

莲的生态解剖学研究^{*}

陈维培 张四美

(南京师范大学 生物系)

摘 要

莲叶有三种形式：沉水叶无气孔；浮水叶气孔仅分布于腹面；挺水叶形大、气孔数多。器官中气室和气道发达。排水器位于叶腹面的中央，除常敞开着外，与气孔相似，水分可从此排出。莲具有星散的维管束、无形成层，只在根中有导管，胚根简化，不定根发达。花早期发育在水中，后由柄生长延伸出水面。果实中具有三个功能不同的孔。果皮上的表皮层及栅状细胞层发达。

莲是一种起源很早而构造原始的水生经济植物，各国学者曾就其形态和分类等进行过不少研究，但到目前为止，有关莲的生态解剖学的研究却未见报道。

近年来我们在研究过程中，观察到莲具有三种生态型的叶子，庞大的根茎分枝，发达的通气系统，特异的排水器，减退的维管束，退化的胚根，以及独特的花果构造。这些特征，不但能充分反映出水体中的环境特点，而且对于阐明莲的形态构造及其对外界环境的关系和变化，探讨莲的个体发育，从而更好地控制和调节环境条件，以达到丰产的目的都有重大意义。

一、材料和方法

供研究用的材料共有两个品种，一是红莲 (*Nelumbo nucifera* Gaertn) 采自南京郊区，二为红碗莲 (*Nelumbo nucifera* Gaertn) 采于校园中。将不同生育期采收的材料，用醋酸-甲醛-50%酒精混合液固定，经脱水及石蜡包埋，制成切片，每片厚度7—10 μ m，用铁矾苏木精及番红、固绿染色。离析材料用Geffreg法。并对贮存物质进行化学测定。

二、观 察 结 果

1. 叶的形态构造及其生态适应 莲的三种不同生态型的叶子在形态结构上各有差异。沉水叶因受水中光线微弱、通气不良以及水体环境稳定的影响，叶柄细弱、叶片形小。从横切面可见到，叶片的上表皮层细胞壁薄，朝外一面没有角质层加厚，气孔尚未发育完全或失去功能。作为光合作用的主要部分的叶肉组织，虽已有栅栏组织和海绵组织的分化，但只有一层近长方形而排列紧密的栅栏细胞。紧靠于其下的海绵组织细胞形状较小，空腔不大，而在接近下表皮处的细胞则形大而排列稀疏，具较大空腔。所含叶绿粒还不多。贯穿于叶肉中的叶脉，大多仍处在发育和分化，故构造简单，只见有少量作螺纹加厚的管胞及一些筛管和

^{*} 本文属中国自然科学基金资助项目。
本文于1986年5月2日收到。

薄壁细胞组成, 未见机械组织〔图 1〕。

浮水叶与沉水叶稍有不同, 由于叶腹面能直接与空气及阳光接触并进行气体交换和光合作用, 因而具有适应于水生环境和逐渐向陆生型过渡的形态构造, 叶柄能随水深稍作延长, 叶片较大。从横切面上可看到, 其内部结构亦已发生变化。上表皮层出现有角质层的加厚及气孔器的分化, 但下表皮层则因受水的影响仍未见有气孔器的存在。叶肉组织层次略有增加, 紧接上表皮层下的栅栏组织由 1—2 层柱状细胞组成, 其内所含的叶绿粒较沉水叶为多。海绵组织细胞层数进一步增多, 且具有更大的空腔, 但这些细胞内所含叶绿粒则较栅栏组织为少。叶脉已相当发育, 在较粗的主脉中已可见到直径较大的管胞和筛管。然而, 由于浮水叶的面积还较小, 且叶背面的光合和呼吸作用仍受到水的抑制, 内部组织的分化仍未臻完善, 因而还没有脱离水生环境的制约。

