

· 综述 ·

# 被子植物起源研究中几种观点的思考

路安民 汤彦承

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学重点实验室 北京 100093)

## Consideration on some viewpoints in researches of the origin of angiosperms

LU An-Ming TANG Yan-Cheng

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

**Abstract** In this paper, some viewpoints on the origin of angiosperms are discussed. (1) The angiosperms share certain remarkably consistent character syndrome, and thus it is unlikely that they evolved from more than one ancestor, although they might have a common ancestor group. The angiosperms should be a group of unitary origin. The classification systems of extant angiosperms were constructed based on comprehensive evidence from morphological, molecular systematics, palaeobotanical, and phytogeographical studies, and could only express affinity among the extant angiosperms. At present it is impossible to construct a phylogenetic system that contains all extinct and extant angiosperm groups, and for this reason the classification systems of extant angiosperms can only be considered as “affinity” ones. (2) The evidence from molecular clocks, fossils and geographic distribution data on the origin time of angiosperms has been greatly accumulated in the past two decades. Fossil data are very important for determination of the origin time of angiosperms. However, fossil evidence is only the integrated embodiment for the preserved parts of plants and geological fossilization conditions, but is not, and unlikely to be, the indicator of the exact age of the groups or species. In addition, we have to consider the evolutionary history of the fossils. The application of molecular clocks is another approach, but it carries even greater errors. Besides the two lines of evidence, researches on modern distribution patterns, the formation of the plant groups, and combination of plant evolution with the earth history as well as the theory of plate tectonics, can undoubtedly improve the reliability in inferring angiosperm origin time. Analyses of 56 important spermatophyte (mostly angiosperms) families or genera at different evolutionary levels have suggested that the origin time of angiosperms could be dated back to the Early Jurassic or Late Triassic. (3) The nature of basal angiosperm groups, i.e., members of ANITA grade (incl. Amborellaceae, Nymphaeaceae, Illiciales, Trimeniaceae and Austrobaileyaceae), is analyzed. Views on the systematic positions of ANITA members in modern classification systems of angiosperms are discussed, and their morphological characters (*sensu lato*) are evaluated. We consider that the ANITA members belong to the primitive groups because of their many plesiomorphies. But they only share few synapomorphies, such as globose pollen grains, indicating that they may have already diverged into different lineages during the early stages of angiosperm evolution. Therefore, ANITA is a complex group originated from different lineages.

2005-02-03 收稿, 2005-05-27 收修改稿。

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(30130030) (Supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 30130030)).

**Key words** angiosperms, phylogeny, origin, early differentiation.

**摘要** 对被子植物起源研究中的几种观点进行了讨论。(1)由于被子植物存在着—组共同的性状,它们不可能是从不同祖先起源的,而是有着共同的祖先。被子植物是一个单源起源的类群。现存被子植物分类系统是依据包括形态学(广义)、分子系统学、古植物学和植物地理学等的综合性状建立的,只能表示出现存类群的亲缘关系并且追溯到它们最近的祖先。人们现在还不可能建立一个包括全部已绝灭的类群和现代生存类群的谱系发生系统。因此,现存被子植物分类系统只能看作是“亲缘”系统。(2)分析了用于推测被子植物起源时间的分子、化石和地理分布证据。我们认为,要确定被子植物起源时间,植物化石是一类重要证据,但化石只能说是植物本身可保存部分和当时当地所提供的化石条件的综合反映,它们不可能就是植物类群或种的起源时间。人们还必须考虑到化石本身的演化历史。应用分子钟也是一种手段,但误差比较大。如果我们除了利用上述两种资料之外,根据植物类群的现代分布格局及其形成,把植物的演化同地球的历史和板块运动联系起来,以推断它们起源的时间,这无疑会增加其可信度。通过对56个种子植物不同演化水平的重要科属地理分布的研究结果,我们曾提出被子植物的起源时间可能要追溯到早侏罗世,甚至晚三叠世。(3)分析了基于分子证据所提出的被子植物基部类群——ANITA成员(包括无油樟科 Amborellaceae、睡莲科 Nymphaeaceae、八角目 Illiciales、早落瓣科 Trimeniaceae、木兰藤科 Austrobaileyaceae)的性质,讨论了ANITA成员在现代几个被子植物分类系统中的系统位置的不同观点,评价了它们的形态学(广义)性状。指出ANITA的成员由于包含大量的祖征,是属于原始的类群。但由于它们的共有衍征很少,如花粉球形,说明它们在被子植物演化早期就分道扬镳了,沿着不同的传代线分化。因此ANITA是一个源于不同传代线的复合群。

