (Wall.) Dandy

2. 雌株佛焰苞有花 2—3 朵以上,常达 7—8 朵,心皮 3, 1 室;雄花中雄蕊 12(—9), 并有 3 枚退化雄蕊和 1 球形附属体(多雄花组 Sect. *Xystrolobos* (Gagnep.) H. Li)。

3. 雄花序佛焰苞内无珠芽。

4. 雄花中退化雄蕊全缘,线形;子房和果具 3 棱;叶片长圆形、长圆披针形、卵形至心形,钝尖,基部多少为心形、两侧耳状(四川、云南、贵州、广西)

.....3_a. 海菜花 *O. acuminata* (Gagnep.) Dandy var. *acuminata*

4. 雄花中退化雄蕊分叉;子房和果具 3 条薄翅,翅缘具锯齿;叶片狭长,叶柄及叶背脉上有刺。

5. 叶片狭椭圆形,边缘平坦,具明显的粗锯齿,先端渐尖,长达 50 厘米,宽达 10 厘米,基部渐狭成柄(云南杞麓湖,阳宗海).....3_b. 通海海菜花 *O. acuminata* var. *tonhaiensis* H. Li

5. 叶片宽带状,边缘波状翻卷,全缘或有不明显的细齿,先端钝,基部截平至浅心形,长达 90 厘米,宽不过 6 厘米(云南泸沽湖)

.....3_c. 波叶海菜花 *O. acuminata* var. *crispa* (Hand. -Mazz.) H. Li

3. 雌株佛焰苞内有珠芽,珠芽与雄花同时萌发;退化雄蕊细小,舌状,急尖(云南长湖)

.....3_d. 路南海菜花 *O. acuminata* var. *lunanensis* H. L

1. 龙舌草(本草纲目) 水白菜(湖南浏阳) 水车前(日本,广州植物志) 图 1

Ottelia alismoides (L.) Pers. Syn. Pl. 1:400. 1805; Aschers. et Gürke in Engl. et Prantl, Pfl.-fam. 2(1):257, f. 190. 1889; C. H. Wright in Journ. Linn. Soc. Bot. 36:3. 1903; Hayata, Leon. Pl. Form. 5:210. 1915; Dandy in Journ. Bot. 73:216. 1935; Hand.-Mazz. Symb. Sin. 7:1190. 1936; 裴鉴等,华东水生维管束植物:22, 图 28. 1952; Ohwi Fl. Jap. 67. 1956; Den Hartog in Fl. Malesiana Ser. 1, vol. 5(4):398, fig. 10—11.

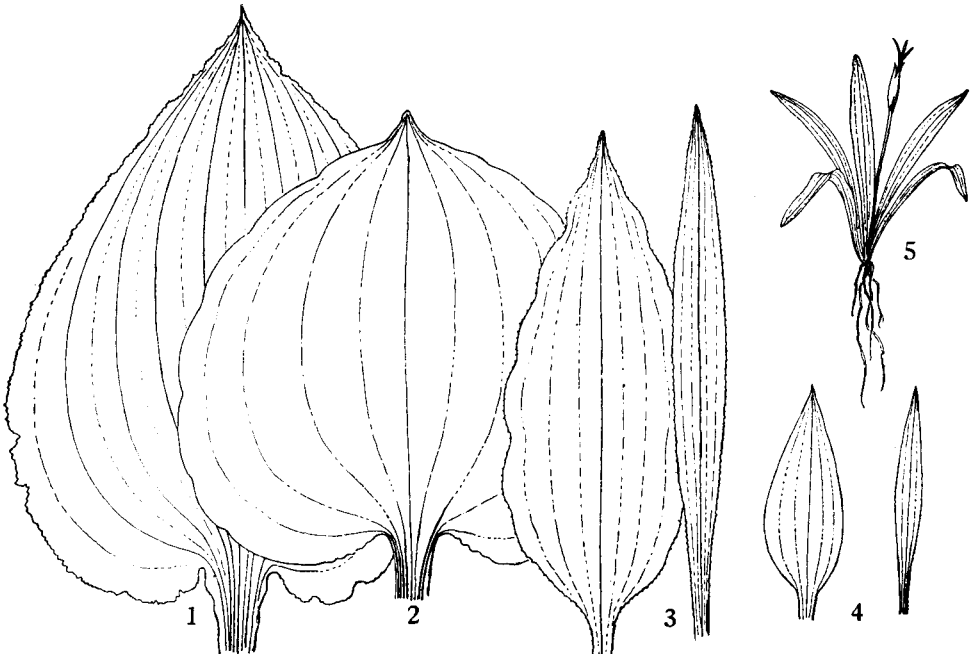


图 1 龙舌草 *Ottelia alismoides* (L.) Pers. 的叶形变化

1. 卫兆芬 121530, 广东惠阳, 20×17(厘米); 2. 王启无 75459, 云南景洪, 15×18(厘米); 3. 卫兆芬 121528, 广东惠阳, 左: 18×8(厘米), 右: 20×2.5(厘米); 4. 焦启源 761, 浙江镇海, 左: 9×4(厘米), 右 9×0.7(厘米); 5. 邱炳云 77891, 云南勐海, 全株高 8 厘米。(李锡畴绘)

1957; 中国高等植物图鉴 5:25, 图 6879. 1976; 海南植物志 4:58, 图 981. 1977. —*Stratiotes alismoides* L. Spec. Pl. 1: 535. 1753. —*Damasonium indicum* Willd. Spec. Pl. 2: 276. 1799. —*Dasamonium javanicum* Bl. Enum. Pl. Jav. 1: 30. 1827. —*Ottelia ensiformis* Blanco, Fl. Filip. ed. 1: 460, 1837. —*U. javanica* Miq. Fl. Ind. Bat. 3: 340. 1856; Gagnep. in Lecte. Fl. Gén. Indo-Chine 6: 14. 1908. —*O. indica* Planch ex Dalz. et Gibs. Bomb. Fl.: 278. 1861. —*O. japonica* Miq. Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 2: 271. 1866; Gagnep. in Lecte. l. c. 13 —*O. condorensis* Gagnep. in Bull. Soc. Bot. Fr. 54: 543. 1907, in Lecte. l. c. 14, t. I b. 7—12. 1908; Dandy in Journ. Bot. 72: 138. 1934. —*O. philippinensis* Ostenf. in Philipp. Journ. Sci. Bot. 259. 1914.

