

9-6906 Q

当代四被子植物分类系统简介(二)

王文采

(中国科学院植物研究所, 北京 100044)

An introduction to four important current systems of classification of the angiosperms (II)

Wang Wen-tsai

(Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100044)

Thorne系统

R.F.Thorne自50年代起至今不断发表有关被子植物系统发育及分类的著作, 1986年发表一被子植物系统, 以后数次修改, 其重要著作如下:

- 1958 Some guiding Principles of angiosperm phylogeny, *Brittonia*, 10: 72-77.
- 1968 Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants, *Aliso*, 6(4): 57-66.
- 1973 Inclusion of the Apiaceae (Umbelliferae) in the Araliaceae, *Not. Bot. Gard. Edinb.*, 32: 161-185.
- 1974 The "Amentiferae" or Hamamelidae as an artificial group: a summary statement., *Brittonia*, 25: 395-405.
- 1974 A phylogenetic classification of the Annoniflorae, *Aliso*, 8: 147-209.
- 1976 A phylogenetic classification of the Angiospermae, *Evol. Biol.*, 9: 35-106.
- 1977 Some realignments in the Angiospermae, *Plant Syst. Evol.*, Suppl., 1: 299-319.
- 1981 A synopsis of the class Angiospermae (Annonopsida). In D.A.Young and D.S.Seigler (eds.): *Phytochemistry and angiosperm phylogeny*, New York, 227-295.
- 1983 Proposed new realignments in the angiosperms, *Nord Journ Bot.*, 3(1), 85-117
- 1987 关于被子植物重新组合的新观点, 张金泉译, *生物科学参考资料* 22: 185-210, 科学出版社。

Thorne也认为被子植物以单元起源于种子蕨类植物。猜测最原始的已绝灭的被子植物 *Proangiosperms* 为小乔木或大灌木, 其叶为单叶, 互生, 常绿, 全缘, 具羽状脉, 无托叶, 有并列型气孔; 木质部不分化, 导管不存在或类似管胞, 梯纹, 端壁斜, 有多数穿孔;

花两性，辐射对称，花被分化程度小，花各部多数，分生；雄蕊宽，不分化成花丝及花药，花粉具一条远极沟；心皮无花柱，有边缘胎座；胚珠有二层珠被，厚珠心，胚囊发育为单孢子型；果实为蓇葖；种子多数，胚小，埋于丰富的胚乳中。并指出这些原始特征均可在其番荔枝超目〔大致相当于Takhtajan (1980) 和Cronquist的木兰目和樟目——本文作者〕中找到，大多数特征可在他认为最原始的Winteraceae中找到。认为上述的最初被子植物生于中生温暖的高地，从高地很快分布到地球全部陆地和浅水地区，在此分布过程中，很快分化出大量分类群，其中最原始的群及其他不少群早已绝灭了。

Thorne制定了指导关于进行被子植物各群间的亲缘关系和系统发育研究工作的16条原则，以及指导进行具体分类处理工作的9条原则，阐述了许多在进行系统分类工作中的重要观点。对划分类群工作方面，他在一条中指出“要避免将自然的群分裂和分类群级别的提升，除非能搜集到可证实做出分裂或提升的坚实的证据”。在另一条中指出“利用super-（超）或sub-（亚）等级可避免分裂自然群。当允许强调区别特征时，用“superorder”（超目）和包含的科，这样就可把互相近缘的群归在一起；同样，利用“suborder”（亚目），“subfamily”（亚科），可以使我们看出近缘群的区别，同时又可避免增加不必要的目或科的数目”。在各群的分类处理中，Thorne都是按照上述观点做的，例如，他认为夹竹桃科和萝藦科极为相似，不宜分为二科，而将二科合并。在1973年（见上引文献），他发现五加科中特产新喀里多尼亚New Caledonia的这种木本植物*Myodocarpus*的雌蕊由2心皮形成，结果时变成干燥的2分果，这样五加科与伞形科就难于区分了，遂将这二科进行了合并。由此二例可见Thorne的科其范围相当大，他的虎耳草科，百合科等科都包含了不少亚科。但是另一方面，也可看到他在掌握了他所说的坚定的证据时，就果断地进行划分，例如他看到Nowicke (1981) 关于小檗科的孢粉学工作，就毫不犹豫地赞同Meacham (1981) 的分类处理方法，将南天竹属*Nandina*自小檗科分出作为独立的单型科。

本系统将双子叶植物及单子叶植物进行划分的第一级群为superorder超目，而未采用亚纲的等级。在超目之下为目，其多数目的范围很大，常下设suborder亚目，并对多数科列出所包含的亚科。关于系统图的绘制方法是用树冠的横切面表示，近中央的是原始群，远离中央的是进化群（见下面的系统图）。本系统将被子植物划分为28超目，350科，各超目，科的排列情况如下（图3）：

（一）双子叶植物亚纲*：

1. 番荔枝超目：番荔枝目（Winterineae, Winteraceae；八角亚目：八角科，五味子科；番荔枝亚目：木兰科，Degeneriaceae, Himantandraceae, Austrobaileyaceae, Eupomatiaceae, 番荔枝科，肉豆蔻科，Canellaceae；马兜铃亚目：马兜铃科；樟亚目：Amborellaceae, Trimeniaceae, 金粟兰科，Lactoridaceae, Monimiaceae, Gomortegaceae, 蜡梅科，樟科，莲叶桐科；胡椒亚目：三白草科，胡椒科），莲目（莲科，金鱼藻科），芍药目（芍药科，白根葵科，Glaucidiaceae），小檗目（小檗亚目：木通科，大血藤科，防己科，南天竹科，小檗科，毛茛科，星叶草科；罂粟亚目：罂粟科（包含7亚科）。

* Thorne将被子植物这个大群作为纲看待，而与Takhtajan和Cronquist不同，后二者给被子植物以门的等级。

2. 睡莲超目 (Cabombaceae, 睡莲科)。

3. 大花草超目 (大花草科, Hydnoraceae)。

4. 山茶超目: 山茶目〔五桠果亚目: 五桠果科, 山茶亚目: 猕猴桃科, Paracryphia-ceae, 旌节花科, 山茶科, 山矾科, Caryocaraceae, Oncothecaceae, 冬青科, Phelli-naceae, 茶茱萸科, Sphenostemonaceae, 心翼果科, Marcgraviaceae, 山柳亚目: 五列木科, 山柳科, Cyrillaceae, 瓶子草亚目: 瓶子草科, 金莲木亚目: 金莲木科, Qui-naceae, Scytometalaceae, Sphaerosepalaceae, Medusagynaceae, Strasburgera-ceae, 钩枝藤科, Dioncophyllaceae, 猪笼草亚目: 猪笼草科, 藤黄亚目: 藤黄科 (包含 5 亚科), 沟繁缕科, 玉蕊亚目: 玉蕊科〕, 杜鹃花目 (杜鹃花科, Epacridaceae, 岩高兰科), 柿树目 (柿树亚目: 柿树科, Lissocarpaceae, 山榄科, 野茉莉亚目: 野茉莉科), 报春花目 (报春花亚目: 紫金牛科, 报春花科; 白花丹亚目: 白花丹科), 蓼目 (蓼科)。

5. 藜超目: 藜目 (藜亚目: 商陆科, Barbeuiaceae, Achatocarpaceae, Stegno-spermataceae, 番杏科 (包含 7 亚科, 其中包括粟米草科), 石竹科, Halophytaceae, 紫茉莉科, 藜科, 苋科; 马齿苋亚目: 马齿苋科, 落葵科, Didiereaceae, 仙人掌科)。

6. 牻牛儿苗超目: 牻牛儿苗目〔亚麻亚目: Houmiriaceae, Ctenolophonaceae, 亚麻科, 古珂科, 蒺藜科 (包括 7 亚科); 牻牛儿苗亚目: 酢浆草科, 牻牛儿苗科, Viviania-ceae, Ledocarpaceae, 凤仙花科, 旱金莲科, Limnanthaceae, 远志亚目: 金虎尾科, 远志科, Krameriaceae, Trigonaceae, Vochysiaceae〕。