**关键词** 被子植物; 系统发育; 起源; 早期分化

近20年来,被子植物系统学研究有了新的进展,主要表现在:(1)新的形态学(广义)性状的大量积累,特别是对花的形态发生的广泛研究以及在此基础上的花发育进化遗传学研究的开展,对理解花的多样性分化的机理带来了希望;(2)利用DNA序列资料以及根据这些资料推导的被子植物各个大类群的系统发育树迅速增加,对于被子植物的起源、分化和现存各大类群之间的关系提出了许多新观点,也不断地对传统观念提出了挑战;(3)结实器官化石不断地被发掘,为人们进一步了解被子植物的历史、进化和关系提供了直接证据。本文就被子植物起源研究中的几种观点阐述我们的意见。

## 1 被子植物是一个单源起源类群,现存被子植物的分类系统是“亲缘”系统

自1859年达尔文的《物种起源》一书出版之后,生物学家才真正地走上进行自然分类的道路。在分类工作中,人们试图去寻求“自然类群”和“共同祖先”,亦将重建生物分类群的系统发育作为研究的目标(汤彦承,路安民,2003)。也就是说,将寻求类群的起源和演化作为研究方向。达尔文的这部名著虽然已经发表146年了,但要实现这个目标,路途还很遥远。对于地球上种类最多、分布最广、多样性最丰富、进化程度最高的被子植物而言,我们只能依据综合的证据,基于进化思想的指导,进行分类系统排列。目前的绝大多数分类系统还不能说是系统发育的分类系统。

现存的被子植物若从早白垩世大爆发时算起,已经演化了上亿年的历史;如果要追溯到它们的祖先类型起源,被子植物大约有两亿年的演化历史。在这个过程中既有大批的类群不断地绝灭,又有大量新的类群不断地发生和分化。由于一些地质事件的原因,它们也曾遇到过规模较大的绝灭和发展。因此,现在展现在人们面前的绚丽多彩的有花植物是长期演化的结果。

被子植物在世界上已发现有25至30万种。它们有一组共有的综合性状: 韧皮部具有伴胞; 具有双受精和三倍体的内胚乳; 具有相似的雌配子体(胚囊)和雄配子体; 花药通常具有4个小孢子囊; 具有心皮; 以及具有花粉管通过脱化的助细胞而进入胚囊的微妙过程等。被子植物中的这些共同性状,表明它们不可能是从不同的祖先起源的(路安民, 1981, 1984)。因此,我们认为被子植物是一个单源起源类群(a group of unitary origin); 它起源于已绝灭的最古老的种子植物——种子蕨类(汤彦承, 路安民, 2003)。这也是大多数进化学派的系统学家的观点(Cronquist, 1981, 1988; Takhtajan, 1969, 1987)。

由于被子植物化石的发掘总体上是有限的,对于这样一个约有两亿年演化历史的类群来说,人们不可能将它们按照化石出现的先后顺序来排列,或者说还不可能建立一个包括全部已绝灭的类群和现在生存的类群在内的谱系发生系统。我们还只能对现存的类群进行系统排列,以反映它们之间或近或远的亲缘关系。从现代的几个重要系统的系统图解也可以看到人们思维方法在发生改变,实际上也是学术思想的反映。

早期的生物系统学家多是以系统树的方式来表现分类群的系统关系;最著名的是Haeckel(1866, 据Mayr 1969: 63, Stuessy 1990: 392)表示的原生生物界、动物界和植物界的树系图。这种用树系图的表示方式也被许多系统学家所采用,在现代的被子植物分类系统中,以Cronquist(1968, 1981)和Takhtajan(1969, 1987)为代表。然而,树系图往往也会给人们以错觉,似乎现存类群中的进化程度高的类群起源于进化程度低的类群。但是现代的许多系统学家采用系统发育灌木隐喻(metaphor of a phylogenetic shrub)图解,它们从已绝灭的祖先类群,经历地质时期辐射到现代,分化出许多主干和分枝。比较现实的方式是采用一种想象的系统发育树横切面的二维图解,它们已绝灭的主干和分枝是不清楚的。以它们从已绝灭的祖先复合群向外辐射的距离在某种程度上表示其分枝特化的程度。Stebbins(1974)提出一个表现被子植物目(order)的相对特化程度的进化图。该图的中央为祖先复合群,特化程度低的类群位于接近中心的位置,进化程度高的类群位于远离中心的位置。同样,Thorne(1983)进一步完善了他的系统图解,称为“系统发育灌木”(phyletic shrub),表示现存被子植物的进化关系,图上“气球”(balloon)形的大小表示分类群大约含种的数目(含种太少的类群图形放大以使人们能够看见),图上中心空区表示已大量绝灭的早期被子植物,称为已绝灭的原被子植物(extinct protoangiospermae),最靠近中心区的分类群被认为是最古老的,而最接近边缘的类群被认为是最特化的;比较长的“气球”表示有更大的进化深度。