挺水叶因有强大的叶柄, 使整张叶片挺出水面, 得与空气和阳光接触, 故其形态结构已和陆地植物相似。叶片形大而质厚, 保护组织发达, 上表皮层有较厚的角质层, 并布满了蜡质, 下表皮层及紧接其内的一层细胞, 通常充满着单宁物质。此外, 在叶面上有大量分化完善的气孔, 其下面发育有气室, 以适应气体交换和光合作用的进行。

在叶肉组织中可看到, 栅栏组织细胞已显著延长成柱状, 其内含有丰富的叶绿粒, 紧靠于主脉两侧的海绵组织可多达数十层, 但在其它部位, 则排列疏松, 具有发达的气腔。海绵细胞中的叶绿粒较栅栏细胞为少。组成叶脉分子数量增多, 其分化亦更为完善, 并具有纤维存在, 它可以增强叶的支持能力。挺水叶不但使植株在水面上形成了显著的外貌, 而且由于光合作用面积扩大, 能积累更多的有机物质, 对日后开花, 结实和成藕都有重大影响〔图 2〕。

2. 根茎的形态、分枝及其作用 莲的根茎由于生于水下淤泥中, 受到水重力和缺乏阳光的影响而呈现出特殊的形态。它有二种形式, 一种细长如鞭, 由多个节和节间组成, 称为藕鞭 (Rhizome); 另一种是由藕鞭膨大而成的藕 (fleshy tuber)〔14〕。藕鞭自春至夏均可从节上产生分枝及再分枝, 且节间能逐渐延长, 此种活动直至生长后期才会停止。

莲的根茎能以母体为中心, 随机地向两侧产生分枝并延伸开来, 以侵入到新的地段。如是地以每年为时间单元, 向外扩张, 经过一定时间后, 便形成一个呈三角形的, 由莲单种占绝对优势的植物群落。

蔓延于土中的藕鞭虽然在冬前要枯萎, 但在藕鞭的前端有若干个节在秋天时能发育成藕。藕端上具有外为鳞片保护着的顶芽, 内有四个尚未伸展开来的节和节间, 其上各有处于不同发育阶段的混合芽和侧芽。藕的表皮层下有一层单宁细胞〔图 3〕。皮层的薄壁细胞贮存有丰富的淀粉粒和蛋白质, 内部又具有发达的通气组织, 这些结构使埋于土中的藕仍保持着生命力。当春天来临能萌发成新个体, 并以此为中心再延伸开来, 从而进一步扩大植株的分布范围, 保证后代的繁衍。因此, 从生态学角度看具有特殊的意义。

3. 通气组织的结构和发育 莲在各个器官之内均具有发达的通气组织, 是由薄壁组织细胞经裂生而成。在叶片中通常呈现为不同大小的空腔, 但在叶柄、果柄和根茎中, 一些空腔往往能扩大成为气道。从这些部分的横切面可以看到, 其发育过程与一般水生植物不同, 先是在空腔边缘有一些细胞的细胞质逐渐减少, 核消失, 并出现草酸钙结晶; 随后, 细胞壁破裂解体, 结晶脱落或粘附于内侧的另一层细胞上。由于这种细胞破坏的形式可重复出现, 所以气道能不断扩大〔图 4〕。

莲体中的空腔和气道彼此相通成为通气系统。由气孔进入叶里的空气得以从叶内浓度高的部分向缺乏叶绿素组织的低浓度处扩散,一直达到正在生长的器官。流通着的空气除供新陈代谢之用外,还可以产生浮力,并具有拒抗水环境中所面临到的机械应力的功能。此外,空腔和气道中存有大量的代谢产物——草酸钙结晶,表明通气组织可能还是代谢产物的贮藏所。

莲的叶柄、花柄、根茎等器官中尚分布有呈片状的隔膜,亦属于通气组织的一种。组成隔膜的薄壁细胞,最初间隙甚小(图5)。后来因细胞壁向外突出成多臂状,臂端彼此相接起来致使间隙变大。随着器官的延伸,隔膜层间的距离便越来越远,并逐渐破碎成为残片。

