

# 萍蓬草 [*Nuphar pumilum* (Thimm.) DC.] 营养器官的形态解剖观察\*

施国新 解凯彬 常福辰 丁小余

(南京师范大学生物系, 南京 210097)

**摘要** 对萍蓬草 [*Nuphar pumilum* (Thimm.) DC.] 根、茎、叶的形态结构和腺毛的发育进行形态解剖观察分析。茎中维管束散生、无形成层。茎端周围及幼叶、叶柄部位着生能分泌粘液的腺毛。不定根为多元型, 有髓; 侧根对着原生木质部着生, 根表面具短缩的根毛; 根顶端原始细胞具有分层特征, 属封闭型。

**关键词** 萍蓬草; 营养器官; 形态; 解剖

**Morphological and anatomical observations of vegetative organ of *Nuphar pumilum* (Thimm.) DC.** Shi Guo-Xin, Xie Kai-Bin, Chang Fu-Chen, Ding Xiao-Yu (Department of Biology, Nanjing Normal University, Nanjing 210097), *J. Plant Resour. & Environ.* 1998, 7(3): 43~48

The morphology and anatomical structures of the root, stem and leaf, and the development of glandular hair of *Nuphar pumilum* (Thimm.) DC. are observed. The stem possesses scattered vascular bundles, and cambium is absent. The glandular hairs bearing the function of mucilage secretion exist on the young laminae, leaf stalks and around the top of stem. The adventitious root is polyarch with pith and lateral root arises opposite to the proxylem ridge; the short root hairs originate from the root epidermis. The vascular cylinder, cortex, and rootcap are traceable to independent layers of initial cells in the apical meristem of the root, thus the root is a closed type of apical organization.

**Key words** *Nuphar pumilum* (Thimm.) DC.; vegetative organ; morphology; anatomy

萍蓬草 [*Nuphar pumilum* (Thimm.) DC.] 为睡莲科多年生水生草本植物, 主要分布我国华东、华南、东北各省的湖泊、池塘中。其根状茎甘平无毒, 可入药, 补虚止血, 治神经衰弱等, 目前主要供出口日本; 种子富含淀粉, 可供酿酒; 花、叶美丽, 是一种极好的可开发利用的水生观赏植物。

目前, 国内外尚未见对萍蓬草结构和发育的研究报道。国外零星报道主要集中在萍蓬草属的其他种的叶和花器官在茎上的特殊排列的方式方面<sup>[1,2]</sup>。近几年作者对睡莲科大部分属种进行了较为系统的比较解剖研究。本文主要报道萍蓬草营养器官形态结构的初步观察结

\* 国家自然科学基金资助项目

施国新: 男, 1950年10月生, 硕士, 教授, 主要从事水生经济植物生物学特性研究。

收稿日期 1997-11-18

果,探讨在水环境中植株营养器官适应性结构的特点和共性。为探讨睡莲科系统发育地位和开发利用提供有益的资料。

## 1 材料和方法

材料为产于江苏省的萍蓬草,栽植于南京师范大学生物系水生植物培育池内。4月中旬开始按植株不同发育时期分期分批取样,用 FAA(50%~60%)液固定,石蜡包埋;制成厚度为 7~8  $\mu\text{m}$  的切片;用铁矾苏木精染色;并用番红、固绿染色作对照。部分切片采用 Sharman 的方法染色<sup>[3]</sup>。中性树胶封片。

## 2 观察结果

### 2.1 茎的形态与结构

萍蓬草在越冬期地上部分营养器官死亡,但生于水底土中的短缩茎能安全越冬。翌年春天,随着气温升高,茎顶端生长锥不断分化发育,产生叶原基(图版 I-1)。叶在茎端为螺旋着生,由于叶之间排列紧密,外观上常呈簇生状。在生殖生长期,生长锥附近形成花原基,并迅速形成苞片和分化雌、雄蕊原基(图版 I-2)。

茎在横切面上分为表皮、皮层和维管束,中央具薄壁细胞组成的髓部。皮层具发达的通气组织,散生着叶迹和枝迹。茎维管束之间无连接现象,散生的单个维管束稍成一圈排列在髓部周围。可见到单个维管束外方的薄壁细胞分化形成不定根。由于短缩茎中的维管束分别与叶、不定根、花萼及分枝的维管束相连,使茎内的维管束形成纵横交叉极为复杂的网络系统。在越冬期,茎中皮层和髓部薄壁细胞积累大量淀粉粒。

