

试论木兰植物门的一级分类—— 一个被子植物八纲系统的新方案*

^{2, 1}吴征镒 ¹汤彦承 ¹路安民 ¹陈之端

¹(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093)

²(中国科学院昆明植物研究所 昆明 650204)

ON PRIMARY SUBDIVISIONS OF THE MAGNOLIO- PHYTA —TOWARDS A NEW SCHEME FOR AN EIGHT-CLASS SYSTEM OF CLASSIFICATION OF THE ANGIOSPERMS

^{2, 1}WU Zheng-Yi ¹TANG Yan-Cheng ¹LU An-Ming ¹CHEN Zhi-Duan

¹(*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093*)

²(*Kunming Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204*)

Abstract The current subdivision of the angiosperms into two major groups, the dicotyledons and the monocotyledons, whether at the rank of class or subclass, is greatly challenged by more and more evidence from comparative morphology, chemotaxonomy, paleobotany, cladistics and molecular systematics. It becomes clear that this primary subdivision is conventional rather than natural. We stressed in this paper that the system of classification of the angiosperms should be as much as possible based on the genealogical relationships of major groups. It seems apparent that eight principal lineages appeared by the end of the Early Cretaceous when the one of the major radiation of the angiosperms occurred. By using the Linnean hierarchy, these lineages are named at the rank of class in order to reflect major evolutionary trends within the angiosperms. As evolutionary systematists, we accepted 'paraphyletic' groups as natural in this scheme. The eight classes are as follows: **Magnoliopsida** (including Degeneriaceae, Himantandraceae, Magnoliaceae, Winteraceae, Canellaceae, Illiciaceae, Schisandraceae, Austrobaileyaceae, Eupomatiaceae, Annonaceae, Myristicaceae, Hydropeltidaceae, Cabombaceae, Nupharaceae, Nymphaeaceae, Barclayaceae, Ceratophyllaceae), **Lauropsida** (including Amborellaceae, Trimeniaceae, Monimiaceae, Gomortegaceae, Hernandiaceae, Lauraceae, Calycanthaceae, Idiospermaceae, Chloranthaceae), **Piperopsida** (including Aristolochiaceae, Saururaceae, Piperaceae, Lactoridaceae), **Caryophyllopsida** (including Caryophyllaceae, Molluginaceae, Aizoaceae, Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Halophytaceae, Stegnospermataceae, Achatocarpaceae, Phytolacaceae, Nyctaginaceae, Cactaceae, Portulacaceae, Didiereaceae, Basellaceae, Hectorellaceae), **Liliopsida** (including the families of Liliopsida sensu Takhtajan (1997)), **Ranunculopsida** (including Ranunculaceae, Lardizabalaceae, Sargentodoxaceae, Menispermaceae, Circaeasteraceae, Nandinaceae, Berberidaceae (incl. Ranzaniaceae), Leonticaceae, Podophyllaceae, Hydrastidaceae, Glaucidiaceae, Paeoniaceae, Pteridophyllaceae, Papaveraceae, Hypecoaceae,

* 国家自然科学基金资助项目 39630030.

1998-06-22 收稿。

Fumariaceae, Nelumbonaceae), **Hamamelidopsida** (including Trochodendraceae, Tetracentraceae, Cercidiphyllaceae, Eupteleaceae, Myrothamnaceae, Hamamelidaceae, Platanaceae), and **Rosopsida** (including the families of Rafflesianae, Balanophoranae, Hamamelididae p. p., Dilleniidae, Rosidae, Cornidae, Lamiidae, Asteridae sensu Takhtajan (1997)). Principal families in each class are discussed here. Further study is needed to elucidate the phylogenetic relationships among and within the classes.

Key words Angiospermae; Magnoliophyta; Phylogeny; Taxonomy; Systematics

摘要 近年来,植物比较形态学、化学分类学、古植物学、分支系统学和分子系统学研究的结果,对传统上将被子植物分为单子叶和双子叶植物两大群的一级分类提出了挑战,怀疑这样的分类是否能反映被子植物内部的主要进化趋势。我们认为分类必须建立在谱系关系上,以表示其自然系统。在早白垩世结束之前,其中有一次被子植物大辐射,有 8 条主传代线似已明显出现。根据林奈阶层系统,我们以“纲”级来命名这些传代线以显示被子植物内部的主要进化趋向,虽然某些“纲”是并系类群。我们不可否认,我们是进化系统学家,并系类群可以作为一个自然类群来命名而被接受。这 8 个纲列述如下:木兰纲、樟纲、胡椒纲、石竹纲、百合纲、毛茛纲、金缕梅纲、蔷薇纲。在本文中,每个纲只举其所包含的主要的科,至于纲间的系统关系,以及纲内的分类系统,有待进一步研究。

关键词 被子植物门;木兰植物门;系统发育;分类学;系统学

在现行的五大被子植物系统 (Takhtajan, 1997; Thorne, 1992; Dahlgren G, 1989; Cronquist, 1988; Melchior, 1964) 中,莫不把被子植物门(纲)分为两大类群(单子叶植物纲(亚纲)和双子叶植物纲(亚纲)),这种分类似乎得到现在系统学家所共识,已成定论,但事实并非如此。本文就这种二歧分类的简史,以及近年来多方面研究成果所提供的事实对它的挑战,作一简要叙述,最后提出一个八纲系统的新方案。

1 单子叶植物和双子叶植物的关系

1.1 单子叶植物概念的提出,虽可上溯至 John Ray 的 *Methodus Plantarum Nova* (1682, 转引自 Stafleu & Cowan, 1983),但利用这一性状来进行被子植物的分类,可能要推 Bernard de Jussieu (1699~1776),他根据子叶的单、双,子房的位置,花瓣的有、无以及分离和合生等性状,对被子植物进行分类,但他并未正式发表系统。此后,其侄 Antoine Laurent de Jussieu 于 1789 年发表 *Genera Plantarum*,他将所有的植物分为无子叶植物 (acotyledoneae)、单子叶植物 (monocotyledoneae) 和双子叶植物 (dicotyledoneae)。若按照现行五大被子植物系统的概念,将被子植物分为两大类群(单子叶植物和双子叶植物)要数 Bentham & Hooker 系统 (*Genera Plantarum* 1862~1883) (转引自 Lawrence, 1951)。

1.2 单子叶植物和双子叶植物(尽管现行五大被子植物系统所赋予的等级不同,“纲”或“亚纲”,这完全取决于确认被子植物的等级,“门”或“纲”)两个类群之间虽可列出一系列区别性状,如:子叶的数目(1 或 2 枚),主根系统(发达与否),花粉(以单极槽或三沟为主),茎的维管束系统或中柱类型(如排列成筒形或散生,维管束形成层的有无,能否产生次生长等),叶(具叶柄、叶鞘与否,平行脉或网状脉),花的基数(3 或 4~5 数),和筛管分子质体的内含物(P II 型或 S 型)等,但这些区别点均非绝对。Tillich (1995, 1992) 认为其中只有子叶数目一个性状尚无例外;然而 *Nymphaeaceae* 和 *Corydalis*, *Dicentra*, *Conopodium*, *Cyclamen* 等属的某些种类具 1 个子叶 (Lidén, 1986; Eames, 1961),更有

甚者, Burger(1996)认为单子叶植物的子叶宜被认为双子叶植物的第一片营养叶, 因此这两类植物的子叶是不同源的。由于区别性状的交错, 使这两类植物之间形成一些连锁类群(linking group), 如: Nymphaeales vs. Hydrocharitales-Alismatales; Piperales vs. Arales; Aristochiales vs. Dioscoreales (Dahlgren & Clifford, 1982) 和 Annonaceae-Aristolochiaceae vs. Alismatales (Erbar & Leins, 1994)。甚至有些学者主张把某些单子叶植物转移至双子叶植物, 或者相反, 如: Emberger(1960)把 Piperales 和单子叶植物 Spadiciflorae 置于一一起(转引自 Dahlgren & Clifford, 1982); Haines & Lye(1975)认为 *Nuphar luteum*, *Nymphaea lotus* 和 *N. coerulea*(Nymphaeaceae)的子叶也可认作一个子叶的两个裂片, 它们的幼苗具有与禾本科和莎草科相似的胚芽鞘和中胚轴, 因此建议把 Nymphaeales 置于单子叶植物中(Tillich, 1990 持不同意见, 认为对 Nymphaeaceae 的幼苗器官判断有错误); El-Gazzar & Hamzo(1975)研究了单、双子叶植物的气孔、草酸钙结晶体形状、毛被、花粉的萌发孔和外壁等 16 个性状, 认为 Alismataceae, Butomaceae, Limnocharitaceae 宜和 Nymphaeaceae, Nelumbonaceae 一起, 置于双子叶植物中; Dahlgren G (1995) 建议 Nymphaeaceae 应置于单子叶植物中, 而 Alismataceae 应置于双子叶植物中。虽这些建议和主张尚不被大多数学者所接受, 有些问题(如 Nymphaeaceae 和 *Corydalis* 等属的某些种类是否只具 1 个子叶, 野燕麦 *Avena fatua* 是否有 2 个子叶(Shuma & Raju, 1991)以及两类植物的子叶是否同源等)还有争论, 但已显然使单、双子叶植物的明确界线黯然失色。本文作者之一, 也早在 1984 年在评述 Dahlgren 系统时就指出, Dahlgren 系统虽然把被子植物分为二个阶元, 即双子叶植物和单子叶植物, 但它们并没有分支意义(cladistic status), 只是为了实际应用的需要(Lu, 1989; 路安民, 1984)。在这里当然还不涉及到早期 Lindley (1853) 将 Dioscoreales (包括 Dioscoreaceae, Smilacaceae, Philesiaceae, Trilliaceae, Roxburghiaceae)和双子叶植物同置于其 Class Dictyogenes 中(转引自 Dahlgren & Clifford, 1982), 以及尚不被大多数学者所接受的 Lam (1950, 1948) 将被子植物分成 Phyllosporae 和 Stachyosporae 的方案, 因他的假设涉及面过广, 已非本文讨论所及。