产江苏, 安徽, 浙江, 江西, 福建, 台湾, 河南, 湖北, 湖南, 广东, 广西, 四川, 贵州, 云南。广布于非洲东北部、亚洲东部、东南部至澳大利亚热带地区。常生长于海拔 2000 米以下的沟渠、水坑、积水洼地及水田中。

全株除供蔬食、作饵料、饲料、绿肥外, 还入药治咳血、哮喘、肝炎、便秘、小便赤涩、子宫脱垂, 外用治痈疽、癣癩、烫火伤。

花两性, 佛焰苞有 5—10 条叶状翅, 其中两条较为发达, 宽达 0.5—1 厘米, 有时都不明显或仅呈脊状, 翅扁平或皱波状、全缘、稀具齿; 翅间光滑至具成行的疣刺。每苞 1 花, 稀 2—3 花(王启无 73501)。花无柄, 萼片 3; 花瓣 3, 倒卵形, 先端浑圆, 白色、淡青色或紫色, 稀黄色, 基部有黄色斑点; 雄蕊 6, 稀为 9, 花丝有腺毛, 花药线形; 花柱 6, 稀 9, 于近基部分裂成不等长的 2 肢。果有棱, 无刺和疣凸。花期 4—10 月。本种叶片常因水深和其它生境条件的不同而变异很大: 水深稳定在 30—50 厘米时, 叶片多为广卵形、卵状椭圆形或近圆形、心形, 长达 20 厘米, 宽达 18 厘米, 全缘或有细齿; 如水深不大, 为季节性水体时, 叶片狭长而小, 长 8—9 厘米, 宽 3—4 厘米; 在流水的条件下, 叶片多变为长圆形、披针形甚至线形, 两头常渐狭, 长达 25 厘米, 宽仅 2.5 厘米。在个体发育的不同阶段, 叶形常依次变更: 初生叶线形, 宽仅 2—3 毫米, 然后出现的为披针形、椭圆形、宽卵形等等。值得一提的是: 本种叶片都是沉水的, 水浅叶柄短, 水深叶柄常伸长可达 30—40 厘米, 以叶片接近水面为度, 但决不像睡莲那样飘浮水上, 所以认为本种有的叶片浮水这一概念并不正确。

2. 水菜花 (海南植物志)

Ottelia cordata (Wall.) Dandy in Journ. Bot. 72: 137. 1934, 73: 211. 1935; 海南植物志 4: 59. 1977. —*Boottia cordata* Wall., Pl. As. Rar. 1: 52, t. 65. 1930. —*Ottelia heterophylla* (Merr. et Metc.) T. L. Wn in Fl. Hainanica 4: 59 et 532. 1976, syn. nov. —*Boottia heterophylla* Merr. et Metc. in Lingnan Sci. Journ. 17: 568, pl. 24, 25. 1938.

产广东海南的海口和文昌, 分布于缅甸、泰国、柬埔寨(吴征镒 31), 生长于水塘中。柬埔寨新记录。

花单性, 雌雄异株, 雌花单生, 雄花多数; 子房有侧膜胎座 9(—15), 隔成不完全的 9(—15) 室, 花柱 9(—15), 皆分 2 叉。叶异型, 浮水叶(?)心形, 具长柄; 沉水叶椭圆形, 无柄。但昆明植物所所藏柬埔寨标本不见无柄叶。有柄叶的叶片是否浮水, 因未见活植物, 还不能断定。

3. 海菜花(云南通称) 海菜、龙爪菜(植物名实图考) 异叶水车前(海南植物志) 海茄子(贵州威宁)

Ottelia acuminata (Gagnep.) Dandy in Journ. Bot. **72**: 137. 1934, **73**: 213, fig. 4, 214. 1935.—*Boottia acuminata* Gagnep. in Bull. Soc. Bot. France **54**: 538. 1907; Lévl. Fl. Kouy-Teheou 196. 1914.—*Boottia polygonifolia* Gagnep. in Bull. Soc. Bot. France **54**: 540. 1907; Lévl. Cat. Pl. Yun-Nan 131. 1916.—*Boottia yunnanensis* Gagnep. in Bull. Soc. Bot. France **54**: 542. 1907; Diels in Not. Bot. Gard. Edinb. **7**: 85, 91, 169. 1912; Lévl. Cat. Pl. Yun-Nan 131. 1916.—*Boottia sinensis* Lévl. et van. apud. Lévl. in Repert. Nov. Spec. **5**: 10. 1908.—*Boottia esquirolii* Lévl. et van apud. Lévl. in Repert. Nov. Spec. **5**: 9. 1908 et Fl. Kouy-Teheou 197. 1914.—*Boottia echinata* W. W. Sm. in Not. Bot. Gard. Edinb. **53**: 333. 1915; Lévl. Cat. Pl. Yun-Nan 131. 1916.—*Xystrolobos yunnanensis* Gagnep. in Bull. Soc. Bot. France **54**: 544. 1907; Lévl. Cat. Pl. Yun-Nan 131. 1916.—*Xystrolobos yunnanensis* Gagnep. var. *calospatha* Lévl. Cat. Pl. Yun-Nan 131. 1916.—*Oligolobos triflorus* Gagnep. in Bull. Soc. Bot. France **55**: 43. 1908; Lévl. Fl. Kouy-Teheou 197. 1913.—*Ottelia sinensis* (Lévl. et van.) Lévl. (in Repert. Nov. Spec. **5**: 10. 1908 nom. nud.) ex Dandy in Journ. Bot. **72**: 137. 1934. **73**: 212. 1935 syn. nov.—*Ottelia esquirolii* (Lévl. et van.) Dandy in Journ. Bot. **72**: 137. 1934, **73**: 212, 213, fig. 1—2 1935, syn. nov. *Ottelia polygonifolia* (Gagnep.) Dandy in Journ. Bot. **73**: 213, fig. 3, 214. 1935, syn. nov.—*Ottelia Yunnanensis* (Gagnep.) Dandy in Journ. Bot. **72**: 138. 1934., **73**: 213, fig. 5, 215. 1935, syn. nov.—*Ottelia cavaleriei* Dandy in Journ. Bot. **73**: 213, fig. 6, 215, 1935.