### 2.2 根的形态与结构

2.2.1 根冠和生长锥 萍蓬草的根冠具有水生植物根冠的特点,其表层细胞排列整齐,较少破损,但由于根在泥土中伸展,所以根冠并没有形成典型的水生植物特有的根套结构。表层以内的细胞壁薄,含有淀粉粒,在近生长锥处的根冠细胞可见到少量的平周分裂。根生长锥顶端具有原始细胞分层结构(图版 I-4),明显地分为各自独立的 3 个细胞层。维管柱、皮层和根冠都有各自的原始细胞层。近根冠端的原始细胞层平周分裂形成根冠细胞;远根冠端的原始细胞层形成根的维管柱;二者之间的原始细胞层经细胞分裂分化形成皮层;表皮起源于根冠原始细胞或是皮层原始细胞还有待于进一步观察。

2.2.2 表皮和皮层 根的表皮细胞 1 层,细胞在横切面上呈长方形,排列紧密。有少量表皮细胞向外突起形成根毛,但根毛均短缩,呈退化状态(图版 I-3)。表皮下为由 2 层细胞组成的外皮层,其结构和排列与表皮细胞相似,但细胞壁稍有加厚现象。外皮层内方是由大型薄壁细胞组成的皮层,皮层的最内 1 层为内皮层,内皮层细胞上未见到凯氏带。皮层细胞之间有裂生性胞间隙,从根尖的横切面上可以观察到胞间隙最早出现的位置接近于根的生长锥,形成间隙的薄壁细胞仍可见到不断分裂的现象,这些细胞的分裂方向在横切面上一般与胞间隙腔隙的圆周相垂直,由于细胞的分裂,使胞间隙周围的细胞数量增多,间隙也随之增大,在横切面上可见到每一圆形的腔隙周围排有一列整齐的细胞,腔隙在皮层中均匀分布,这些间隙纵向引伸成

管状的通气道。在通气道中,相间距离不等分布着由一层横向排列的薄壁细胞组成的隔膜。

2.2.3 维管柱 维管柱是在离根端 450~500  $\mu\text{m}$  处开始分化形成。成熟的维管柱中央明显具有由薄壁细胞组成的髓部,髓周围分布 6~8 束木质部,每束木质部具 2~5 个管胞。木质部外方为韧皮部,韧皮部与木质部呈相间的辐射状排列(图版 I-5)。维管柱的外围为一层中柱鞘细胞,侧根由中柱鞘细胞分裂形成。侧根发生的位置总是对着木质部,根中木质部的束数与根外表观察到的侧根纵向排列着生的列数一致。

## 2.3 叶的形态与结构

2.3.1 叶柄 叶柄在伸长过程中常由于水的深浅而使叶柄长度不一,在浅水中生长的植株叶柄较短,而水深会使叶柄拉长变细。一般叶柄伸长使叶片挺出水面。

成熟叶柄基部呈半圆形,具膜状叶鞘,叶鞘包住后生叶的叶柄基部。茎上产生的不定根常穿过叶柄基部伸入土中,每个叶基可见到着生 3~5 条不定根。而在茎的表面未观察到有不定根着生。

叶柄表皮一层,上面着生具分泌功能的粘液毛,未观察到气孔器的存在。表皮内方有 2~5 层排列紧密的厚角细胞,细胞内具叶绿体。与厚角细胞连接的是皮层中的大型薄壁细胞,薄壁细胞均匀地成单列包围着皮层中的通气道,每个通气道纵向距离不等存在隔膜,隔膜由 1~2 层星芒状细胞组成。叶柄中的维管束单个散生,一般有 13 个,其中 10 个分布在沿叶柄表皮四周,这些维管束的原生木质部朝里,韧皮部近表皮。叶柄中央星散着 3 个维管束,其木质部朝向不定。

在成熟叶柄的维管束中,木质部常呈退化状态,只有原生木质部腔,无后生木质部形成,无明显的纤维等机械组织存在(图版 I-12)。叶柄的直立支持主要依靠表皮下的厚角细胞,长期生长在水下的叶柄,其表皮下无明显的厚角细胞。

## 2.3.2 叶片

2.3.2.1 表皮 上表皮细胞的径向壁呈不规则波纹状,细胞之间紧密嵌合,表皮外常有薄层角质层,使叶表面具光泽。上表皮上均匀分布着许多气孔器,每一个气孔器由两个保卫细胞组成,气孔器属于毛茛型。保卫细胞周围的表皮细胞小,从叶片横切面上观察,保卫细胞朝气孔一侧上方有一角质层加厚形成的喙状突起(图版 I-10),气孔器下方是孔下室。下表皮由单层稍呈椭圆形的大型薄壁细胞组成,不具气孔器,但具有极为短小的单细胞表皮毛,长度仅 0.2~0.3 mm。