7. 檀香超目: 卫矛目〔卫矛科 (包含 5 亚科, 其中包括希藤科), Lophopyxidaceae, Stackhousiaceae〕, 檀香目 (铁青树科, Medusandraceae, 檀香科, Eremolepidaceae, Misodendraceae, 桑寄生科, 槲寄生科), 蛇菰目 (蛇菰科, 锁阳科)。

8. 堇菜超目: 堇菜目 (堇菜亚目: 大风子科, 十齿花科 Didentodontaceae, peridi-scaceae, Scyphostegiaceae, 堇菜科, 西番莲科, Turneraceae, Malesherbiaceae, Achariaceae, 番木瓜科; 杨柳亚目: 杨柳科; 柽柳亚目: 柽柳科, Frankeniaceae, 葫芦亚目: 葫芦科; 秋海棠亚目: 秋海棠科, 四数木科), 白花菜目 (辣木科, 木犀草科, 白花菜科, 十字花科)。

9. 锦葵超目: 锦葵目 (梧桐科, Huaceae, 杜英科, Plagiopteraceae, 椴树科, 龙脑香科, Sarcolaenaceae, 红木科, Cochlospermaceae, 半日花科, 木棉科, 锦葵科), 荨麻目〔榆科, 荨麻科 (包括桑科), 大麻科〕, 鼠李目 (鼠李科, 胡颓子科), 大戟目 (大戟科, Pandaceae, Simmondsiaceae, Aextoxicaceae, 毒鼠子科, 瑞香科)。

10. 芸香超目: 芸香目 (芸香亚目: 芸香科, Cneoraceae, 苦木科, Tepuianthaceae, 楝科, 橄榄科, 漆树科, Leitneriaceae, 胡桃亚目: 马尾树科, 胡桃科; 杨梅亚目: 杨梅科; 马桑亚目: 马桑科; 无患子亚目: 无患子科, Gyrostemonaceae, Bataceae, 清风藤科, Melianthaceae, Akaniaceae, 槭树科, 七叶树科, 钟萼木科; 豆亚目: Surianaceae, 牛栓藤科, 豆科)。

11. 山龙眼超目 (山龙眼科)。

12. 金缕梅超目: 金缕梅目 (昆栏树亚目: 昆栏树科, 水青树科, 领春木科, 连香树科; 杜仲亚目: 杜仲科; 金缕梅亚目: 金缕梅科, 法国梧桐科), 木麻黄目 (木麻黄科),

壳斗目(壳斗科, 桦木科)。

13. 蔷薇超目: 蔷薇目 [蔷薇亚目: 蔷薇科, *Chrysobalanaceae*, *Crossosomataceae*; 虎耳草亚目: 景天科, *Cephalotaceae*, 虎耳草科 (包含13亚科)、梅花草科, *Stylidiaceae*, 茅膏菜科, *Greyiaceae*, 川苔草科, 岩梅科; 省姑油亚目: *Cunoniaceae*, *Bauseraceae*, *Davidsoniaceae*, *Brunelliaceae*, *Eucryphiaceae*, 省姑油科, *Corynocarpaceae*], 海桐花目 (黄杨亚目: 黄杨科, *Didymelaceae*, 交让木科, *Balanopaceae*, 海桐花亚目: 海桐花科, *Byblidaceae*, *Tremandraceae*; *Brunineae*; *Roridulaceae*, *Bruniaceae*, *Geissolomataceae*, *Grubbiaceae*, *Myrothamnaceae*, *Hydrostachyaceae*)。

14. 刺莲花超目 (刺莲花科 *Laosaceae*)。

15. 桃金娘超目: 桃金娘目 (千屈菜亚目: 千屈菜科, *Rhynchoalycaceae*, *Penaeaceae*, 菱科, *Oliniaceae*, 隐翼科, 野牡丹科, 使君子科; 柳叶菜亚目: 柳叶菜科; 桃金娘亚目: 桃金娘科)。

16. 龙胆超目: 木犀目 (刺茉莉科, 木犀科), 龙胆目 [马钱科, 醉鱼草科, 茜草科 (包括假繁缕科), 夹竹桃科 (包含6亚科, 其中包括萝藦科), 龙胆科, 睡菜科], 紫葳目 [紫葳科, 胡麻科, 角胡麻科, 苦槛蓝科, 玄参科 (包括列当科), 车前科, 狸藻科, 爵床科, 苦苣苔科], 唇形目 [马鞭草科 (包含9亚科, 其中包括透骨草科 *Phrymataceae*), 唇形科, 水马齿科]。

17. 茄超目: 茄目 (紫草亚目: 田基麻科, 紫草科, *Lennoaceae*; 茄亚目: 茄科, 旋花科; 花荵亚目: 花荵科, *Fouquieriineae*, *Fouquieriaceae*), 桔梗目 (五膜草科, 桔梗科, 草海桐科)。

18. 山茱萸超目: 山茱萸目 (红树亚目: 红树科; 葡萄亚目: 葡萄科; 小二仙草亚目: 小二仙草科, *Gunneraceae*, 杉藻科; 山茱萸亚目: 蓝果树科, 山茱萸科, 八角枫科, *Garryaceae*, 桃叶珊瑚科), 五加目 [青荚叶科, 鞘柄木科, 五加科 (包括伞形科)], 川续断目 [忍冬科, 五福花科 (含2亚科), 败酱科, 川续断科, *Calyceraceae*]。

19. 菊超目 (菊科)。

(二) 单子叶植物亚纲

1. 百合超目: 百合目 [百合亚目: 百合科 (含有18亚科, 其中包括石蒜科等); 薯蓣亚目: *Philesiaceae*, 菝葜科, 百部科, 薯蓣科, 毛足薯科 *Trichopodaceae*, 蒟蒻薯科; 鸛尾亚目: 鸛尾科, 水玉簪科; 兰亚目: 兰科]。

2. 霉草超目 (霉草科)。

3. 泽泻超目: 泽泻目 (花蔺科, 泽泻科, 水鳖科), 大叶藻目 (水薹亚目: 水薹科; 眼子菜亚目: 水麦冬科, 眼子菜科, *Posidoniaceae*, 角果藻科, *Cymodoceaceae*; 大叶藻亚目: 大叶藻科), 茨藻目 (茨藻科)。

4. 天南星超目: 天南星目 [天南星科 (含9亚科), 浮萍科]。

5. 环花超目 *Cyclanthiflorae* (环花科 *Cyclanthaceae*)。

6. 露兜树超目 (露兜树科)。

7. 棕榈超目 (棕榈科)。

8. 香蒲超目 (香蒲科)。

9. 鸭跖草超目: 鸭跖草目 (凤梨亚目: 凤梨科, Rapateaceae, 黄眼草科, Velloziaceae; Velloziaceae), 雨久花亚目: 雨久花科, 田葱科, Haemodoraceae, 灯心草亚目: 灯心草科, 莎草科; 鸭跖草亚目: 鸭跖草科, Mayacaceae; 谷精草亚目: 谷精草科; 鞭藤亚目: 鞭藤科, 帚灯草科, 刺鳞草科; 禾本亚目: 禾本科), 姜目 (芭蕉亚目: 芭蕉科, 旅人蕉科, Heliconiaceae, 兰花蕉科; 姜亚目: 姜科, 闭鞘姜科, 美人蕉科, 苓叶科)。

