

裸子植物的系统分类:历史、现状和展望

杨永

(南京林业大学 南方现代林业协同创新中心,南京林业大学生命科学学院,江苏 南京 210037)

摘要:系统梳理裸子植物系统分类历史,按标志性研究进展,将1753年以来裸子植物分类研究历史划分为6个发展阶段:第1阶段为混沌时期(1753—1827年),从Linnaeus至Brown提出裸子植物概念之前,裸子植物未被作为一个类群处理,以Linnaeus的性系统为代表;第2阶段为概念形成时期(1827—1843年),从Brown发现裸子植物至Brongniart正式将裸子植物处理为一个类群之前,是裸子植物发现和概念的确立时期;第3阶段为萌芽时期(1843—1864年),从Brongniart至Braun之前,这一时期人们虽然将裸子植物作为一个类群处理,但还是将它作为被子植物双子叶植物的一个部分,代表系统如Bentham & Hooker的分类系统;第4阶段为裸子植物系统分类的奠基时期(1864—1926年),从Braun至Pilger,这个阶段人们将裸子植物从被子植物中独立出来,发现了银杏精子具鞭毛这样的原始性状,将银杏从红豆杉类植物中分出,厘清了裸子植物的主要传代线,奠定了裸子植物系统分类的基础,但是该时期人们对裸子植物科的概念还比较模糊,以Eichler和Engler的系统为代表,为后续分类系统奠定基础;第5阶段为“百家争鸣”时期(1926—2011年),从Pilger至Christenhusz等之前,该时期提出的分类系统很多,分类阶元的应用从目至门都有不同的观点,且从形态学、解剖学、胚胎学、植物化学、古植物学、分支分类学等方面,证据类型和方法十分多样。争论主要集中在银杏、红豆杉类和买麻藤类等类群的亲缘关系和系统归属,以及对罗汉松科、杉科和柏科的界定方面,以Pilger系统和郑万钧为代表;第6阶段是分子系统学和整合分类学时期(2007—),从Anderson等至今,该时期以分支分类学原理为准则,以系统发生树为骨架,综合分子系统学、解剖学、形态学、植物化学以及分子系统学等证据,建立和完善裸子植物分类系统,以Yang等提出的裸子植物分类系统为本阶段的代表性分类系统。笔者还展望了裸子植物未来在物种界定、整合分类学以及保护生物学等方面的重点研究发展趋势。

关键词:裸子植物;系统学;分类系统;系统发生基因组学;整合分类学

中图分类号:S718.49

文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2006(2024)03-0014-13



Systematic classification of gymnosperms: past, present and future

YANG Yong

(Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, College of Life Sciences,
Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract: The botanical history of gymnosperm classification was reviewed and divided into six major phases since the initiation of modern taxonomy in 1753 according to landmark concepts or creative classifications. The first phase lasted from Linnaeus to Brown during which the concept of gymnosperm was not conceived, and gymnosperms were not treated as a taxon. This phase was represented by the sexual system of Linnaeus. The second phase was from Brown to Brongniart. In this phase, the concept of gymnosperms was proposed and gradually accepted by botanists at that time, and Brongniart treated gymnosperms as a group in his classification system though the linear sequence, family delineation and relationships among taxa were ambiguous. The third phase was from Brongniart to Braun. In this phase, the gymnosperms were treated as a group within dicotyledons, the classification of Bentham & Hooker was considered as the representative classification systems. The fourth phase was from Braun to Pilger. During this period, the gymnosperms were treated as a separate taxon from angiosperms, the spermatozoids of cycads and ginkgo were discovered, the main

收稿日期 Received: 2023-01-20

修回日期 Accepted: 2024-03-10

基金项目:江苏省自然科学基金项目(BK202-11279);国家自然科学基金项目(32270217, 31970205);南京林业大学水杉英才项目(2020—2023)。

第一作者:杨永(yangyong@njfu.edu.cn),教授。

引文格式:杨永. 裸子植物的系统分类:历史、现状和展望[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2024, 48(3): 14-26. YANG Y. Systematic classification of gymnosperms: past, present and future[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2024, 48(3): 14-26. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.202301020.

lineages of gymnosperms became established, but the family delineation remains ambiguous, representative systems include Eichler and Engler. The fifth phase was from Pilger to Christenhusz et al.. Numerous classifications of gymnosperms were proposed in this phase, various categories were applied to lineages of gymnosperms, different lines of evidence were obtained and utilized including morphology, anatomy, embryology, phytochemistry, palaeobotany, cladistics, the focuses of debates were mainly on the relationships and systematic positions of ginkgo, taxads, and gnetophytes, and the taxonomic delineation of Podocarpaceae, Taxodiaceae and Cupressaceae, the classification systems of Pilger and Wanchun Cheng were representative in this phase. The sixth phase was from Anderson et al. till now. In this phase, people accepted the principles of cladistics, and conducted phylogenetic studies using DNA sequences, and also integrated different lines of evidences in taxonomy. The new classification of gymnosperms proposed by Yang et al. was introduced and the features of this new classification was discussed. Future studies should focus on species delimitation based on Genomic barcoding, integrative taxonomy, and conservation biology.

Keywords: gymnosperms; systematics; classification system; integrative taxonomy; phylogenomics

分类是将无序变为有序的过程,按照特征的相似性对植物进行分门别类,并以一定的逻辑关系进行排列,形成分类系统^[1-2],以便于认识、交流和利用自然植物资源。对于林奈(Linnaeus)时期的分类学家们来说,分类是按创造者的计划而建立的“自然系统”;而对于达尔文之后的分类学家们来说,分类是为了构建一个符合系统发生关系的系统发生分类系统^[3-4]。研究林奈以来分类系统的发展变化,不仅对于厘清分类系统的源流有重要意义,还对于探究分类学原理和思想、分类基于的证据以及研究方法的发展变化都有重要的参考价值。

裸子植物是高等植物的一大门类,是种子植物中的原始类群,其胚珠和种子裸露、无子房包被而与被子植物不同,不仅对于被子植物的起源研究至关重要,还对于研究种子起源以及维管植物从孢子生殖向种子生殖的过渡和转换演化具有重要意义。在高等植物各大门类中裸子植物物种多样性低,仅1 200种左右^[5],但裸子植物物种在陆地生态系统中占有重要地位,全球森林面积的39%以裸子植物为建群种或优势种,寒温带泰加林和亚热带亚高山针叶林很多甚至是由裸子植物构成的纯林^[6-7]。裸子植物起源古老,且由于独特的进化历史或者受人为影响其居群小而濒危,是生物多样性保护领域的旗舰物种,在保护生物学领域有着重要地位和引领作用,在林业领域也有着特殊且关键的价值^[8-10]。

裸子植物的进化历史久远,经历了大量的绝灭,现存传代线较少,很多现代类群之间形态间断很大,导致历史上关于裸子植物传代线之间的亲缘关系存在很多争论^[11-20],因此裸子植物一直是演化研究和系统分类研究的重点类群。笔者系统梳理了裸子植物系统分类的特点和发展历史,利用比较的方法探究了裸子植物分类系统的演变及其驱

动因素,分析了当今裸子植物分类学研究中存在的问题,并指出未来裸子植物分类学研究重点。

1 裸子植物系统分类的发展阶段

在裸子植物的系统分类历史上,有一些标志性发现和研究成果。笔者按照这些标志性研究成果,将裸子植物的系统分类研究划分为6个研究阶段:裸子植物研究的混沌时期、概念形成时期、萌芽时期、奠基时期、百家争鸣时期和整合分类学时期。这6个阶段也基本是以时间为顺序,随着证据的积累和分析方法的改进,分类系统渐趋成熟。

1.1 混沌时期

本阶段从 Linnaeus^[11]至 Brown^[12],博物学家们对生物的排列依据是神创论,对特征的使用方面还存在重要加权和平等对待的区别。直到 Brown 于 1827 年发现一群以胚珠裸露为特征的植物之前,人们对裸子植物没有明确的概念,裸子植物的类群被分散排列在分类系统的不同位置^[12]。在这方面, Linnaeus (林奈) 的性系统^[11] 和 De Candolle^[21] 的分类都比较典型。

林奈试图基于植物少量特征,尤其是雄蕊数量特征对植物界按逻辑顺序进行排列,将植物划分为24个纲,裸子植物被划分在不同的纲中^[22]。林奈的分类系统简明实用,但依据的植物特征主观性较强,对雄蕊特征给予了很大权重,无法反映类群亲缘关系。同时期的 Adanson^[23] 是表征分类学派的开创者,倡导利用全面相似性建立分类系统,他也是“科”一级分类阶元的开创者。他将植物划分为58科,把裸子植物归入其第57科(未命名),而 Linnaeus^[11] 描述的苏铁属(*Cycas*)未被包括在内。

De Jussieu^[24] 则将植物划分为无子叶类(Acotyledones)、单子叶类(Monocotyledones)和双子叶类(Dicotyledones)三大类,然后再细分为15

纲100目。在该系统中,裸子植物被划分进不同的纲。De Candolle^[21]继承了 De Jussieu^[24]植物分类思想,将裸子植物的松柏类(Coniferae)归入双子叶植物的单被花类(Monochlamydeae)中,而苏铁类则被归入单子叶植物的显花植物类(Phanerogams)中。

