

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2018.10136

陈志祥, Downie SR, 王奇志. 变豆菜属分类、起源与进化研究进展[J]. 植物科学学报, 2018, 36(1): 136~143

Chen ZX, Downie SR, Wang QZ. Review on the taxonomy, origin, and evolution of *Sanicula* (Umbelliferae) [J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(1): 136~143

变豆菜属分类、起源与进化研究进展

陈志祥¹, Stephen R Downie², 王奇志^{1*}

(1. 华侨大学园艺系, 厦门 361021; 2. Department of Plant Biology, University of Illinois at Urbana-Champaign, Urbana 61801, USA)

摘要: 变豆菜属(*Sanicula*)是典型的东亚-北美间断分布属, 属于北极-第三纪古老区系成分。目前全世界有40种, 中国(17种, 11个特有种)和美国(22种, 13个特有种)是2个分布中心。近年来有关变豆菜属分子系统发育研究表明该属并非单系, 不同学者采用了不同的属下分类标准, 但属下分类系统和种间界限仍存在争议, 特别是药用植物的种类较易混淆。变豆菜属的系统进化研究主要集中在北美 *Sanicora* DC. 组及夏威夷 *Sandwicensis* Shan and Constance 组的类群, 缺少对中国特有种的研究, 因此该属的系统位置、起源地、迁移、扩散模式和种间进化关系均不清楚。本文对变豆菜属的分类系统、分类方法、起源和进化的研究进展进行了综述, 并提出存在的问题和解决方法。

关键词: 变豆菜属; 分类系统; 分类方法; 起源; 进化

中图分类号: Q949.763

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)01-0136-08

Review on the taxonomy, origin, and evolution of *Sanicula* (Umbelliferae)

Chen Zhi-Xiang¹, Stephen R Downie², Wang Qi-Zhi^{1*}

(1. Department of Horticulture, Huaqiao University, Xiamen 361021, China; 2. Department of Plant Biology, University of Illinois at Urbana-Champaign, Urbana 61801, USA)

Abstract: *Sanicula* exhibits a typical Eastern Asian-North American discontinuous distribution pattern typical of relicts from the Arcto-Tertiary flora. The genus comprises 40 species with two main centers of diversity: China (17 species, 11 endemics) and the United States (22 species, 13 endemics). Molecular phylogenetic analysis shows that the genus may not be monophyletic. The delimitation of subgenera is controversial, with different criteria emphasized in past studies, and infraspecific relationships remaining unclear (especially among species used as traditional Chinese medicine). However, previous studies have focused on the *Sanicula* DC. complex in North America or the *Sandwicensis* Shan and Constance group in Hawaii, excluding samples of endemic species from China. Therefore, explanations of the systematic position, place of origin, and migratory and dispersal patterns of the genus are not complete, nor are the evolutionary relationships among all its constituent taxa known. We present a review of recent research on the classification, origin, and evolution of *Sanicula*,

收稿日期: 2017-08-30, 退修日期: 2017-09-26。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31500162); 国家标本平台教学标本子平台项目(2005DKA21403-JK); 华侨大学研究生科研创新能力培育计划资助项目(1611315007)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31500162), Specimen Platform of China, Teaching Specimens Sub-platform (2005DKA21403-JK), and Project for Cultivating Postgraduates' Innovative Ability in Scientific Research of Huaqiao University (1611315007).

作者简介: 陈志祥(1993-), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物系统发育(E-mail: xiang2016xm@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: wqz@hqu.edu.cn)。

summarize unsettled taxonomic problems, and discuss plans for future research to resolve these issues.

Key words: *Sanicula*; Classification system; Classification methods; Origin; Evolution

变豆菜属(*Sanicula*)于1753年建立,在恩格勒系统(Engler system)、哈钦松系统(Hutchinson system)、克朗奎斯特系统(Cronquist system)和被子植物分类系统(Angiosperm phylogeny group, APG)中均作为一个自然的类群,隶属于伞形科(Apiaceae/Umbelliferae)变豆菜亚科(Saniculoideae),是较为原始的类群,全世界约有40种^[1]。该属单叶具掌状分裂、萼齿明显、花序不规则(单伞形、不规则复伞形或总状花序)、花色各异(白色、绿白色、淡黄色、紫色或淡蓝色等);植化成份中主要有黄酮(通常为木犀草素)和黄酮醇(山奈酚/槲皮素)^[2],血清反应极易与伞形科的天胡荽亚科(Hydrocotyloideae)和芹亚科(Apoioideae)区分开^[3];果实具有显著油管,表面常具钩刺,易借助动物扩散,主要分布于东亚北美地区,非洲、欧洲、南亚及其北温带地区也有分布^[4,5]。该属有2个分布中心:美国有22个种,其中13个特有种分布在加利福尼亚西海岸^[6];中国有17个种,是典型的东亚-北美间断分布属,属于北极-第三纪古老区系成分^[7],而中国9个特有种分布在横断山区,故横断山区很有可能是该属的起源地^[8,9]。因此开展该属的起源和进化研究,可以为间断分布的草本植物的生物地理假说提供新证据^[10]。

