

DOI:10.14188/j.ajsh.2021.03.007

萝藦科植物分类学研究进展

顾哲^{1,2}, 张忠廉², 李海涛², 郭芳^{1,2}, 贾训利^{1,2}, 张丽霞^{2*}

(1. 中国医学科学院药用植物研究所, 北京 100193;

2. 中国医学科学院药用植物研究所云南分所 云南省南药可持续利用研究重点实验室, 云南 景洪 666100)

摘要: 萝藦科(Asclepiadaceae)系热带植物区系的主要科,该科植物是我国重要的药用植物种质资源,在常用中药和民族民间用药中应用广泛。无论是在植物学还是中药学领域,萝藦科植物都是值得关注的重要类群。长期以来,萝藦科和夹竹桃科(Apocynaceae)以及科下多个亚科和属之间分类界定存在争议。对萝藦科的分类历史,及其在细胞学、微形态、植物化学、分子生物学等方面的研究进行系统梳理,并对其中存在的问题及存疑类群进行阐述,以期为该科植物更深入的系统分类和开发利用研究提供思路。

关键词: 萝藦科;夹竹桃科;系统分类;细胞学;微形态;化学分类学;分子生物学

中图分类号: Q949.5

文献标志码: A

文章编号: 2096-3491(2021)03-0257-11

Advances in taxonomic study of Asclepiadaceae

GU Zhe^{1,2}, ZHANG Zhonglian², LI Haitao², GUO Fang^{1,2}, JIA Xunli^{1,2}, ZHANG Lixia^{2*}

(1. Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences, Beijing 100193, China;

2. Yunnan Key Laboratory of Southern Medicinal Resources, Yunnan Branch Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences, Jinghong 666100, China)

Abstract: Asclepiadaceae is a main family in the tropical flora, and it is also a most important resource of Chinese medicinal plants, which is widely used in traditional Chinese medicine and traditional ethno-medicine. An accurate identification of plant species is the precondition of accurate identification and pharmacological efficiency of herbs. However, the classification and definition of subfamilies and genera between Asclepiadaceae and Apocynaceae have been in dispute for a long time. In this paper, taxonomy history and researches for this family in cytology, micromorphology, phytochemistry and molecular biology are systematically reviewed, the main taxonomic problems as well as taxa in dispute are elaborated, in hope to provide reference for researches in further systematic classification and exploitation of this plant taxon.

Key words: Asclepiadaceae; Apocynaceae; systematic classification; cytology, micromorphology; chemotaxonomy; molecular biology

0 引言

萝藦科(Asclepiadaceae)系热带植物区系的主要科。《中国植物志》记载了全世界约180属2200种萝藦科植物,主要分布于热带亚热带地区,少数分布

于温带地区。我国产44属,245种,33变种,主要分布于我国西南和华南地区,以云南、广西、广东、贵州等省分布种类最多^[1]。萝藦科植物是中药学领域值得关注的大科之一,多数植物具有药用价值,常用于癌症、跌打、风湿关节炎、淋巴结核、痈肿疔毒、小儿

收稿日期: 2021-01-16 修回日期: 2021-03-08 接受日期: 2021-06-03

作者简介: 顾哲(1993-),女,硕士生,主要研究方向:民族药DNA条形码鉴定研究。E-mail:gudatuier@163.com

*通讯联系人: 张丽霞(1975-),女,研究员,主要研究方向:热带药用植物资源保护与利用研究。E-mail:87050233@qq.com

基金项目: 国家公共卫生重大专项(GZY-KJS-2018-004);云南省重大科技专项计划(202002AA100007);云南省科技人才和平台计划(202005AG070158)

引用格式:顾哲,张忠廉,李海涛,等. 萝藦科植物分类学研究进展[J]. 生物资源, 2021, 43(3): 257-267.

Gu Z, Zhang Z L, Li H T, et al. Advances in taxonomic study of Asclepiadaceae [J]. Biotic Resources, 2021, 43(3): 257-267.

疝积、哮喘等疾病的治疗^[1],其中徐长卿、白薇、白前、通光散、杠柳等为我国重要的传统中药。该科植物在藏、蒙、维、傣等少数民族用药中也应用广泛,据统计,至少有 97 种常用民族药含有该科植物^[2]。萝藦科植物化学成分主含多种生物碱和甙类,如马利筋甙(curassavicin)、鹅绒藤甙(cynanchin)、白前甙(cynanchocerin)、娃儿藤甙(tylophorin)、牛角瓜碱(calotropin)和催吐白前甙(vincetoxin)等^[2],为重要的药物原料,具有广阔的开发应用前景。

植物分类学是植物学及相关学科研究的基础,与中医药产业、植物资源和生态环境等领域密切相关,关系国家战略决策。任何植物的相关研究都必须基于对研究植物学名(botanical name)的准确鉴定。萝藦科和夹竹桃科(Apocynaceae)以及科下多个亚科和属之间分类界定长期存在争议,而且有些种间界限模糊不清,种内、种间常有鉴定错误的现象发生。资源的研究和利用需要建立在清晰的分类学基础上,本文对萝藦科进行分类学研究进行系统梳理,并对其中存在的问题及存疑类群进行阐述,以期为该科植物的进一步研究及开发利用和资源保护提供依据。

1 萝藦科的分类历史和系统位置

英国植物学家 Brown 于 1810 从夹竹桃科中分出建立了萝藦科^[3],之后分为 3 个亚科,即杠柳亚科(Periplocoideae),鲫鱼藤亚科(Secamonoideae)和马利筋亚科(Asclepiadoideae)。但在之后的 200 年间,萝藦科和夹竹桃科两个类群之间及其内部的分类争议一直没有停歇。

萝藦科和夹竹桃科两个类群的系统位置在分类历史上变动频繁,不同分类学者有不同的分类主张,如将两个类群作为一个独立的目^[4]、作为龙胆目(Gentianales)下的亚目^[5]、作为龙胆目下同一个科^[6]、作为龙胆目下两个科^[7],保留两个科置于捩花目龙胆亚目内^[8]等处理。Judd 等^[9]基于非分子的形态特征讨论了两个科的关系,最早提出为了避免夹竹桃科成为并系类群,应将萝藦科并入夹竹桃科。之后更多基于分子的系统发育学研究进一步证实了萝藦科应置于夹竹桃科内部^[10~12]。

Endress 和 Bruyns^[13]基于形态和分子证据,将两科合并形成了夹竹桃科新系统,第一次对广义夹竹桃科类群进行了属以上等级的分类学修订,包含五个亚科:萝藦木亚科(Rauvolfioideae)、夹竹桃亚科(Apocynoideae)、杠柳亚科、鲫鱼藤亚科和马利筋亚科。

《中国植物志》采用恩格勒系统将萝藦科独立成

科,与夹竹桃科一起列于捩花目(Contortae)下,下分 3 亚科 7 族,具体为①杠柳亚科,含 2 个族:海岛藤族(Gymnanthereae),杠柳族(Periploceae);②鲫鱼藤亚科,含 2 个族,鲫鱼藤族(Secamoneae)和弓果藤族(Toxocarpeae);③马利筋亚科,含 3 个族:牛奶菜族(Marsdenieae),吊灯花族(Ceropegieae)和马利筋族(Asclepiadeae)^[11]。

依据 APG (Angiosperm Phylogeny Group) II / III / IV 系统,《中国植物志》的萝藦科类群的三个亚科被归并为夹竹桃科类群下的三个亚科(杠柳亚科,鲫鱼藤亚科,马利筋亚科)。多识植物百科^[14]及《中国维管植物科属志》^[15]采纳了该系统的观点。在此鉴于叙述的方便、考虑到分类名称的稳定和使用习惯,本文仍沿用《中国植物志》^[1]及《Flora of China》^[16]的处理方式,承认萝藦科,将所综述的内容焦点置于《中国植物志》萝藦科所涵盖的分类群内。各亚科和族之间进化水平如图 1 所示^[17]。