1.2 概念形成时期

本阶段从 Brown^[12]至 Brongniart^[13]。这一时期是裸子植物发现和概念确立的时期。Brown^[12]通过比较形态学研究,将种子植物的生殖结构中胚珠和种子裸露而无子房包被的称为裸子植物,把胚珠和种子由子房包被的称为被子植物,裸子植物的系统分类由此开始了一个新时代。但 Brown 的发现并没有立即被学者所采纳^[25-27],直到1843年, Adolphe Brongniart^[13]依据化石记录,将植物界发展历史划分为隐花植物时代、裸子植物时代和被子植物时代,他所揭示的这种地质历史时期植物群特征为进化理论的形成奠定了基础。他将裸子植物划分为2个目,即松柏目和苏铁目,又在松柏目下设买麻藤科、红豆杉科、柏科和松科,在苏铁目下设苏铁科(Cycadeae)^[28]。这是首次系统地对裸子植物进行分类划分,较前人有了关键的进步,将裸子植物成立1个类群,并将其划分为两大类,即松柏类和苏铁类。此时达尔文的《物种起源》尚未出版,植物界系统演化的理念也在萌芽和发展之中。

1.3 萌芽时期

本阶段从 Brongniart^[13]至 Braun^[14]。该阶段植物学家们普遍将裸子植物作为一类来处理,但并未将裸子植物从被子植物中独立出来^[15]。Bentham 和 Hooker^[15]将裸子植物划分为3个目,即买麻藤目、松柏目和苏铁目,他们的排列顺序与 Brongniart^[13]的顺序一致,但对落羽杉族、红豆杉族、罗汉松族和南洋杉族的界定还比较混乱,对于松柏类是否按典型球果和非典型球果的分类方案也不一致^[29-30]。

Hofmeister^[31]以有性配子体世代和无性孢子体世代之间的世代交替规律,论证了高等植物生活史的本质统一性,以及颈卵器植物和原始种子植物本质上的相似性。这一论述比《物种起源》早8年发表,为隐花植物和种子植物来源于共同祖先提供了明确的证据^[32],奠定了植物大类群的分类框架,为 Braun 等^[14]所采纳。人们普遍认可了植物界从低等向高等的演化脉络,并接受这样的分类划分,即叶状体植物(Thallophyta)、苔藓植物(Bryophyta)、蕨类植物(Pteridophyta)、裸子植物

(Gymnospermae)和被子植物(Angiospermae)^[28]。19世纪末,日本学者在苏铁和银杏中发现有鞭毛的精子为蕨类植物向种子植物演化提供了重要证据^[33-36]。《物种起源》出版后,演化思想为分类系统的线性排列提供了理论依据,人们对自然界的分类目标变为按照生物演化和系统发生关系来进行排列,系统发生分类(phylogenetic classification)。

1.4 奠基时期

本阶段从 Braun^[14]至 Pilger^[16]。这一阶段人们将裸子植物从被子植物中独立出来,但是科的概念和学名普遍比较模糊,其间的代表性分类学者包括 Braun^[14]、Van Tieghem^[37-38]、De Candolle^[21,39]、Eichler^[17]、Strasburger^[40-41]、Underwood^[42]、Engler^[18]、Saxton^[43]等。如 Braun^[14]首次将裸子植物从被子植物中独立出来,建立了高等植物分类体系,也确立了裸子植物的位置;他将裸子植物划分为苏铁类和松柏类,但对裸子植物内部还缺少详细的修订。该时期进化思想逐步被接受,人们开始追求反映进化关系的分类系统。分类所基于的证据也从宏观形态特征,增加了胚胎学、木材解剖学、个体发育和古植物学等方面的证据。Eichler^[17]完善了 Braun^[14]的分类体系,将裸子植物门(Gymnospermae,或古生种子门 Archispermae)归为显花植物类,并划分为4个科;他将化石植物科达类包含在分类系统中,并设定了分类位置,同时还在松柏科下设立了典型球果的松亚科(Pinioideae)和非典型球果的红豆杉亚科(Taxoideae)。Eichler^[17]对裸子植物很多类群的概念被后来学者所采纳,他关于族的范畴普遍对应于现代裸子植物分类中科的概念,为裸子植物系统分类奠定了坚实的基础。他还对系统排列顺序作了重要修订,按苏铁类、松柏类、买麻藤类顺序排列,松柏类内部将典型球果排列在非典型球果类之前,为20世纪以来的多数学者所遵从。

Engler^[18]对裸子植物进行了比较细致的分类划分,将裸子植物纲下设6个目:①苏铁目仅包含苏铁科,苏铁科下设苏铁族(Cycadeae)和泽米铁族(Zamiaceae);②化石植物科达类被列入裸子植物的分类系统之后,Engler 将本内苏铁目列入了裸子植物的分类系统;③依据银杏精子具鞭毛的特征首次将银杏从红豆杉类中划分出来,单列1目银杏目,并置于科达目之后、松柏目之前;④松柏目内将 Eichler 的类群等级进行了提升,设立2个科:红豆杉科(Taxaceae)和松科(Pinaceae),红豆杉科包含罗汉松族(Podocarpeae)、红豆杉族(Taxaeae)和三

尖杉族(Cephalotaxae),松科包含南洋杉族(Araucarieae)、松族(Abietineae)、杉族(Taxodiaceae)和柏族(Cupressineae);⑤买麻藤目下设买麻藤科,买麻藤科包含麻黄亚科(Ephedroideae)、百岁兰亚科(Tumbooideae)和买麻藤亚科(Gnetoideae)3个亚科。Engler系统中尽管关于科的概念与现代观点差别较大,但族和亚科与现代意义的科对应较好,这也成为其后来系统的重要基础。陈嵘^[44]在《中国树木分类学》中采纳了该系统,但调整了红豆杉科和松科下族的排列顺序。Coulter^[45]在《裸子植物形态学》(Morphology of Gymnosperms)中也采纳了该系统,并认为科达目演化产生银杏目和松柏目,而苏铁目演化产生苏铁目、本内苏铁目和买麻藤目,买麻藤目可能和本内苏铁目关系更近。Pilger^[46]对红豆杉科的处理与Engler的也有区别。

Saxton^[43]强调胚胎学特征的重要性,基于松柏类胚胎学特征研究了松柏类的系统发生关系,并对松柏类植物进行了分类划分。他对松柏类科的划分较前人有较大的进步,南洋杉科、罗汉松科、柏科都接近目前对科的界定。与Berry^[47]的系统不同,Jeffrey^[48]将具游动精子受精等原始特征的裸子植物归入古生裸子植物纲(Archigymnospermae),包括苏铁目(Cycadofilicales)、苏铁目(Cycadales)、科达目(Cordaitales)、银杏目(Ginkgoales),将以花粉管受精的比较进化的裸子植物归入后生裸子植物纲(Metagymnospermae),包括松柏目(Coniferales)和买麻藤目(Gnetales),认为松柏目与银杏目比较近,二者均来源于科达目。这个系统与Pilger^[46]的系统相比较,少了本内苏铁目,将银杏目排列在科达目后。他还依据木材解剖特征重建了松柏类裸子植物的系统发生关系,并将松柏类划分为6个族,认为松族是松柏类演化的主干,非典型球果的罗汉松族和红豆杉族关系近缘,且较早从演化主干分化出来,随后是南洋杉族从主干分化,最后才是柏族和杉族为姐妹群分支从主干演化出来。

Seward^[49-50]依据木材特征将现存裸子植物划分为两大类:疏木型木材(manoxylic,包含苏铁目)和密木型木材(pycnoxylic,包含银杏目、松柏目、买麻藤目)。他对科的划分采取了小科概念,尽管使用的分类等级较低,但是在亲缘关系方面,这个划分总体上得到了近现代研究的支持^[51-52]。Sahni^[53]依据生殖器官特征,按着生胚珠构造的形态学本质将裸子植物划分为叶生胚珠类(Phyllospers)和轴生胚珠类(Stachyosperms)两大类。叶

生胚珠类的胚珠着生于叶状大孢子叶上,轴生胚珠类的胚珠着生于由枝条演化而来的各种特化结构如长梗(银杏)、种鳞(松柏类),或生于枝条顶端(红豆杉类)和苞片叶腋(买麻藤类)。这个思想和分类处理被20世纪分类学家所继承^[54-56]。

本阶段与前一阶段的根本不同是进化理论在学术界被逐渐接受,人们尝试提出反映亲缘关系的分类系统,一些学者如Saxton^[43]甚至用树来表达其分类思想;其次,化石证据被利用,包括科达目在内的化石类群也被包含在一些分类系统中,以种子方式繁殖但营养器官类似蕨类的种子蕨的发现为裸子植物起源研究提供了重要证据^[45,57];第三,胚胎学证据也被作为重要证据用于演化研究和亲缘关系探索中,如世代交替现象和颈卵器构造,以及日本学者关于银杏精子鞭毛的发现及其系统位置的确立。结合种子和胚珠的形态结构及游动精子受精特征与苏铁类植物的相似性,Fuji^[58]和Seward等^[59]改变了将银杏归入红豆杉科的传统分类观点,主张将银杏从松柏类中分出,独立一科,位置介于苏铁类和松柏类之间,他们认为银杏与古生代的科达类关系密切。

Hutchinson^[60]将现存裸子植物分为5科,苏铁科、银杏科、红豆杉科、松科、买麻藤科,认为银杏与红豆杉科亲缘关系密切,因精子有鞭毛而被划分为独立的科。他对属的归类总体看基本反映了亲缘关系,在类群排列顺序方面和科阶元类群与Engler^[18]比较相似,但是在科下细分和名称存在不同:①二者苏铁科均划分为两个族,Hutchinson^[60]在苏铁科下的非洲大苏铁族(Trib. Encephalarteae)等同于Engler^[18]的泽米铁族(Trib. Zamieae);②红豆杉科下,Hutchinson^[60]合并了Engler^[18]的红豆杉族和三尖杉族;③松科划分方案也不同,Hutchinson^[60]将澳柏族(Trib. Callitreae)从Engler^[18]的柏木族(Trib. Cupressineae)中独立出来;④Hutchinson^[60]在买麻藤科下没有划分亚科。

