

•生物编目•

被子植物APG分类系统评论

王 伟^{1,2} 张晓霞^{1,2} 陈之端¹ 路安民^{1*}

1 (中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 随着植物分子系统学的兴起, 被子植物系统发育研究取得了举世瞩目的进展。被子植物系统发育组提出了基于DNA证据的被子植物在目、科分类阶元上的分类系统, 简称APG系统。本文简要概括了APG系统的主要成就: (1)验证了被子植物分类系统的可重复性和可预言性; (2)解决了一些依据形态学性状未能确定的类群的系统位置; (3)证明了将被子植物一级分类分为双子叶植物和单子叶植物的不自然性; (4)证实了单沟花粉和三沟花粉在被子植物高级分类单元划分中的重要性; (5)发现雄蕊的向心发育和离心发育在多雄蕊类群中是多次发生的, 不应作为划分纲或亚纲的重要依据; (6)支持基于形态学(广义)性状划分的大多数科是自然的; (7)将一些长期认为自然的科四分五裂。同时, 我们指出了尚需深入研究的几个问题: (1)如何将分子数据建立的系统和以综合形态学证据建立的系统相协调; (2)依据APG系统的研究结果需要创立新的形态演化理论; (3)只以“单系群”作为划分科、目的依据值得商榷; (4)APG系统中一些目的分类没有可信的形态学共衍征; (5)依据APG系统需要做出一个自然系统的目、科检索表和目、科的特征集要。此外, 我们对以亚洲, 特别是东亚为分布中心的一些类群的系统关系或分类等级提出建议, 包括八角科、芒苞草科、水青树科、火筒树科、马尾树科、七叶树科、槭树科、伯乐树科应独立为科, 山茱萸科(广义)应分为山茱萸科(狭义)和蓝果树科(广义)。

关键词: 被子植物; 分子系统学; 分类; 形态学; 单系; 共衍征

Comments on the APG's classification of angiosperms

Wei Wang^{1,2}, Xiaoxia Zhang^{1,2}, Zhiduan Chen¹, Anming Lu^{1*}

1 State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

2 University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: With the rise of plant molecular systematics, tremendous progress has been made in understanding phylogenetic relationships within angiosperms. With the basic phylogenetic framework of angiosperms established, a DNA phylogeny-based angiosperm classification system at the order and familial levels was proposed by the Angiosperm Phylogeny Group (APG) in 1998 and has been updated three times. In this paper, we summarize the major achievements of the APG system as follows: (1) testing the repeatability and predictability of the APG system for angiosperms; (2) resolving the systematic positions of some segregate taxa which were not placed based on morphological characters; (3) proving that it is not reasonable to first divide angiosperms based on cotyledon character; (4) demonstrating the importance of tricolpate/tricolporate pollen and derivatives for angiosperm classification; (5) finding that the centrifugal development of stamens in polyandrous groups have evolved independently many times and should not be used to delimit class or subclass of angiosperms; (6) supporting that most of the families delimited by broad morphological characters are natural; and (7) separating some families which are traditionally regarded as natural. We then point out potential problems that need to be resolved in the future, including: (1) how to harmonize the APG system and the morphology-based systems; (2) establishing new morphological evolution theories on the basis of the APG system; (3) determining whether it is enough to only use “monophyly” as a criterion to circumscribe orders and families; (4) determining morphological synapomorphies of those orders in the APG sys-

收稿日期: 2017-01-13; 接受日期: 2017-03-15

基金项目: 国家自然科学基金(31470315, 31590822)、国家重点基础研究发展计划(2014CB954100)和中国科学院青年创新促进会专项

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: anmin@ibcas.ac.cn

tem; and (5) how to best compile a key to distinguish the orders and families of the APG system and to list their diagnostic characters for orders and families. In addition, we propose suggestions for the phylogenetic relationships and taxonomic status of some taxa mainly distributed in Asia, specifically East Asia, including Illiciaceae, Acanthochlamydeaceae, Tetracentraceae, Leeaceae, Rhoipteiaceae, Hippocastanaceae, Aceraceae, Bretschneideraceae as familial status, and dividing Cornaceae *sensu lato* into Cornaceae *sensu stricto* and Nyssaceae *sensu lato*.