1.3 单、双子叶两类植物的关系: 可以综合形态学、分子系统学以及分支分析的研究结果, 用 Herendeen & Crane(1995)和 Drinnan *et al.* (1994)的概括来结束这一节的讨论。(1) 单子叶植物为单系类群(由 Hamby & Zimmer, 1992 的 18S rDNA 分析结果及 Chase *et al.*, 1995, 1993; Duvall *et al.*, 1993 的 *rbcL* 分析结果所支持)。(2) 现行的双子叶植物是一个并系类群, 可分为两个类群, 一是真双子叶类植物(eudicots, 即非木兰类的双子叶植物), 另一是木兰类双子叶植物(magnoliid dicots)。前者具三沟及其衍生类型的花粉, 后者具远极单槽及其衍生类型的花粉(Crane, 1989; Donoghue & Doyle, 1989)。如此, 单子叶植物和真双子叶类植物均成为单系类群, 形象地嵌生于一个在其内含类群分别与单、双子叶有亲缘关系的原始木兰类双子叶植物之中。Drinnan *et al.* (1994)根据 Mabberley(1987)一书的统计, 单子叶植物和真双子叶植物分别占被子植物的 22% 和 75%, 而木兰类双子叶植物仅占被子植物的 3%。后者数量虽少, 但由于其内含类群均保留较多的原始性状, 有的成为孑遗类群, 因此各类群之间的系统间隙(phylogenetic gap)较大, 它们之间的亲缘关系较难明了, 是我们研究的重点对象。

2 近年来研究结果对传统二歧分类的挑战

Huber(1990, 1982)认为被子植物中最大的系统间隙不在于单子叶植物和双子叶植物之间,而在于第一主类群(First Principal Group)和第二主类群(Second Principal Group)之间。前者包括广义的木兰类群(木兰亚纲、毛茛亚纲、睡莲亚纲、石竹亚纲和单子叶植物),后者包括其余的双子叶植物。这样的分类概念为 Kubitzki & Gottlieb(1984a, b)的化学资料所支持,他们只是将前一类群称为木兰组(Magnolialean Block),后一类群称为蔷薇组(Rosifloreal Block)(转引自 Kubitzki *et al.*, 1993)。但 Dahlgren & Bremer(1985)选择了 49 个分类群,利用 61 个性状,作分支分析,意欲探讨被子植物的主要分支,得不出 Huber 所谓的“第一主类群”,由于它们没有明显的共有衍征,故不应承认为一支。

2.1 Doyle & Hickey 的古草本类(paleoherbs)概念的影响 Tucker & Douglas(1996)有一总结,在下面将要介绍,在这里不赘述。

2.2 古植物学研究结果的影响

2.2.1 Crane *et al.* (1995)总结花粉化石资料,以揭示被子植物早期分化。认为具远极单槽为主的单子叶植物和木兰类植物与具三沟花粉为主的真双子叶类植物,远在早白垩世时就已分道扬镳了。这种假设是基于 Walker & Doyle(1975)和 Walker & Walker(1984)认为最早被子植物花粉的基本类型为远极单槽的观点。但 Brenner(1996)研究了以色列古赤道地层以后,提出另一假说,认为最早的被子植物花粉类型是“小型、球状、无萌发孔、具不甚发达的半覆盖层和网状的外壁外层”。虽然这两种学说就最早的被子植物早期花粉类型及以后的分化途径持不同观点,但在早白垩世时,被子植物花粉已具多样性,并在这时候已经分化,将进一步演化成现代的单子叶植物和所谓木兰类双子叶植物以及真双子叶类植物的花粉,在这一观点上,他们是基本相同的。

2.2.2 Crane *et al.* (1995)也总结了早白垩世大化石研究的结果:有些花可能与 Lauraceae, Calycanthaceae 有联系,而有些果实可能与 Piperales, Chloranthaceae 和 Circaeasteraceae 有亲缘。而代表单子叶植物的叶化石,也在白垩世早期有出现(Herendeen & Crane, 1995; Daghighian, 1981),同样揭示被子植物早期分化的多样性。

2.3 分子系统学研究结果的影响

2.3.1 Chase *et al.* (1993)对 cp DNA *rbcL* 基因核苷酸序列分析的结果:其中一个方案,单子叶植物常和古草本类结合在一起,这里的古草本类只包括 Aristolochiales, Piperales 和 Nymphaeales。

2.3.2 Soltis *et al.* (1997)对 18S rDNA 序列分析的结果:有 4 个方案,其中 3 个方案的第一级分类有二分支,一支是以具远极单槽及其衍生类型的花粉和含挥发油(ethereal oil)为主的科,另一支是以具三沟及其衍生类型的花粉和含丹宁及生物碱为主的科。单子叶植物和 *Ceratophyllum* 为姐妹群。

2.3.3 Doyle *et al.* (1994)综合形态资料和 rDNA 资料所得的分支图:单子叶植物处于分支图中被子植物的基部分支,而介于 Nymphaeales 和 Piperales 之间。

2.3.4 Albert *et al.* (1994)综合形态资料和 cpDNA *rbcL* 资料所得的分支图:单子叶和 Piperales 为姐妹群。

综上所述,无论对 Huber 的两个主类群概念和对 Doyle & Hickey 的古草本类概念,支持者和反对者都大有人在。尽管古植物学资料和分子系统学的结果不够充分和完善,使人们信疑参半,但所有这些无异是对被子植物传统的一级分类,将它分为双子叶植物和单子叶植物两大类群的一个挑战。

3 对被子植物门一级分类的一些工作原则

3.1 进化分类虽要注意其实用性,但更重要的是要反映类群间的谱系关系。

3.2 被子植物门下的一级分类要反映被子植物“早期”分化的主传代线(principal lineage),每一个主传代线可确认为一个纲。

3.3 在这里的“早期”是指早白垩世,其理由为:(a)被子植物的起源时间虽可推测到三叠纪(Doyle & Donoghue 1993, Crane 1993, 转引自 Endress & Friis, 1994),但在白垩纪以前的地层中,具有明确为被子植物性状的化石至今尚未找到(Friis & Endress, 1996; Crane *et al.*, 1995)。(b)又根据化石资料,被子植物的大辐射有一次发生在早白垩世(Crane & Lidgard, 1989; Doyle & Hickey, 1976, 转引自 Endress & Friis, 1994)。Taylor & Hickey (1996)也认为“被子植物诸大类群,包括草本木兰亚纲、木兰目、樟目、林仙木类(winteroids)、百合纲、真双子叶类,在早白垩世结束之前,都已出现”。

3.4 各主传代线分化以后,在缺乏化石资料的情况下,只能依靠研究现存类群的各方面资料,并以多系、多期、多域的观点(Wu *et al.*, 1998)来推断它们的古老性以及它们之间的系统关系。

3.5 虽然我们接受了分支系统学派(Cladistics)的一些观点和分支分析的一些结果,这些观点和结果显然会和林奈阶层体系的命名方法有冲突和矛盾,现各方面正在争论和提出解决矛盾的各种方案(Porter(ed.), 1997)。由于这些方案尚不够成熟,故在这里,我们仍采用林奈阶层体系的命名方法。

4 讨论和结论

4.1 综合近年古植物学、比较形态学、次生化合物以及分子系统学研究的结果,我们在下面提出一个木兰植物门 8 纲系统的新方案,供大家讨论。但必须指出,这些纲仅显示被子植物早期分化的主传代线,表示进化的趋向而已。其后,这些主传代线必然要受到内在的和外在的影响,它们的进化既包括分支进化(cladogenesis)和前进进化(anagenesis),也还要包括其分支间的“杂交”和灭绝,是一极其复杂的网状系统。在这里,我们只列举各纲的一些代表类群,至于各纲间的系统关系及纲下的分类系统,当有待进一步研究。

木兰植物门 Phylum Magnoliophyta Cronq., Takht. et Zimmerm. (1966)

第 1 纲 **木兰纲 Class 1. Magnoliopsida** Brongn., Enum. Pl. Mus. Paris X X VI, 95. 1843.

