

学校编码: 10384

分类号_____密级_____

学 号: 21620131152474

UDC_____

厦 门 大 学

硕 士 学 位 论 文

瓜馥木属 *Fissistigma* Griffith (番荔枝科)

分子系统学研究

Molecular phylogenetics of *Fissistigma* Griffith
(Annonaceae)

薛文鹏

指导教师姓名: 侯学良 副教授

专业名称: 植 物 学

论文提交日期: 2016 年 04 月

论文答辩时间: 2016 年 05 月

学位授予日期: 2016 年 06 月

答辩委员会主席: 黄涛 教授

评 阅 人: 李世晋 副研究员

李琳 副研究员

2016 年 05 月

厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下,独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果,均在文中以适当方式明确标明,并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范(试行)》。

另外,该学位论文为(植物分类与资源)课题组的研究成果,获得(植物分类与资源)课题组经费的资助,在(植物分类与资源课题组)实验室完成。(请在以上括号内填写课题或课题组负责人或实验室名称,未有此项声明内容的,可以不作特别声明。)

声明人(签名):

2016年05月13日

厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文（包括纸质版和电子版），允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

（ ） 1.经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，
于 年 月 日解密，解密后适用上述授权。

（ ） 2.不保密，适用上述授权。

（请在以上相应括号内打“√”或填上相应内容。保密学位论文应是已经厦门大学保密委员会审定过的学位论文，未经厦门大学保密委员会审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。）

声明人（签名）：

2016年 05月

目录

摘要.....	I
Abstract.....	II
第 1 章 引言	1
1.1 番荔枝科 (Annonaceae) 概述	1
1.2 瓜馥木属植物系统学研究进展	2
1.2.1 瓜馥木属概述.....	2
1.2.2 瓜馥木属分类简史.....	3
1.2.3 瓜馥木属形态学研究.....	6
1.2.4 瓜馥木属叶的解剖学研究	6
1.2.5 瓜馥木属的细胞学研究	8
1.2.6 瓜馥木属的孢粉学研究	8
1.2.7 瓜馥木属的植物化学研究	9
1.2.8 瓜馥木属的分子系统学研究	9
1.3 植物分子系统学研究进展.....	10
1.3.1 植物分子系统学研究概述	10
1.3.2 植物分子系统学中常用的叶绿体基因片段	10
1.3.3 植物分子系统学中常用的分析方法和原理	13
1.4 瓜馥木属植物分类中存在的问题	15
1.5 研究目的和意义	15
第 2 章 分子系统学研究材料和方法.....	18
2.1 分子系统学研究材料	18
2.1.1 植物实验材料.....	18
2.1.2 外类群的选择.....	18
2.1.3 主要试剂及配制.....	22
2.2 实验方法.....	23
2.2.1 引物的选择	23
2.2.2 DNA 的提取.....	24
2.2.3 已提取总 DNA 模板的检测	25
2.2.4 PCR 扩增和测序	26
2.2.5 数据处理	27
第 3 章 瓜馥木属植物 DNA 序列分析及其系统发育分析	29
3.1 中性检验.....	29
3.2 <i>rbcL</i> 序列分析	29
3.2.1 <i>rbcL</i> 序列特点	29
3.2.2 基于 <i>rbcL</i> 序列分析瓜馥木属及其外类群植物物种间的遗传距离	30
3.2.3 基于 <i>rbcL</i> 序列的分析结果.....	30
3.2.4 基于 <i>rbcL</i> 序列分析结果的讨论	31