3a. 海菜花 原变种 图 2, 图 3: 1—9.

Ottelia acuminata (Gagnep.) Dandy var. *acuminata*

我国特有。分布于广西西部,四川西南部(布拖),贵州中部(贵定,平塘)至西南部(安龙),云南大部分地区。生长于海拔 2700 米以下的湖泊、池塘、沟渠和深水田中。在云南的洱海,洱源的茈碧湖、西湖,剑川的剑湖,丽江的玉湖、黑龙潭,江川的星云湖,石屏的异龙湖,于水深 4 米以内的广阔水域,形成较为稳定的沉水植物群落,成为云南高原湖泊的象征;昆明滇池的水生植物历史上皆以海菜花为优势,六十年代以来,因湖水污染,海菜花已近于绝迹。

花单性,雌雄异株;花葶长 0.3—4.5 米,通常略短于水深,圆柱形,光滑。佛焰苞无翅,但有 2—6 棱,无刺或棱上有刺,有时棱间也有成行的刺;雄株佛焰苞含雄花多数,可达 40—50 朵;雌株的含花少数或多数,有 2—3 朵的,也有 7—10 朵的,先后在水面开放,花后连同佛焰苞沉入水底。雄花:花梗长 4—10 厘米,粗 1—1.5 毫米,绿白色;萼 3,展开,绿白色至深绿色,披针形,长 8—15 毫米,宽 2—4 毫米,背面中肋上有时具 2 或 3 个肉刺;花瓣 3,白色,基部 1/3 黄色或全黄色,倒心形,长 1—3.5 厘米,宽 1.5—4 厘米,具 5—7 条纵褶;雄蕊 12(—9),黄色,4(—3) 轮,花丝扁,有微腺毛,长 2—8 毫米,宽约 1 毫米,外轮的最短,中间两轮最长;花药卵状椭圆形,长 2 毫米,宽 1 毫米;内层有退化雄蕊 3,线形,黄色,长 4—6 毫米(异龙湖的长仅 0.5 毫米;中央附属体球形、白色、具 3 槽。雌花:花萼、

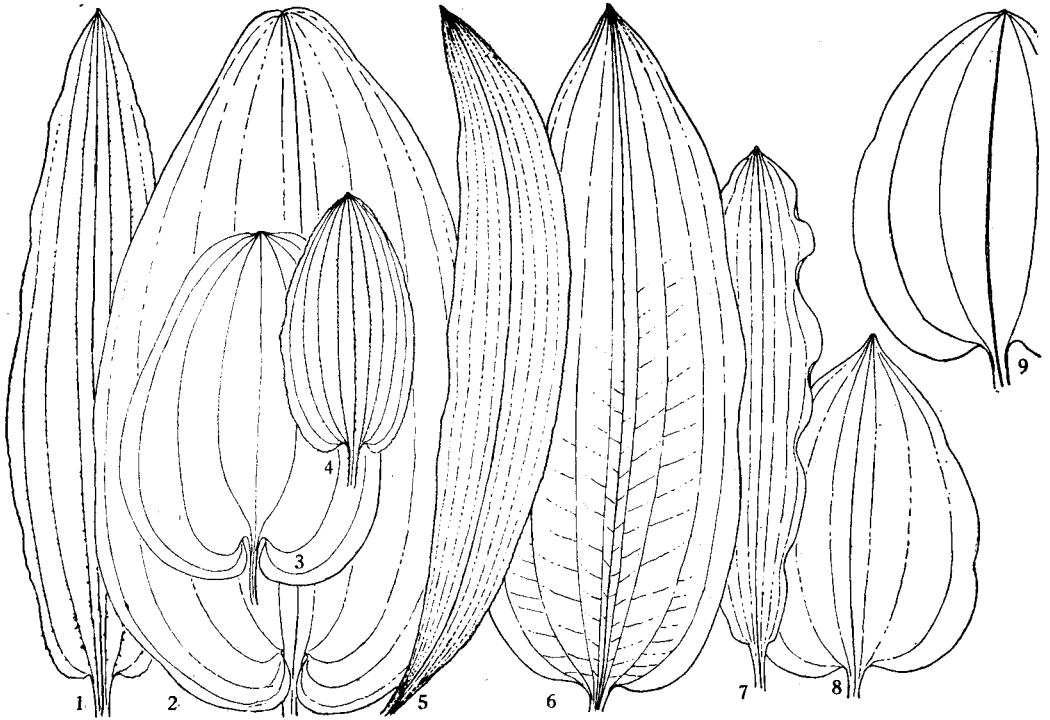


图2 海菜花 *Ottelia acuminata* (Gagnep.) Dandy var. *acuminata* 叶形变化

1. 邱炳云 77-922, 洱海, 叶背面, 30×6.5 (厘米)²; 2. 邱炳云 61195, 剑湖, 29×17 (厘米)²; 3. J. F. Rock 5033, 丽江玉湖, 14×10 (厘米)²; 4. 邱炳云 61137, 洱海, 叶背面有刺, 9×4 (厘米)²; 5. 昆明站 836, 滇池, 35×4.8 (厘米)²; 6. 梁国贤 105, 滇池, 35×11 (厘米)²; 7. 蒋英 7194, 贵州平坝, 20×4.5 (厘米)²; 8. 邱炳云 54065, 滇池, 13×9.8 (厘米)²; 9. 蒋英 7453, 贵州安龙, 14.5×12 (厘米)²。(李锡畴绘)

