

世界樟科植物系统学研究进展^{*}

李捷, 李锡文

(中国科学院西双版纳热带植物园, 植物系统与保护生物学实验室, 云南 昆明 650223)

摘要: 就上世纪 90 年代以来世界樟科植物系统学研究进展, 从形态学、孢粉学、胚胎学、叶角质层研究、分子系统学以及生物地理学等 6 方面进行了综述性的回顾和展望。

关键词: 系统学研究; 樟科; 进展; 世界

中图分类号: Q 949 **文献标识码:** A **文章编号:** 0253- 2700(2004) 01- 0001- 11

Advances in Lauraceae Systematic Research on the World Scale^{*}

LI Jie, LI Xi Wen

(Lab of Plant Phylogenetics & Conservation Biology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

Abstract: Since the nineties of the twentieth century, Lauraceae systematic research progress on morphology, pollen morphology, embryology, leaf cuticle, molecular systematics and biogeography has been comprehensively reviewed in this text.

Key words: Systematic research; Lauraceae; Advances; World

樟科是一个较大的木本植物类群 (除草本寄生无根藤属 *Cassytha* 外), 约包含 50 属、2 500~ 3 000 种。此类群植物是被子植物中的基部类群之一, 有化石记录可追溯至白垩纪中期 (Drinnan 等, 1990; Eklund & Kvacek, 1998), 它们广泛分布于世界热带至亚热带地区, 目前其多样性中心位于亚太地区 and 热带美洲地区以及马达加斯加, 非洲中部只有少数种类。

樟科植物具有十分重要的经济利用价值, 许多种类是重要的经济用材树种、香料或芳香油和药用植物资源, 而鳄梨 (*Persea americana* Miller) 是广泛栽培的世界著名的热带水果。同时, 樟科植物也具有举足轻重的生态价值, 在旧世界的热带至亚热带森林中此类群植物扮演十分重要的角色, 是这一地区常绿阔叶林中一个关键主导类群; 在新世界的湿润森林中樟科也是十分常见的植物 (Gentry, 1988; van der Werff & Richter, 1996)。

尽管樟科植物起源古老、分布广泛、生态及经济价值显著, 然而我们对该类群植物系统演化关系的认识却十分匮乏, 许多类群间的亲缘关系是如此的紧密, 而使得类群间的界限变得含糊不清, 种类鉴别上难于把握, 阻碍了对其现有和潜在植物种类的开发与利用,

^{*} 基金项目: 国家自然科学基金 (3020017), 云南省自然科学基金 (2001C0008R), 中国科学院留学经费择优支持回国工作基金 (20010713093959), 教育部留学回国人员启动基金 (498)。

收稿日期: 2003- 10- 15, 2003- 10- 20 接受发表

作者简介: 李捷 (1967-) 男, 博士, 研究员, 主要从事植物系统学和保护生物学研究。

以及对该类群中处于濒危状态的树种实施有效的保护。我们对樟科植物的种类和分布缺乏了解的原因可归结为这样一个事实, 樟科中的许多植物种类是高大的乔木, 而其系统演化重要器官的花却又是那么的小和不显著, 十分困难采集得到。所有这些使得研究其系统进化显得尤为重要。

目前阻碍对樟科植物开展深入研究的主要原因是其缺乏一个被广泛接受, 并反映其系统演化的分类系统, 尤其是至今发表的诸多分类系统 (Nees, 1836; Meissner, 1864; Bentham & Hooker, 1880; Mez, 1889; Pax, 1889; Kostermans, 1957; Hutchinson, 1964; Rohwer, 1993) 都基于对同一套形态特征的不同认识。现在看来通过对这一套形态特征的再认识来构建一个樟科植物新的分类系统已是不太现实, 注入新的分类证据似乎已成必然 (van der Werff & Richter, 1996)。为此, 上世纪 90 年代初 Hyland 博士 (澳大利亚) 和 van der Werff 博士 (美国) 发起了这样一个国际合作项目: 对樟科植物类群进行多学科, 多手段的综合研究, 目的在于提出一个较为客观和准确的樟科新系统。下面就上世纪 90 年代以来世界樟科植物系统学研究进展做一个综述性的回顾。

1 形态学研究进展

严格地说, 樟科并不缺乏依据形态学研究所做的科内分类系统, 至今发表的分类系统有: Nees (1936), Meissner (1864), Bentham & Hooker (1880), Mez (1889), Pax (1889), Kostermans (1957), Hutchinson (1964) 和 Rohwer (1993), 它们有一个共同的特征即这些分类系统并没有得到广泛的接受和认可。但这些分类系统在对无根藤属 *Cassytha* 系统位置的认识上却是统一和一致的。无根藤属由于其形态上较为退化呈草质寄生状, 分泌绒毡层, 细胞型胚乳以及相对较大的中期染色体而被单独置于一亚科无根藤亚科 *Cassythoideae* (Rohwer, 1993)。

自从 1836 年 Nees 发表第一个樟科专类研究以来, 他所使用的这样一套形态学特征也为随后的诸多樟科分类系统研究中所采用。然而, 由于各个研究者对每一个形态特征重要性的认识不同, 所发表的樟科分类系统也就大相径庭, 这些分类系统的提出强烈地受到对重要形态特征选择的影响, 各个分类系统间的差异也就是反映出对这种选择的结果, 由于每一个研究者并没有对其所使用重要特征的选择做出必要和详细的解释与说明, 使得各个系统间表现得相当混乱含糊。