3.3 <i>matK</i> 序列分析	38
3.3.1 <i>matK</i> 序列特点	38
3.3.2 基于 <i>matK</i> 序列分析瓜馥木属及其外类群植物物种间的遗传距离	38
3.3.3 基于 <i>matK</i> 序列的系统发育分析	39
3.3.4 基于 <i>matK</i> 序列分析结果的讨论	40
3.4 <i>trnL-trnF</i> 序列分析	47
3.4.1 <i>trnL-trnF</i> 序列特点	47
3.4.2 基于 <i>trnL-trnF</i> 序列分析瓜馥木属及其外类群植物物种间的遗传距离	47
3.4.3 基于 <i>trnL-trnF</i> 序列的系统发育分析	48
3.4.4 基于 <i>trnL-trnF</i> 序列分析结果的讨论	49
3.5 <i>psbA-trnH</i> 序列分析	55
3.5.1 <i>psbA-trnH</i> 序列特点	55
3.5.2 基于 <i>psbA-trnH</i> 序列分析瓜馥木属及其外类群植物物种间的遗传距离	55
3.5.3 基于 <i>psbA-trnH</i> 序列的系统发育分析	56
3.5.4 基于 <i>psbA-trnH</i> 序列分析结果的讨论	57
3.6 四基因片段联合序列分析	63
3.6.1 四基因联合序列特点	63
3.6.2 基于四基因联合序列分析瓜馥木属及其外类群植物物种间的遗传距离	63
3.6.3 基于四基因联合序列的系统发育分析	64
3.6.4 基于四基因片段联合序列分析结果的讨论	65
第 4 章 讨论与总结	71
4.1 四种分析方法的适用性探讨	71
4.2 单独序列分析和联合序列分析的讨论与总结	71
4.3 基于系统学分析结果的瓜馥木属内种间关系的讨论与总结	72
4.4 基于系统发育分析结果探讨 <i>Melodorum</i> 属及属内种的问题	73
第 5 章 基于分子证据的分类学处理	75
5.1 瓜馥木属植物属内分类学处理	75
5.2 <i>Melodorum</i> 属相关问题的分类学处理	78
第 6 章 展望	82
参考文献	84
致谢	91

Content

Abstract (in Chinese)	I
Abstract	II
Chapter 1 Introduction.....	1
1.1 Overview of the family Annonaceae.....	1
1.2 Progress in phylogeny of the <i>Fissistigma</i> Griffith.....	2
1.2.1 Overview of <i>Fissistigma</i> Griffith.....	2
1.2.2 Taxonomic histories of <i>Fissistigma</i> Griffith.....	3
1.2.3 Morphological studies of <i>Fissistigma</i> Griffith.....	6
1.2.4 Comparative anatomy on leaves of <i>Fissistigma</i> Griffith.....	6
1.2.5 Cytological studies of <i>Fissistigma</i> Griffith.....	8
1.2.6 Palynological studies of <i>Fissistigma</i> Griffith.....	8
1.2.7 Phytochemical studies of <i>Fissistigma</i> Griffith.....	9
1.2.8 Molecular phylogenetic studies of <i>Fissistigma</i> Griffith.....	9
1.3 Progress in molecular phylogeny of plants	10
1.3.1 Overview of molecular phylogeny.....	10
1.3.2 The suitable range of some cpDNA sequences that are commonly used in current molecular phylogenetic study of plants.....	10
1.3.3 Molecular phylogenetic analyses that are commonly used in current molecular phylogenetic study of plants	13
1.4 Existing problems of <i>Fissistigma</i> Griffith taxonomy	15
1.5 Purpose and significance of this study	15
Chapter 2 Materials and methods.....	18
2.1 Materials	18
2.1.1 Taxon sampling.....	18
2.1.2 Outgroup selection.....	18
2.1.3 Main reagents and solution	22
2.2 Methods.....	23
2.2.1 Primers selection	23
2.2.2 DNA extraction	24
2.2.3 Detection template of DNA.....	25
2.2.4 DNA amplification and sequencing	26
2.2.5 Data processing	27
Chapter 3 DNA sequences analyses and phylogenetic analyses of the	
<i>Fissistigma</i> Griffith	29
3.1 Neutrality test.....	29
3.2 <i>rbcL</i> sequence analyses	29