Key words: angiosperms; molecular systematics; classification; morphology; monophyly; synapomorphology

随着DNA测序和生物信息技术的发展,自20世纪90年代兴起利用分子数据研究生物类群间的系统发育关系称为分子系统发育学(Molecular Phylogenetics)。在1993年, Mark Chase等42位作者合作发表了“Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*”一文(Chase et al, 1993)。这是由世界几十个实验室共同完成的当时规模最大的系统发育分析,在被子植物系统学研究中具有划时代的意义。从那之后,人们逐渐广泛地利用DNA序列来重建植物类群间的系统发育关系,于是植物分子系统学作为植物系统学的一个分支逐渐走向成熟。在1998年,被子植物系统发育组(Angiosperm Phylogeny Group, APG)综合多个大尺度的系统发育分析结果,为被子植物提出了一个目、科分类阶元上的分类系统,简称APG系统。被子植物由此成为了第一个基于分子数据建立分类系统的大类群。之后,随着分子数据的增加,APG系统经历了3次修订(APG, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009; APG IV, 2016)。该系统对被子植物系统学和分类学研究产生了重大影响,大大改变了两百多年来植物学家们以形态学(广义)性状为根据提出的分类系统。可以说,最近20年在理解植物进化历史上所取得的进展比过去200年都要大(Soltis et al, 2009)。但并不是说APG系统已经完美,不存在需要继续研究的问题了。经历了两个多世纪的发展和沉积,人们积累了极为丰富的形态性状,包括形态学、解剖学、胚胎学、孢粉学、细胞学和个体发生等,这些性状在植物系统学和分类学研究中如何利用和评价仍是当前亟待解决的课题。

本文就APG系统所取得的主要成就进行简要归纳,并提出一些尚需研究的问题。同时,对以亚洲,特别是以东亚为分布中心的一些类群的系统关系或分类等级提出建议。由于下面提到的每个方面都是被子植物系统学的重要内容,不可能用很短的

篇幅介绍其细节,只是提纲挈领地谈谈我们的基本观点和未来研究的方向。

1 APG系统的主要成就

1.1 验证了被子植物分类系统的可重复性和可预言性

植物具有叶绿体、线粒体和核基因组三套遗传体系,不论来自哪个基因组的DNA信息都是可遗传的。因此,只要材料取样正确,任何人在任何实验室获得的DNA数据都应该是一样的,从而所建立的系统发育关系也是相同的。而对于形态学性状,由于不同作者在性状分析中对性状加权不同,或者相同性状但排列顺序不同,所建立的分类系统差异很大。APG系统虽然经历了三次修订,类群间的系统发育关系解决得越来越好,依据单系性的标准对目的范围做了适当调整,但是强支持的目、科间的关系一直是稳定的。一个自然的、能反映类群间系统发育关系的分类系统,才有可能根据一个分类群中已知的性状(或类群)推测尚未发现的性状(或类群)。如果一个相对稳定的分类系统有这样的预言价值,那么人们为了研究植物的科或目之间的系统发育关系而耗费时间和精力还是值得的(Lu, 1989)。

1.2 解决了一些依据形态学性状未能确定的类群的系统位置

被子植物在漫长的演化历史中演化出了一些形态性状非常独特的类群,导致不同的分类学家对其提出的系统位置千差万别。例如,领春木科(Eupteleaceae)曾被归在木兰目(科)(Magnoliales/Magnoliaceae) (Melchior, 1964)、金缕梅目(Hamelidales) (Thorne, 1992; Cronquist, 1981)或连香树目(Cercidiphyllales) (Dahlgren, 1983), Takhtajan (2009)甚至将其独立成目——领春木目(Eupteleales)。APG III将其放在毛茛目(Ranunculales)的基部(Wang et al, 2009)。独蕊草科(Hydattelaceae)长期以来系统

位置不确定,被置于单子叶植物的禾本目(Poales)附近。Saarela等(2007)利用多个DNA片段发现该科是被子植物最基部的类群之一,和睡莲目(Nymphaeales)互为姐妹群。这一发现是继APG系统建立之后植物分子系统学又一重大发现,引起许多形态学家重新研究独蕊草科的形态,并证实了该科和单子叶植物没有直接的联系(Rudall et al, 2009)。APG III (2009)进一步扩大了睡莲目的系统范围,将独蕊草科置于睡莲目中。

1.3 证明了将被子植物一级分类分为双子叶植物和单子叶植物的不自然性

在传统分类系统中(如Cronquist, 1981; Dahlgren, 1983; Thorne, 1992; Takhtajan, 2009),子叶数目(1个或2个)被作为被子植物一级分类的性状。然而,分子系统学研究发现具双子叶的“ANITA进化阶”(grade)构成被子植物最早分化的3个分支,即无油樟目(Amborellales)、睡莲目和木兰藤目(Austrobaileyales),而单子叶植物与另外4个具双子叶的类群——金粟兰目(Chloranthales)、木兰类(Magnolids)、金鱼藻目(Ceratophyllales)以及真双子叶植物(Eudicots)构成被子植物早期快速辐射的五大分支(图1; Moore et al, 2007)。

1.4 证实了单沟花粉和三沟花粉在被子植物高级分类单元划分中的重要性

在基于形态的系统发育分析中,Donoghue和Doyle (1989)发现以前被认为是双子叶植物的大量物种组成了一个支持率很高的分支。这一分支由于具有共衍征(synapomorphy)——三沟/三孔沟花粉或其衍生物(tricolpate/tricolporate pollen and derivatives),而被命名为“三沟分支”(tricolpates; Donoghue & Doyle, 1989)。后来的分子系统学研究都支持了该分支的单系性(图1; Judd & Olmstead, 2004)。Doyle和Hotton (1991)将该分支命名为“真双子叶植物”,并获得了更广泛的应用。真双子叶植物是被子植物中最大的分类群,包括被子植物300多个科约165,000种(约占被子植物的64%)。