本研究通过查阅大量标本发现,变豆菜属内不

少种在种内形态变化大,存在表型可塑性,种间存在过渡类型,因此很难使用传统形态描述进行准确的鉴定和解释种间关系^[11]。并且该属中很多种类是中国传统的药用种类,其中薄片变豆菜(*S. lamelligera* Hance)是著名的民族药,药名肺经草,别名散学草、血经草等,有治疗风寒感冒咳嗽、气管炎、跌打损伤等功效^[12];而天蓝变豆菜(*S. coeruleascens* Franch.)、直刺变豆菜(*S. orthacantha* S. Moore)、短刺变豆菜(*S. orthacantha* var. *brevispina* de Boiss)、软雀花(*S. elata* Hamilt.)、变豆菜(*S. chinensis* Bunge)和川滇变豆菜(*S. astrantiiifolia* Wolff ex Kretsch)等也是中国地方药材,全草或根入药,有止痰化咳、活血化瘀等功效^[13]。但药用植物的种类常常具有地方别名,如变豆菜、直刺变豆菜和天蓝变豆菜等都被当地称为肺经草^[14-16],常造成同物异名、同名异物的现象,因此正本清源、完善该属的分类修订工作迫在眉睫。

本文针对变豆菜属在分类系统、分类方法、起源和进化的研究历史和最新进展进行了总结,并提出存在的问题和解决的方法。

1 分类系统

不同学者采用传统分类方法(表1),对变豆菜属进行了不同的分类处理^[17],把果实形态(果实表

表1 变豆菜属属下分类处理
Table 1 Subgeneric classification of *Sanicula*

| 分类学家(时间) Taxonomist(Year) | 分类处理 Taxonomy | 分类依据 (Classification basis) |
|------------------------------|---|--------------------------------|
| Hoffmann (1814) | 将变豆菜与窃衣属(<i>Torilis</i>)、 <i>Orlaya</i> 、 <i>Caucalis</i> 和胡萝卜属(<i>Daucus</i>)划分在一起 | 果实表面的皮刺 |
| De Candolle (1829, 1830) | 将变豆菜属划分为2个组(<i>Sanicula</i> 和 <i>Sanicoria</i>) | 叶、果实形态 |
| Drude (1897-1898) | 将该属分成3个亚属(<i>Sanicula</i> 、 <i>Sanicoria</i> 和 <i>Erythrosana</i>)和7个组(<i>Rosiflorae</i> 、 <i>Flaviflorae</i> 、 <i>Orthospermae</i> 、 <i>Camplospermae</i> 、 <i>Pinnatae</i> 、 <i>Tuberculatae</i> 和 <i>Tuberoseae</i>) | 花瓣颜色,种子形状和果实表面的皮刺 |
| Wolff (1913) | 在Drude的分类系统基础上,划分了10个组 | 同上 |
| Koso-Poliansky (1916) | 将变豆菜属划分为3个独立的属(<i>Sanicula</i> 、 <i>Aulosolena</i> 和 <i>Hesperogeton</i>) | 变异的果实结构 |
| 单人骅 (1951) | 将变豆菜属划分为5个组(<i>Tuberculatae</i> 、 <i>Pseudopetagnia</i> 、 <i>Sanicula</i> 、 <i>Sandwicensis</i> 和 <i>Sanicoria</i>) | 植物生长习性、花和果实形态及分布 |

面有无皮刺, 棱槽内有无油管)作为一个重要的分类依据; 与伞形科其它类群一样, 果实种间有差异, 并且具有一定稳定性, 在分类中有重要价值^[18]。变豆菜属果实表面大部分都具有钩刺, 能粘附在哺乳动物或鸟类的羽毛上, 为其果实传播提供了新途径^[19], 夏威夷地区 *Sandwicense Shan and Constance* 组种类的钩刺在扩散中起到了重要作用 (*Sanicula sect. Sandwicense* 的祖先通过鸟类从北美传播)^[20], 利于异域物种的产生。