在隔膜细胞内,分别积累有淀粉、蛋白质、单宁或草酸钙结晶等物质。有些还能转变成异形的厚壁细胞,说明隔膜除具有通气、防水、支持等作用外,还可能是养分和代谢产物的短期贮藏所(图6)。

4. 排水器的分布和结构 莲的排水器与一般水生植物不同,不是生于叶尖或叶缘,而仅集中分布于叶片中央与叶柄相连处呈灰色的小区内。该处的上表皮有很多张开的小孔——水孔,它是由气孔母细胞经过分裂成为二个半月形的保卫细胞后所组成。故外观和气孔相似,但细胞壁不作加厚,缺乏叶绿粒(图7)。在横切面上,水孔的下方是一个近椭圆形的空腔,两旁并没有栅栏组织的存在,但分布有呈扁平状的薄壁细胞。空腔之下为3—5层排列疏松、形状较大的通水组织细胞,它们与脉鞘的管胞相通,这些个部分共同组成了排水器(图8)。水孔的保卫细胞因分化不完全,没有自动调节开闭和光合作用的能力,总是敞开着。当外界气压过低或在晚间蒸腾作用微弱时,把多余的水分排出。

莲排水器集中分布的小区域,正是叶柄中大量维管束进入叶片的结集处,从该处排出水分不但途径最近而且运输的数量也最多。因此,这种分布形式对莲的水生生活是十分有利的。

5. 维管束系统的减退 从莲的各个器官解剖上可看到,由于适应水生环境的结果,维管束系统是以减退形式出现的。除根部尚存导管外(Kosakai, H. et al., 1970),其它器官只发育有较为原始的螺纹或环纹管胞(图9),木质部的分子常会因破裂而成为空腔,失去了输导能力,仅起着通气组织作用。然而,韧皮部的分子却还占着相当位置,且有较多的筛管和薄壁细胞,反映出莲由光合作用产生的有机物,其运输仍保留着和陆生植物一样的特性,必须经韧皮部才能完成。

莲维管束减退的另一特征是它们分散地排列于基本组织之中,组成维管束的分子已大为简化,只有在靠近中央部分的维管束才作集中排列,其中的组成分子发育得较完善。这是与莲所处的水生环境,并不需要强大的机械组织支持和发达的输导组织有关的(图10、11)。

莲体内虽然没有形成层,但它可以通过初生加厚分生组织,维管束分子和基本组织等的细胞分裂,以及细胞的体积扩大等来增粗。这种现象在根茎成藕期更显而易见,其时在根茎的每一半径侧内可各增加20—30层*细胞(图12)。而且细胞体积亦比在藕鞭时要增大得多,从长60 μm ,宽48 μm ,变成为长144 μm ,宽108 μm *且能进一步增大。由此可看到,莲维管束的减退和缺乏形成层,对植株生长发育并无妨碍,反而显示出这种结构上的变化,正是为了适应水生生活而产生的结果。

6. 胚根和不定根的结构 从莲子纵剖面上可看到,为两片肥大子叶包围着的幼胚上没有下胚轴,胚根是由一些扁平而作纵行排列的薄壁细胞组成。其结构已十分简化,这些细胞中虽有核和细胞质,但未出现细胞分裂和形成维管束的迹象。故当种子萌发时并没有突破种

皮生长成主根, 显然已失去根的原有功能, 但却起着另一个作用, 即把从子叶中吸收来的养料转移到其它部分。此外, 胚根组织还能把胚轴上部的幼叶, 幼芽与具有一定重量的子叶连结, 使种苗定植于土中(图13)。