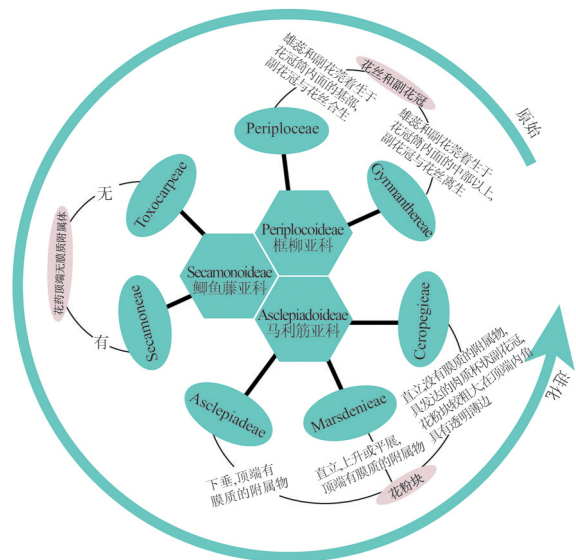


图 1 《中国植物志》萝藦科族级水平进化发育图^[17]

Fig. 1 Phylogenetic development graph of infra-tribe genera in Asclepiadoideae in FRPS^[17]

2 萝藦科分类学研究

2.1 细胞学研究

细胞分类学是利用细胞学特征进行生物分类的学科,目前已成为现代综合分类的重要组成部分。染色体的数量和长度具有重要的分类学意义^[18]。对来源于非洲马达加斯加的 101 属 672 个萝藦科物种进行了染色体组型研究^[19],研究结果表明萝藦科植物的染色体基数较为稳定,96% 的种类染色体基数为 11,仅有 4% 的变异,其中杠柳亚科和鲫鱼藤亚科

的染色体基数均为11,马利筋亚科中的大部分植物染色体基数也为11,只有极少数染色体基数为12、13、14甚至更高,马利筋族存在少数种类染色体基数为9、10。在调查的马利筋亚科中仅有6%的种类为多倍体,其中大部分为四倍体,少数为六倍体,甚至更高。埃及学者对来自埃及和阿拉伯的20个马利筋族和7个吊灯花族的萝藦科植物进行染色体核型研究^[20],发现染色体相对长度、臂比值、着丝粒指数核型不对称系数等一些染色体核型参数可以为马利筋亚科的吊灯花族与马利筋族的系统发育关系提供参考。染色体平均长度从萝藦科的基部类群杠柳亚科到更进化的类群马利筋亚科呈现逐渐变小的趋势,这在一定程度上反映着原始和进化的趋势^[17]。有学者在2012年对来自旧世界类群的鹅绒藤属(包括肉珊瑚属)样本的染色体进行研究^[21],发现即使同一物种,也有多倍体变异的现象存在。如 *Cynanchum viminalis* 的亚种 *C. viminalis* subsp. *orangeanum* 二倍体($2n=22$)和四倍体($2n=44$)现象都有存在。地理上看来,四倍体局限于非洲(包括佛得角群岛),而来自马达加斯加、阿拉伯、印度、亚洲和澳大利亚的类群经常是二倍体。在先前研究的基础上,有学者对娃儿藤亚族(Tylophorinae)类群的13个物种的染色体基数的研究^[22],在实验的娃儿藤亚族样本中,大部分的染色体基数为11,多倍体少见,四倍体相对较频繁。

迄今为止,萝藦科类群的细胞核型的研究主要集中在非洲和中东地区,为了更好地阐明类群内部系统发育关系,今后仍需对该类群进行更广泛地域的、更高分辨率的分子细胞遗传学研究。

2.2 微形态研究

2.2.1 营养器官和叶表皮形态

对营养器官和叶表皮形态结构的特点的观察研究,主要集中在具有分类学争议的类群,如对鹅绒藤属类群^[23,24]、牛奶菜族^[25]叶表皮特征观察;我国有研究学者采用环境扫描电镜对鹅绒藤属29种植物的叶表皮的细胞轮廓、角质层纹饰、气孔器形状与外拱盖内缘、毛被等特征进行了观测^[23],结果表明鹅绒藤属植物叶表皮特征存在相似之处,但一些种之间存在差异,研究结果为该属植物的鉴定和分类提供了依据。如使用光学显微镜和扫描电子显微镜观察了国产萝藦科牛奶菜族(Marsdenieae)11属28种植物叶表皮的外表面和内表面形态特征^[25],研究结果认为叶表皮细胞、气孔器形态及角质层纹饰等叶表皮形态结构上的特点在该类群植物上有重要的分类学意义。通过对牛奶菜族叶表皮形态及气孔器(气孔

类型、密度、气孔指数)观察,在所观察的萝藦科21个属中,仅球兰属、扇叶藤属、眼树莲属气孔类型为环列型,认为扇叶藤、眼树莲、球兰关系密切^[26]。有研究对药用植物易混淆类群进行形态观察:如有研究等对甘肃省鹅绒藤属(*Cynanchum*)4种药材性状相似的药用植物:大理白前(*Cynanchum forrestii*)、竹灵消(*C. inamoenum*)、徐长卿(*C. paniculatum*)和老瓜头(*C. mongolicum*)的茎横切面特征进行了比较^[27],结果显示几种植物茎的横切面组织构造相似,但仍可彼此区分,为同属植物的显微鉴定提供了参考。有学者对萝藦科匙羹藤(*Gymnema sylvestre*)及夹竹桃科叶下表皮特征进行观察^[28],认为萝藦科与夹竹桃科中一些植物的系统位置需进一步的研究。也有学者对来自印度西高止山的吊灯花属(*Ceropegia*)类群物种进行的营养器官微型态观察^[29];对杠柳亚科的木材解剖微型态^[30](纤维、轴向薄壁组织、棱状晶体等)及叶表皮毛状体结构进行的观察,为杠柳亚科在广义夹竹桃科系统发育的位置提供了参考。

对叶表皮微型态的观察表明,叶表皮的细胞轮廓、角质层纹饰、气孔器形状与外拱盖内缘、毛被等特征,作为一种花部形态以外的形态鉴定特征,对该类群鉴定和分类具有重要意义。

2.2.2 花部形态和花粉器研究

花粉块和副花冠特征是萝藦科最主要的分类依据,花粉块和载粉器一起构成花粉器。花粉器上花粉块数量的多寡和有无花粉块柄是萝藦科分亚科的唯一特征^[1]。杠柳亚科四合花粉藏于匙形载粉器黏于载粉器柄上,借载粉器柄基部黏盘连于柱头上;鲫鱼藤亚科的花粉器上有4个花粉块,固定于1个细小淡色无柄的着粉腺上;马利筋亚科花粉器上只有2个花粉块,固定于1个紫红色有柄的着粉腺上^[1]。有研究者对杠柳亚科的花部形态——载粉器、副花冠、雄蕊、合蕊冠等结构进行了大量的观察研究^[31,32],探讨萝藦科类群的系统发育关系,认为从杠柳亚科的四合花粉到马利筋亚科的花粉块的形态“跳跃(jump)”实在是太大了,坚定支持杠柳亚科独立为科。尽管杠柳亚科类群大部分为四合花粉,后来有学者发现来自亚洲的5个属:燕根藤属(*Decalepis*)、Finlaysonia、海岛藤属(*Gymnanthera*)、代菴蓂属(*Hemidesmus*)、马莲鞍属(*Streptocaulon*)和非洲的2个属(*Rapizionacme*)、笼蕊花属(*Schlechterella*)也存在花粉块^[33]。传统孢粉分类上以四合花粉作为杠柳亚科和其亚科区别的界定特征不再有效。Swarupnandan通过对萝藦科类群细致的观察研究^[34],认为不管是分为族、亚科,还是一个单独的科,载粉器都是杠柳亚科毋庸置疑的分类