3.2.1 The characteristics of <i>rbcL</i> sequences.....	29
3.2.2 Genetic distance based on <i>rbcL</i> sequences.....	30
3.2.3 Results based on <i>rbcL</i> sequence analyses	30
3.2.4 Discussion based on <i>rbcL</i> sequence analyses.....	31
3.3 <i>matK</i> sequence analyses	38
3.3.1 The characteristics of <i>matK</i> sequences.....	38
3.3.2 Genetic distance based on <i>matK</i> sequences.....	38
3.3.3 Results based on <i>matK</i> sequence analyses	39
3.3.4 Discussion based on <i>matK</i> sequence analyses.....	40
3.4 <i>trnL-trnF</i> sequence analyses	47
3.4.1 The characteristics of <i>trnL-trnF</i> sequences	47
3.4.2 Genetic distance based on <i>trnL-trnF</i> sequences	47
3.4.3 Results based on <i>trnL-trnF</i> sequence analyses	48
3.4.4 Discussion based on <i>trnL-trnF</i> sequence analyses	49
3.5 <i>psbA-trnH</i> sequence analyses.....	55
3.5.1 The characteristics of <i>psbA-trnH</i> sequences.....	55
3.5.2 Genetic distance based on <i>psbA-trnH</i> sequences.....	55
3.5.3 Results based on <i>psbA-trnH</i> sequence analyses	56
3.5.4 Discussion based on <i>psbA-trnH</i> sequence analyses.....	57
3.6 Sequence analyses of combined regions	63
3.6.1 The characteristics of combined regions	63
3.6.2 Genetic distance based on combined regions	63
3.6.3 Results based on combined regions	64
3.6.4 Discussion based on combined regions.....	65
Chapter 4 Discussion and Conclusion.....	71
4.1 Discussion about four molecular phylogenetic analyses.....	71
4.2 Comparative analyses of individual cpDNA regions and combined regions.....	71
4.3 Discussion and conclusion within <i>Fissistigma</i> Griffith.....	72
4.4 Discussion and conclusion about <i>Melodorum</i> Loureiro.....	73
Chapter 5 Taxonomic revision based on molecular phylogenetics ..	75
5.1 Taxonomic revision within <i>Fissistigma</i> Griffith.....	75
5.2 Taxonomic revision about <i>Melodorum</i> Loureiro.....	78
Chapter 6 Future work.....	82
Reference	84
Acknowledgement.....	91

摘要

瓜馥木属 *Fissistigma* Griffith 隶属于番荔枝科 (Annonaceae), 全世界约有 50 多种, 广泛分布于亚洲的热带和亚热带地区。该属虽然种数不多, 但缺乏专门分类学修订, 存在不少分类问题, 至今仍没有属下分类系统。本研究利用分子系统学的实验方法, 结合标本研究, 对瓜馥木属内 26 种植物的种间关系进行了探讨, 对个别种进行分类学处理, 为该属后续研究提供基础资料。

本研究对 26 种瓜馥木属植物叶绿体 DNA 片段进行了 DNA 提取、扩增和序列测定(包括 cpDNA 的 *rbcL*、*matK*、*trnL-trnF* 以及 *psbA-trnH* 序列), 并从 GenBank 下载了 13 种外类群植物的相关序列。测序数据用 Mega 6.06 和 MrBayes 3.1.2 软件分析, 分别对单个基因以及四基因联合数据矩阵进行了邻接法 (Neighbor Joining method, NJ)、最大似然法 (Maximum Likelihood, ML)、最大简约法 (Maximum Parsimony, MP) 和贝叶斯分析法 (Bayesian Inference, BI) 分子系统树构建。通过比较、综合各基因树的信息来探讨该属的系统发育关系。

研究表明, 瓜馥木属是很自然的一个单系类群, 属下没有大的分异界限, 不宜作亚属的划分, 目前研究的 26 种瓜馥木属植物可分为 2 个组, 即圆锥状花序组 Sect. *Paniculatum* W. P. Xue et X. L. Hou (sect. nov.) 和寡花组 Sect. *Oligoanthum* W. P. Xue et X. L. Hou (sect. nov.); 结合标本研究, 归并了 1 个种, 即将 *Fissistigma polyanthoides* (A. DC.) Merr. 处理为 *Fissistigma polyanthum* (Hook. f. & Thomson) Merr. 的新异名; 发现中国一新记录种——那坡瓜馥木 *Fissistigma rubiginosum* (A. DC.) Merr.; 同时支持 *Melodorum* 属成立, 赞同 *Melodorum fruticosum* Lour. 作为属模式。

关键词: 瓜馥木属; 番荔枝科; 分子系统学

Abstract

The genus *Fissistigma* Griffith belongs to the family Annonaceae and contains about 50 species distributed in tropical and subtropical regions of Asia. Although it is not a large genus, the genus is the lack of specialized taxonomic revision, which wasn't infrageneric classification system yet. Using the molecular phylogenetics, and combining with the results of additional specimens examined, we conducted a comprehensive study and discussion on the 26 *Fissistigma* species and species-level taxonomic treatments in order to provide basic information for future phylogenetic studies of the genus.

This thesis presents the most comprehensive molecular phylogenetic study of *Fissistigma* to date, including 26 *Fissistigma* species and 13 species from putatively related genera. The phylogeny was reconstructed using neighbor joining method (NJ), maximum parsimony (MP), maximum likelihood (ML) and Bayesian inference (BI) methods, based on four chloroplast DNA regions (*rbcL*, *trnL-trnF*, *matK* and *psbA-trnH* spacer).