花瓣同雄花;花柱 3, 橙黄色, 分 2 叉至近基部, 裂肢线形, 长约 1.4 厘米; 退化雄蕊 3, 黄色, 线形, 长 3—5 毫米; 子房三棱柱形, 绿色, 横切面三角形, 1 室, 侧膜胎座 3; 成熟果褐色、伸长呈三棱状纺锤形, 长达 8 厘米, 棱上有明显的肉刺或疣凸, 有时棱间有成行的肉刺或疣(丽江黑龙潭的), 种子多数, 下垂, 先端有毛。叶: 本种叶片全为沉水的。依水深度的不同, 叶柄长短不一, 长的可达 2—3 米, 生长于水田、湖泊浅水地的长仅 4—20 厘米; 水深 3—4 米时, 叶片在水下自由伸展, 叶层距水平面常在 1—2 米之间; 水位较低, 叶柄常弯曲, 这时叶片常接近水面但决不漂浮。至于叶片的形态大小, 更是千差万别: 线状长圆形、披针形、卵形、宽心形, 长短宽窄常有十倍之差; 通常先端较钝, 也有渐尖的; 基部通常心形或深心形, 稀有渐狭的; 叶全缘或有细锯齿; 在深水中的多年生植株, 背面脉上和叶柄背面常有肉刺, 大多数是无刺的。我们往往从某一水体的同一群落, 甚至从同一植株的不同叶片, 以及同一植株不同年龄都可看到叶形的各种变化。例如: 1975 年, 我们从云南茈碧湖取回带有种子的湖泥置于温室水池中, 次年出一苗, 全部叶片线形, 长约 20 厘米, 宽 3 厘米左右, 钝尖, 基部楔形或截圆形, 入冬叶萎, 第三年, 从根茎萌出新叶, 叶片变宽, 长圆披针形, 长 20—25 厘米, 宽达 6—7 厘米, 基部浅心形; 1978 年的叶片大都是卵状长圆形, 长 25—30 厘米, 宽 10—15 厘米, 基部深心形; 此年开花, 系雄株, 这一单株试验就已提供了 Dandy 图示的 5 个种的全部叶形 (Journ. Bot. 73: 213, fig.2—6. 1935)。

关于 *O. sinensis* (Lévl. et Van.) Lévl. ex Dandy, 我们没能看到模式标本 (Cavalerie 815), 但看到 Dandy 引述的标本: 蒋英 7453、7194, 前者系雄株, 花多数, 雄蕊 12(—9) …… , 花的特征属本种范畴; 7194 为雌株, 佛焰苞有 3 果, 果的性状与本种无异, 为本种少花类型。Dandy 把这些标本叙述为“花两性, 佛焰苞具 2—4 花, 雄蕊 3”, 以此作为检索特征, 显然不符事实。这两张标本的叶片形态全然不同: 蒋英 7453 的叶片为心形, 蒋英 7194 的叶片为长圆形, 恰为本种的两个极端形态。

3b. 通海海菜花 新变种 图 3:13

Ottelia acuminata var. *tonhaiensis* H. Li, var. nov.

A var. *crispa* (Hand.-Mazz.) H. Li differt foliis elliptico-lanceolatis ad 30 cm longis 10 cm latis. basi attenuatis, margine planis dentatis non crispis differt; a var. *acuminata* staminodiis floris masculi bilobis, ovario 3 vel 6 alis margine serratis instructo distincta.

云南 (Yunnan): 通海 (Tonhai), 杞麓湖 (Lacus Qiluhu), 水生组 (Expeditio Plantarum Aquaticarum) 162、163、165、166 (模式 Typus HY*); 阳宗海 (Lacus Yang zhong Hai), 邱炳云 (P. Y. Chiu) 61253、61254. 生长于水深 4—5 米以内湖滨。

本变种与波叶海菜花 *O. acuminata* var. *crispa* (Hand. -Mazz.) H. Li 相近, 但叶片椭圆披针形, 长达 30 厘米, 宽达 10 厘米, 基部渐狭, 边缘扁平不卷曲, 明显具锯齿; 与海菜花 var. *acuminata* 的不同点为: 本变种雄花中退化雄蕊分 2 叉, 子房具 3 或 6 翅, 翅缘有锯齿。

3c. 波叶海菜花 新组合 图 3:10—12

Ottelia acuminata var. *crispa* (Hand.-Mazz.) H. Li, comb. nov. — *Boottia crispa* Hand. -Mazz. in Sitzgsanz, AK. W. W. 62:253. 1925. — *Xystrolobus crispus* (Hand.-Mazz.) Dandy ap. Hand. -Mazz. in Karst. u. Schenck, Vegetatb. 22. R., H. 8, 14. 1932. — *Ottalia crispa* (Hand. -Mazz.) Dandy in Journ. Bot. 73: 216. 1935; Hand.-Mazz. Symb Sin. 7: 1189. 1936.