Dallimore & Jackson^[61]的松柏类植物手册简便实用,但是对裸子植物的这种分类与19世纪末的系统接近,其中红豆杉族不是自然类群,不仅包含了三尖杉属(*Cephalotaxus*),还包含了罗汉松科的陆均松属(*Dacrydium*)、叶枝杉属(*Phyllocladus*)和小泣松属(*Pherosphaera*),对柏族的划分也不合理。Dallimore & Jackson^[61]的分类系统在类群排列顺序、分类阶元和类群界定方面与Engler^[18]和Hutchinson^[60]比较接近。

1.5 百家争鸣时期

这一时期是现代裸子植物分类系统的形成期,确立了裸子植物科的概念,提升了分类阶元,对分类学方法论进行了重要变革。按分析方法划分为两个学派,即进化分类学派和分支分类学派。

1.5.1 进化分类学派

本阶段从 Pilger^[16] 至 Christenhusz 等^[19],期间的标志性工作是由德国学者 Pilger^[16] 建立的裸子植物的分类系统,该系统确立了裸子植物科的概念,且包含了对属的处理,奠定了现代裸子植物分类的基础。Pilger^[16] 将裸子植物划分为 7 个目:苏铁蕨目、苏铁目、本内苏铁目、银杏目、科达目、松柏目和买麻藤目,苏铁蕨目、本内苏铁目和科达目全部为已绝灭的化石裸子植物。现存植物中,苏铁目仅包含苏铁科,银杏目包含银杏科,松柏目包含红豆杉科、罗汉松科、南洋杉科、三尖杉科、松科、杉科、柏科 7 个科,买麻藤目包含麻黄科、百岁兰科和买麻藤科。在对松科的分类中,他的检索表按短枝类型将松科划分为 3 类:仅具长枝、兼具长枝和短枝、短枝不明显和针叶束生,这 3 类对应于松科传统分类中的 3 个亚科,即冷杉亚科、落叶松亚科和松亚科^[62]。总体上看,Pilger^[16] 的系统在类群排列和划分方面与 Engler^[18] 比较相似,主要区别在于科级分类阶元。

Buchholz^[63-64] 将松柏类划分为典型球果类(Phanerostrobilares)和非典型球果类(Aphanerostrobilares);Keng^[65] 与之类似。他对科的处理比较小,在亲缘关系的认识上有一些进步,如红杉亚科和落羽杉亚科下的第 2 群[柳杉属(*Cryptomeria*)、水松属(*Glyptostrobus*)和落羽杉属(*Taxodium*)],得到了后来分子系统学研究的证明。

Pulle^[66] 将裸子植物分类的阶元进行了提升,在种子植物门下设 4 个亚门:种子蕨亚门(Pteridospermae)、裸子植物亚门(Gymnospermae)、盖子植物亚门(Chlamydospermae)和被子植物亚门(Angiospermae)。Janchen^[67] 将松柏类划分为 2 目 7 科,他关于科的概念沿用 Pilger^[16] 的系统,但是在系统排列上将非典型球果的红豆杉目放在了典型球果的松目前面。Pilger 和 Melchior^[68] 于 1954 年修订了 Pilger^[16] 1926 年提出的系统,将裸子植物划分为 4 纲,修订系统的重要特点在于:①将银杏目与种子蕨目、开通目、苏铁目、本内苏铁目、蕉羽叶目(Nilssoniales)和五柱木目(Pentoxylales)归入苏铁纲中;②松柏纲包含科达目和松柏目,松柏

目包含松科、杉科、柏科、罗汉松科、三尖杉科和南洋杉科 6 个科;③红豆杉科独立为红豆杉纲;④盖子植物纲包含 1 目 3 科。

Pant^[69] 也使用了比较高的分类阶元,将裸子植物分为苏铁门、盖子植物门和松柏门 3 个门,该系统特点比较鲜明:①苏铁门包含现存苏铁类植物和化石种子蕨类植物;②盖子植物门放在了苏铁门后、松柏门之前,包含 1 纲 2 目,买麻藤目和百岁兰目;③松柏门包含松柏纲(包含科达目、银杏目和松柏目)、麻黄纲(包含麻黄目)、次康纲(Czekanowskiopsida,包含次康目 Czekanowskiales)和红豆杉纲(包含红豆杉目)4 纲。值得注意的是,麻黄目从盖子植物门分到了松柏门中,银杏目置于松柏门中的松柏纲下,红豆杉类在松柏门中单列为红豆杉纲。

Young & Watson^[70] 基于 Philips^[71] 对松柏类 42 属 113 种的软木(softwood)解剖观察数据进行了研究和数量分类,他们的发现有两点值得关注:①松柏类包括 2 大类,即松类(松科)和柏类(南洋杉科、罗汉松科、柏科、三尖杉科、杉科、红豆杉科),两大类的软木解剖结构十分不同,包括晚材(latewood)、树脂道(resin ducts)、射线管胞(ray tracheids)、射线横向壁(horizontal walls of rays)、射线端壁(end-walls of rays)、交叉场穿孔(cross-field pitting)、薄壁组织(parenchyma)、晶体(crystals)等特征;②红豆杉科与柏类[如崖柏属(*Thuja*)、侧柏属(*Platyclusus*)、罗汉柏属(*Thujopsis*)、扁柏属(*Chamaecyparis*)、水松属、落羽杉属等]。该研究为把松科从松柏类中分出提供了支持,松科的晚材有树脂道,而其他科则缺;同时,该研究也否定了之前将红豆杉类独立为目的分类处理方式。

郑万钧和傅立国^[62] 对中国裸子植物开展了比较深入的研究,在此基础上,他们对 Pilger^[16] 的系统进行了升级改造,提出了一个 4 纲 9 目 12 科的分类系统:①仅包含了现代类群,而且现代类群主要局限于中国原产和主要引种类群,没有包含百岁兰科;②将 Pilger 的目都提升为纲;③纲下增设了目,苏铁纲下设立苏铁目,银杏纲包含银杏目,松柏纲下设松目、罗汉松目、三尖杉目、红豆杉目,反映了雌球果从典型球果向非典型球果的逐步特化、简化演化的趋势,盖子植物纲包含麻黄目、买麻藤目、百岁兰目。该分类系统被应用于《中国植物志》第七卷裸子植物卷,以及《树木志》等多种志书、教材和编目文献中,是被应用最广的裸子植物分类系统之一。

Meyen^[72] 基于化石植物和形态学研究提出了

一个植物的分类系统,其中他将裸子植物划分为3个纲:①银杏纲(*Ginkgoopsida*);②苏铁纲置于银杏纲和松纲之间;③买麻藤类分两部分,麻黄目归入银杏纲,而买麻藤目和百岁兰目归入了苏铁纲中;④松目内科的排列顺序基本反映了雌球果的演化趋势,次级生殖枝的伏脂杉类排在前面,随后是典型球果类,最后是非典型球果类。Meyen 是古植物学家,因此其系统内包含了大量的化石裸子植物。

张宏达^[73]将裸子植物划分为8个亚门:①将非典型球果的红豆杉类独立为1个亚门(罗汉松目、三尖杉目和红豆杉目),与苏铁亚门、银杏亚门、松柏亚门和盖子植物亚门平行;②在线性排列上,按照松柏亚门、银杏亚门、苏铁亚门、红豆杉亚门和盖子植物亚门的顺序排列。傅德志和杨亲二^[74]对裸子植物大孢子叶球的形态学进行了研究,认为裸子植物中存在两条演化线:单轴型的苏铁类演化线(苏铁类)和复轴型的松柏类演化线(银杏类、松柏类和买麻藤类),同时认为银杏的胚珠构造是一个次生伸长的枝性构造,为前种鳞复合体,而生殖短枝相当于松柏类的复轴型雌球果。傅德志^[75]还提出松柏类裸子植物中存在一个叶具多条平行脉而无中脉的多脉演化线,认为竹柏属与罗汉松科关系较远,而与银杏、南洋杉和买麻藤类亲缘关系较近,甚至可能是古生代科达类的直接后裔,并将竹柏科从罗汉松科中独立出来。依据裸子植物大孢子叶球理论和多脉演化线,Fu等^[76]提出了一个裸子植物的分类系统:①提出一个多脉类组成的亚纲,包含科达类、银杏类、南洋杉科、竹柏科、麻黄科、买麻藤科和百岁兰科;②将竹柏属从罗汉松科分出,在多脉亚纲中设立竹柏目;③红豆杉亚纲下设典型球果类松目(松科和柏科)和非典型球果类红豆杉目(三尖杉科、红豆杉科、罗汉松科)。该系统在高阶元上与Chamberlain^[77]观点类似,将裸子植物划分为苏铁类和松柏类两大类,但是对松柏类内的分类与该时期主流裸子植物系统明显不同。

John等^[78]对印度产松柏类植物进行化学系统学研究,将松柏类植物划分为3群:①第1群为松科植物,含芪类化合物(stilbenes),但不含黄酮类和双黄酮化合物,主张独立为松目;②第2群包括杉科、柏科、罗汉松科、三尖杉科和南洋杉科,含双黄酮,黄酮和黄酮醇普遍,但无芪类化合物,包含在柏目;③第3群为红豆杉科,不同于前两个群在于缺少双黄酮和(或)芪类化合物,主张独立为红豆杉目。红豆杉目因含有黄酮化合物(flavones)和原花青素(proanthocyanidins),不含芪类化合物,而与