Hoffmann^[21] 基于果实表面的皮刺, 将变豆菜与窃衣属 (*Torilis*)、*Orlaya*、*Caucalis* 和胡萝卜属 (*Daucus*) 划分在一起。De Candolle^[22,23] 首次将变豆菜属区分为 *Sanicla* 和 *Sanicoria* 2 个组, 后者包括单一物种 *S. graveolens* Poepp., 其特征是具有二回羽状全裂的叶子和光滑的果实。Drude^[24] 将该属所有已知的物种分为 3 个亚属和 7 个组; 3 个亚属分别为 *Sanicula*、*Sanicoria* 和 *Erythrosana* (以紫色开花的 *S. rubriflora* F. 为代表)。基于花瓣颜色、种子形状和果实的形态, Drude 进一步将亚属 *Sanicla* 分为 7 个组: *Rosiflorae*、*Flaviflorae*、*Orthospermae*、*Camplospermae*、*Pinnatae*、*Tuberculatae* 和 *Tuberoseae*。Wolff^[25] 继承和改善了 Drude 的系统, 将 39 个物种划分为 10 个属。Koso-Poliansky^[26] 根据变异的果实结构, 将 *Sanicula* 分为 3 个独立属 (*Sanicula*、*Aulosolena* 和 *Hesperogeton*), 但对具有皮刺和光滑果实面的物种并未做出调整。

单人骅^[27] 根据植物的生长习性、花和果实形态及分布等信息, 对该属 37 个种进行了重新修订, 将该属划分为 5 个组 (*Tuberculatae*、*Pseudopetagnia*、*Sanicula*、*Sandwicense* 和 *Sanicoria*), 这是目前广泛接受的分类系统, 该系统中 *Pseudopetagnia* 组, 是属里较原始的类群, 其次生小伞形花序明显减少, *Tuberculatae* 组主要分布于中国西部(均为中国种类 *S. rubriflora* Fr. Schmidt、*S. tuberculata* Maxim、*S. hacquetioides* Franch.), 其主要特征是茎无分支, 而 *Sanicula* 在新旧世界中广泛分布, 其花序为 1~3 简单花序或者复合二歧聚伞花序, *Sandwicense Shan and Constance* 与 *Sanicoria* 组分别以凹面种子和棱状根或块茎状根为主要特征。

余孟兰和刘正宇^[28] 在 *Flora of China* 中进行修

订完善, 提出中国变豆菜属有 17 种 4 变种, 在单人骅研究的种类及《中国植物志》15 个种的基础上, 又加入了彭水变豆菜 (*S. pengshuiensis* M. L. Sheh et Z. Y. Liu) 和卵叶变豆菜 (*S. oviformis* X. T. Liu et Z. Y. Liu) 2 个新种和疏花变豆菜 (*S. tienmuensis* var. *pauciflora* R. H. Shan & F. T. Pu) 1 个新变种, 但采集标本数量较少(共 10 份标本, 保存于江苏省中国科学院植物研究所标本馆和中国科学院成都生物研究所植物标本室), 能否作为新种或变种还需要进一步考证, 在单人骅的分类系统中, 由于主要采用传统的形态分类证据, 很多种形态变化大且种间差异不明显, 容易混淆。例如 *S. kauaiensis* Makino & Hisauti 与 *S. purpurea* H. St. John & Hosaka(仅伞形花序数目有轻微差别); *S. chinensis* Bunge var. *japonica* 和 *S. kaiensis* Makino & Hisauti(主要区别是雄花花梗长度), 以及广布的软雀花 (*S. elata* Hamilt.) 与云南分布的川滇变豆菜 (*S. astrantiiifolia* Wolff ex Kretsch) 叶形相近等。因此仅采用传统分类方法进行鉴定是不够的, 还需要采用新的分类方法和手段, 对该属的分类进一步完善和修订。

2 分类研究方法

传统的形态分类主要通过花、果实等外部形态特征以及其分布数据等进行属下分类处理。但是, 我们通过标本查阅和野外调查发现该属仅部分种较为常见 (*S. chinensis* Bunge 及 *S. lamelligera* Hance 等), 而大部分种标本采集年限过长(如 *S. hacquetioides* Franch. SZ, 1957), 无法核实采集地, 造成采样不易, 导致传统分类进展缓慢。因此需要增加野外调查并结合系统的实验, 提出客观的分类依据。

2.1 形态与解剖学研究

2.1.1 叶表皮形态研究

Ostroumova 和 Kljuykov^[29] 对伞形科 47 个属 (含变豆菜属), 149 种植物进行叶表皮光镜的观察, 发现该科植物叶表皮不同类型的气孔在不同种中所占比例差异很大。另外, 郭诗琦等^[30] 对变豆菜亚科 9 属 11 种植物叶片(苞片或果实)的气孔结构研究中, 进一步发现变豆菜亚科的变豆菜族气孔为无规则型(占总气孔 35% ~ 75%)及不等型(25% ~ 65%), 气孔结构支持分子系统学将

