

中国榆科植物系统分类研究综述^X

李法曾 张学杰

(山东师范大学逆境植物重点实验室 济南 250014)

A SUMMARY ON PHYTOGENETIC CLASSIFICATION
OF ULMACEAE FROM CHINA

Li Fazeng Zhang Xuejie

(Key Laboratory of Plant Stress, Shandong Normal University Jinan 250014)

关键词 中国, 榆科, 系统分类

Key words China, Ulmaceae, Phylogenetic classification

中图分类号: Q949.737.2 文献标识码: A 文章编号: 1000-470X(2000)05-0412-05

榆科(Ulmaceae)植物 16 属近 230 种^[1], 广布于世界温带及热带地区, 主产北温带^[2~4]。榆科具高度稳定性和适应性, 现存的各属、组及主要种早于新世即已存在。据化石孢粉学分析, 第三纪时, 我国东北、华北及西北就有榆科分布。我国现共有榆科植物 8 属, 分别为榆属(Ulmus), 朴属(Celtis), 糙叶树属(Aphananthe), 山黄麻属(Trema), 白颜树属(Gironniera), 榉属(Zelkova), 刺榆属(Hemiptelea)和青檀属(Pteroceltis), 46 种 10 变种, 分布遍及全国^[1]。

Mirbel 最初描述榆科时, 只有榆属和朴属^[5], 以后逐渐增多。但自此以后, 分类学家对榆科植物的系统演化位置, 各属的系统位置及种的确定均存在不少争论。

1 关于榆科的系统演化位置

榆科(Ulmaceae)是蓴麻目(Urticales)中较原始的类群^[6~11], 甚至联系了蓴麻目和相关的目^[12, 13]。蓴麻目历来被认为起源于金缕梅亚纲, 与杜仲目—金缕梅目有共同的祖先^[9, 13~15], 而有人认为蓴麻目与壳斗目—胡桃目—Myricaceae 关系较近^[16, 17]。但最近不少作者认为蓴麻目与锦葵类(Malvaceae)关系较近^[12, 18~22]。

2 关于榆科划分为 2 个科还是 2 个亚科(族)的争议

榆科是否是一个自然分类群, 对于其划分存在不少争议。Planchon 在第一本关于榆科专著中据果实类型将榆科划分为 2 个亚科——榆亚科(Ulmoideae)和朴亚科(Celtidoideae), 前者为有翅或无翅的肉果, 包括榆属、刺榆属、榉属、Holoptelea、Planera, 后者为无翅或有翅的干果, 包括朴属、青檀属、山黄麻

收稿日: 1999-09-18, 修回日: 2000-04-09。第一作者: 1941 年 10 月生。教授, 博导, 从事植物资源及分类学研究。

X 山东省自然科学基金资助项目“中国榆科分子系统学研究”(编号: 98D03051)。

属、糙叶树属、白颜树属、*Chaetachme*、*Parasponia*、*Lozanella*、*Ampelocera*、*Phyllostylon*^[23]。Hutchinson 则主张分成两个族,其中榆族含榆属、*Planera*、*Holoptelea*、*Phyllostylon*,朴族则含朴属、青檀属、山黄麻属、糙叶树属、白颜树属、刺榆属、榉属、*Chaetachme*、*Parasponia*、*Lozanella*、*Ampelocera*、*Planera*、*Holoptelea*^[24]。Giannasi对榆科(广义)各属所含黄酮化合物研究发现可明显分为两类,榆类植物含黄酮醇,朴类植物含碳键黄酮,而且这两种化合物是相互排斥的^[25]。王静平等对中国产的榆科(广义)8属22种植物种子的油脂酸成分进行分析,发现榆科种子油脂酸成分分为两类,榆类主要成分为葵酸(10-0),朴类主要成分为亚油酸(18-2)^[26]。Grudzinskaya, Sweitzer, Hutchinson, Takahashi, 张昭杰等分别据解剖结构、分布、果实类型、胚胎学、叶脉和花粉形态、叶表皮结构等均支持划分为2个亚科(或族)^[8,9,24,27,28]。