柏目更为接近,与松目则关系较远。他们修订了松柏类的分类系统,认为应将松柏类划分为5个目,即科达目、银杏目、柏目(勒巴杉科 *Lebachiaceae*、伏脂杉科 *Voltziaceae*、贝利希科 *Pallissaceae*、杉科、柏科、罗汉松科、三尖杉科和南洋杉科)、红豆杉目(仅红豆杉科)和松目(仅松科)。

Kubitzki^[51]将裸子植物划分为2亚门(苏铁亚门 *Cycadophytina* 和松柏亚门 *Coniferophytina*)4纲(*Ginkgoatae*、*Pinatae*、*Cycadatae*、*Gnetatae*),与本时期其他多数系统不同之处在于:①他将买麻藤纲归入苏铁亚门,并置于松柏类后边;②采纳小科概念,将苏铁亚纲划分为1目4科,即波温铁科(*Bowniaceae*)、苏铁科(*Cycadaceae*)、托叶铁科(*Stangeriaceae*)和泽米铁科(*Zamiaceae*),叶枝杉科(*Phyllocladaceae*)从罗汉松科分出,金松科从杉科分出等。由于依据球果特征难以对三尖杉科归类,他放弃了在松纲下设松柏目和红豆杉目的划分方案,而是以字母顺序进行排列。

Biswas等^[79]采纳了Stewart等^[80-81]的裸子植物分类系统框架,他们将裸子植物纲划分为苏铁类(*cycadophytes*)和松柏类(*coniferophytes*),同时系统总结了裸子植物形态、解剖、发育、胚胎和细胞学等方面的研究成果,但对于分支分类的研究基本没有包括。

Doweld于2001年构建的分类系统使用了超门(*superphyllum*)、门、纲、亚纲、目、科等级,将裸子植物划分为10门27纲、67目、125科。该系统包含了现存类群和化石类群,在系统排列和类群界定方面,基本是按形态特征,而没有吸收分子系统学观点。他将买麻藤类放在苏铁类和松柏类中间,而将银杏类放在了最后,不符合形态学、胚胎学观点,也不符合分子系统学的研究;松门中,则将典型球果类归入松纲,非典型球果分为罗汉松纲和红豆杉纲。类群界定方面,他划分的松纲包含了松科、柏科和南洋杉科,不是单系^[20]。该系统在分类群数量上增加很多,明显划分过细,如将现存裸子植物归入苏铁纲、买麻藤纲、松纲、罗汉松纲、红豆杉纲和银杏纲6纲;在科阶元采纳了小科,广义柏科被划分为15科,罗汉松纲(传统分类的罗汉松科)被划分为12科,红豆杉纲被划分为4科。

本阶段关于裸子植物起源和演化研究不得不提及两项重要的古植物学研究:一是瑞典古植物学家Florin^[54-56]在20世纪40—60年代,研究了大量晚古生代至早中生代的化石松柏类裸子植物,结合形态、畸形、解剖等方面的证据,提出了松柏类种鳞

起源的种鳞复合体理论,认为种鳞是一个复合构造,来源于科达类次级生殖枝条,经枝条缩短,不育叶和可育叶背腹排列改变和简化、愈合演化形成,红豆杉没有种鳞,其胚珠为顶生,而建议将红豆杉类从松柏类中分出^[54-56]。他的演化理论对松柏类演化研究有重要的影响。二是前裸子植物的发现和研究。Beck等^[82]在20世纪60年代发现一类营养器官特征类似松柏类裸子植物但以孢子方式繁殖的植物,包括古羊齿目(Archaeopteridales,最初被命名为Pityales)、原始髓木目(Protopytales)和无脉树目(Aneurophytales)。前裸子植物的发现使得人们怀疑种子不是一次起源的,裸子植物不是一个单系群,一方面具大型羽状复叶和疏木型木材的苏铁类通过种子蕨类与无脉树目前裸子植物联系,另一方面具小型叶和密木型木材的松柏类与古羊齿目前裸子植物联系^[79-80]。关于裸子植物起源的多元论,并不罕见。Benson^[83]曾提出,从裸蕨类发育出3条演化线,初始叶类(Haplophylls)发育出石松类,小型叶类(Meiophylls)分化形成楔叶纲、科达目、银杏目和松柏目,而分生叶类(Meriphylls)演化出蕨类、苏铁类、买麻藤类和被子植物。按照这个划分,种子植物是起源于不同的祖先。Greguss基于裸子植物的木材解剖特征认为裸子植物是三元起源:苏铁类、银杏类、南洋杉科、罗汉松科和红豆杉目起源于蕨纲(Pteropsida),柏科起源于楔叶纲(Sphenopsida),而杉科和松科起源于石松纲(Lycopsida)^[84]。

1.5.2 分支分类学派

Hennig于1950年创立了分支分类学,这是分类学研究方法论上的重要变革,对分类学研究有着持续且深刻的影响,其基本原理和方法已成为当今植物分类学研究的共识^[85],如类群之间的亲缘关系由共同祖先所确定,分支图可以表达类群之间的亲缘关系,单系是类群划分的基本原则,共衍征定义分支和类群等。20世纪80年代至21世纪初,植物分类学研究中最为活跃的莫过于分支分类学研究。Crane^[86]、Doyle等^[87]建立了一组形态特征矩阵,并开展种子植物的分支分类研究。Hilton等^[88]拓展了Doyle^[89]的形态矩阵,包含了更多的种子蕨类植物。这些研究基本都通过研究种子植物的系统发生关系来探讨被子植物起源的问题,大多数支持:①裸子植物是一个并系群,被子植物嵌入其中;②种子蕨植物是一个多系群;③拓展了真花学说,支持被子植物、买麻藤类和中生代种子蕨本内苏铁目、开通目构成一个单系的生花植物(Anthophytes)^[86-87],或者包含舌羊齿等更多种子

蕨类植物(舌羊齿植物 Glossophytes)^[89];④少数研究甚至支持买麻藤类是并系,被子植物嵌入其中,被子植物的花起源于买麻藤类复轴型两性球花,从而提出新假花学说(Pseudanthial hypothesis)^[90]。这些研究的重点不在于裸子植物内部亲缘关系和分类,裸子植物各群之间的关系问题没有得到解决^[91-92],也没有正式提出一个基于分支分类研究的裸子植物分类系统。

Loconte等^[93]基于39个形态特征对种子植物11个代表类群的分支分类学研究支持传统的形态学理论:(苏铁目—(银杏目—(松柏目—(买麻藤目—被子植物))),买麻藤目和被子植物为姐妹群,命名为Anaspermae,松柏类和Anaspermae构成Mesospermae,银杏和Mesospermae构成Cladospermae,苏铁目与Cladospermae构成种子植物门(Spermatophyta)。Doyle^[89]发展了一个新的形态特征数据,包含了36个类群和91个形态特征,他的分支分析支持一个叫作舌羊齿植物(Glossophytes)的分支,包含买麻藤目、被子植物、开通属(Caytonia)、本内苏铁目(Bennettitales)、五柱木属(Pentoxylon)和舌羊齿类(glossopterids)等种子蕨。Hilton等^[88]基于Doyle^[89]的形态特征矩阵,建立了一个新的形态特征矩阵,包含54个类群(31个绝灭的和23个现存的)和102个信息特征,目的是研究裸子植物的系统发生关系,特别是种子蕨类植物的关系。但他们的研究与同时期基于DNA序列的分子系统学研究结果不同,分子系统学支持Gnetifer或Gnepine的关系。

针对现存和化石松柏类裸子植物也有专门的分支分类研究。Hart^[94]基于松柏类63属的123个二态和多态特征数据的分支分类研究,认为:①松柏类是一个单系,红豆杉类属于松柏类,不应分开;②金松属(Sciadopitys)应独立一科,即金松科;③杉科是并系群,应与柏科合并;④红豆杉科与三尖杉科是姐妹群;⑤南洋杉科与罗汉松科的位置还不确定。化石证据在探讨植物系统演化研究中具有重要价值。Miller^[95]基于形态分支分类发现松柏类包含3个群:第1群包含柏科和杉科;第2群包含南洋杉科、三尖杉科、罗汉松科和松科,其中罗汉松科和三尖杉科为姐妹群,松科和南洋杉科为姐妹群;第3群仅包含红豆杉科,位置比较孤立。Miller^[96]建立了一个包含古生代、中生代和现代松柏类共33种植物的数据矩阵,共有12个特征,其中11个基于雌球果和胚珠,1个基于花粉。他基于分支分类学研究认为:①红豆杉科来源于Utrechtiti-

aceae; ②现存松柏类其他科来源于 Majoniaceae, 松科、罗汉松科、三尖杉科、南洋杉科和杉科的部分属 (*Athrotaxis*、台湾杉属 *Taiwania*、柳杉属和杉木属 *Cunninghamia*) 较早从 Majoniaceae 中分化出来, 其中松科最早, 罗汉松科其次, 三尖杉科再次, 然后是南洋杉科, 而金松科、柏科和杉科的其余属 (落羽杉属) 则较晚从 Majoniaceae 中 (包含 *Dolmitia*) 分化出来。但他对松柏类亲缘关系的观点没有得到分子系统学的支持。