2.3.2.2 叶肉组织 叶肉组织由栅栏组织和海绵组织组成。栅栏组织一般由 2~5 层排列较为整齐的短柱形细胞组成,细胞质浓,内含大量叶绿体。主叶脉位置常无明显的栅栏组织,仅在上表皮下方有 3~4 层排列不整齐的椭圆形薄壁细胞,内中亦存在少量叶绿体。海绵组织分布于栅栏组织的下面,细胞排列疏松而且不规则,细胞常呈卵圆形。海绵组织气腔特别发达,常零星分布具分枝的异形细胞,这种细胞起源于薄壁细胞,内含核和细胞质,在发育过程中细胞壁逐渐加厚,并不规则地伸出叉状分枝突起,核和细胞质消失(图版 I-13)。这类异形细胞为星状石细胞。

2.3.2.3 叶脉 叶脉为叶中的维管束,主脉处的维管束较大,组成的分子多,越到叶缘,其叶脉维管束越简化。主脉的维管束结构独特,常由两个维管束的木质部结合在一起,韧皮部分别位于木质部两外侧,类似双韧维管束的结构。在侧脉中的维管束未发现此类合并现象,而是单

个维管束存在,其中木质部和韧皮部发育正常(图版 I-11)。木质部中输导分子仅由管胞组成。侧脉维管束木质部近上表皮,韧皮部近下表皮。

#### 2.4 腺毛的发育与结构

萍蓬草的腺毛主要分布在生长锥周围,幼叶的下表皮,幼嫩的叶柄和花柄的表皮上(图版 I-1,2)。腺毛的发生很早,在茎生长锥分化的叶原基刚突起时,在叶原基突起近生长锥的内方表皮上可观察到腺毛开始形成。在叶原基着生处以下的茎表面已有大量的腺毛存在(图版 I-1,2)。腺毛形成时,首先是形成腺毛的表皮细胞稍有增大,其外切向壁向外方突出,细胞核增大,核仁明显,并可见到细胞核逐渐移向壁突出方向(图版 I-6),不久,突出的细胞进行一次横向的有丝分裂,形成上下两个细胞(图版 I-7),下面的一个迅速液泡化后成为基细胞,与周围的表皮细胞没有区别。上面的一个细胞可进行多次横向分裂(图版 I-8),成为一系列细胞,形成腺毛。一些在叶腋中发育的腺毛,由于周围环境的制约,细胞横向分裂后不能自由伸展,使基部多个细胞呈压缩状态,成为柄细胞,而顶端有1~2个大型细胞,里面含有大量的分泌物质,类似常规腺毛的头细胞,具有分泌功能(图版 I-9)。普通发育良好的腺毛无头细胞和柄细胞之分,一系列细胞都能分泌粘液物质。

### 3 讨 论

目前,一些学者认为单子叶植物的祖先是一些原始的双子叶植物<sup>[4-6]</sup>。从萍蓬草营养器官的结构特点看,确实存在若干原始单子叶植物的特征:(1) 多年生的茎和根中没有形成层;(2) 在茎中,维管束散生在基本组织中;(3) 由众多不定根组成须根系;(4) 根维管柱中央具薄壁细胞组成的髓部。以上典型的原始单子叶植物特征在其他双子叶植物中同时存在是少见的,但在睡莲科的其他种中亦可观察到<sup>[7]</sup>。所以,作者认为睡莲科与原始单子叶植物之间在演化上是有一定联系的。

侧根起源于中柱鞘细胞的平周分裂。在正常情况下,并非每个中柱鞘细胞都能分裂形成侧根,而是有一定的位置。在二元型的根上,侧根一般发生在韧皮部与木质部之间,在三、四元型的根上,侧根的位置是对着木质部的,在多原型的单子叶植物的根上,侧根一般是对着韧皮部。萍蓬草不定根属多原型,但侧根起源的位置是对着木质部的,与已观察过的单子叶植物侧根形成的位置不同,这可以说明,在多原型根中,侧根也可对着初生木质部的脊形成。

在种子植物的根中,维管束、皮层和根冠的起源一般都可以追溯到根顶端的原始细胞层。萍蓬草的原始细胞具有明显的分层特点,形成所谓顶端组成的封闭型。而作者曾报道的睡莲科的芡实根顶端原始细胞无分层特点,属开放型<sup>[8]</sup>。由于顶端原始细胞分层特征在同科或同属中尚未见有比较研究,只有单个植物的观察研究,所以是否可以作为分类特征尚待进一步探索。一些学者认为睡莲科植物是由不同分支演化而来,由于水生习性而集中在一起的植物群<sup>[5]</sup>。可见睡莲科植物之间在分类上是存在一定差别特征的。