1.5 发现雄蕊的向心发育和离心发育在多雄蕊类群中是多次发生的,不应作为划分纲或亚纲的重要依据

多雄蕊的向心发育和离心发育在传统分类上曾被认为是一个非常重要的性状。Cronquist (1981)

和Takhtajan (2009)在他们的分类系统中将这一性状作为划分纲或亚纲的依据之一。在APG系统中,雄蕊的离心发育至少出现在10个目中(图1),而且在这些目中,仅有非常少的类群具有离心发育的雄蕊。比如毛茛目,仅毛茛科(Ranunculaceae)的耬斗菜属(*Aquilegia*)的雄蕊是向心发生、小孢子是离心发育(冯旻等, 1995)。

1.6 支持基于形态学(广义)性状划分的大多数科是自然的

在Cronquist (1981)系统中,被子植物共包括383科,其中双子叶318科,单子叶65科。在APG III (2009)中,约87%的科的单系性得到支持,仅有13%的科(约50个科)的界限和范围有大问题(Christenhusz et al, 2015),如大戟科(Euphorbiaceae)、大风子科(Flacourtiaceae)、百合科(Liliaceae)、马齿苋科(Portulacaceae)和檀香科(Santalaceae)。而这些科多数在传统分类上也被认为是异质的,如广义百合科是一个大杂烩,后来曾被划分为30多个科(Dahlgren, 1983)。

1.7 将一些长期作为自然的科四分五裂

如玄参科的肢解:玄参科(Scrophulariaceae)原来拥有300属约5,000种(吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009)。依据分子数据,许多属被归入车前科,而半寄生的属,如马先蒿属(*Pedicularis*)被划到列当科(Orobanchaceae)。APG系统的玄参科只包含52属1,680种;原来只有3属255种的车前科(Plantaginaceae)现在拥有104属1,820种;列当科由15属210种扩大到96–99属2,060–2,100种(Stevens, 2001 onwards)。

2 APG系统尚需研究的问题

2.1 如何将以分子数据建立的系统和以综合形态学证据建立的系统相协调?

APG IV (2016)将被子植物分为64目416科;Takhtajan (2009)分为156目560科。在APG系统的64目中,有19目与Takhtajan系统完全一致,如樟目(Laurales) (含7科)、鸭跖草目(Commelinales) (含5科)、姜目(Zingiberales) (含8科)、桃金娘目(Myrtales) (含9科)和伞形目(Apiiales) (含7科)等。有20余目由于两大系统的目的概念不同,APG采取广义目而Takhtajan采取狭义目,但作为自然类群两个系统的界定基本一致,如木兰目(Magnoliales)的6个科被Takhtajan分在关系密切的4个目,泽泻目(Alismatales) 13个科在后者的5个目,毛茛目7个科在后者的7个

Fig. 1 Interrelationships of the APG IV (2016) orders of angiosperms. The dotted lines indicate the conflicting placements between nuclear/mitochondrial and chloroplast trees. The orders with the gray contain at least one taxon with multiple centrifugal development stamens. Pollen and cotyledonal characters are labeled on the right.

目, 杜鹃花目(Ericales)的22个科在后者的12个目等。

两大系统中科的归属分歧较大的目有12个, 如薯蓣目(Dioscoreales) 3个科被Takhtajan (2009)归在单子叶植物第1、9和21目; 葫芦目(Cucurbitales) 8个科被归在双子叶植物第17、68、79、95、96目; 金虎尾目(Malpighiales) 36个科被归在双子叶植物第17、35、50、52、53、66、77、82、86、94、99、100和101等13目(图2); APG系统中有4目在Takhtajan (2009)的系统中未设目而归于其他目, 如

美洲苦木目(Picramniales)归于芸香目(Rutales)等。这些目涉及了约87个科, 如何从形态学的角度理解这些新的系统发育关系或分类等级尚需进一步研究。

2.2 依据APG系统的研究结果需要创立新的形态演化理论

根据APG系统(图1), 被子植物最早分化的谱系为无油樟目, 该目仅包括1种, 即无油樟(*Amborella trichopoda* Baill.), 它是雌雄异株的灌木, 其雌花有2枚不育雄蕊。第二谱系为水生的睡莲目, 而睡莲目