Kostermans 基于其长期的樟科野外考察和大量的形态学研究, 于 1957 年发表了一个在过去 40 年间广为接受的樟科分类系统。在此分类系统中, 5 个族被其确立: 花序具有总苞的木姜子族 *Tribe Litseeae* (代表类群木姜子属 *Litsea* 和山胡椒属 *Lindera*), 完全无“壳斗”(杯状果托)的鳄梨族 *Tribe Perseeae* (代表类群鳄梨属 *Persea* 和琼楠属 *Beilschmiedia*), 多少具有“壳斗”的樟族 *Tribe Cinnamomeae* (代表类群 *Ocotea* 和 *Nectandra*) 和具有下位子房、果实被包藏于增大的花被筒内的厚壳桂族 *Tribe Cryptocaryeae* (代表类群厚壳桂属 *Cryptocarya*)。然而, 近期的研究 (Chanderbali 等, 2001; Hyland, 1989; Rohwer 等, 1991; Rohwer, 1993, 2000; van der Werff, 1991, 2001) 指出该分类系统对属级分类群的界定与分类存在着很大的难度。

表面上看, 形态特征的组合有很多, 几乎所有的特征组合已在至今发表的各个分类系

统中得到了应用,但由于在樟科内这些形态特征存在着网织交错的变化,或者尚有未被发现新的特征组合,而使得对樟科内各个属和族的界定划分存在着长期的争论。一个好的分类系统的提出要求所使用的特征是可靠稳定,在所建立的分类类群中表现相当一致而没有例外出现。基于这样一个考虑,近年来的樟科形态学研究大都集中在对过去各分类系统建立时经常使用的一些形态特征的重新认识与评价。

在基于传统形态学特征所做的樟科各分类系统中,雄蕊花药药室数目即两药室与四药室是一个用于划分界定各属级甚至亚族级分类群极为重要的特征,仅仅依据花药药室数目的不同,一些新的分类类群被确立发表,如 *Litsea glutinosa* 中花药药室数目为 2 的标本被分离形成 *Lindera queenslandica* (Hyland, 1989), 拟樟木属 *Parasassafras* 中的两药室种类被独立成立华樟木属 *Sinosassafras* (李锡文, 1985)。但近年来,越来越多的学者对这一特征的重要性提出质疑 (Rohwer, 1993; Rohwer 等, 1991; Li, 2001; Li & Christophel, 2000; van der Werff, 2001; van der Werff & Richter, 1996)。

在樟科分类系统中存在有不少这样的“属对 (Genus Pairs)”,许多显然亲缘关系较为密切的种类由于花药药室数目的不同而被置于不同的属中。Rohwer 等人 (1991) 在检查了许多中美洲 *Aiouea* 属的种类后,发现仅依据花药两药室这些种类可归于单独一个属内,但若综合考虑其它形态特征,这些种类将与四药室的 *Ocotea* 属的种类有着密切的亲缘而很难加于区分;同样在检查新世界 *Endlicheria* 属的种类时,也发现除了药室的区分外许多种类更相似于 *Rhodostemonodaphne* 属中的种类。Hyland (1989) 在对澳洲樟科植物进行修订时发现倘若没有花药药室的区分,在旧世界热带至亚热带地区广泛分布的山胡椒属和木姜子属的种类是如此的亲缘相似,要想在世界范围对两属种类的划分简直是不可能的。更进一步,在同一属内的不同种类间药室数目的表现也是极为不稳定的,李锡文与李捷 (1991) 注意到椴果樟属中不同种类或甚至同一种内四药室与两药室的花药均有出现;van der Werff & Richter (1996) 也发现在新世界鳄梨属中既有 4 药室的种类,也有 2 药室的种类。正是基于对花药药室数目这一过去一直认为十分重要的形态特征的重新认识与评价,现在大家较为一致地认为对各个属级类群的界定划分不能再依据这样一个可变而缺乏稳定的形态特征,过去基于雄蕊特征所划分建立的属也被近期开展的形态学特征分支分析 (Li & Christophel, 2000) 和分子序列分析 (Li 等, 2003) 等结果证明为复系或并系类群而非自然类群。

另一个在以往的樟科分类系统研究中扮演着举足轻重作用的形态特征便是花序形态与类型。Rohwer (1993)、van der Werff & Richter (1996) 和 van der Werff (2001) 通过对樟科植物中各种花序形态的长期观察,认定依据花序的形态变异所认识的各种花序类型在樟科科内各族级类群中的表现是可靠稳定,对各大类群的划分界定具有很大的帮助。Rohwer (1993) 依据花序是否具有总苞,将樟科划分为两大类群即花序不具有总苞的鳄梨族 *Perseeae* 和花序具有总苞的月桂族 *Laureae*。在 Rohwer (1993) 的工作基础上, van der Werff & Richter (1996) 将不具有总苞的花序类型进一步细分,形成严格对生的圆锥状聚伞花序和非对生的圆锥状聚伞花序,并依据两种花序形态上的不同重新确立了包含 *Ocotea*、*Nectandra* 和 *Aniba* 等新世界属和鳄梨属、樟属 *Cinnamomum* 和楠属 *Phoebe* 等亚洲分布属在内的新鳄梨族,以及包含琼楠属、厚壳桂属和土楠属 *Endiandra* 的厚壳桂族。这样一种划分除考虑花序类型外,还借鉴了 Richter (1981) 所提供的木材与树皮的解剖学特征,此三大类群

