

## 梧桐科分类学研究评述

解新明<sup>1</sup>, 张寿洲<sup>2</sup>, 李勇<sup>2</sup>, 吴鸿<sup>1\*</sup>

(1. 华南农业大学植物研究室, 广东广州 510642; 2. 深圳仙湖植物园, 广东深圳 518004)

**摘要:** 梧桐科(*Sterculiaceae*)是锦葵目中的一个多型科,主要分布于热带和亚热带地区,只有少数种可分布到温带地区。由于该科植物的形态特征较为多样化,至今对于它的范围和所包含的属种数目在各国学者间仍未达成共识。该文从梧桐科分类地位和系统关系、属的分类地位和亲缘关系以及分类学新特征在梧桐科分类中的应用3个方面入手,分析了梧桐科分类学研究的历史、现状和存在的问题,特别是把来自分子资料的研究结果与传统分类进行了比较分析,试图为梧桐科分类学研究提供更多的帮助。

**关键词:** 梧桐科; 分类; 评述

**中图分类号:** Q949 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2003)04-0311-07

## Review of taxonomic studies on Sterculiaceae

XIE Xin-ming<sup>1</sup>, ZHANG Shou-zhou<sup>2</sup>, LI Yong<sup>2</sup>, WU Hong<sup>1\*</sup>

(1. *Institute of Botany, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China;*

*2. Shenzhen Fairy Lake Botanical Garden, Shenzhen 518004, China*)

**Abstract:** *Sterculiaceae* is a polytypic family in Malvales, and is mainly distributed in the tropics and subtropics, only a few in temperate regions. In view of the abundant diversities of morphological characteristics, there were no uniform agreement on the delimitation and the number of genera among different authors in the world. In order to provide more information for the further taxonomic studies on *Sterculiaceae*, three problems are carefully analyzed here, which are: (1) The taxonomic position and systematic relations of the family; (2) The taxonomic position and relationships of some genera in this family; (3) The application of some new taxonomic characteristics to the classification of the family. Meanwhile, the historical and present situations of the classification are also researched, and some contentious problems are pointed out. In particular, a comparison between the traditional classification and the results from molecular data was made here.

**Key words:** *Sterculiaceae*; classification; review

梧桐科(*Sterculiaceae*)是一个广泛分布于世界热带和亚热带地区的科,少数种类可分布到温带,其中不乏具有食用价值、药用价值、工业价值和观赏价值的重要植物(徐祥浩, 1977, 1984),例如,可可(*Theobroma cacao*)的种子可制可可粉,是巧克力的原料,与茶和咖啡同称世界三大饮料;可拉(*Cola acuminata*)的种子也可做饮料;苹婆(*Sterculia nobilis*)的种子富含营养,煮熟后风味犹如板栗。作为

药用植物,梧桐(*Firmiana simplex*)的叶可祛风除湿,清热解毒,治风湿骨痛,跌打骨折;山芝麻(*Helicteres angustifolia*)的根可治感冒发热、扁桃体炎和咽喉炎;胖大海(*Scaphium wallichii*)的种子是治疗咽喉肿痛、干咳的良药。在工业上,许多植物如假苹婆(*Sterculia lanceolata*)、鹧鸪麻(*Kleinovia hospita*)、火绳树(*Eriolaena* spp.)、梭罗树(*Reevesia* spp.)等是重要的纤维植物;此外,梧桐科

收稿日期: 2002-05-13 修订日期: 2002-08-12

基金项目: 深圳仙湖植物园科研基金资助项目

作者简介: 解新明(1963-),男,内蒙古包头市人,博士,副教授,植物学专业。\*为通讯作者

的一些植物(如 *Sterculia uren*)还可产胶,并广泛用于食品、纺织、医药、香烟和化妆品等工业。在观赏植物中,除了梧桐和午时花(*Pentapetes phoenicea*)外,其他一些野生植物的观赏价值也日益受到人们的重视。目前,我国一些地区又陆续引种了非洲芙蓉(*Dombeya calantha*),异色瓶木(*Brachychiton discolor*)等植物作为观赏树木。由于梧桐科植物具有重要的经济价值、生态价值和学术价值,古往今来的许多学者都倾注了巨大的心血对它进行研究。然而,由于其自身的复杂性和研究者本身的局限性和片面性,使得梧桐科的分属研究至今仍处在徘徊之中。