Sporne(1956, 1959, 1974, 1976)经过21年工作完善了他的被子植物分类系统环形图案(circular scheme)。他根据双子叶植物24个原始性状的相关性和单子叶植物12个原始性状的相关性推算出被子植物科和目的前进指数(advancement index),按照Cronquist(1968)的系统将它们排列在环形图案中。在这个图案中,不仅能反映出他对分类群(以目为单位)关系远近的看法,而且也反映出了每个目各科前进指数范围。例如,木兰目Magnoliales显示出的前进指数从20(木兰藤科 Austrobaileyaceae)扩展到56(莲叶桐科 Hernandiaceae)。Sporne(1959)还发表了一个两大亲缘分类群X和Y的假设的系统发育分类,表示它们的某些化石关系。

Dahlgren(1975)发表了一个表示被子植物目间关系的二维图解,他的基本思想我们(路

安民, 1984, 1989; 吴征镒等, 2003)已经作了介绍。这个图解曾经被植物学不同分支学科的学者用以表示被子植物不同性状状态的分布(Dahlgren, 1989, 1991)。

1998年吴征镒等提出了一个被子植物八纲系统的新方案,并在此基础上发表了世界被子植物的分类系统总览(Wu et al., 2002)。为了表述建立新系统的基本思想,该系统称为“多系-多期-多域”的分类系统。对它的定义和解释我们已作了详细说明和图解(汤彦承, 路安民, 2003)。按照这个思想,我们认为在探讨现存被子植物科以上分类单元(尤其是那些古老的类群)的关系和建立分类系统时,只能表示出现存类群的亲缘关系,以及追溯到它们最近的祖先,因此我们认为现在的被子植物分类系统均为“亲缘”系统。要重建其真实的系统发育系统,现在还只能说是一个研究目标。

## 2 被子植物起源时间的分子、化石和地理分布的证据

论及被子植物的起源要涉及到3个问题:祖先、时间和地点。对于祖先,目前植物学家们已取得比较一致的认识,即被子植物起源于已经绝灭的最古老的种子植物——种子蕨类。对于起源时间和起源地仍然存在较大的分歧。

Stuessy(2004)在他的“被子植物起源的过渡-组合理论”(a transitional-combinational theory for the origin of angiosperms)一文中谈到,Doyle和Donoghue(1993)和Donoghue(2002)提出关于被子植物的起源,要区分出演化成现存类群的干群(stem group, 又称为“原被子植物的干群(stem angiosperms)”)和包含全部现存被子植物类群的冠群(crown-group)。干群是十分古老的,除其中有的分支发展成现存的冠群外,大多数可能在白垩纪之前是作为化石存在。在成为化石类群中的不同分支,在不同时间已分别获得现存被子植物(即冠群)的不同的个别特征。也就是说我们今天能认识的现存被子植物之前有一段相当长的演化历史,即存在所谓的原被子植物。这就出现了对于被子植物起源时间的不同推测。

在确定生物类群起源和系统发育的时间时,化石是最重要的证据之一。狭义的“系统发育”是指生物类群的化石所出现的时间顺序的“年谱”。由于被子植物的化石总体上是十分缺乏的,还不可能按照化石出现的时间对它们进行系统发育的重建,因此人们不得不采取其他的方法。特别是近几年利用分子资料对植物界大的分支分异的时间或起源时间作出了如下不同的推算:

在绿色植物中,轮藻类Charophytes和陆地植物之间的分异的年代在距今646–792百万年前(Yoon et al., 2004); 利用50个蛋白质序列推算出陆地植物的冠群是在奥陶纪起源,即483百万年前(Heckman et al., 2001); 种子植物的冠群出现在320百万年前,真双子叶植物出现在125百万年前(Sanderson & Driskell, 2003); 裸子植物和被子植物的分异于约260百万年前(Kim et al., 2004); 单子叶植物和真双子叶植物之间的分异于200–300百万年前(Wolfe et al., 1989; Brandl et al., 1992; Martin et al., 1989, 1993); 被子植物冠群出现在140–190百万年前(Sanderson et al., 2004); 壳斗目和葫芦目分异于84百万年前,被子植物冠群的年龄为158–179百万年前(Wikstrom et al., 2001, 2003); 单子叶植物冠群的年龄推算在134百万年前或者127–141百万年前之间(Bremer, 2000; Britton et al., 2002; Wikstrom et al., 2001, 2003); 鸭趾草类commelinids大分支的冠群年龄在116百万年前(Bremer, 2000)

或91–99百万年前(Wikstrom et al., 2001, 2003); 姜目Zingiberales的冠群年龄在中白垩世大约100百万年前(Kress et al., 2001); 而按照Bremer(2000)的观点,姜目冠群的年龄是在65百万年前; 百合目Liliales和禾本目Poales的冠群年龄分别为82百万年前和115百万年前。真双子叶植物冠群年龄在131–147百万年前(Wikstrom et al., 2001, 2003); 而真双子叶植物的三沟花粉类型的化石出现在125百万年前(Crane et al., 1995); 真双子叶植物的两个大群蔷薇类rosids和菊类asterids大约是同一年龄,即108–117百万年前(Wikstrom et al., 2001, 2003); 菊目Asterids冠群年龄为96百万年前,比Wikstrom et al. (2003)的推算年龄82–90百万年前要早。由此可见,被子植物的大群如单子叶、真双子叶、蔷薇类、菊类等,在早白垩世都已经分化了。