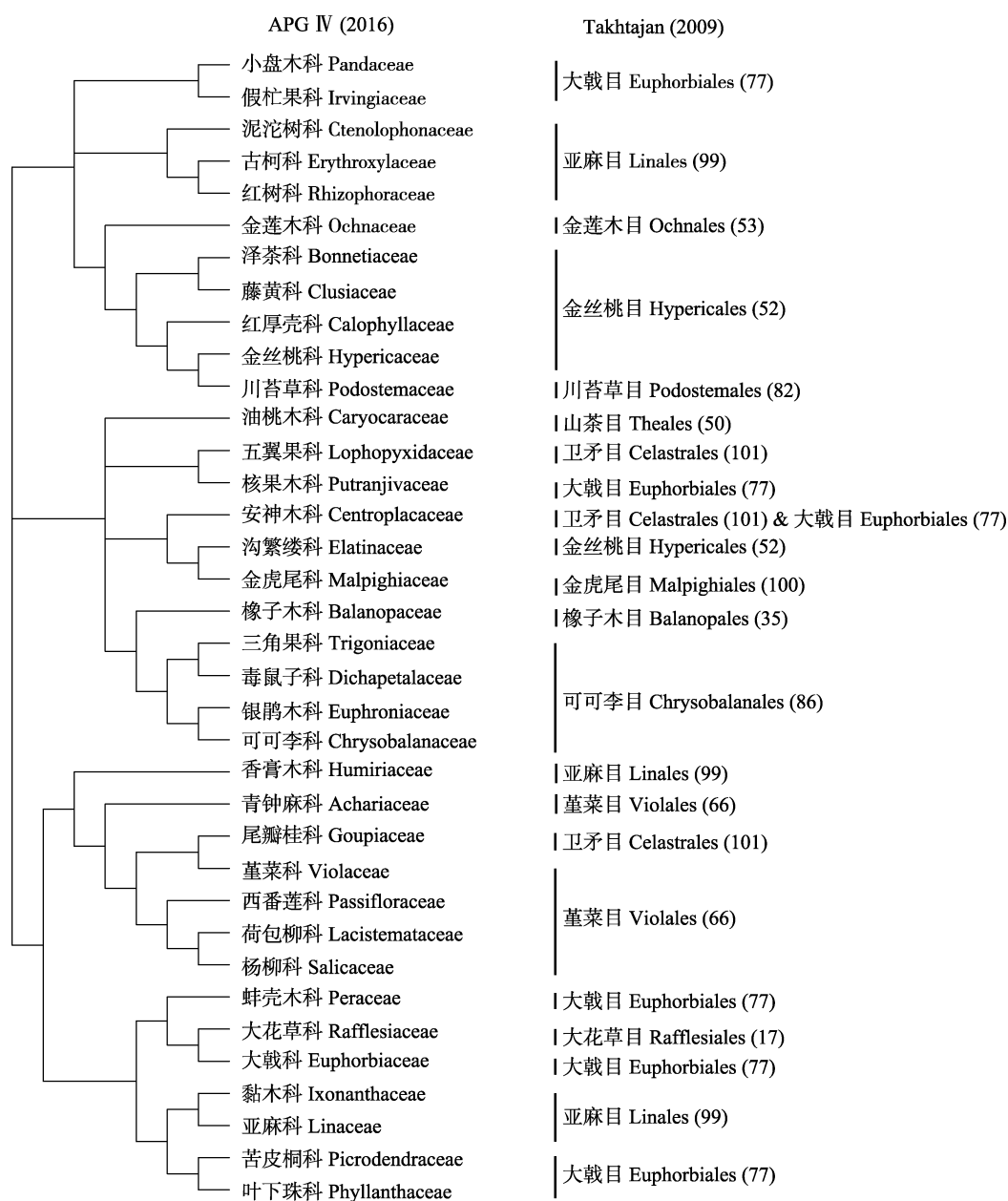


图2 比较APG IV (2016)系统与Takhtajan (2009)系统中金虎尾目的范围。括号中的数字示Takhtajan (2009)系统中目的序号。
Fig. 2 Comparison of the circumscription of Malpighiales between the APG IV (2016) and Takhtajan (2009) systems. The numbers in brackets indicate the serial numbers of the orders of Takhtajan (2009).

最早分出的科是独蕊草科。Rudall等(2009)将独蕊草科的生殖单元称为“非花”(nonflower), 即有典型的被子植物心皮和雄蕊的结构, 但不能看作是典型的花, 其“雄花”只有单个雄蕊, “雌花”只有一个心皮, 生于同一“生殖单元”(reproductive units)的叫两性生殖单元, 生于不同的“生殖单元”叫单性生殖单元。在两性生殖单元中, 雄蕊(雄花)和心皮(雌花)的排列是无序的。又如排列在ANITA之后的早期分化出的金粟兰科(Chloranthaceae), 花极为简单: 单性花的*Ascarina*的雄花只有1–3枚雄蕊; 两性花的草珊瑚属(*Sarcandra*)的“花”无花被, 只有苞片1枚、雄蕊1枚、子房含1颗下垂的直生胚珠, 无花柱。该科可靠的花和花粉化石发现于早白垩世(Friis et al, 2011)。此外, 在我国辽宁发现的早白垩世的被子植物化石古果科(Archaeofrutaceae)为水生草本, “花”亦十分简单(Sun et al, 2002)。由此, 我们认为水生植物在被子植物演化早期就已分化, 并不都是从陆生植物演化而来, 简单花不都是从复杂花简化来的, 单性花也不都是从两性花退化而来的。即在被子植物起源的早期, 水生、草本、简单花和单性花就已经出现了, 这就对传统的“真花说”和“假花说”都提出了挑战。