## 1 科的分类地位及系统关系

梧桐科于 1830 年由 Ventenat 命名,模式属为苹婆属(*Sterculia* Linn.)。在这之前,该科的植物一直被分散置于椴树科(Tiliaceae)与锦葵科(Malvaceae)中(Bayer 等,1999)。十九世纪后叶,该科植物又被分散置于椴树科、锦葵科和梧桐科中(Bayer 等,1999),直到现在一些属仍在这三个科及木棉科(Bombacaceae)之间徘徊。

虽然梧桐科的系统分类地位一直处于锦葵目(Malvales)中,但锦葵目却有广义和狭义的概念。从狭义的锦葵目来看,包括椴树科、梧桐科、木棉科、锦葵科与杜英科(Elaeocarpaceae)(Bayer 等,1999)。从广义的锦葵目范围来看,除了上述五科外,还包括胭脂树科(Bixaceae)、半日花科(Cistaceae)、Cochlospermaceae、Diegodendraceae、龙脑香科(Dipterocarpaceae)、Dirachmaceae、Huaceae、Peridiscaceae、Plagiopteraceae、Sarcocaulaceae、Scytopetalaceae、Sphaerosepalaceae、和瑞香科(Thymelaeaceae)(Dahlgren, 1983; Thorne, 1992; Takhtajan, 1997; Bayer 等, 1999)。此外,人们还提出了核心锦葵目(core Malvales)的概念(Bayer 等, 1999; Chase 等, 1993; Bayer, 1999; Alverson 等, 1998, 1999),它包括椴树科、梧桐科、木棉科和锦葵科这四个科。由于有诸多锦葵目的不同概念,这就给梧桐科的系统亲缘关系的确立带来了一些不确定性。

关于梧桐科的麻烦还不仅如此。就核心锦葵目而言,由于梧桐科与椴树科,梧桐科与木棉科,锦葵科与木棉科之间的界线仍模糊不清,致使 Fremon-

tieae、Gossypieae、Hibisceae、*Camptostemon*、田麻属(*Corchoropsis*)、滇桐属(*Craigia*)、*Nesogordonia* 和 *Uladendron* 等分类群一直在这些科之间摇摆不定(徐祥浩, 1977, 1984; Bayer 等, 1999; Edlin, 1935; Hutchinson, 1967; Willis, 1973; Robyns 和 Cuatrecasas, 1964; Tang, 1992a; 龙活等, 1985; 诸葛仁, 1989),这样就使得梧桐科的大小和界线变得难以确定。根据 Hutchinson(1967)的分类,梧桐科有 68 属约 1 100 种,而 Airy Shaw(Willis, 1973)则将其其中的一些属进行了转移与合并,确定该科有 60 属约 700 种。与他们不同,Cronquist(1981)认为梧桐科应有 65 属约 1 000 种, Morley 和 Toelken(1983)认为有 70 属约 1 200 种,而 Subrahmanyam(1995)认为有 50 属约 750 种。徐颂军和徐祥浩(2001)在总结前人工作的基础上认为梧桐科有 60 属、12 族、1 546 种。

由于梧桐科是一个多型科,花部形态特征较为多样化,这就使得人们对该科作为一个独立科的和谐性产生了怀疑,于是 Edlin(1935)就根据花瓣的有无、花是否单性及心皮的离合性将传统的梧桐科分成了狭窄的梧桐科[包括苹婆族(*Sterculieae*)和蝴蝶树族(*Tarrietieae*)]及刺果藤科(*Buettneriaceae*),或称 *Byttneriaceae*(包括传统梧桐科的其他类群)2 个科。这个建议得到了 Chattaway(1937)来自木材解剖学证据的支持。虽然 Edlin 狭义梧桐科的概念没有被后来人所接受,但却第一次向传统的梧桐科提出了挑战。与此相反,由于梧桐科与核心锦葵目的其他科,特别是椴树科之间难以找出明显的划分界线,Hutchinson(1967)也曾建议将梧桐科与椴树科合并。

随着 DNA 分子测序技术的不断发展,一些叶绿体基因的序列资料被用于梧桐科分类及系统发育研究之中。Bayer 等(1999)和 Alverson 等(1999)分别依据 *atpB* 和 *rbcL* 及 *ndhF* 等基因的序列资料所建立的分支图,对核心锦葵目的四个科进行了全面剖析,他们发现椴树科、梧桐科、木棉科和锦葵科这四个传统的科,除了锦葵科是单系的之外,其他三个科都是多系的。这样,似乎通过简单地改变一些属的隶属关系或改变这些科间的分类界线来维持这四个传统的科就变得十分困难。结合形态学特征的综合分析,他们认为没有理由再将核心锦葵目分成四个科,而应该合并为一个科。由于梧桐科在建立之前就被分散在锦葵科和椴树科中,而前者又被早