的界定得到了这些解剖学特征的支持。

2 孢粉学研究进展

近期对樟科植物开展的花粉形态学研究表现出较为强烈的地区性特点。Raj & van der Werff (1988) 的研究对象是新世界热带樟科植物种类; van der Merwe 等人 (1990) 的花粉取样以南部非洲与热带非洲的樟科植物种类为主, 同时也采集了东南亚的花粉样品; 而汤庚国和向其柏 (1995) 的花粉形态学研究则集中于中国的樟科植物种类。

通过对新世界热带 17 个属 80 个种的花粉取样, 借助于光学显微镜 (LM)、扫描电子显微镜 (SEM) 和透视电子显微镜 (TEM) 的观察, Raj & van der Werff (1988) 详细描述记录了各属内花粉形态特征, 并在此基础上, 结合花粉形态特征对 Kostermans (1957) 所建立的族级分类类群和属级类群进行了讨论。孢粉学证据较好地支持对鳄梨族内鳄梨亚族 Subtribe Perseineae 与琼楠亚族 Subtribe Beilschmiedineae 的划分, 前者花粉粒具有高密度的细刺, 而后者细刺较少。同时, 檬果樟属 *Caryodaphnopsis* 的系统位置也被花粉形态特征所支持。然而, Kostermans (1957) 系统中 *Ocotea* 属的 3 个亚属 subgenus *Ocotea*, subgenus *Nectandra* 和 subgenus *Pleurothyrium* 间在花粉形态上表现出足够的变异, 认为应当提升作为属级类群。此外, 在花粉形态上 *Umbellularia* 表现出与木姜子属有着密切的亲缘关系, 而系统位置上表现孤立的厚壳桂属也拥有较为特化的花粉形态。

在 van der Merwe 等人 (1990) 对非洲樟科植物开展的花粉形态学研究中, 他们认为花粉形态上的变异对属级类群的认识与划分可以发挥一定的作用, 并提出了 4 种花粉类型。花粉为球状具细刺的第 1 种花粉类型在樟科植物中较为普遍, Kostermans (1957) 系统中的鳄梨族, 樟族, 木姜子族以及 *Hypodaphneae* 族均属这一类型; 扁球形无细刺的第 2 种花粉类型只见于厚壳桂族的植物种类中; 而无根藤的花粉球状具疣状突起属第 3 种花粉类型; 条状花粉的第 4 种类型仅出现在南部非洲分布的单种属 *Dahlgrenodendron* 属内。

中国樟科植物花粉形态表现出较多的花粉类型, 汤庚国和向其柏 (1995) 共提出 7 种花粉类型。厚壳桂型出现于厚壳桂属和新樟属 *Neocinnamomum*; 檬果樟型只见于檬果樟属; 山胡椒属、木姜子属和新木姜子属 *Neolitsea* 中的花粉为木姜子型; 月桂属 *Laurus* 的花粉为月桂型; 鳄梨型的花粉在鳄梨属、润楠属、楠属、赛楠属、油丹属 *Alseodaphne*、油果樟属 *Syndilis* 以及 *Ocotea* 均有发现; 檫木属 *Sassafras*、莲桂属、樟属、黄肉楠属 *Actinodaphne* 和 *Umbellularia* 的花粉均为檫木型; 无根藤属具有无根藤型花粉。根据檬果樟属花粉形态表现上的特殊性, 他们支持 Hutchinson (1964) 将其独立成一族的处理, 同时由于与木姜子型花粉较为相近, 而认为它与木姜子族有密切的亲缘关系。月桂属的花粉形态与木姜子族其它各属差别较大, 应当从该族中独立出来而另立一新族。

3 胚胎学研究进展

近期樟科植物胚胎学研究进展主要归功于 Heo 等人于 1998 年所开展的研究工作。此项研究共取样 23 个属 35 种, 在对每一个属的胚胎学特征进行了详细的描述与记录的基础上, 依据胚胎学性状对各类群间的系统亲缘关系进行了讨论。

由于细胞型胚乳只出现于无根藤属中, 胚胎学证据进一步支持无根藤属孤立的系统位

置; 虽然在其余的樟科植物类群中, 胚胎学性状表现出复杂的变异式样, 但 Heo 等人 (1998) 发现有两个胚胎学特征对理解各类群间的亲缘关系大有帮助, 一是花粉绒毡层类型 (腺质或变形); 二是成熟胚囊的位置 (位于珠心内或伸出珠心)。并依据此两项特征将樟科植物 (无根藤属除外) 分为两大类群: 腺质绒毡层且胚囊伸出珠心的琼楠类群, 包含有琼楠属、椴果樟属、土楠属和 *Potameia*; 变形绒毡层且胚囊位于珠心内的黄肉楠类群, 包含的属有黄肉楠属、*Aiouea*、*Apollonias*、樟属、*Hypodaphnis*、月桂属、*Licaria*、*Mezilaurus*、*Nectandra*、*Ocotea*、鳄梨属、楠属、檫木属和 *Umbellularia*。然而, 这两个胚胎学类群与 Kostermans (1957) 和 Rohwer (1993) 依据形态学特征划分的类群间并没有一致性, 也就是说他们的类群划分没有得到胚胎学证据的支持。相反 van der Werff & Richter (1996) 主要依据花序类型兼木材树皮解剖特征对樟科植物所做的类群划分, 在一定程度上得到了胚胎学证据的支持。