本纲大致包括下列各科: Degeneriaceae, Himantandraceae, Magnoliaceae, Winteraceae, Canellaceae, Illiciaceae, Schisandraceae, Austrobaileyaceae, Eupomatiaceae, Annonaceae, Myristicaceae, Hydropeltidaceae, Cabombaceae, Nupharaceae, Nymphaeaceae, Barclayaceae, Ceratophyllaceae.

根据 Chase *et al.* (1993) 对 499 种种子植物的 cpDNA *rbcL* 基因核苷酸序列分析, 所得结果, 其方案 I 中, 具单槽花粉的木兰类植物(magnoliids)可以分出三个单系类群, (1) 木兰目(Magnoliales), (2) 樟目(Laurales)和 (3) 古草本类(paleoherbs)。同时 Qiu *et al.* (1993) 缩小研究对象的范围, 对 64 种代表 34 科的木兰亚纲(Magnoliidae)植物也进行 *rbcL* 基因核苷酸序列分析, 其结果认为木兰亚纲可分为 5 个类群, 大致相当于 Magnoliales, Laurales, Aristolochiaceae/Piperaceae, Nymphaeales 和 Ranunculales/Papaverales。这两个分子系统都说明 Magnoliales 是一个单系类群。Qiu *et al.* 的结果还将具三沟类型花粉的 Illiciales 网结于具单槽花粉的木兰类群内, 这符合 Illiciales 的三萌发孔类型和真双子叶类植物(eudicots)的三萌发孔类型来源不同的观点。Qiu *et al.* 还简化 Chase *et al.* (1993) 的一个分支图, 显示 Magnoliales 和 Nymphaeales 是一对姐妹群。因此我们把 Illiciales 和 Nymphaeales 均归入于本纲。另外, 在 Soltis *et al.* (1997) 利用 18S rDNA 序列所进行的分析中, *Schisandra*, *Austrobaileya* 和 *Illicium* 结合在一起, 作为被子植物最基部的分支。但由于他们对木兰亚纲的取样过于稀疏, 对确定本纲的范围帮助不大, 但也从另一个侧面说明本纲在被子植物早期分化时, 在较早的时期和其它类群分化出来。这里要说明的是, 上述三个分子系统学研究对双子叶植物是按照 Cronquist (1981) 系统、单子叶植物按照 Dahlgren *et al.* (1985) 系统来取样的, 不言而喻, 上述类群的含义是 Cronquist (1981) 系统所划定的范围。又根据 Takhtajan (1997) 的观点, 认为睡莲亚纲(Nymphaeidae)起源于原始无导管的本木或半草本的木兰类植物, 由于适应水生或湿生的生境而导致营养器官的特化, 这也是我们把 Nymphaeales 归入本纲的理由之一。

本纲在早白垩世及稍晚出现的化石有: 若对 Friis *et al.* (1994) 报道在葡萄牙 Estremadura 区的 Torres Vedras (Valanginian 或 Hauterivian 期) 发现的多雄蕊的花器官(multistaminate structure, 未命名)只能认为它隶于木兰类植物(magnoliid angiosperms)的话, 那么在北美东部 Puddledock 的 Potomac 群(Early-middle Albian 期)发现的锥状木兰目雌蕊(magnolialean gynoecium, 未命名)以及稍晚(Cenomanian 早期)(美国 Kansas 州)的 *Archaeanthus linnenbergeri* Dilcher & Crane (1984) (具约 100~130 枚的花托)明确无疑与现存的木兰目有亲缘(Crane & Herendeen, 1996; Crane *et al.*, 1994)。在我国吉林延边大拉子组(Aptian-Albian 期)所发现的喙柱始木兰(*Archimagnolia rostrato-stylosa*)的雌蕊花托(陶君容和张川波, 1992)系印痕化石, 惜特征欠完整, 尚缺乏解剖研究(孙革和 Dilcher, 1997), 故是否与现存木兰目有亲缘, 有待进一步研究(Friis & Endress, 1996)。

第 2 纲 樟纲 Class 2. **Lauroopsida**, classis et stat. nov. (based on Lauraceae A. L. Jussieu, Gen. Pl. 80. Jul~Aug 1789 ('Lauri'). Typus: *Laurus* L.)

本纲大致包括下列各科: Amborellaceae, Trimeniaceae, Monimiaceae, Gomortegaceae, Hernandiaceae, Lauraceae, Calycanthaceae, Idiospermaceae, Chloranthaceae.

Donoghue & Doyle (1989) 对 28 个分类群, 利用 54 个性状, 进行分支分析, 意欲了解被子植物基出类群之间的系统关系。其结果, 得出一个最简约的一致树(consensus tree), 它的第一基出支(basal clade)是以覆盖层下具颗粒的单槽花粉为特征, 该支包括 Cronquist (1981) 系统木兰目(Magnoliales)中的 7 个科。与之相对的另一支, 以其花粉的覆盖层下

具小柱为特征,作者称之为“小柱支”(columellate clade)。该支又分为 3 支,其第一分支相当于广义的樟目(Laurales),包括 Monimiaceae, Gomortegaceae, Hernandiaceae, Lauraceae, Amborellaceae, Trimeniaceae, Calycanthaceae, Austrobaileyaceae 和 Chloranthaceae,它们是以叶对生,具单叶隙和花粉萌发孔有纹饰等性状而聚类在一起的。这个广义的樟目概念,恰和传统分类 Takhtajan(1997)系统中的樟超目(Lauranae)几乎完全一致。Takhtajan 仅仅把 Austrobaileyaceae 置于木兰超目之中,但也承认樟目可能和 Austrobaileyaceae 同出一祖。

我们考虑到本类群在 Donoghue & Doyle(1987)利用形态性状的分支分析中是一个独立的分支,而这个结论也为 Qiu *et al.*(1993)的分子分析所支持,并且在早白垩世已出现它们的化石,故我们认为宜独立成纲。现将其早白垩世的化石记录简述如下:若由 Crane *et al.*(1994)报道,在美国 Virginia 州, Puddledock Potomac 群(Early-middle Albian 期)发现的樟目的花和雄蕊(Lauralean flower and stamen, 未命名)只能确定与樟目近缘的话,那么由 Drinnan *et al.*(1990)报道,同在美国 Virginia 州, Mauldin 山 Potomac 群(时期稍晚, Earliest Cenomanian)发现的 *Mauldinia mirabilis*, 可以确定隶于樟科(以上均转引自 Crane & Herendeen, 1996)。Chloranthaceae 的化石花粉 *Clavatipollenites hughesii* 和现存属 *Ascarina* 十分相似,首先发现于英格兰南部,现知它广泛分布于 Barremian 至 Albian 期的北美、中美、南美、西非、欧洲和澳大利亚。此外在北美 Albian 期发现的另两种化石花粉 *Stephanocolpites fredericksburgensis* 和 *Asteropollis asteroides*, 分别和现存属 *Chloranthus* 和 *Hedyosmum* 相似(Crane *et al.*, 1989; Friis *et al.*, 1986)。在美国 Maryland 州 West Brothers Potomac 群(Late Albian 期)发现的金粟兰类雄蕊群(Chloranthoid androecium), 有三个雄蕊,在基部合生,中间者较长,每个雄蕊具 2 药室,瓣裂,虽然没有给予命名,但很可能隶于金粟兰科(Crane *et al.* 1989)。在美国 Virginia 州 Puddledock Potomac 群(Early-middle Albian 期)发现的 *Virginianthus Calycanthoides* 花化石,与 Calycanthaceae 的花十分相似。

第 3 纲 胡椒纲 Class 3. Piperopsida Bartl., Ord. Nat. Pl. 83. 1830.

本纲大致包括下列各科: Aristolochiaceae, Saururaceae, Piperaceae, Lactoridaceae.