先的植物学家给予了广义的概念(Bayer 等, 1999), 因此 Bayer 等建议这个合并后的科的学名采用 Malvaceae。

根据分支图和形态学特征的综合分析, Bayer 等(1999)和 Alverson 等(1999)将合并后的广义锦葵科分成了九个亚科, 它们分别是锦葵亚科(Malvoideae)、木棉亚科(Bombacoideae)、非洲芙蓉亚科(Dombeyoideae)、梧桐亚科(Sterculioideae)、杯萼亚科(Brownlowioideae)、山芝麻亚科(Helicteroideae)、椴树亚科(Tilioideae)、扁担杆亚科(Grewioideae)和刺果藤亚科(Byttnerioideae)。原传统梧桐科的大部分属就被分散在了非洲芙蓉亚科, 梧桐亚科, 山芝麻亚科和刺果藤亚科当中。其中, 刺果藤亚科包括刺果藤族(Byttnerieae), 毛瓣族(Lasiopetaleae), 可可族(Theobromeae)和 Hermanniae 四个族; 山芝麻亚科仅包括传统的山芝麻族(Helicterae); 梧桐亚科包括传统的苹婆族(Sterculieae)及蝴蝶树族的部分属; 非洲芙蓉亚科则包括了传统的非洲芙蓉族(Dombeyae), Helmiopsidae, 火绳树族(Eriolaeneae)及 Tang(1992b)所建立的新族——翅子树族(Pterospermeae Wu & Tang)。

非洲芙蓉亚科, 梧桐亚科, 山芝麻亚科和刺果藤亚科这四个亚科包含了传统梧桐科 12 个族(徐颂军等, 2001)中的 11 个, 另外 1 个族 Fremontieae 在 Bayer 等的系统树中被置于木棉亚科中, 而在 Alverson 等的系统树中则被置于锦葵亚科中。这是 Bayer 等和 Alverson 等对传统梧桐科分类处理上的最大不同。无论如何, 从 Bayer 等和 Alverson 等的研究结果来看, 传统梧桐科分类地位受到了冲击, 并使它与其他三个科间的亲缘关系也变得异常复杂和难以捉摸。正象 Alverson 等(1999)所提到的那样, 系统树中许多亚分支间的亲缘关系仍没有得到彻底解决, 这还需要更多分类单元的取样和来自其他基因序列的证据, 同时还要认真考虑来自形态学方面的证据。

## 2 属的分类地位及亲缘关系

梧桐科一些属的分类地位长期以来一直处于争议之中, 其中一些动荡于不同的科间, 而另一些则动荡于科内不同的族间, 从而使梧桐科分类变得异常复杂。

### 2.1 *Chiranthodendron* 和 *Fremontodendron*

这是两个分布于美洲热带和亚热带的属。早在 1935 年这两个属曾被 Edlin 置于木棉科中, Airy Shaw(Willis, 1973)对此也表示认可。后来一些学者(Takhtajan, 1997; Hutchinson, 1967)根据其单被、花萼具色彩及似乎是两室的花药将它们归入了梧桐科。最近, Bayer 等根据来自 *rbcl* 和 *atpB* 序列分析的资料, 又将它们归入了木棉类(他们所建议的广义锦葵科下的木棉亚科, 见上文)。而来自 *ndhF* 序列分析的资料则支持将这两个属列入广义锦葵科的锦葵亚科中(Alverson 等, 1999)。看来关于这两个属的归属问题还会继续遗留下去。

### 2.2 昂天莲属 *Ambroma*

这是一个分布于印度、中国、澳大利亚和波利尼西亚的属。从传统分类来看, 其位于可可族的分类地位是无须质疑的(Takhtajan, 1997; Hutchinson, 1967), 但从分子资料来看, 它却更靠近刺果藤属(*Byttneria*), 而不是可可属(*Theobroma*)(Bayer 等, 1999)。另外, 关于 *Ambroma* 的学名也值得进一步考证。从一些经典文献(Hutchinson, 1967; Hooker, 1875)和最近发表的两篇外文资料(Bayer 等, 1999; Hussin 和 Sani, 1998)来看, 他们都使用“*Abroma*”。在 Airy Shaw 所修订的“Willis 字典”中(1973), *Abroma* 被认为是非法学名(nom. illegit.), 因此, 中国学者普遍接受了 Airy Shaw 的观点而使用 *Ambroma* 的学名。由于直到最近还存在这样两种不同的用法, 所以关于这一问题还需进一步查证。