Arctopus(气孔为无规则型或不等型)放入变豆菜亚科的变豆菜族, *Choritaenia*(气孔仅为无规则型)移入芹亚科。马永红等^[31]对变豆菜属6种13个居群植物叶表皮的研究结果证明变豆菜属种间植物叶表皮形态较为一致, 但表皮细胞垂周壁式样、气孔长短轴之比等细微特征在种间和居群间存在不同程度的差异。由此可见, 变豆菜属叶表皮微形态结构可以作为探讨种间和属间关系的证据。

2.1.2 果实外部形态与解剖

Phillippe^[32]通过使用长臂解剖镜和扫描电镜等研究表明, 变豆菜属中 *Sanicula* 组的果实形态和解剖特征是研究该属植物系统演化关系以及分类的重要标准, 并且在变豆菜亚科中, 还可以探讨属间关系。刘启新等^[33]通过光学显微镜对中国伞形科变豆菜亚科2属(变豆菜属和刺芹属)13种植物的果实形态结构进行解剖观察, 发现变豆菜属植物果实表面有皮刺, 中果皮常散布簇晶, 常与皮刺内延伸出的木化厚壁组织混生, 且棱槽内无油管。基于厚壁组织和油管等特征, 推测变豆菜属果实较刺芹属(*Eryngium*)果实原始。因此果实形态和解剖学特征数据非常重要, 可以作为探讨该属及属间分类、进化关系的证据。

2.2 化学分类研究

由于植物化学成分分析方法的改进和技术设备的革新, 植物化学分类法被广泛应用到分类学研究中^[34]。陆胤等^[35]采用 GC/MS 技术对伞形科植物根部挥发油成分含量进行聚类分析, 表明3种植物之间亲缘关系与经典分类学一致。但变豆菜属的化学分类报道较少, 主要是集中在化学成分和药效研究方面^[36]。对变豆菜属的模式种欧洲变豆菜(*S. europaea* L.)的研究发现, 其主要化学成分为黄酮类、皂甙类和有机酸类等。其中黄酮类为芦丁(Rutin)、异槲皮甙(Isoquercitrin)^[37]、4',5,7-三羧基黄酮醇-3-葡萄糖甙3',4',3,5,7-五羧基黄酮等^[38]; 皂甙类为变豆菜甙A~D(Saniculosides A~D); 有机酸为缩苹果酸、柠檬酸和草酸等^[39]。该物种可用于治疗炎症和败血症等^[40]。袁昌齐^[41]对本属药用植物的种类、功效及成分进行了简单的综述; 周小江^[13]在此基础上对变豆菜的药用价值、生药学、化学成分和主要药效学进行详细的研究。但上述研究都未结合形态、组织解剖学等资料进行系统的分类学研究。

2.3 细胞学研究

细胞分类学是通过研究染色体的各个方面揭示生物的变异规律, 探讨生物间的关系和起源的一门学科^[42]。而染色体数目在大类群之间, 属间、种间甚至种内都可能有变化, 因此常被用来作为植物分类的依据^[43]。Shan^[44]和 Wanscher^[45]通过对 *Sanicula* DC. 组染色体数目研究, 发现其染色体基数是8; *S. chinensis* Bunge 和 *S. ruriflora* Hamilt 染色体基数经验证也是8^[46]。Phillippe^[32]认为在新旧世界中除 *S. canadensis* var. *grandis*(未报道)和已知的多倍体(*S. crassicaulis*, $n=16$, 24, 32 和 *S. tuberosa* × *tripartita* 染色体基数是32)外, 其它种的染色体基数均为8, 且 *S. canadensis* L.、*S. gregaria* E. P. Bicknell、*S. elata* Hmilt.、*S. marilandica* L. 和 *S. smallii* E. P. Bicknell 染色体大小也没有差异。但 Hiroe^[47]通过研究日本地区3个种(*S. chinensis* Bunge、*S. rubriflora* Fr. Schmidt 和 *S. tubernaculata* Maxim)的根尖细胞, 表明其染色体基数是4, 日本植物学家 S. Inoue 对 Hiroe 的研究提出质疑, 与此同时想验证 Hiroe 结论的研究者都未能成功^[31]。

2.4 孢粉学研究

Cerceau-Larrival^[48]研究了1500种伞形科植物, 发现了多种花粉形状。基于花粉外壁内层轮廓将花粉分为5种基本类型: 近菱形、近圆形、椭圆形、超长方形和赤道收缩形。基于花粉、种子、植物系统、花序和果实, Cerceau-Larrival 提出一种花粉进化顺序: 近菱形或近圆形(原始的)→椭圆形(中度发达)→超长方形→赤道收缩形(高度发达)。在此基础上, Cerceau^[49]对 *S. europaea* L. 进行研究, 确定其为椭圆形。Phillippe^[32]研究了 *Sanicula* 组中花粉形态, 发现种间花粉粒基本相似, 且为椭圆形, 大小约为 $22 \times 64 \mu\text{m}$, 同时采用苯胺蓝对 *Sanicula* 组7个种类(*S. marilandica* L.、*S. trifoliata* E. P. Bicknell、*S. gregaria* E. P. Bicknell、*S. caradensis* Thunb.、*S. canadensis* var. *grandis* L.、*S. chinensis* Bunge 和 *S. chinensis* Bunge var. *japonica*)染色24 h 观察, 发现几乎所有的花粉颗粒染色比例相似, 平均染色性95%~99%。