自20世纪80年代以来,古植物学家们陆续发现了一批结实器官(花序、果序、花、果实等)化石(Crepet et al., 2004);其中木兰目Magnoliales的花化石发现于美国晚白垩世90百万年前的土仑期(Turonian); 金粟兰科Chloranthaceae雄蕊化石发现于美国早白垩世98–113百万年前的阿尔比期(Albian); 蜡梅科Calycanthaceae花化石发现于美国早白垩世98–113百万年前的阿尔比期; 樟科Lauraceae的花序化石发现于美国晚白垩世91–98百万年前的赛诺曼期(Cenomanian),花化石发现于美国晚白垩世90百万年前的土仑期; 睡莲目Nymphaeales和八角目Illiciales的花化石发现于葡萄牙早白垩世113–125百万年前的巴雷姆期(Barremian)到阿普特期(Aptian); 睡莲科Nymphaeaceae的花化石发现于美国晚白垩世90百万年前的土仑期; 金缕梅科Hamamelidaceae/阿丁枫科Altingiaceae的花序和果实化石发现于美国晚白垩世90百万年前的土仑期; 悬铃木科Platanaceae的花序和花化石发现于美国早白垩世98–113百万年前的阿尔比期; 桦木科Betulaceae的花、果化石发现于美国晚白垩世83–88百万年前的三冬期(Santonian); 壳斗科Fagaceae的壳斗化石发现于美国晚白垩世90百万年前的土仑期; 胡桃目Juglandales的花化石发现于德国晚白垩世到早白垩世83–98百万年前的赛诺曼期到三冬期,果实化石发现于瑞典晚白垩世73–88百万年前的三冬期到坎潘期(Campanian); 黄杨科Buxaceae的花化石发现于美国早白垩世98–113百万年前的阿尔比期; 毛茛目Ranunculales的花序化石发现于哈萨克斯坦早白垩世98–113百万年前的阿尔比期; 单子叶植物霉草科Triuridaceae的花化石发现于美国晚白垩世90百万年前的土仑期; 山柑目Capparales的花化石发现于美国晚白垩世90百万年前的土仑期; 藤黄科Clusiaceae的花化石发现于美国晚白垩世90百万年的土仑期; 南蔷薇科Cunoniaceae花化石发现于瑞典晚白垩世73–88百万年前的三冬期到坎潘期; 石南科Ericaceae花化石发现于美国晚白垩世90百万年的土仑期; 小二仙草科Haloragaceae花序化石发现于墨西哥晚白垩世70百万年前的坎潘期; 绣球花科Hydrangeaceae花化石发现于美国晚白垩世90百万年前的土仑期; 鼠刺科Iteaceae花、果化石发现于美国晚白垩世90百万年的土仑期; 桃金娘目Myrtales花化石发现于葡萄牙晚白垩世65–83百万年的坎潘期到马斯特里赫特期(Maastrichtian); 鼠李科Rhamnaceae花化石发现于美国晚白垩世90–97百万年的赛诺曼期; 蓼科Trapaceae花、果、根、根茎和叶化石发现于加拿大晚白垩世65–73百万年前的马斯特里赫特期。

我国古植物学家从20世纪80年代开始有关早白垩世被子植物化石的报道,这些化石分别产自东北吉林延边地区的大拉子组(陶君容,张川波, 1990, 1992); 黑龙江省鸡西城子

河组(Sun & Dilcher, 1996); 辽宁西部的热河生物群(Sun et al., 1998, 2002; Leng et al., 2003); 安徽五河下白垩统(李浩敏, 2003)。特别是Sun et al.(2002)在辽宁西部晚侏罗世末尖山沟组(距今约1.45亿年)发现了迄今为止最早的被子植物化石,建立了化石科古果科 Archaeofractaceae,并认为它是现存被子植物的姐妹群。

从上述被子植物花果化石的发现可以看出,在白垩纪的距今90–125百万年(–135百万年,孢粉化石)前,被子植物的现代类群的不同演化水平及不同传代线的代表几乎都出现了。但是,显然化石出现的时间同利用分子钟推算的时间130–190(–260)百万年前相距甚大。正像我们(汤彦承,路安民, 2003; 吴征镒等, 2003: 16)指出的,对于确定被子植物的起源时间来讲,化石当然是一种主要资料,但化石也只能说是植物本身可保存部分和当时当地所提供的化石形成条件的综合反映,它们远远不是,也不可能是类群或种的起源时间,我们还必须考虑到化石本身的演化历史。应用“分子钟”无疑也是一种手段,但争议和误差比较大。