### 2.3 *Leptonychia*

该属分布于非洲热带、缅甸、马来西亚、菲律宾群岛和新几内亚。它曾经被归入 Buettnerieae 族中(Edlin, 1935), 后又被置入可可族中(Takhtajan, 1997; Hutchinson, 1967)。由于 *Leptonychia* 的花瓣附属物与该族其他属很不相同(Cuatrecasas, 1964), 因此 Corner(1976)也曾认为该属不适合放入梧桐科中。从分子资料来看, 该属在可可族中的地位也未得到有力的支持(Bayer 等, 1999)。*Leptonychia* 究竟身居何处尚待解决。

### 2.4 鹼鹁麻属 *Kleinhovia*

该属分布于亚洲、非洲、和大洋州的热带与亚热带, 中国也有分布, 长期以来一直隶属于山芝麻族。但根据 *ndhF* 的序列资料(Alverson 等, 1999), 它却被转移到刺果藤类植物中与刺果藤属相靠近。

从形态特征来看, Alverson 等(1999)认为正是二者之间所具有的共近裔性状(synapomorphies), 如生成管状的花丝、与花瓣对生的退化雄蕊及勺状的花瓣等特征将鸚鵡麻属与刺果藤类植物连接在一起。

### 2.5 翅子树属 *Pterospermum*

这是一个分布于亚洲东部、印度、马来西亚、斯里兰卡、菲律宾群岛到中国的属。该属曾被置于山芝麻族中(Hutchinson, 1967), 后我国分类学者唐亚(1992b)将其从山芝麻族中分出, 单独建立翅子树族, 徐颂军等(2001)对此表示赞同。然而, Bayer 等(1999)和 Alverson 等(1999)却对此表示怀疑, 认为 *Pterospermum* 有种子翅与 *Helmiopsidae* 族的 *Helmiopsis* 和 *Helmiopsiella* 相同, 并与该族一起列入了他们所建立的非洲芙蓉亚科(*Dombeyoideae*)中。那么究竟谁是谁非尚需进一步的研究。

### 2.6 平当树属 *Paradombeya*、田麻属 *Corchoropsis* 和梅蓝属 *Melhanina*

这三个属主要分布于非洲、大洋州及东南亚, 中国也有分布。关于它们的分类地位曾在历史上产生过争议(Hutchinson, 1967; Willis, 1973; Corner, 1976), 后经中外学者的不懈研究(Takhtajan, 1997; Tang, 1992a; Xu 和 Hsue, 2000; 唐亚, 1992c; Tang, 1993), 它们在梧桐科中的分类地位才得到了日益巩固, 但却缺乏来自分子资料的有力支持。

总之, 关于梧桐科科下等级的隶属关系和分类学问题仍没有得到彻底的澄清, 还需要世界范围内的分类学者共同努力来寻找各方面的证据加以解决。

## 3 分类学新特征在梧桐科分类中的应用

梧桐科是一个多型科, 形态特征极为多样化, 在核心锦葵目中难与其他三个科找到明显的划分界线。于是人们开始求助于来自解剖学、孢粉学、细胞学及 DNA 序列分析的证据, 试图为梧桐科分类学问题的解决提供佐证。

### 3.1 来自形态解剖学的证据

用于解决梧桐科分类学问题的解剖学证据主要来自于叶片和木材的解剖特征。较早从事这一领域研究的是 Chattaway(1937, 1932, 1933)。在木材解剖特征的基础上, Chattaway 支持 Edlin(1935)将传

统梧桐科分为 *Sterculiaceae* 和 *Buettneriaceae* 两个科的建议。在苹婆属内, Chattaway(1932)也发现了其种间在木材解剖学上的不同, 进一步调查后, Chattaway(1937)将苹婆属分成 2 个类群, 即 *Sterculia* A 和 *Sterculia* B 两个亚属, 并建议将 *S. pal-lens* 转移到梧桐属(*Firmiana*)中。后来 Rao 等(1996)也观察到了苹婆属木材解剖上的这两种类型。Chattaway(1933)还首先发现了木材射线中的瓦细胞(tile cell)这一特征, 并得到后人的验证和广泛使用(Bayer 等, 1999; 唐亚, 1992c; Manchester 和 Miller, 1978)。

