

红豆杉科、三尖杉科和罗汉松科的实验 分类学研究进展^{*}

苏应娟 王 艇 张宏达

(中山大学生命科学学院, 广州 510275)

摘 要 红豆杉科、三尖杉科和罗汉松科的系统位置及系统发育关系长期以来都存在有争议, 本文对此三科在实验分类学方面的研究进展及趋势作了综述。

关键词 红豆杉科; 三尖杉科; 罗汉松科; 实验分类学; 研究进展

ADVANCES IN THE EXPERIMENTAL TAXONOMY OF TAXACEAE, CEPHALOTAXACEAE AND PODOCARPACEAE

Su Yingjuan Wang Ting Zhang Hongda

(School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275)

Abstract The systematic position and phylogenetic relationship of Taxaceae, Cephalotaxaceae and Podocarpaceae have long been debated. This paper reviews the advances and the research trends in the experimental taxonomy of the three families.

Key words Taxaceae; Cephalotaxaceae; Podocarpaceae; experimental taxonomy; research advances

在裸子植物的分类和系统发育研究方面一直都存在许多困难和分歧。尽管自本世纪初以来植物学者就为此进行着不懈的努力, 但是至今仍然没有获得满意结果。其中红豆杉科、三尖杉科和罗汉松科系统学研究中所存在的争论则更为明显。

1 红豆杉科、三尖杉科和罗汉松科在裸子植物各主要分类系统中的位置

Sahni^[1]最早把红豆杉属 (*Taxus*)、榧树属 (*Torreya*) 和三尖杉属 (*Cephalotaxus*) 归并在一起, 提升为红豆杉目 (Taxales)。Pilger 把裸子植物分为苏铁纲 (Cycadopsida)、银杏纲 (Ginkgopsida)、松柏纲 (Coniferae) 和盖子植物纲 (Chlamydospermae) 四纲, 其中松柏纲包括红豆杉科 (Taxaceae)、罗汉松科 (Podocarpaceae)、南洋杉科 (Araucariaceae)、三尖杉科 (Cephalotaxaceae)、松科 (Pinaceae)、杉科 (Taxodiaceae) 和柏科 (Cupressaceae) 七科, 红豆杉

1996-02-09 收稿

第一作者简介: 苏应娟, 女, 1965 年出生; 博士 讲师, 植物学专业。

^{*}国家自然科学基金及广东省自然科学基金资助项目

科处在最基础的位置。现代的许多教科书都追随 Pilger 的这种意见。Buchholz^[2]和 Chamberlain^[3]对这个系统作了修改,认为松柏类可以分为2个更加自然的亚目:具球果的 Pinieae (Phanerostrobilares 或 Pinares) 亚目,包括松科、杉科、柏科和南洋杉科;不具明显球果的 Taxinieae (Aphanerostrobilares 或 Taxares) 亚目,包括罗汉松科、红豆杉科和三尖杉科。Engler 和 Diels 把裸子植物分为 Cycadales、Ginkgoales、Coniferae 和 Gnetales 4 目。其中 Coniferae 包括红豆杉科、罗汉松科、三尖杉科、松科、杉科和柏科,不设南洋杉科。Florin^[4 5 6]提出另外一种分类方案,认为红豆杉科应包括红豆杉属、穗花杉属 (*Amentotaxus*)、榧树属、澳洲红豆杉属 (*Austrotaxus*) 和白豆杉属 (*Pseudotaxus*) 5 个属;主张将红豆杉科同其余的松柏类分离开来成立一个独立的目(甚至纲)红豆杉目 Taxales。这延袭了 Sahni 的观点,不同的是没有把三尖杉属包括进去。Johnansen^[7]把裸子植物分为6个门: Pteridospermophyta、Cycadophyta、Ginkgophyta、Coniferophyta、Ephedrophyta 和 Anthophyta。其中松柏植物门 (Coniferophyta) 设 Voltziales 和松柏目 (Coniferales) 2 目;松柏目包括松科、南洋杉科、Sciadopityaceae、杉科、柏科、Saxegothaceae、罗汉松科、Pherosphaeraceae、三尖杉科和红豆杉科 10 个科,红豆杉科放在最进化的位置。在 Pilger、Melchior 和 Werdirmann 的分类系统中,裸子植物分为苏铁纲 (Cycadopsida)、松柏纲 (Coniferae)、红豆杉纲 (Taxopsida) 和盖子植物纲 (Chlamydospermae) 4 纲,把红豆杉科红豆杉目进而上升为红豆杉纲和松柏纲并列;松柏纲只设松柏目,包括松科、杉科、柏科、罗汉松科、三尖杉科和南洋杉科。Takhtajan 系统把裸子植物分为 Pteridospermidae、Phyllospermidae、Chlamydospermidae 和 Stachyospermidae。Stachyospermidae 下设 Cordaitales、银杏目 (Ginkgoales) 和松柏目 (Coniferales) 3 个目,其中松柏目包括 Lebachiaceae、南洋杉科、罗汉松科、三尖杉科、红豆杉科、松科、Sciadopityaceae 和杉科 8 个科。在 Zimmermann 的裸子植物系统中 Coniferae 被分为 Voltziales、Carpentieriales、松杉目 (Pinales) 和红豆杉目 (Taxales) 4 目,松科、杉科、柏科、三尖杉科、南洋杉科和罗汉松科组成 Pinales; 红豆杉科单独成立红豆杉目和前者并列。Keng^[8]在其提出的松柏类分类新系统中,主张把 *Phyllocladus* 属提升为 Phyllocladaceae 科;他还倾向于接受 Buchholz 的处理意见,认为松柏目 (Coniferales) 分为 Taxinieae 亚目(包括 Phyllocladaceae、红豆杉科、罗汉松科、三尖杉科)和 Pinieae 亚目(包括南洋杉科、松科、杉科、柏科)。郑万均^[9]在《中国植物志》中把裸子植物分为苏铁纲 (Cycadopsida)、银杏纲 (Ginkgopsida)、松柏纲 (Coniferopsida) 和盖子植物纲 (Chlamydospermopsida) 4 纲。松杉纲包括松杉目 (Pinales)、罗汉松目 (Podocarpaceae)、三尖杉目 (Cephalotaxales) 和红豆杉目 (Taxales)。他把罗汉松科、三尖杉科和红豆杉科都上升到目的阶层,置于并列的分类地位。张宏达^[10]认为可以把种子植物分为并列的 10 个亚门,即种子蕨亚门、舌蕨亚门、松柏亚门、苏铁亚门、开通亚门、中华缘蕨亚门、紫杉(红豆杉)亚门、盖子亚门和有花植物亚门。紫杉亚门 (Taxophytina) 之下设紫杉纲 (Taxopsida) 包括分别由罗汉松科、三尖杉科和红豆杉科提升而成的罗汉松目、三尖杉目及红豆杉目 3 个目。