该阶段是植物分类学蓬勃发展的时期, 表现在3个主要方面。第一, 世界各地植物资源调查的积累、国家和地区植物志书编研以及专科专属的系统学研究, 白豆杉属 (*Pseudotaxus*)、水杉属 (*Metasequoia*)、瓦勒迈杉属 (*Wollemia*)、金柏属 (*Xanthocyparis*) 等孑遗植物的发现, 还有大量的新物种被发现和描述, 使得人们对裸子植物多样性的认识更加详细和深入, 也为其他研究提供了丰富的研究材料和数据。第二, 开展裸子植物各种特征的观察和研究, 积累了大量的特征数据, 从宏观形态特征的观察发展到微形态学、解剖学、孢粉学、胚胎学、细胞学、器官发生学、植物化学、免疫学等, 对植物开展了更为详尽的观察和研究。借助更精密的仪器和设备, 包括光学显微镜、扫描电镜、透射电镜等新技术和方法研究植物的微观形态和结构特征, 利用气相色谱和液相色谱技术研究植物化学成分; 利用电泳技术研究植物的蛋白质特征, 还发展出 PCR 和测序技术, 逐步开始利用 DNA 片段开展裸子植物的系统学研究, 使之成为系统演化研究新的增长点。第三, 新的分类学原理, 即综合进化论对进化理论的完善和分支分类学概念体系的普及, 以及分析方法的发展、完善和应用, 引入数学方法来进行相似性分析, 包括数量分类学、分支分类学、分子系统学等, 利用相似性系数和最大简约性等作为分类判断的指数和标准。与之前的进化分类学重要加权的比较研究方法相比, 对数据处理能力方面有了明显的提升。然而, 基于形态分支分类学研究还主要依赖于分类学家对特征的分析 and 判断。20 世纪 80 年代以来, 分支分类学与 DNA 序列结合而成的分子系统学才彻底释放了分支分类学的潜能。随着计算机和生物信息学的快速发展, 目前已有各种超算平台可以实现对组学数据的系统发生分析, 对于改进植物分类有着非常重要的作用。

1.6 分子系统学和整合分类时期

该阶段从 Anderson^[20] 至今。该时期的特点是以分支分类学的单系为类群建立的基本原则, 初级

阶段时以单个或少量 DNA 片的分子系统学研究为基础, 高级阶段以组学数据尤其是大量单拷贝核基因建立裸子植物系统分类。

Anderson 等^[20] 吸收分支分类学和分子系统学早期研究成果构建了一个裸子植物的分类系统, 包含 10 纲、37 目、84 科的分类系统, 较 Doweld 的系统减少了很多。他们将现存裸子植物归入 4 纲 4 目 13 科, 即松纲 (松目)、苏铁纲 (苏铁目)、银杏纲 (银杏目)、买麻藤纲 (买麻藤目), 松目分为 6 个科、苏铁目 3 个科、银杏目 1 个科、买麻藤目 3 个科。总的来看, 这个系统是传统研究基础上吸收部分分支分类学和分子系统学研究进展而形成的分类系统, 如在苏铁目的分类方面采纳的是 Stevenson^[97] 分支分类学的研究结果, 他们将松柏类划分为 6 科则是采纳了 Quinn 等^[98] 的观点, 但在 4 个纲的线性排列顺序上支持将买麻藤类作为裸子植物原始分支的观点, 按松柏纲、苏铁纲、银杏纲、买麻藤纲的排列则是倒序排列, 是接受 Gnetales-other gymnosperms 的观点而将买麻藤类作为原始分支放在最后面。需要指出的是, 他们接受并系分类观点, 即将柏科划分为杉亚科和柏亚科 2 个亚科, 其中杉亚科包括了传统的杉科的属 (不包含金松属), 而分支分类学和分子系统学研究均已揭示杉科 (不含金松属) 是一个并系群。

Judd^[99] 在分子系统学的代表性著作 “*Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*” 第 1 版中, 对裸子植物的分类没有给出科上阶元的正式划分, 仍用传统的苏铁类、银杏类、松柏类和买麻藤类的处理, 由于没用正式的科上分类阶元, 还不算一个正式的分类系统。Judd 等^[100] 在该书第 3 版中将裸子植物划分为 4 目 13 科, 他们对科的范畴和界定与 Yang 等^[5] 相同, 但是对于基于少量 DNA 序列片段所得出的裸子植物分子系统学研究结果还不确定, 如买麻藤类的系统位置问题, 因此其松柏目还包含松科在内。该系统比较简洁, 但没能反映新的系统学研究进展和裸子植物的系统发生关系, 如松柏类不是单系的问题。一方面该系统虽然对松柏类内部的排列反映了亲缘关系, 但没有进一步归类, 缺乏系统性; 另一方面, 该系统仍然接受松柏类为一个单系群, 而没有将松科分开。令人奇怪的是, 他们发表的几个版本中均提到裸子植物 15 科, 但这个数字与所列的科名不符, 应该是笔误。

欧洲学者 Christenhusz 等^[19] 基于分子系统学提出了裸子植物 4 亚纲 8 目 12 科的分类系统, 分类处理到属等级, 没有科下属上分类阶元。该系统

基本上吸收了在此之前的分子系统学的研究成果,也建立了科上分类阶元,包含亚纲和目。但是该系统所基于的分子系统学研究还比较初步,导致分类处理不尽如人意:①他们将买麻藤亚纲放在了银杏亚纲之后、松亚纲之前,不符合传统分类系统中形态特化的趋势;②1999年以来,大多数基于DNA序列的系统发生研究显示买麻藤类和松柏类的松科为姐妹群,松柏类为并系群,近年来的系统发生基因组学研究强化了这种研究结论,但是该系统仍将并系的松柏类作为一个亚纲处理,不符合当今单系分类的基本原则;③该系统中对三尖杉科和松柏类的一些属如柏木属(*Cupressus*)和近缘属,刺柏属(*Juniperus*)和近缘属等的处理也不尽如人意。

Fischer等^[101]以克氏系统为骨架,将化石裸子植物包含在内,形成了一个5亚纲30目的分类系统,进一步完善了克氏系统对裸子植物的分类。在亚纲级阶元,他们增加了种子蕨亚纲Pteridospermatidae,共5个亚纲。在目级阶元下,种子蕨亚纲、苏铁亚纲、银杏亚纲和松亚纲都包含了很多由化石植物构成的目:①在种子蕨亚纲下设5个目;②苏铁亚纲下设本内苏铁目、苏铁目、大羽羊齿目(Gigantopteridales)、髓木目(Medullosales)和五柱木目(Pentoxylales)5个目;③银杏亚纲下设开通目(Caytoniales)、盔籽目(Corstospermales)、次康目(Czekanowskiales)、银杏目(Ginkgoales)、Hamshawiales、Mattiellales、盾籽目(Peltaspermales)、

Petriellales 8目,他们将开通目、魁籽目、盾籽目等种子蕨类植物也包含在银杏亚纲中;④买麻藤亚纲下设百岁兰目、买麻藤目和麻黄目3目,该亚纲下没有包含化石类群构成的目;⑤松亚纲下除了现存的松目、南洋杉目、柏目,还包含了科达目(Cordaitales)、伏脂杉目(Voltziales)、Dordrechtiales、Alexiales、Hermanophytales和Hlatimbiales等9个化石裸子植物目。

Ruggiero等^[102]建立了一个生物的高阶分类系统。该系统将种子植物亚门下分为被子植物超纲和裸子植物超纲,对于裸子植物超纲下的划分则接受2011年Christenhusz等^[19]的4亚纲分类系统和排列,接受松纲这样的并系类群,但也有不同:①将裸子植物超纲分为4个纲,即苏铁纲(苏铁亚纲)、银杏纲(银杏亚纲)、买麻藤纲(买麻藤亚纲)、松纲(松亚纲);②没有接受Christenhusz等^[19]提出8个目的分类划分,每个亚纲下仅列1个目,即苏铁亚纲(苏铁目)、银杏亚纲(银杏目)、买麻藤亚纲(买麻藤目)、松亚纲(松目)。Christenhusz等^[19]提出的8个目包括苏铁目、银杏目、百岁兰目、买麻藤目、麻黄目、松目、南洋杉目、柏目。

Yang等^[5]2022年提出了一个新的裸子植物分类系统(表1)。该系统贯彻整合分类学思想,基于近年来的系统发生基因组学研究结果,兼顾了裸子植物的形态、解剖、胚胎、植物化学等特征以及传统系统分类习惯。

表1 Yang等的裸子植物分类系统概览

Table 1 An outline of the gymnosperm classification system of Yang et al.