叶片表面的电镜扫描特征及叶片解剖特征, 目前也被广泛用于梧桐科分类研究。Hussin 等(1998)通过对苹婆属叶片的比较研究发现, 具腺和不具腺的毛状体在种间分类上具有重要的价值, 其中具腺毛状体有四种类型。Shanmukha Rao(1987)也认为叶片表面的毛状体对梧桐科分类具有重要意义。

在我国将解剖学特征用于梧桐科分类学研究的工作也已开展, 唐亚(Tang, 1992a; 唐亚, 1992c; Tang, 1993)在这方面进行了一些开创性的工作, 并结合其他形态学、细胞学和孢粉学的特征, 论述了平当树属、田麻属、梅蓝属和翅子树属的分类地位, 为这几个属系统位置的确定做出了重要贡献。

### 3.2 来自孢粉学的证据

将花粉的形态学特征用于梧桐科分类学研究早在二十世纪 50 年代就已开始。额尔特曼(1962)首先观察了该科 50 属 90 种花粉, 并将其划分为 8 个族型。在我国, 中国科学院植物研究所形态孢粉组(1960)观察了 6 属 6 种; 中国科学院植物研究所古植物室孢粉组和华南植物研究所形态室(1982)观察了 14 属 18 种; 徐祥浩等(1982)对苹婆族 4 属 17 种的花粉进行了观察和描述, 讨论了各属间的亲缘关系, 为梧桐科孢粉学的系统研究做了开创性工作。之后, 龙活等(1985, 1989)又系统地对国产 22 属 59 种的花粉进行了观察, 并根据花粉萌发孔的数目、形状、位置和花粉表面纹饰等特征将梧桐科的花粉划分为 12 个类型, 同时与额尔特曼的研究结果进行了比较分析, 并提出了一些建设性的意见。根据萌发孔的类型, 他们认为梭罗属的泰梭罗(*Reevesia siamensis*)是 5 沟孔型, 这与 4 沟孔的梭罗树(*R. pubescens*)有重要的区别, 而且在花粉的极性、对称性和萌发孔的位置上也有明显的不同, 因而支持

把泰梭罗作为一个独立的种来看待。

唐亚(Tang, 1993)在自己观察和总结前人工作的基础上,也对梧桐科的花粉进行了归类,并确定为 4 种类型: I. 3 沟孔,外壁网状(大部分属); II. 3 孔,具角状或平萌发孔,外壁网状(山芝麻族和刺果藤族); III. 3 孔,外壁刺状(非洲芙蓉族); IV. 少孔,外壁刺状(仅见于火绳树族)。由于平当树属的花粉与类型 III 相似,再结合解剖学及细胞学的特征,唐亚将该属归入了梧桐科。同样,由于梅蓝属的花粉是具刺的外壁纹饰,且具 3 孔(少为 2~1 孔),这与梧桐科非洲芙蓉族的花粉形态相似,结合来自其他方面的证据,梅蓝属在梧桐科中的分类地位也得到了巩固(唐亚, 1992c)。

### 3.3 来自 DNA 序列的证据

随着现代生物学技术的不断发展, DNA 的测序工作也变得越来越容易和便宜,并且被迅速地运用于植物分类和系统发育的研究之中,呈现出一种繁荣的景象。目前,用于系统发育研究的 DNA 资料主要来源于叶绿体组及核糖体(rRNA) DNA 两个内转录间隔区(ITS1 和 ITS2)。其中叶绿体基因组内约有 20 个基因(大于 1kb 的基因)可用于序列比较研究(Olmstead 等, 1994)。从现有资料来看,用于梧桐科分析的 DNA 序列主要是叶绿体基因 *rbcL*、*atpB* 和 *ndhF* (Bayer 等, 1999; Chase 等, 1993; Alverson 等, 1999)。*rbcL* 是编码 1,5 二磷酸核酮糖羧化酶大亚基的基因,近年来已从不同种子植物中得到了 2 500 多个 *rbcL* 序列(Albach, 2001),该基因序列对于推导植物的系统发育具有巨大的潜力,是用于系统研究的合适基因位点。*atpB* 基因的序列长度及置换率与 *rbcL* 基本相同,也是继 *rbcL* 之后被用于植物系统发育研究的有效基因,而且这两个基因可以结合使用以提供更为可靠的系统发育信息。*ndhF* 是编码烟酰胺脱氢酶复合体一个亚单位的基因,该基因具有几乎两倍于 *rbcL* 的变异率,说明其进化速度大于 *rbcL* 和 *atpB*,因而适合于更低分类阶元的系统学研究。