2 红豆杉科、三尖杉科和罗汉松科的实验分类学研究进展

2.1 红豆杉科

红豆杉科共有 5 属约 20 个种,广泛地分布于从欧亚大陆和北美的亚北极区到中美和东南亚的亚热带甚至热带地区。单型属澳洲红豆杉属为新喀里多尼亚岛 (New Caledonia) 特有,红豆杉属也可分布到赤道以南的 Sumatra 和 Celebes。榧树属和红豆杉属的分布区最广。单型属白豆

杉属为我国特有植物。穗花杉属分布于我国的中部和南部、越南南部及印度东部。

在红豆杉科的化石和现存植物中，胚珠具假种皮单生于侧短枝末端，这在松柏类中是很独特的。Florin^[11]由此认为它们形成的是一条独立于松柏类的进化谱系，主张把红豆杉科成立为红豆杉目，使之从松柏类中分离出来。他强调在 Triassia 发现的具单生胚珠的 *Palaeotaxus* 和在 Jurassic 岩石中发现的 *Taxus jurassica*；由于其古老的地质年龄，*Palaeotaxus* 几乎不可能源于任何具球果的类型。Chamberlain、Pulle^[12]认为红豆杉类的单生胚珠球果极可能源于多胚珠球果。Takhtajan^[13]也认为红豆杉科的单生直立胚珠是主轴上大孢子叶球数目减少的结果；红豆杉属的胚珠只是假顶生的；红豆杉属的单生胚珠是生在主枝最上部的一个鳞叶内，在发育过程中它取代枝条旁边的盲顶占据假顶部位置。Harris^[14]把 *Taxus jurassica* Florin 修订为 *Marskea jurassica*；认为它和红豆杉属不同而和红豆杉科的其它成员有共同特征；支持红豆杉科的一致性但它不表明红豆杉科和普通松柏类有联系。早期的松柏类如 *Walchia* 可以将胚珠由侧生移至顶部位置，如果接受这种设想的话，成立红豆杉纲就是不必要的。Keng^[15]指出 *Phyllocladus* 属具胚珠孢子叶球的进化和发育可能反映出了红豆杉类单生、假顶生胚珠得以实现的可能模式；认为一方面红豆杉科通过 *Phyllocladus* 属和罗汉松科发生复杂联系，另一方面通过穗花杉属和三尖杉科发生联系，他倾向于接受 Buchholz 的分类方案。Wilde^[16]对三尖杉科和红豆杉科的雄球果（小孢子叶球）研究后提出：红豆杉属的孢子叶是两个或多个顶生、具下生孢子囊的小孢子叶在系统发育过程中融合的结果，红豆杉属的雄性结构属于极为减化而非原始的特征。

红豆杉科具现代松柏植物典型的特化原胚发生式样。它们和其它松柏类的现代科特别是三尖杉科在木材解剖、花粉和叶形态学方面具共同原始特征。Hart^[17]对松柏类 63 个属 123 个两态或多态性状进行分支分析的初步研究认为，松柏类是单系群，红豆杉科属松柏类而且它和三尖杉科的关系最为密切，是姐妹群；单轴、具胚珠的球果来源于复合的、双轴球果。

直到本世纪初还常把三尖杉科和罗汉松科包括在红豆杉科内。主要根据是这些类群具包裹种子的肉质结构和极为减化的珠鳞。

三尖杉属在外观上和许多形态特征方面和红豆杉科极其相似。它和红豆杉科的最显著差异是其幼生胚珠沿球果轴成对生长。每对胚珠有苞片包围并且和一个被解释为极端退化的珠鳞的小突疣结合^[18]。每个球果一般只有 1 或 2 个胚珠成熟。珠被分化为石质内层和肉质外层，使种子的结构和外观和榧树属、穗花杉属的相似，但是没有证据表明在胚珠的发育过程中形成独立的假种皮。

罗汉松科具胚珠的球果在形态上非常多样。有些种的球果高度减化只具一个胚珠，而罗汉松科中较原始的成员具明显的双轴球果上生多个胚珠。罗汉松科在胚胎发育的早期阶段特有一双核细胞阶段，除两属外其余各属都具肉质鳞被，一般把这种特殊结构解释为沿胚珠部分折叠包围的修饰性珠鳞，也可以把它视作和种子结合的肉质结构^[19]。包围红豆杉科种子的假种皮是由珠被基部或基部以下的突起发展而来。在其余的松柏类植物中，只有罗汉松科的 *Phyllocladus* 属存在对应的结构，然而这个高度衍生的类群其它方面和红豆杉科非常不同。红豆杉科和罗汉松科在木材解剖、孢粉结构及化学等方面也有差异，几乎没有证据表明两者间有密切关系。

根据 Janchen 的处理方式，通常认为红豆杉科可分为两个族。Torreyae Janchen 族包括榧树属和穗花杉属，小孢子囊着生于小孢叶的远轴面（Taxeae 族生于边缘），假种皮紧裹成熟种子，近贴种皮。此两属中假种皮的离生部分通过居间生长移至胚珠顶端，而在 Taxeae 族的 3 个属中（红豆杉属、白豆杉属和澳洲红豆杉属）整个假种皮和珠被离生并且形成一个杯状结构包围种子。

红豆杉族各属也不具在榧树属、穗花杉属及三尖杉属植物叶中所存在的树脂道。澳洲红豆杉属小孢子囊部分合生, 管胞壁不具螺旋增厚, 这在红豆杉科是很独特的^[20]。然而, 近来发现它产 Taxane 生物碱, 以前只知在红豆杉属存在。而郑万钧把中国红豆杉科植物分为红豆杉族、穗花杉族和榧树族 3 个族。

穗花杉属是否归属红豆杉科及其在红豆杉科内的分类等级还有争议。穗花杉属是 Pilger 根据模式种 *A. argotaenia* (Hance) Pilger 于 1916 年建立的。此种最早被作为罗汉松属 (*Podocarpus*) 的一个成员, 后被移入三尖杉属, 最终又独立为穗花杉属。Pilger 根据雄球果的复合性把穗花杉属和三尖杉属归入三尖杉科。但是 Kudo^[21] 观察雌球果后认为它不应放在三尖杉科而应成立新科穗花杉科 (*Amentotaxaceae*) 或是作为红豆杉科的一个亚科或族。Kudo 和 Yamamoto 后又建议成立新科穗花杉科。但是 Koidzumi 认为这完全是不必要的。他认为穗花杉属和三尖杉属有联系, 主张把红豆杉科和三尖杉科置于同一科内, 两者均降至亚科地位。Florin 强调三尖杉属和穗花杉属间雌球果和气孔结构上的差异, 认为应把穗花杉属从三尖杉科移到红豆杉科。Keng 也认为穗花杉属放在红豆杉科比放在三尖杉科或是独立成科更好, 并且认为红豆杉科可能是通过穗花杉属和三尖杉科相联系。Miller^[22] 对穗花杉属的木材研究表明其木薄壁组织, 节状端壁、管胞的螺旋增厚几近关闭纹孔口、射线 1~4 层细胞高、水平壁增厚不均匀并且端壁具一倾斜角, 这些特征在属水平上是特殊的, 但是认为要给出分类学方面的结论还需同相关各属作进一步比较。