依据。根据对萝藦科类群花部形态的观察研究认为,从杠柳亚科到鲫鱼藤亚科再到马利筋亚科是一个渐变类群,将杠柳亚科从萝藦科类群中分立为科没有明显的形态学的支撑,提出区分杠柳亚科与萝藦科其余类群的形态学特征标志不应以是否存在花粉块为标准,而应以是否存在定型的着粉腺做为分类依据^[21]。有学者观察了产于巴基斯坦的马利筋亚科和杠柳亚科共20种植物的孢粉微型态,第一次使用花粉块的长宽比作形态分类依据,重新评估了花粉器特征的分类学意义,通过对杠柳亚科的2个族3个物种、马利筋亚科的5个族17个物种的花粉器微形态观察,认为对杠柳亚科而言,在分类学上将载粉器作为标志特征比四合花粉意义更大^[35];而对马利筋亚科而言,花粉块的长宽比在马利筋亚科的属上等级分类如分族或亚族中有很大的意义,而传统的花粉块柄相对花粉块的位置只能被用来作为属的分类。通过对鹅绒藤属类群的花粉器形态观察,认为花粉块和着粉腺形态在鹅绒藤属下等级的分类中具有较大意义^[36]。

花粉块的方向和位置是马利筋亚科分族的主要依据之一^[1,37],花粉块按其相对于着粉腺的位置,分为下垂、直立和平展3种类型。花粉块下垂的类型包括马利筋族下的所有属,花粉块直立的类型包括牛奶菜族的大部分属;花粉块平展的类型如娃儿藤属(*Tylophora*)、箭药藤属(*Belostemma*)等^[1]。但这种分类依据受到一些学者的质疑,如娃儿藤属具有近球形花粉囊,花粉块缺乏极性,无法有效判断该属的花粉块方向;鹅绒藤属同属内花粉块的位置多有变化^[38];以及角莢藤亚族番萝藦属(*Matelea*)植物的花粉块方向存在水平、悬垂、直立3种类型^[39]。有研究者认为花粉块平展是花粉块悬垂的一种特殊形式,花粉块平展的定义应被抛弃,提出了以多种孢粉形态的参照指标进行族的划分^[34],该论点得到了后来学者的支持^[11,13]。还有学者根据直立花粉块,将娃儿藤属归入牛奶菜族^[40]。《中国植物志》等也是采用此种界定方法^[1,8]。有学者基于这种分类标准,将娃儿藤属的两个花粉块悬垂的种转移至马利筋族下的单娃藤属(*Tylophoropsis*)^[41]。也有研究通过对印度娃儿藤属的花粉器进行解剖观察,发现其雌蕊和花粉器的构造、种皮结构、花粉块形态与马利筋类群更为一致,如雌蕊的“真花柱”(子房狭窄不育的部分)在形态上与马利筋族的雌蕊结构一致,“anther wing”及“seed wing”的构造也与马利筋属的结构一致,因此认为娃儿藤属归到马利筋族更为合适^[34]。来自瑞士的学者认为娃儿藤属的花粉器显示了从原始性状到马利筋族和牛奶菜族高级的进化状态,由于真花柱的

存在,也认为应将娃儿藤属纳入马利筋族^[42]。通过对我国娃儿藤属植物的花粉器形态观察,发现娃儿藤属植物花粉块、着粉腺的形态大小和花粉块柄的长度变异较大,与牛奶菜族和马利筋族类群均存在差异,认为娃儿藤属是一个独特的类群,从牛奶菜族中分立出来或者重新定位似乎更为合理^[43];娃儿藤属花粉器形态不仅可以作为属上等级分类依据,对种的分类也有重要的参考价值^[44];娃儿藤属花粉块柄与花粉块的长度比值可用于评价花粉块柄的发达程度,一定程度上反映着表型进化关系^[43]。有分子研究显示,马利筋亚科具悬垂的花粉块的单型非洲属嘉盖草属(*Eustegia*),与具有直立花粉块的牛奶菜族-吊灯花族分支形成姐妹类群^[45],这也说明了萝藦科类群花粉块方向经历了多次的平行进化。

《中国植物志》里将副花冠特征作为萝藦科分属的主要依据,典型的如球兰属(*Hoya*)副花冠呈星状射出,娃儿藤属的圆球状膨胀,鹅绒藤属的呈杯状或条裂,肉珊瑚属(*Sarcostemma*)、豹皮花属(*Stapelia*)的双轮副花冠^[1]。有学者讨论了鹅绒藤属显微解剖形态、乳胶三萜类型,结合分子系统发育证据,认为营养特征比副花冠更适合作为鹅绒藤属类群界定的依据^[46]。同样,作为主要界定特征的副花冠形态在一些类群中存在争议,如鹅绒藤属,副花冠特征不但作为组级鉴别特征,同时也作为属间区分特征^[46]。副花冠结构在该类群中具有非同源相似性且性状变化复杂多样^[47]。

分子数据对该类群系统发生关系进行重建之后,很多学者对基于分子证据与形态证据对类群处理的一致性进行了探讨。将传统孢粉学分类特征与分子分类的结果进行对比,认为将孢粉学形态,如有无花粉块及其方向用来作为亚科以下的分类特征并不像亚科以上的分类那样行之有效^[48]。通过观察孟加拉国6种萝藦科药用植物的花粉块形态,认为基于分子生物学重建的系统发育树结果,还需要对该系统传统分类的形态学特征进行重新评估^[49]。依据分子证据,认为仅仅依据特征变异很大的副花冠特征对鹅绒藤属进行分类是非常武断的^[50]。根据基因信息重建的分子系统发育树证明了传统孢粉学特征作为分族的证据不再有效,不同族间在孢粉形态可能经历着趋同演化和平行进化^[11]。

综上,萝藦科植物在属级以上分类特征的选取上仍有诸多争议,单一的形态学特征已不足以有效划分类群关系。随着孢粉学和分子学研究的深入,需要基于更广泛的取样,并结合分子等综合的分类办法来更新萝藦科形态界定特征。

2.3 化学分类学研究

植物化学分类学是一门以植物的特征性化学成分为依据,以经典分类学为基础,通过研究各类群的亲缘关系,探讨植物界演化规律的学科^[51]。萝藦科和夹竹桃科作为亲缘关系很近的两个科,体现在两类群植物相似的化学成分:萝藦科和夹竹桃科植物均含有强心甙及其甙元,且所含的强心甙相似,两科植物共存的生物碱和环醇类(cyditols)的种类也很多^[52]。基于化学成分的研究有印度学者主张将两科合并为一科^[53]。对7种白叶藤属(*Cryptolepis*)植物叶片的次生代谢产物如酚类化合物、生物碱、强心甙、非极性类固醇和萜烯等的研究显示^[54],认为白叶藤属的化学成分介于夹竹桃科和萝藦科之间,以此支持杠柳亚科独立成科。有研究者利用化学方法对鹅绒藤属及其近缘属植物进行分类研究^[55],主张将鹅绒藤属内的组——地梢瓜组(Sect. *Rhodostegiel-la*)、青羊参组(Sect. *Cyathella*)提升到属级地位。通过对鹅绒藤属及其近缘属的C₂₁甙体苷元结构类型进行化学分类,基于催吐白前组(Sect. *Vincetoxicum*)含有Ⅱ型C₂₁甙体苷,认为这种苷元类型生源合成上很可能是由Ⅰ型衍生而来,提议将其恢复为属级水平^[46]。以上研究为萝藦科的分类提供了新视角和佐证。

2.4 分子生物学研究

自20世纪90年代以来,基于DNA测序分析的分子系统发育学成果涌现,得益于测序技术的发展和分子数据库的不断扩增,萝藦科分子生物学的研究为萝藦科类群系统发育关系提供了更多的证据,成为探讨萝藦科物种分化和种间关系的有力手段。