Link 认为应将原来的榆科划分成2个科——榆科和朴科(*Celtidaceae*)^[29]。Grudzinskaya 据形态、花解剖、染色体数同意划为2个科,他强调朴科染色体基数 $x=10$,而榆科 $x=14$ ^[8],认为榆科包括榆属、刺榆属、榉属、*Holoptelea*、*Planera*、*Phyllostylon*,朴科包括朴属、青檀属、山黄麻属、糙叶树属、白颜树属、*Chaetachme*、*Parasponia*、*Lozanella*、*Ampelocera*^[30]。其它许多证据如花解剖、花粉、果壁结构、表皮毛微形态、核型分析、种皮形态等均认为朴科与桑科的关系更为亲近,而与榆科较远,应将朴科单独另立^[26,31-38]。Zavada 和 Kim 根据前人的资料对榆科的33个性状,127个运算单位进行综合分析,以桑科(*Moraceae*)、大麻科(*Cannabaceae*)和 *Bayeyaceae* 为外类群作比较,绘出系统发育树,认为榆属、榉属、刺榆属、*Planera*、*Phyllostylon*、*Holoptelea* 关系较近,与朴属、青檀属、白颜树属、糙叶树属、山黄麻属、*Chaetachme*、*Lozanella*、*Ampelocera* 的关系较远,支持把榆类和朴类分为2个科,并且认为朴科与桑科的关系比榆科更近^[39]。由于植物在进化中各种性状不能等量齐观,故这种分析结果也不能令人信服。K. Ueda 等对朴科9个属中的7个属和榆科6个属中的4个属及13个外类群的叶绿体基因 *rbcl* 的1290 bp进行了测序,并用最大相似性法建立了系统树,结果认为榆属、榉属、刺榆属、*Holoptelea* 和 *Ampelocera* 关系较近,是一个自然分类群,而朴属、糙叶树属、青檀属、山黄麻属、白颜树属、*Chaetachme* 则与荨麻目的其它属聚在一起,支持朴科的建立。但由于朴属及糙叶树属与荨麻科冷水花属、桑科桑属及大麻科 草属的关系比它们与朴科其他属的关系更近,故此结果也难以令人信服^[40]。

3 中国榆科各属系统位置的划分问题

尽管对榆科划分为2个科还是2个亚科存在分歧,但就中国分布属来说,大家对朴属、青檀属、山黄麻属(皆归于朴类)和榆属(归于榆类)的分类意见基本一致,而对于白颜树属、糙叶树属、榉属和刺榆属的归属则争议较大。

3.1 白颜树属

从花粉、表皮毛微形态、胚胎学、含碳键黄酮、厚壁的内果皮等看,该属与朴类相同^[8,25,27,36],而其染色体基数($x=14$)和染色体形态(分散复杂的染色中心类型和近端染色体比例)^[37]及腋芽幼叶卷迭式为原始侧向叶状体^[41]却与榆类相同,放在朴类显得很协调。其种皮表面呈网状(同榆),有或无孔,具火山口状花纹(类朴),代表了一种中间状态,故有人认为该属在榆、朴之间的进化关系中起关键作用^[38]。

3.2 糙叶树属

本属含黄酮醇,具不对称的胚,应划入榆类^[25,31];但其核型在间期为简单染色中心类型、种子油成分以亚油酸(18-2)为主,种皮具稀疏火山口状花纹却符合朴类特征^[26,37,38,42]。其染色体基数为 $x=13$,又显得难以处理。

3.3 榉属和刺榆属

刺榆属最初包括在榉属中,Planchon 将其划为独立的属^[23]。2属的染色体基数为 $x=14$ ^[43,44]。

1) Takaso T. Ovule ontogeny and morphology in Ulmaceae. In: XIV Internat Bot Cong. Berlin, 1987. 220.

Takahashi 从形态上把它们归于榆类^[67]。Bate-Smith 和 Richens 据黄酮醇^[65], Edtman, Yamada 等据花粉, 黄普华据幼苗形态, Oginuma 等据核型(具很高的近端染色体比率和分散复杂的染色中心类型)均认为二者应划为榆类^[67, 46, 47, 12]; Chernik 认为 2 属种皮不具火山口状花纹, 有 2 层种皮, 应为榆类^[68]。王静平等分析了种子油成分, 认为榉属应归榆类, 而刺榆属具有两类的某些特征(如种子油成分既有萆酸又有亚油酸), 是过渡类型^[66]。Hutchinson, Sweitzer 从形态上将它们归于朴类^[69, 24]。曲正对刺榆胚囊发育进行了观察, 发现其具中间特征^[3]。Nakai 甚至将二者另立为榉亚科。