对穗花杉 (*Amentotaxus argotaenia* (Hance) Pilger) 的叶片、表皮、次生韧皮部及次生木质部等结构的观察支持 Keng 的意见及把穗花杉属和榧树属归为榧树族^[23]。对穗花杉胚胎发育的研究发现把穗花杉置于红豆杉科比较合理, 支持 Koidzumi 的观点将穗花杉属和 *Austrotaxus* 组成穗花杉族; 另外还发现在整个胚胎发育方面, 穗花杉属与罗汉松科有许多共同特点, 但在原胚发育方面它与罗汉松科绝然不同, 其初生胚细胞不经历双核细胞阶段。席以珍^[24] 对穗花杉和云南穗花杉 (*Amentotaxus yunnanensis* Li) 花粉外壁的超微结构观察后发现其花粉外壁表面纹饰和内部结构既不同于红豆杉科也区别于三尖杉科, 支持将穗花杉属从红豆杉科分离出来建立穗花杉科。对我国红豆杉科 4 个属的代表种的黄酮类化合物的研究发现红豆杉属和榧树属含有双黄酮类特征成分而穗花杉属和白豆杉属未检测到此类成分, 认为后两者是否应归入红豆杉科值得进一步探讨^[25]。管启良等^[26] 报道了穗花杉 (*Amentotaxus argotaenia* (Hance) Pilger) 雌株和雄株的染色体数目 ($2n=40$)、核型 ($2n=40=4m+36T$), 雌雄株除第 2 对的长度稍有差异外其余各对的相对长度和臂比都较接近, 可能尚无性染色体分化。从染色体数目、随体和次缢痕位置看, 认为穗花杉均不同于红豆杉科其它属和三尖杉科, 而接近罗汉松科罗汉松属的某些种, 赞同将穗花杉属归于罗汉松科。

白豆杉属 (*Pseudotaxus* Cheng) 是郑万钧建立的。是我国裸子植物特有属之一。Florin 将之改名为 *Nothotaxus* Florin, 现作为白豆杉属的异名。本属仅有白豆杉 (*Pseudotaxus chienii* (Cheng) Cheng) 一种。它的胚胎发育类似于红豆杉属。花粉形态的研究显示应把白豆杉由红豆杉属中分离出来成为一新属, 而且应将白豆杉属上升为白豆杉族 (*Pseudotaxaceae*) 和红豆杉族并列。对白豆杉主要化学成分的研究发现它含有铁杉树脂醇, 此特征成分在红豆杉科其它几个属中均未发现, 这对进一步探讨白豆杉属在红豆杉科中的系统位置有重要意义。

红豆杉科的原胚发育和包括三尖杉属及罗汉松科一些成员在内的其它松柏类相似^[27]。细胞壁形成后, 有一层上层细胞在顶部开口, 其下有一群不规则叠生的细胞。裸子植物中原胚在细胞壁形成之前自由核减数分裂的发生次数有减少的趋势。松柏类植物中一般发生 6 次以下, 三尖杉

属、红豆杉属、白豆杉属、穗花杉属和澳洲红豆杉属发生 4 次自由核有丝分裂，而榧树属的分裂次数减至 2 或 3 次。红豆杉科各属均为简单多胚，榧树属兼具裂生多胚。三尖杉属中偶有裂生多胚出现。胚胎学资料不支持将红豆杉科从松柏目中分离出来，单独成立红豆杉目的观点。

红豆杉属和榧树属树皮的显著特征是具有细胞外壁含草酸钙晶体的纤维^[28]。穗花杉属也具含晶纤维，但是澳洲红豆杉属缺如，三尖杉属也不具含晶纤维。

红豆杉科和三尖杉科的树皮、木材中不具树脂道^[29]。然而榧树属和穗花杉属的叶和假种皮、三尖杉属的叶和肉质种皮中具树脂道。三尖杉属和榧树属的木材中存在单独的具树脂的韧皮细胞。

红豆杉科和三尖杉属木材的轴向管胞次生壁螺旋增厚，这是它们的一个重要特征。红豆杉科管胞螺旋增厚的方式和分布与三尖杉属非常相似而与松科不同。

叶的解剖结构对红豆杉科属的区分特别有用^[30]，而且也可用于鉴定叶化石。穗花杉属的副卫细胞围绕保卫细胞星状排列，有些副卫细胞为相邻气孔所共用。红豆杉属副卫细胞外表面显著增厚呈乳突状而白豆杉属不增厚。榧树属、穗花杉属及白豆杉属的气孔呈单环型而红豆杉属和澳洲红豆杉属为双环型。桂耀林和胡玉熹对红豆杉属叶子的表皮特征与分类关系的研究认为红豆杉属叶表皮的类型，在该属中只能作为一种辅助特征而不应成为定种的唯一根据。

红豆杉科的花粉不具气囊，缺乏原叶细胞；三尖杉科、金松科（*Sciadopityaceae*）、柏科和杉科也是如此^[31]。花粉具气囊和两个原叶细胞在松柏类中属原始特征。红豆杉科花粉粒的纹饰和结构与三尖杉科及柏科的特征基本相似，而席以珍发现穗花杉属的特征独特，既不同于红豆杉科也有别于三尖杉科。

红豆杉科已有 4 个属的染色体数目被报道。红豆杉属已知有 4 个种的染色体数目 $2n=24$ 。这可能是该科染色体的原始数目，因为三尖杉属的几个种和松柏植物的原始数目也普遍如此。红豆杉属的 11 条染色体为中部和亚中部着丝粒，最短的一条为亚端着丝粒。榧树属有两个种日本榧树（*Torreya nucifera* (L.) Sieb. & Zucc.）和 *T. californica* Torrey 的染色体数目报道为 $2n=22$ 。日本榧树的所有染色体为中部或亚中部着丝粒。Chuang 和 Hu 报道 *Amentotaxus formosana* Li (*A. argotaenia*) 的染色体数目 $2n=14$ ；他们认为台湾穗花杉（*A. formosana* Li）和穗花杉（*A. argotaenia*）是同种异名。管启良研究穗花杉（*A. argotaenia* (Hance) Pilger）的染色体及核型发现 $2n=40=4m+36T$ ；他认为 Chuang 和 Hu 所研究的材料实是台湾穗花杉。管启良和林立^[32]

还报道了白豆杉的核型和性染色体。对根尖细胞染色体分析表明雌株有一对异形性染色体，异配性别，属 ZW 型；雄株属同配性别 ZZ 型；雌株核型为 $2n=2x=24=22m(2SAT+ZW)+2T$ ，雄株的核型为 $2n=2x=24=22m(2SAT+ZZ)+2T$ 。澳洲红豆杉属的染色体数目还未见报道。

红豆杉科天然产物化学的研究主要局限于红豆杉属和榧树属，另外还有对穗花杉属和白豆杉属双黄酮类成分的初步研究^[33]及从白豆杉木材和穗花杉叶中提取出的几个成分。红豆杉科的化学研究未提供证据支持把它同松柏类其它科分离出来的处理方式。