有学者使用*rbcL*序列构建系统发育树,结果显示杠柳亚科并非与鲫鱼藤亚科和马利筋亚科,而是与夹竹桃科的分支亲缘较近,萝藦科因杠柳亚科的位置而成为并系类群,萝藦科的独立成科,使得夹竹桃科成为并系类群,第一次使用分子研究证据提议广义夹竹桃科的恢复^[10]。对龙胆亚目植物中46条*matK*序列(夹竹桃科15条,萝藦科22条,覆盖萝藦科类群下的所有亚科所有族)进行建树,系统进化树支持萝藦科及其三个亚科的单系类群,萝藦科的单系类群嵌套于广义夹竹桃科类群内^[11]。该研究在分子数据所构建的系统发育框架内审视了传统分类的关键形态特征,并提供了3种可能的分类学处理方法:合并萝藦科和夹竹桃科为广义夹竹桃科(Apocynaceae);把所有萝藦科内单系的分类单元上升为科级水平;在夹竹桃亚科(Apocynoideae)和鸡蛋花亚科(Plumerioideae)间画一条界线,分立夹竹桃亚科

(Apocynoideae)和萝藦科为科,并将鸡蛋花亚科(Plumerioideae)内多系类群细分为几个小科^[11]。Endress和Bruyns^[13]采取了最简单的方式处理,将两科合并建立了广义的夹竹桃,结合分子研究和形态学特征,第一次对广义夹竹桃科系统进行了属级以上的分类学修订。

继广义夹竹桃科新系统发表之后,基于DNA数据和更广泛的取样的研究不断涌现,在此基础上重建该类群系统发育框架的研究成果层出不穷^[56-58],分子数据的结果对研究萝藦科形态演化的机制^[59]、系统发育^[60]、个体发育^[61]及遗传进化^[62]提供了新的评价方法,对澄清萝藦科类群系统发育树上争议类群的系统发育关系产生深远影响。

在亚科水平上,杠柳亚科单系性得到分子证据的支持,但是系统位置仍然存疑^[13,63]。使用叶绿体基因片段(*trnL*, *trnL-trnF*, *rpl16*, *rps16*, *matK*, *trnK*)结合16个形态特征对广义夹竹桃科,尤其是APSA clade(即Apocynoideae^[13]及原萝藦科类群的3个亚科Secamonoideae, Periplocoideae, Asclepiadoideae)进行分子分类研究^[60],证实因杠柳亚科、鲫鱼藤亚科、马利筋亚科的存在使得Apocynoideae成为并系类群。

在族和亚族的水平上:Endress的分子研究^[57]在马利筋亚科确定5个族:马利筋族(Asclepiadeae),吊灯花族(Ceropegieae),牛奶菜族(Marsdenieae),水根藤族(Fockeeae),嘉盖草族(Eustegieae)。Rapini等^[63]基于*trnL*, *trnL-F*序列对马利筋亚科111个物种构建的系统发育树中,定义了马利筋族3个主要的分支:三灯花亚族(Astephaninae), ACTG分支(Asclepiadinae, Cynanchinae, Tylophorinae, Glosso-nematinae)和MOG分支(Metastelmatinae, Oxy-petalinae和Gonolobinae)。基于质体基因组对广义夹竹桃科76个物种(马利筋亚科17个物种,鲫鱼藤亚科1个物种,杠柳亚科1个物种)构建系统树,嘉盖草族的一个物种(*Eustegia minuta*)与马利筋族形成姐妹类群,两者共同组成的分支与吊灯花族和牛奶菜族共同组成的分支形成姐妹类群^[64]。

最新的分子研究基于低拷贝的核基因*PHYA*结合叶绿体片段*trnL-F*联合构建的系统发育树^[65],结果表明杠柳亚科作为夹竹桃科的主干类群“the crown clade”(Livshultz^[66]的定义:包括原萝藦科类群三个亚科——马利筋亚科、杠柳亚科、鲫鱼藤亚科以及罗布麻亚科的胶藤族,翠心藤族,齿腺藤族,罗布麻族)其余类群的姐妹类群的一部分,旧世界鹅绒藤亚族(Cynanchinae)与新世界类群MOG分支形成了一个支持率明显的分支,而并非与更大的旧世界

类群——马利筋亚族、娃儿藤亚族形成分支。

有专家整合了新的研究成果^[56],对以前发表过的分类结果进行了修证^[57,58],先后确立了萝藦科类群的12个亚族(吊灯花族4个,马利筋族8个)和16个亚族(吊灯花族4个,马利筋族12个)。

原萝藦科类群的三个亚科(鲫鱼藤亚科、杠柳亚科和马利筋亚科)的存在使得Apocynoideae成为并系类群,已经得到了很多分子数据的证实^[10,12,60]。有学者认为:如果对广义夹竹桃科的分属基于严格的单系性原则的话,由于鲫鱼藤亚科、马利筋亚科、杠柳亚科的亚科地位,将导致Apocynoideae不得不进一步被划分为多个亚科^[60]。对于APSA分支内部类群的划分是否应完全遵循单系性原则,以及基于分子数据对萝藦科类群形态特征的修订,有待进一步研究。

3 萝藦科分类存疑类群

萝藦科经典分类的主要分类依据是基于花粉块和副花冠特征,而该类群副花冠特征多样,有些性状为介于二者的过渡类型之间,有些却代表极端类型,很多性状处于过渡的形态,被人为地细分作为若干一些分类单元里,在分类上会造成困难及繁琐;而且一些历史上争议的分类群几经处理,异名较多,这些类群也成为争议的焦点,如杠柳亚科的系统位置,娃儿藤属、白前属的归类,鹅绒藤属属下等级的划分等,有待进一步研究。

3.1 杠柳亚科的系统位置

Brown于1810年最早定义了杠柳亚科^[3],还有学者将杠柳亚科归为萝藦科下的亚科^[8,40]。还有研究者基于花粉的形态建议将杠柳亚科分出形成单独一个科^[67]。之后得到了一些学者的支持^[68]。随着对杠柳亚科采样种类的增加和更多的形态学观察,研究人员发现杠柳亚科的花粉形态从四合花粉到花粉聚集成块,具有从夹竹桃科向萝藦科的过渡性状^[33]。根据*matK*基因序列构建的系统树,并结合传统的孢粉学特征,杠柳亚科形成一个单系分枝位于萝藦科类群基部^[11]。还有研究者通过进一步扩大采样量,使用*rbcL*基因序列进行系统发育分析,发现杠柳亚科并没有与萝藦科其余2个亚科共同组成单系类群,杠柳亚科与夹竹桃科类群的亲缘关系比其与鲫鱼藤亚科和马利筋亚科的亲缘关系更近^[10,69]。针对广义夹竹桃科的新系统取样^[13],根据*trnL*内含子和*trnL-F*间区的序列及种子形态特征进行联合分析^[12],结果表明杠柳亚科形成单系类群,位于夹竹桃科类群的分支内部,但是杠柳亚科具体的系统位置

仍难以确定。使用核基因片段ITS和叶绿体基因片段(*trnD-trnT*和*trnT-trnF*)对杠柳亚科的系统发育关系进行了基于大范围取样的研究,样品覆盖杠柳亚科30个属,研究结果表明杠柳亚科与萝藦科其他类群的花粉块并非同源且花粉块经历了至少3次平行进化^[70]。使用核基因*PHYA*(*phytochrome A*)对来自夹竹桃科核心类群APSA分支^[60](即Apocynoideae及原萝藦科类群的三个亚科^[13]:Secamonoideae, Periplocoideae, Asclepiadoideae)的物种进行分子系统的研究结果显示^[66]:并非杠柳亚科,而是夹竹桃亚科(Subfam. Apocynoideae)的星平藤族(Trib. Baisseeae)与和萝藦科其余的两个亚科(鲫鱼藤亚科和马利筋亚科)组成姐妹类群,否定了之前分子和形态研究所支持的杠柳亚科在萝藦科系统发育树中的位置^[11,17],并在之后的分子研究里得到进一步确认^[65]。结果认为杠柳亚科与鲫鱼藤亚科、马利筋亚科之间复杂的同源性问题的也许并不能仅仅通过系统发育方法得以解决,结合比较发育学、生物地理学及生态学方法或许可以提供令人信服的答案^[66]。