从来自 *rbcL* 和 *atpB* 资料所建立的系统树来看,核心锦葵目作为一个整体的单系性得到了支持,但在它所包含的四个科(椴树科,梧桐科,木棉科和锦葵科)中,除锦葵科是单系的之外,其余三科都是多系的,其中传统的梧桐科被分割成七部分分散在各亚分支中,充分证明了梧桐科多型性的特点。Bayer 等(1999)认为,这些亚分支虽然没有得到靴带

分析(bootstrap)的有力支持,但大部分可以得到形态特征的支持,且大致与传统的属上等级相一致。于是 Bayer 等将核心锦葵目的四个科合并为一个科,并依据各亚分支的特点建立了九个亚科(见上文)。他们认为这样处理的优点在于一些传统的族仍可保持原有的特点,原有族的名称仍可继续使用。当然, Bayer 等也认为没有理由或客观标准反对把各分支处理为科,但出于实践的原因,任何在小科数目上的增加都是不可取的。在这个分类系统中,传统的梧桐科被分散在四个相应的亚科中。 Bayer 等的研究结果也得到了来自 *ndhF* 分子资料的支持(Alverson 等, 1999),但在个别属族的归类上,二者之间也存在诸多矛盾。

鉴于梧桐科分类学研究所存在的上述问题,我们分别选取核糖体 DNA 内转录间隔区 ITS 序列及叶绿体基因 *rbcL* 序列作为研究对象,在 GenBank 原有序列的基础上又补充测定了部分代表属种的相应序列,对梧桐科进行了较为系统的分析(待发表)。文中探讨了 DNA 序列资料在梧桐科分类学研究中的应用价值,并在此基础上结合形态学特征建立了图 1 所示的系统发育框架。

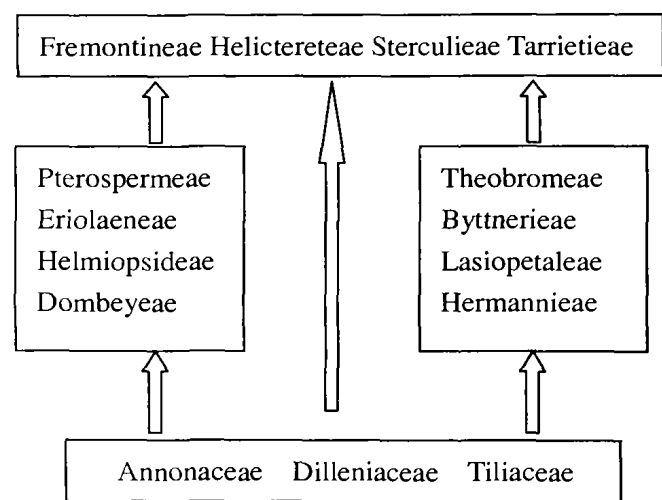


图 1 梧桐科系统发育框架

Fig. 1 Systematic and phylogenetic relationship framework of Sterculiaceae

作为总结,我们不赞成依据一二个 DNA 片段的序列资料来对锦葵目包括梧桐科进行重新界定的做法,一方面是因为它们所提供的信息量十分有限,与庞大的基因组相比,它们仅仅是一二基因而已;与外部形态特征相比,它们所提供的信息量也明显不

足,因为任何一个形态特征的建成也不可能是由一二个基因所能左右的。另一方面,从来自不同 DNA 片段的分支图来看,许多分类群的位置并不固定,毕竟不同的基因片段其进化速率是不同的,与形态特征的发展也不是完全平行的。再者,目前我们所使用的基因大多是单亲遗传的叶绿体基因,对杂种起源和网状进化事件的解释存在明显不足(汪小全等, 1998)。另外,在 DNA 序列简约性分析中,某些分支会出现错误,这种情况至少在趋异比较大的类群中出现,而且没有其他信息可以帮助得知这些错误究竟出在何处(Chase 等, 1993; Olmstead 等, 1994)。因此,利用少数几个基因片段资料来对锦葵目包括梧桐科进行重新界定还是存在一些缺陷的,正如 Alverson 等(1999)自己所指出的那样,如果要进一步发展这一研究成果,还需要更多分类单元的取样和其他基因序列的证据,同时还要认真考虑来自形态学上的证据。然而, DNA 片段的序列资料对于植物系统发育和亲缘关系的确立却能提供重要信息,尽管信息量有限,但毕竟是来自遗传物质本身,同时在取样不足时,一个或一些分类单元的错误位置还可能带来非常重要的系统发育含义(Olmstead 等, 1994)。另外, DNA 片段资料对于一些疑难类群的归属问题也可提供重要证据。