红豆杉科和三尖杉科中只存在 $3'$ ， $8''$ — $4'$ ， $5, 7$ —三羟基黄酮，穗花杉双黄酮（*Amentoflavone*）系双黄酮成分；与之相对，在南洋杉科、柏科、杉科和罗汉松科中发现的双黄酮类结构却非常多样。榧黄素（*Kayaflavone*）是榧树属 4 个种中报道的唯一双黄酮成分，它在穗花杉属、白豆杉属或红豆杉属中没有发现，其亲本化合物穗花杉双黄酮是穗花杉属中报道的唯一双黄酮类成分。何关福等认为在所有被检测的红豆杉科各属植物的叶中，仅榧树属含有榧黄素，其

它属均未检测到榧黄素这个特征化合物；这一特点似乎支持某些分类学家在红豆杉科中建立榧树族的意见。从 *Taxus baccata* 中分离到单、双和三甲基乙醚系列化合物，以及西阿多黄素（Sciadopitysin）、银杏黄素（Ginkgetin）和长叶世界爷双黄酮（Sequoi flavone），而红豆杉属的其它几个种只报道有西阿多黄素。

榧树属叶树脂中的主要单萜成分包括苧烯（Limonene）， α -蒎烯（ α -Pinene）和香叶烯（Myrcene）在其它松柏类中也广泛存在^[34]，从日本榧树（*Torreya nucifera*）的茎干中分离到一系列颇不寻常的倍半萜烯，但是此属内的比较研究得还很有限。香榧（*Torreya grandis* cv. ‘Merrilli’）叶精油中，苧烯占绝大部分（44.24%），其次是 α -蒎烯（20.75%），再次是 δ -3-蒎烯（ δ -3-Carene），这3个成分占整个精油成分的近70%，是香榧叶精油的一个特点；白豆杉叶精油成分中此3个成分占整个精油成分的1/3以上，这与香榧叶精油组成特点十分相似。还未见红豆杉科其它属植物叶精油成分研究的报道。

红豆杉属以具高毒性的Taxane生物碱著称，这是一类在其叶、茎和种子中都存在的双萜生物碱^[35]。其中有些生物碱，最出名的是紫杉醇（Taxol）由于具抗有丝分裂的活性可以用作抗癌化学制剂而成为颇受关注的课题。Taxane生物碱过去认为是红豆杉属特有的，但是最近在穗花杉中也有发现。周荣汉等在白豆杉属植物中也发现有紫杉醇及短叶醇等化合物的存在。榧树属中不具Taxane类生物碱。在红豆杉科和三尖杉科以外的松柏类植物中生物碱的分布是非常有限的，只在松科的少数成员和柏科的 *Athrotaxis* D. Don 属有发现。

胡志昂等^[36]从种子蛋白多肽和针叶过氧化物酶探讨了红豆杉科的系统位置。总结红豆杉科及其亲缘种类种子蛋白多肽，可以看出白豆杉很接近红豆杉属，但有显著差别。穗花杉和榧树（*Torreya grandis*）比较接近；如果以红豆杉属和榧树属作为两个极端，白豆杉和穗花杉是中间过渡类型；三尖杉属某些种的种子蛋白很接近红豆杉属。红豆杉科内各属间针叶过氧化物酶谱差别很大，但三尖杉属一些种与红豆杉属却有些类似，说明三尖杉属和红豆杉属之间有密切联系。两种蛋白质资料一致说明红豆杉科的红豆杉属和三尖杉科的三尖杉属有密切的亲缘关系。支持红豆杉科应该是松柏目下的一个科的主张。

2.2 三尖杉科

一般认为三尖杉科（Cephalotaxaceae）仅包括三尖杉属（*Cephalotaxus*）一属，分布于东亚及中南半岛北部，主产我国。郑万钧和傅立国在《中国植物志》第七卷中主张全属宜分为8~9种和4变种。

三尖杉属是Siebold和Zuccarini命名的，最早由Endlicher记入《植物属志补编》（Genera Plantarum Supplementum）。Eichler把此属置于红豆杉科。早期把三尖杉属作为红豆杉类处理可能是由于和所有红豆杉类一样它们的木质部也具次生螺纹增厚以及对雌、雄球果的了解不足。Neger认为三尖杉属的雌球花极为特殊，与红豆杉科区别显著，首次建立三尖杉科，只包括三尖杉属。Pilger支持Neger建立三尖杉科的观点，只是他基于对雌球花结构的认识又把穗花杉属归入三尖杉科。Pulle把红豆杉科和三尖杉科置于红豆杉目之下。Florin根据雌球花和气孔的结构认为三尖杉属和穗花杉属差异显著，应把穗花杉属由三尖杉科移出；三尖杉科和红豆杉科没有联系，红豆杉科应上升为裸子植物中一个独立的目或纲，三尖杉科仍放在松杉目。然而Takhtajan认为红豆杉科、三尖杉科和罗汉松科之间的关系密切，它们共同置于松杉目内。

Singh对*Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc.的生活史和系统位置进行了研究，认为三尖杉科和罗汉松科或红豆杉科没有联系；尽管红豆杉科和三尖杉科在木材结构、花粉构造和胚胎发育

的某些方面都有相似之处, 但这些相似之处在其它松柏植物中也可找到, 不能表明两科间有密切关系。他主张三尖杉属应归属于单属科三尖杉科内并且由于三尖杉科在幼苗结构、叶迹解剖、小孢子叶下生孢子囊、双轴雌球花和胚胎发育等方面和松柏类有相似特征而应将其包括在松柏目内。Keng 认为红豆杉科和三尖杉科及罗汉松科有复杂的关系; 它一方面通过穗花杉属和三尖杉科发生联系, 另一方面通过叶状枝属 (*Phyllocladus*) 和罗汉松科相联系。他倾向于接受 Buchholz 的分类方案, 把不发育成明显球果的 *Phyllocladaceae*、红豆杉科、罗汉松科和三尖杉科放入红豆杉亚目 (*Taxinieae*), 而把具明显球果的南洋杉科、松科、杉科和柏科放入松杉亚目 (*Pinieae*)。红豆杉亚目置于松杉亚目之前。郑万钧和傅立国认为松杉类植物中具有明显球果的 4 个科 (即南洋杉科、松科、杉科和柏科) 其亲缘关系较近, 应成为一目 (即松杉目); 而无明显球果的 3 个科 (即罗汉松科、三尖杉科和红豆杉科) 彼此的亲缘关系似乎较远, 应各自独立为目 (即罗汉松目 (*Podocarpaceae*), 三尖杉目 (*Cephalotaxales*) 和红豆杉目), 而同置于松杉纲内; 三尖杉目位于罗汉松目与红豆杉目之间。傅立国^[37]又认为三尖杉科亲缘关系与红豆杉科较近, 系统位置似应置于松杉目红豆杉亚目。周 和姜笑梅^[38]讨论木材解剖特征后认为罗汉松科、三尖杉科、红豆杉科 3 科比南洋杉科进化, 松科则较这 3 科更为进化; 3 科位置按 Takhtajan (1956) 系统, 以在南洋杉科后面松科前面为合适; 3 科中以三尖杉科、红豆杉科两者亲缘关系似更为接近, 主要表现在次生木质部管胞内壁普遍具有次生螺纹加厚; 他们认为三尖杉科以不建立独立的“目”仍置于红豆杉目中为宜。