Thorne对被子植物中许多群的亲缘关系和分类处理有不少创见, 以下数例颇为突出: 根据胡桃科和马尾树科的叶 (互生, 为羽状复叶, 无托叶, 芳香, 具无规则型气孔和分泌树脂的盾状腺体), 茎解剖构造 (有分泌细胞和簇生晶体, 有环孔木质部, 导管中等大, 多具单穿孔), 雌蕊构造等特征与多数漆树科、橄榄科、无患子科和柝科植物相似, 此外胡桃科和杨梅科具有与漆树科相同的染色体基数 ($x = 16$), 遂将胡桃科、马尾树科、杨梅科三科自原来靠近壳斗目、桦木目等的位置移到芸香目中。根据荨麻目的有关特征: 叶互生, 具掌状脉, 斜, 有托叶, 含粘液细胞, 茎及叶有簇生晶体, 韧皮部的纤维层与非纤维层互生, 染色体基数为10或14, 而认为不与壳斗目等相近, 应与锦葵目近缘, 遂将这目自原来接近金缕梅目、壳斗目的位置移到锦葵目之后。根据冬青科的有关特征: 茎和叶的特征, 雌雄异株现象, 花被片覆瓦状排列, 花瓣基部合生, 雄蕊5或4, 雌蕊有中轴胎座, 花柱单一, 果为浆果, 认为此科接近山茶科 (尤其是山茶科的进化群), 而将这科从卫矛目移至山茶目。根据鼠李科的有关特征: 雄蕊与花瓣同数并与之对生, 气孔为无规则型, 花托有粘液, 韧皮部纤维发达, 有簇晶体、相同的导管和鳞状毛被, 均含肽生物碱 ptiptide alkaloids, 认为这科应与锦葵目有亲缘关系, 遂将这科放在锦葵目之后。认为葡萄科在一系列特征 (花萼不发育, 有发育的雄蕊间花盘; 胚小, 直, 有丰富糜烂状的胚乳) 方面与山茱萸目接近, 而不接近鼠李科, 遂将葡萄科与鼠李科分开, 移到山茱萸目中, 这样, 有百余年历史的传统的鼠李目解体了。

认为 Winteraceae 原始 (见前), 将其作为单型亚目放在其番荔枝目中的最前面。和 Takhtajan 一样, 把金粟兰科与樟科等放在一个群中。在1981年, 认为芍药科与 Tamura (1972) 建立的日本特有科, 白根葵科有许多共同特征, 将二科组成芍药目, 放在小檗目 (相当于 Takhtajan 和 Cronquist 的毛茛目——本文作者) 之前, 认为比后者稍古老; 在此以前, 他和 Takhtajan 及 Cronquist 一样, 将芍药科放在山茶超目的五桠果科之后。在1983年, 将原放在番荔枝超目中的睡莲目除去莲科 (具三沟花粉) 和金鱼藻科 (花粉无萌发孔), 并升为单型睡莲超目; 莲科与金鱼藻科组成莲目, 仍留在番荔枝超目中。在1983年, 将原放在檀香超目之后的大花草超目向前移至新建的睡莲超目之后。

认为山茶目与杜鹃花目之间的联系环节, 山柳科, 更接近于山茶目, 遂将过去放在杜鹃花目的山柳科迁至山茶目中。认为玉蕊科在叶大, 互生, 无内生韧皮部和附物纹孔 vested pitting, 雄蕊离心发育等特征方面, 不应属于桃金娘目, 此外再考虑到其他特征, 如花瓣大而明显, 覆瓦状排列, 雄蕊多数, 则应接近山茶科, 但由于玉蕊科的萼片镊合状排列, 花常有由一个退化雄蕊形成的副花冠, 子房下位或半下位, 果实大, 浆果状或木质, 不开裂或盖裂状, 种子无胚乳等特征, 将这科作为一亚目放在山茶目的最后。

在1981年 Hartley 和 Harris 发现藜目 (相当于 Takhtajan 和 Cronquist 的石竹目及

Engler的中子目——本文作者)中10个科植物的细胞壁均含有酚类的阿魏酸ferulic acid, 而蓼目、白花丹目和报春花目的细胞壁不含这种成分。这大概是 Thorne 于1983年把原放在藜超目中的蓼目迁至山茶超目的原因。认为藜目最原始的科, 商陆科, 与山茶目有许多相同特征, 二者可能有共同的祖先。

将蛇菰科和锁阳科二科组成一目放在檀香超目的檀香目之后, 但认为可能并不接近檀香目。

认为鼠李科与胡颓子科相近(共同特征: 灌木或藤本, 常具刺, 花小, 绿色, 常无花瓣, 单性, 雄蕊与萼片互生, 插生在雄蕊间花盘的基部, 子房通常有2渐升胚珠或1颗生于基底胎座上), 将此二科组成一目, 放在锦葵超目中。

在1976年, 认为具分生心皮的马桑科接近芸香科; 在1983年, 根据Gary (1981) 的孢粉学工作, 以及Bohm和Ornduff (1981) 对马桑科叶的黄酮类的研究, 将马桑科作为一亚目, 放在芸香亚目和无患子亚目之间。根据豆科及橄榄科、漆树科和七叶树科均有具条纹的花粉(Baksi和Deb 1981), 以及其他方面的工作, 将原放在蔷薇超目蔷薇目中的豆科移到芸香超目中。

认为蔷薇超目处于其他双子叶植物各超目的中心位置, 具有许多与番荔枝超目和金缕梅超目相同的原始特征, 可能与金缕梅超目更为相近, 三者可能在早白垩纪时有共同祖先。将省姑油科放在蔷薇目中心皮多分生的木本群Cunoniineae中, 认为这科不应放在无患子科附近。将交让木科及黄杨科等均放在海桐花目中。

认为龙胆超目中原始的热带木本群与桃金娘超目有一些共同特征(叶为单叶, 对生, 全缘, 均具内生韧皮部, 维管束间附物纹孔, 和隔膜纤维), 可能此二超目有共同起源。认为车前科接近玄参科, 区别是这科为风媒传粉植物。将透骨草科Phrymataceae降级作为马鞭草科的亚科。

根据桔梗目的一些特征(主为草本植物, 叶为单叶, 互生, 无托叶, 花两性, 辐射对称, 具合瓣的钟状花冠, 雄蕊与花冠裂片互生, 花粉常有刺, 子房具中轴胎座)与茄目相似, 而将此目放在茄目之后。根据五膜草属Pentaphragma有与桔梗科不同的特征(花粉不同, 胚小, 叶不对称, 肉质, 韧皮部有少数或没有乳汁管, 导管分子较原始, 具棱角, 有侧面梯状穿孔和穿孔板), 将这属作为独立的科。

认为山茱萸超目与蔷薇目的虎耳草亚目和Cunoniineae亚目以及海桐花目有不少共同特征(木本, 木质部不特化, 花辐射对称, 两性, 花被二层, 五基数, 花瓣分生, 种子的胚不发育, 埋于丰富的胚乳中)而相近, 认为这超目与桃金娘超目和龙胆超目无亲缘关系。根据木质部不特化, 以及花、果实的特征, 认为红树科不应放在桃金娘目中, 而作为亚目放在山茱萸目中; 认为这科具大的萼片, 花药4室, 子房偶尔上位, 每室有2胚珠等特征, 要比山茱萸目其他群原始。将杉藻科放在小二仙草亚目中, 但认为与小二仙草科的相似是趋同演化现象, 其亲缘关系尚待确定。认为川续断目与山茱萸目有许多共同特征: 基本为木本植物, 木质部不特化, 叶无托叶, 花多两性, 四轮, 有二层花被, 花萼与子房贴生, 裂片极退化或发育时间晚, 子房之上有肉质花盘, 心皮数目少于花瓣, 每心皮有1个倒生、下垂的胚珠, 种子的胚小, 埋于丰富的胚乳中, 均有变为草本植物的趋势, 叶细裂, 花组成密集, 具苞片的头状花序, 心皮成熟时形成干燥、不开裂、具1种子的果实。1975年以来 Rertsma 等学

者的孢粉学研究说明五福花 *Adoxa moschatellina* 与接骨木属 *Sambacus* 和荚蒾属 *Viburnum* 非常相近，这三属在形态学和化学方面也有许多相似特征，Thorne 根据这些工作，将五福花属，近年发现的我国特有属，华福花属 *Sinodoxa* 和四福花属 *Tetradoxa*，以及接骨木属组成五福花亚科，根据荚蒾属建立五福花科的另一亚科，荚蒾亚科；这样，在 Thorne 系统，二百多年来有一属一种的五福花科大为改观。