在目前众多的分支分析和分子系统学的论文中,常遇到“古草本类”(paleoherbs)这一术语。据 Taylor & Hickey(1992)的介绍,这一名称于 1978 年首先由 Doyle & Hickey 提出,它所包括的范围是指具远极单槽的草本被子植物及其近缘的姐妹群,但后来在各家研究中所指的范围不尽相同。Tucker & Douglas(1996)有一篇简要的回顾,认为大多数作者把它的范围界定于 Aristolochiales, Nymphaeales, Piperales, Lactoridaceae 和单子叶植物。他们又总结了 Donoghue & Doyle(1989), Qiu *et al.*(1993), Hamby & Zimmer(1992), Loconte & Stevenson(1991)和 Dahlgren & Bremer(1981)诸家对有关木兰亚纲的分支分析和分子系统学研究,并综合他们的结果得出一个一致树,并得出下列几个共同点:(1) Piperales 在上述所有研究结果中都显示是一个单系类群;(2) 部分结果支持 Aristolochiaceae 和 Lactoridaceae 是 Piperaceae 的姐妹群;(3) Nymphaeales 和单子叶植物在“古草本类”中的分类地位是不稳定的;(4) 虽然 Chloranthaceae 的花在表面上和 Piperaceae 的花相似,但经 Tucker(1980), Tucker *et al.*(1993)和 Endress(1987a, 1987b)研究

它的花、雄蕊、花序、胚珠和叶,认为 *Peperomia* 和 *Chloranthaceae* 的花的相似是由不同类型退化所致,因此不宜置在一起,同时 Endress (1987b) 断言 *Chloranthaceae* 和 *Laurales* 的 *Trimeniaceae* 最为近缘。我们同意 Reveal (1994) 的意见。本纲只包括上述列举的 4 个科。其中 *Lactoridaceae* 置于此,完全基于它的花的结构,若考虑其胚珠倒生,又具 果等性状,那么这些完全是木兰目的典型特征,因此它的系统位置还值得进一步研究。我们将 *Nymphaeales* 置于木兰纲的理由已见前述。

本纲的早白垩世的化石并没有像上述三纲那样明确,据 Brenner (1996) 研究,以色列近海岸古赤道的 Late Valanginian 至 Early Hauterivian 期的化石花粉中,发现一种小型、球状、无萌发孔的花粉,似与现存的 *Piperales* 成员的花粉相似。在我国黑龙江鸡西 Hauterivian 晚期或 Hauterivian 晚期至 Barremian 早期发现的黑龙江星学花序 *Xingxueina heilongjiangensis*, 其花粉与上述花粉相近,并与现存的金粟兰科 *Sarcandra* 和胡椒科 *Piperomia* 的花粉有些接近(孙革, Dilcher, 1997)。又 Crane *et al.* (1994) 在美国 Virginia 州 Puddledock Potomac 群(Early-middle Albian 期)发现 1 室 1 种子的化石果实(unilocular one-seeded fruit, 未命名),推测可能近缘于现存的 *Laurales* 和 *Piperales* (Crane & Herendeen, 1996)。

第 4 纲 石竹纲 Class 4. *Caryophyllopsida* Bartl., Ord. Nat. Pl. 222. 1830 ('*Caryophyllinae*').

本纲大致包括下列各科: *Caryophyllaceae*, *Molluginaceae*, *Aizoaceae*, *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Halophytaceae*, *Stegnospermataceae*, *Achatocarpaceae*, *Phytolacaceae*, *Nyctaginaceae*, *Cactaceae*, *Portulacaceae*, *Didiereaceae*, *Basellaceae*, *Hectorellaceae*。

在上述现行的五大被子植物系统中,均有以石竹科为核心的这样一个类群,传统上称为中央种子目(*Centrospermae*),当然在各系统中所界定的范围不尽相同,经 Bittrich (1993) 从 8 个方面(胚胎、小分子化学、大分子化学、超微结构、花部、果实和种子、花粉、营养体等性状)总结以往研究成果并进行综合评估,划定本类群只包括上列各科。他还承认某些科可能是并系或多系类群,因此本类群之下的分类系统远非成熟。自 Bittrich 综合研究之后,又有 Chase *et al.* (1993) 对 499 种种子植物的 cpDNA *rbcL* 基因核苷酸序列分析和 Soltis *et al.* (1997) 对 223 种被子植物的 18S rDNA 序列分析,这两个分子系统学结果,虽然把这一类群网结于真双子叶类群中,但莫不表明狭义的石竹亚纲(广义的石竹亚纲除去 *Polygonales* 和 *Plumbaginales*, 即指上列各科所组成的类群)自成一支,当然 Chase *et al.* (1993) 的结果把 *Nepenthes* 也包括在内,似出意外。由此我们可得出结论,以 *Caryophyllaceae* 为核心的石竹类是一个单系类群。饶有兴趣的是, Bittrich 还列举了不少性状,说明本类群与毛茛类群及单子叶植物有着亲缘关系;本文第一作者在综合研究石竹纲,特别是其分布和起源之后,提出本类群仍然是“古草本类”之一的观点(吴征镒, 未发表)。虽本纲至今未发现早白垩世的化石,但 Muller (1981) 全面研究化石花粉之后,肯定了由 Srivastava (1969) 报道、发现于加拿大晚白垩世 Maestrichian 期的 *Polyporinia cribraria* 花粉,隶于 *Amaranthaceae*-*Chenopodiaceae* 类群,算是最早的化石记录。综观上述事实,我们确认本类群是一独立的纲,推测可能是在真双子叶类分化之前已分化出来的一个独立的分支。这个观点似和下面要谈的 Spichiger & Savolainen (1997) 的观点相似。

第 5 纲 百合纲 Class 5. Liliopsida Batsch, Regni Veg. 108. 1802.

本纲包括 Takhtajan(1997)系统中 Liliopsida 纲中的各科,传统上一般称为单子叶植物。

在本文的开始,我们叙述了传统分类中将被子植物分为双子叶植物和单子叶植物两大类,不能全面地反映被子植物内部进化趋势的种种矛盾。现在我们处理了原始的木兰类之后,虽还有许多问题有待进一步研究解决,但单子叶植物和双子叶植物的关系似较从前有了较多的了解。在将传统的双子叶植物大致分成两大类的情况下,单子叶植物与具单萌发孔花粉的木兰类植物的亲缘关系远比与具三萌发孔花粉的真双子叶植物来得近,尤其与草本的木兰类植物更为密切,甚至少数分支分析和分子系统学所得结果,将单子叶植物和这些类群合在一起,称之为古草本类,我们在胡椒纲一节中已有所介绍,在这里不再赘述。尽管单子叶植物在表型上和传统的双子叶植物有难以分割之处,但不少利用形态和化学性状作分支分析(Loconte & Stevenson, 1991; Dahlgren & Bremer, 1985)和分子系统学(Soltis *et al.*, 1997; Davis, 1995; Duvall *et al.*, 1995; Chase *et al.*, 1993)所得结果,都确认单子叶植物是一个单系类群。

单子叶植物既然是一个单系类群,并且在早白垩世已出现了本纲的化石,理所当然的宜独立成为一纲。它们的叶化石,如 *Acaciaephyllum*, *Plantaginopsis*, *Alismaphyllum* 均发现于美国东北部 Potomac 群, Aptian 至 Albion 期(Herenden & Crane 1995; Daghlion, 1981)。花粉化石,如 *Liliacitites* sp. 1, *Liliacitites* sp. 2, 也发现于美国东北部 Potomac 群, Late Albion 期(Walker & Walker, 1984),虽然这些化石不能确定与现存的哪一类群近缘,但隶于单子叶植物似无疑问。

第 6 纲 毛茛纲 Class. 6. Ranunculopsida Brongn., Enum. Pl. Mus. Paris X X VI, 96. 1843.

本纲大致包括下列各科: Ranunculaceae, Lardizabalaceae, Sargentodoxaceae, Menispermaceae, Circaeasteraceae, Nandinaceae, Berberidaceae (incl. Ranzaniaceae), Leonticaceae, Podophyllaceae, Hydrastidaceae, Glaucidiaceae, Paeoniaceae, Pteridophyllaceae, Papaveraceae, Hypecoaceae, Fumariaceae, Nelumbonaceae.

在传统分类系统中,花粉具单槽萌发孔为主的原始的木兰类植物中,包含了另一类植物,其花粉具三萌发孔及其衍生类型,这类植物在 Takhtajan(1997)系统中相当于毛茛亚纲(Ranunculidae)和莲亚纲(Nelumbonidae),而在 Cronquist(1981)系统中分别包括于毛茛目(Ranunculales)和罂粟目(Papaverales)中。现在分子系统中往往以花粉性状分为两大支,花粉具三萌发孔及其衍生类型的一支被称为真双子叶类 eudicots (Chase *et al.*, 1993)。根据 Chase *et al.* (1993)对 499 种种子植物的 cpDNA *rbcL* 基因核苷酸序列分析,所得结果,其中有一方案,毛茛类植物(ranunculids)处于真双子叶类的最基部,并为其它真双子叶类植物的姐妹群,当然其中掺杂了一个领春木科(Eupteleaceae)。这个结论几乎也为 Soltis *et al.* (1997)对 223 种被子植物利用 18S rDNA 序列及 Hoot & Crane(1995)根据叶绿体 DNA *atpB* 基因核苷酸序列分析所支持。Loconte(1996)对 69 个分类群利用 84 个形态性状作分支分析结果和上述结论基本相似,不同之处是领春木科并不和毛茛类群紧密联系,因此我们在这里把领春木科排除在本纲之外,其系统位置有待进一步研究。

总之毛茛类植物在真双子叶类植物中成为独立的一支似乎已得到共识,当然也不可否认它是一个并系类群。我们考虑到它的化石在早白垩世也已出现,并接受并系类群可作为一个自然类群的观点,故基本上同意 Reveal (1994) 的意见,认为毛茛类植物宜独立成纲。在上列各科中,Loconte (1996) 认为 Paeoniaceae 不宜隶于毛茛类,而应置于第伦桃亚纲 (Dilleniidae) 中,特志于此,有待进一步研究。Takhtajan (1997) 根据 Barthlott *et al.* (1996) 对 *Nelumbo* 的微形态和角质层蜡质的化学研究,认为它不接近木兰目和睡莲目,而更接近毛茛亚纲,此结论也在某种程度上得到 *rbcL* 基因和 18S rDNA 序列分析结果的支持,故把它置于本纲内。

本纲在早白垩世的化石有 *Hyrantha karatscheensis*, 发现于哈萨克斯坦, Middle Albian 期,系部分圆锥花序和果期的花标本,被认为与 Ranunculaceae 和 Paeoniaceae 近缘 (Krassilov *et al.*, 1983)。另有在早白垩世晚期,在哈萨克斯坦西部发现的果实标本 *Caspiocarpus*, Krassilov (1984) 认为虽不能隶于现存的哪一科,但与毛茛亚纲十分近缘。

第 7 纲 金缕梅纲 Class 7. Hamamelidopsida, classis et stat. nov. (based on Hamamelidaceae R. Brown in Abel, Narr. Journey China 374. 1818 ('Hamamelideae')). Typus: *Hamamelis* L.)