Laubenfels^[39]根据外部形态将现存松柏类植物的叶主要分为 4 种类型: 叶型 I, 单脉序, 横切面为四棱形的针状叶; 叶型 II, 单脉序, 线形或披针形, 背腹扁平; 叶型 III, 鳞叶; 叶型 IV, 多脉序, 广阔、卵圆形、扁平。他把红豆杉科三尖杉科 (属) 的叶归入叶型 II 并且认为三尖杉属叶的着生方式和榧树属相似, Griffith 研究了三尖杉属叶中的输导组织, 由管胞和薄壁组织组成; 叶顶端部分的输导组织靠近木质部成弧形而叶的大部分输导组织位于叶脉木质部的两侧。三尖杉属的输导组织为红豆杉型。*Cephalotaxus harringtonia* 和罗汉松 (*Podocarpus macrophyllus*) 的叶输导组织个体发生类似, 起始的输导细胞体积小、着色深、核大, 在叶的早期发育阶段就可识别出来; 两个种的第一个成熟输导管胞均发生于原基顶部并且不和木质部管胞接触; 两种的这些木质化细胞的一般分化过程都是向基式。

Suzuki 观察了红豆杉科、三尖杉科和罗汉松科苗中的树脂道, 把这 3 科植物的树脂道分为红豆杉型、榧树型、陆均松型和罗汉松型; 榧树属和三尖杉属的每片叶内只有一个树脂道, 树脂道下延入茎的皮层并且成为盲端, 它们的树脂道式样为榧树型。

胡玉熹^[40]在光镜与扫描电镜下比较观察了三尖杉属植物叶片构造与叶表面角质层的特征, 发现篦子三尖杉 (*Cephalotaxus oliveri*) 和三尖杉属的其余种类相比特征独特, 建议三尖杉属分为三尖杉组 (Sect. *Cephalotaxus*) 和篦子三尖杉组 (Sect. *Pectinatae*) 并且在三尖杉组中依据叶片中石细胞存在与否、石细胞类型及分布图式等特征, 初步将它分为星状石细胞系、短石细胞系、纤维石细胞系和无石细胞系 4 个系。傅立国对三尖杉属的分类作了订正, 认为三尖杉属宜分为篦子三尖杉组 (Sect. *Pectinatae* L. K. Fu) 和三尖杉组 (Sect. *Cephalotaxus*) 及 9 个种。对篦子三尖杉的胚胎学研究发现它与三尖杉属的其它种相比有不少共性但是也存在明显差异, 最突出的特殊性是苗端早在胚成熟前分化形成明显圆锥状突起、成熟胚子叶极为发达, 另外精原细胞分裂前细胞中心细胞质浓缩成星状放射区域; 赞同将篦子三尖杉在本属中另立一组^[41]。

三尖杉属植物茎次生韧皮部的组成分子及排列方式基本一致, 但其中韧皮纤维的类型、石细

胞的大小与数量、含晶韧皮薄壁组织细胞的数量等特征可作为分种的依据；茎次生韧皮部解剖结构的资料也支持将三尖杉属分为三尖杉组和篦子三尖杉组；另外，此属茎次生韧皮部中有些薄壁组织细胞的内切向壁中嵌埋有草酸钙结晶，这有别于松柏类其它各科。

陈祖铿等研究了三尖杉和篦子三尖杉的受精作用。发现三尖杉属的精原细胞有一类似银杏生毛体的星状体结构，它分裂产生的两个精子在大小与形态上基本相同，而且精子细胞质中具拟核仁颗粒存在；这些结构是三尖杉属的重要特点之一。三尖杉属植物的成熟卵细胞特别长，细胞质中有丰富的核仁结构，卵核下方具 2~3 团浓稠的细胞质团，这些结构很像穗花杉的卵细胞，支持红豆杉科通过穗花杉属与三尖杉科密切相关的观点。此外，三尖杉属的受精作用，属于有丝分裂后类型，这种类型只在松科和三尖杉科中发现。他们认为三尖杉属的性细胞分化和受精过程，一方面有它自己的特点，另一方面与穗花杉属和松属有若干共同之处；这事实也可说明松柏类植物是一群自然的“目”。

席以珍^[42]对三尖杉科的花粉形态及其外壁超微结构进行了研究。三尖杉属各种间花粉的基本特征大体一致。但是篦子三尖杉花粉的薄壁区很大，差不多占整个花粉远极面面积的一半；其花粉外壁外层的最外一层团块或不规则的颗粒状分子彼此连接形成像覆盖层一样的结构，在其内的一层疏松的微颗粒层也十分清楚而且也比较厚；这些特征和三尖杉属的其余种相比非常特殊，支持在该属中分别成立篦子三尖杉组和三尖杉组的意见。花粉资料还表明三尖杉科应只包括三尖杉属，是一个独立的科；它和穗花杉的花粉外壁外层都有一层微颗粒层说明两者关系密切；三尖杉科应置于罗汉松科、穗花杉科（*Amentotaxaceae*）之后，红豆杉科之前。

三尖杉属植物的生物碱可分为两大类。一类是以粗榧碱为母核的粗榧碱类生物碱（*Cephalotaxine type alkaloids*），另一类是高刺酮类生物碱（*Homoerythrina type alkaloids*）。在生物碱结构类型和组分方面，篦子三尖杉和三尖杉属其他种间的相似程度较小^[43]。三尖杉科、红豆杉科和罗汉松科中均检测到生物碱，而其余松柏类植物除少数属种外大部分是不含或少含生物碱的；即使在个别属种中发现有生物碱，其化学结构特征与类型也与前述 3 科绝然不同。生物碱的研究似乎支持 Buchholz 的分类方案。

在三尖杉属（科）植物中所含的两大类生物碱中，粗榧碱类的生物碱是主要的生物碱，还没有在其他科属的植物中发现过，可以认为此类生物碱是三尖杉属（科）所特有的。红豆杉科植物中分离到的生物碱均属紫杉碱类生物碱，这类生物碱的结构与粗榧碱类不同，有其自己的生源途径并且可以认为是红豆杉科所特有的。此外，在三尖杉属（科）中分离到的高刺酮类生物碱在红豆杉属（科）中没有发现；而在红豆杉属植物中分离到的另一类假麻黄碱（*Pseudoephedrine*），在三尖杉属（科）的植物中也未检测到。可以认为这两个属（科）在生物碱的组成类型上没有关系，而且这两属植物各自含有的粗榧碱类和紫杉碱类生物碱都属比较古老的生物碱类型。