Thorne 认为单子叶植物以单元起源于早白垩纪双子叶植物的祖先，并推测最早的单子叶植物（他称为 Promonocots）为：陆生草本，具根状茎，叶为单叶，宽披针形，全缘，具平行脉，有宽鞘；花两性，下位，三基数，虫媒传粉，雄蕊 8 + 3，花粉有单沟，心皮 8，分生。认为孑遗的大科，百合科，在现存单子叶植物中保留一些最原始类型，因此，在单子叶植物，Thorne 把百合超目放在开始的位置。

认为百合类中的各群之间的“间隙”狭窄，不应作为科级，而应作为亚科级处理，他的百合科包含 18 亚科，其中包括石蒜科、仙茅科等。根据兰科的第一个亚科 *Apostasioideae* 是兰科及百合类的过渡环节，认为不应该给予兰科以目的等级，而给以亚目等级。

认为泽泻目、大叶藻目及茨藻目三个水生目是一个自然群，可能与热带雨林的霉草目有共同起源，这三目相当进化，不可能如某些学者认为的是睡莲目或小檗目（即毛茛目——本文作者）与其他单子叶植物之间的演化干；认为由某些学者列出的有关双方的相似点，可能是由于在相同水生环境中发生的趋同演化现象。

认为天南星科中不特化的成员保留许多上述最早单子叶植物的特征；认为这科的进化群，水生大漂属 *Pistia* 为向浮萍科过渡的类型。

赞同 Muller Doblies 将香蒲科和黑三稜科合并成一个科的主张，但根据二属的区别特征，将二者各作为亚科处理；在 1976 年以前，将尸义的香蒲科作为一亚目放在天南星目中，在 1983 年，根据 P. J. Harris 和 R. D. Hartley 的研究，由于这科细胞壁含酚类化合物 phenolics，而将这科自天南星超目（不含酚类化合物）迁出另成立一单型超目，并认为与细胞壁也含酚类化合物的鸭跖草超目和棕榈目相接近。

认为棕榈科中不特化的成员也接近上述的最早单子叶植物。在 1976 年以前，将这科以及环花科 *Cyclanthaceae* 和露兜树科组成一超目。在 1983 年，根据 Harris 和 Hartley 的研究，由于棕榈科细胞壁中含酚类化合物，而露兜树科和环花科不含，遂将后者分出，各成立一超目。

在鸭跖草超目，由于不特化的成员保留有上述最早单子叶植物的许多特征，而认为这超目与单子叶其他超目有共同起源。在 1976 年以前，Thorne 将 *Haemoderaceae* 作为亚科放在百合科中，在 1983 年，根据这科含有草酸盐针晶体，细胞壁含有酚类化合物（百合超目不含此类化合物），而将这科从百合超目移至鸭跖草超目的雨久花亚目中，认为与雨久花科和田葱科 *Philydraceae* 相近。根据禾本科的生长习性，气孔，原始类型的花，花粉，种子等特征，将此科放在雨久花目中，又根据禾本科的子房一室，有一胚珠生于侧壁上，种子的胚生于角质或粉质胚乳的一侧，果实为颖果等特征，在本目中给以亚目等级。认为姜目与鸭跖草目有不少共同特征，如花有五轮，三基数，子房 3 室，成熟时变为室裂的具多数种子的蒴果，尤其与鸭跖花目的原始群，凤梨科相近（共有特征：花上位，鸟媒传粉，花序苞片明显，有隔膜蜜腺，胚珠倒生，蒴果，胚圆筒状，有相似的花演化趋势），据此认为姜目与凤

梨科有共同祖先。根据D.E.Stone等(1981)孢粉学的研究和P.B.Tomlinson(1962)的形态、解剖学研究,赞同将闭鞘姜属*Costus*及3近缘属自姜科分出作为独立的科,并指出与姜科等7科的区别特征:叶螺旋状排列,有闭合的筒状叶鞘,不同的叶舌,退化雄蕊侧生,具隔膜蜜腺,花粉有醋酸水解抗性,茎和叶的解剖特征以及毛的构造等特征。

Dahlgren系统^[1,3]

R.Dahlgren在1975年发表一被子植物分类系统,以后至1985年发表多数著作,不断改进其系统,其主要著作如下:

- 1975 A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters, *Int. Notis.*, 128: 119—174.
- 1977 A commentary on a diagrammatic presentation of the angiosperms in relation to the distribution of character states, *Plant Syst. Evol.*, Suppl. 1: 253—283.
- 1980 A revised system of classification of the angiosperms, *Bot. Journ Linn Soc.*, 80: 91—124.
- 1981 A revised classification of the angiosperms with comments on correlation between chemical and other characters (with S.R.Jensen and B.J.Nielson). In D. A. Young and D. S. Setgler (eds): *Phytochemistry and angiosperm phylogeny*, New York, pp 149—199.
- 1982 The monocotyledons; a comparative study (with H. T. Clifford). London; New York.
- 1983 General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nord. Journ. Bot.*, 3(1): 119—149.
- 1987 被子植物的进化和大系统的概况, 张芝玉译, 生物科学参考资料, 科学出版社, 22: 21—53.
- 1983 The importance of modern serological research for angiosperm classification. In U. Jensen and D. E. Fairbrothers (eds.): *Proteins and nucleic acids in Plant systematics*, Betc.
- 1983 *Monocotyledon evolution: characters and phylogenetic estimation*, (with F.N.Rasmussen), *Evol Biol.*, 16: 255—395.
- 1985 The families of the monocotyledons (with H.T.Clifford, P.F.Yeo etc.) .Berlin etc.

Dahlgren在被子植物的可能祖先问题上的看法与Takhtajan, Cronquist等大致相同,即认为可能是种子蕨,同时也主张单元起源。认为最初的被子植物可能有中等大的花(即非木兰科植物),花被不明显,雄蕊和心皮的数目不是很多。认为单子叶植物与双子叶植物的一些古老群有密切关系,是被子植物发展早期双子叶祖先干的一条分枝。在现存的双子叶植物中,认为Lactoridaceae,番荔枝科,金粟兰科及马兜铃科象单子叶植物的祖先,而不赞同Takhtajan及Cronquist的单子叶植物源于睡莲类的观点。其理由是:睡莲目的种子有丰富的外胚乳及发育的胚乳,而泽泻目的种子无外胚乳和胚乳;睡莲目的筛分子质体无蛋白质,而泽泻目和全部单子叶植物的筛分子质体均有蛋白质的三角形拟晶体;现在的睡莲目含有鞣花单宁ellagitannin,而单子叶植物无此化学成分。

Dahlgren的分类方法(给被子植物以纲的等级,用superorder超目作为双子叶植物及单子叶植物中的最高等级的群)和系统图(图4)的绘制方法与Thorne大致相同。利用系统图表示形态学、解剖学、孢粉学、胚胎学、化学等各方面特征在被子植物中分布的情况,是本系统的创举;Dahlgren对大量的特征分布图进行了深入、细致的分析,从中得出不少新观点。在其1983年修改的系统中,将被子植物划分为33超目,108目,369科。其中单子叶

植物为8超目, 22目, 91科。在1985年的单子叶植物专著中, 对单子叶植物的分类做出多处重要变动, 制定一新系统, 将单子叶植物划分为23超目, 23目, 102科。全部名录如下:

(一) 双子叶植物

1. 木兰超目: 番荔枝目(番荔枝科, 肉豆蔻科, *Eupomatiaceae*, *Austrobaileyaceae*, *Cannellaceae*), 马兜铃目(马兜铃科), 大花草目(大花草科, *Hydnoraceae*), 木兰目(*Winteraceae*, *Degeneriaceae*, *Himantandraceae*, 木兰科), *Lactoridales* (*Lactoridaceae*), 金粟兰目(金粟兰科), 八角目(八角科, 五味子科), 樟目 [*Amborellaceae*, *Trimeniaceae*, *Monimiaceae*, *Gomortegaceae*, 蜡梅科, 樟科(包括莲叶桐科)] , 莲目(莲科 *Nelumbonaceae*)。