The results confirm the monophyly of *Fissistigma* Griffith and indicate two strongly supported major sections: Sect. *Paniculatum* W. P. Xue et X. L. Hou (sect. nov.) and Sect. *Oligoanthum* W. P. Xue et X. L. Hou (sect. nov.). *Fissistigma polyanthoides* (A. DC.) Merrill has been treated as synonym of *Fissistigma polyanthum* (Hook. f. & Thomson) Merrill. A newly recorded species of *Fissistigma* (Annonaceae) from China is *Fissistigma rubiginosum* (A. DC.) Merrill. The status of *Melodorum* Lour. genus is confirmed, and the type of *Melodorum* is *M. fruticosum*.

Key words: *Fissistigma* Griffith; Annonaceae; molecular phylogenetics

第 1 章 引言

1.1 番荔枝科 (Annonaceae) 概述

番荔枝科 (Annonaceae) 植物是热带植物区系的主要科之一, 为木兰目 (Magnoliales) 中最大的科, 占木兰目种数的 80% 以上^[1,2]。番荔枝科是被子植物的基部类群, 英国生物学家达尔文曾称其为“活化石”^[3], 早在白垩纪与第三纪已有化石发现^[2,4,5]。番荔枝科植物均为乔木或灌木, 有时呈攀援状; 单叶, 互生, 全缘; 花两性, 稀单性, 辐射对称, 萼片与花瓣常很相似, 萼片 3 枚; 花瓣通常 6 枚, 排成 2 轮; 雄蕊多数, 螺旋排列; 心皮 1 至多个, 离生, 少数合生; 成熟心皮离生, 少数合生成一肉质的聚合浆果; 种子通常有假种皮。

番荔枝科植物全世界有约 130 属 2300 种^[6-8], 间断分布于亚洲、非洲和美洲的热带和亚热带地区, 尤以东半球为多, 多生于潮湿、低海拔且温度较高的热带森林中, 其中美洲 38 属, 非洲和亚洲均为 47 属, 极少数的属为 2 洲共有, 仅 1 属为 3 洲共有^[9]。中国的番荔枝科植物属于边缘分布但也是自然分布种类较多的国家之一, 有 23 属 104 种 1 变种, 主要分布于西南部至台湾, 大部分分布于华南, 少数分布于华东, 特有种 45 种 1 变种, 分别占全世界番荔枝科属的 17.69%, 种的 5.25%, 其中特有种占 43.6%。近些年来, 又有许多新种发现^[10-12], 如在西双版纳和西藏的墨脱有两个新种被发现, 说明我国具丰富的番荔枝科植物且具有年轻的一面, 在种的分化方面具有潜力, 有孕育新物种的环境条件, 尤其是云南省。同样云南景谷地区发现 *Uvaria* 属和 *Annona* 属的老第三纪渐新世的化石, 也说明我国的番荔枝科植物在发生上是比较古老的^[9]。由此可见, 尽管我国的番荔枝科植物占全世界番荔枝科植物的比例不大, 但有自身特有的种类构成和演化方式, 是在世界范围内研究番荔枝科植物不可或缺的部分。

番荔枝科植物在经济用材、园林、医药、化工、食品等领域都有广泛的应用, 具有很大的经济价值。其中, 藤春属 *Alphonsea* 和银钩花属 *Mitrephora* 的许多种类因其木材坚硬, 树干笔直, 具耐腐蚀、耐虫蛀等优点, 适于建筑、家具等用材; 同时, 番荔枝科植物由于含有许多特有的化学成分而成为化工和医药的重要原料, 如药用植物瓜馥木 *Fissistigma oldhamii* (Hemsl.) Merr.、鹰爪花 *Artabotrys hexapetalus* (L.f.) Bhandari 和假鹰爪 *Desmos chinensis* Lour. 等主治跌打损伤、散瘀止痛、伤风湿骨痛等; 依兰 *Cananga odorata* (Lamk.) Hook.f.et Thoms.、鹰爪

花等植物的花是提取香精或芳香油的重要原料，广泛应用于配制香水、香皂、发油等；食品方面，番荔枝属 *Annona*、罗林果属 *Rollinia* 和巴婆属 *Asimina* 结可食的果实，其中番荔枝 *Annona squamosa* L. 是世界五大热带名果之一，果味甘美芳香，营养丰富，同时也是酿酒和制作清凉饮料的好原料。近年来，国内外学者还从番荔枝科植物中发现一系列新的抗肿瘤活性成分：番荔枝内酯（annonaceous, acetogenins），这类成分都有不同程度的抗癌活性，由于其结构独特、药理作用不同于现有的抗癌药物，已引起科学家们极大的关注^[13]。