三尖杉属植物含有的另一类主要成分是双黄酮（*Bisflavones* 或 *Biflavonyls*）。这类化合物对研究三尖杉科的化学分类非常重要。Khan^[44]从 *C. drupacea* 的新鲜叶中分离到长叶世界爷双黄酮（*Sequoiaflavone*）、银杏黄素（*Ginkgetin*）和西阿多黄素（*Sciadopitysin*）。马忠武等从（*C. har- ringtonia*）的叶中分离到 *C*-methylbiflavone 并测定了其结构。马忠武等由高山三尖杉（*C. fortunei* Hook. f. var. *alpina* Li）的叶中分离到西阿多黄素和穗花杉双黄酮-4', 4'', 7', 7''-四甲醚（*Amentoflavone*-4', 4'', 7', 7''-tetramethyl ether）。另外，自三尖杉（*C. fortunei* Hook. f.）中也分得多种黄酮类化合物。

马忠武等^[45]通过分析三尖杉属（科）植物叶的双黄酮类化合物，对该属（科）进行的化学

分类研究表明篦子三尖杉不含三尖杉属植物中普遍存在的穗花杉双黄酮、长叶世界爷双黄酮和银杏双黄酮，它含有该属植物中普遍不存在为其所特有的篦子三尖杉双黄酮（Oliveriflavone），支持把篦子三尖杉单独成立篦子三尖杉组；三尖杉科、红豆杉科和罗汉松科（除罗汉松属）植物叶中仅含有属于 $C-3'/C-8''$ 结构类型的双黄酮，而南洋杉科、杉科和柏科植物含有的双黄酮成分的结构类型更为多样，松科植物完全不含双黄酮类化合物，认为三尖杉科与南洋杉科、松科、杉科和柏科的亲缘关系较远，而与红豆杉科及罗汉松科的亲缘关系密切。此外，他们还认为由于穗花杉属植物中没有检测到双黄酮成分和生物碱类，说明穗花杉属与三尖杉属的差异十分显著，三尖杉科应仅包括三尖杉属一属。但是，有报道说明穗花杉属含有唯一的双黄酮成分穗花杉双黄酮（Amentoflavone），穗花杉中也发现有 Taxane 生物碱。从化学分类的角度去讨论穗花杉属与三尖杉属（科）的问题还有待于进一步的研究。

2. 3 罗汉松科

罗汉松科植物主要分布于南半球，约有 150 种。Pilger 将此科分为 *Pherosphaera*、*Microcachrys*、*Saxogothea*、陆均松属（*Dacrydium*）、*Acmopyle*、罗汉松属（*Podocarpus*）和 *Phyllocladus* 7 属。Florin 建议把陆均松属再分为 A、B 和 C 三组。Chamberlain 认为罗汉松科包括罗汉松属、陆均松属、*Microcachrys*、*Pherosphaera*、*Saxagothea* 和 *Phyllocladus* 6 个属，把分布于新喀里多尼亚的 *Acmopyle* 属移进红豆杉科；罗汉松科置于松柏目。Buchholz 和 Cray^[46] 在修订罗汉松属时主要根据叶的解剖特征主张把该属划分成 8 个组，其中 Sect. *Eupodocarpus*、Sect. *Stachycarpus* 和 Sect. *Nageia* 再进一步分为亚组，取消 Pilger 提出的亚属。这基本上得到了木材显微结构研究的支持^[47]。Pilger 和 Melchior 将罗汉松科分为 *Pherosphaeroideae* 亚科（只含 *Pherosphaera* 属）、*Phyllocladoideae* 亚科（只含 *Phyllocladus* 属）和其余的 *Saxegothea* 属、*Microcachrys* 属、陆均松属以及罗汉松属、*Acmopyle* 属 5 个属组成的罗汉松亚科（*Podocarpoideae*）；罗汉松属下设 Sect. *Stachycarpus*、Sect. *Sundacarpus*、Sect. *Nageia*、Sect. *Polypodiopsis*、Sect. *Eupodocarpus*、Sect. *Afrocarpus*、Sect. *Dacrycarpus* 和 Sect. *Microcarpus* 8 个组；罗汉松科置于松柏纲（*Coniferopsida* 或 *Coniferophyta*）之松柏目（*Coniferae*）。Quinn 综合配子体发育、胚胎发生、细胞学和营养体的解剖特征等资料探讨了罗汉松科内属的界限；他认为此科内的小属得到普遍支持，然而陆均松属和罗汉松属是人为集合；主张把陆均松属至少再分为 5 个属，把罗汉松属的 8 个组分别上升到属的等级。

Keng^[48] 认为 *Phyllocladus* 属的称为叶状枝（*Phyllocladia*）的叶是由复杂的开放二歧分枝系统融合而来，属于古老结构的残遗；存在外始式维管束和不具叶迹的解剖特征也表明了该属的叶状枝的远古性；*Phyllocladus* 属的单倍染色体数目是 9 可能代表的是罗汉松科甚至整个松柏目植物的染色体基数^[49]。*Phyllocladus* 属有可能是联系前裸子植物（*Progymnosperms*）和现存松柏类的重要环节，赞同给此属以科的地位。*Phyllocladaceae* 科和红豆杉科及罗汉松科有许多相同的外部内部特征^[50]，这些特征是由进化出红豆杉科和罗汉松科的同一祖先遗传而来；*Phyllocladaceae* 应置于松柏目（*Coniferales*）红豆杉亚目（*Taxinieae*）的最原始地位。但是，Hart 对球果类的分支分析研究不支持把 *Phyllocladus* 从罗汉松科分出成科。

罗汉松属的竹柏组（Sect. *Nageia*）也是罗汉松科植物中颇为引人注目的一个类群。早期研究时曾把此组中的植物作为裸子植物中的新属 *Nageia*^[51]。De Laubenfels 修订罗汉松科时，把竹柏组重新独立为属并且命名属名为 *Decussocarpus* De Laub. 他再次修订时恢复使用 *Nageia* 属名而把 *Decussocarpus* 作为该属的新异名。Page^[52] 确认 *Nageia* 属名的合法性，认为该属的主要特征

为具独特的宽大多脉叶和分枝的生殖器官构造, 并指出该属为极自然的类群。傅德志^[53]根据叶无中脉而具多数近平行细脉和雌性生殖器官接近原始的枝条状结构, 把竹柏属从罗汉松科中分离出来建立单属新科竹柏科 (Nageiaceae D. Z. Fu); 他认为罗汉松科的营养和生殖器官的形态构造与 *Nageia* 截然不同, 罗汉松属所具有的肉质种托构造也与 *Nageia wallichiana* 的明显不同; 推测在裸子植物的系统发育中可能存在一条以多脉叶类型为标志的 M—演化线 (multinerved leaved evolutionary line), *Nageia* 生殖器官的形态构造与此演化线上的原始类型古裸子植物科达类的某些式样十分相似。

罗汉松科植物在个体发育过程中以叶型的出现顺序是叶型 II、叶型 I 和叶型 III 为其特征, 在陆均松属组 C、*Acmopyle* 和罗汉松属的鸡毛松组中都观察到这种顺序。*Microcachrys* 属、*Pherosphaera* 属和罗汉松属的 *Microcarpus* 组的成熟叶为叶型 III, 陆均松属 A 和 B 组叶型 III、组 C 叶型 I、II; 罗汉松属竹柏组为叶型 IV; 罗汉松科其余成员为叶型 II。