4 中国榆科属下等级分类的争议问题

4.1 白颜树属

Bentham 和 Hooker (1862) 据花序类型及胚乳有无将该属划为 2 个亚属: *Gironniera* 和 *Galumpita*。但榆科植物种子是否具有胚乳尚有争论^[49]。Phupathanaphong, Giananisi 将亚属 *Galumpita* 中产生碳键黄酮的种类划入糙叶树属^[25, 30]。呈志敏等认为应将 *Galumpita* 亚属取消, 将该亚属中无托叶环痕的、叶子含黄酮醇的种类划入糙叶树属, 白颜树属只包括枝条有托叶环痕、叶子含碳键黄酮的种类, 以求更好地反映外部形态与内含物的统一。这样, 我国的白颜树属就只有白颜树 (*Gironniera subaequalis* Planch) 1 种了^[49]。

4.2 榆属

该属是由林奈于 1754 年创立的。由于根据的性状, 如开花季节、花序演化及相关性状和翅果特征等不同, 对于其属下等级的划分争议较大。Dumortier (1827) 据花梗的长短, Spach (1841) 据花序、雄蕊、花梗和翅果将其分成 2 组^[61], Planchon (1848) 将其分成 3 个亚属^[23], Dippel (1892) 据开花季节及花梗将其分成 2 亚属 2 组, Engler 分为 3 亚属 3 组 2 系, Schneider (1912)、Rehder (1949) 分成 5 组 2 亚组 6 系^[61], 郑万钧划为 3 组 2 系^[4], 傅立国认为应以花序的演化及相关性状作为划分和排列组的依据, 翅果的特征只宜作为组下分系和分种的依据, 依此将榆属划分为 5 组 6 系^[61], 中国植物志则分为 4 组 3 系^[1]。就系统位置而言, Schneider 认为秋季开花的在前, 而 Rehder、郑万钧、傅立国则认为春季开花的在前^[61, 4]。

Liebman (1851) 将墨西哥长序榆 (*U. Mexicans* (Liebm.) Planch.) 定为新属 *Chaetopteles* Liebm., 而 Planchon (1851), Schneider (1976), Bate-Smith 和 Richen (1973), Burger (1977) 将其降为组 (*Sect. Chaetoptelea* (Liebm.) Schneider^[61]。Sweitzer 从解剖上支持单立为属^[6], Zavada 进行花粉研究时认为应放在榆属中^[64], 傅立国同意 Schneider 划为榆属的 1 个组的意见^[61]。

Spach (1841) 据开花季节将榔榆 *U. parvifolia* Jacq. 另立新属 *Microptelea* Spach.。Planchon^[23], Koch (1872), Dippel (1892), Engler (1893) 将其降为亚属 *Microptelea* (Spach) Planch., 而 Bentham 和 Hooker (1880)、Schneider (1912)、Rehder (1949)、郑万钧^[4]、傅立国^[61]则定为榔榆组 *Microptelea* (Spach) Benth. et Hook.

4.3 朴属

朴属是 1754 年由林奈始创。一般认为我国有约 20 种, 马恩伟认为有 28 个种(包括变种)^[62], 中国植物志将一些种合并, 如把 *C. nervosa* Hemsl., *C. bodinieri* Lerl., *C. cecidifolia* Schneid., *C. labilis* Schneid., *C. hananensis* Hand-Mazz. 归并为 *C. sinensis* Pers., 同时将 *C. salvatiana* Schneid., *C. yunnanensis* Schneid., *C. kunmingensis* Cheng et Hong, *C. formasana* Hayata, *C. xizangensis* E. W. Ma, *C. fengqingensis* Hu ex E. W. Ma 归并入 *C. tetrandra* Roxb., 将 *C. taiyuanensis* E. W. Ma 合并到 *C. cerasifera* Schneid., 将

2) 黄普华, 卓兴环。我国北方榆科幼苗形态及其在分类学上的意义。见: 中国植物学会编, 中国植物学会 55 周年学术论文摘要汇编。北京, 1988. 192 ~ 193。

3) 曲正。刺榆大小孢子发育和雌雄配子体形成的研究。硕士学位论文, 1989。

4) 郑万钧。中国榆属种分类研究摘要(油印本), 1956。

C. chinensis Bunge 合并入 *C. bungeana* Bl., 将 *C. aurantica* Nakai 合并到 *C. koraiensis* Nakai, 将 *C. wightii* Planch. 作为 *C. philippensis* Blanco, 将铁灵花 *C. consimilis* Craib 作为一个变种 *C. philippensis* Blanco var. *consimilis*(Bl.) Leroy, 从而使朴属有 11 种 2 变种^[1]。