萍蓬草常年生长在水环境中,水生植物典型的特征十分明显,例如:营养器官中普遍存在通气腔,气孔器保卫细胞具角质层加厚的喙状突起,机械组织不发达等。但发现不定根上仍普遍有短缩的根毛存在,这一般认为是陆生植物具有的特征。由此推论,萍蓬草的祖先可能是陆生的,在向水生生活转化过程中,一方面,部分器官产生了向水环境适应的演化结构,另一方

面,仍然保留了一定的陆生特征。至于萍蓬草在茎端周围及幼叶、叶柄等部位着生大量具分泌粘液的腺毛,这在同科的菖蒲、茨实等也有报道<sup>[9]</sup>。当腺毛分泌活动旺盛时,由幼叶包裹的生长锥和叶原基处在粘液中,可有效地防止水流对生长锥的侵袭,这是植物对水环境的适应性特征。

### 参 考 文 献

- 1 Elizabeth G C. Studies of morphogenesis in the Nymphaeaceae. I-Introduction: Some aspects of the morphology of *Nuphar lutea* (L.) SM. and *Nymphaea alba* L. Phytomorphology, 1957, 7: 45~56.
- 2 Elizabeth G C. Studies of morphogenesis in the Nymphaeaceae. II-Floral development in *Nuphar* and *Nymphaea*; bracts and calyx. Phytomorphology, 1957, 7: 57~73.
- 3 Sharman B C. Tannic acid and iron alum with safranin and orange G instudies of the shoot apex. Stain Technology, 1943, 18 (3): 105~111.
- 4 Eames A S. Morphology of the angiosperms. New York: Mc Graw-Hill, 1961. 344~418.
- 5 Li H L. Classification and phylogeny of Nymphaeaceae and allied families. Amer. Mid Nturalist, 1955, 54(1): 33~41.
- 6 Takhtajan A. Flowering plants origin and dispersal. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1969. 108~207.
- 7 陈维培,张四美. 莲的根茎构造、伸长与增粗. 植物学报, 1989, 31(3): 191~197.
- 8 施国新,徐祥生. 茨实根系的发育与结构研究. 南京师范大学学报, 1989, 12(3): 61~68.
- 9 施国新,徐祥生,王 文等. 菖蒲腺毛的发育及其超微结构研究. 西北植物学报, 1991, 11(1): 29~36.

(责任编辑:许定发)

### 图版说明 Explanation of plate

#### 图版 I

a. 生长锥, ad. 通气道, e. 表皮, f. 花原基, g. 腺毛, gi. 腺毛原始细胞, l. 幼叶, ph. 韧皮部, pi. 髓, pxl. 原生木质部腔, rh. 根毛, sc. 石细胞, st. 气孔器, v. 维管束, x. 木质部

1. 生长锥部位纵切面,示生长锥和幼叶( $\times 13.2$ );
2. 生长锥部位纵切面,示花原基( $\times 13.2$ );
3. 不定根部分横切面,示根毛( $\times 132$ );
4. 根端纵切面,示顶端原始细胞分3层( $\times 132$ );
5. 不定根维管柱横切面( $\times 33$ );
6. 突起的腺毛原始细胞( $\times 330$ );
7. 腺毛母细胞横分裂( $\times 330$ );
8. 腺毛细胞横分裂( $\times 132$ );
9. 叶腋部位着生的腺毛( $\times 132$ );
10. 叶上表皮气孔器纵切面( $\times 132$ );
11. 叶脉维管束横切面( $\times 132$ );
12. 叶柄维管束横切面( $\times 132$ );
13. 包埋在叶肉中的石细胞( $\times 33$ ).