2. 睡莲超目: 胡椒目(三白草科, 胡椒科), 睡莲目(*Cabombaceae*, 金鱼藻科, 睡莲科)。

3. 毛茛超目: 毛茛目(木通科, 大血藤科, 防己科, 独叶草科 *Kingdoniaceae*, 星叶草科, 毛茛科, 小檗科, 白葵根科 *Glaucidiaceae*), 罂粟目(罂粟科, 紫堇科)。

4. 石竹超目(商陆科, 落葵科, 马齿苋科, *Stegnospermataceae*, 紫茉莉科, 番杏科, *Halophytaceae*, *Didiereaceae*, 仙人掌科, *Hectorellaceae*, 藜科、苋科, 粟米草科, 石竹科)。

5. 蓼超目(蓼科)。

6. 白花丹超目(补血草科 *Limoniaceae*, 白花丹科)。

7. 锦葵超目: 锦葵目(梧桐科, 杜英科, *Plagiopteraceae*, 红木科, *Cochlospermaceae*, 半日花科, *Sphaerosepalaceae*, *Sarcolaenaceae*, *Huaceae*, 椴树科, 龙脑香科, 锦葵科, 木棉科), 荨麻目(榆科, 桑科, *Cecropiaceae*, *Barbeyaceae*, 大麻科, 荨麻科), 大戟目(大戟科, *Simmondsiaceae*, *Pandaceae*, *Aextoxicaceae*, 毒鼠子科), 瑞香目(瑞香科, *Gonystylidaceae*), 鼠李目(鼠李科), 胡颓子目(胡颓子科)。

8. 堇菜超目: 堇菜目(大风子科, 西番莲科, 十齿花科, *Peridiscaceae*, *Scyphostegiaceae*, 堇菜科, *Turneraceae*, *Malesherbiaceae*, *Achariaceae*, 番木瓜科), 葫芦目(四数木科, 秋海棠科, 葫芦科), 杨柳目(杨柳科), 柽柳目(柽柳科, 瓣鳞花科), 白花菜目(白花菜科, 十字花科, *Tovariaceae*, 木樨草科, *Gyrostemonaceae*, *Batidaceae*, 辣木科), 刺茉莉目(刺茉莉科)。

9. 山茶超目: 五桠果目(五桠果科), 芍药目(芍药科), 山茶目(旌节花科, 五列木科, *Marcgraviaceae*, *Quiinaceae*, 钩枝藤科, *Dioncophyllaceae*, 猪笼草科, *Medusagynaceae*, *Caryocaraceae*, *Strasburgeriaceae*, 金莲木科, *Oncothecaceae*, *Scytopetalaceae*, 玉蕊科, 山茶科, *Bonnetiaceae*, 藤黄科, 沟繁缕科)。

10. 报春花超目: 报春花目(紫金牛科, 桐花树科 *Aegicerataceae*, *Theophrastaceae*, 报春花科, 破布木科 *Cordiaceae*), 柿树目(山榄科, 安息香科, *Lissocarpaceae*, 柿树科)。

11. 蔷薇超目: 昆栏树目(昆栏树科, 水青树科), 连香树目(连香树科, 领春木科), 金缕梅目(金缕梅科, 法国梧桐科, *Myrothamnaceae*), *Geissolomatales* (*Geissolomataceae*), *Balanopales* (*Balanopaceae*), 壳斗目(壳斗科, 榛科, 桦木科), 胡桃

目(马尾树科,胡桃科),杨梅目(杨梅科),木麻黄目(木麻黄科),黄杨目(黄杨科, Didymelaceae, 交让木科), Cunoniales (Cunoniaceae, Baueraceae, Brunelliaceae, Davidsoniaceae, Eucryphiaceae, [Bruniaceae, Grubbiaceae]), 虎耳草目(虎耳草科, Brexiaceae, 醋梨科, Greyiaceae, 鼠刺科 Iteaceae, Cephalothaceae, 景天科), 茅膏菜目(茅膏菜科, Lepuropetalaceae, 梅花草科), Gunnerales (Gunneraceae), 蔷薇目(蔷薇科, Neuradaceae, 苹果科 Malaceae, 桃科 Amygdalaceae, Crossosomataceae, Surianaceae, Rhabdodendraceae)。

12. 川苔草超目(川苔草科)。

13. 山龙眼超目(山龙眼科)。

14. 桃金娘超目: 小二仙草目(小二仙草科), 红树目(红树科), 桃金娘目 [Psiloxylaceae, Heteropyxidaceae, 桃金娘科, 柳叶菜科, 菱科, 千屈菜科(包括海桑科和石榴科), 使君子科, 野牡丹科, 谷木科 Memecylaceae, 隐翼科, Oliniaceae, Penaeaceae, Rhynchocalycaceae, Alzateaceae], Chrysobalanales (Chrysobalanaceae)。

15. 豆超目(含羞草科, 云实科, 豆科)。

16. 芸香超目: 无患子目(马桑科, 漆树科, Leitneriaceae, Podoaceae, 无患子科, 七叶树科, 槭树科, Akaniaceae, 钟萼木科, Emblingiaceae, 省姑油科, Melianthaceae, 青风藤科, 沧花树科 Meliosmaceae, 牛栓藤科), 芸香目(芸香科, Ptaeroxylaceae, Cneoraceae, 苦木科, Tepuianthaceae, 橄榄科, 楝科), 远志目(金虎尾科, Trigonaceae, Vochysiaceae, 远志科, Krameriaceae), 牻牛儿苗目(蒺藜科, 白刺科 Nitrariaceae, 骆驼蓬科 Peganaceae, Balanitaceae, 古柯科, Humiriaceae, 亚麻科, Ctenolophonaceae, Ixonanthaceae, Lepidobotryaceae, 酢浆草科, 牻牛儿苗科, Vivianiaceae, Ledocarpaceae, 薰倒牛科 Biebersteiniaceae, Dirachmaceae), 凤仙花目(凤仙花科), 旱金莲目(Limnanthaceae, 旱金莲科)。

17. 檀香超目: 卫矛目[卫矛科(包括希藤科), Stackhousiaceae, Lophopyxidaceae, 心翼果科 Cardiopteridaceae, Corynocarpaceae], 葡萄目(葡萄科), 檀香目(铁青树科, 山柚子科, 桑寄生科, Misodendraceae, Eremolepidaceae, 檀香科, 槲寄生科)。

18. 蛇菰超目(锁阳科, 蛇菰科)。

19. 五加超目: 海桐花目(海桐花科, Tremandraceae, Byblidaceae), 五加目(五加科, 伞形科)。

20. 菊超目: 桔梗目(五膜草科, 桔梗科, 半边莲科), 菊目(菊科)。

21. 茄超目: 茄目(茄科, Sclerophyllaceae, Goetzeaceae, 旋花科, 菟丝子科, Cobaeaceae, 花荵科), 紫草目(田基麻科, 厚壳树科 Ehretiaceae, 紫草科, Lennoaceae, Hoplestigmataceae)。

22. 山茱萸超目: Fouquieriales (Fouquieriaceae), 杜鹃花目(猕猴桃科, 山柳科, Cyrillaceae, 杜鹃花科, 岩高兰科, 水晶兰科, 鹿蹄草科, Epacridaceae, Roridulaceae, 岩梅科), 杜仲目(杜仲科), Sarraceniales (Sarraceniaceae), 山茱萸目(Garryaceae, 八角枫科, 蓝果树科, 山茱萸科, 珙桐科, Escalloniaceae, 青荚叶科