本纲大致包括下列各科: Trochodendraceae, Tetracentraceae, Cercidiphyllaceae, Eupteleaceae, Myrothamnaceae, Hamamelidaceae, Platanaceae。

金缕梅类植物传统上被称作“柔荑花序类”,自被抛弃作为最原始被子植物类群之后,出现两种观点,大体上讲以 Takhtajan (1987) 和 Cronquist (1988, 1981) 为代表,认为它是来自一个祖先的单系类群,而以 Thorne (1983) 和 Dahlgren (1983) 为代表,认为它是出自多元的复系类群 (路安民等, 1991; Ehrendorfer, 1989)。但 Ehrendorfer (1989, 1977) 似乎提出一个折衷主张,认为它是一个古老和部分孑遗类群,处于木兰亚纲 (Magnoliidae) 和蔷薇亚纲 (Rosidae) / 第伦桃亚纲 (Dilleniidae) 复合群之间,它既起源于木兰亚纲,而其祖先又可演化至蔷薇亚纲 / 第伦桃亚纲复合群。后来又有所谓“低等金缕梅亚纲”和“高等金缕梅亚纲”之分。前者的花大都两性,花被片不分化,雄蕊 2~多轮,花粉具花粉鞘 (pollenkitt), 心皮离生或合生而具多个胚珠; 后者的花通常单性而雄花相对地增多,花粉不具花粉鞘,心皮合生而具 1~少数胚珠,风媒。近年 Hufford (1992) 对代表金缕梅亚纲、第伦桃亚纲、蔷薇亚纲和菊亚纲的 85 个分类群,应用形态和化学资料作分支分析,结果显示“低等金缕梅亚纲” (包括 *Trochodendron*, *Tetracentron*, *Euptelea*, *Buxaceae*, *Myrothamnus*, *Cercidiphyllum*, *Platanus*, Hamamelidaceae) 是一个并系类群,位于蔷薇亚纲基部,而“高等金缕梅亚纲” (包括 Juglandaceae, Myricaceae, Casuarinaceae, Rhoipteleaceae, Betulaceae, Fagaceae) 网结于蔷薇亚纲中。我们不是严格的分支系统学派,认为并系类群可作为一个自然类群而被接受,因此承认“低等金缕梅亚纲”是被子植物一个独立的古老的纲。Loconte & Stevenson (1991) 对木兰亚纲、金缕梅亚纲、泽泻亚纲的 49 个分类群,利用 104 个形态和化学性状作分支分析,所得结果,“低等金缕梅亚纲”和毛茛目为姐妹群,同出一支,称为三沟支 (Tricolpates)。若以毛茛目为核心可成立毛茛纲,那么“低等金缕梅亚纲”独立成纲也不无理由。Buxaceae 的位置一直存在着争论, Takhtajan (1997) 认为它和金缕梅目及其邻近各目有很大不同,故在这里不把它包括于本纲内。另

外,我们在这里把“低等金缕梅亚纲”和“高等金缕梅亚纲”割裂开来可能会受到责难,但这种割裂观点似乎受到古花粉学研究的支持, Walker & Walker (1984) 认为“低等金缕梅亚纲”的花粉起源于非洲—南美(即西冈瓦纳大陆)的 Early Aptian 期,稍后(Early Albian 期)才在欧洲—北美(西劳亚大陆)出现,而“高等金缕梅亚纲”的花粉要等到 Middle Cenomanian 期才开始分化出来。后者在早第三纪植物群中很发达和常见,可能是占优势的木本类群。

从总体上看,若要视作为一个单系类群,它是这 8 纲中,得到最少支持的一纲。除毛茛纲外(可能更接近蔷薇纲),本纲是另一个既联系木兰类(包括古草本类)又和蔷薇纲有联系的类群。我们预料随着研究不断深入,本纲的系统地位和内含类群将会有较大变动。例如,最近 Kenrick & Crane (1997) 对整个植物界(Kingdom Chlorobiota)作了分支分析,将被子植物作为一个超纲,现将其这部分的大纲摘录如下:

Superclass Magnolidra

Class “Magnoliopsida” (Magnoliophyceae)

Class Liliopsida (Liliophyceae)

Class Hamamelidopsida (Hamamelidophyceae)

Subclass Ranunculidae

Subclass Hamamelididae (infraclasses sedis mutabilis)

Infraclass Caryophyllidna

Infraclass “Rosidna”

Infraclass “Dilleniidna”

Infraclass Lamiidna

Infraclass Asteridna

由于他们的重点是讨论较高级的系统,对被子植物类群的系统没有阐述,且他们的命名体系和我们采用的林奈阶层体系不同,在本文第三节中有所交待,故难于和我们的系统作比较。但有一点可从其大纲中看出,此处的金缕梅类(Hamamelidopsida)(应为纲的等级,猜测可能相当于真双子叶类)是作为整个被子植物三大类群之一,其下又分出两大支(此处作为两个亚纲),毛茛亚纲相当于本文的毛茛纲,而金缕梅亚纲,如果将其中的石竹类去掉,范围上相当于本文的蔷薇纲。

本纲早白垩世的化石记录有:虽然北半球在 Mid-late Albian 和 Cenomanian 期,各个化石区系中存在着众多的悬铃木类的叶化石(Friis & Crane, 1989),但明确地隶于现存悬铃木科(Platanaceae)生殖器官的化石,如 *Platanocarpus marylandensis*, *P. brookensis*, *P. elkneckensis* (雌性器官)和 *Platananthus potomacensis*, *Hamatia elkneckensis* (雄性器官),均发现于北美早白垩世(Middle-late Albian 期),美国 Maryland 州, Potomac 群(Pedersen *et al.*, 1994; Crane *et al.*, 1993; Friis & Crane, 1989)。

第 8 纲 蔷薇纲 Class 8. Rosopsida Batsch, Regni Veg. 1. 1802.

本纲大致包括 Takhtajan (1997) 系统中 Rafflesianae, Balanophoranae 两个超目及 Hamamelidae p. p. (除本文中金缕梅纲的科), Dilleniidae, Rosidae, Cornidae, Lamiidae, Asteridae 诸亚纲的科。

Chase *et al.* (1993) 对 499 种种子植物的 cpDNA *rbcL* 序列分析和 Soltis *et al.* (1997) 对 223 种被子植物的 18S rDNA 序列分析所得结果, 在大体上有不少相似之处。他们的分支图, 除去一些基出分支, 如木本木兰类、单子叶类、古草本类、毛茛类和低等金缕梅类之外, 其它的分支合为一大支。该大支包括所有其花粉具三萌发孔及衍生类型的植物, 称为真双子叶类植物(eudicots), 我们把它的大部分的科放在一个纲, 称蔷薇纲 Rosopsida。

本纲在早白垩世的化石, 据 Friis (1990, 转引自 Taylor & Taylor, 1993) 在瑞典 Scania 发现的花化石 *Silvianthemum sueccium*, 认为与现存广义虎耳草科的 *Quintinia* (产菲律宾、新几内亚至澳大利亚、新西兰等地) 有近缘。Walker & Walker (1984) 研究化石花粉的结果, 认为隶 Rosidae 和 Dilleniidae 亚纲的三孔沟和拟三孔沟的花粉在 Middle-late Albian 期也已分化出来。

4.2 近年来, 也有一些学者抛弃传统的一级分类, 确认被子植物可分为若干一级类群者, 现列举其中一些如下, 并与我们的方案略作比较。

(1) Bremer & Wanntorp (1978)