特产云南省宁蒗县和四川省盐源县交界的泸沽湖, 海拔 2680 米, 在湖泊边缘和湖中各岛屿周围、水深 5 米以内的水域作环状分布, 形成大面积的单优沉水植物群落, 模式标本 Handel-Mazzetti 3099 (♂) 系 1914 年采到。1937 年, 俞德浚教授在泸沽湖采得海菜花 var. *acuminata* (俞德浚 5281)。1978 年, 我们到泸沽湖考察, 得知海菜花主要分布在湖泊东部沼泽化的“草海”, 与眼子菜科植物混生, 水深 1—2 米以内, 湖泥深厚, 与本变种生境有所不同。

Handel-Mazzetti 和 Dandy 所研究的是同一个雄株标本, 而且是水深 60 厘米以内的浅滩植物, 植物体各部的大小、形态与在水深 4—5 米的大面积上生长的大不相同。现将本变种特征综述如下:

多年生沉水草本。根茎浅黄色, 短圆柱形, 长达 1.5 厘米, 粗 1.2 厘米, 密布下凹的根迹, 颈部生根; 根多数, 黄色, 圆柱形, 不分枝。叶基生, 多数; 叶柄长 15—230 厘米, 半圆柱形, 绿色, 背面和边缘有疏细刺, 下部 9—45 厘米具鞘; 叶片绿色, 带状长圆形, 长常为宽的

* HY = Herb. Kunming Inst. Bot. Acad. Sin., Kunming, Yunnan.

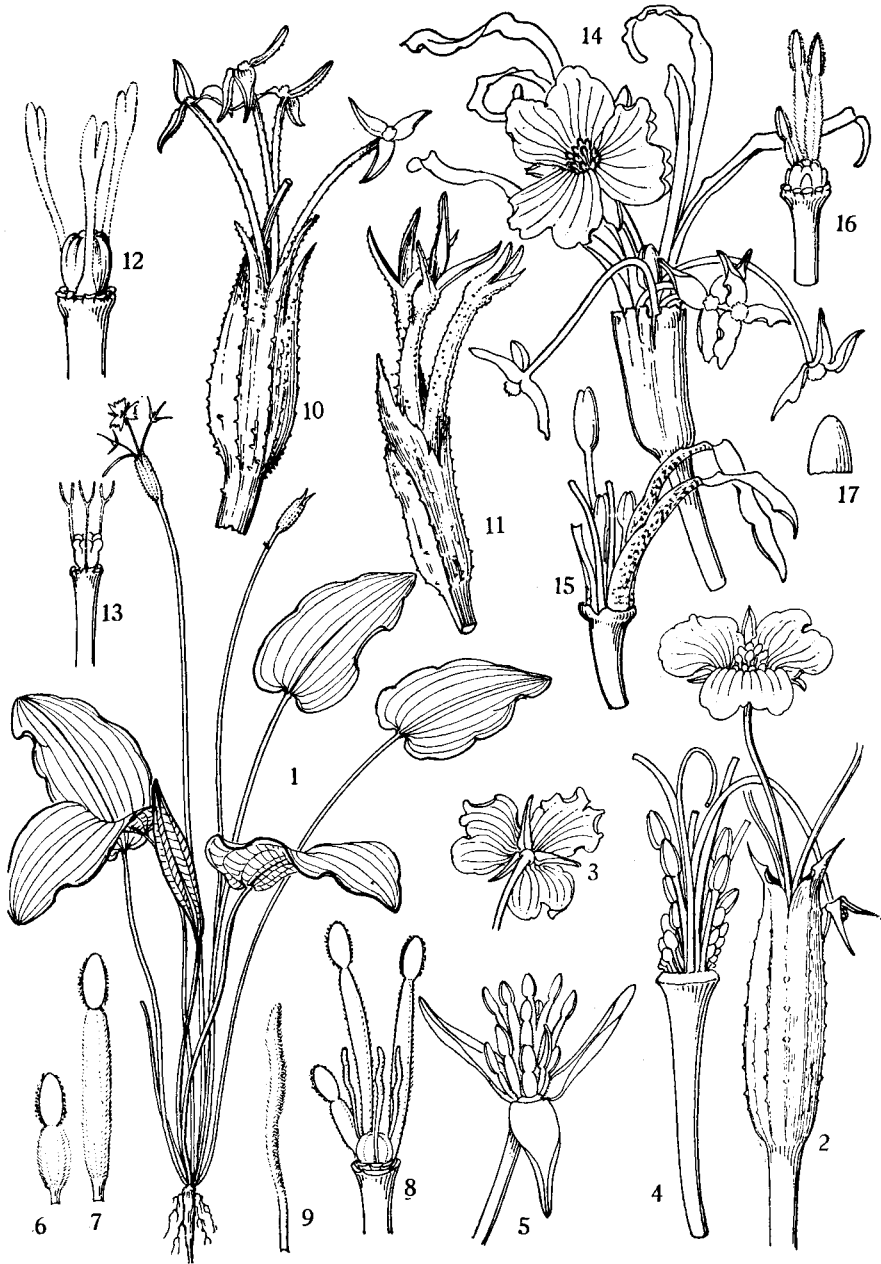


图3 1—9 海菜花 *Ottelia acuminata* (Gagn.) Dandy var. *acuminata*:

1. 植株(♂), 2. 雄佛焰苞和雄花, 3. 雄花背面观, 4. 雄花序去佛焰苞, 5. 雄花去花瓣, 6—7. 雄蕊放大, 8. 雄花中的雄蕊(一部分)、退化雄蕊和附属体, 9. 退化雄蕊放大; 10—12. 波叶海菜花 var. *crispa* (Hand.-Mazz.) H. Li: 10. 雄佛焰苞和雄花(花瓣已落), 11. 雌佛焰苞和果, 12. 雄花中的退化雄蕊和附属体; 13. 通海海菜花 var. *tonhaiensis* H. Li: 雄花中的退化雄蕊和附属体; 14—17. 路南海菜花 var. *lunanensis* H. Li: 14. 雄花序和由珠芽萌出的植物体(佛焰苞上部折断), 15. 雄花序去佛焰苞示萌发的幼叶, 16. 雄花中部分雄蕊、退化雄蕊和附属体, 17. 退化雄蕊放大。(李锡畴绘)

15 倍, 浅水中生长的叶长 12—14 厘米, 宽约 3 厘米, 幼株更狭小, 深水中的长达 90 厘米, 宽达 6 厘米, 先端渐尖或略钝, 基部骤狭并下延为翅, 有时浅心形或截圆形, 边缘波状翻卷