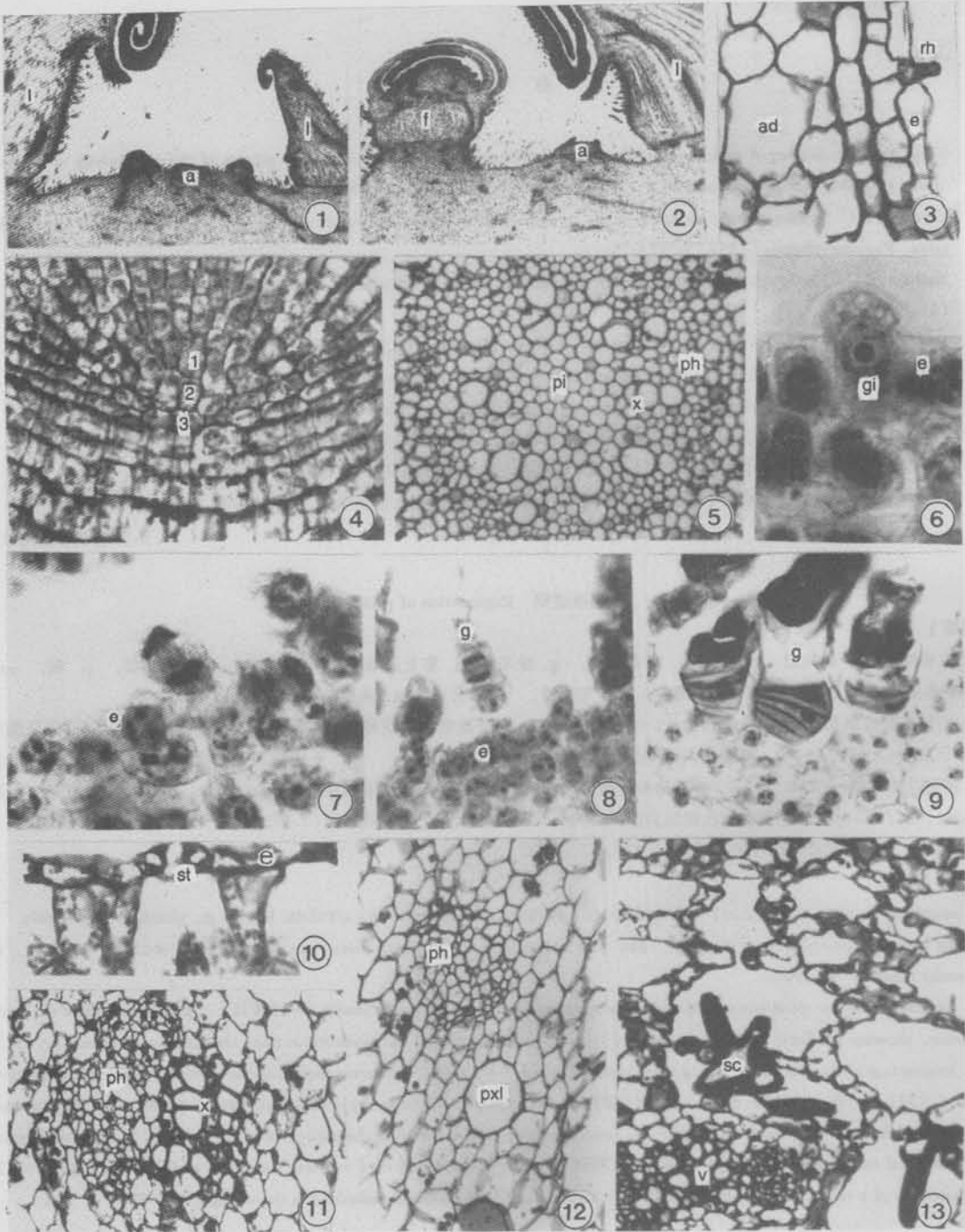
#### Plate I

a: apical meristem; ad: air duct; e: epidermis; f: floral primordium; g: glandular hair; gi: glandular hair initial; l: young lamina; ph: phloem; pi: pith; pxl: protoxylem lacuna; rh: root hair; sc: sclereid; st: stomatal complex; v: vascular bundle; x: xylem;

1. longisection of the apical portion, showing the apical meristem and the young lamina ( $\times 13.2$ );
2. longisection of the apical portion, showing the floral primordium ( $\times 13.2$ );
3. cross section of the adventitious root, showing the root hairs ( $\times 132$ );
4. longisection of the root tip, showing three layers of initials ( $\times 132$ );
5. cross section of the vascular cylinder of adventitious root ( $\times 33$ );
6. glandular hair initial ( $\times 330$ );
7. transverse division of glandular hair initial ( $\times 330$ );
8. transverse division of glandular hair cell ( $\times 132$ );
9. some glandular hairs occurred at the axillary portion ( $\times 132$ );
10. longisection of a stomatal complex at upper epidermis ( $\times 132$ );
11. crosssection of a vascular bundle in midrib ( $\times 132$ );
12. longisection of a vascular bundle in the petiole ( $\times 132$ );
13. the sclereid embedded in the mesophyll ( $\times 33$ ).

施国新等: 萍蓬草 [*Nuphar pumilum* (Thimm.) DC.] 营养器官的形态解剖观察  
 Shi Guo-Xin et al: Morphological and anatomical observations of  
 vegetative organ of *Nuphar pumilum* (Thimm.) DC.

图版 I  
 Plate I



See explanation of the end of text