被子植物基部类群的系统学研究对于理解整个被子植物演化方式是必不可少的。因此，作为被子植物基部类群最大科之一的番荔枝科，在被子植物系统学研究中承担着关键作用^[14]。然而，番荔枝科由于分布在社会经济落后的热带地区，分类学研究显得较为滞后。自 1982 年以来，开始由联合国教科文组织资助来自世界各国的植物分类学家对世界范围内的番荔枝科植物进行多学科的系统研究^[15]。尽管如此，番荔枝科绝大多数属仍缺乏系统研究，这与它重要的理论、经济和生态价值不相符^[16]。

近 10 年来，基于对番荔枝科的分子系统学研究，让我们更多的了解了番荔枝科内以及与被子植物基部类群间的演化关系。Qiu 最先在研究木兰目的系统关系时，发表了番荔枝科 6 属植物叶绿体基因的 *rbcL* 序列^[17]；van Zuijlen 利用分子系统学手段研究番荔枝科的 19 属关系，基于叶绿体 DNA 的 *trnL-trnF* 序列的研究表明蒙蒿子属是番荔枝科内的基部类群^[18]；Bygrave 基于 *rbcL* 序列重建了番荔枝科 130 多个分类群的分子系统关系，解释了多数属之间的系统发育关系^[19]；Richardson 基于叶绿体 DNA（chloroplast DNA, cpDNA）的 *rbcL* 和 *trnL-trnF* 序列对番荔枝科系统进行了重建，表明科内有 4 个姊妹分类群^[20]，不同拓扑分支反应了核苷酸进化速率的不同；之后，Pirie, Su, Zhou, Couvreur, Saunders, Wang 等人在番荔枝科分子系统学方面也相继有许多研究成果发表^[21-27]。

1.2 瓜馥木属植物系统学研究进展

1.2.1 瓜馥木属概述

瓜馥木属植物均为攀援灌木；单叶互生；侧脉明显，斜升至叶缘；花蕾卵圆状或长圆锥状；花单生或多朵集成密伞花序、团伞花序和圆锥花序；通常花梗上有小苞片；萼片 3，小，基部合生，被毛；花瓣 6 片，2 轮，镊合状排列，外轮

稍大于内轮，外轮的通常扁平三角形或外面扁平而内面凸起，内轮的上部三角形，下部较宽而内面凹陷；雄蕊多数，紧密地排列，药隔卵形或三角形；心皮多数，分离，通常被毛，柱头顶端 2 裂或全缘，每心皮有胚珠 1-14 颗，腹缝线的胎座上着生。成熟心皮卵圆状或圆球状或长圆状，被短柔毛或绒毛，有柄^[28]。

本属植物分布范围广泛，全世界热带和亚热带地区均有分布。据目前所得资料的统计，本属约有 50 余种^[29]，分别生长于热带非洲，大洋洲，亚洲：中国、越南、泰国、缅甸、印度、印度尼西亚、柬埔寨、马来西亚和菲律宾。我国产 23 种，分布于西藏、贵州、云南、广西、广东、湖南、江西、浙江、福建和台湾，多生长在海拔 350-1100 米处的山谷中^[6,30]。