我们认为,除了利用上述两种资料之外,根据植物类群的现代分布格局及其形成,把被子植物的演化同地球的历史和板块运动联系起来,以推断它们起源的时间,这无疑会增加其可信度。通过对56个种子植物不同演化水平的重要科属地理分布的研究结果,我们(Wu et al., 1998)提出被子植物的起源时间十分可能要追溯到早侏罗世,甚至晚三叠世,而不是现知的被子植物的大化石之出现于早白垩世或古孢粉之出现于晚侏罗世。这56个种子植物科、属地理分布的主要研究成果汇集在《种子植物科属地理》专著中(路安民, 1999)。

### 3 被子植物早期分化和ANITA的性质

最近几年,几乎所有基部被子植物基于多基因的分析结果都比较一致地提出无油樟属 *Amborella* (无油樟科 Amborellaceae) 是所有现存被子植物的姐妹群(如 Mathews & Donoghue, 1999; Parkinson et al., 1999; Qiu et al., 1999; Soltis et al., 1999; Graham & Olmstead, 2000; Graham et al., 2000; Soltis et al., 2000; Magallon & Sanderson, 2001; Zanis et al., 2002; Soltis & Soltis, 2004)。同样这些研究也都表明睡莲科 Nymphaeaceae 和木兰藤目 Austrobaileyales 跟随着无油樟属,共同作为其余现存被子植物的姐妹群。进一步的研究提出了作为被子植物基部类群的 ANITA 概念,包括 Amborellaceae-Nymphaeaceae-八角目 Illiciales (包括五味子科 Schisandraceae 和八角科 Illiciaceae)-早落瓣科 Trimeniaceae-木兰藤科 Austrobaileyaceae (Qiu et al., 1999),这一概念同样得到许多分子资料的支持。它们共同又作为其他被子植物的姐妹群。

从现代的5个被子植物分类系统可以看出(表1): ANITA的成员在 Takhtajan (1997) 系统分别放在2个亚纲3个超目4个目中; Cronquist (1981) 系统放在同一亚纲的4个目中; Thorne (2000) 系统在同一亚纲2个超目2个目3个亚目中; Dahlgren (1983) 系统放在2个超目4个目中; 在 Wu 等 (2002) 系统分别放在2个纲4个亚纲4个目中。而 APG (1998, 2003) 主要以分子资料为依据建立的系统,将被子植物分为462科,绝大多数科分别放在推测为单系的40个目中。还有一些科没有分在他们所推测的单系的目中,这是由于这些科的系统位置还不能确定或尚不知道,而 ANITA 所包含的科就属于这种类群,将它们以科为单元排列在其系统的开始。

表1 ANITA的成员在现代5个被子植物分类系统中的系统位置

Table 1 Systematic positions of ANITA members in five modern classification systems of angiosperms

	Takhtajan 1997	Cronquist 1981	Thorne 2000	Dahlgren 1983	Wu et al. 2002
Amborellaceae	Subcl. Magnoliidae Suprorder Lauranae Order 20 Laurales	Subcl. Magnoliidae Order 2. Laurales	Subcl. Magnoliidae Superorder Magnolianaes Order 1. Magnoliales Suborder Chloranthineae	Subcl. Dicotyledoneae Superorder Magnoliiflorae Order 8. Laurales	Class Lauropsida Subcl. Lauridae Order 13. Monimiales
Nymphaeaceae	Subcl. Nymphaeidae Superorder Nymphaeanae Order 12 Nymphaeales	Subcl. Magnoliidae Order 6. Nymphaeales	Subcl. Magnoliidae Superorder Nymphaeanae Order 2. Nymphaeales	Subcl. Dicotyledoneae Superorder Nymphaeiflorae Order 10. Nymphaeales	Class Magnoliopsida Subcl. Nymphaeidae Order 11. Nymphaeales
Illiciaceae	Subcl. Magnoliidae	Subcl.	Subcl.	Subcl.	Class
Schisandraceae	Superorder Magnolianaes Order 4. Illiciales	Magnoliidae Order 5. Illiciales	Magnoliidae Superorder Magnolianaes Order 1. Magnoliales Suborder Illiciales	Dicotyledoneae Superorder Magnoliiflorae Order 7. Illiciales	Magnoliopsida Subcl. Illiciidae Order 9. Illiciales
Trimeniaceae	Subcl. Magnoliidae Superorder Lauranae Order 20. Laurales	Subcl. Magnoliidae Order 2. Laurales	Subcl. Magnoliidae Superorder Magnolianaes Order 1. Magnoliales Suborder Chloranthineae	Subcl. Dicotyledoneae Superorder Magnoliiflorae Order 8. Laurales	Class Lauropsida Subcl. Lauridae Order 13. Monimiales
Austrobaileyaaceae	Subcl. Magnoliidae Superorder Magnolianaes Order 5. Austrobaileyles	Subcl. Magnoliidae Order 1. Magnoliales	Subcl. Magnoliidae Superorder Magnolianaes Order 1. Magnoliales Suborder Chloranthineae	Subcl. Dicotyledoneae Superorder Magnoliiflorae Order 1. Annonales	Class Magnoliopsida Subcl. Magnoliidae Order 5. Austrobaileyles