莲的不定根十分发达, 当种苗伸出第二张叶时就开始从上胚轴的节上长出, 它的构造与胚根不同, 在纵剖面上可见到根端有根冠保护着。根尖内部有各种组织分化, 表皮层之内为多层薄壁细胞组成的皮层, 其中分布有单宁细胞, 通气组织相当发达, 内皮层有明显的卡氏带加厚, 中央为薄壁细胞组成的髓部。在维管束中有导管存在(图14)。不定根在生长过程中, 又能从延伸着的根茎节上不断更新和产生次生侧根, 形成强大的根系。从而扩大对水分、养分的吸收范围, 并起着固着与支持的作用, 这些结构的出现, 使莲能更适应于水中的生活。

7. 花部的结构与适应 莲花早期发育在水中进行, 花芽与叶芽共同组成为混合芽, 着生于藕鞭的节上, 芽外有鳞片保护, 其内是一张卷曲着的幼叶, 花芽从叶柄背面基部鳞片的腋处生出(图15)。当叶芽冲破芽鳞, 叶柄延伸向上时, 花轴稍作延长, 花芽内依次分化出花萼、花瓣、雄蕊及雌蕊(图16)。

沉于水中的小花蕾, 有水体保护着, 萼片和花瓣的表皮层布有蜡质, 并具乳头状突起, 其间充满空气, 可防止水分的侵入。在萼片和花瓣的表皮层下都有一层排列紧密的单宁细胞, 它有保护花蕾的作用(图17)。

花蕾伸出水面后, 其上相应发育出一些适应于陆生生活的结构, 例如在花药的表皮层上有角质层加厚和单宁层以增强保护力(图18、19); 在花粉粒外壁上分泌有丰富的蜡质, 有防止干燥加粘附力的功能; 雌蕊的心皮为逐渐向上发育的花托所包围(陈维培等, 1982), 花托的通气组织发达, 使心皮及幼嫩的胚株得到良好的保护(图20)。

8. 莲子的结构与适应 莲子属小坚果, 从纵切面看上有三个形态和功能各异的小孔。位于顶端的一个孔是由柱头向子房下延的子房沟(Ovary canal)〔5'15'〕, 在结实后封闭起来所成(陈维培等, 1982; Gupta, s. c. et al., 1977)。第二个是通气孔, 位于柱头稍下的一侧, 其内是由于部分细胞破坏解体而形成的空腔, 贯穿于果皮与种皮、幼胚之间(Snigirevskaya, N. S., 1964; Takhtajan, A. D., 1969)。在发育早期可通过外果皮的小空隙向外界进行气体交换和蒸发水分, 后来逐渐封闭起来。第三个孔是位于莲子下端的中央, 向内凹的小孔, 它是维管束从花托组织进入果实的通道, 其中的维管束除输导水分养分外, 尚能使莲子与花托组织牢固地连结在一起。当莲蓬成熟向下弯曲时, 维管束相应萎缩折断, 使悬垂其上的莲子脱落水, 以适应传播(图21)。

从莲子的解剖结构上可看到, 它与外界环境是相适应的。表皮上有角质层加厚, 而且能随果实发育变成厚壁细胞以增加保护能力。

表皮层之下是两层栅状细胞, 细胞壁上有大量的纤维素和角质素, 对内部的组织有保护作用。

栅状细胞之下为多层含有单宁的厚壁细胞可防止病菌及昆虫的侵害(李正理, 1984)。在厚壁细胞层之内是数层薄壁细胞, 空腔较大, 并有大小不同的维管束分布其间, 表明

* 层次数取自株形较小的红碗莲同一植株的藕鞭和藕横切面上40个基本组织细胞的大小平均值。

这些细胞层是保持着充足的空气、水分和生命活动的重要部位。

再向内, 是果皮的最内层和外种皮, 由 2—3 层薄壁细胞组成, 形状不规则, 难以区分出是果皮还是种皮的部分, 在莲子成熟时大多转变成单宁细胞层。再向内是数层种皮细胞, 其间见有维管束存在。种皮细胞后来大多数亦转变成单宁细胞。再向内就是肥厚的子叶组织, 及含生物碱的胚 (刘米达夫等, 1978) (图 22、23)。