参 考 文 献

- 1 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第 22 卷). 北京: 科学出版社, 1998. 334 ~ 413
- 2 Airy Show H K, Willis's J C. A dictionary of the flowering plant and ferns. 8 th. Cambridge: Cambridge Univ Press, 1973. 8
- 3 Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plant. New York: Columbia Univ Press. 1981. 190
- 4 Boratynska K. Chorology of the family Ulmaceae(sensu Stricto). Arbor Kornikie, 1989, 34: 3 ~ 29
- 5 Mirbel C F B. Elements de physiologie vegetable et de botanique. Paris: Magimel, 1815.
- 6 Bechtel A R. Floral anatomy of the Urticales. Amer J Bot, 1921, 3: 386 ~ 410
- 7 Tippe O. Comparative anatomy of the Moraceae and their presumed allies. Bot Gaz, 1938, 100: 1 ~ 99
- 8 Grudzinskaya I A. Ulmaceae and reasons for distinguishing Celtidoideae as a separate family Celtidaceae Link. Bot Zhur, 1967, 52: 1 723 ~ 1 748
- 9 Sweitzer E M. Comparative anatomy of Ulmaceae. J Arn Arb, 1971, 52(4): 523 ~ 585
- 10 Hutchinson J. The families of flowering plants. 3rd. Oxford: Clarendon Press, 1973.
- 11 Bensen K J, Welle B J H. Systematic position. Plant Syst Evol Suppl, 1984, 1: 349 ~ 374
- 12 Berger C C. Urticales their differentiation and systematic position. Plant Syst Evol Suppl, 1977, 1: 349 ~ 374
- 13 Takhtajan A L. Outline of the classification of flowering Plants(Magnoliophyta). Bot Rev., 1980, 46: : 225 ~ 359
- 14 Melchior H. A Engler's syllabus der pflanzenfamilien. Berlin: Borntraeger. 1964, 2: 51 ~ 60
- 15 Takhtajan A. Flowering plants: origin and dispersal. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1969.
- 16 Zavada M, Dilcher D L. Comparative pollen morphology and its relations to phytoeny of pollen in the Hamamelididae. Ann Missou Bot Gard, 1986, 73: 348 ~ 381
- 17 Barabe D, Bergeron Y, Vincent G. La repartition des caracteres dans la classification des Hamamelididae(Angiosperms). Canad J Bot, 1987, 65: 1 756 ~ 1 767
- 18 Thorne R F. The 'Amenurae' of Hamamelididae as an artificial group: a summary statement. Brittonia, 1973, 25: 395 ~ 403
- 19 Thorne R F. Proposed new realignments in angiosperms. Nord J Bot, 1983, 3: 85 ~ 117
- 20 Dahlgren R. General aspects of angiosperms evolution and macrosystematics. Nord J Bot, 1983, 3: 119
- 21 Takhtajan A L. Floridtic Regions of the World. Berkeley: Univ of California Press, 1986.
- 22 Takhtajan A L. Systema Magnoliophynorum. Nauka: Leningrad, 1987.
- 23 Planchon M J E. Sur des Ulmaceae. Ann Sci Nat(Bot), 1848, Ser. 3 Bot(10)
- 24 Hutchinson J. The genera of flowering plants(2). Kew: Clarendon Press, 1967.
- 25 Giannasi D E. Generic relationships in the Ulmaceae based on flavonoid chemistry. Taxon, 1978, 27(4): 331 ~ 334
- 26 王静平, 孟绍江, 张庆华等. 榆科种子油脂脂肪酸成分与榆科分类. 植物分类学报, 1981, 19(4): 416 ~ 420
- 27 Takahashi M. Pollen morphology of Celtidaceae and Ulmaceae: a reinvestigation. In: Crane P R, Blackmore S eds. Evolution systematics and fossil history of the Hamamelidae. 2: Higher Hamamelidae. Oxford: Clarendon Press, 1989. 253 ~ 265
- 28 张昭杰, 郑亦津. 山东榆属植物叶表皮结构的比较. 山东大学学报, 1990. 25(3): 375 ~ 382
- 29 Link D H F. Handbush zur Erkennung der Nutsbarsten und am Haufigsten Vorkommenden Gewachse. Berlin: Hande and Spenerschen, 1831.
- 30 Grudzinskaya I A. Charakteristika sem Ulmaceae Mirb i Celtidaceae Link. Novost Sist Vyss Rast, 1968: 95 ~ 98(in Russian)
- 31 Chernik V V. Arrangement and reduction of perianth and andrecium parts in representatives of the Ulmaceae Mirb