目前, 关于变豆菜属分类研究已有形态与解剖学、细胞学、化学分类和孢粉学的研究。形态与解

剖学的相关证据能为变豆菜属种间分类提供一定的依据；而细胞学的研究表明变豆菜属染色体主要基数为 8，种间未能形成明显差异；化学分类方面，变豆菜属研究主要在于化学成分探究及药理分析，未能结合形态学数据提出对应的分类方法。而孢粉形态研究在植物分类中作为一个重要且有效的方法^[50]，但在变豆菜属研究中报道很少，故开展孢粉学相关研究并结合多种分类研究数据，能为种间或属间分类提供更为准确的数据。

3 起源和进化的研究

Shan^[44] 基于变豆菜属植物的分布现状(东亚 6 个种放在 *Pseudopetagnia* 组，而北美主要的种类放在 *Sanicoria* 组)，推测该属祖先类群起源于第三纪混交中生林，在新世冰期中被迫南迁，最后形成目前的分布现状。吴征镒等^[51] 也提出该属是以东亚为中心，以古北大陆东南部向地中海扩散的假说，都需要进一步的数据验证。

随着分子生物学技术的不断发展和完善，越来越多不同功能和来源的分子序列数据被运用于变豆菜科内不同阶元的系统发育重建和变豆菜属起源的研究^[52]。Downie 等^[53] 根据叶绿体 *rpl16* 和 *rpoC1* 内含子序列，使用最大简约法和邻接法构建系统发育树，对变豆菜亚科的分子系统分类提出了与经典分类不同的分类处理，将变豆菜族中的 *Lagoecia* L. 属转移到了芹亚科；Calvino 等^[54,55] 基于叶绿体 *trnQ-trnK* 区域的数据，对变豆菜亚科进行界定和系统发育研究，认为变豆菜亚科中变豆菜属和其它属 (*Actinolema*、*Aleidea*、*Arctopus*、*Astrantia* 和 *Petagnaea*) 与刺芹属 (*Eryngium*) 关系密切，形成了姊妹群，并将寡型属 *Hacquetia* 归并到了变豆菜属，使变豆菜属成为了复合群，但是属内分支支持率较低，未能很好解决属内种间进化关系，同时根据分散-偏差分析，提出变豆菜属起源于南非的假说；Kadereit 等^[56] 基于 *ITS* 和 *rps16* 内含子序列数据，重建了变豆菜族 (*Saniculeae* WDJ Koch) 83 个种类的属间关系，结合分子钟数据，推测变豆菜属起源于第三纪中新世时期 (15.5 ~ 6.0 百万年前)；对于变豆菜属种类的分子研究主要集中在美国西部 *Sanicoria* 组和夏威夷地区的 *Sandwicenses* Shan and Constance 组里的 18 个种，Vargas 等进行 *ITS* 序列的系统发育分析，发现夏

威夷地区 *Sandwicenses* Shan and Constance 组中 3/5 均在亚洲发现，而且 *Tuberculata* 组中为亚洲特有属，并结合形态学数据提出变豆菜属起源于亚洲的假说^[11]。

然而，以上关于变豆菜属的分子系统研究，大部分只包含国外变豆菜属植物种类，很少涉及中国种类，同时缺少中国横断山区的特有种类，故该属的起源地和时间至今不清楚。基于前人的研究，采用分子、形态和解剖特征数据结合地理分布、地质和地史资料证据，进行生物地理的综合研究势在必行，研究成果有利于推演该属东亚-北美间断分布的演化联系，探究该属的起源、分化和扩散路线。

4 展望

经典分类方面，以单人骅为代表的经典分类学家主要通过花、果实等外部形态特征进行属下分类处理。但是，变豆菜属种间形态相似，很难使用传统形态描述进行准确的鉴定，容易导致药用的变豆菜属植物种类混淆。而目前所采用的实验方法单一，材料种类不全。因此尽可能全面的收集变豆菜属种类，同时加强形态学及分子学等各方面的研究，不仅能对变豆菜属种间界定提供证据，而且对中国变豆菜属药用植物的分类提供新证据，结合传统的分类信息，为其正本清源有重要意义。