如海带,全缘或有细齿,居中 3 条平行脉靠近,叶片中部明显增厚,背面脉上有疣刺。佛焰苞绿褐色,长圆形、长卵形,略扁,长 4—8 厘米,宽 1—2 厘米,两侧具带有锯齿的狭翅,先端撕裂状,裂片 8—10,线形,不等;翅间有 4—10 行稀疏的疣刺。雄花多数,花梗长 0.7—1.4 厘米,具疏疣刺;萼片 3,淡绿色,长圆披针形,长 0.7—1.4 厘米,宽 2—4 毫米,3 脉,背面偶有疣刺;花瓣倒心形、白色,基部黄色,具 5 条纵褶,长 2—3 厘米,宽 2.5—3.5 厘米;雄蕊 12,黄色,花丝扁,无毛,长 1—3 毫米;花药长圆形,长约 1 毫米;退化雄蕊 3,线形,长 5 毫米,先端分 2 叉,中央球形附属体白色,具 6 槽。雌花 2—7 朵,花萼、花瓣同雄花;花柱 3,白色,长约 1.3 厘米,2 深裂,裂肢线形,长约 9 毫米;退化雄蕊 3,线形,长约 3 毫米;子房 3 棱形,向上渐狭,长 3—4 厘米,粗 3—5 毫米,具 3 条带细齿的翅,翅宽达 2 毫米,翅间光滑,1 室;侧膜胎座 3。成熟果粗大,多少呈弯的纺锤形,长达 6 厘米,粗达 1.5 厘米,翅上的齿变为刺状,翅间出现许多疣凸。花期 5—10 月。

3d. 路南海菜花 新变种 图 3:14—17

Ottelia acuminata var. *lunanensis* H. Li, var. nov.

A var. *acuminata* differt spatha mascula minore 2—3 cm longa 1.5—2 cm lata glabra intus 2-bulbifera, staminodiis floris masculi 3 minimis obcordatis vel ligulatis 0.5—1 mm longis latisque.

云南 (Yunnan), 路南 (Lunan), 长湖 (Lacus Chang-hu), 邱炳云 (P. Y. Chiu) 61292 (模式 Typus HY), 生长于石灰岩溶蚀湖泊和积水溶蚀漏斗中, 生长水深 70—80 厘米, 底质为深厚的灰白色浮泥; 地点同上 (cod. loc.), 尹文清 (W. C. Yin) 877 ♂。

与原变种不同之点是雄株(调查的三个小湖中 đều 无雌株)佛焰苞小, 长 2—3 厘米, 宽 1.5—2 厘米, 无翅、无棱、无疣、无刺, 内面有 1—2 个珠芽; 雄花中退化雄蕊 3, 极小, 倒心形或舌状, 急尖, 长、宽 0.5—1 毫米。花期: 全年。

本变种佛焰苞内有珠芽, 珠芽与雄花同时萌发。第一个雄花苞开放时, 由珠芽发出的叶丛也开始露出佛焰苞外, 同时长出 不定根, 当大部分或所有雄花开放之后, 花萼腐烂, 撕裂的佛焰苞连同萌发的幼株沉于水底, 自成新植株。我们在长湖和附近几个溶蚀漏斗中都未发现雌株, 经野外观察和栽培试验, 都见到上述繁殖过程, 特志于此。

四、海菜花属的地理分布和演化

据 Dandy 的研究, 全世界的海菜花属共约 40 种。我们通过亚洲种类的分析, 发现同物异名的现象颇多, 例如 Dandy 在他 1934、1935 年的工作中, 共列举了亚洲 12 个种, 加上他未列入或当时他未曾研究的 7 个种名, 则亚洲共有 19 种, 现在看来, 其中有 10 种应属异名。为了对比亚、非的种数, 这里, 暂以 Dandy 的数字为基础进行分析。在这 40 种中, 只有龙舌草 *O. alismoides* 广布于非洲、亚洲及大洋洲各热带地的水田、沟渠、池沼(图 4), 其它各种都局限于某地域。18 种在热带非洲(包括马达加斯加), 18 种在热带亚洲, 澳大利亚特有 2 种, 即 *O. ovalifolia* Rich., *O. tenera* Benth., 南美巴西特有 *O. brasiliensis* Walp 1 种。整个属的分布范围在南半球 30° 以北和北半球 40° 以南; 绝大多数的种散布在南北回归线之间; 云南高原海拔 2700 米的高山湖泊(泸沽湖)是本属垂直分布的上限, 是一个比较典型的热带水生植物属。由于水体热量条件比较稳定, 本属在北半球跨越森林热

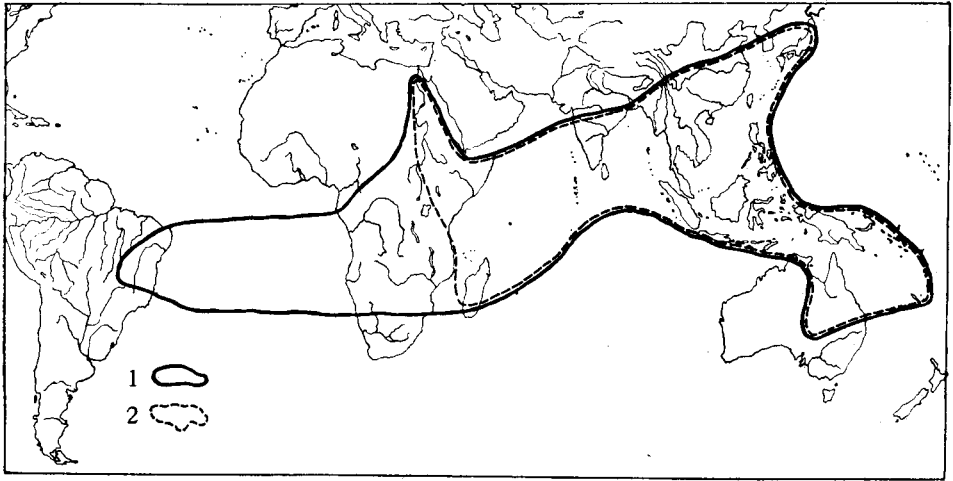


图4 海菜花属 *Ottelia* 和龙舌草 *O. alismoides* 的分布区。

1. 海菜花属, 2. 龙舌草。(杨建昆绘)