杠柳亚科在广义夹竹桃科系统树中的确切位置,需要对APSA clade进行更密集的取样^[60],基于更加有说服力的系统发育树,对杠柳亚科与萝藦科其他两个亚科花部形态上的同源性做出更好的阐释。

3.2 牛奶菜族及牛奶菜族内部属的系统位置

Bentham和Mueller^[71]最早创立了牛奶菜族,它是马利筋亚科下最大的族,世界上至少包括101个属^[37]。研究者们对牛奶菜族下属如娃儿藤属(*Tylophora*)等分类的关系一直存在争异。娃儿藤属是牛奶菜族最大的类群。根据花粉块相对于着粉腺的不同位置,娃儿藤属曾先后归于豹皮花族(*Stapeleae*)^[72]、牛奶菜族(*Marsdenieae*)^[1,8,40]和马利筋族(*Asclepiadeae*)^[32,34,73],之后也有大量的分子生物学研究数据支持将娃儿藤属归入马利筋族中^[11,45]。还有开展的分子研究证据支持将白前属(*Vincetoxicum*)、秦岭藤属(*Biondia*)与娃儿藤属置于同一分类群(*Tylophorinae*)娃儿藤亚族^[74]。基于*matK*构建系统进化树,发现白前属和娃儿藤属为姐妹类群^[11]。白前属与娃儿藤属在形态和化学上有很多的相似性,两者都含菲并吡啶里西定类生物碱,同时含有相同骨架的糖苷类化合物,而在其他属中均少见该成分^[38]。还有学者建议将娃儿藤属并入白前属^[75]。

叶表皮微形态观察发现球兰属与眼树莲属(*Dischidia*),扇叶藤属(*Micholitzia*)叶表皮气孔器类型一致^[25],并得到了分子证据的支持^[76]。有分子研究表明将眼树莲属、扇叶藤属等近缘小属归并入

球兰属才能保证球兰属的单系性^[76]。将匙羹藤属(*Gymnema*)、黑鳗藤属(*Stephanotis*)、南山藤属(*Dregea*)、马兰藤属(*Dischidanthus*)归并为广义的牛奶菜属^[77]。《Flora of China》^[16]和《中国植物志》^[1]仍然保留这些小属的独立。张忠廉的分子研究发现:牛奶菜属与其近缘小属如南山藤属、匙羹藤属的亲缘关系甚至比牛奶菜属内部种间亲缘关系更近^[78]。这些卫星小属是该归并还是分立,仍需要分类学证据进一步阐明^[58]。

3.3 鹅绒藤属内次级区分

鹅绒藤属因形态学性状变化跨度大^[50]、中间类型多^[46],形态界限模糊^[8,46,47],异名普遍^[47,50]以及缺乏清晰的属下细分形态性状而一直是分类学上争议不休的类群。有研究者主张将该属细分为3属,即隔山消属(*Seutera* Reichb.)、鹅绒藤属(*Cynanchum* L.)和催吐白前属(*Vincetoxicum* Wolf)^[79]。《中国植物志》^[1]中考虑鹅绒藤类群副花冠的形状不能作为显著的分属特征,为避免在分类上造成困难和繁琐,依据副花冠的轮数、裂片数目、形状、质地,与合蕊柱的相对长度将鹅绒藤属分为7个组处理,即豹药藤组(Sect. *Cryptoglossum*)、青羊参组(Sect. *Cyathella*)、鹅绒藤组(Sect. *Cynanchum*)、牛皮消组(Sect. *Endotropis*)、地梢瓜组(Sect. *Rhodostegiella*)、隔山消组(Sect. *Seutera*)、催吐白前组(Sect. *Vincetoxicum*)^[1]。但近年有学者通过微观形态分类学研究^[23],对鹅绒藤属内一些种的归类提出质疑,通过研究发现鹅绒藤属内同组物种叶表皮微形态差异较大,如青羊参组羊角子草(*Cynanchum cathayense*)和广西杯冠藤(*C. kwangsiense*);属内不同组物种叶表皮微形态相似性高,如催吐白前组合掌消(*C. amplexicaule*)、青羊参组木里白前(*C. muliense*)和卵叶白前(*C. steppicolum*)叶表皮微形态较接近等,建议重新归类。使用化学分类对鹅绒藤属下的3个组进行分类学探讨^[46],认为将只具有一轮副花冠的催吐白前组分出为属更为自然。有研究使用化学分类探讨了鹅绒藤内部类群的分类等级问题,认为黄酮醇是新等级地梢瓜属(*Rhodostegiella* (Pobed.) C. Y. Wu et D. Z. Li, stat. nov)的特征成分,隔山消组和杯冠藤组应恢复其属级地位^[55]。有学者认为化学和形态学证据不足以支持地梢瓜属分立,应保留最初的地梢瓜组(Sect. *Rhodostegiella*)概念,因隔山消和牛皮消形态学上很相近,都归入隔山消组处理,支持将催吐白前组分出为属^[73]。分子结果支持将催吐白前组分出为属^[75],肉珊瑚属归入鹅绒藤属^[47],将天星藤属(*Graphistemma*)、铰剪藤属(*Holo-*

stemma)、大花藤属(*Raphistemma*)都归入鹅绒藤属^[80]。在对鹅绒藤属的最新的修订研究中^[50],基于分子数据支持将萝藦属(*Metaplexis*)归入鹅绒藤属,基于形态特征支持将乳突果属(*Adelostemma*)和四川藤属(*Sichuania*)也被归入鹅绒藤属。

对于鹅绒藤属这一副花冠形态极多样性的类群,人为选取的形态特征不足以界定划分一个自然连续的性状,需要更加丰富的分子数据来阐述该类群自然的系统发育关系。

4 小结与展望

萝藦科是我国重要的药用植物种质资源,在常用中药和民间民族用药中应用广泛。物种的准确鉴定是药效保障和用药安全的前提,市场上萝藦科中药的近缘物种混用现象普遍。对中药白前及其同属植物调查研究表明,中药白前除了药典收录的柳叶白前和芫花叶白前外,至少有4科18种植物在全国不同地区作白前使用^[81]。白薇的混伪品如白蔹、华北白前、白前及鹅绒藤民间用药竹灵消等在很大程度上占据了药品市场,严重威胁了用药的安全性^[82]。萝藦科植物在我国西南多民族地区民族药里占很大比例,而民族药基源鉴定混乱的现象更是普遍。如常用傣药傣百解在《云南省中药材标准》等文献中记载为南山藤属植物苦绳(*Dregea sinensis*),通过形态学、生药学、分子生物学和化学成分的系统研究比较,证明其基原应为牛奶菜属植物通光散(*Marsdenia tenacissima*)^[83]。开展萝藦科植物的分类学研究可为该科植物的开发利用提供基础。

世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)红色名录收录萝藦科濒危物种有109种^[84],其中很多濒危物种具有重要的价值,如中国特有属秦岭藤属(*Biondia*)的秦岭藤(*Biondia chinensis*)是具有巨大开发潜力的药用植物资源^[85],燕根藤属(*Decalepis*)植物是印度传统阿育吠陀和尤那尼医疗体系的重要药物等^[86]。开展萝藦科植物的系统分类学研究,可利用分类学亲缘关系为开发一些稀缺濒危植物药材的代替品提供思路,为萝藦科药用植物资源的开发利用和保护提供依据。