莲子因果皮和种皮结构致密, 水分不易渗入, 落入淤泥后, 其间温度变化小, 氧气量低, 等于处在低温、干燥和密封的环境中, 故胚的活力, 新陈代谢和对外界因子的感应力都极低, 这可能是莲子得以长期保持着生命力的重要原因。

三、讨 论

根据观察, 不同生态型莲叶的出现, 原是反映植株处于不同发育阶段的标志。沉水叶和浮水叶多发生自生长早期或侧枝上, 挺水叶则自植株进入旺盛生长时生出。如果在水体未变动的旺盛生长期中, 植株上的沉水叶或浮叶增多, 挺水叶相应地减少或叶位变低时, 就表示植株生长势弱, 日后成长出的根茎就细弱, 从而影响到花芽的发育及体内养分的积累。因此, 可根据这些叶的生长规律作为衡量植株生长强弱的形态指标之一, 采取不同的农业措施。

莲有发达的通气组织, 有利于生活, 然而遭折断时却易为水所侵害, 虽在生长早期因隔膜细胞间空隙小而受害甚少, 但在开花结实至成熟期中, 因隔膜已遭破坏, 就极易为水浸害, 故在生产上值得注意。

莲子外皮坚固, 故能长期保存, 但却为发芽及脱壳增加了困难, 但从解剖上可看到果实两端部分的组织较疏松, 甚至有局部破坏的现象。如从此处加工, 将会有助于发芽及脱壳。

根据植物的进化历史, 高等被子植物在再度适应于没入水中的生活时, 它们的躯体常会出现简化的现象。莲的胚根极度退化, 又具有减退的维管束及机械组织形式, 这虽然都是水生植物的特点, 但它在种苗期出现直立的茎轴, 在不定根中还保留着导管, 有机物的运输还需依赖于较发达的韧皮部来进行, 以及挺水叶和花部却具有适应于气生生活的构造等陆生植物的特征, 表明了莲的祖先曾经是在陆地上生活过的植物, 因而可以作为由于长期适应水生生活而引起器官简化的良好例证。

莲没有形成层、维管束是分散排列的, 大多器官中没有导管, 主根不发育却有强大的不定根系, 根中出现髓部, 并具有象单子叶植物那样的增粗形式, 这些特征和原始的水生单子叶植物情况相似, 其间是否意味着彼此间具有一定的亲缘关系, 还是仅由于水生环境而引起简化的结果, 这是一个值得进一步探讨的问题。

参 考 文 献

- 王希庆 1956 莲营养体形态及芽的结构初步研究 植物学报, 5 (4): 435—438。
王希庆 1966 莲胚芽的结构及其芽鳞的性质 植物学报, 14 (2): 126—133。
李正理 1978 植物制片技术 科学出版社 第109—120页。
刘米达夫等 1978 广川药用植物大字典 第282页。

- 陈维培 张四美等 1982 莲的心皮发育. 植物学报 24(2): 186—190.
- 李正理 1984 植物解剖学 高等教育出版社 第29—30页.
- 陈维培 张四美 1985 莲种苗形态和结构的初步研究 南京师范大学学报 2: 73—79.
- 赵家荣 1985 莲的生态学特性初步观察. 武汉植物研究 3(2): 267—271.
- Li, H. L., 1955 Classification and phylogeny of Nymphaeaceae and allied families. *The Amer. Midl. Nat.* 54:33—41
- Metcalf, C. R., and Chalk, L., 1957 Anatomy of the Dicotyledons Vol. 1. 67—72.
- Snigirevskaya, N. S., 1964 Contributions to the morphology and systematics of the genus *Nelumbo* Adams. *Tr. Bot. Inst. Akad. Nauk. SSSR. Ser. I.* 13:104—172.
- Takhtajan, A. D., 1969 Flowering plants origin and dispersal. Oliver and Boyd, Edinburgh. 108—207.
- Kosakai, H., M. Moseley, F. Jr., and V. I. Cheadle, 1970 Morphological studies of the Nymphaeaceae. V. Does *Nelumbo* have vessels. *Amer. J. Bot.* 57(5):487—494.
- Esau, K. and H. Kosakai, 1975 Leaf arrangement in *Nelumbo nucifera*: A. re examination of a unique phyllotaxy. *Phyto.* 25. 100—112.
- Gupta, S. C. and R. Ahluwalia, 1977 The carpel of *Nelumbo nucifera*. *Phyto.* 27:274—282.