带界线较远, 应是可以理解的。

本属较为原始的两性花亚属中, 在澳大利亚有 *O. ovalifolia* (R. Br.) Rich, 南美巴西有 *O. brasiliensis* (Planch.) Walp., 非洲有 *O. benguellensis* Gürke 和 *O. ulvifolia* (Planch.) Walp., 亚洲有 *O. balansae* (Gagnep.) Dandy, 亚洲、非洲、澳大利亚共有龙舌草 *O. alismoides*, 很可能, 它们曾有过共同的原始类型。可以设想, 这一共同的原始类型远在联合古陆尚未解体之时就已存在并且大面积扩散, 然后在各不同的陆块的水域进行了演变和分化, 从而形成了不同的分支。

海菜花属植物大都靠种子繁殖, 而种子是包藏在富含粘质的肉质果皮之内的, 果实成熟后就地沉降, 除流水推移外, 其它的传布方式都未必可能。本属为淡水植物, 它们的迁移主要靠陆地水系的沟通, 咸度很大的海水是不会有帮助的。亚洲、非洲、澳洲三大陆块共有本属现存原始种龙舌草这一事实, 仍应追溯陆块离合的历史。如果澳洲和非洲的最后联系延续到渐新世早期(约距今 3800 万年), 则龙舌草的洲际迁移是可以理解的, 渐新世即已存在的古老植物龙舌草, 至今仍然存活也是可能的。

按亚洲、非洲集中了等量的种类, 各占全属的 47%, 两洲的特有种各占全属的 45%, 说明海菜花属的非洲分支和亚洲分支达到了最大的繁荣, 分别在热带东非和东南亚(主要在中南半岛和我国云南、海南岛)形成了两个现代分布中心。

在亚洲, 海菜花属经过长期的地理隔离和分化, 已演变为现有的 8 种和一些变种(即 Dandy 的 19 种)。它们有两性花的, 但大部分是单性花、雌雄异株, 它们的性状都比两性花、且为单花的龙舌草较为进化; 单性花种中又以 *O. cordata* 和 *O. thorelii* 较为原始(具有 9 个以上的心皮, 12 枚以上的雄蕊), 前者分布广泛, 见于缅甸、泰国、柬埔寨、越南和我国海南。亚洲其余各种的分布都很局限: *O. acuminata* var. *acuminata* 在我国西南地区的浅水湖沼中; *O. a.* var. *tonhaiensis* H. Li 见于滇中南盘江水系的杞麓湖、阳宗海, *O. a.* var. *crispa* (Hand.-Mazz.) H. Li 局限在金沙江水系的泸沽湖, 该湖面积不大, 仅 100 多平方公里, 湖深达 83 米, 至今为止, 还未发现本种迁移到泸沽湖境外; *O. a.* var. *lunanensis*

H. Li 分布在云南路南县境长湖湖群中; *O. mesenterium* (Hall. f.) Hartog 孤居苏拉威西岛的托武蒂湖和马塔拿 (Matana) 湖; *O. alata* (Gagnep.) H. Li 出现在中南半岛东部 (柬埔寨的三坡和越南北部的宁平); *O. lanceolata* (Gagnep.) Dandy 和 *O. balansae* (Gagnep.) Dandy 分别产于越南北部的芳梅和睦化。亚洲所有这些种的分布区都未超出洲际广布的龙舌草的分布范围,愈是进化的种分布范围愈小,这些种与非洲种无一相同。可以设想,它们的分化形成应是印巴次大陆与欧亚大陆之间的直接联系建立或劳亚古陆和冈瓦纳古陆的联系完全隔断之后。

海菜属的演化趋势是很有趣的(表 1, 表 2)。第一个趋势是由两性花进化到单性花。在亚洲, *O. cordata* 和 *O. balansae* 完成了这一飞跃 (前者的雌株仍保留单花这一原始性状),但同时心皮(花柱)和雄蕊数目有所增加 (9, 12, 15 枚),在雌、雄花中都有 3 枚退化雄蕊。第二个趋势是:在两性花或单性花的前提下,雄蕊和花柱数目减少,每减 3 数,此外,佛焰苞内花数增加。亚洲两性花的种类只有 *O. alismoides* 和 *O. balansae* 两种,前者是单花,雄蕊 6(—9),花柱 6(—9);后者具多花,雄蕊、花柱各 3 枚。*O. alismoides* 有洲际分布区,且具单花这一原始特征,很可能 *O. balansae* 正是 *O. alismoides* 在亚洲的一个较为直接的衍生物,其花数增加了,一部分花柱和雄蕊退化了。在单性花的种类中(表 2),

表 1 亚洲两性花亚属 subg. *Ottelia* 种类特征比较

组名和种名	花数	花柱数	雄蕊数
Sect. 1. <i>Ottelia</i> : <i>O. alismoides</i> (L.) Pers.	1	6(—9)	6(—9)
Sect. 2. <i>Oligolobos</i> : <i>O. balansae</i> (Gagnep.) Dandy	多	3	3

表 2 亚洲单性花亚属 subg. *Boottia* 种类特征比较

组名、种名和变种名	雌花			雄花			
	花数	花柱	退化雄蕊	花数	能育雄蕊	退化雄蕊	附属体
Sect. 3. <i>Boottia</i> : <i>O. cordata</i> (Wall.) Dandy	1	9(—15)		多	(9—)12(—15)	3	✓
Sect. 4. <i>Xystrolobos</i> :							
<i>O. thorelii</i> (Gagnep.) Dandy	多	9	3	多	12(—15)	3×*	?
<i>O. acuminata</i> (Gagnep.) Dandy var. <i>acuminata</i>	多	3	3	多	12	3	✓
var. <i>tonhaiensis</i> H. Li	多	3	3	多	12	3×	✓
var. <i>crispa</i> (Hand. -Mazz.) H. Li	多	3	3	多	12	3×	✓
var. <i>lunanensis</i> H. Li	多	3	3	多	12	3	✓
<i>O. mesenterium</i> (Hall. f.) Hartig.	多	3	?	多	12	3×	?
<i>O. lanceolata</i> (Gagnep.) Dandy	多	3	?	多	9	3×	?
<i>O. alata</i> (Gagnep.) H. Li	多	3	?	多	9	3×	?