众所周知, K. Bremer 是一位较早地接受分支分析方法的植物分类学家。他和 H-E. Wanntorp 采用严格的分支系统学的方法, 将 Takhtajan (1969) 系统所附的系统树, 改绘并简化成一个分支图。他们认为双子叶植物是一个并系类群, 必须抛弃, 并按照上述分支图, 被子植物很明显地宜分为 6 个大类群。他们又认为现在所以能确认单子叶植物有这样的地位, 完全是由于重视表型性状超过分支信息的缘故, 若一旦采取分支分析的方法, 那么被子植物的主要分支的分叉, 远非在单子叶和双子叶植物之间。虽然 K. Bremer 以后和 R. M. T. Dahlgren (Dahlgren & Bremer, 1985) 合作又写了一篇讨论有关被子植物的主要分支的论文, 惜未提出一个被子植物一级分类的方案, 但上述思想至今仍有许多合理之处。不可否认当年 (1978) 分支分析的方法刚被植物分类学家接受不久, 而分子系统学尚在萌芽之中。若在这两方面有像今日取得如此众多的成果, 猜测他们也有可能提出和我们类似的方案。

(2) Young 的被子植物系统

这个系统至今未由 D. A. Young 本人发表和阐述过, 只通过 Bell & Reveal (1982) 和 Brummit (1992) 简要发表一个以科为基本单位的系统目录。Young 给予被子植物以纲的等级 Magnoliopsida, 其下分为 4 个亚纲, 即 Magnoliidae, Lilidae, Dilleniidae 和 Rosidae。他的 Magnoliidae 相当于我们的四个纲, Magnoliopsida, Lauropsida, Piperopsida 和 Ranunculopsida。他的 Lilidae 相当于我们的 Liliopsida 纲, 他的 Dilleniidae 加 Rosidae 相当于我们的 3 个纲 Caryophylliopsida, Hamameliopsida 和 Rosopsida, 只是把我们的 Caryophylliopsida 包括在他的 Dilleniidae 中, 而 Hamameliopsida 包括在他的 Rosiidae 之中, 从总体上看, 他与我们最大的不同是着重于把所谓真双子叶类分割成两群 (Dilleniidae 亚纲和 Rosidae 亚纲), 而我们的重点是处理所谓原始的木兰类群, 把它分成 4 个纲 (Magnoliopsida, Lauropsida, Piperopsida 和 Ranunculopsida)。

(3) Donoghue & Doyle (1989) 和 Doyle & Donoghue (1993) 确认被子植物早期分化有 5 个主类群 (major grouping), 即: Magnoliales, Laurales, paleoherbs, winteroids, eudicots。

对他们的分支分析,我们在前面樟纲一节中已作了简要介绍,不再赘述。Magnoliales 群包括 Magnoliaceae, Annonaceae, Myristicaceae, Degeneriaceae, Himantandraceae, Eupomataceae。Laurales 群包括 Lauraceae, Monimiaceae, Gomortegaceae, Hernandiaceae, Amborellaceae, Trimeniaceae, Chloranthaceae, Austrobaileyaceae, Calycanthaceae (含 *Idiospermum*)。winteroids 群包括 Schisandraceae, Illiciaceae, Winteraceae, Canellaceae。paleoherbs 包括 Lactoridaceae, Aristolochiaceae, Piperaceae, Saururaceae, Nymphaeaceae, Cabombaceae 和以 Liliaceae 为代表的单子叶植物。eudicots 包括 Hamamelidales, Trochodendrales, Ranunculidae, Nelumbonaceae。不可否认,我们着眼于被子植物早期分化的类群作为分纲的依据,这种思想是与他们相通的。可能由于他们选择所作分析的类群过少,因此归成的主类群以及它们所包含的内类群似不够全面,但发现花粉性状作为优先的特征来进行归类,赞成“古草本类”概念和明确 Chloranthaceae 并不与 Piperaceae 近缘,而宜归隶于 Laurales 群,都值得称道。他们的 Magnoliales 群加 winteroids 群大致相当于我们的 Magnoliopsida,他们的 Laurales 群大致相当于我们的 Lauropsida。我们把他们的“古草本类”群大致分为 Piperopsida 和 Liliopsida。我们把他们的 eudicots 群分成 Hamameliopsida, Caryophyllopsida, Ranunculopsida 和 Rosopsida。

(4) Reveal(1994)的 5 纲系统

Reveal 认为在被子植物门中可以确认 5 个纲,如此方能使人们了解其主要的演化趋势。这 5 个纲,即: Magnoliopsida, Piperopsida, Liliopsida, Ranunculopsida 和 Rosopsida,并认为有些纲是并系类群。他没有详细论证他的系统,但我们认为一级分类是表示被子植物早期演化趋势的思想似与他有共同之处,因此他的方案与我们的也最为相似。所不同的是,我们认为以 Lauraceae 为核心,可以从他的 Magnoliopsida 中分出独立成纲 Lauropsida;同时以低等金缕梅类和 Caryophyllaceae 为核心,可以分别独立成纲, Hamameliopsida 和 Caryophyllopsida,从他的 Rosopsida 中分出,成纲的理由已于上述。

(5) Spichiger & Savolainen(1997)的 6 亚纲系统

他们认为由于近年分子系统学对传统分类学的冲击,对原有的单、双子叶的二岐分类,早被人们提出异议。他们除吸收分子系统学研究成果之外,根据花被片的分化和排列,花的起源(认为从被称为“真花 *euanthia*”)的具大型结构的大花,曾不止一次地演化至花序中的小花(称之为“假花 *pseudoanthia*”)以及形态和次生化合物等性状,将被子植物分为 4 群(主要以花被片的性状来归类,但不给予名称)、6 亚纲。整体看来,他们着重于 6 亚纲及每一亚纲所包含的传代线(lineage)的分类,现简述如下: Magnoliidae 亚纲(包括 Nymphaealian, Piperalian, Illicialian, Magnolialian 传代线); Liliidae 亚纲(即单子叶植物,包括 Aralian, Alismatalian, Lillalian, Commelinalian 传代线); ranunculalian 进化级(他们认为是一并系类群,故以“进化级 *grade*”称之,包括 Ranunculalian, Nelumbonalian, Protealian, Trochodendralian, Buxalian 传代线); Caryophyllidae 亚纲(包括 Caryophyllalian, Polygonalian 传代线); Rosidae 亚纲(包括 Saxifragalian, Dillenalian, Rosalian, Santalalian, Linalian, Capparalian, Sapindalian, Geranialian, Celastralian, Myrtalian 传代线); Asteridae 亚纲(包括 Ericalian, Gentianalian, Asteralian 传代线)。由于在各亚纲中已列出所包含的传代线,因此他们的亚纲大致相当于我们哪些纲,基本上可一目了然,故不赘述。但值得

指出的,他们将 *Caryophyllidae* 亚纲与其它亚纲并列,无异是将其分类位置的提升,这与我们把这一类群独立为纲的观点相似,是上述诸系统中未曾提出过的。

4.3 后记

在本文发表之际,我们在前些年当“中国种子植物区系”大课题行将结束时,写成的“综论广义木兰亚纲——并探讨建立一个多系、多期、多域系统的可能性”一文,已于不久前正式面世(Wu *et al.*, 1998)。该文虽在 1996 年 7 月在昆明召开的“东亚植物区系的特点与多样性”国际会议上宣读过,但由于种种原因,该会议的论文集直到今年 6 月才出版。有些读者看到这两篇论文几乎同时相继发表,不无理由地会提出,它们在内容和观点上有否矛盾。不可讳言,矛盾是有的,这是由于这两篇论文完成时间不同,相差几达三年之久。但在说明这两文矛盾之前,首先简要地谈谈我们对被子植物演化的一些主要观点,才会明白它们的共性大于个性。我们虽然认为被子植物是单元发生的,但在白垩纪初,被子植物大爆发后,由于植物本身内在的和地球上种种外在的原因,被子植物在进化过程中,有些类群不乏形成十分孤立的成为古老的孑遗类群,有些类群则枝繁叶茂,犹如成为多代子孙同堂的局面,若从一个时间的横断面看,有些传代线成为“单系-单期-多域”、有些则成为“多系-多期-多域”发生的类群。当然,这里所谓的“多系”,并不像 Wiley *et al.* (1991) 所理解那样的“人为”(artificial),而是在大爆发时的 poly-(mono-)phyletic,即在古老种大绝灭基础上出现的多个单系类群;这里所谓的“多域”并不是指同一类群在远隔大洋的不同陆块上同时产生,现在所看到的洲际间断的现象,只能由板块漂移和隔离分化生物地理学(vicariance biogeography)来解释。有了这些基本了解之后,我们说这两篇论文的性质是不同的。前文(指综论广义木兰亚纲)试图从“广义木兰亚纲”为研究对象,以现代时间为断面,探讨建立一个“多系、多期、多域”被子植物系统的可能性,这里的“广义木兰亚纲”,其实仅仅是指“原始的本木木兰类、原始的草本木兰类和古草本类”,并非整个被子植物,也就是本文大致把它们分为 4 个纲,即 Magnoliopsida, Lauropsida, Piperopsida 和 Ranunculopsida。前文将“广义木兰亚纲”所包含的科,归成 15 个“干”(stock),以探讨它们可能的起源地点、时间和亲缘关系。请注意,我们不采用一般通用的超目(superorder)这一等级,而采用“stock”一词。本文是以早白垩世为断面,把早期被子植物已分化出来的几条主传代线,采用林奈阶层体系命名的方法,给予国际植物命名法规规定的“纲”一级的名称,试图来表示被子植物内部演化的趋势。若两文有矛盾的话,当时(1995 年)我们对分“纲”一级的思想尚未酝酿成熟,故采用“广义的木兰亚纲”来概括这些类群。现在主要的问题,如何把“广义的木兰亚纲”在早白垩世已分化成的 4 条主传代线和 15 个“干”联系起来,与其说是矛盾,不如说是我们今后要努力研究的方向和问题,这是两文最大的共性。我们深信,两文所阐述的初步结论,都是一孔之见,更不敢妄称定论,随着时间的推移,研究问题不断深入,矛盾还会穷出不尽。众所周知,自达尔文倡导把生物进化系统建立在谱系(genealogical)系统上,近 140 年过去了,经过几代的植物学家努力,虽然植物系统学有了长足的进步,但要真正达到谱系的系统,还任重而道远。我们既不是一个悲观主义者,认为系统学家所化的精力完全是一种浪费,但又懂得生物本身是进化的产物,又随着地球一起演化,要重建其谱系,可以说是一种无穷无尽的过程。我们这里以苏东坡观察事物变化的哲理,“自其变者而观之,则天地曾不能以一瞬,自其不变者而观之,则物与我皆无尽