Helwingiaceae, 鞘柄木科Torricelliaceae, 桃叶珊瑚科Aucubaceae, Aralidiaceae, Phellinaceae, 冬青科, Paracryphiaceae, Sphenostemonaceae, 山矾科, 茶茱萸科, Montiniaceae, Columelliaceae, 丝滴草科, Styliaceae, Alseuosmiaceae, Anisophyllaceae, 绣球科Hydrangeaceae, 接骨木科Sambacaceae, 忍冬科, 莢蒾科Viburnaceae, 五福花科), 川续断目(败酱科, 双参科Triplostegiaceae, 川续断科, 刺续断科Morinaceae, Calyceraceae)。

23. 刺莲花超目(刺莲花科Loasaceae)。

24. 龙胆超目: 草海桐目(草海桐科), 木樨目(木樨科), 龙胆目(Desfontainiaceae, 马钱科, Dialypetalanthaceae, 茜草科, 假繁缕科, 睡菜科, 龙胆科, Saccifoliaceae, 莢竹桃科, 萝藦科)。

25. 唇形超目: 玄参目[紫葳科, 苦檻蓝科, 苦苣苔科, 醉鱼草科Buddlejaceae, 玄参科(包括列当科), Globulariaceae, Selaginaceae, Stibaceae, Retziaceae, 车前科, 蕁藻科, 胡麻科, 茶菱科, Trapellaceae, 角胡麻科, 爵床科], 杉藻目(杉藻科), 唇形目[马鞭草科(包括透骨草科), 唇形科, 水马齿科], Hydrostachyales (Hydrostachyaceae)]。

(二) 单子叶植物

1. 百合超目: 薯蓣目(毛茛薯科Trichopodaceae, 薯蓣科, 蒟蒻薯科, 百部科, 重楼科Trilliaceae, 菝葜科, Petermanniaceae), 天门冬目(Philesiaceae, Luzuriagaceae, 铃兰科Convallariaceae, 天门冬科Asparagaceae, 假叶树科Ruscaceae, 龙血树科Dracaenaceae, Nolinaceae, Asteliaceae, Hanguanaceae, Dasypogonaceae, Calectasiaceae, Blandfordiaceae, xanthorrhoeaceae, 龙舌兰科Agavaceae, 仙茅科Hypoxidaceae, Tecophilaeaceae, Cyanastraceae, Eriospermaceae, Ixioliriaceae, Phormiaceae, Doryanthaceae, 萱草科Hemerocallidaceae, Asphodelaceae, Anthericaceae, Aphyllanthaceae, Funkiaceae, 风信子科Hyacinthaceae, 葱科Alliaceae, 石蒜科), 藜芦目Melanthiales (藜芦科Melanthiaceae, Campynemaceae), 水玉簪目(水玉簪科, Thismiaceae, Corsiaceae), 百合目(Alstromeriaceae, Colchicaceae, Uvulariaceae, Calochortaceae, 百合科, Geosiridaceae, 鸢尾科, 假兰科Apostasiaceae, 杓兰科Cypripediaceae, 兰科)。

2. 天南星超目(天南星科, 浮萍科)。

3. 霉草超目(霉草科)。

4. 泽泻超目: 泽泻目(水蕹科, 花蔺科, Limnocharitaceae, 泽泻科, 水鳖科), 茨藻目(Scheuchzeraceae, 水麦冬科, Juncaginaceae, 眼子菜科, Posidoniaceae, 大叶藻科Zosteraceae, 角果藻科Zannichelliaceae, 丝粉藻科Cymodoceaceae, 茨藻科)。

5. 凤梨超目: Velloziales (Velloziaceae), 凤梨目(凤梨科), 田葱目(田葱科), Haemodorales (Haemodoraceae), 雨久花目(雨久花科), 香蒲目(黑三稜科, 香蒲科)。

6. 姜超目: 姜目(兰花蕉科, 芭蕉科, Heliconiaceae, 旅人蕉科Strelitziaceae, 姜科, 闭鞘姜科Costaceae, 美人蕉科, 芨叶科)。

7. 鸭跖草超目, 鸭跖草目 (鸭跖草科, *Mayaceae*, 黄眼草科 *Xyridaceae*, *Rapateaceae*, 谷精草科), *Hydatellales* (*Hydatellaceae*), 莎草目 (灯心草科, *Thurniaceae*, 莎草科), 禾本目 (鞭藤科, *Joinvilleaceae*, 禾本科, *Ecdeiocoleaceae*, *Anarthriaceae*, 帚灯草科 *Restionaceae*, 刺鳞草科)。

8. 环花超目 (环花科 *Cyclanthaceae*)。

9. 棕榈超目 (棕榈科)。

10. 露兜树超目 (露兜树科)。

Dahlgren 根据对被子植物各方面特征的全面分析, 对各群的亲缘关系及分类处理等形成了许多创见, 例如, 在双子叶植物中: 关于胡椒目和睡莲目有含丰富外胚乳及胚乳的种子 (在其他木兰超目及毛茛超目, 种子只有胚乳, 无外胚乳), 认为这种现象不会是由于趋同演化的结果, 此外再加上这二目的筛分子质体含淀粉 (S-型), 花粉具单沟, 有相似的叶等共同特征, 认为这二目为姊妹群 *sister groups*, 将二者组成一超目, 放在原始的木兰超目之后。赞同植物化学家 Hegnauer (1969) 的意见, 根据海桐花目 (原放在蔷薇科或虎耳草科附近) 和五加目均有树脂道, 均含聚乙炔 *Polyacetylenes*, 有相似构造的花, 将此二目放在一起组成一超目。根据含有环烯醚萜类化合物 *iridoid compounds*, 胚珠有 1 层珠被及薄珠心等特征, 将过去放在荨麻目或金缕梅目附近的杜仲目, 和 Takhtajan、Cronquist 及 Thorne 放在山茶目附近的杜鹃花目, 均移至山茱萸目附近, 将过去放在虎耳草科附近的绣球科, 过去放在卫矛科附近的冬青科、茶茱萸科 (均子房上位) 等科, 以及合瓣的山矾科、忍冬科、接骨木科、丝滴草科等科均移至山茱萸目中。

本系统的头两个超目, 木兰超目和睡莲超目, 与 Takhtajan 的木兰亚纲基本相同。认为在原始的木兰超目中广泛分布的特征为: 原始的木材; 筛分子质体含蛋白质 (P-型); 叶互生, 无托叶; 叶有精油细胞; 含苯基异喹啉生物碱; 花被有时有三基数的趋势; 雄蕊扁, 叶状, 小孢子囊生于雄蕊顶端之下, 花粉具沟, 有 2 核; 雌蕊群有分生心皮或具 1 心皮; 胚乳细胞型。

本系统的第 4—6 超目, 石竹超目, 蓼超目及白花丹超目, 与 Takhtajan 及 Cronquist 的石竹亚纲基本相同。

认为锦葵目的演化趋势: 原来的外轮对萼雄蕊失去一轮雄蕊, 其他的一轮变成多数并离心发育, 常成束, 或全部合生成柱; 其花粉与石竹目的相似, 多变异, 但趋向多孔类型; 心皮有时发生次生性数目的增加。与 Thorne 相同, 将荨麻目, 大戟目、鼠李科 (与葡萄科分开)、胡颓子科、以及瑞香科与锦葵目放在一超目中, 但认为后三科的亲缘关系尚不明确, 需作进一步的研究。本系统的锦葵超目、堇菜超目、山茶超目及报春花超目等 4 超目大致与 Takhtajan 的五桠果亚纲相当, 主要区别在于根据化学成分及胚珠特征, 杜鹃花目被迁至山茱萸目附近 (见上)。

指出昆栏树科, 水青树科、连香树科和领春木科具有无导管、心皮分生或近于分生, 胚乳细胞型等原始特征而接近木兰超目, 并指出这 4 科的系统位置非常孤立。赞同 Petersen 和 Faribrother (1979) 根据血清学研究提出的应把杨梅目和胡桃目与壳斗目放在一起的观点。认为金缕梅目通过法国梧桐科和 *Myrothamnaceae* 等与壳斗目和桦木目相连接。指出 *Cunoniales* 具有一些很原始的特征: 导管常有梯状穿孔板, 花下位, 心皮分生或近于分生,