Doyle和Endress(2000)分析了52个基部被子植物科、属的108个广义的形态学性状或性状状态(包括生长习性、茎的解剖、叶序类型、节部解剖、叶的形态及解剖、花序、花及各部的形态、小孢子囊及小孢子发育、花粉形态及超微结构、雌蕊的结构、大孢子的发育及胚珠形态、果实形态、种子表皮形态和解剖以及胚和胚乳形态及发育等),并对108个性状或性状状态进行了分析,确定它们是祖先状态还是衍生状态,作出了一个新的分支图。结果显示由于 *Amborella* 放在被子植物的基部位置,根据3组资料的分析,即形态学资料、*rbcl*+18S+*atpB* 3个基因资料以及这3个基因加形态学资料3种分析全都支持瓶状心皮(ascidiate carpel)而不是折叠状心皮是原始的观点。无油樟属具有瓶状心皮,这样也同样将具有瓶状心皮的 *Austrobaileya*、Trimeniaceae和Illiciales从樟目Laurales和林仙目Winterales

分出来,后者的心皮是由蜜腺的封闭、而不是心皮发育后融合(postgenial fusion),这个结果同在早白垩世发掘的化石花中丰富的瓶状心皮相一致。但是具瓶状心皮的睡莲目 Nymphaeales 的位置在形态学资料分析和分子资料分析之间出现很大的冲突。在利用形态学资料的系统树上,睡莲目是同单子叶植物相联系的,其共同特征是:失去次生生长、花药内向开裂、花粉具有光滑的槽(沟)膜、心皮封闭类型和内珠被具二层细胞等。而在 Doyle 和 Endress(2000)的组合分析中,睡莲目却提到无油樟属上一个节的位置。这也表明在睡莲目和其他古草木类(包括 *Lactoris*、*Aristolochiaceae*、*Piperaceae*、*Saururaceae*、*Cabombaceae* 和 *Monocots*)之间确实存在太多的形态学上的趋同演化。这是分子资料研究结果需要对它们的相关关系作出解释的。

在 Doyle 和 Endress(2000)分析的 108 个形态学性状中,ANITA 所包括的 8 个类群,即 *Illicium*、*Schisandraceae*、*Austrobaileya*、*Amborella*、*Trimeniaceae*、*Nuphar*、*Barclaya* 和 *Nymphaeaceae* 的共有祖征(synplesiomorphy)有 25 个性状状态,而共有衍征只有 1 个,即花粉形态为球形(而非舟形); 假若除去 *Nymphaeaceae* 所含的类群,即前 5 个科属的共有祖征有 47 个; 共有衍征有 2 个,即花粉形状球形和花粉较大,花粉大于 50  $\mu\text{m}$ 。然而按照分支学派的观点,祖征因不含有系统发育的信息而不能揭示系统关系,只有共有衍征是做分支图的根据。可见它们之间的分支关系支持率是十分弱的,当然它们不能看作是近缘群。然而它们确实保留了许多祖征,按照进化学派的观点,原始性状和进化性状所含的信息量是不同的,各有不同的重要性,强调祖先性状在分类上是十分重要的,它们可能在总体上更多地揭示出有关基因型(吴征镒等, 2003)。因此 ANITA 所包含的类群,由于具有大量的祖征,都是属于原始的类群,然而它们在被子植物演化的早期就分道扬镳了,沿着不同的传代线分化。这也是在 Wu 等(2002)的分类系统中为什么将它们放在不同的亚纲的根据。因此,ANITA 是一个源于不同传代线的复合群。

## 参 考 文 献

- Angiosperm Phylogeny Group. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531–553.
- Angiosperm Phylogeny Group. 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.
- Brandl R, Mann W, Sprintz M. 1992. Estimation of the monocot-dicot age through tRNA sequences from the chloroplast. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* 24: 13–17.
- Bremer K. 2000. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 4707–4711.
- Britton T, Wxelman B, Vinnersten A, Bremer K. 2002. Phylogenetic dating with confidence intervals using mean path lengths. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 24: 58–65.
- Crane P R, Friis E M, Pedersen K R. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27–33.
- Crepet W L, Nixon K C, Gandolfo M A. 2004. Fossil evidence and phylogeny: the age of major angiosperm clades based on mesofossil and macrofossil evidence from Cretaceous deposits. *American Journal of Botany* 91: 1666–1682.
- Cronquist A. 1968. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. New York: Houghton Mifflin.
- 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.