4 叶角质层研究进展

叶角质层特征已经成功地为许多类群的划分提供了有利的帮助, 如 Stockey & Ko (1986) 对 *Araucaraceae* 和 Christophel & Lys (1986) 对 *Myrtaceae* 所做的工作。同时, 对樟科类群的鉴定及地区樟科植物种类的识别也取得了令人满意的结果 (Hill, 1986; Ow 等, 1992)。1996 年 Christophel 等人开展了樟科植物叶角质层研究, 通过对 11 个属 70 多个樟科植物种类的叶角质层特征观察, 他们认为对樟科植物类群划分有帮助的叶角质层特征有三类: 一是正常细胞的细胞壁所表现的性状; 二是气孔器所具有的特征; 三是特殊细胞如毛状体, 毛状体基部和水孔所具有的特征。利用这三类叶角质层特征, 他们发现南半球广布属土楠属具有较为一致叶角质层特征如较平直的双层气孔突起, 同时借助这一特征可以较为容易地将其亲缘关系较近的琼楠属种类分割开。另外, 通过对比采自热带亚洲与热带美洲椴果樟属种类的叶角质层特征, 发现这些种类有一致的性状, 从而支持将他们置于椴果樟属中的处理 (Li & Li, 1991)。

李捷 (2001) 利用该手段对全球范围的木姜子属群开展叶角质层的深入研究, 共对该属群中的 10 个属 300 多个种进行了取样, 对每一个种的叶角质层做了认真仔细的观察与记录, 并用数量分析的方法对采集到的数据做了分析。分析结果显示所有的运算单元 (种) 混合在一起, 没有一个明显的分支与现今所接受的属级类群吻合一致, 叶角质层特征在各个类群间存在着较为复杂的网织交错, 属群中大的类群如木姜子属、山胡椒属、新木姜子属和黄肉楠属均包含了叶角质层特征迥异的亚类群在内, 各属级类群的系统分类地位没有得到叶角质层特征的支持。即使这样该项研究也显示叶角质层特征对属群内种类的识别仍然可以发挥积极的作用。在叶角质层深入研究的基础上, 结合花果形态特征, Li & Christophel (2000) 对该属群进行了分支分析。分析结果显示属群中大的类群如木姜子属、山胡椒属、新木姜子属和黄肉楠属均为复系或并系类群, 进一步说明花药药室特征虽然在对属群内种类的鉴定有一定价值, 但并不具有系统演化的意义, 对属间亲缘关系的确立不具有多大价值; 黄肉楠属应根据花序类型划分为两个类群, 一个以簇状假伞形花序为其特征, 一个以总状花序为其特征, 且两个类群具有不同的叶角质层特征 (Li & Christophel, 2003, unpublished data); 新木姜子属可划分为三出脉类群和羽状脉类群。另外, 一些新的

单系类群也在分支图中反映出来: 以杯状果托为特征的 *Litsea* Sect. *Cylindrophne-Lindera* Sect. *Cupuliformes*, 以花序基部微小苞片为特征的 *Sinosassafras-Parasassafras*, 以三出脉为特征的 *Lindera* Sect. *Unumbellatae-Lindera* Sect. *Daphnidium*, 和以总状花序具长梗为特征的 *Litsea* Sect. *Litsea-Lindera* Sect. *Aperula*。

5 分子系统学研究进展

目前 DNA 序列已广泛应用于植物系统发育的研究中, 使得这项技术成为对樟科植物系统学开展深入研究的另一合理和必然的选择。近期对樟科植物开展的分子系统学研究有三项: 一是 2000 年 Rohwer 利用叶绿体 DNA 中 *matK* 序列对整个樟科植物开展的研究; 二是 2001 年同样对整个樟科植物开展了分子系统学研究, 但 Chanderbali 等人的研究应用了多个叶绿体 DNA 片段和核 DNA 中 ITS 片段的序列; 三是近期李捷等人 (2003) 利用叶绿体 DNA 中 *matK* 和核 DNA 中 ITS 两片段序列对木姜子属群开展了研究工作。

Rohwer (2000) 的研究结果显示 *matK* 序列在樟科植物中反映出较低的变化速率 (信息位点只有 9.7%), 并且该序列在 3 个形态迥异种对的 1360 个核苷酸位点上表现出惊人的一致。尽管如此, 该序列的分析结果仍然为探讨樟科植物各类群的系统演化关系提供了一些有价值的资料。在 *matK* 序列分支图中, 琼楠属、厚壳桂属与土楠属构成一单系分支, 并且得到 100% 的靴带支持率。这一结果较好地与木材树皮解剖学 (Richter, 1981)、花序类型 (van der Werff & Richter, 1996) 和胚胎学 (Heo 等, 1998) 的研究结果吻合一致; 在过去的传统形态分类系统中, 由于具有截然相反的花冠管发育方式, 琼楠属-土楠属与厚壳桂属分属不同的系统位置, 现在看来基于如此多且一致的各种证据, 它们间在形态上差异显得微不足道。另外, 虽然分支分析结果显示真正具有下位子房且为热带非洲特有的 *Hypodaphnis* 与外类群间有许多共有的衍征, 构成樟科其余类群的姊妹群, 但依据其形态特征和胚胎学证据 (Heo 等, 1998), Rohwer (2000) 认为 *Hypodaphnis* 属应与厚壳桂属有密切的亲缘关系, 而应归入琼楠属-厚壳桂属的分支中。

在分支图中, 由油丹属、莲桂属、鳄梨属、楠属和 *Apollonias* 所构成的鳄梨属群也形成一单系分支。在形态上该分支属群有较为一致的表现即聚伞圆锥花序和不具“壳斗”, Rohwer (2000) 认为该属群是真正的系统演化聚合体。此外, 在木材结构上有明显差异的 *Chlorocardium* 与 *Mezilaurus* 和 *Williamodendron* 也组成了一单系分支。