萝藦科植物具有显著的资源优势,药用历史悠久,药用开发潜力巨大。萝藦科类群有153种中国特有种,大部分分布于我国西南地区(61种),或两广、海南省等热带亚热带地区(41种),特有种中药用植物有33种^[2],多为鹅绒藤属和牛奶菜族的药用植物。该科分类学研究一直是热点和难点,目前关于萝藦科及萝藦科内部类群的系统位置仍存在较多

争议,缺乏定论。

自从分子系统学应用于萝藦科类群的系统发育研究以来,基于DNA测序的分子系统发育学对该科的研究已初见成效。《中国植物志》^[1]和涉及该类群的地方植物志如《云南植物志》^[87]等为中国和世界萝藦科分类学奠定了分类学基础,但是有关中国萝藦科类群系统综合的分子分类学研究仍然不足。基于分子系统发育学探讨该科分类学问题,需要更丰富的亚洲类群的分子数据库。随着基因组水平上的新数据和实现系统发育分析算法的不断的完善,生物信息学的到来为探讨形态分类复杂类群的亲缘关系、演化历史提供了契机。分子系统学结合形态解剖学、细胞学、化学分类学、繁殖生物学,将分子和传统分类方法结合起来,从该类群的基因树构建物种树。需要未来的研究学者对萝藦科亚洲类群提供更高质量、更全面的分子信息,绘制生物多样性图谱,对该科植物形态分类存疑物种的鉴定、药用资源的整理、新种的定立、及种质资源的保护提供更加综合全面的系统分类学的支持。

对该科植物的相关研究任重而道远,需要更加深入的研究,构建该科的分子鉴定系统,使得鉴定更加成熟有效,为有效开发利用该科植物与保护其野外种群提供科学依据。

参考文献

- [1] 蒋英,李秉滔. 中国植物志 第63卷[M]. 北京: 科学出版社, 1977:249-575.
Jiang Y, Li B T. Flora of China (Vol. 63) [M]. Beijing: Science Press: 249-575.
- [2] 贾敏如,张艺. 中国民族药辞典[M]. 北京:中国医药科技出版社, 2016.
Jia M R, Zhang Y. Dictionary of Chinese ethnic medicine [M]. Beijing: China Medical Science and Technology Press, 2016.
- [3] Brown R. On the Asclepiadeae, a natural order of plants separated from the Apocineae of Jussieu (reprint of . 1: 12-78(1811)) [J]. Mem Wern Nat Hist Soc, 1810, 1: 12-78
- [4] Tsiang Y. Notes on Asiatic Apocynales (II) [J]. Sunyatsenia, 1934, 2(2): 89-202.
- [5] Omlor R. Generische revision der Marsdenieae (Asclepiadaceae) [D]. Aachen: Universität Kaiserslautern Alemania, 1998.
- [6] Shipunov A B. Systema Angiospermarum [EB/OL]. (1991.03) [2021.10]. <http://ashipunov.info/shipunov/ang/ang-en.htm>.
- [7] Leewenberg A J M. Taxa of the Apocynaceae above the genus level-series of revisions of Apocynaceae xxxviii. [J]. Wageningen Agric Univ Papers, 1994, 94(3): 45-60.
- [8] Schumann K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, Asclepiadaceae [M]. Engler, A & Prantl, K. (Eds.), Leipzig: Engelmann, 1895: 189-305.
- [9] Judd W S, Sanders R W, Donofhue M J. Angiosperms family pairs: preliminary phylogenetic analyses [J]. Harvard Pap Bot, 1994, 1(5): 1-51.
- [10] Sennblad B, Bremer B. The familial and subfamilial relationships of Apocynaceae and Asclepiadaceae evaluated with *rbcL* data [J]. Pl Syst Evol, 1996, 202:153-175.
- [11] Civeyrel L, Thomas A L, Ferguson K, *et al.* Critical reexamination of palynological characters used to delimit Asclepiadaceae in comparison to the molecular phylogeny obtained from plastid *matK* sequences [J]. Mol Phylogenet Evol, 1998, 9(3): 517-527.
- [12] Potgieter K, Albert V A. Phylogenetic relationships within Apocynaceae s. l. based on *trnL* intron and *trnL-F* spacer sequences and propagule characters [J]. Ann Mo Bot Gard, 2001, 88(4): 523-549.
- [13] Endress M E, Bruyns P V. A revised classification of the Apocynaceae s. l. [J]. Bot Rev, 2000, 66(1): 1-56.
- [14] GroupDuocet (2016 onwards) Duocet Wiki of Plants. [EB/OL](2020-03)[2021-05]. <http://duocet.ibiodiversity.net>.
- [15] 李德铎. 中国维管植物科属志[M]. 北京: 科学出版社, 2020.
Li D Z. The Families and genera of Chinese vascular plants [M]. Beijing, Science Press, 2020.
- [16] Li B T, Gilbert M G, Stevens W D. Flora of China, Vol. 16. [M]. Beijing: Missouri Botanical Garden Press, 1995. 189-270
- [17] 李秉滔. 中国夹竹桃目的形态演化趋势及其进化系统 [J]. 广西植物, 1982, 2(4): 165-170.
Li B T. On the trends of morphological differentiation and evolutionary system in Chinese Apocynales. [J]. Guihaia, 1982, 2(4): 165-170.
- [18] 刘瑞瑞, Skog L E, 廖景平, 等. 广义报春苣苔属(苦苣苔科)的染色体新计数及其分类学意义[J]. 植物分类与资源学报, 2014, 36(1): 13-21.
Liu R R, Skog L E, Liao J P, *et al.* New chromosome counts and their taxonomic implications in *Primulina* s. l. (Gesneriaceae) [J]. Pl Divers & Resource, 2014, 36(1): 13-21
- [19] Albers F, Meve U. A karyological survey of Asclepiadoideae, Periplocoideae, and Secamonoideae, and evolutionary considerations within Apocynaceae s. l. [J]. Ann Mo Bot Gard, 2001, 88(4): 624-656.