分子生物学方面，以 Downie 为代表的植物学家对变豆菜科内不同阶元进行重新界定^[53]，对于变豆菜属的位置及其属间关系进行了探讨，但是属的起源和扩散模式仍存在争议。因此需要加强分子系统学的研究，采用多种分子研究手段，并结合化学分类、花粉学、形态及化石证据等讨论变豆菜属起源、位置、属下划分和属内种间进化，构建更为自然的分类系统。同时基于分子系统学领域中不同的理论方法的可靠性和不足，选择进化速率匀速的叶绿体编码基因 *rbcL* 和 *matK* 基因，调用 GenBank 中同属、并入属 (*Hacquetia*) 及其近缘属 (*Lagoecia* 和 *Eryngium*) 等的基因序列，探讨变豆菜属的系统位置；选择核糖体 DNA (nrDNA) 非编码区的 *ITS*、*trnQ-rps16*、*Rpl32-trnL*、*trnE-trnT*、*ndhF-rpl32*、*trnT-psbD* 等变异率较高的基因序列^[57]，结合变豆菜属种类的形态和解剖学特征数据，构建系统发育树，深入探讨变豆菜属下种间关系及种间界限等分类问题。

随着植物基因组学及谱系地理学的发展, 不仅可以基于叶绿体和核糖体序列检验物种单倍型变异的地理分布模式, 探讨种内居群演化的历史, 还可以分析分布于不同地区的变豆菜属多个类群(特别是间断分布的种及中国横断山区的特有种)的演化关系, 同时基于模型评估不同物种之间的谱系地理格局, 揭示变豆菜属植物的历史变迁、物种形成和地理扩张等问题, 进一步阐明变豆菜属遗传多样性的形成机制, 为更好的理解北极-第三纪孑遗植物的进化及孑遗机制提供资料。

致谢: 感谢中国科学院植物研究所标本馆(PE)、西北农林科技大学生命科学学院植物研究所标本馆(WUK)、江苏省中国科学院植物研究所标本馆(NAS)、四川大学生物系植物标本室(SZ)、中国科学院成都生物研究所植物标本馆(CDBI)在标本查阅过程中给予的帮助; 感谢伊利诺伊州立大学自然资源系标本馆(ILLS)、伊利诺伊州立大学标本馆(ILL)和加利福尼亚大学标本馆(JEPS 和 UC)提供标本及信息; 感谢厦门市园林植物园高级农艺师陈恒彬老师、四川大学余岩副教授、中国科学院植物研究所王强副研究员对稿件提出宝贵意见。

参考文献:

- [1] Van Wyk BE, Tilney PM, Magee AR. African Apiaceae: A Synopsis of the Apiaceae/Umbelliferae of Sub-saharan Africa and Madagascar [M]. South Africa: Briza, 2013: 288.
- [2] Crowden RK, Harborne JB, Heywood VH. Chemosystematics of the Umbelliferae — a general survey [J]. *Phytochemistry*, 1969, 8(10): 1963–1984.
- [3] Pickering JL, Fairbrothers DE. A serological comparison of Umbelliferae subfamilies [J]. *Am J Bot*, 1970, 57(8): 988–992.
- [4] Koch, WDJ. Generum tribriumque plantarum umbellifera- rum nova dispositio [J]. *Nova Acta Acad Caes Leop-Carol*, 1824, 12: 55–156.
- [5] She ML, Pu FD, Pan ZH, Watson MF, Canon JM, et al. Apiaceae (Umbelliferae) [J]. *Flora of China*, 2005, 14: 20–25.
- [6] The biota of North America program (BONAP). North American Plant Atlas [EB/OL]. [2018-02-12]. <http://www.bonap.org/>.
- [7] Vandeloek F, Van Assche JA. Deep complex morphophysiological dormancy in *Sanicula europaea* (Apiaceae) fits a recurring pattern of dormancy types in genera with an Arcto-Tertiary distribution [J]. *Botany*, 2008, 86(12): 1370–1377.
- [8] 李锡文, 李捷. 横断山脉地区种子植物区系的初步研究 [J]. *云南植物研究*, 1993, 15(3): 217–231.
Ling XW, Li J. A preliminary floristic study on the seed plants from the region of Hengduan mountain [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1993, 15(3): 217–231.
- [9] 孙航. 北极-第三纪成分在喜马拉雅-横断山的发展及演化 [J]. *云南植物研究*, 2002, 24(6): 671–688.
Sun Hang. Evolution of Arctic-Tertiary flora in Himalayan-Hengduan mountains [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2002, 24(6): 671–688.
- [10] Wen J, Xiang QY, Qian H, Li J. Intercontinental and intra-continental biogeography patterns and methods [J]. *J Syst Evol*, 2009, 47(5): 327–329.
- [11] Vargas P, Baldwin BG, Constance L. A phylogenetic study of *Sanicula* sect. *Sanicoria* and *S.* sect. *Sandwicensis* (Apiaceae) based on nuclear rDNA and morphological data [J]. *Syst Bot*, 1999, 24(2): 228.
- [12] 四川省中草药标准(试行稿) [M]. 四川: 四川省卫生局, 1979: 10.
- [13] 周小江. 肺经草的品质研究 [D]. 成都: 成都中医药大学, 2000: 5–6.
- [14] 谢宗万. 全国中草药汇编: 上册 [M]. 北京: 人民卫生出版社, 1996: 62.
- [15] 中国科学院四川分院中医中药研究所编. 四川中药志 [M]. 四川: 四川人民出版社, 1960: 107.
- [16] 中国药材公司. 中国中药资源志 [M]. 北京: 科学出版社, 1994: 876.
- [17] 单人骅, 濮发鼎. 中国伞形科新分类群(三) [J]. *植物分类学报*, 1989, 27(1): 62–67.
Shan RH, Pu FD. New taxa of the Chinese Umbelliferae (3) [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1989, 27(1): 62–67.
- [18] 王长宝, 马祥光, 何兴金. 伞形科柴胡属部分物种的果实特征及系统学意义 [J]. *植物科学学报*, 2011, 29(4): 399–408.
Wang CB, Ma GX, He XJ. Fruits features of some *Bupleurum* species (Apiaceae) and their systematical implication [J]. *Plant Science Journal*, 2011, 29(4): 399–408.
- [19] 李新华. 试论五加科和伞形科在果实散布机制上的差异 [C]//中国植物学会. 第七届全国系统与进化植物学青年学术研讨会论文摘要集. 广州, 2002.
- [20] Vargas P, Baldwin BG, Constance L. Nuclear ribosomal DNA evidence for a Western North American origin of Hawaiian and South American species of *Sanicula* (Apiaceae) [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95(1): 235–240.
- [21] Hoffmann GF. Genera *Plantarum Umbelliferarum* [M]. Moscou: N S Vsevolozskianis, 1814.