Rohwer (2000) 的分析结果中最大的一个分支即他所称为的终端类群 (Terminal Group)。此终端类群中即包含有具假伞形花序和总苞片的月桂族的类群, 也包含有除前面提到的鳄梨属群以外具圆锥状聚伞花序的类群, 由于较低的序列位点变化, 包含于此分支中的众多类群间的系统演化关系没有得到很好的解决, 此终端类群在形态上很难找到任何一个共有衍征。在过去形态分类系统中所认可的月桂族的族级系统地位受到挑战与置疑, Rohwer (2000) 认为假伞形花序具总苞的月桂族很可能是具聚伞状圆锥花序的类群的姊妹群。

通过对现今所认识 55 个属中的 44 个属 122 个种的取样, 利用叶绿体 DNA 的 *trnE-trnF*, *trnT-trnL*, *psbA-trnH* 和 *rpl16*, 以及核 DNA 中的 26S 和 ITS 等区域片段的分子序列, Chanderbali 等人 (2001) 开展了樟科植物的分子系统学研究。他们的研究结果显示叶绿体的诸多分子标记和 26S 的部分分子序列的变化仅仅局限于樟科植物中的基部类群, 而

在 van der Werf & Richter (1996) 系统中鳄梨族和月桂族的类群间只存在有很小或没有位点变化, 只有 ITS 区域为解释鳄梨族和月桂族中各类群间系统演化提供了较多的信息位点变化。通过对分子序列进行各种归并形成的各类距阵 (距阵 I 包含 *trnL-trnF* 和 *psbA-trnH*; 距阵 II 包含叶绿体 DNA 中的 *trnL-trnF*, *trnT-trnL*, *psbA-trnH* 和 *pl16* 以及核 DNA 中的 26S; 距阵 I 由 ITS 序列组成) 的数据进行分析, 一些基于形态学性状所认识的类群如 van der Werf & Richter (1996) 系统中的厚壳桂族, Kostermans (1957)、van der Werf & Richter (1996) 和 Rohwer (1993) 等系统中的月桂族, Kostermans (1957) 的樟族, 以及 Rohwer (1993) 所界定的鳄梨族均得到了分子证据的支持。此外, 由过去系统位置不确定的类群组成的 *Chlorocardium-Mezilaurus* 分支也在分支图中显现。

厚壳桂属由于其坛状的花冠在果时发育成一个紧抱住果实仅顶端留有一小孔的“壳斗”, 在过去的分类系统中 (Kostermans, 1957) 被置于一个较为孤立的系统位置。但近期来自木材树皮解剖学 (Richter, 1981)、花序形态学 (van der Werf & Richter, 1996) 和胚胎学 (Heo 等, 1998) 等多学科证据显示厚壳桂属与琼楠属、土楠属、*Aspidostemon*、*Eusideroxylon*、*Potameia* 和 *Potaxylon* 等属间有着密切的亲缘关系, 这种关系也为 Rohwer (2000) 和 Chanderbali 等人 (2001) 所提供的分子证据所支持。并且在厚壳桂族分支中体现了子房具有一种伸长突出的趋势, 具有半下位子房的 *Eusideroxylon* 和 *Potaxylon* 在此分支中是其余具上位子房类群的姊妹群, *Aspidostemon* 与厚壳桂属是琼楠属、土楠属与 *Potameia* 等无壳斗类群的姊妹群。此外, Rohwer (2000) 所提出的 *Hypodaphnis* 与厚壳桂族有密切联系的观点也得到了部分分子序列 (*trnL-trnF*, *psbA-trnH*) 的支持。

虽然从形态学角度尚未考虑或提出 *Anaueria*、*Chlorocardium*、*Mezilaurus* 和 *Sextonia* 间存在有密切的亲缘关系, 但在 Chanderbali 等人 (2001) 依据分子数据的分析结果中显示它们可以构成一个具很高的靴带支持率的一单系分支, 并且与 Rohwer (2000) 的结果吻合一致。在这一分支中包含有两个亚分支: 叶片聚生于枝顶的 *Mezilaurus* - 属种新类群^① - *Sextonia* 分支和叶片对生的 *Anaueria-Chlorocardium* 分支。

鳄梨属群同样在 Chanderbali 等人 (2001) 的分析结果中再一次出现, 为一单系分支, 其范围包含有 van der Werf & Richter (1996) 系统中所有的无“壳斗”的类群和 Rohwer (1993) 系统中的鳄梨类群。然而, 在这包含有 400 多种植物、主要分布于热带亚洲的属群内对各类群间的界限划定却存在着很大的争议, 依据花药药室数目的不同将 *Apollonias* 与楠属, 莲桂属与油丹属进行划分受到越来越多的怀疑; 鳄梨属中的亚洲润楠亚属与旧世界的类群如油丹属、*Apollonias*、莲桂属与楠属形成一分支, 而鳄梨属中的美洲两亚属 Subg. *Eriodaphne* 与 Subg. *Persea* 却构成另一分支, 这说明鳄梨属并非单系类群。