A STUDY ON ECOLOGICAL ANATOMY IN NELUMBO NUCIFERA GAERTN

Chen Wcpei Zhang Simei

(Department of Biology, Nanjing Normal University)

There are three distinct types of leaves: the submerged leaves, which are stomateless; the floating leaves, with stomata generally confined to the upper surface; the aerial leaves are usually large, with numerous stomata.

The rhizomes are creeping, with numerous branches. By means of these branches, the rhizomes spread rapidly through the mud. Parts of the rhizome become fleshy tubers, which serve for vegetative propagation of the plant.

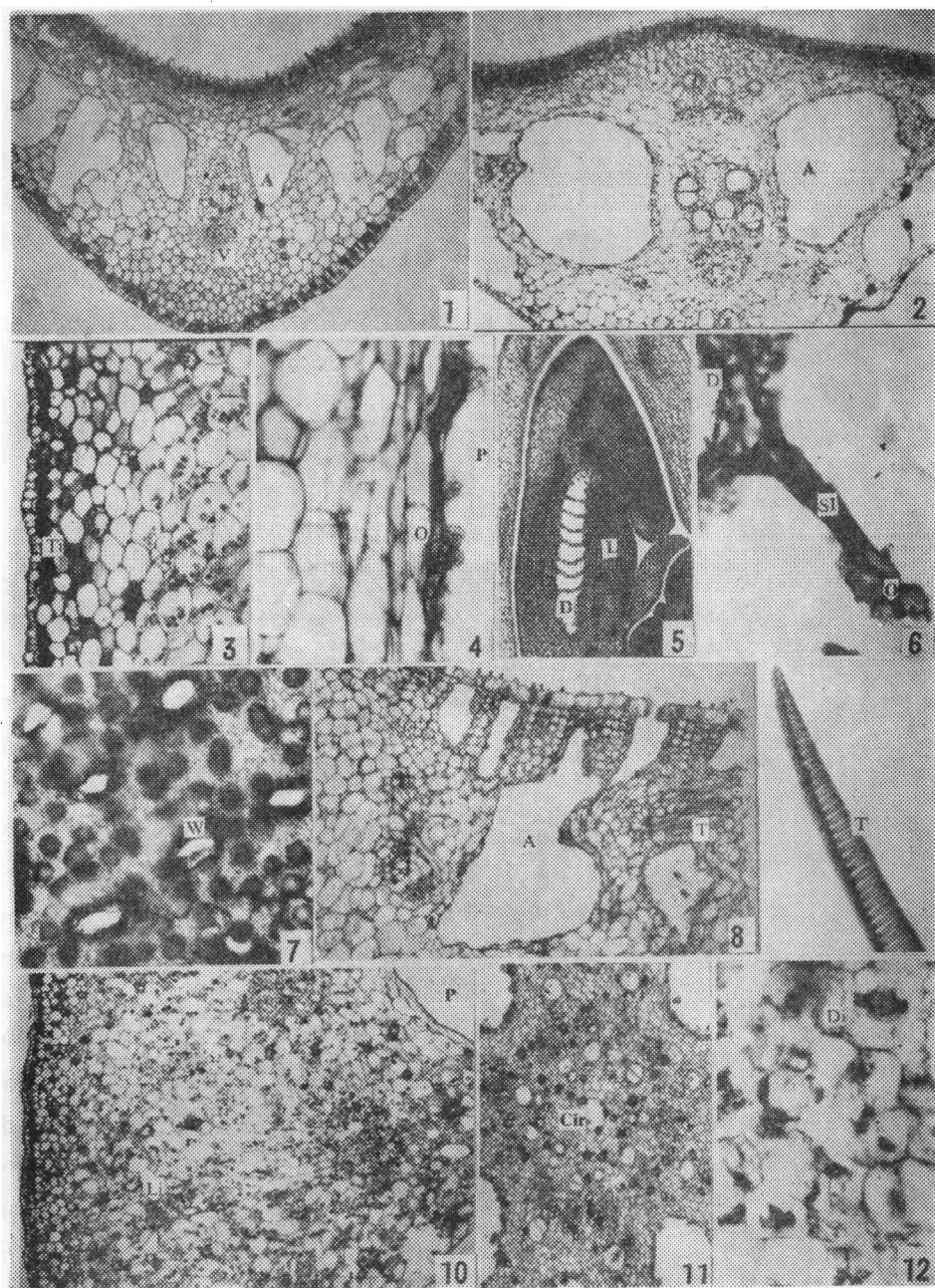
The air chambers and passages are well developed in all the organs.