2.3 只以“单系群”作为划分目、科的依据值得商榷

APG系统划分目、科最重要的标准就是单系性(monophyly; Chase et al, 2000)。但由于取样的不完全和物种绝灭等造成的间断, “并系群”(paraphyletic group)是客观存在的。按照进化系统学家的观点, “并系群”也是自然类群(Stuessy, 2010)。单系性的标准使得传统上一些目、科的范围发生了变化, 这给实际运用带来了困难。比如, APG系统将藜科(Chenopodiaceae)归并到苋科(Amaranthaceae)之中, 但是藜科本身还是一个单系群, 只是镶嵌在苋科之中。而传统分类上的藜科和苋科是容易区别的, 在其他生物学领域也是广泛接受的。

2.4 APG系统的一些目或科没有可信的形态学共衍征

由于严格强调单系性, APG系统中一些目、科比较异质, 其共衍征很难确定。例如, 由莲科(Nelumbonaceae)、悬铃木科(Platanaceae)、山龙眼科(Proteaceae)组成的山龙眼目(Proteales) (APG III, 2009), 很难找到它们的共衍征, 而APG IV (2016)又把清风藤科(Sabiaceae)归入到山龙眼目, 这导致该目更为异质。又如, APG系统的金虎尾目是一个

大拼盘, 包含的36个科分布在Takhtajan (2009)系统中不同位置的13个目中(图2)。分化时间分析显示金虎尾目的28个主要分支在白垩纪中期(112–94 Ma)由爆发式的快速辐射所产生(Davis et al, 2005)。此外, APG III (2009)界定的虎耳草目(Saxifragales)包括了Takhtajan (2009)的29、31、33、34、66和81目(图3)。通过仔细研究形态性状的进化, Carlswald等(2011)发现虎耳草目的共衍征为叶具堇菜型(violoid)或山茶型(theoid)叶齿(图3)。APG IV (2016)依据S. Bellot和S. Renner未发表的数据将寄生植物科——锁阳科(Cynomoriaceae)放在虎耳草目中, 而锁阳科在Takhtajan系统中独立成目——锁阳目(Cynomoriales) (第103目)。近来Bellot等(2016)根据叶绿体、线粒体和核基因组的数据将锁阳科放在虎耳草目的最基部, 这导致Carlswald等(2011)所发现的叶的性状不能用于界定扩大的虎耳草目(图3)。上述分析说明APG系统中一些目, 如睡莲目、山龙眼目、金虎尾目、虎耳草目以及蔷薇目(Rosales)等的划分仍需研究。

2.5 依据APG系统需要做出一个自然系统的目、科检索表和目、科的特征集要

APG系统是根据分子数据提出的分类系统。当前, 它仍然缺少一个目、科水平的自然检索表, 这限制了它的广泛使用。同时, 目、科的鉴别特征鲜有描述。因此, 未来需要综合形态和分子证据, 尤其是利用分子系统发育框架, 在大尺度上分析各种形态性状的进化式样, 确定各目、科的鉴别性状(diagnostic character), 从而提出APG系统的目、科检索表, 及其目、科的特征集要。

3 对亚洲, 特别是东亚为分布中心的一些类群系统关系或分类等级的建议

Christenhusz等(2015)公布了他们就“被子植物和蕨类植物科的界限”对世界上42个国家或地区的441位参与者在线的调查结果。参加者中, 北美155人(其中美国139人), 中南美洲24人(其中巴西6人), 欧洲141人(其中英国66人、法国20人、德国13人)、非洲13人(其中南非10人)、亚洲27人(其中中国大陆6人、台湾地区6人)、澳大利亚–太平洋地区43人(其中澳大利亚35人、新西兰7人)。显然, 这次调查选择的植物类群和参与者带有明显的地域偏见, 对在世界植物种类最丰富的中国, 大陆只有6人, 连