- bel and Celtidaceae Link. Bot Zhur, 1975, 60: 1 561 ~ 1 573
- 32 Chernik V V. Pseudomonomeric gynoecium of the Ulmaceae and Celtidaceae representatives. Bot Zhur, 1981, 66: 958 ~ 962
- 33 Zavada M, Crepet W L. Investigations of angiosperms from the middle Eocene of North American: flowers of the Celtidaceae. Amer J Bot, 1981, 68: 924 ~ 933
- 34 Zavada M. Pollen morphology of Ulmaceae. Grana, 1983, 22: 23 ~ 30
- 35 Chernik V V. Peculiarities of structure and development of the pericarp of the representatives of the family Ulmaceae and Celtidaceae. Bot Zhur, 1980, 65: 521 ~ 531
- 36 Tobe H, Takaso T. Trichome micromorphology and evolution in Celtidaceae and Ulmaceae(Urticales); Amer J Bot, 1990, 77: 2
- 37 Oginuma K, Raven P H, Tobe H. Karyomorphology and relationships of Celtidaceae and Ulmaceae(Urticales). Bot Mag Tokyo, 1990, 103: 113 ~ 131
- 38 Takaso T, Tobe H. Seed coat morphology and evolution in Celtidaceae and Ulmaceae(Urticales). Bot Mag Tokyo, 1990, 103: 25 ~ 41
- 39 Zavada M S, Mueyol K. Phylogeny analysis of Ulmaceae. Plant Syst Evol, 1996, 200: 13 ~ 20
- 40 Ueda K, Kosuge K, Tobe H. A molecular phylogeny of Celtidaceae and Ulmaceae(Urticales) based on rbcL nucleotide sequences. J Plant Res, 1997(110): 171 ~ 178
- 41 Terabayashi S. Vernation patterns in Celtidaceae and Ulmaceae(Urticales) and their evolutionary and systematic implications. Bot Mag Tokyo, 1991, 104: 1 ~ 13
- 42 Huang T C. Pollen Flora of Taiwan. Taipei: National Taiwan University Press, 1972.
- 43 Mehra P N, Gill B S. Cytological studies in Ulmaceae, Moraceae and Urtiaceae. J Arn Arbor, 1974, 55: 663 ~ 667
- 44 Darlington C D, Wylie A P. Chromosome atlas of flowering plants. London: George Allen and Unwin Ltd. 1955, 53
- 45 Bate Smith, Richens R H. Flavonoid chemistry and taxonomy in Ulmus. Biochem Syst Ecol, 1981, 1: 141 ~ 146
- 46 Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Stockholm; Almqvist and Wiksell, 1952.
- 47 Yamada H, Yashida O. Embryological studies of the family Ulmaceae. J Coll Arts Sci Chiba Univ, 1979, 612: 27 ~ 43(in Japanese)
- 48 Chernik V V. Characteristics of the structural development of spermoderm in some representatives of Ulmaceae and Celtidaceae. Bot Zhur, 1982, 67: 1 216 ~ 1 220
- 49 吴志敏, 林万涛, 李秉滔. 关于白颜树属的分类问题. 华南农业大学学报, 1988, 9(9): 68 ~ 70
- 50 Phuphathanphong L. A revision of Girardinia Gaudich(Ulmaceae). Thai Forest Bull Bot. 1972, 6: 49 ~ 55
- 51 傅立国. 中国榆属的研究. 东北林学院学报, 1980(3): 1 ~ 40
- 52 马恩伟. 中国朴属新分类群. 东北林学院植物教研室汇编, 1980, 7: 120 ~ 125

欢迎订阅 《长江蔬菜》

《长江蔬菜》是国内外公开发行的全国优秀科技期刊、中国园艺学核心期刊, 由全国著名蔬菜专家主编。《长江蔬菜》大力普及推广蔬菜新科技、新成果、新经验, 设有: 栽培技术、植物保护、新优品种、观察试验、学术园地、设施园艺、选种育种、食用菌录、产销研究、经验交流等栏目, 内容丰富、科学实用、通俗易懂、信息量大, 是广大蔬菜科技及管理人员、生产者和种子经营者的必备刊物。

《长江蔬菜》每册定价 3.80 元, 全年 45.60 元, 邮发代号 38-129, 全国各地邮局均可订阅, 也可直接汇款到本社邮购。地址: 湖北省武汉市汉口万松园路 15 号; 邮编: 430022; 电话: (027)85751511。