胚小，埋于丰富的胚乳中，认为这个群把金缕梅目与虎耳草目和蔷薇目连接起来。根据蔷薇目的花常具托杯hypanthium，种子通常无胚乳，以及有关胚胎学和化学特征，认为这目与桃金娘目相近。根据Dickison (1981) 等学者的工作，将豆目自蔷薇超目分出，但不放在无患子科和牛栓藤科附近，而是成立一独立超目，放在芸香超目之前。根据Chrysobalanaceae的雌蕊由合生心皮形成，具一基生花柱，胚珠直立，花通常左右对称，气孔平列型，含有矽质，叶具石细胞，以及其他花粉和解剖学特征与蔷薇目不同，以及与桃金娘目均有单叶，托杯和其他相似特征，而将这科自蔷薇目移出迁至桃金娘目之后作为一独立目。

赞同Raven等(1981)对桃金娘目的划分范围及特征：具双韧维管束和附物纹孔，这二特征常与托杯特征相联系；叶常有不发育的多裂托叶；胚珠具二层珠被和厚珠心，胚乳核型，常含有鞣花单宁。根据桃金娘目的上述定义，认为小二仙草科和红树科均不应属于这目。

指出其芸香超目的特征为：花基本上是下位的，具五轮，五基数，雄蕊外轮对瓣到外轮对萼或具单轮；胚珠通常具二层珠被，厚珠心，胚乳核型，种子无胚乳；普遍具树脂。根据马桑科具分生心皮和富含单宁，认为这科与漆树科有密切亲缘关系。根据凤仙花科的以下特征：不含糖醇酯glucosinolates，含单酸结晶和多酚化合物polyphenolic acids，花左右对称，内珠被仅在珠孔部分存在，胚乳细胞型，有顶生的胚乳吸器，认为是一个孤立的科，将其作为一单型目处理。将含糖醇酯的旱金莲科和Limnanthaceae组成一个目。

认为根据葡萄科的所有特征，以及其含蛋白质的筛分子质体（在檀香超目、芸香超目、锦葵目等多数目均含淀粉），认为此科的系统位置难于确定。认为蛇菰科及锁阳科的亲缘关系也不清楚。

根据五加目和菊目的共有特征：花的基本构造，相似的胚胎学特征，花粉具三核，叶无托叶，节具多叶隙，含聚乙炔和倍半萜内脂sesquiterpene lactones，认为这二目有亲缘关系。

规定桔梗目和菊目的化学特征是含有聚乙炔和菊粉inulin，而不含环烯醚萜类物质。据此将草海桐科（迁至龙胆超目）、丝滴草科（迁至山茱萸目）、Calyceraceae（迁至川续断目）3科移出菊超目。

本系统的茄超目既不含菊超目的聚乙炔，也不含唇形超目和龙胆超目的环烯醚萜类化合物，而含多种其他有毒物质。

分布于南美洲的刺莲花科（花瓣多分生，雄蕊常多数，子房下位，有一室，具侧膜胎座）过去放在堇菜目等群中，本系统根据其胚胎学特征（胚珠有一层珠被，薄珠心，胚乳细胞型，有顶生胚乳吸器）和化学特征（含闭联环烯醚萜类物质seco-iridoids）而认为其接近山茱萸超目和龙胆超目，遂根据这科成立单型超目，放在这二超目之间。

与龙胆超目（含闭联环烯醚萜类物质）不同，唇形超目含碳环的环烯醚萜类carbocyclic iridoids物质。根据胚胎学特征和化学特征，将原放在小二仙草目的杉藻科移至唇形超目中，认为可能与玄参目的车前科相近，将这科作为单型目，放在玄参目之后。

Dahlgren通过特征分析，发现在单子叶植物中，薯蓣目植物具有最多的双子叶植物特征，遂认为这个群是单子叶植物中比较原始的，并推断最初单子叶植物的形态：草本，具短而粗的茎或根状茎；叶片宽，有明显叶柄，无叶鞘，具网状脉；花下位，三基数，花被不

明显, 雄蕊稍扁, 小孢子囊位于雄蕊顶部之下, 花粉有单沟, 心皮分生, 胚乳嚼烂状 *ruminate*, 丰富, 胚小, 胚芽近顶生。他指出, 这种最初的单子叶植物早已绝灭了。在现在的单子叶植物中, 认为分布于东南亚热带的毛足薯属 *Trichopus* 最接近他想象的上述原始植物。毛足薯属的心皮合生, 并且花上位, 具下位子房, 与上述植物不符, 另一方面, 其花三基数, 小孢子囊位于雄蕊顶端之下, 种子有丰富的嚼烂状胚乳, 这些特征都与木兰类的番荔枝科相似, 可能代表了祖先的特征。这样, 薯蓣目在本系统中成了单子叶植物的中心群, 但 *Dahlgren* 指出, 现在的这个目并不相当于假设的祖先。

认为从上述的与薯蓣目近似的单子叶植物祖先群可能朝几个方向演化。一些演化枝演化出百合复合群, 天门冬目、百合目、水玉簪目和藜芦目可能代表了四条平行的演化枝。第二条演化主枝可能演化出天南星超目、霉草超目和泽泻超目。第三条主枝上出现的群为凤梨目、姜目和鸭跖草目, 三者可能共同起源于最初的单子叶植物。至于棕榈目、环花目和露兜树目, 他们的亲缘关系不清楚; 环花目可能从前薯蓣目-前天南星目演化路线的早期衍生而出; 棕榈目和露兜树目、凤梨目等可能有共同祖先。

根据对所有特征的分析, 认为茜萼薯科与薯蓣科的 *Stenomneris*, 毛足薯科和百部科的金刚大属 *Croomia* 和 *Pentastemona* 二属相近。根据叶的形态和花的构造, 认为过去放在天门冬目中的菝葜科和 *Petermanniaceae* 放在薯蓣目中较好, 认为这二科是这二目的联系环节。

天门冬目的果实和种子很特殊, 在具蒴果的成员及一些具浆果的成员 (如天门冬属 *Asparagus*, 山菅兰属 *Dianella Geitonoplesium*), 外珠被 *testa* 的外表皮有植物黑素 (*Phytomelan*) 层 (在其他单子叶植物无此物质), 其内表皮无小油滴, 本目的种皮的内珠被 *tegmen* 在种子成熟时解体, 形成一薄膜。根据这些特征, 认为天门冬目为单元的群。本目 (一些浆果科除外) 的花通常有隔膜蜜腺, 花被片无斑点, 花柱通常不分枝。认为天门冬目的 *Philesiaceae* (有花被蜜腺 *Perigonal nectaries*, 花被片有斑点) 是这目和百合目之间的中间环节。根据百合目的共同特征: 有花被蜜腺 (无隔膜蜜腺), 花被片有斑点, 胚乳核型, 认为本目是单元的群。根据上述特征, 将兰类的三个科放在百合目中, 而不认为这三科与水玉簪目有密切的亲缘关系, 同时认为兰类三科是在百合目中演化的, 遂将传统的兰目包括在百合目中, 也就是说取消了兰目。指出水玉簪目的胚乳沼生型, 花被片无斑点, 有隔膜蜜腺或子房壁分泌花蜜等特征, 而与百合目相区别。本系统的天门冬目及百合目的范围主要按照 *Huber* (1969) 的系统。

根据天南星超目、霉草超目及泽泻超目的共同特征: 花药外向, 有变形绒毡层, 胚胎发生为石竹型 (合子的顶生细胞横裂), 胚主为 *Urginea* 型, 认为这三超目复合体为单元群。