1.2.2 瓜馥木属分类简史

1. 瓜馥木属 *Fissistigma* Griffith 分类简史

瓜馥木属正式拉丁文学名为 *Fissistigma* Griffith，也曾用过异名 *Melodorum* Loureiro。瓜馥木属拉丁学名的建立与确认过程较为复杂，涉及到 *Fissistigma* Griffith 与 *Melodorum* Loureiro 两个属名的命名法规问题。*Melodorum* 这个属名是由植物学家 J. Loureiro 于 1790 年在他所著的 *Flora Cochinchinensis* 中发表的，并在此属名下提出了两个种 *M. fruticosum* Lour. 及 *M. arboreum* Lour.。法国植物学家 M. F. Dunal 在 1817 年所著的 *Monographic de la famille des Anonacces* 中将 *Melodorum* Loureiro 降为 *Unona* L. F. 属下的一个组，并把 Loureiro 的两个种都归入此属中，并增加了大叶瓜馥木 *Unona latifolia* (= *Fissistigma latifolium* (Dun.) Merr.)。荷兰 C. L. Blume 在 1830 年又把该属处理为 *Uvaria* Linn. 属下的一个组。由于 M. F. Dunal 于 1817 年将 *Melodorum* Loureiro 降为 *Unona* L. F. 属下的一个组的时候，将大叶瓜馥木 *Fissistigma latifolium* 和 *Melodorum* 发表时的两个种放在同一组很可能对后人研究瓜馥木属植物产生了影响。英国 J. D. Hooker & T. Thomson 在 1855 年所著的 *Flora Indica* 一书中恢复 *Melodorum* 属的地位，排除了创建者 J. Loureiro 的最初两个种：*M. fruticosum* Lour. 和 *M. arboreum* Lour.，却保留了大叶瓜馥木 *F. latifolium*，实际上 J. D. Hooker & T. Thomson 对 *Melodorum* 属的描述就是瓜馥木属，与 Loureiro 发表的 *Melodorum* 属无关。但是所用的命名人均均为 Dunal，事实上 Dunal 从来就没有将 *Melodorum* 当作属名用。之后一些植物学家 Finet 和 Gagnepain 又用 J. D. Hooker & T. Thomson 作为 *Melodorum* 属的

命名者, 就更不合理了^[30-32]。至此, 很可能由于 Dunal 对 *Melodorum Loureiro* 降为组的时候加入了大叶瓜馥木 *Fissistigma latifolium* 的影响下, J. D. Hooker & T. Thomson 对 *Melodorum* 的错误处理使得产生了同名异物。

直到 1919 年 Merrill 做了新的处理和修正, 启用了 J. D. Hooker & T. Thomson 概念中所谓的 *Melodorum* 的最早的一个别名—*Fissistigma* (已于 1854 年由 Griffith 发表), Merrill 启用 *Fissistigma Griffith* 为瓜馥木属正确名称, 得到普遍研究者的认可^[33-35]; 不过仍然有学者反对, 如 Ast^[36]。

由于番荔枝科分布于经济落后的热带, 很多属缺乏专门研究, 同样情况也出现在瓜馥木属。瓜馥木属由 Griffith 于 1854 年建立, 当时以 *Fissistigma scandens* 为模式建立的, 当时建立该属时也仅记录一个种。直到 1919 年被 Merrill 重新启用后, 才被大多数研究者认可。有关该属的研究较少, 主要的研究者及工作如下: 最早是在 19 世纪, J. D. Hooker & T. Thomson 在对印度植物研究的基础上在 *Melodorum* 属下发表了 14 个新种, 下分 2 个组, *Eumelodorum* 组 (即瓜馥木属) 12 种和 *Kentia* Bl. 组 2 种^[37]。20 世纪上半叶, Merrill 对中国和东南亚的番荔枝科植物做了大量研究, 先后发表了 20 多个新种和 20 多个新组合^[38-44], 在 *Philippine Journal of Science* 中收录了该属 51 种植物, 虽然存在诸多疑问种, 也非自然分类系统, 但是相对较为完整的整理, 仍然为瓜馥木属植物的鉴定研究提供了一定的帮助。20 世纪下半叶至今, 该属的研究主要集中在我国, 植物学家蒋英、李秉滔前后相继坚持了半个世纪的研究, 总结了我国番荔枝科近百年的研究, 专门对我国瓜馥木属做了全面整理, 总结前人的分种依据, 并提出以心皮数目、胚珠数目和排列方式、花柱长短和柱头变化情况 8 项特征作为分种的主要依据, 报道 4 新种, 1 新组合, 2 新异名, 补充 6 个种的拉丁文描述。李秉滔进一步补充研究, 发表瓜馥木属 1 新种、2 新分布种。蒋英、李秉滔于 1979 年完成了《中国植物志—番荔枝科》的编写^[28,30,45-48]。之后李秉滔又归并了瓜馥木属 1 种, 报道了中国 1 新分布种^[49]。另外, 我国的植物学家吴征镒、王文采和万煜也先后发表了瓜馥木属 3 个新种^[50,51]。

有关瓜馥木属植物国外还有一些零星的研究, Blume 和 Backer & Bakhuizenfene 分别对印度尼西亚爪哇地区的瓜馥木属做了整理编写了植物志^[52,53]; King 对印度的瓜馥木属植物进行了整理并绘了图^[54]; Finet & Gagnapin、Ast