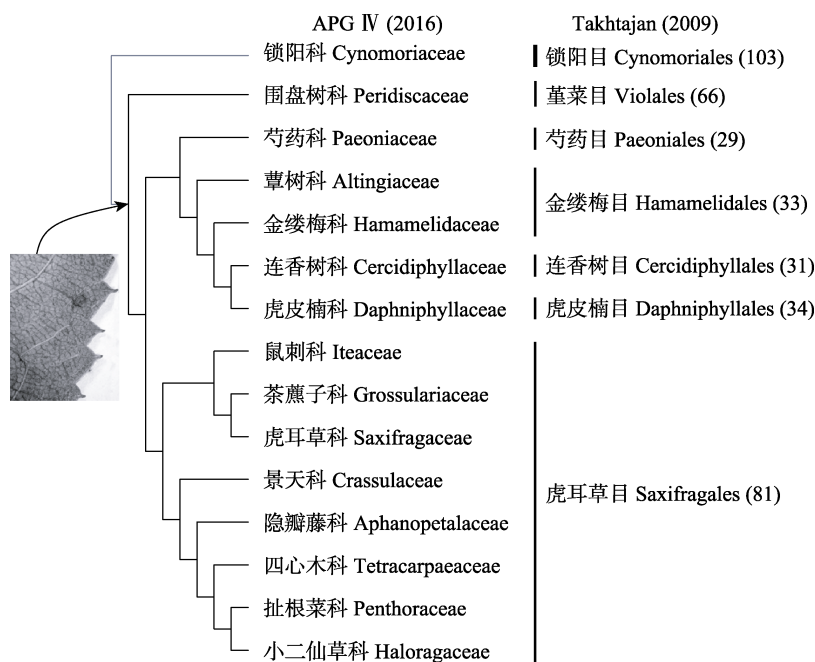


图3 比较APG IV(2016)系统与Takhtajan(2009)系统中虎耳草目的范围。锁阳科的位置根据Bellot等(2016)的结果。括号中的数字示Takhtajan(2009)系统中目的序号。

Fig. 3 Comparison of the circumscription of Saxifragales between the APG IV (2016) and Takhtajan (2009) systems. The placement of Cynomoriaceae is based on the result of Bellot et al (2016). The numbers in brackets indicate the serial numbers of the orders of Takhtajan (2009).

同台湾也仅12人参加, 而中国植物分类学家独立自主编著出版了世界上规模最大、包含种类最多、含80卷126册的《中国植物志》, 并作为各科的第一作者合作出版了25卷*Flora of China*。实际上, APG系统对于以亚洲为分布中心的一些科的划分十分不妥。举例如下:

(1)八角科(Illiciaceae)和五味子科(Schisandraceae)。APG系统将八角科归并到五味子科。分子系统学研究显示传统的八角科和五味子科均为单系群, 呈姐妹群关系(Stevens, 2010 onwards)。而两科的习性、花果的形态学、木材解剖和化学成分等性状显著不同(吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009)。因此, 将它们作为独立科组成八角目(Illiciales)比较恰当。

(2)芒苞草科(Acanthochlamydaceae)和翡若翠科(Velloziaceae)。APG系统将芒苞草科归并到翡若翠科。翡若翠科含8属250种, 间断分布于中南美洲的巴拿马到阿根廷, 尤其在巴西东南部和非洲及阿拉伯西南部。单型的芒苞草科局限分布于中国横断山中段海拔2,700–3,500 m的亚高山河谷。根据综合的形态学性状(吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009)和分子证据及隔离的生境和分布, 应支持芒苞草科为独

立科。

(3)水青树科(Tetracentraceae)和昆栏树科(Trochodendraceae)。APG系统将两科合并为昆栏树科, 由两个十分古老的单型属昆栏树属(*Trochodendron*)和水青树属(*Tetracentron*)组成, 两者均为东亚–喜马拉雅特有, 它们在生长习性、营养器官、花结构、胚胎学、染色体等性状(吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009)已相当分化, 足已将它们分别独立成科。

(4)火筒树科(Leeaceae)和葡萄科(Vitaceae)。APG系统将火筒树科归并到葡萄科。火筒树属(*Leea*)有34种, 旧世界热带分布, 有一组十分特别的形态性状, 如习性为直立乔、灌至草本, 无卷须, 花瓣基部下联合成柱等不同于葡萄科的其他属(吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009), 以单独成科为佳。

(5)马尾树科(Rhoipteiaceae)和胡桃科(Juglandaceae)。APG系统将马尾树科归并到胡桃科。马尾树科是Handel-Mazzetti (1932)发表的单型科, 产于我国贵州南部及东南部、云南东南部、广西北部至西部和越南北部, 形态独特, 曾被置于荨麻目(Urticales)。经多学科综合研究, 认为它接近胡桃科, 但比胡桃科原始(路安民和张志耘, 1990; Zhang et al,

1994; 吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009)。分化时间分析显示马尾树科与胡桃科在晚白垩世(~80 Ma)就已经分开(Xiang et al, 2014)。因此, 马尾树科仍应独立成科。

(6) 七叶树科(Hippocastanaceae)、槭树科(Aceraceae)和无患子科(Sapindaceae)。APG系统将七叶树科和槭树科归并到无患子科, 认为如果无患子科不包括前2科, 其他属就形成一个并系群。实际上, 在广义无患子科的分支分析中(Judd et al, 1994; Harrington et al, 2005)得到4个较好支持的分支: 第一支是七叶树科分支; 第二支是传统的槭树科分支(包括槭树属(*Acer*)和金钱槭属(*Dipteronia*)); 第三支是车桑子支; 第四支是传统的无患子科。这4个分支在形态学上有明显的区别, 因此应当将传统上的七叶树科和槭树科独立成科, 在分布区类型上, 该2科属温带分布, 无患子科(狭义)为热带分布(吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009)。