总之,用 DNA 分子资料对植物进行系统发育研究已经成为一个不可阻挡的历史潮流,它为植物系统发育的研究带来了勃勃生机,并取得了可喜的成就。然而困难依旧存在,因此要想获得完整而又科学的系统发育分类系统,还需更多属的取样和更多的 DNA 序列资料,同时,还要充分考虑来自形态学、解剖学、孢粉学及细胞学方面的证据,只有将这些资料综合考虑,才有利于现存问题的解决和系统发育的重建。

#### 参 考 文 献:

- 中国科学院植物研究所形态室孢粉组. 1960. 中国植物花粉形态[M]. 北京: 科学出版社, 241—242.
- 中国科学院植物研究所古植物室孢粉组, 华南植物研究所形态室. 1982. 中国热带亚热带被子植物花粉形态[M]. 北京: 科学出版社, 358—363.
- 徐祥浩. 1984. 梧桐科. 见: 冯国楣. 中国植物志, 第四十九卷第二分册[M]. 北京: 科学出版社, 114—189.
- 额尔特曼(王伏雄, 钱南芬译). 1962. 花粉形态与植物分类[M]. 北京: 科学出版社, 352—370.
- Albach DC, Soltis PS, Soltis DE, *et al.* 2001. Phylogenetic analysis of Asterids based on sequences of four genes[J]. *Ann Missouri Bot Gard*, **88**(2): 163—212.
- Alverson WS, Karol KG, Baum DA, *et al.* 1998. Circumscription of the Malvales and relationships to other Rosidae: evidence from *rbcL* sequence data [J]. *American Journal of Botany*, **85**: 876—887.
- Alverson WS, Whitlock BA, Nyffeler R, *et al.* 1999. Phylogeny of the core Malvales: evidence from *ndhF* sequence data[J]. *American Journal of Botany*, **86**: 1474—1486.
- Baillon H. 1873. *Histoire des plantes*(Vol. 4)[M]. Paris.
- Bayer C, Fay MF, De Bruijn AY, *et al.* 1999. Support for an expanded family concept of Malvaceae within a circumscribed order Malvales: a combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* DNA sequences[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **129**: 267—303.
- Bayer C. 1999. The bicolor unit: homology and transformation of an inflorescence structure unique to core Malvales [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **214**: 187—198.
- Chase MW, Soltis DE, Olmstead RG, *et al.* 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastic gene *rbcL*[J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **80**: 528—580.
- Chattaway MM. 1932. The wood of the Sterculiaceae. I. Specialisation of the vertical wood parenchyma within the subfamily Sterculiaceae[J]. *New Phytologist*, **31**: 119—132.
- Chattaway MM. Tile-cell in the rays of the Malvales[J]. *New Phytologist*, 1933, **32**: 261—273.
- Chattaway MM. 1937. The wood anatomy of the Sterculiaceae[J]. *Philosophical Transaction of Royal Society*, **228**: 313—336.
- Corner EJH. 1976. *The Seeds of Dicotyledons*[M]. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cronquist A. 1981. *An Integrate System of Classification of Flowering Plants*[M]. New York: Columbia University Press, 351—361.
- Cronquist A. 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants 2*. ed[M]. New York: The New York Botanical Garden.
- Cuatrecasas J. 1964. Cacao and its allies—a taxonomic revision of the genus *Theobroma*[J]. *Contributions from the United States National Herbarium*, **35**: 379—614.
- Dahlgren R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics[J]. *Nordic Journal of Botany*, **3**: 119—149.
- Edlin HL. 1935. A critical revision of certain taxonomic groups of the Malvales[J]. *New Phytologist*, **34**: 1—20, 122—143.