- Dahlgren G. 1989. An updated angiosperm classification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 100: 197–203.
- Dahlgren G. 1991. Step toward a natural system of the dicotyledons: embryological characters. *Aliso* 13 (1): 107–165.
- Dahlgren R. 1975. A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. *Botanical Notiser* 128: 119–147.
- Dahlgren R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nordic Journal of Botany* 3: 119–149.
- Donoghue M J. 2002. An overview of green plant phylogeny. In: Judd W S, Campbell, Kellogg E A, Stevens P F, Donoghue M J eds. *Plant Systematics: a Phylogenetic Approach*. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates. 153–183.
- Doyle J A, Donoghue M J. 1993. Phylogenies and angiosperm diversification. *Paleobiology* 19: 141–167.
- Doyle J A, Endress P K. 2000. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: Comparison and combination with molecular data. *International Journal of Plant Sciences* 161 (supplement): S121–S153.
- Graham S W, Olmstead R G. 2000. Utility of 17 chloroplast genes for inferring the phylogeny of the basal angiosperms. *American Journal of Botany* 87: 1712–1730.
- Graham S W, Reeves P A, Burns A C E, Olmstead R G. 2000. Microstructural changes in noncoding chloroplast DNA: interpretation, evolution, and utility of indels and inversions in basal angiosperm phylogenetic inference. *International Journal of Plant Sciences* 161 (Supplement): S83–S96.
- Haeckel E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Vol. 2: *Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*. Berlin: Reiner.
- Heckman D S, Geiser D M, Eidell B R, Stauffer R L, Kardos N L, Hedges S B. 2001. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science* 293: 1129–1133.
- Kim S, Yoo M J, Albert V A, Farris J S, Soltis P S, Soltis D E. 2004. Phylogeny and diversification of B-function MADS-box genes in angiosperms: evolutionary and functional implications of a 260-million-year-old duplication. *American Journal of Botany* 91: 2102–2118.
- Kress W J, Prince L M, Hahn W J, Zimmer E A. 2001. Unraveling the evolutionary radiation of the families of the Zingiberales using morphological and molecular evidence. *Systematic Biology* 50: 926–944.
- Leng Q, Friis E M. 2003. *Sinocarpus decussatus* gen. et sp. nov., a new angiosperm with basally syncarpous fruits from the Yixian Formation of Northeast China. *Plant Systematics and Evolution* 241: 77–88.
- Li H-M (李浩敏). 2003. Lower Cretaceous angiosperm leaf from Wuhe in Anhui, China. *Chinese Science Bulletin* 48: 411–614.
- Lu A-M (路安民). 1981. A preliminary review of the modern classification systems of the flowering plants. *Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报)* 19: 279–290.
- Lu A-M (路安民). 1984. Introduction and notes to R. Dahlgren's system of classification of the angiosperms. *Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报)* 22: 497–508.
- Lu A-M. 1989. Explanatory notes on R. Dahlgren's system of classification of the angiosperms. *Cathaya* 1: 149–160.
- Lu A-M (路安民) ed. 1999. *The Geography of Spermatophytic Families and Genera (种子植物科属地理)*. Beijing: Science Press.
- Magallon S, Sanderson M J. 2001. Absolute diversification rates in angiosperm clades. *Evolution* 55: 1762–1780.
- Martin W, Gierl A, Saedler H. 1989. Molecular evidence for preCretaceous angiosperm origins. *Nature* 339: 46–48.
- Martin W, Lydiate D, Brinkmann H, Forkmann G, Saedler H, Cerff R. 1993. Molecular phylogenies in angiosperm evolution. *Molecular Biology and Evolution* 10: 140–162.
- Mathews S, Donoghue M J. 1999. The root of angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochromes A and C. *International Journal of Plant Sciences* 161 (Supplement): S41–S55.
- Mayr E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. New York: McGraw-Hill.
- Parkinson C L, Adams K L, Palmer J D. 1999. Multigene analyses identify the three earliest lineages of extant flowering plants. *Current Biology* 9: 1485–1488.
- Qiu Y L, Lee J Y, Bernasconi-Quadroni F, Soltis D E, Soltis P S, Zanis M, Chen Z, Savolainen V, Chase M W. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature* 402: 404–407.
- Sanderson M J, Thorne J L, Wikstrom N, Bremer K. 2004. Molecular evidence on plant divergence times. *American Journal of Botany* 9: 1656–1665.