* 3×表示 3 个退化雄蕊 2 裂。

雌花心皮由 9(—15) 降至 3 个之后便趋于稳定,雄花的能育雄蕊多次呈梯度下降,基本上是 15→12→9 这一过程,而且两性花种中进化类型的 3 个花柱在这些单性花种中以附属体形式保存。如 *O. acuminata* 和 *O. mesenterium* 比 *O. cordata* 的花柱少了 3—6 个,雄蕊少了 0—3 个,而 *O. lanceolata* 和 *O. alata* 又比前两种减少了 3 个雄蕊,花柱却未继续

减少。可见,现有种类所表现的演化过程有连续,也有间断。另外,在演化过程中往往伴随着趋同现象。如云南泸沽湖中的 *O. acuminata* var. *crispa* 和苏拉威西岛上的 *O. mesenterium*, 它们虽然远隔重洋,两者除花部结构基本一致(雄花中都有分叉的退化雄蕊)外,叶形也非常相似,均为狭长的线形叶片,叶缘皆波状卷曲,只是 *O. acuminata* var. *crispa* 的叶片较为长大,这大概是两地水质条件比较接近的缘故。

最后,同一个已经形成的种,当其处于不同的生态环境中,仍在继续产生分化,衍生出不同的地理变种。如 *O. acuminata* 这个种的分布中心是在云南高原。这里众多的湖泊彼此长期隔离,不同湖体本身又相对稳定,海菜花适应所处的环境,产生了相应的变异:在高寒水深的泸沽湖有退化雄蕊(雄花内)分 2 叉、叶片边缘波状卷曲的 var. *crispa*; 在位置偏南、水体较浅的杞麓湖分化出了退化雄蕊深 2 裂、植物体全身具刺的 var. *tonhaiensis*; 路南长湖湖群中有 var. *lunanensis*, 其退化雄蕊仅为细小的舌形片状体,植物全体无刺,雄佛焰苞自身能孕育后代。所有这些变种,花部的主要性状相同(花柱 3, 能育雄蕊 12, 有 1 个球形附属体),仅因生态隔离,而产生了这样那样的变异罢了。

由上述可见,海菜花属现有种类生殖器官的变异反映了一个较为连续的演化过程,因而生殖器官应是划分本属不同类群的可靠依据。营养器官则往往千变万化,因地不同,因时而异,不宜用作区分种和种级以上类群的标准。

CLASSIFICATION, DISTRIBUTION AND PHYLOGENY OF THE GENUS OTTELIA

LI HEN

(*Kunming Institute of Botany, Academia sinica*)

Abstract

The genus *Ottelia* is one of the great genera of *Hydrocharidaceae*. About 25 species distributed in the Palaeotropics, extending from Africa through India and SE. Asia to Korea and Japan, Australia and New Caledonia, 1 species in Brazil; centres of specific development are found in Central Africa and SE Asia.

The present study is mainly based on the materials collected during the field explorations in the lakes of Yunnan and observations on the structure of the spathe and flowers, the variation of leaf of the plants cultivated in Kunming Bot. Garden.

Instead of the wings of the spathe used by Dandy, by the characters such as uni- or bisexual flowers, this genus is divided into two subgenera, which by the number of the flowers in spathe and the number of the carpel in ovary again subdivided into 4 sections. They are as the following:

A. Subg. *Ottelia*. Flowers bisexual.

Sect. 1. *Ottelia*. Spathe with 1 flower; ovary with 6(—9) carpel.

Sect. 2. *Oligolobos* (Gagnep.) Dandy. Spathe with many flowers; ovary with 3 carpel.

B. Subg. *Boottia* (Wall.) Dandy. Flowers unisexual; the male spathe with 1-many

flowers, the female spathe with many flowers.

Sect. 3. *Boottia*. The male spathe with 1 flower; ovary with 9(—15) carpus.

Sect. 4. *Xystrolobos* (Gagnep.) H. Li. The female spathe with (2-) many flowers; ovary with 3 or 9 carpus.

The Chinese species of *Ottelia* is in great need for revision. All of the species in China previously described under *Ottelia* Pers, *Boottia* Wall., *Oligolobos* Gagnep, and *Xystrolobos* Gagen, are here combined into 3 species. They are *O. alismoides*, *O. cordata*, *O. acuminata* with 4 varieties.

After a study of the geographic distribution and infer relationships among the floristic elements it has been proved that *Ottelia* is certainly an ancient genus, and the primitive types came into being and widely dispersed before the separation of Laurasia from Gondwana.

During a considerable period of time the elements of the genus *Ottelia* in fresh-water environment of different continents have been separately differentiated and evolved into more or less derived types. The structure of flowers in all of the Asian species shows the following evolutionary tendencies: 1. In this genus the plants with unisexual flowers have evolved from plants with bisexual flower; 2. In the groups with bisexual or unisexual flowers the number of stamens and styles reduced to 3-merous, but the number of flowers in spathe increased. So that the subgenus *Ottelia* is more primitive than the subgenus *Boottia*; While in the subgenus *Ottelia* *O. alismoides* is a more primitive than *O. balansae* and in the subgenus *Boottia* *O. cordata* is the most primitive, but *O. alata* seems to be the most advanced.