The hydathodes are present in the centre of the upper surface of the leaf, which resemble the ordinary stomata except they remain permanently open, so that water can exude from these pores.

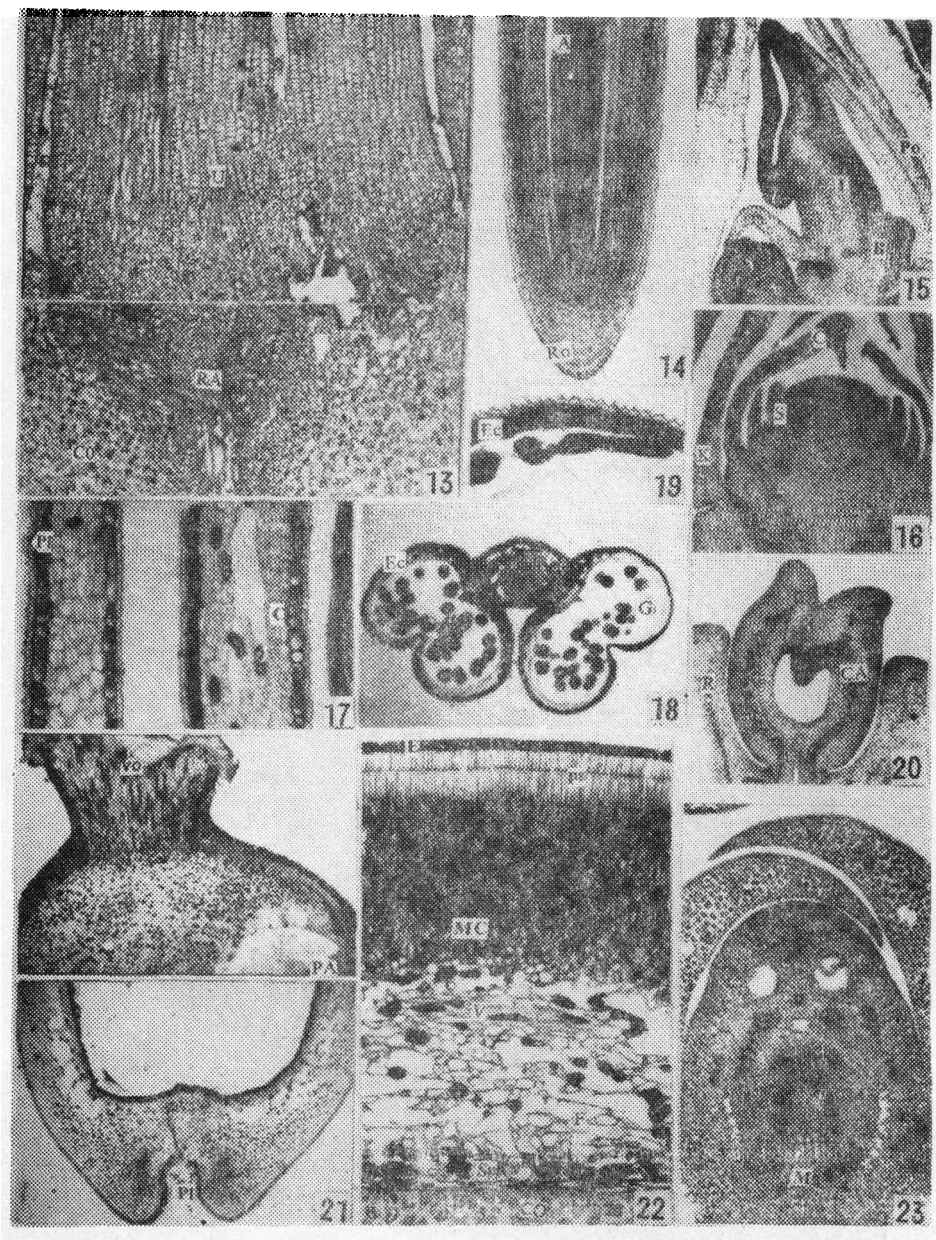
Nelumbo nucifera possesses closed, scattered vascular bundles which contain no cambium. True vessels can be found only in the root. The radicle is reduced. The adventitious roots are well developed.