在基于 ITS 序列的分支图中, 樟族构成另一分支, 包含了几乎所有新世界热带的大属如 *Aiouea*, *Aniba*, *Endlicheria*, *Licaria*, *Nectandra*, *Pleurothyrium*, *Rhodostemonodaphne* 和世界广布的樟属与 *Ocotea* 属。其范围等同于将檫木属, 黄肉楠和新樟属除外后 Kostermans (1957) 系统中的樟族。在此分支中, 包含有两个大的亚分支, 由樟属、*Mocinnodaphne* 以及 *Aiouea* 和 *Ocotea* 的部分种类组成的樟属群和 *Ocotea* 复合群。在 *Ocotea* 复合群中又可根据

① 指近於 *Mezilaurus* 属的新种属类群 (gen. & sp. nov. a novel taxon, aff. *Mezilaurus*)

类群的地理分布和形态特征将复合群划分为若干小分支：旧世界 *Ocotea* 分支，*Licaria* 属群分支，*Ocotea helicterifolia* 种组分支，*Nectandra coriacea* 种组- 狭义 *Nectandra-Pleurothyrium* 分支，以及狭义 *Ocotea* 分支。

近期李捷等 (2003) 对月桂族开展的分子系统学研究的结果显示，尽管叶绿体基因 *matK* 的序列只提供了非常有限的位点信息，此结果与 Rohwer (2000) 的一致。但与核 DNA 中 ITS 序列合并后仍然为讨论该族内类群间的系统演化关系提供了有益的启示。基于对两段 DNA 序列的分析结果，对月桂族的范围进行了重新的认识。传统处理上，檫木属与 *Umbellularia* 被置于月桂族内 (Kostermans, 1957; Rohwer, 1993; van der Werff & Richter, 1996)，但分子证据并不支持这样的处理，加之两类群在形态上与族内其它类群间存在较大的差异，如在檫木属中内向药室只限于外侧两轮的雄蕊，花序为总状而非假伞形状；在 *Umbellularia* 中花为两性，内轮雄蕊为外向。鉴于此，李捷等 (2003) 主张将这两属从月桂族中分离出来。

此项研究还进一步证明过去仅依据花药药室对山胡椒属与木姜子属的划分界定是不自然的，分析结果显示两类群是复系或并系类群而非单系类群。此外，该族内的另外两个大的属黄肉楠属与新木姜子属也被证明并非单系，而各自包含了在花序类型与脉序类型上完全不同的类群。分子证据显示许多过去用于对类群界定划分的特征并非同源，而是趋同演化的结果。根据分子序列的分析结果，同时对比月桂族中出现的各种花序类型，李捷等 (2003) 认为花序特征是解决该族内各类群间系统演化关系的关键性状，并提出了 3 种花序演化序列。短枝型花序出现于月桂属分支中，在该分支的各类群中具有该花序演化的各个阶段；木姜子属分支中的各个类群也反映了聚伞圆锥型花序的不同演化阶段；而簇生型花序被分为 I 型和 II 型，分别处于山胡椒属分支和黄肉楠属 II 分支中，两型间的区别在于前者中顶芽的两侧各有一个假伞形花序，而在后者中有多个假伞形花序聚生于顶芽周围。

6 生物地理学研究进展

在利用 *matK* 序列对樟科植物进行分子系统学研究的基础上，Rohwer (2000) 对分支图中出现的各分支类群的地理分布做了分析，可以划分为两大类群：冈瓦那古陆类群与劳亚- 南美类群。

包含泛热带分布的无根藤属、厚壳桂属和琼楠属的基部分支类群由于其在南半球有许多种类代表而被定义为冈瓦那古陆类群。由新世界热带分布的 *Chlorocardium*、*Mezilaurus* 和 *Williamodendron* 组成的分支其系统位置已经决定是由冈瓦那类群起源，这些属的现今于南美洲局限分布或许提供了其与姊妹群的共同祖先在南美洲这样一个证据。在其余的分支中形成了 3 个地理类群，其一包含了众多亚洲- 美洲间断分布的类群，而这些类群中具有最多样的形态特征提示旧世界与新世界间的迁移散布发生多次，间断隔离分布可以归于冈瓦那古陆的分离，亚洲- 美洲间断分布的类群檫木属、山胡椒属、木姜子属、鳄梨属和樟属在分布上虽有重叠但具有不同的分布式样；第 2 个地理类群是由仅局限分布于热带美洲的类群组成，形态上这些类群有较为同源一致的性状特征如聚伞圆锥花序，规则的三基数花和明显的“壳斗”；从鳄梨属群和木姜子属群中衍生并局限分布于亚洲的类群如油丹属、莲桂属、楠属以及黄肉楠属和新木姜子属构成第 3 个地理类群，它们无疑是劳亚古陆起源。

同样是在利用分子序列对樟科植物进行分子系统学研究的基础上, Chanderbali 等 (2001) 也对分支图中出现的各分支类群的地理分布做了分析, 将樟科植物归纳为两大地理分布类群, *Hypodaphnis* 属、厚壳桂族、无根藤属和 *Chlorocardium-Mezilaurus* 分支为南半球分布类群; 而檬果樟属、新樟属、鳄梨属群、樟属群以及月桂属群则形成亚洲和泛太平洋分布类群, 并且这两大类群的分布与冈瓦那古陆和劳亚古陆的地质历史是吻合一致的。