也”来形容生物的进化;同时以屈原的名句,“路漫漫其修远,吾将上下而求索”来表达我们研究植物系统学的心情。最后,录王国维先生作学问的三种境界,“昨夜西风凋碧树。独上高楼,望尽天涯路。”、“衣带渐宽终不悔,为伊消得人憔悴。”、“众里寻他千百度,回头蓦见,那人正在灯火阑珊处。”,既作为本文的结束语,并愿与读者共勉之。

致谢 在写作过程中,承李德铎博士提出宝贵意见,特此致谢。

参 考 文 献

- 孙革, Dilcher D L, 1997. 迄今世界最早被子植物花序化石的首次发现. 古生物学报, 36: 135~142, 图版 I~II
- 陶君容, 张川波, 1992. 中国早白垩纪被子植物生殖器官. 植物分类学报, 30: 423~426, 图版 I
- 路安民, 1984. 诺. 达格瑞(R. Dahlgren)被子植物分类系统介绍和评注. 植物分类学报, 22: 497~508
- 路安民, 李建强, 徐克学, 1991. 金缕梅类科的系统发育分析. 植物分类学报, 29: 481~493
- Albert V A, Backlund A, Bremer K, Chase M W *et al.*, 1994. Functional constraints and *rbcL* evidence for land plant phylogeny. Ann Missouri Bot Gard, 81: 534~567
- Bedell H G, Reveal L, 1982. Amended outlines and indices for six recently published systems of angiosperm classification. Phytologia, 51: 65~156
- Bremer K, Wanntorp H-E, 1978. Phytlogenetic systematic in botany. Taxon, 27: 317~329
- Brenner G J, 1996. Evidence for the earliest stage of angiosperm pollen evolution: a paleoequatorial section from Israel. In: Taylor D W, Hickey L J eds. Flowering Plant Origin, Evolution & Phylogeny. New York: Chapman & Hall. 91~115
- Bittrich V, 1993. Introduction to Centrospermae. In: Kubitzki K, Rohwer J G, Bittrich V eds. The Families and Genera of Vascular Plants. Berlin: Springer-Verlag. 2: 13~19
- Burger W C, 1996. The real difference between monocots and dicots. Amer Journ Bot, Suppl. 83, Abstract 402
- Chase M W, Duvall M R, Hills H G *et al.* 1995. Molecular phylogenetics of Lilianae. In: Rudall P J, Cribb P J, Cutler D F, Humphries C J eds. Monocotyledons: Systematics and Evolution. Kew: Royal Botanic Gardens. 1: 108~137
- Chase M W, Soltis D E, Olmstead R G *et al.* 1993. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. Ann Missouri Bot Gard, 80: 528~580
- Crane P R, 1989. Paleobotanical evidence on the early radiation of nonmagnoliid dicotyledons. Pl Syst Evol, 162: 165~191
- Crane P R, 1993. Time for the angiosperms. Nature, 366: 631~632
- Crane P R, Friis E M, Pedersen K R, 1989. Reproductive structure and function in Cretaceous Chloranthaceae. Pl Syst Evol, 165: 211~226
- Crane P R, Friis E M, Pedersen K R, 1994. Palaeobotanical evidence on the early radiation of magnoliid angiosperms. Pl Syst Evol, Suppl. 8: 51~72
- Crane P R, Friis E M, Pedersen K R, 1995. The origin and early diversification of angiosperms. Nature, 374: 27~33
- Crane P R, Herendeen P S, 1996. Cretaceous flora containing angiosperm flowers and fruits from eastern North America. Rev Palaeobot Palynol, 90: 319~337
- Crane P R, Lidgard S, 1989. Angiosperm diversification and Paleolatitudinal gradient in Cretaceous floristic diversity. Science, 246: 675~678
- Crane P R, Pedersen K R, Friis E M, Drinnan A N, 1993. Early Cretaceous (Early to Middle Albian) platanoid inflorescences associated with Sapindopsis leaves from the Potomac Group of eastern North America. Syst Bot, 18: 328~344
- Crepet W L, Nixon K C, 1994. Flowers of Turonian Magnoliidae and their implication. Pl. Syst. Evol. Suppl. 8: 73~91

- Cronquist A, 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press
- Cronquist A, 1988. The Evolution and Classification of Flowering Plants. 2nd ed. New York: The New York Botanical Garden
- Daghlian C P, 1981. A review of the fossil record of monocotyledons. *Bot Rev*, 47: 517~555
- Dahlgren G, 1989. An updated angiosperm classification. *Bot Journ Linn Soc*, 100: 197~203
- Dahlgren G, 1995. On dahlgrenograms — A system for the classification of angiosperms and its use in mapping characters. *An Acad bras Ci*, 67(Suppl. 3): 383~404
- Dahlgren R M T, 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nord Journ Bot*, 3: 119~149
- Dahlgren R M T, Bremer, K 1985. Major clades of the angiosperms. *Cladistics*, 1: 349~368
- Dahlgren R M T, Clifford H T, 1982. The Monocotyledons: A Comparative Study. London: Academic Press
- Dahlgren R M T, Clifford H T, Yeo P F, 1985. The Families of the Monocotyledons. Berlin: Springer-Verlag
- Dilcher D L, Crane P R, 1984. *Archaeanthus*: an early angiosperm from the Cenomanian of the western interior of North America. *Ann Missouri Bot Gard*, 71: 351~383
- Donoghue M J, Doyle J A, 1989. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. In: Crane P R, Blackmore S eds. *Evolution, Systematics and Fossil History of the Hamamelidae*. Oxford: Clarendon Press. 1: 17~45
- Davis J D, 1995. A phylogenetic structure for the Monocotyledons, as inferred from chloroplast DNA restriction site variation, and a comparison of measures of clade support. *Syst Bot*, 20: 503~527
- Doyle J A, 1994. Origin of the angiosperm flower: a phylogenetic perspective. *Pl Syst Evol*, Suppl. 8: 7~29
- Doyle J A, Donoghue M J, 1993. Phylogenies and angiosperm diversification. *Paleobiol*, 19: 141~167
- Doyle J A, Donoghue M J, Zimmer E A, 1994. Integration of morphological and ribosomal RNA data on the origin of angiosperms. *Ann Missouri Bot Gard*, 81: 419~450
- Doyle J A, Hickey L J, 1976. Pollen and leaves from the mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. In: Beck C B ed. *Origins and Early Evolution of Angiosperms*. New York: Columbia University Press, 139~206
- Drinnan A N, Crane P R, Hoot S B, 1994. Patterns of floral evolution in early diversification of nonmagnoliid dicotyledons(eudicots). *Pl Syst Evol*, Suppl. 8: 93~122
- Duvall M R, Chase M W, Soltis D E, Cleggy M T, 1995. A phylogeny of seed plants resulting from analysis of DNA sequence variation among the *rbcL* loci of 499 species, with particular emphasis on alliance among monocotyledons. In: Hoch P C, Stephensen A G eds. *Experimental and Molecular Approches to Plant Biosystematics*. St. Louis: Missouri Botanical Garden, 27~40
- Davall M R, Learn G H, Eguiarte L E, Clegg M T, 1993. Phylogenetic analysis of *rbcL* sequences identifies *Acorus calamus* as the primal extant monocotyledon. *Proc Natl Acad Sci USA*, 90: 4641~4644
- Eames A J, 1961. *Morphology of the Angiosperms*. New York: Mc Graw-Hill Book Company
- El-Gazzar A, Hamza M K, 1975. On the monocots-dicots distinction. *Publ Cairo Univ Herb*, 6: 15~28
- Endress P K, 1986. Reproductive Structures and phylogenetic significance of extant primitive angiosperms. *Pl Syst Evol*, 152: 1~28
- Endress P K, Friis E M, 1994. Introduction-Major trends in the study of early flower evolution. *Pl Syst Evol*. Suppl. 8: 1~6
- Erbar C, Leins P, 1994. Flowers in Magnoliidae and the origin of flowers in other subclasses of the angiosperms I. The relationships between flowers of Magnoliidae and Alismatidae. *Pl Syst Evol*. Suppl. 8: 193~208
- Friis E M, Crane P R, 1989. Reproductive structures of Cretaceous Hamamelidae. In: Crane P R, Blackmore S eds. *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*. Oxford: Clarendon Press. 1: 155~174
- Friis E M, Crane P R, Pedersen K R, 1986. Floral evidence for Cretaceous Chloranthoid angiosperms. *Na-*