- [22] De Candolle AP. Umbelliferae [J]. *Prodr Syst Nat Reg Vegetab*, 1830, 4: 55–250.
- [23] De Candolle AP. Monographie des Campanulées [M]. Paris: Chez Mme Veuve Desray, 1830.
- [24] Drude O. Umbelliferae [M]//Engler A, K Prantl, eds. Die Natü Rlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1898.
- [25] Wolff H. Umbelliferae-Saniculoideae [M]//Engler A, ed. Das Pflanzenreich Wilhelm Engelmann. Leipzig. Germany: Forgotten Books, 1913, 4: 1–305.
- [26] Koso-Poliansky BM. Sciadophytorum systematis lineamenta [J]. *Bull Soc Nat Mosc*, 1916, 29 (II): 93–222.
- [27] 单人骅. 变豆菜属植物新旧世界种类之比较[J]. 科学, 1950, 32(1): 25–26.
Shan RH. The genus *Sanicula*: Umbelliferae, in the Old World and the New [J]. *Science*, 1950(1): 25–26.
- [28] 余孟兰, 刘正宇. 变豆菜属二新种[J]. 植物分类学报, 1991, 29(5): 469–473.
Shen ML, Liu ZY. Two new species of *Sanicula* L. (Umbelliferae) from China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1991, 29(5): 469–473.
- [29] Ostroumova TA, Kljuykov EV. Stomatal types in Chinese and Himalayan Umbelliferae [J]. *Feddes Repertorium*, 2007, 118(3–4): 84–102.
- [30] 郭诗琦, 王超群, 刘孜, 茹剑, 王靖茹, 王学微. 伞形科部分类群气孔结构及其分类学价值[J]. 西北植物学报, 2016, 36(9): 1787–1793.
Guo SQ, Wang CQ, Liu M, Ru J, Wang JR, Wang XW. Stomatal structures of some taxa in Apiaceae and their taxonomic values [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2016, 36(9): 1787–1793.
- [31] 马永红, 张雪梅, 曾春婷, 赵欢. 变豆菜属植物叶表皮微形态及分类学意义[J]. 植物研究, 2010, 30(1): 12–17.
Ma YH, Zhang XM, Zeng CT, Zhao H. Micro-morphology of leaf epidermis and its taxonomical significance of *Sanicula* L. [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2010, 30 (1): 12–17.
- [32] Phillippe L. A biosystematic study of *Sanicula* section *Sanicula* [D]. Knoxville: University of Tennessee, 1978: 1–55.
- [33] 刘启新, 惠红, 李碧媛, 潘泽惠. 中国伞形科变豆菜亚科的果实解剖特征及其系统学意义[J]. 植物资源与环境学报, 2002, 11(4): 1–8.
Liu QX, Hui H, Li BY, Pan ZH. Comparative anatomical studies on the fruits of Saniculoideae in China (Umbelliferae) and its systematic significance [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2002, 11(4): 1–8.
- [34] Rao G, Pu F, Sun H. Chemical constituents of *Heracleum millefolium*, *H. millefolium* var. *longilobum* and its significance on taxonomy [J]. *Nat Prod Res*, 1994, 7(2): 16–19.
- [35] 陆胤, 陈绍瑗, 傅承新. 3种伞形科濒危药用植物挥发油的化学成分分析与分类学意义[J]. 分析试验室, 2003, 22 (S1): 46–47.
Lu Y, Chen SY, Fu CX. Analysis of essential oil in three plants of Umbelliferae and significance of taxonomy [J]. *Chinese Journal of Analysis Laboratory*, 2003, 22 (S1): 46–47.
- [36] 周凌云. 五种植物化学成分的研究[D]. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所, 2004: 1–87.
- [37] Meissner O, Haberlein H. HPLC analysis of flavokavins and kavapyrones from *Piper methysticum* Forst [J]. *J Chromatogr B*, 2005, 826(1–2): 46–49.
- [38] Harborne JB. Comparative biochemistry of the flavonoids VI: Flavonoid patterns in the bignoniacae and the Gesneriaceae [J]. *Phytochemistry*, 1967, 6(12): 1643–1651.
- [39] Hiller K. Components of some Saniculoideae. VIII. Aliphatic carboxylic acids [J]. *Pharmazie*, 1967, 22(12): 718.
- [40] Herler M. Ointment for treating inflammatory or septic processes [J]. *Austrian*, 1952, 172: 670.
- [41] 袁昌齐. 中国伞形科药用植物概要 [J]. 中国中药杂志, 1986, 11(1): 5–9.
Yuan CQ. Brief introduction of Chinese medicinal plants of Umbelliferae [J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 1986, 11(1): 5–9.
- [42] 张雪梅. 西南地区前胡属系统分类学研究[D]. 成都: 四川大学, 2007: 50.
- [43] 巩红冬. 青藏高原东缘二十五种风毛菊属植物的核型研究及分类学意义 [D]. 兰州: 西北师范大学, 2007: 1–4.
- [44] Shan JH. The old world species of *Sanicula* (Umbelliferae) [D]. Diss: Los Angeles University of California, 1951.
- [45] Wanscher JH. Studies on the chromosome number of the Umbelliferae [J]. *Hereditas*, 2010, 15(2): 179–184.
- [46] Bell CR. Index to plant chromosome numbers [J]. *Science*, 1958, 127(3304): 961.
- [47] Hiroe M. A cytbotanical study in *Sanicula* [J]. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 1954, 15: 165–167.
- [48] Cerceau Larrival MT. Morphologie pollinique et correlations phytogenétiques Chez les umbellifères [J]. *Bot J Linn Soc*, 1971, 64: 109–135.
- [49] Cerceau M. Clé de Détermination D'omellières de France Et D'Afrique Du Nord D'après Leurs Grains de Pollen [M]. Paris: Museum National D'histoire Naturelle, 1959.
- [50] Erdtman G. 花粉形态与植物分类 [M]. 王伏雄, 钱南芳译. 北京: 科学出版社, 1962; 6–15.