Chanderbali 等 (2001) 的分析结果显示, 在跨古地中海迁移散布相对容易时, 樟科植物开始辐射散布开来, 并且在晚白垩纪一些基部类群已在冈瓦那古陆与劳亚古陆上建立起来。被置于厚壳桂族中具有冈瓦那地质历史背景的许多类群, 与南美洲分布的 *Chlorocardium-Mezilaurus* 分支类群代表着不同的冈瓦那古陆演化系列; 檬果樟属与新樟属是中至晚白垩纪劳亚古陆樟科植物区系的现今代表; 置于鳄梨族-月桂族分支中其余类群是在早始新世从劳亚古陆上开始辐射散布, 所以无“壳斗”的类群被归入鳄梨属群中, 有“壳斗”的类群形成大多数系统所认可的月桂族。月桂族是劳亚古陆在亚洲的残余种类。鳄梨属群和樟属群的现今热带泛太平洋间断分布格局是由于始新世与渐新世期间全球气候变冷导致北热带植物群^① (Boreotropical flora) 紧缩所致。*Ocotea* 复合群的跨大西洋间断分布可能是从马德里-古地中海 (Madrean-Tethyan) 古分布衍生而来。这些发现支持当今樟科植物的大多数类群是劳亚古陆起源, 而相当多的新世界热带分布类群是由早中新世散布到南美的 *Ocotea* 复合群衍生而来。

在论述樟科木姜子属群的起源与演化时, 李锡文 (1995) 认为该属群起源于古北大陆南部与古南大陆北部, 以及古地中海周围热带地区, 起源时间不早于中白垩纪, 中国南部至印度马来西亚可能是这一属群的起源和分化中心, 并从这里向热带美洲及大洋州扩散。

7 结束语

从以上 6 个方面综述性回顾中, 不难看出世界樟科植物系统学的研究似乎都表明在樟科植物形态上最为可靠的特征是“花序”。因此展望未来, 我们认为彻底弄清楚樟科植物的“花序”, 了解它有多少个基本类型和形态变异, 各类型和变异的起源方式、演化阶段以及彼此之间的联系等问题, 利用多学科、多手段寻求证据, 特别是分子证据是解决世界樟科植物系统学研究关键问题中的关键, 也是建立世界樟科植物自然系统的一个必要前提。只有在建立世界樟科自然系统基础上, 其生物地理才能得以合理诠释。

〔参 考 文 献〕

- Bentham G, Hooker JD. 1880. Laurineae [A]. In Bentham G, Hooker JD, *Genera Plantarum*, vol. 3. Lovell Reeve & Co., London: Williams & Norgate, 146—168
- Chanderbali AS, van der Werff H, Renner SS. 2001. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: evidence from the chloro-

① 北热带植物群 (Boreotropical flora) 的概念是由 Wolf, J. A. 1975 年于“Some aspects of plant geography of the northern hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary” (in *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 264—279) 一文中提出, 他认为北半球第三纪早期存在着一个喜高温和中温的植物群, 地处北美、欧亚的中纬度直至印度-马来地区, 和它相应的是南热带植物群 (austrotropical flora)。

- plast and nuclear genomes [J]. *Ann Miss Bot Gard*, **88**: 104—134
- Christophel DC, Lys SD, 1986. Mummified leaves of two new species of Mytaceae from the Eocene of Victoria, Australia [J]. *Australian J Bot*, **34**: 649—662
- Christophel DC, Kerrigan R, Rowett AI, 1996. The use of cuticular features in the taxonomy of the Lauraceae [J]. *Ann Miss Bot Gard*, **83**: 419—432
- Driman AN, Crane PR, Fris EM, *et al*, 1990. Lauraceous flowers from the Potomacgroup (Mid-Cretaceous) of eastern North America [J]. *Bot Gazette*, **151**: 370—384
- Eklund H, 2000. Lauraceous flowers from the late Cretaceous of North Carolina, U. S. A [J]. *Bot J Linn Soci*, **132**: 397—428
- Gentry AH, 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients [J]. *Ann Miss Bot Gard*, **75**: 1—34
- Heo K, van der Werff H, Tobe H, 1998. Embryology and relationships of Lauraceae (Laurales) [J]. *Bot J Linn Soci*, **126**: 295—322
- Hill RS, 1986. Lauraceae leaves from the Eocene of Nerriga, New South Wales [J]. *Alcheringa*, **10**: 327—351
- Hutchinson J, 1964. The Genera of Flowering Plants (Dicotyledonae), vol. I [M]. Oxford: Clarendon Press
- Hyland BPM, 1989. A revision of Lauraceae in Australia (excluding *Cassytha*) [J]. *Austral J Syst Bot*, **2** (2, 3): 135—367
- Kostermans AJGH, 1957. Lauraceae [M]. Communication (Pengumuman) of the Forest Research Institute, **57**: 1—64
- Kostermans AJGH, 1973. A synopsis of *Alseodaphne* Nees (Lauraceae) [J]. *Candollea*, **28**: 93—136
- Kostermans AJGH, 1974. A monography of *Caryodaphnopsis* A. Shav [J]. *Reinwardtia*, **9**: 123—137
- Li J (李捷), Christophel DC, Conran JG, *et al*, 2003. Phylogenetic relationships within the 'core' Laureae (*Litsea* complex) (Lauraceae) inferred from sequences of the chloroplast gene *matK* and nuclear ribosomal DNA ITS regions [J]. *Plant Systematics & Evolution*. (in press)
- Li J (李捷), 2001. Systematic Relationships Within the *Litsea* Complex (Lauraceae) [D]. Ph. D. The University of Adelaide (unpublished)
- Li J (李捷), Christophel DC, 2000. Systematic relationships within the *Litsea* complex (Lauraceae): A cladistic analysis based on morphological and leaf cuticle data [J]. *Austral J Syst Bot*, **13**: 1—13
- Li HW (李锡文), 1995. The origin and evolution of *Litsea* genera group (Laureae) in Lauraceae [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **17**: 251—254
- Li HW (李锡文), Li J (李捷), 1991. Notes on the taxonomy and distribution of the genus *Caryodaphnopsis* of Lauraceae and to discuss the characteristics of its area-type [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **13** (1): 1—13
- Li HW (李锡文), 1985. Parallel evolution in *Litsea* and *Lindera* of Lauraceae [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **7** (2): 129—135
- Li HW (李锡文), Pai PY (白佩瑜), Li SG (李树刚), *et al*, 1984. Lauraceae [A]. In: Li HW (李锡文) (editor), *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* 31 [M]. Beijing: Science Press
- Meissner C, 1864. Lauraceae [A]. In: A. de Candolle (editor), *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*. XV [M]. Paris: Sumptibus Victoris Masson et Fillii, 1—260
- Merwe JJM, van der Wyk AE, van Kok PDF, 1990. Pollen types in the Lauraceae [J]. *Grana*, **29**: 185—196
- Mez C, 1889. Lauraceae Americanae. Jahrb. Kongigl [J]. *Bot Gart Berlin*, **5**: 1—556
- Nees C, 1836. *Systema Laurinarum* [M]. Berlin: Sumptibus Veitii et Sociorum
- Ow C, Hsiao J, Liao C, 1992. Cuticle micromorphology of Cinnamomeae (Lauraceae) from Taiwan [J]. *Bull Exptl Forest NCHU*, **14** (2): 1—30
- Pax F, 1889. Lauraceae [A]. In: Engler A, Prantl K (editors), *Die natürlichen Pflanzenfamilien* [M]. Vol. III. Leipzig: Engelmann, 106—126
- Raj B, van der Werff H, 1988. A contribution to the pollen morphology of neotropical Lauraceae [J]. *Ann Miss Bot Gard*, **75**: 130—167
- Renner S, 1999. Circumscription and phylogeny of the Laurales: evidence from molecular and morphological data [J]. *Amer J Bot*,