纲 class	亚纲 subclass	目 order	科 family (属/种数 genes/species number)	
苏铁纲 Cycadopsida	苏铁亚纲 Cycadidae	苏铁目 Cycadales	1. 苏铁科 Cycadaceae (1/126) 2. 泽米铁科 Zamiaceae (9/255)	
		银杏纲 Ginkgoopsida	银杏亚纲 Ginkgoidae	银杏目 Ginkgoales
松纲 Pinopsida		南洋杉目 Araucariales	4. 南洋杉科 Araucariaceae (3/40)	
		柏亚纲 Cupressidae	柏目 Cupressales	5. 罗汉松科 Podocarpaceae (20/181) 6. 金松科 Sciadopityaceae (1/1) 7. 柏科 Cupressaceae (31/169) 8. 三尖杉科 Cephalotaxaceae (1/10) 9. 红豆杉科 Taxaceae (5/29)
		松亚纲 Pinidae	松目 Pinales	10. 松科 Pinaceae (11/272)
		买麻藤亚纲 Gnetidae	麻黄目 Ephedrales	11. 麻黄科 Ephedraceae (1/70)
			买麻藤目 Gnetales	12. 买麻藤科 Gnetaceae (1/46)
			百岁兰目 Welwitschiales	13. 百岁兰科 Welwitschiaceae (1/2)

Yang 等^[5]将现存裸子植物划分为 3 纲、5 亚纲、8 目、13 科。与克氏系统相比,新的分类具备 6 个特点。首先,设置了纲阶元,苏铁纲、银杏纲和松柏纲,松纲包含买麻藤类和松柏类,这样处理不仅反映亲缘关系,还符合形态特征。苏铁纲的精子有鞭毛,疏木型木材,单轴型大孢子叶球,胚珠着生在叶性大孢子叶上。银杏纲是苏铁纲向松柏纲的过渡,其精子有鞭毛,但单轴分枝方式和密木型木材不同于苏铁纲^[50]。松纲不仅具单轴分枝方式和密木型木材,还具复轴型雌球果^[50]。其次,在亚纲阶元上,保留了苏铁亚纲、银杏亚纲、买麻藤亚纲,将克氏系统的松亚纲划分为松亚纲(仅包含松科)和柏亚纲(包含松柏类其余科)。将松科与松柏类其他科分开有植物化学和木材解剖证据的支持,松科不同于松柏类其他科在于其不含双黄酮类化合物^[103],晚材具树脂道^[70]。第三,按照形态特化趋势和传统分类处理,将买麻藤亚纲放在松纲的最后。第四,将三尖杉科从红豆杉科分出,系统发生基因组学研究显示三尖杉科与红豆杉科为姐妹群。形态上三尖杉科的雌球果为典型球果类,而红豆杉科最为特化。三尖杉科和红豆杉科的肉质假种皮来源不同,三尖杉科的肉质部分来源于珠被,而红豆杉科的假种皮来源于叶性器官的特化和变态。此外,三尖杉科含粗榧碱和双黄酮化合物,红豆杉科含紫杉醇而无双黄酮化合物。第五,对苏铁科、松科、罗汉松科、柏科、红豆杉科等在亚科和族阶元上进行了分类处理,建立了 6 个新族,即绒袍杉族(*Acmopyleae*)、智利翠柏族(*Austrocedreae*)、扁柏族(*Chamaecyparideae*)、寿寒松族(*Microcachrydeae*)、巴布亚柏族(*Papuacedreae*)和核果杉族(*Prumnopityeae*)。第六,在属的层面,新增加了合子刺柏属(*Arceuthos*)、北美金柏属(*Callitropsis*)、美洲柏木属(*Hesperocyparis*)、梳叶杉属(*Pectinopitys*)、圆柏属(*Sabina*)和金柏属(*Xanthocyparis*)等 6 属,同时将星鳞柏属(*Actinostrobus*)和灯台柏属(*Neocallitropsis*)并入澳柏属(*Callitris*),将福建柏属(*Fokienia*)并入扁柏属(*Chamaecyparis*)。

2 结 语

回顾裸子植物系统分类 200 多年的研究和历史,总结裸子植物分类发展的一些特点如下:

第一,裸子植物的分类系统表现出明显的时代特征和发展的阶段性,同一时期的分类系统之间比较相似,而不同时期的分类系统之间则差别明显。

第二,随着时间的发展,裸子植物的分类表现出进步性,由混沌到有序,由原始阶段到高级阶段,分类系统从类群的界定到系统排列都逐渐变得更为准确、合理。

第三,为了反映类群亲缘关系和演化历史,20 世纪分类系统所使用分类阶元普遍较 19 世纪高,19 世纪普遍使用目、科和科下族等阶元来反映类群之间的亲缘关系,而进入 20 世纪以来,很多分类系统使用了目以上的阶元,如亚纲、纲、亚门和门等高分类阶元。另外,命名法规对科和科以下学名有强制性要求,但是,对于科以上的学名没有,因此,2011 年之前的分类系统中,对科以上学名的使用比较混乱,如很多系统里用了松柏目(*Coniferales*),这个学名不符合命名法规的精神,而应使用 *Pinales*、*Cupressales*, 盖子植物类的科上阶元也有类似的问题。

第四,证据使用变得综合。自林奈以来,证据类型逐渐变得多样,从宏观形态到解剖、胚胎、化石、发育、化学、分子系统学等,对裸子植物的认识更加全面。林奈及之后相当长时间里人们都是利用宏观形态特征进行分类。19 世纪中叶以后,胚胎学和木材解剖学得到了发展,对裸子植物的系统分类有重要促进。20 世纪以来古植物学的发展使人们不仅发现了种子蕨类和前裸子植物这些对裸子植物起源研究有重要价值的化石植物,还揭示了松柏类种鳞的起源和演化。基于 DNA 序列和组学数据的分子系统学还提供了当今分类系统的框架。

第五,新思想、新方法及新技术的发展和突破一直在推动着裸子植物系统分类的发展。进化理论为裸子植物系统分类奠定理论基础,达尔文之后的学者追求按亲缘关系进行分类;胚胎学的发展使得人们对于银杏的分类观点发生改变,即将银杏从红豆杉科分出,独立一类,而且与同样精子具鞭毛的苏铁类关系密切;扫描电镜技术的发展使得松柏类种鳞发育过程得以阐明;分支分类学的发展使得分类学研究方法变得更为严谨;DNA 测序技术的进步更为目前系统发生基因组学和多学科证据的综合提供了可能。

尽管裸子植物系统分类研究已经取得了长足的进展,但裸子植物的分类学研究还有很多工作要做。首先,笔者在长期对裸子植物分类学研究中发现,裸子植物很多类群的物种划分和界定还不清楚,包括松属(*Pinus*)、油杉属(*Keteleeria*)、麻黄属(*Ephedra*)、买麻藤属(*Gnetum*)等很多属都存在疑难种类,未来需要在广泛取样的基础上,开展 DNA

条形码研究,结合关键分类特征的变异式样分析,搞清物种的分类划分。这方面,中国科学院昆明植物研究所的高连明团队对柏亚纲红豆杉科和三尖杉科的DNA条形码开展了卓有成效的研究^[104-106]。其次,裸子植物的新分类系统到属的层面,目前的研究还难以深入到属下分类划分,这也将是裸子植物系统分类研究的重点内容和进步增长点。在系统发生基因组学研究基础上,开展整合系统学研究,系统梳理各属下的形态、解剖、胚胎、化学等方面的证据,建立各属的属下分类系统,开展百科全书式和专著性的研究,将是裸子植物分类学研究的重要方向,尤其是那些种类较多的属,如苏铁属、非洲大苏铁属(*Encephalartos*)、泽米铁属(*Zamia*)、罗汉松属(*Podocarpus*)、圆柏属、松属、麻黄属、买麻藤属等。第三,化石裸子植物被整合进入新的分类系统是一个值得思考的问题。系统发生基因组学研究表明松柏类种鳞和雌球果的平行演化现象,但并非否定了所有的形态分类,如松科、南洋杉科、买麻藤类等的界定,银杏类和苏铁类的亲缘关系。因此,虽然基于形态特征对化石裸子植物分类变得比较棘手,但也不是无能为力,而是需要更高明的洞察力,以及更有效的分析方法。Fischer等^[101]梳理裸子植物的化石类群并将它们归入克氏分类系统,是较好的尝试,但他们也是基于前人的研究,没有提供新的观点,对化石裸子植物的分类也并不完全可信。随着古植物学研究的深入,更多更可靠化石裸子植物被发现和描述,弥补已有知识体系中缺失的环节,构建全部裸子植物的生命之树和分类系统将变得可行。最后,生物多样性保护是当今国际、国内学术界研究的重点问题,也是国际组织、各国政府和社会大众密切关注的问题。如马尾松在我国南方广布,随着气候变暖,松材线虫等病虫害频发,已严重影响到该种的生存^[107]。裸子植物中的很多物种一直是保护研究和实践中的重要物种,如德保苏铁(*Cycas debaoensis*)、攀枝花苏铁(*C. panzihuaensis*)、银杏、水杉、水松、银杉、百山祖冷杉、巧家五针松^[9-10]。需要指出的是,这些明星物种得到了较多的关注,而它们仅占裸子植物中的少部分,其他大多数非明星物种也需要在分类、群体遗传学、谱系地理学等研究基础上,搞清物种繁殖特性和致危因素,对需要保护的物种提出恰当的针对性的保护建议,完善的裸子植物生命之树和分类系统可以真正实现科学研究为保护提供理论支撑。

参考文献(reference):