(7) 伯乐树科(Bretschneideraceae)和叠桑树科(Akaniaceae)。APG系统将中国准特有的伯乐树科归并到澳大利亚东部特有的单型科——叠桑树科。在Takhtajan (2009)所列出的大段的检索特征足以将它们分成不同的科; 加之两科南北半球间断分布。近来分化时间计算显示两者在早古新世(~64 Ma)就已分开(Cardinal-McTeague et al, 2016), 表明它们有很古老的祖先, 呈孑遗状态。

(8) 桃叶珊瑚科(Aucubaceae)和丝缨花科(Garryaceae)。APG系统将东亚特有的单属科桃叶珊瑚科归并到美国西部特有的单属科丝缨花科。Takhtajan (2009)详细地列出了这两科在花部形态、胚胎学、细胞学等方面显著不同的性状, 应当分立, 作为姐妹科放在丝缨花目(Garryales)。

(9) 山茱萸科(Cornaceae)的范围。APG III系统的山茱萸科包括了八角枫科(Alangiaceae)、蓝果树科(Nyssaceae)、单室茱萸科(Mastixiaceae)、珙桐科(Davidiaceae)以及狭义的山茱萸科。吴征镒等(2003)和Takhtajan (2009)将它们各自立科。Chen等(2016)根据5个基因(*atpB*、*matK*、*ndhF*、*rbcL*和*matR*)的分析, 发现山茱萸属(*Cornus*) + 八角枫属(*Alangium*)为一支; 蓝果树属(*Nyssa*) + 喜树属(*Camptotheca*) + 珙桐属(*Davidia*) + 马蹄参属(*Diplopanax*) + 单室茱萸属(*Mastixia*)为一支, 两个大支都有100%的

支持率。因此, 应将广义的山茱萸科分为山茱萸科(狭义, 包括八角枫属)和蓝果树科(广义)。

参考文献

- APG (1998) An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85, 531–553.
- APG II (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141, 399–436.
- APG III (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105–121.
- APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20.
- Bellot S, Cusimano N, Luo S, Sun G, Zarre S, Gröger A, Temsch E, Renner S (2016) Assembled plastid and mitochondrial genomes, as well as nuclear genes, place the parasite family Cynomoriaceae in the Saxifragales. *Genome Biology and Evolution*, 8, 2214–2230.
- Cardinal-McTeague WM, Sytsma KJ, Hall JC (2016) Biogeography and diversification of Brassicales: a 103 million year tale. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 99, 204–224.
- Carlswald BS, Judd WS, Soltis DE, Manchester S, Soltis PS (2011) Putative morphological synapomorphies of Saxifragales and their major subclades. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 5, 179–196.
- Chase MW, Fay MF, Savolainen V (2000) Higher-level classification in the angiosperms: new insights from the perspective of DNA sequence data. *Taxon*, 49, 685–704.
- Chase MW, Soltis DE, Olmstead RG, Morgan D, Les DH, Mishler BD, Duvall MR, Price R, Hills HG, Qiu Y-L, Kron KA, Retting JH, Conti E, Palmer JD, Manhart JR, Sytsma KJ, Michaels HJ, Kress WJ, Karol KG, Clark WD, Hedren M, Gaut BS, Jansen RK, Kim K-J, Wimpee CF, Smith JF, Furnier GR, Strauss SH, Xiang Q-Y, Plunkett GM, Soltis PS, Williams SE, Gadek PA, Quinn CJ, Eguiarte LE, Golenberg E, Learn GH, Graham S, Barrett SCH, Dayanandan S, Albert VA (1993) Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 528–580.
- Chen ZD, Yang T, Lin L, Lu LM, Li HL, Sun M, Liu B, Chen M, Niu YT, Ye JF, Cao ZY, Liu HM, Wang XM, Wang W, Zhang JB, Meng Z, Cao W, Li JH, Wu SD, Zhao HL, Liu ZJ, Du ZY, Wang QF, Guo J, Tan XX, Su JX, Zhang LJ, Yang LL, Liao YY, Li MH, Zhang GQ, Chung SW, Zhang J, Xiang KL, Li RQ, Soltis DE, Soltis PS, Zhou SL, Ran JH,