- [51] 吴征镒, 路安民, 汤彦承, 陈之瑞, 李德铢. 中国被子植物科属综论 [M]. 北京: 科学出版社, 2003: 848.
- [52] Miller RB. Hawkmoth pollination of *Aquilegia chrysanthella* (Ranunculaceae) in southern Arizona [J]. *Southwestern Nat*, 1985, 30(1): 69–76.
- [53] Downie SR, Katz-Downie DS, Watson MF. A phylogeny of the flowering plant family Apiaceae based on chloroplast DNA *rpl16* and *rpoC1* intron sequences: towards a suprageneric classification of subfamily Apioideae [J]. *Am J Bot*, 2000, 87(2): 273–292.
- [54] Calvino CI, Downie SR. Circumscription and phylogeny of Apiaceae subfamily Saniculoideae based on chloroplast DNA sequences [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2007, 44(1): 175–191.
- [55] Calvino CI, Martinez SG, Downie SR. Morphology and biogeography of Apiaceae subfamily Saniculoideae as inferred by phylogenetic analysis of molecular data [J]. *Am J Bot*, 2008, 95(2): 196–214.
- [56] Kadereit JW, Replinger M, Schmalz N, Uhink CH, Wörz A. The phylogeny and biogeography of Apiaceae subf. Saniculoideae Tribe Saniculeae: from south to north and south Again [J]. *Taxon*, 2008, 57(2): 365–382.
- [57] Shaw J, Lickey EB, Beck JT, Farmer SB, Liu WS, et al. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis [J]. *Am J Bot*, 2005, 92(1): 142–166.

(责任编辑: 周媛)