- [20] Kamel A R, Sharawy S M, Karakish E A K. Cytotaxonomical investigations of the tribes Asclepiadeae and Ceropegieae of the subfamily Asclepiadoideae-Apocynaceae [J]. Pak J Bot, 2014, 46(4): 1351-1361.
- [21] Liede-Schumann S, Dötterl S, Gebauer M, *et al.* A RAPD study of the *Sarcostemma* group of *Cynanchum* (Apocynaceae-Asclepiadoideae-Asclepiadeae) [J]. Organisms Diversity and Evolution, 2012, 13(1): 15-31.
- [22] Thiv M, Meve U, Kong H, *et al.* *Vincetoxicum* and *Tylophora* (Apocynaceae: Asclepiadoideae: Asclepiadeae)—two sides of the same medal: independent shifts from tropical to temperate habitats [J]. Taxon, 2012, 61(4): 803-825.
- [23] 洪文君, 阙青敏, 秦新生. 中国鹅绒藤属(萝藦科)植物叶表皮微形态扫描电镜研究[J]. 西南农业学报, 2013, 26(2): 742-749.
- Hong W J, Que Q M, Qin X S. Studies on micromorphology of leaf epidermis of *Cynanchum*(Asclepiadaceae) from China under environmental scanning electron microscope [J]. SW China J Agric Sci, 2013, 26(2): 742-749.
- [24] 秦新生. 中国鹅绒藤属(萝藦科)植物叶表皮微形态扫描电镜研究[J]. 华南农业大学学报, 2010, 31(3): 47-51.
- Qin X S. Studies on the micromorphology of leaf epidermis in *Cynanchum*(Asclepiadaceae) from China under environmental scanning electron microscope (ESEM) [J] South China Agric Univ, 2010, 31(3): 47-51.
- [25] 莫罗坚, 黄久香, 庄雪影, 等. 国产萝藦科牛奶菜族11属植物叶表皮形态研究[J]. 华南农业大学学报, 2006, 27(2): 56-64.
- Mo L J, Huang J X, Zhuang X Y, *et al.* Leaf epidermis of 11 genera of Marsdenieae(Asclepiadaceae) of China [J]. J South China Agric Univ, 2006, 27(2): 56-64.
- [26] 黄久香. 中国夹竹桃科和萝藦科的系统分类学研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2004.
- Huang J X. Systematic taxonomy of the family Apocynaceae and the Asclepiadaceae from China [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2004.
- [27] 苟占平, 杨永建, 马志刚, 等. 甘肃省鹅绒藤属4种药材原植物茎横切面组织构造比较[J]. 兰州医学院学报, 2000, 26(3): 13-14.
- Gou Z P, Yang Y J, Ma Z G, *et al.* Comparative tissue structure of transections of 4 medicinal plants from *Cynanchum* in Gansu province [J]. J Lanzhou Med Coll, 2000, 26(3): 13-14.
- [28] 田建平, 胡远艳, 杨卫丽, 等. 夹竹桃科植物叶表皮特征及其系统学研究[J]. 西北植物学报, 2013, 33(6): 1151-1158.
- Tian J P, Hu Y Y, Yang W L, *et al.* Research of characteristics of leaf epidermis for Apocynaceae [J]. Acta Bot Boreal Occident Sin, 2013, 33(6): 1151-1158.
- [29] Rahangdale S S, Rahangdale S R. Resolving taxonomic problems in the genus *Ceropegia* L. (Apocynaceae: Asclepiadoideae) with vegetative micromorphology [J]. J Threat Taxa, 2020, 12(9): 16064-16076.
- [30] Lens F, Endress M, Baas P, *et al.* Vessel grouping patterns in subfamilies Apocynoideae and Periplocoideae confirm phylogenetic value of wood structure within Apocynaceae [J]. Am J Bot, 96(12): 2168-2183.
- [31] Kunze H. Evolution of the translator in Periplocaceae and Asclepiadaceae [J]. Plant Sys Evol, 1993, 185(1-2): 99-122.
- [32] Kunze H. Morphology of the stamen in the Asclepiadaceae and its systematic relevance [J]. Bot Jahrb Syst, 1996, 118: 547-579.
- [33] Verhoeven R L, Venter H J T. Pollen morphology of the Periplocoideae, Secamonoideae, and Asclepiadoideae (Apocynaceae) [J]. Ann Mo Bot Gard, 2001, 88(4): 569-82.
- [34] Swarupananandan K, Mangaly J K, Sonny T K, *et al.* The subfamilial and tribal classification of the family Asclepiadaceae [J]. Bot J Linn Soc, 1996, 120(4): 327-369.
- [35] Shah S A, Ahmad M. Reassessing palynological characters in the subfamilies Periplocoideae and Asclepiadoideae (Apocynaceae): taxonomic and evolutionary implications [J]. Geoscience & Man, 2014, 38(2): 224-234.
- [36] 李玉玲, 秦新生, 冯乙晴. 12种鹅绒藤属(萝藦科)植物花粉器形态学研究[J]. 植物研究, 2012, 32(2): 137-142.
- Li Y L, Qin X S, Feng Y Q. Pollinarium morphology of 12 species of *Cynanchum*(Asclepiadaceae) [J] Bulletin of Botanical Research, 2012, 32(2): 137-142.
- [37] Liede S, Albers F. Tribal disposition of genera in the Asclepiadaceae [J]. Taxon, 1994, 43(2): 201-231.
- [38] Liede S. A revision of *Cynanchum*(Asclepiadaceae) in Africa [J]. Ann Mo Bot Gard, 1996, 83(3): 283-345.
- [39] Kunze H. Floral morphology of some Gonolobeae (Asclepiadaceae) [J]. Bot. Jahrb. Syst, 1995, 117(1-2): 211-238.
- [40] Bentham G, Hooker J D. Genera Plantarum, vol. 2. Asclepiadaceae [M]. London: L. Reeve, 1876.
- [41] Liede S. Myth and reality of the subtribe Astephaninae (Decne.) Schumann (Asclepiadaceae) [J]. Bot J Linn Soc, 1994, 114: 81-98.
- [42] Endress M. Apocynaceae: Brown and now [J]. Telopea, 2004, 10(2): 525-541.
- [43] 莫罗坚, 庄雪影, 黄久香, 等. 牛奶菜族7属11种植物的花粉器形态[J]. 武汉植物研究, 2010, 28(5): 529-535.

- Mo L J, Zhuang X Y, Huang J X, *et al.* Pollinarium morphology of seven Marsdenieae genera(Asclepiadoideae) [J]. Wuhan Bot Resource, 2010, 28(5): 529-535.
- [44] 李丽文, 夏念和. 娃儿藤属(萝藦科)植物花粉器形态[J]. 热带亚热带植物学报, 2010, 18(6): 650-654.
- Li L W, Xia N H, Pollinaria morphology of *Tylophora* (Asclepiadoideae) [J]. J Trop Subtrop Bot, 2010, 18(6): 650-654.
- [45] Bruyns P V. The systematic position of *Eustegia* R. Br. (Apocynaceae - Asclepiadoideae) [J]. Bot Jahrb Syst, 1999, 12(1): 19-44.
- [46] Liede S, Kunze H. *Cynanchum* and the Cynanchinae (Apocynaceae - Asclepiadoideae): a molecular, anatomical and latex triterpenoid study [J]. Org Divers Evol, 2002, 2(3): 239-269.
- [47] 邱声祥. 鹅绒藤属及其近缘属的化学分类——兼论 *Vincetoxicum* 的恢复问题[J]. 植物分类与资源学报, 1989, 11(1): 41-50.
- Qiu S X. Chemotaxonomy of *Cynanchum* and its allied genera with notes on the generic characteristics of *Vincetoxicum* [J]. Plant Diversity, 1989, 11(1): 41-50.
- [48] Civeyrel L, Rowe N. Phylogenetic relationships of Secamonoideae based on the plastid gene *matK*, morphology, and biomechanics [J]. Ann Mo Bot Gard, 2001, 88(4): 583-602.
- [49] Sinha S, Mondal A K. The morphological diversification of pollinia of some members of Asclepiadoideae [J]. Afr J Biotechnol, 2011, 10(41): 7981-7986.
- [50] Khanum R, Surveswaran S, Meve U, *et al.* *Cynanchum* (Apocynaceae: Asclepiadoideae): a pantropical Asclepiadoideae genus revisited [J]. Taxon, 2016, 65(3): 467-486.
- [51] 黄体冉, 王聪, 刘续航, 等. 悬钩子属植物化学分类学研究进展[C]//中国植物学会八十五周年学术年会论文摘要汇编(1993-2018). 昆明: 中国植物学会, 2018: 2.
- Huang T R, Wang C, Liu X H, *et al.* Advances in chemotaxonomy of *Rubus* L. [C]// Collections of the 85th annual meeting of the Botanic Society of China (1993-2018). Yunnan: Botanical Society of China, 2018: 2.
- [52] 苏中武. 毛茛科和夹竹桃科等几个科的植物化学分类学[J]. 国外医学. 药学分册, 1978: 193-198.
- Su Z W, Chemotaxonomy of Ranunculaceae and Apocynaceae and several other plant families [J]. Foreign Medical Sciences Section On Pharmacy, 1978: 193-198.
- [53] Daniel M, Sabnis S D. A chemotaxonomic appraisal of the status of Apocynaceae and Asclepiadoideae [J]. Indian Bot Tepr, 1982, 1(2): 80-90.
- [54] Paulo A, Houghton P J. Chemotaxonomic analysis of the genus *Cryptolepis* [J]. Biochem Syst Ecol, 2003, 31(2): 155-166
- [55] 李德铎, 邱声祥, 吴征镒. 鹅绒藤类群的化学分类[J]. 植物分类学报, 1990, 28(6): 461-466.
- Li D Z, Qiu S X, Wu Z Y. Chemotaxonomy of *Cynanchum* and its allied genera [J]. Acta Phytotax Sin, 1990, 28(6): 461-466
- [56] Endress M E, Meve U, Middleton D J, *et al.* Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants, Vol 15. Apocynaceae [M]. Cham: Springer International Publishing AG, 2018: 207-408
- [57] Endress M E, Liede-Schumann S, Meve U. An updated classification for Apocynaceae [J]. Phytotaxa, 2014, 159(3): 175-194.
- [58] Endress M E, Liede-Schumann S, Meve U. Advances in Apocynaceae: the enlightenment, an introduction [J]. Ann Mo Bot Gard, 2007, 94(2): 259-67.
- [59] Wyatt R, Lipow S R. A new explanation for the evolution of pollinia and loss of carpel fusion in *Asclepias* and the Apocynaceae s. l. [J]. Ann Mo Bot Gard, 2007, 94(2): 474-84.
- [60] Livshultz T, Middleton D J, Endress M E, *et al.* Phylogeny of Apocynoideae and the APSA clade (Apocynaceae s. l.) [J]. Ann Mo Bot Gard, 2007, 94(2): 324-59.
- [61] Lahaye R, Civeyrel L, Speck T, *et al.* Evolution of shrub-like growth forms in the lianoid subfamily Secamonoideae (Apocynaceae s. l.) of Madagascar: phylogeny, biomechanics, and development [J]. Am J Bot, 2005, 92(8): 1381-96.
- [62] Fishbein M, Straub S C K, Boutte J, *et al.* Evolution at the tips: *Asclepias* phylogenomics and new perspectives on leaf surfaces [J]. Am J Bot, 2018, 105(3): 514-524.
- [63] Rapini A, Chase M, Goyder D, *et al.* Asclepiadoideae classification: evaluating the phylogenetic relationships of new world Asclepiadoideae (Apocynaceae) [J]. Taxon, 2003, 52(1): 33-50.
- [64] Fishbein M, Livshultz T. Evolution on the backbone: Apocynaceae phylogenomics and new perspectives on growth forms, flowers, and fruits [J]. American journal of botany, 2018, 105(3): 495-513.
- [65] Nazar N, Clarkson J, Goyder D, *et al.* Phylogenetic relationships in Apocynaceae based on nuclear *PHYA* and plastid *trnL-F* sequences, with a focus on tribal relationships [J]. Caryologia Firenze, 2019, 72(1): 55-81
- [66] Livshultz T. The phylogenetic position of milkweeds (Apocynaceae subfamilies Secamonoideae and Asclepiadoideae): evidence from the nucleus and chloroplast [J]. Taxon, 2010, 59(4): 1016-1030.
- [67] Schlechter R. Nachträge zur Flora des Deutschen Südseegebiets [M]. Leipzig: Borntraeger, 1905.