At its early stage of development, flower buds are under the water, and are carried up by the growth and elongation of their stalks.

Three pores with various functions found in the fruit. Epidermis and palisade layers are well developed in the pericarp.



1. 沉水叶横切面×25 2. 挺水叶横切面×25 3. 藕横切面, 示单宁细胞层×25 4. 叶柄横切面, 示草酸钙结晶的出现 5. 幼叶纵切面, 示隔膜×33 6. 藕节横切面, 示隔膜残片及异形细胞×66 7. 水孔表面观×33 8. 排水器构造×33 9. 一个管胞×66 10. 藕鞭横切面, 示皮层中不同大小的维管束×33 11. 藕鞭横切面, 示中央部分的维管束×33 12. 藕鞭在成藕时的细胞分裂×66
A. 气腔 B. 花芽 C. 花瓣 Ca. 心皮 cir. 位于中央部分的维管束 Co. 子叶 D. 隔膜 Di. 正在分裂的细胞 E. 果实表皮层 EC. 花药表皮层 F. 薄壁细胞层 G. 花粉粒 K. 萼片 L. 叶 Li. 小的维管束 M. 幼胚 Ma. 较大的维管束 Mc. 厚壁细胞层 O. 草酸钙结晶 P. 气道 PA. 通气孔 Pi. 乳头状突起 Pl. 维管束进入孔 PO. 混合芽外的鳞片 PS. 栅状细胞层 R. 花托 RA. 胚根的薄壁组织 RO. 根冠 S. 雄蕊 Si. 隔膜中的异形细胞 Sp. 果皮及种皮间的薄壁细胞 T. 管胞 Ti. 单宁层 u. 上胚轴 V. 维管束 VO. 子房沟孔 W. 水孔



- | | |
|----------------------|------|
| 13. 胚根纵切面，示内部构造 | × 66 |
| 14. 不定根纵切面 | × 33 |
| 15. 混合芽纵切面，示花芽着生位置 | × 25 |
| 16. 花芽纵切面，示正在水中发育的花蕾 | × 25 |
| 17. 花蕾纵切面，示萼片及花瓣构造 | × 25 |
| 18. 花药横切面 | × 25 |
| 19. 花药局部横切面，示单宁细胞层 | × 66 |
| 20. 花托及心皮纵切面 | × 33 |
| 21. 莲实纵切面，示不同位置的三个孔 | × 10 |
| 22. 莲实纵切面，示内部构造 | × 25 |
| 23. 胚的局部纵切面 | × 25 |