和 Ban 先后对越南的瓜馥木属植物进行研究，并完成番荔枝科植物志的编写^[29,45,55]；Ridley 和 Sinclair 全面整理了新加坡的番荔枝科，对瓜馥木属也作了相应的处理^[34,56]；Craib 对泰国的瓜馥木属进行了研究^[57]。

最近，植物学家侯学良于 2003 年的博士学位论文《中国番荔枝科植物分类学研究》中记载了该属 20 种，1 变种，其中将上思瓜馥木 *Fissistigma shangtzeense* 归并到东方瓜馥木 *Fissistigma tungfangense*，发表一中国新记录大果瓜馥木 *Fissistigma petelotii*^[15]。《Flora of China》19 卷记载中国产该属植物 23 种，原先侯学良发表的中国新记录大果瓜馥木 *Fissistigma petelotii* 处理为苍叶瓜馥木 *Fissistigma pallens* 的异名^[6]。

自该属建立以来，各国植物学家相继对该属进行了不同程度的研究，但是至今未建立属下等级的划分。

2. 美乐多属 (*Melodorum* Loureiro) 的分类简史

Melodorum 属名是由 J. Loureiro 于 1790 年在他所著的 *Flora Cochinchinensis* 中发表的，并在此属名下提出了两个种 *M. fruticosum* Lour. 和 *M. arboreum* Lour.^[58]。至于 Loureiro 的 *M. fruticosum* Lour. 和 *M. arboreum* Lour. 是什么呢？迄今已时隔 225 年之久，据 Merrill 在 *Philippine Journal of Science* 中的介绍，这两种植物标本仅有 *M. fruticosum* Lour. 幸存于英国博物馆内，而 *M. arboreum* Lour. 已经丢失。前者也仅有一段枝叶和一朵碎片的花，但还可以做一张花瓣的全图^[30]。Merrill 于 1919 年在他的论文中曾提及，该种的标本经 Rendle 在英国博物馆查对过，Rendle 记载：“大型花瓣极为相似，但叶的侧脉在 Loureiro 的这个种上数量较少，距离较远，其枝条略粗。” Merrill 考证认为 *Melodorum fruticosum* 是该属的模式，另一个种 *Melodorum abrenus* 可能是 *Mitriphora* 属植物^[39]。但是，Merrill 于 1935 年又认为前面的处理存在明显错误，*M. abrenus* 应是该属的模式，*M. fruticosum* 应是 *Polyalthia* 属的植物^[30,43]。Sinclair 虽然同意 Merrill 启用 *Fissistigma*，但是有不同的理解，把 Hooker f. 的 *Melodorum* 划分到 3 个属：*Melodorum* sect. *Kentia* 归到 *Mitrella* 属，*Melodorum* sect. *eumelodorum* 中的 *M. prismaticum* 归到 *Pyramidanthe* 属，其余的才是 *Fissistigma* 属^[34]。本来 *Melodorum* 已经很混乱了，Merrill 又将 *Sphaerocoryne* Scheff. 属植物归并到 *Melodorum* 属，得到了 Sinclair 支持^[34,39]。后来 Ban 又将 *Rauwenhoffia siamensis* Scheff. 归并到

Melodorum 属, *Rauwenhoffia siamensis* 属模式的归并也导致了 *Rauwenhoffia* 整个属植物的归并^[59]。在学界还尚未普遍接受 Ban 的观点的时候, Jessup 却在修订澳大利亚植物志的时候采纳了 Ban 的观点, 记录了澳大利亚该属 7 种植物, 包括 5 个新种^[60,61]。

现在一些分类学家对 Loureio 的 *Melodorum* 属有不同界定, Sinclair 认为只有 2 或 3 种^[34], Ban 认为有 10 种^[55], Ueda 认为 *Melodorum* 属按照法规应予以废弃^[31], Heusden 在世界番荔枝科植物花的形态分类和进化研究中没有提及 *Melodorum* 属^[62]。

1.2.3 瓜馥木属形态学研究

植物学家蒋英和李秉滔在研究了瓜馥木属各器官形态特征的基础上, 查阅资料了解了各植物学家对瓜馥木属的分种见解。他们多数仅用胚珠的多寡或药隔的形态作为分种检索的依据, 认为这样的分类方法不够全面, 因为忽视了其它明显的外部或内部特征, 而这些特征只要稍加关注便可将某种植物从某一类中分别出来, 再加上其内部解剖特征的配合则会相对全面。因此, 总结了以下 8 点特征可作为瓜馥木属的分种依据: 1. 心皮多寡; 2. 胚珠的数目及其排列方式; 3. 花柱的长短、形状和柱头的分裂或全缘; 4. 雄蕊的长短和形态, 药隔的形态; 5. 成熟心皮的形状、大小及其被毛的程度和毛的颜色; 6. 花序着生方式及其长短; 7. 花的大小、被毛程度和毛的颜色; 8. 叶片的形状、长短及其被毛程度和毛的颜色^[30]。