指出天南星超目与泽泻超目的相同特征: 茎无导管; 叶片与叶柄分化明显, 叶有叶鞘内鳞片; 花序穗状, 有佛焰苞 (如水麦冬科、水薹科); 有乳汁管; 花药外向; 有变形绒毡层及石竹型胚胎发育。天南星超目与薯蓣科的相似特征: 攀援习性; 叶的叶片及叶柄分化明显, 有网状脉; 不特化的穗状花序。根据上述推测天南星超目与原始的百合超目有共同的祖先, 而泽泻超目可能是其姊妹群。根据香蒲目以下特征: 茎有导管, 气孔平列型, 花粉具远极孔, 珠心组织有 1 周缘细胞 *Parietal cell*, 胚乳沼生型, 胚囊发育柳叶菜型, 果实为核果或蓇葖, 与天南星超目不同, 同此不同意天南星超目与香蒲目有亲缘关系的观点。不认为天

南星科的大漂属 *Pistia* (种子无胚乳) 是天南星科与浮萍科 (种子有胚乳) 的联系环节。

根据泽泻超目的进化特征: 根毛细胞比其他根表皮细胞短, 叶有叶鞘内鳞片, 种子无胚乳, 认为这超目为单元群。赞同 Singh 和 Sattler (1977) 关于一种北美慈姑 *Sagittaria cuneata* 花发生的研究结论, 即慈姑的多数雄蕊和多数分生心皮均系由 3 个原基通过多次分裂形成的, 因而是次生的现象, 同时认为泽泻科不是原始群。

指出凤梨超目、姜超目和鸭跖草超目的共同特征: 胚乳含淀粉, 角质层上蜡为望鹤兰型 *strelitzia* type, 细胞壁上有紫外荧光有机酸 Uv-fluorescent organic acid, 气孔有 2, 4 (- 6) 个副卫细胞。根据香蒲目的特征: 沼泽生, 叶二列, 茎的导管有梯状穿孔板, 含有草酸针晶体, 气孔为平列型, 花完全 (黑三稜科), 胚乳沼生型。含淀粉, 认为这目接近田葱目 *Philydrales* 和雨久花目。根据姜超目的不特化特征 (叶具叶柄, 叶片有羽状脉, 花有隔膜蜜腺, 含草酸针晶体, 花有 5 (- 6) 枚能育雄蕊, 种子的胚乳发育, 含淀粉, 细胞壁上有紫外荧光有机酸), 认为姜目与凤梨超目的雨久花目等相接近。认为鸭跖草超目与姜超目有密切的亲缘关系。

R. Dahlgren 十数年来, 发表了大量著作, 对被子植物系统发育及分类等方面的研究, 做出重要贡献, 但是, 十分可惜的是, 在 1987 年春季, 不幸因车祸遇难身亡。现在他的夫人 G. Dahlgren 正继续他的研究工作, 并已发表了数篇论文^[2]。

如本文开始所述, 近二十多年来, 被子植物研究工作大量涌现, 系统学家、分类学家, 以及孢粉学家、化学家、古植物学家等有关学科的专家们纷纷对有关被子植物系统发育或分类的各种问题提出新观点, 呈现出一派“百花齐放, 百家争鸣”的兴盛景象, 被子植物的研究出现了一个空前高潮。在此期间, 一些科的亲缘关系得到了明确, 例如: 假繁缕科 *Theligonaceae*, 过去被放在桃金娘目 (Engler 系统) 或藜科附近 (Hutchinson 系统), 通过 Wunderlich (1971)^[4] 的胚胎学研究, 揭示出这个科原来与合瓣的茜草科有紧密的亲缘关系, 遂被移至茜草科之后; 杨柳科过去曾被放在胡桃科、壳斗科附近 (Engler 系统) 或金缕梅科附近 (Hutchinson 系统), 近年来根据化学 (与大风子科的山桐子属 *Idesia* 均含水杨苷 *salicin*, 在其他被子植物无此物质), 寄生真菌 (栅锈菌 *Melampsora* 同时可寄生于杨柳科植物及山桐子属植物上), 及具花被的畸形花等研究工作 (Takhtajan 1980, Cronquist, 1981), 这科起源于大风子科的问题相当圆满地解决了; *Didieraceae* (分布于非洲马达加斯加岛) 过去曾被放在几个目中 (Cronquist 1981), 仙人掌科在 Engler 系统中作为一独立的目放在侧膜胎座目附近, 近年来这二科的化学特征 (均含有石竹目特有的甜菜拉因, 而不含花青素, 二科的筛分子质体均有石竹目特有的蛋白质丝) 得到了解, 再加上与石竹目相同的胚胎学特征, 这二科应是属于石竹目的植物就毫无疑问了。另外有不少科 (如原放在桃金娘目小二仙草科附近的杉藻科 *Hippuridaceae*, 原放在桃金娘目中的玉蕊科 *Lecythidaceae*, 原放在蔷薇科附近的豆科), 通过近年来有关形态学、孢粉学、化学等方面的工作, 了解到这些科的系统位置放错了, 但应迁入那些目中, 应与何科近缘, 目前还多少存在争论。在本文的介绍中可看到, 四个系统的作者通过对近年来以及过去的工作进行分析研究之后, 在不少方面取得了一致或近于一致的意见, 如对被子植物以单元起源于种子蕨, 对被子植物的原始群 (木兰亚纲) 的认识, 以及对石竹群 (中子目、石竹目或藜目), 蔷薇群、五椴果-山茶群、堇菜群、泽泻群、百合群、鸭跖草群等大群范围的划定, 对由虫媒的金缕梅日到风媒的

壳斗目, 木麻黄目的古老演化路线的认识等。但是另一方面, 对许多群的亲缘关系和分类处理等问题出现分歧, 如对胡桃目、荨麻目、杜仲目、大戟科、黄杨科、马桑科、青风藤科、鼠李科、葡萄科, 蛇菰科、锁阳科、檀香目、锈球科、海桐花科、川续断目、杜鹃花目、蒟蒻薯科、香蒲目等群的系统位置等问题、以及单子叶植物的起源及单子叶植物的原始群等问题。有时对一些群的亲缘关系问题上, 根据同样的特征, 竟得出截然相反的对立的解释, 例如: 对大花草目的Hydnoraceae的具单沟的花粉, Takhtajan认为是原始特征, 这大概是他把大花草目放在最原始的木兰亚纲中的主要原因之一, 而Cronquist则认为可能是由于强烈的寄生习性引起的一种演化上的逆转现象; Dahlgren根据化学(含聚乙炔)等特征, 将海桐花科从蔷薇目移至五加目, 而Cronquist认为, 在这里, 化学特征的相似乃是充斥于被子植物中的平行演化的反映; Dahlgren根据化学(含环烯醚萜类化合物)、胚胎学(胚珠具一层珠被及薄珠心)等特征, 将冬青科、茶茱萸科、锈球科、山矾科、忍冬科、五福花科、丝滴草科等不少科从其他目中移到山茱萸目中, 而Takhtajan (1987, 见前列文献) 则认为含如此内容的山茱萸目是个异质的heterogenous群。考虑到庞大的被子植物群在地球上经历了一亿多年的演化, 分化出多数演化枝和多种多样的群, 其中多数演化枝的祖先恐早已绝灭, 或中间联系环节早已丧失, 我们现在看到的各生存下来的群多是这些演化枝的末端, 在无充分化石证据的情况下, 再加上在被子植物中普遍存在趋同演化现象, 要追溯出各群遥远历史中的演化问题是极为困难的, 因此, 当前在大量特征被发现后仍出现各种分歧, 是不奇怪的, 同时, 从上述情况也可看到, 关于被子植物的研究, 要将其系统发育、亲缘关系, 以及分类等方面的问题均搞清楚, 绝非短期所能做到, 定还需要长时间的继续努力。

参 考 文 献

- [1] 路安民, 诺·达格瑞 (R. Dahlgren), 1984, 植物分类学报, 22(6): 497—508.
- [2] Dahlgren, G., 1989, *Bot. Journ. Linn. Soc.*, 100: 197—203.
- [3] Lu An-ming, 1989, *Cathaya*, 1: 149—160.
- [4] Wunderlich, R., 1971, *Oesterr. Bot. Zeitschr.*, 119: 329—394.