- [1] DAVIS P H, HEYWOOD V H. Principles of angiosperm taxonomy[M]. Edinburgh & London: Oliver & Boyd, 1963.
- [2] JONES S B, LUCHSINGER A E. Plant systematics [M]. New York: McGraw-Hill, 1979.
- [3] MAYR E. The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance[M]. Cambridge Mass: Belknap Press, 1982.
- [4] RAVEN P H, BERLIN B, BREEDLOVE D E. The origins of taxonomy[J]. Science, 1971, 174(4015): 1210-1213. DOI: 10.1126/science.174.4015.1210.
- [5] YANG Y, FERGUSON D K, LIU B, et al. Recent advances on phylogenomics of gymnosperms and a new classification[J]. Plant Divers, 2022, 44(4): 340-350. DOI: 10.1016/j.pld.2022.05.003.
- [6] ARMENISE L, SIMEONE M C, PIREDDA R, et al. Validation of DNA barcoding as an efficient tool for taxon identification and detection of species diversity in Italian conifers[J]. Eur J Forest Res, 2012, 131(5): 1337-1353. DOI: 10.1007/s10342-012-0602-0.
- [7] YANG Y, WANG Z, XU X. Taxonomy and distribution of global gymnosperms[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2017.
- [8] CONDAMINE F L, SILVESTRO D, KOPPELHUS E B, et al. The rise of angiosperms pushed conifers to decline during global cooling[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2020, 117(46): 28867-28875. DOI: 10.1073/pnas.2005571117.
- [9] 杨永. 中国裸子植物红色名录评估(2021版)[J]. 生物多样性, 2021, 29(12): 1599-1606. YANG Y. An updated red list assessment of gymnosperms from China (Version 2021) [J]. Biodivers Sci, 2021, 29(12): 1599-1606. DOI: 10.17520/biods.2021342.
- [10] 杨永, 檀超, 杨智. 从《国家重点保护野生植物名录》看我国裸子植物保护[J]. 生物多样性, 2021, 29(12): 1591-1598. YANG Y, TAN C, YANG Z. Conservation of gymnosperms in China: Perspectives from the list of national key protected wild plants[J]. Biodivers Sci, 2021, 29(12): 1591-1598. DOI: 10.17520/biods.2021403.
- [11] LINNAEUS C. Species plantarum; vol. 1 & 2[M]. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753.
- [12] BROWN R. Character and description of *Kingia*; a new genus of plants found on the south-west coast of New Holland; With observations on the structure of its Unimpregnated Ovulum, and on the female flower of Cycadaceae and Coniferae[M]//The Miscellaneous Botanical Works of Robert Brown. Cambridge: Cambridge University Press, 1827, 1: 433-462. DOI: 10.1017/cbo9781107775473.015.
- [13] BRONGNIART A. Énumération des genres de plantes cultivées au muzéum d'histoire naturelle de Paris[M]. Paris: Baillière, 1843.
- [14] BRAUN A. Gymnospermae Brongniart[M]//ASCHERSON P. Flora der provinz Brandenburg, der altmark und des Herzogthums Magdeburg; Zum Gebrauche in Schulen und auf Exkursionen. Berlin: Verlag von August Hirschwald, 1864: 879-887.
- [15] BENTHAM G, HOOKER J D. Genera plantarum; vols. 1-3[M]. London: L Levee & Co, 1862-1883.
- [16] PILGER R. Gymnospermae[M]//Engler A. Die natürlichen pflanzenfamilien. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1926.
- [17] EICHLER A W. Cycadaceae, Coniferae, Gnetaceae[M]//ENGLER A, PRANTL K. Die Natürlichen pflanzenfamilien. Leipzig, 1889, 2: 1-127.
- [18] ENGLER A. Syllabus der pflanzenfamilien[M]. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1903.
- [19] CHRISTENHUSZ M J M, REVEAL J L, FARJON A, et al. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms[J]. Phy-

- totaxa, 2011, 19(1):55. DOI: 10.11646/phytotaxa.19.1.3.
- [20] ANDERSON J M, ANDERSON H M, CLEAL C J. Brief history of the gymnosperms; classification, biodiversity, phytoecology, and ecology [M]. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, 2007.
- [21] DE CANDOLLE A P. Théorie élémentaire de la botanique; ou, Exposition des principes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux [M]. Paris: Chez Deterville, 1819. DOI: 10.5962/bhl.title.110563.
- [22] VON LINNÉ C, MURRAY J A. Caroli a Linné: Systema vegetabilium secundum classes ordines, genera species cum characteribus et differentiis [M]. Gottingae: Typis et Impensis J. C. Dieterich, 1784.
- [23] ADANSON M. Familles des plantes [M]. Paris: Vincent, 1763.
- [24] DE JUSSIEU A L. Genera plantarum [M]. Paris: Apud Viduam Herissant, 1789.
- [25] BURMEISTER H. Handbuch der naturgeschichte [M]// Zum gebrauch bei vorlesungen entworfen. Berlin: T C F Enslin, 1836.
- [26] ENDLICHER S, KING'S C C L. Genera plantarum secundum ordines naturales disposita [M]. Vindobonae [Vienna]: Apud Fr Beck Universitatis, 1836. DOI: 10.5962/bhl.title.118772.
- [27] ENDLICHER S. Mantissa botanica sistens Generum plantarum, supplementum secundum [M]. Vindobonae: Fredericum Beck, 1842.
- [28] FRLON R. The systematics of the gymnosperms [M]// KESSEL E L. A Century of Progress in the Natural Sciences, 1853–1953. San Francisco: [s.n.], 1955:323–403. DOI: 10.5962/bhl.title.6081.
- [29] ENDLICHER I L. Synopsis coniferarum [M]. Sangalli: Apud Scheitlin & Zollikofer, 1847.
- [30] LINDLEY J. The vegetable Kingdom; or, the structure, classification, and uses of plants [M]. London: Bradbury & Evans, 1853. DOI: 10.5962/bhl.title.27792.
- [31] HOFMEISTER W. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung hoerer Kryptogamen (Moose, Farn, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen [M]. Leipzig: F. Hofmeister, 1851.
- [32] CAMPBELL D H. The centenary of wilhelm hofmeister [J]. Science, 1925, 62(1597): 127–128. DOI: 10.1126/science.62.1597.127.
- [33] HIRASE S. Spermatozoid of *Ginkgo biloba* (in Japanese) [J]. Bot Mag (Tokyo), 1896a, 10: 171–172.
- [34] HIRASE S. On the spermatozoid of *Ginkgo biloba* [J]. Bot Mag (Tokyo), 1896b, 10: 325–328.
- [35] IKENO S. Spermatozoid of *Cycas revoluta* (in Japanese) [J]. Bot Mag (Tokyo), 1896, 10: 367–368.
- [36] IKENO S, HIRASE S. Spermatozoids in gymnosperms [J]. Ann Bot, 1897 (2): 344–345. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a088657.
- [37] VAN TIEGHEM P. Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées [J]. Ann Sci Nat Bot sér: V, 1869, 10: 269–304.
- [38] VAN TIEGHEM P. Éléments de botanique; Vol. 2 [M]. Paris: Masson et C^{ie}, 1898.
- [39] DE CANDOLLE A P. Prodromus systematis regni vegetabilis [M]. Paris: G Masson, 1868, 16(2): 345–547.
- [40] STRASBURGER E. Die coniferen und die gnetaceen; eine morphologische Studie [M]. Jena: H Dabis, 1872.
- [41] STRASBURGER E A. Textbook of botany. First edition, English translation of the second German edition of 1895 [M]. London: Macmillan, 1898.
- [42] UNDERWOOD L M. The classification of the archegoniates [J]. Bull Torrey Bot Club, 1895, 22(3): 124. DOI: 10.2307/2477758.
- [43] SAXTON W T. The classification of conifers [J]. N Phytol, 1913, 12(7): 242–262. DOI: 10.1111/j.1469–8137.1913.tb05700.x.
- [44] 陈嵘. 中国树木分类学 [M]. 南京: 京华印书馆, 1937.
- [45] COULTER J M. Morphology of gymnosperms [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1917.
- [46] PILGER R. Taxaceae [M]// Engler A. Das Pflanzenreich Regni Vegetabilis Conspectus: IV. 5. 18 Heft [M]. Leipzig: Verlag von Wilhem Engelmann, 1903.
- [47] BERRY E W. The classification of vascular plants [J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 1917, 3(5): 330–333. DOI: 10.1073/pnas.3.5.330.
- [48] JEFFREY E C. The anatomy of woody plants [M]. Chicago: The University of Chicago Press, 1917.
- [49] SEWARD A C. Fossil plants; a text-book for students of botany and geology [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1919.
- [50] SEWARD A C. Fossil plants; a text-book for students of botany and geology; Vol. 3. Pteridospermae, Cycadofilicales, Cordaitales, Cycadophyta [M]. Cambridge: The University Press, 1917.
- [51] KUBITZKI K. The Families and genera of vascular plants [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1990.
- [52] YANG Y, YANG Z, SONG J Y, et al. An integrative view on the systematic position of the cupressophyte *Cephalotaxus* [J]. Ecol Evol, 2023, 13: e10273. DOI: 10.1002/ece3.10273.
- [53] SAHNI B. On certain archaic features in the seed of *Taxus baccata*, with remarks on the antiquity of the Taxineae [J]. Ann Bot (Lond.), 1920, 34(1): 117–133. DOI: 10.1093/aob/os-34.1.117.
- [54] FLORIN R. On the morphology and relationships on the Taxaceae [J]. Bot Gaz, 1948, 110(1): 31–39. DOI: 10.1086/335515.
- [55] FLORIN R. Evolution in cordaites and conifers [J]. Acta Horti Berg, 1951, 15: 285–388.
- [56] FLORIN R. The female reproductive organs of conifers and taxads [J]. Biol Rev, 1954, 29(4): 367–389. DOI: 10.1111/j.1469–185X.1954.tb01515.x.
- [57] OLIVER F W, SCOTT D H. On the structure of the Palaeozoic seed *Lagenostoma lomaxi*, with a statement of the evidence upon which it is referred to *Lyginodendron* [J]. Ann Bot, 1904, 18(2): 321–322. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a088966.
- [58] FUJII K. On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of *Ginkgo biloba* L. [J]. Bot Mag Tokyo, 1896, 10: 104–110. DOI: 10.15281/jplantres1887.10.118_104.
- [59] SEWARD A C, GOWAN J. The maidenhair tree (*Ginkgo biloba*, L.) [J]. Ann Bot, 1900, 14(1): 109–154. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a088765.
- [60] HUTCHINSON J. Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants; III. The genera of gymnosperms [J]. Bull Misc Inf (R Gard Kew), 1924(2): 49. DOI: 10.2307/4118554.
- [61] DALLIMORE W, JACKSON A B. A handbook of Coniferae, including Ginkgoaceae [M]. New York: Longmans, Green, 1923. DOI: 10.5962/bhl.title.15657.
- [62] 郑万钧, 傅立国. 中国植物志: 第七卷, 裸子植物 [M]. 北京: 科学出版社, 1978.
- [63] BUCHHOLZ J T. The classification of Coniferales [J]. Trans Illinois Acad Sci, 1934, 25: 112–113.
- [64] BUCHHOLZ J T. Generic and subgeneric distribution of the Coniferales [J]. Bot Gaz, 1948, 110(1): 80–91. DOI: 10.1086/335518.
- [65] KENG H. A new scheme of classification of the conifers [J]. Taxon, 1975, 24: 289–292. DOI: 10.2307/1218337.
- [66] PULLE A. Remarks on the system of the spermatophytes [J]. Med Bot Mus Herb Rijks-Univ Utrecht, 1938, 43: 1–17.
- [67] JANCHEN E. Das System der Koniferen [J]. Österr Akad Wiss Math-Naturwiss Kl Sitzungsber, Abt 1: Biol, 1950, 158: 155–262.
- [68] PILGER R, MELCHIOR H. Abteilung: Gymnospermae. Nacks-