植物学家侯学良对瓜馥木属的叶片脉序进行了深入研究, 瓜馥木属叶脉为环结曲行羽状脉。1 级脉中等, 直行, 无分支; 2 级脉粗或中等, 多数与中脉夹角中等 (40°-60°), 少数为 30°或 80°, 与上一侧脉以 70°-100°相交; 2 级间脉无或弱, 少明显; 3 级脉中等, 少细或粗, 垂直贯串型或多或少有分叉贯串型, 5-8 条/cm。网眼多由 4-5 级脉构成, 少数由 5 级脉构成, 4-5 边形或 5-多边形, 小, 0.1-0.3mm, 少有 0.4-0.5mm。盲脉简单或 1 分叉, 少有 2 分叉; 不少种高级脉上生有管胞; 边脉有, 较细弱^[15]。

Klucking 详细研究了番荔枝科植物 500 多种的脉序, 并对其分类学意义作了分析, 其中包括瓜馥木属植物 16 种^[63]。

通过形态特征研究瓜馥木属植物的系统学仍然是植物分类学最普遍、最基础

的方法。但是，植物的形态特征是遗传因子和环境因素共同作用的结果，表型不能真实或者完全反映遗传的实质。因此，虽然形态特征直观易辨，但由于形态特征受观察者主观性和环境条件的双重影响，需要对性状特征进行长期观察分析和积累总结才能获得相对完善合理的结论。

1.2.4 瓜馥木属叶的解剖学研究

孙同兴等人利用扫描电镜法（Scanning Electron Microscope, SEM）、叶片离析法和石蜡切片法（paraffin section）对瓜馥木属植物叶解剖结构进行了观察和比较^[64]。

扫描电镜下该属植物叶片表面的特征有：1. 叶表面都具有较厚的角质层，叶两面表皮的角质层纹饰呈直或浅波状纹饰；2. 多数种类的近轴面表皮细胞平周壁平或略陷或略凸，只有黑风藤和木瓣瓜馥木的近轴面表皮细胞平周壁的中央向外突起形成明显的乳突；多数种类的近轴面表皮细胞垂周壁均凹陷，但天堂瓜馥木、小萼瓜馥木、瓜馥木和上思瓜馥木的近轴面表皮细胞垂周壁凸起，直或浅波状；所有种类的远轴面表皮细胞垂周壁凸起，直或浅波状，而外平周壁的中央部位均向外突起形成乳突，且一个细胞仅形成一个乳突，乳突的大小因植物种类而异，根据这一特征也可以很容易鉴定出瓜馥木属；3. 表皮毛为顶端尖的单列丝状毛，偶见有 2 列丝状毛，其中可以清楚地看到瓜馥木属的表皮毛为 2 细胞表皮毛。

光学显微镜下叶片表皮结构的特征有：1. 大部分种叶片近轴面表皮细胞垂周壁波状，毛瓜馥木、上思瓜馥木、木瓣瓜馥木、叶片表皮细胞垂周壁呈深波状，而瓜馥木、香港瓜馥木叶片表皮细胞垂周壁直至浅波状；2. 多数种类表皮细胞内均具一晶簇，通常远轴面的晶簇比近轴面的小，但有 5 种（香港瓜馥木、大叶瓜馥木、天堂瓜馥木、毛瓜馥木、黑风藤）的表皮细胞不具晶体或因晶体太小而看不清。

叶片横切面可观察到的特征：1. 远轴面表皮细胞的外平周壁的中央均向外突起形成乳突，且一个细胞仅形成一个乳突，但乳突的大小和形状具有种间差异，而叶的近轴面表皮细胞（木瓣瓜馥木除外）的外平周壁均形成小的突起和凹陷，但外面的角质层仍然是平的，并不随着突起；2. 栅栏组织细胞普遍较长，有的种类可以延伸到远轴面，即使具有 1 层栅栏组织细胞，其栅栏组织和海绵组织的

Degree papers are in the “[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)”.

Fulltexts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to etd@xmu.edu.cn for delivery details.