- Hooker JD. 1875. The Flora of British India Vol. I [M]. 375.
- Hsue HH (徐祥浩). 1977. Review of the sterculiaceae plants in China (中国梧桐科植物的整理) [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **15**(1): 72—84.
- Hsue HH (徐祥浩), Long H (龙活), He LK (何丽卿). 1982. Pollen morphology of Sterculiaceae from China (I) Sterculiaceae (中国梧桐科植物花粉形态的研究 (I) 苹婆族) [J]. *J South China Agric Univ* (华南农业大学学报), **3**(1): 1—13.
- Hsue HH (徐祥浩). 1984. China sterculiaceae plants and their economic significance (中国梧桐科的种类及其经济意义) [J]. *Guihaia* (广西植物), **4**(2): 149—155.
- Hussin K, Sani ZM. 1998. Comparative leaf anatomical studies of some *Sterculia* L. Species (Sterculiaceae) [J]. *Botanical Journal of Linnean Society*, **127**: 159—174.
- Hutchinson J. 1967. The Genera of Flowering Plants, Dicotyledones Vol. 2 [M]. Oxford: Clarendon Press. 471—567.
- Jussieu AL de. 1789. *Genera Plantarum* [M]. Paris.
- Long H (龙活), He LK (何丽卿), Hsue HH (徐祥浩). 1985. Pollen morphology of Sterculiaceae from China (II) *Reevesia* Lindl. (中国梧桐科植物花粉形态的研究 II. 梭罗树属) [J]. *J South China Agric Univ* (华南农业大学学报), **6**(2): 24—34.
- Long H (龙活), He LK (何丽卿), Hsue HH (徐祥浩). 1989. Pollen morphology of *Craigia* with reference to its systematic position (滇桐属的花粉形态及其系统位置的探讨) [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **10**(1): 23—32.
- Manchester SR, Miller RB. 1978. Tile cells and their occurrence in malvalean fossil woods [J]. *IAWA Bulletin*, **2**~**3**: 23—28.
- Morley BD, Toelken HR. 1983. Flowering Plants in Australia. Adelaide [M]. Sydney, Melbane Perth, New York, 122—125.
- Olmstead RG, Palmer JD. 1994. Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis [J]. *American Journal of Botany*, **81**: 1 205—1 224.
- Rao KS, Kishore SR, Srinivas T. 1996. Comparative structure of vascular cambium and its derivatives in some species of *Sterculia* [J]. *IAWA Journal*, **17**: 311—318.
- Robyns A, Cuatrecasas J. 1964. Flora of Panama, Part VI. Family 117, Sterculiaceae [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **51**: 69—107.
- Schumann K. 1895. Elaeocarpaceae, Tiliaceae, Malvaceae, Bombacaceae, Sterculiaceae. In: Engler A, Prantl K eds. Die nalulichen Pflanzenfamilien [M]. Leipzig, **3**(6): 1—99.
- Shanmukha Rao SR. 1987. Structure, distribution and classification of plant trichomes in relation to taxonomy: Sterculiaceae [J]. *Feddes Repertorium*, **98**: 127—135.
- Subrahmanyam NS. 1995. *Modern Plant Taxonomy* [M]. Vikas Publishing House, 255—261.
- Takhtajan A. 1997. Diversity and Classification of Flowering Plants [M]. New York: Columbia University Press.
- Tang Y. 1992. The systematic position of *Corchoropsis* Sieb. et Zucc [J]. *Cathaya*, **4**: 131—150.
- Tang Y (唐亚). 1992b. On the affinities of *Pterospermum* Schreb. (Sterculiaceae) (梧桐科翅子树属的亲缘关系) [J]. *Guihaia* (广西植物), **12**(1): 8—14.
- Tang Y (唐亚). 1992. A study on *Melhanhia hamiltoniana* in relation to the systematic position of the genus (梧桐科梅蓝的研究兼论属的系统位置) [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **14**(1): 13—20.
- Tang Y. 1993. On the systematic position of *Paradombeya* Stape [J]. *Acta Phytotax Sinica*, **31**(4): 297—308.
- Thorne RF. 1992. Classification and geography of the flowering plants [J]. *Botanical Review*, **58**: 225—348.
- Wang XQ (汪小全), Li ZY (李振宇). 1998. rDNA 片段的序列分析在苦苣苔亚科系统学研究中的应用 [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **36**(2): 97—105.
- Willis JC (Airy Shaw HK rev.). 1973. A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns. 8th ed [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 3, 290, 728, 853, 1 103.
- Xu SJ, Hsue HH. 2000. Comments on the taxonomic position of some genera in Sterculiaceae [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, **8**(1): 11—16.
- Xu SJ (徐颂军), Hsue HH (徐祥浩). 2001. Geographical distribution of Sterculiaceae (梧桐科植物的地理分布) [J]. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), **9**(1): 19—30.
- Zhu GR (诸葛仁). 1989. The cladistic analysis of the systematic position of *Craigia* (滇桐属系统位置的分支分析) [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **11**(1): 17—23.