- [68] Hutchinson J. The families of flowering plants (Ed. 3) [M]. Oxford: Clarendon Press, 1973.
- [69] Sennblad B, Bremer B. Classification of Apocynaceae s. l. according to a new approach combining Linnaean and phylogenetic taxonomy [J]. Syst Biol, 2002, 51(3): 389-409.
- [70] Ionta G M, Judd W S. Phylogenetic relationships in Periplocoideae(Apocynaceae s. l.) and insights into the origin of pollinia [J]. Ann Mo Bot Gard, 2007, 94(2): 360-375.
- [71] Bentham G, Mueller F V. Flora Australiensis(Asclepiadeae) (volume 4) [M]. London: L. Reeve, 1868: 728-785
- [72] Forster P I. A taxonomic revision of *Tylophora* R. Br. (Asclepiadaceae: Marsdenieae) in Australia [J]. 1992, 5 (1): 29-51.
- [73] Liede S. *Cynanchum-Rhodostegiella-Vincetoxicum-Tylophora* (Asclepiadaceae): new considerations on an old problem [J]. Taxon, 1996, 45(2): 193-211.
- [74] Liede S. Subtribe Astephaninae (Apocynaceae-Asclepiadoideae) reconsidered: new evidence based on cpDNA spacers [J]. Ann Mo Bot Gard, 2001, 88(4): 657-668.
- [75] Liede-Schumann S, Meve U. *Vincetoxicum* (Apocynaceae—Asclepiadoideae) expanded to include *Tylophora* and allies [J]. Phytotaxa, 2018, 369(3): 129-184.
- [76] Wanntorp L, Kocyan A, Donkelaar R V, *et al.* Towards a monophyletic *Hoya* (Marsdenieae, Apocynaceae): inferences from the chloroplast *trn-L* region and the *rbcl-atpB* spacer[J]. Syst Bot, 2006, 31(3): 586-596.
- [77] Forster P I. Circumscription of *Marsdenia* (Asclepiadaceae: Marsdenieae), with a revision of the genus in Australia and Papuasia [J]. Aust Syst Bot, 1995, 8(5): 703-933.
- [78] 张忠廉, 宋美芳, 李海涛, 等. 牛奶菜属植物及其近缘植物的 ITS2、*rbcl* 序列分析[J]. 中草药, 2013, 44 (16): 2300-2303.
- Zhang Z L, Song M F, Li H T, *et al.* ITS2 and *rbcl* sequence analysis on plants of *Marsdenia* R. Br. and its related species [J]. Chin Tradit Herb Drugs, 2013, 44 (16): 2300-2303.
- [79] Kitagawa M, 1959. Flora Japonica [J]. Journ Jap Bot, 1959, 34(12), 362-366.
- [80] Surveswaran S, Sun M, Grimm G W, *et al.* On the systematic position of some Asian enigmatic genera of Asclepiadoideae (Apocynaceae) [J]. Bot J Linn Soc, 2014, 174(4): 601-619.
- [81] 玛依拉, 付梅红, 方婧. 中药白前及其同属植物近 10 年研究概况[J]. 中国民族民间医药, 2003, 65(6): 318-322.
- Ma Y L, Fu M H, Fang J. Overview of the TCM Baiqian and its related plants in the recent 10 years' research [J]. Chin J Ethnomedicine Ethnopharmacy, 2003, 65(6): 318-322.
- [82] Guo M, Ren L, Pang X H. Inspecting the true identity of herbal materials from *Cynanchum* using ITS2 barcode [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1945.
- [83] 李海涛, 康利平, 郭宝林, 等. 常用傣药“傣百解”的基原考证[J]. 中国中药杂志, 2014, 39(8): 1525-1529.
- Li H T, Kang L P, Guo B L, *et al.* Original plant identification of Dai nationality herb “Daibaijie” [J]. China J Chin Mater Med, 2014, 39(8): 1525-1529.
- [84] IUCN 2020. The IUCN Red List of threatened species. [EB/OL]. (2020-03)[2020-04]. <https://www.iucnredlist.org>.
- [85] Tan X G, Peng S L, Liao X, *et al.* A novel pregnane glycoside from *Biondia chinensis* [J]. Chinese Chemical Letters(English edition), 2003, 14(10): 1027-1028.
- [86] Banerjee A, Ganguly S. Medicinal importance of *Hemidesmus indicus*: a review on its utilities from ancient Ayurveda to 20th century [J]. Adv Biores, 2014, 5 (3): 208-213.
- [87] 中国科学院昆明植物研究所. 云南植物志 第三卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1983, 563-675.
- Kunming Institute of Botany, Sinica Academia. Flora Yunnanica Tomus 3 [M]. Beijing: Science press, 1983: 563-675.

□

(编辑: 张丽红)