- tamer. (Archispermae) [M]// MELCHIOR H, WERDERMANN E A. Engler's syllabus der pflanzenfamilien. band 1: allgemeiner teil bakterien bis Gymnospermen. Berlin-Nikolassee: Gebruder Borntraeger, 1954; 312-344.
- [69] PANT D D. The classification of gymnospermous plants [J]. J Palaeosciences, 1957, 6: 65-70. DOI: 10.54991/jop.1957.557.
- [70] YOUNG D J, WATSON L. Softwood structure and the classification of conifers [J]. N Phytol, 1969, 68 (2): 427-432. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1969.tb06455.x.
- [71] PHILLIPS E W J. The identification of coniferous woods by their microscopic structure [J]. J Linn Soc Lond Bot, 1941, 52 (343): 259-320. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1941.tb01390.x.
- [72] MEYEN S V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record [J]. Bot Rev, 1984, 50 (1): 1-111. DOI: 10.1007/BF02874305.
- [73] 张宏达. 种子植物系统分类提纲 [J]. 中山大学学报, 1986, 25 (1): 1-13. Zhang Hungta. Outline of spermatophyta classification [J]. Acta Sci Nat Univ Sunyatseni, 1986, 25 (1): 1-13.
- [74] 傅德志, 杨亲二. 银杏雌性生殖器官的形态学本质及其系统学意义 (续) [J]. 植物分类学报, 1993 (4): 309-317. FU D Z, YANG Q. A new morphological interpretation of the female reproductive organs in *Ginkgo biloba* L., with a phylogenetic consideration on gymnosperms (cont.) [J]. Acta Phytotax Sin, 1993 (4): 309-317.
- [75] 傅德志. 裸子植物一新科—竹柏科 [J]. 植物分类学报, 1992 (6): 515-528. FU D Z. Nageiaceae: a new gymnosperm family [J]. Acta Phytotax Sin, 1992 (6): 515-528.
- [76] FU D Z, YANG Y, ZHU G H. A new scheme of classification of living gymnosperms at family level [J]. Kew Bull, 2004, 59 (1): 111. DOI: 10.2307/4111081.
- [77] CHAMBERLAIN C J. Gymnosperms; structure and evolution [M]. Chicago: The University of Chicago Press, 1935.
- [78] JOHN S M, DANIEL M, SABNIS S D. Chemosystematics of some conifers of India [J]. Proc Indian Acad Sci, 1989, 99 (3): 253-258. DOI: 10.1007/BF03053599.
- [79] BISWAS C, JOHRI B M. The gymnosperms [M]. Berlin-Heidelberg: Springer, 1997.
- [80] STEWART W N. Paleobotany and the evolution of plants [M]. Cambridge [Cambridgeshire]: Cambridge University Press, 1983.
- [81] STEWART W N, ROTHWELL G W. Paleobotany and the evolution of plants [M]. 2nd ed. Cambridge [England]: Cambridge University Press, 1993.
- [82] BECK C B, WIGHT D D. Progymnosperms [C]// BECK C B. Origin and evolution of gymnosperms. New York: Columbia University Press, 1988; 1-84.
- [83] BENSON M. The grouping of vascular plants [J]. N Phytol, 1921, 20 (2): 82-89. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1921.tb05774.x.
- [84] HARRAR E S. Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy [J]. For Sci, 1958, 4 (2): 152-153. DOI: 10.1093/forests/4.2.152.
- [85] HENNIG W. Phylogenetic systematics [M]. Urbana: University of Illinois Press, 1966.
- [86] CRANE P R. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms [J]. Ann Mo Bot Gard, 1985, 72 (4): 716-793. DOI: 10.2307/2399221.
- [87] DOYLE J A, DONOGHUE M J. Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms: an experimental cladistic approach [J]. Bot Rev, 1986, 52 (4): 321-431. DOI: 10.1007/BF02861082.
- [88] HILTON J, BATEMAN R M. Pteridosperms are the backbone of seed-plant phylogeny [J]. J Torrey Bot Soc, 2006, 133 (1): 119-168. DOI: 10.3159/1095-5674 (2006) 133 [119: patbos] 2.0. co; 2.
- [89] DOYLE J A. Seed plant phylogeny and the relationships of Gnetales [J]. Int J Plant Sci, 1996, 157 (S6): S3-S39. DOI: 10.1086/297401.
- [90] NIXON K C, CREPET W L, STEVENSON D, et al. A reevaluation of seed plant phylogeny [J]. Ann Mo Bot Gard, 1994, 81 (3): 484. DOI: 10.2307/2399901.
- [91] ROTHWELL G W, SERBET R. Lignophyte phylogeny and the evolution of spermatophytes: a numerical cladistic analysis [J]. Syst Bot, 1994, 19 (3): 443. DOI: 10.2307/2419767.
- [92] ROTHWELL G W. Phylogenetic relationships among ferns and gymnosperms: an overview [J]. J Plant Res, 1994, 107 (4): 411-416. DOI: 10.1007/BF02344065.
- [93] LOCONTE H, STEVENSON D W. Cladistics of the spermatophyta [J]. Brittonia, 1990, 42 (3): 197-211. DOI: 10.2307/2807216.
- [94] HART J A. A cladistic analysis of conifers: preliminary results [J]. J Arnold Arbor, 1987, 68 (3): 269-307. DOI: 10.5962/p.185944.
- [95] MILLER C N. The origin of modern conifer families [M]// BECK C B. Origin and evolution of gymnosperms. New York: Columbia University Press, 1988; 448-486.
- [96] MILLER C N. Implications of fossil conifers for the phylogenetic relationships of living families [J]. Bot Rev, 1999, 65 (3): 239-277. DOI: 10.1007/BF02857631.
- [97] STEVENSON D W. A formal classification of the extant cycads [J]. Brittonia, 1992, 44 (2): 220-223. DOI: 10.2307/2806837.
- [98] QUINN C J, PRICE R A, GADEK P A. Familial concepts and relationships in the conifers based on *rbcl* and *matK* sequence comparisons [J]. Kew Bull, 2002, 57: 513-531. DOI: 10.2307/4110984.
- [99] JUDD W S. A phylogenetic approach [M]. Sunderland: Sinauer Associates, 1999.
- [100] JUDD W S, CAMPBELL C S, KELLOGG E A, et al. Plant systematics: a phylogenetic approach. [M]. 3rd Ed Beijing: Higher Education Press, 2008.
- [101] FISCHER E, FREY W. Pinopsida (Gymnosperms) [M]// FREY W. Syllabus of plant families, Adolf Engler's syllabus der pflanzenfamilien. Part 4. Pinopsida (Gymnosperms), Magnoliopsida (Angiosperms) p.p., Subclass Magnoliidae (Amborellanae to Magnolianae, Liliae p.p. (Acorales to Asparagales). Stuttgart: Borntraeger Science Publishers, 2015.
- [102] RUGGIERO M A, GORDON D P, ORRELL T M, et al. A higher level classification of all living organisms [J]. PLoS One, 2015, 10 (4): e0119248. DOI: 10.1371/journal.pone.0119248.
- [103] 马忠武, 何关福. 黄酮类及其他化学成分 [M]// 胡玉熹. 三尖杉生物学. 北京: 科学出版社, 1999; 119-130.
- [104] GAO L M, LI Y, PHAN L K, et al. DNA barcoding of east Asian *Amentotaxus* (Taxaceae): potential new species and implications for conservation [J]. J Syst Evol, 2017, 55 (1): 16-24. DOI: 10.1111/jse.12207.
- [105] LIU J, MÖLLER M, GAO L M, et al. DNA barcoding for the discrimination of Eurasian yews (*Taxus* L., Taxaceae) and the discovery of cryptic species [J]. Mol Ecol Resour, 2011, 11 (1): 89-100. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02907.x.
- [106] WANG J, FU C N, MO Z Q, et al. Testing the complete plastome for species discrimination, cryptic species discovery and phylogenetic resolution in *Cephalotaxus* (Cephalotaxaceae) [J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 768810. DOI: 10.3389/fpls.2022.768810.
- [107] 高瑞贺, 冀卫荣, 李宏, 等. 松材线虫病疫情指数与气候因素之间的关系 [J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2019, 39 (5): 32-40. GAO R H, JI W R, LI H, et al. The relationship between pine wilt disease occurrence and climatic variation [J]. J Shanxi Agric Univ (Nat Sci Ed), 2019, 39 (5): 32-40. DOI: 10.13842/j.cnki.issn1671-8151.201901028.

(责任编辑 郑琰焱)