- Sanderson M J, Driskell A C. 2003. The challenge of constructing large phylogenetic trees. *Trends in Plant Science* 8: 374–379.
- Soltis D E, Soltis P S, Chase M W, Mort M E, Albach D C, Zanis M, Savolainen V, Hahn W J, Hoot S B, Fay M F, Axtell M, Swensen S M, Prince L M, Kress W J, Nixon K C, Farris J S. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 381–461.
- Soltis P S, Soltis D E. 2004. The origin and diversification of angiosperms. *American Journal of Botany* 91: 1614–1626.
- Soltis P S, Soltis D E, Chase M W. 1999. Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. *Nature* 402: 402–404.
- Sporne K R. 1956. The phylogenetic classification of the angiosperms. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society* 31: 1–29.
- Sporne K R. 1959. On the phylogenetic classification of plants. *American Journal of Botany* 46: 385–394.
- Sporne K R. 1974. *The Morphology of Angiosperms*. London: Hutchinson.
- Sporne K R. 1976. Character correlations among angiosperms and the importance of fossil evidence in assessing their significance. In: Beck C B ed. *Origin and Early Evolution of Angiosperms*. New York: Columbia University Press.
- Stebbins G L. 1974. *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Stuessy T F. 1990. *Plant Taxonomy: The Systematic Evaluation of Comparative Data*. New York: Columbia University Press.
- Stuessy T F. 2004. A transitional-combinational theory for the origin of angiosperms. *Taxon* 53: 3–16.
- Sun G, Dilcher D L. 1996. Early angiosperms from Lower Cretaceous of Jixi and their significance for study of the earliest occurrence of angiosperms in the world. *Palaeobotanist* 45: 393–399.
- Sun G, Dilcher D L, Zheng S, Zhou Z K. 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China. *Science* 282: 1692–1695.
- Sun G, Ji Q, Dilcher D L, Zheng S L, Nixon K C, Wang X F. 2002. *Archaeofructaceae*, a new basal angiosperm family. *Science* 296: 899–904.
- Takhtajan A. 1969. *Flowering Plants: Origin and Dispersal*. Authorised translation from the Russian by C. Jeffrey. Edinburgh: Oliver & Boyd.
- Takhtajan A. 1987. *Systema Magnoliophytorum*. Leninopli: Officina editoria “Nauka”.
- Takhtajan A. 1997. *Diversity and Classification of Flowering Plants*. New York: Columbia University Press.
- Tang Y-C (汤彦承), Lu A-M (路安民). 2003. Phylogeny and the “polyphyletic-polychronic-polytopic” system of classification of angiosperms—A response to Fu De-Zhi. *Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报)* 41: 199–208.
- Tao J-R (陶君容), Zhang C-B (张川波). 1990. Early Cretaceous angiosperms of the Yanji Basin, Jilin Province. *Acta Botanica Sinica (植物学报)* 32: 220–229.
- Tao J-R (陶君容), Zhang C-B (张川波). 1992. Two angiosperm reproductive organs from the Early Cretaceous of China. *Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报)* 30: 423–426.
- Thorne R F. 1983. Proposed new realignments in the angiosperms. *Nordic Journal of Botany* 3: 85–117.
- Thorne R F. 2000. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class Angiospermae. *The Botanical Review*. 66: 442–624.
- Wikstrom N, Savolainen V, Chase M W. 2003. Angiosperm divergence times: congruence and incongruence between fossils and sequence divergence estimates. In: Donoghue M J, Smith M P eds. *Telling the Evolutionary Time: Molecular Clocks and the Fossil Record*. London: Taylor & Francis. 142–165.
- Wikstrom N, Savolainen V, Chase M W. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* 268: 2211–2220.
- Wolfe K H, Gouy M, Yang Y W, Sharp P M, Li W H. 1989. Date of the monocot-dicot divergence estimated from chloroplast DNA sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 86: 6201–6205.
- 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: China Higher Education Press; Berlin: Springer-Verlag. 269–334.

- Wu Z-Y (吴征镒), Lu A-M (路安民), Tang Y-C (汤彦承), Chen Z-D (陈之端), Li D-Z (李德铎). 2002. Synopsis of a new “polyphyletic-polychronic-polytopic” system of the angiosperms. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 40: 289–322.
- Wu Z-Y (吴征镒), Lu A-M (路安民), Tang Y-C (汤彦承), Chen Z-D (陈之端), Li D-Z (李德铎). 2003. The Families and Genera of Angiosperms in China—A Comprehensive Analysis (中国被子植物科属综论). Beijing: Science Press.
- Wu Z-Y (吴征镒), Tang Y-C (汤彦承), Lu A-M (路安民), Chen Z-D (陈之端). 1998. On Primary subdivisions of the Magnoliophyta—towards a new scheme for an eight-class system of classification of the angiosperms. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 36: 385–402.
- Yoon H, Hackett J, Ciniglia C, Pinto G, Bhattacharya D. 2004. A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes. *Molecular Biology and Evolution* 21: 809–818.
- Zanis M, Soltis D E, Soltis P S, Mathew S, Donoghue M J. 2002. The root of the angiosperms revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 6848–6853.