86 (9): 1301—1325

Richter HG, 1981. Anatomie des sekundären xylems und der rinde der Lauraceae [M]. Sonderbande des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg, 5: 1—148

Rohwer JG, Richter HG, van der Werff H, 1991. Two new genera of neotropical Lauraceae and critical remarks on the generic delimitation [J]. *Ann Miss Bot Gard*, 78: 388—400

Rohwer JG, 1993. Lauraceae [A]. In: Kubitzki K, Rohwer JG, Bittrich V (editors), The Families and Genera of Vascular Plants II [M]. Berlin: Springer-Verlag, 366—391

Rohwer JG, 2000. Toward a phylogenetic classification of the Lauraceae: evidence from matK sequences [J]. *System Bot*, 25 (1): 60—71

Stockey RA, Ko H, 1986. Cuticular micromorphology of Araucariaceae Jussieu [J]. *Bot Gazette*, 147 (4): 508—548

Tang GG (汤庚国), Shang CB (向其柏), 1995. Pollen morphology of the family Lauraceae in China [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 33 (2): 161—170

Van der Merwe JIM, van Wyk AE, Kok PDF, 1990. Pollen types in the Lauraceae [J]. *Grana*, 29: 185—196

van der Werff H, 1989. A new species of *Persea* (Lauraceae) from Surinam, with a discussion of its position within the genus [J]. *Ann of the Miss Bot Gard*, 76: 939—941

van der Werff H, 1991. A key to the genera of Lauraceae in the New World [J]. *Ann Miss Bot Gard*, 78: 377—387

van der Werff H, 1997. Lauraceae [A]. In: Flora of North America Editorial Committee, Flora of North America, Vol. 3 [M]. New York: Oxford University Press, 26—36

van der Werff H, 2001. An annotated key to the genera of Lauraceae in the Flora Malesiana region [J]. *Blumea*, 46: 125—140

van der Werff H, Richter HG, 1996. Toward an improved classification of Lauraceae [J]. *Ann Miss Bot Gard*, 83: 409—418

* * * * *

欢迎订购《中国生态学

《中国生态学》是作者所创立的新学科，是继“中医”之后具有独立地位、有中国特色的自然科学体系。其学术创新在于建立有中国特色的生态理论体系。全书分为三篇，第一篇介绍了中国生态学的概念和理论；第二篇为中国生态学的应用与发展；第三篇回顾总结了中国古代的生态学理论和实践。作者详细论述了“中国生态学”的基本概念和基本理论，概述了“中国生态学”的模型系统，探讨了中国传统文化的生态学原理以及中国古代生态学思想对现代科学、文化等各个方面的深刻影响。特别是对于儒家和道家的生态学思想、中国的古代的山水诗词和山水画的科学价值、“风水理论”的生态学依据、中国古代园林的设计理论以及建筑思想都有独到的见解，并用“中国生态学”的概念和理论对现代生态学的有关问题进行了阐释。最后，作者提出了生态学的统一理论和生命科学的大统一理论。

本书可供从事生态学、生命科学、环境科学、科学史、文化史、中国传统文化，包括传统哲学、美学、文学、医学、易学、经学等领域的研究人员参考，也可用作大学相关专业学生和研究生学习参考书。

邮购汇款：地 址：兰州市天水路 298 号兰州大学生命科学学院甘肃省植物学会（邮政编码：730000）

联系人：徐世健、刘艳红

电 话：0931-4967180

传 真：0931-4967178

E-mail: liuyh@gsstc.gov.cn

手 机：13038769251

xutxzyhm@163.com

13919170189