罗汉松科植物的叶除具输导组织外, 在罗汉松属、*Acmopyle* 属和陆均松属中还发现有副输导组织^[54]。陆均松属的输导组织属苏铁型; 罗汉松属鸡毛松组的输导组织为南洋杉型, 竹柏组为红豆杉型, 罗汉松组为苏铁型。

Suzuki 研究了部分松柏类幼苗的树脂道, 发现红豆杉属、白豆杉属 (*Nothotaxus*) 和陆均松属的 3 个种 (*Dacrydium fonkii*、*D. laxifolium* 和 *D. intermedium*) 属红豆杉型, 榧树属和三尖杉属为榧树型, *Dacrydium elatum*、*Podocarpus alpinus*、*P. elatus*、*P. elongatus* 和 *P. neriifolius* 为陆均松型, 罗汉松 (*Podocarpus macrophyllus*)、竹柏 (*P. nagi*) 和 *P. koordersii* 属罗汉松型, *Phyllocladus* 属可能是榧树型。另外, *Pherosphaera* 属的叶只有一个树脂道。Kucera 和 Butterfield^[55]观察记录了新西兰本土 *Phyllocladus* 属 3 个种树皮内树脂道的发生过程并且简要讨论了树脂道和石细胞的起源与功能。

罗汉松科植物配子体发育和胚胎发生研究方面积累的资料表明, 雌配子体被一强烈增厚的孢子膜包围, 具少数长而渐尖的颈卵器; 雄配子体产生两个相同大小、外形的配子; 胚胎发生经历 5 次自由核分裂并且至少有 2 次发生于颈卵器上方; 有大量初生胚原始细胞排为数层; 不具裂生多胚现象; 这些均属原始特征^[56]。

罗汉松科的所有已检测成员都生有很多根瘤, 同种内根瘤大小基本一致而且总是对生排为两列, 使根的外观极为特殊^[57]。这方面的特征对科内属的分类具一定意义。

罗汉松科的花粉形态多样。Pocknall^[58]对新西兰罗汉松科 4 个属罗汉松属、陆均松属、*Dacrycarpus* 和 *Phyllocladus* 的花粉形态进行了研究。席以珍也对我国罗汉松科 2 属 6 个种植物花粉外壁的细微结构作了观察, 发现罗汉松属与松科中具气囊的属的花粉形态十分相似但仍有区别; 我国陆均松花粉形态特殊, 气囊具纹饰, 体和气囊纹饰相同; 现代的短叶罗汉松 (*Podocarpus macrophyllus* (Thun.) D. Don var. *maki* Endl.) 花粉有许多特征与罗汉松科的化石花粉类似是较原始的种。花粉资料说明罗汉松科既原始又古老。

罗汉松科染色体的数目变异很大, 染色体的数目范围从 $n=9$ 到 $n=20$; 陆均松属 ($n=15$, 12, 11, 10, 9), 罗汉松属 ($n=19$, 18, 17, 13, 12, 11, 10), *Acmopyle* ($n=10$), *Microcachrys* ($n=15$), *Pherosphaera* ($n=13$), *Phyllocladus* ($n=9$) 以及 *Saxagothea* ($n=12$)。然而罗汉松属许多组的染色体在数目和形态上具高度一致性支持 Buchholz 和 Gray 的分类方案^[59]。刘宜宾等报道了竹柏 (*Podocarpus nagi* Pilger) 的核型, 染色体数 $2n=26$, 有 1 对亚端着丝点染色体, 4 对亚中部着丝点染色体和 8 对中部着丝点染色体。Hizume 等报道罗汉松 (*Podocarpus*

macrophyllus (Thunb.) Lamb.) 雌株染色体数目 $2n=38$, 雄株染色体数目 $2n=37$; 雌株染色体均为端部着丝点染色体, 雄株由 1 条大型亚中部着丝点染色体和 36 条端部着丝点染色体组成; 罗汉松的性别由 XXY 型性染色体系统决定。叶志云等报道了长叶竹柏 (*Podocarpus fleuryi* Hickel) 的核型, 染色体数目为 $2n=26$, 具 4 对中部着丝点染色体和 9 对近中部着丝点染色体, 其中第 2 对染色体长臂上具次缢痕, 属“2A”核型。

3 今后研究的发展方向

迄今为止, 红豆杉科、三尖杉科和罗汉松科的实验分类学研究主要集中在形态学、胚胎发育、比较解剖、孢粉和化石等方面。根据现有资料还无法对这些分类群在系统发育上存在的争论作出明确判断。除进一步完善已有数据外, 还必须获得更多其它相关学科提供的证据。我们已在红豆杉科、三尖杉科和罗汉松科植物筛分子质体的超微结构、假种皮的扫描电镜观察、叶精油化学成分、同工酶分析、叶片结构的比较观察以及茎次生韧皮部和木材的比较解剖等方面开展了一些研究, 并将继续寻找 DNA 分子水平的证据。希望能为此 3 科植物的系统学研究以及保护和利用我国的这些植物资源提供更多实验分类学方面的依据。

参 考 文 献

- 1 Sahni B. On certain archaic features in the seed of *Taxus baccata*, with remarks on the antiquity of the Taxineae. *Ann Bot II*, 1920, **34**: 117~133
- 2 Buchholz J T. The classification of Coniferales. *Tran Illi Acad Sci*, 1934, **25**: 112~113
- 3 Chamberlain C J. Gymnosperms structure and evolution. Chicago: Johnson Reprint Corporation, 1935, 1~484
- 4 Florin R. On the morphology and relationships of Taxaceae. *Bot Gaz*, 1948, **110**: 31~39
- 5 Florin R. Evolution in cordaites and conifers. *Acta Horti Berg* 1951, **15**: 285~388
- 6 Florin R. The female reproductive organs of conifers and taxads. *Biol Rev*, 1954, **29**: 367~389
- 7 Johansen D A. A modern classification of the plant kingdom. *Chron Bot*, 1951, **12** (4/6): 200~201
- 8 Keng H. A new scheme of clasification of the conifers. *Taxon*, 1975, **24** (2/3): 289~292
- 9 郑万钧. 中国植物志 (第七卷). 北京: 科学出版社, 1978, 424~464
- 10 张宏达. 种子植物系统分类提纲. 中山大学学报 (自然科学版), 1986, **1**: 1~13
- 11 Florin R. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms. I—VIII. *Palaontographica*, 1938—45, **85B**: 1~729
- 12 Pulle A. Remarks on the system of the Spermatophytes. *Med Bot Mus Utrecht*, 1937, **43**: 1~17
- 13 Takhtajan A L. Phylogenetic principles of the system of higher plant. *Bot Rev*, 1953, **19** (1): 1~45
- 14 Harris T M. The Mesozoic gymnosperms. *Rev Palaobot Palynol*, 1976, **21**: 119~134
- 15 Keng H. Aspects of morphology of *Amentotaxus formosana* with a note on the taxonomic position of the genus. *Jour Arn Arb*, 1969, **50**: 432~448
- 16 Wilde M H. A new interpretation of microsporangiate cones in Cephalotaxaceae and Taxaceae. *Phytomorphology*, 1975, **25**: 434~450
- 17 Hart J A. A cladistic analysis of conifers: preliminary results. *Jour Arn Arb*, 1987, **68**: 269~307
- 18 Singh H. The life history and systematic position of *Cephalotaxus drupacea*. Sieb. et. Zucc. *Phytomorphology*, 1961, **11**: 153~197
- 19 Florin R. Notes on the systematics of the Podocarpaceae. *Acta Horti Berg*, 1958, **17**: 403~411
- 20 Phillips E W J. Identification of softwoods by their microscopic structure. *Fore Prod Res Bull*, 1948, **22**: 56
- 21 Kudo Y Q, Yamamoto Y. Amentotaxaceae. In: Kudo Y. Materials for a flora of Formosa. IV. *Jour Soc Trop Agric*, 1931, **3** (2): 110~111
- 22 Miller H J. The wood of *Amentotaxus*. *Jour Arn Arb*, 1973, **54**: 111~119