- Wang XQ, Jin XH, Chen YS, Gao TG, Li JH, Zhang SZ, Lu AM, China Phylogeny Consortium (2016) Tree of life for the genera of Chinese vascular plants. *Journal of Systematics and Evolution*, 54, 277–306.
- Christenhusz MJM, Vorontsova MS, Fay MF, Chase MW (2015) Results from an online survey of family delimitation in angiosperms and ferns: recommendations to the Angiosperm Phylogeny Group for thorny problems in plant classification. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 178, 501–528.
- Cronquist A (1981) *An Integrated System of Classification of the Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Dahlgren R (1983) General aspects of angiosperm evolution and macro-systematics. *Nordic Journal of Botany*, 3, 119–149.
- Davis CC, Webb CO, Wurdack KJ, Jaramillo CA, Donoghue MJ (2005) Explosive radiation of Malpighiales supports a Mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *The American Naturalist*, 165, E36–E65.
- Donoghue MJ, Doyle JA (1989) Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. In: *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, vol. 1 (eds Crane PR, Blackmore S), pp. 17–45. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Doyle JA, Hotton CL (1991) Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. In: *Pollen and Spores: Patterns of Diversification* (eds Blackmore S, Barnes SH), pp. 165–195. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Feng M, Fu DZ, Liang HX, Lu AM (1995) Floral morphogenesis of *Aquilegia* L. (Ranunculaceae). *Acta Botanica Sinica*, 37, 791–794. (in Chinese with English abstract) [冯旻, 傅德志, 梁汉兴, 路安民 (1995) 耬斗菜属花部形态发生. *植物学报*, 37, 791–794.]
- Friis EM, Crane PR, Pedersen KR (2011) *Early Flowers and Angiosperm Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Handel-Mazzetti H (1932) Rhoiptaceae, eine neue Familie der Monochlamydeen. *Feddes Repertorium*, 30, 75–80.
- Harrington MG, Edwards KJ, Johnson SA, Chase MW, Gadek PA (2005) Phylogenetic inference in Sapindaceae *sensu lato* using plastid *matK* and *rbcL* DNA sequences. *Systematic Botany*, 30, 366–382.
- Judd WS, Olmstead RG (2004) A survey of tricolpate (eudicot) phylogenetic relationships. *American Journal of Botany*, 91, 1627–1644.
- Judd WS, Sanders RW, Donoghue MJ (1994) Angiosperm family pairs: preliminary phylogenetic analyses. *Harvard Papers in Botany*, 5, 1–51.
- Lu AM (1989) Explanatory notes on R. Dahlgren's system of classification of the angiosperms. *Cathaya*, 1, 149–160.
- Lu AM, Zhang ZY (1990) The differentiation, evolution and systematic relationship of Juglandales. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 28, 96–102. (in Chinese with English abstract) [路安民, 张志耘 (1990) 胡桃目的分化、进化和系统关系. *植物分类学报*, 28, 96–102.]
- Melchior H (1964) *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien Band II*. Gebrüder Borntraeger, Berlin-Nikolassee.
- Moore MJ, Bell CD, Soltis PS, Soltis DE (2007) Using plastid genome-scale data to resolve enigmatic relationships among basal angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 19363–19368.
- Rudall PJ, Remizowa MV, Prenner G, Prychid CJ, Tuckett RE, Sokoloff DD (2009) Nonflowers near the base of extant angiosperms? Spatiotemporal arrangement of organs in reproductive units of Hydatellaceae and its bearing on the origin of the flower. *American Journal of Botany*, 96, 67–82.
- Saarela JM, Rai HS, Doyle JA, Endress PK, Mathews S, Marchant AD, Briggs BG, Graham SW (2007) Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm. *Nature*, 446, 312–315.
- Soltis DE, Moore MJ, Burleigh G, Soltis PS (2009) Molecular markers and concepts of plant evolutionary relationships: Progress, promise and future prospects. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 28, 1–15.
- Stevens PF (2001 onwards) *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 12, July 2012. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (accessed on 2017-01-07).
- Stuessy TF (2010) Paraphyly and the origin and classification of angiosperms. *Taxon*, 59, 689–693.
- Sun G, Ji Q, Dilcher DL, Zheng S, Nixon KC, Wang X (2002) Archaeofractaceae, a new basal angiosperm family. *Science*, 296, 899–904.
- Takhtajan A (2009) *Flowering Plants*, 2nd edn. Springer, Heidelberg.
- Thorne RF (1992) Classification and geography of the flowering plants. *Botanical Review*, 58, 225–348.
- Wang W, Lu AM, Ren Y, Chen ZD (2009) Phylogeny and classification of Ranunculales: evidence from four molecular loci and morphological data. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11, 81–110.
- Wu ZY, Lu AM, Tang YC, Chen ZD, Li DZ (2003) The families and genera of angiosperms in China: a comprehensive analysis. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 路安民, 汤彦承, 陈之端, 李德铎 (2003) 中国被子植物科属综论. 科学出版社, 北京.]
- Xiang XG, Wang W, Li RQ, Lin L, Liu Y, Zhou ZK, Li ZY, Chen ZD (2014) Large-scale phylogenetic analyses reveal fagalean diversification promoted by the interplay of diaspores and environments in the Paleogene. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16, 101–110.
- Zhang ZY, Lu AM, Wen J (1994) Embryology of *Ehoiptelea chiliantha* (Rhoiptaceae) and its systematic relationship. *Cathaya*, 6, 57–66.

(责任编辑: 高连明 责任编辑: 时意专)