- ture, 320: 163~164
- Friis E M, Eklund H, Pedersen K R, Crane P R, 1994. *Vaginianthus calycanthoides* gen. et sp. nov. — A Calycanthaceous flower from the Potomac Group (Early Cretaceous) of eastern North America. *Int J Plant Sci*, 155: 772~785
- Friis E M, Endress P K, 1996. Flower evolution. In: Behnke H-D, Luttge U, Esser K *et al.* eds. *Progress in Botany*, 57: 254~280
- Friis E M, Pedersen K R, Crane P R, 1994. Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. *Pl Syst Evol, Suppl.* 8: 31~49
- Haines R W, Lye K A, 1975. Seedling of Nymphaeaceae. *Bot Journ Soc*, 70: 255~265
- Hamby R K, Zimmer E A, 1992. Ribosomal RNA as a phylogenetic tool in plant systematics. In: Soltis P S, Soltis D E, Doyle J J eds. *Molecular Systematics of Plants*. New York: Chapman and Hall. 50~91
- Hoot S B, Crane P R, 1995. Inter-familial relationships in the Ranunculidae based on molecular systematics. *Pl Syst Evol, Suppl.* 9: 119~131
- Herendeen P S, Crane P R, 1995. The fossil history of the monocotyledons. In: Rudall P J, Cribb P J, Cutler D F, Humphries C J eds. *Monocotyledons: Systematics and Evolution*. Kew: Royal Botanic Gardens. 1: 1~19
- Hufford L, 1992. Rosidae and their relationships to other nonmagnoliid dicotyledons: a phylogenetic analysis using morphological and chemical data. *Ann Missouri Bot Gard*, 79: 218~248
- Kenrick P, Crane P R, 1997. *The Origin and Early Diversification of Land Plants*. Washington: Smithsonian Institution Press
- Krassilov V A, 1984. New paleobotanical data on origin and early evolution of angiospermy. *Ann Missouri Bot Gard*, 71: 577~592
- Krassilov V A, Shilin P V, Vachrameev V A, 1983. Cretaceous flowers from Kazakhstan. *Rev Palaeob Palyn*, 40: 91~113
- Kubitzki K, 1993. Introduction. In: Kubitzki K, Rohwer J, Bittrich V eds. *The Families and Genera of Vascular Plants*. Berlin: Springer-Verlag. 2: 1~12
- Lam H J, 1948. A new system of the Cormophyta. *Blumea*, 6: 282~289
- Lam H J, 1950. Stachyospor and phyllospor as factors in the natural system of the Cormophyta. *Svensk Bot Tidskr*, 44: 517~534
- Lawrence G H M, 1915. *Taxonomy of Vascular Plants*. New York: The Macmillan Company
- Liang H-X, Tucker, S C, 1990. Comparative study of the floral vasculature in Saururaceae. *Amer Journ Bot*, 77: 607~623
- Lidén M, 1986. Synopsis of Fumarioideae (Papaveraceae) with a monograph of the tribe Fumarieae. *Opera Bot*, 88: 1~133
- Loconte H, 1996. Comparison of alternative hypotheses for the origin of the angiosperms. In: Taylor D W, Hickey L J eds. *Flowering Plant Origin, Evolution & Phylogeny*. New York: Chapman & Hall. 267~285
- Loconte H, Stevenson D W, 1991. Cladistics of the Magnoliidae. *Cladistics*, 7: 267~296
- Lu A-M, 1989. Explanatory notes on R. Dahlgren's system of classification of the angiosperms. *Cathaya*, 1: 149~160
- Mabberley D J, 1987. *The Plant-book: A Portable Dictionary of the Higher Plants*. Cambridge: Cambridge University Press
- Melchior H (ed.), 1964. A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12 Auflage. II Band Angiospermen. Berlin-Nikolassee: Gebruder Borntrager
- Muller J, 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *Bot Rev*, 47: 1~141
- Pedersen K R, Friis E M, Crane P R, Drinnan A N, 1994. Reproductive structures of an extinct platanoid from the Early Cretaceous (latest Albion) of eastern North America. *Rev. Palaeobot. Palynology*, 80: 291~303
- Porter J M (ed.), 1997. *The Linnean hierarchy: Past, present and future*. 12th Annual Southwestern

- Botanical Symposium Rancho Santa Ana Botanic Garden, May 24~25, 1996. *Aliso*, 15: 79~144
- Reveal J L, 1994. New supraordinal names and recognition of five classes in Magnoliophyta. *Phytologia*, 7: 1~7
- Schwarzwalder Jr R N, Dilcher D L, 1991. Systematic placement of the Platanaceae in the Hamamelidae. *Ann Missouri Bot Gard*, 78: 962~969
- Shuma J M, Raju M V S, 1991. Is the wild oat embryo Monocotylous? *Bot Mag Tokyo*, 104: 15~23
- Soltis D E, Soltis P S, Nickrent D L *et al.*, 1997. Angiosperm phylogeny inferred from 18s ribosomal DNA sequences. *Ann Missouri Bot Gard*, 84: 1~49
- Spichiger R, Savolainen V, 1997. Present state of angiospermae phylogeny. *Candollea*, 52: 435~455
- Stafleu F A, Cowan R S, 1983. Taxonomic literature. 2nd ed. Vol IV. Bohn: Antwerpen dr. W. Junk b. v., Publishers
- Takhtajan A, 1969. Flowering Plants Origin and Dispersal. Authorised translation from the Russian by C. Jeffrey. Edinburg: Oliver & Boyd
- Takhtajan A, 1997. Diversity and Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press
- Taylor D W, Hickey L J, 1992. Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. *Pl Syst Evol*, 188: 137~156
- Taylor D W, Hickey L J, 1996. Introduction: The challenge of flowering plant history. In: Taylor D W, Hickey L J eds. Flowering Plant Origin, Evolution & Phylogeny. New York: Chapman & Hall, 1~7
- Taylor D W, Hickey L J, 1996. Evidence for and implications of an herbaceous origin for angiosperms. In: Taylor D W, Hickey L J eds. Flowering Plant Origin, Evolution & Phylogeny. New York: Chapman & Hall. 232~266
- Taylor T N, Taylor E L, 1993. The Biology and Evolution of Fossil Plants. New Jersey: Prentice-Hall Inc.
- Thorne R F, 1992. Classification and geography of the flowering plants. *Bot Rev*, 58: 225~348
- Tillich H-J, 1990. Die Keimpflazen der Nymphaeaceae-monocotyl oder dicotyl? *Flora*, 184: 169~176
- Tillich H-J, 1992. Bauprinzipien und Evolutionslinien bei monocotylen Keimpflanzen. *Bot Jahrb Syst*, 114: 91~132
- Tillich H-J, 1995. Seedlings and Systematics in Monocotyledons. In: Rudall P J, Cribb P J, Cutler D F, Humphries C J eds. Monocotyledons: Systematics and Evolution. Kew: Royal Bot Gardens. 2: 303~352
- Tucker S C, Douglas A W, 1996. Floral structure, development, and relationships of Paleoherbs: *Saruma*, *Cabomba*, *Lactoris* and selected Piperales. In: Taylor D W, Hickey L J eds. Flowering Plant Origin, Evolution & Phylogeny. New York: Chapman & Hall. 141~175
- Walker J W, Walker A G, 1984. Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. *Ann Missouri Bot Gard*, 71: 464~521
- Wiley E O, Siegel-Causey D, Brooks D R, Funk V A, 1991. The Compleat Cladist. Lawrence: Museum of Natural History, The University of Kansas
- Wu Z-Y, Lu A-M, Tang Y-C, 1998. A comprehensive study of "Magnoliidae" sensu lato. — With special consideration on the possibility and the necessity for proposing a new "polyphyletic-polychronic-polytopic" system of angiosperms. In: Zhang A-L, Wu S-G eds. Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants. Beijing & Berlin: China Higher Education Press & Springer-Verlag. 269~334