- 23 胡玉熹. 中国特有裸子植物的解剖 I. 穗花杉 (*Amentotaxus argotaenis* (Hance) Pilger). 植物学集刊, 1983, **1**: 127~134
- 24 席以珍. 穗花杉属花粉外壁的超微结构及其分类意义. 植物分类学报, 1986, **24** (6): 439~442
- 25 马忠武, 何关福, 印万芳. 双黄酮成分在红豆杉科各属种中的分布. 植物分类学报, 1985, **23** (3): 192~195
- 26 管启良, 俞仲铭, 冯有林. 穗花杉染色体的研究. 云南植物研究, 1993, **15** (4): 385~391
- 27 Dogra P D. Embryogeny of gymnosperms and taxonomy—an assessment. *Glim Pl Res*, 1980, **5**: 114~128
- 28 Chang Y P. Bark structure of North American conifers. *US Dep Agr Tech Bull*, 1954, **1095**: 86
- 29 Suzuki M. The course of resin canals in the shoots of conifers. 1. Taxaceae, Cephalotaxaceae and Podocarpaceae. *Bot Mag (Tokyo)*, 1979, **92**: 235~251
- 30 Ferguson D K. Some current research on fossil and recent taxa. *Rev Palaeobot Palynol*, 1978, **26**: 213~226
- 31 Ueno J. Some palynological observations of Taxaceae, Cupressaceae and Araucariaceae. *Jour Inst Polytech Osaka Univ D*, 1959, **10**: 75~87
- 32 管启良, 林立. 白豆杉的核型和性染色体的研究. 遗传学报, 1993, **20** (2): 155~158
- 33 马忠武, 何关福, 印万芳. 穗花杉叶化学成分的研究. 植物分类学报, 1986, **24** (6): 443~446
- 34 马忠武, 何关福, 印万芳等. 香榧树叶精油成分与化学分类. 植物分类学报, 1986, **24** (6): 454~457
- 35 Miller R W. A brief survey of *Taxus* alkaloids and other taxane derivatives. *Jour. Nat Prod*, 1980, **43**: 425~437
- 36 胡志昂, 王洪新, 刘长江等. 裸子植物的生化系统学(三)—从种子蛋白多肽和针叶过氧化物酶探讨红豆杉科的系统位置. 植物分类学报, 1986, **24** (4): 260~263
- 37 傅立国. 三尖杉属的研究. 植物分类学报, 1984, **22** (4): 277~288
- 38 周, 姜笑梅. 木材构造特征在裸子植物系统学中的意义. 植物分类学报, 1992, **30** (5): 405~414
- 39 Laubenberg D J de. The external morphology of conifer leaves. *Phytomorphology*, 1953, **3**: 1~20
- 40 胡玉熹. 三尖杉属植物叶片结构的比较观察. 植物分类学报, 1984, **22** (4): 289~296
- 41 李莹, 王伏雄, 陈祖铿. 篦子三尖杉的胚胎学研究及其系统位置探讨. 植物分类学报, 1986, **24** (6): 411~422
- 42 席以珍. 三尖杉科的花粉形态及其外壁超微结构研究. 植物分类学报, 1993, **31** (5): 425~431
- 43 朱太平. 三尖杉属植物的生物碱研究及其化学分类问题. 植物分类学报, 1979, **17** (4): 7~20
- 44 Khan N U, Ilyas M, Rahman W et al. Occurrence of biflavonoids in *Cephalotaxus*. *Phytochemistry*, 1971, **10** (10): 2541~2542
- 45 马忠武, 何关福, 印万芳. 三尖杉属(科)植物的双黄酮成分及其化学分类的研究. 植物分类学报, 1990, **28** (2): 122~128
- 46 Buchholz J T, Gray N E. A taxonomic revision of *Podocarpus*. I. The section of the genus and their subdivisions with special reference to leaf anatomy. *Jour Arn Arb*, 1948, **29**: 49~63
- 47 Kaeiser M. Microstructure of wood of *Podocarpus*. *Phytomorphology*, 1954, **3**: 39~47
- 48 Keng H. Aspects of morphology of *Phyllocladus hypophyllus*. *Ann Bot N S*, 1963, **27**: 69~78
- 49 Hair J B, Beuzenberg E J. Chromosomal evolution in the Podocarpaceae. *Nature*, 1958, **181**: 1584~1586
- 50 Kildahl N J. Affinities of *Phyllocladus*. *Bot Gaz*, 1908, **46**: 464~465
- 51 Stilwell M A. The Podocarpaceae. *Ann Bot*, 1912, **26**: 443~514
- 52 Page C N. New and maintained genera in the conifer families. *Not Roy Bot Gard Edinb*, 1988, **45** (2): 337~395
- 53 傅德志. 裸子植物一新科—竹柏科. 植物分类学报, 1992, **30** (6): 515~528
- 54 Kausik S B The leaf structure in *Podocarpus brevifolius* (Stapf.) Foxw. *Proc Indi Acad Sci*, 1975, **81B**: 197~206
- 55 Kucera L J, Butterfield B G. Resin canals in the bark of *Phyllocladus* species indigenous to New Zealand. *New Zealand Jour Bot*, 1977, **15**: 657~662
- 56 Quinn C J. Gametophyte development and embryogeny in the Podocarpaceae I. *Podocarpus*, Section *Dacrycarpus*. *Phytomorphology*, 1964, **9**: 342~351
- 57 Khan A G, Valder P G. The occurrence of root nodules in the Ginkgoales, Taxales and Coniferales. *Proc Linn Soc New South Wales*, 1971, **96**: 35~41
- 58 Pocknall D T. Pollen morphology of the New Zealand species of *Dacrydium solander*, *Podocarpus* L' Heritier, and *Dacrycarpus* Endlicher (Podocarpaceae). *New Zealand Jour Bot*, 1981, **19**: 67~96
- 59 Quinn C J. Generic boundaries in the Podocarpaceae. *Proc Linn Soc New South Wales*, 1969, **94**: 166~172