

中国特有属藤山柳属(猕猴桃科)的花药和胚珠发育及其分类学意义

李璐¹ 张梓袁¹ 孔冬瑞² 彭华³

(1. 西南林业大学云南生物多样性研究院, 昆明 650224; 2. 鲁东大学生命科学学院, 烟台 264025; 3. 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201)

摘要 首次报道了刚毛藤山柳(*Clematoclethra scandens* subsp. *scandens*)的花药和早期胚珠发育的胚胎学特征: 花药4室;发育完整的花药壁6层,为基本型花药壁,由外至内分别为表皮、药室内壁、两层中层和两层绒毡层;腺质型绒毡层为2核或3核,纤维性加厚发生于药室内壁;小孢子母细胞减数分裂为同时型胞质分裂,小孢子四分体多为四面体型;成熟花粉粒为2-细胞型,3孔沟或稀4孔沟。早期胚珠为近倒生,单珠被,薄珠心,珠孔由单珠被构成。比较胚胎学研究认为藤山柳属和猕猴桃科的其它两个属都具有单珠被胚珠及其他相似的花药发育特征,这些特征和形态分类系统范畴的第伦桃科和山茶科有明显区别。因此,本文支持花粉形态学、细胞学和分子系统学的观点,认为藤山柳属与水东哥属和猕猴桃属构成一个较好的单系,一并放在猕猴桃科。

关键词 猕猴桃科;胚胎学;藤山柳属;山茶科;系统学

中图分类号: Q949.758.2 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2017.04.004

Anther and Young Ovule Development in *Clematoclethra*(Actinidiaceae) with Taxonomic Implications

LI Lu¹ ZHANG Zi-Yuan¹ KONG Dong-Rui² PENG Hua³

(1. Yunnan Academy of Biodiversity, Southwest Forestry University, Kunming 650224; 2. School of Life Sciences, Ludong University, Yantai 264025; 3. Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201)

Abstract The anther and young ovule development of the genus *Clematoclethra* is reported for the first time. This research shows the following embryological features in *C. scandens* subsp. *scandens*. It has a six-layered anther wall with a basic type of development, including an epidermis, two middle layers, two glandular tapetum layers, a fibrous thickened endothecium in mature anther. It is characteristic of owning successive cytokinesis during microsporogenesis, tetrahedral tetrads, and 2-celled pollen grains; a unitegmic-tenuinucellate and nearly anatropous young ovule, a micropyle formed by unitegument. The ovule in *Clematoclethra* is unitegument as well as in both *Actinidia* and *Saurauia*, while those of Theaceae family are bitegument. Therefore embryological data supports the viewpoint based on pollen morphology, cytology, and molecular data that *Clematoclethra* should be grouped into Actinidiaceae, and together with other two genera (*Actinidia* and *Saurauia*), constitutes a well-supported monophyly.

Key words Actinidiaceae; embryology; *Clematoclethra*; Theaceae; systematics

藤山柳属(*Clematoclethra*(Franch.) Maxim.) 向东经湖北西部延伸至河南西部,在南界零星分为中国特有属,分布于横断山脉以东、秦岭以南, 布于贵州东北部,被列为川东—鄂西中心分布

基金项目: 国家自然科学基金(NSFC31260045; NSFC31460040); 中国科学院生物多样性与生物地理学重点实验室资助项目(课题编号: KLBB201203)

第一作者简介: 李璐(1974—) 女, 博士, 副研究员, 主要从事植物系统与进化方面的研究。

收稿日期: 2016-12-23

Foundation item: Foundation items: the National Natural Science Foundation of China(31260045; 31460040); The Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, KIB, Chinese Academy of Sciences(KLBB201203)

First author introduction: LI Lu(1974—) female, Ph. D. an associate professor, with major at plant phylogeny and evolution.

Received date: 2016-12-23

属^[1-2]。藤山柳属为多年生木质藤本,生于海拔 1 000 ~ 3 000 m 的杂木林、林缘或疏林中^[2]。

在分类学历史上,该属自成立以来,系统位置颇有争议,曾被放在不同的科。Franchet 在 1887 年描述该属的第一个种时,把它置于山柳属(*Clethra*) 内 *C. scandens* Franch.^[2]。接着,1890 年,Maximowicz 据此标本建立了藤山柳属^[3]。随后,Gilg 把毒药树属(*Sladenia*)、猕猴桃属(*Actinidia*)、藤山柳属和水东哥属(*Saurauia*) 一起颇有争议地放在第伦桃科(*Dilleniaceae*)^[4]。Gilg & Wedermann 在后来的修订工作中把这四个属放在新成立的猕猴桃科^[5]。Metcalfe & Chalk 根据木材形态解剖研究结果,把它和毒药树属作为广义山茶科(*Theaceae sensu lato*) 中的特异属^[6]。随后,Hutchinson 把它放在了猕猴桃科^[7]。至今,许多系统学家根据形态学特征都把它归为猕猴桃科^[8-10],认为与猕猴桃属亲缘关系较近,为姊妹群,均起源于热带分布的水东哥属,已演化为适应温带的类群^[2]。

作为中国特有属,藤山柳属的物种生物学研究历来都被列为理解中国植物区系主要研究内容的经典例子之一^[11-13]。然而,关于藤山柳属的研究报道不多,仅见于木材形态解剖学^[14]和孢粉学^[15-17]等方面的报道。其中,关于该属物种的划分争议较大,争论的焦点在于该属是包括 20 个种及 4 个变种^[1],还是 1 个种及 4 个亚种^[2]。近年来,杨晨璇等选择了藤山柳属分布区范围内的 14 个居群为代表,系统研究了该属的花粉形态特征,结果支持汤彦承先生的分类学修订结果^[2],即该属应该包括 1 个种及 4 个亚种,或最好是 1 个种 3 个亚种^[18]。

胚胎学在揭示种以上等级的分类学问题方面具有重要的参考价值^[19-21],为进一步澄清藤山柳属在属级以上的系统位置,本文选择分布较广的刚毛藤山柳(*C. scandens* subsp. *scandens*) 为研究材料,观察了花药和早期胚珠的发育,为该属的系统亲缘关系提供胚胎学依据。

1 材料与方 法

刚毛藤山柳的材料采自云南省彝良县小草坝,凭证标本(KUN No. 1012845)存于昆明植物研究所标本馆内。每两周采集不同发育时期的花,用 FAA 固定(formalin: acetic acid: alcohol = 4: 6: 90),系列酒精脱水,石蜡包埋。石蜡切片厚度为 5 ~ 8

μm ,铁矾-苏木精染色,橘红 G 复染^[22]。在 Leica DM750 显微镜进行镜检和照相。

2 结 果

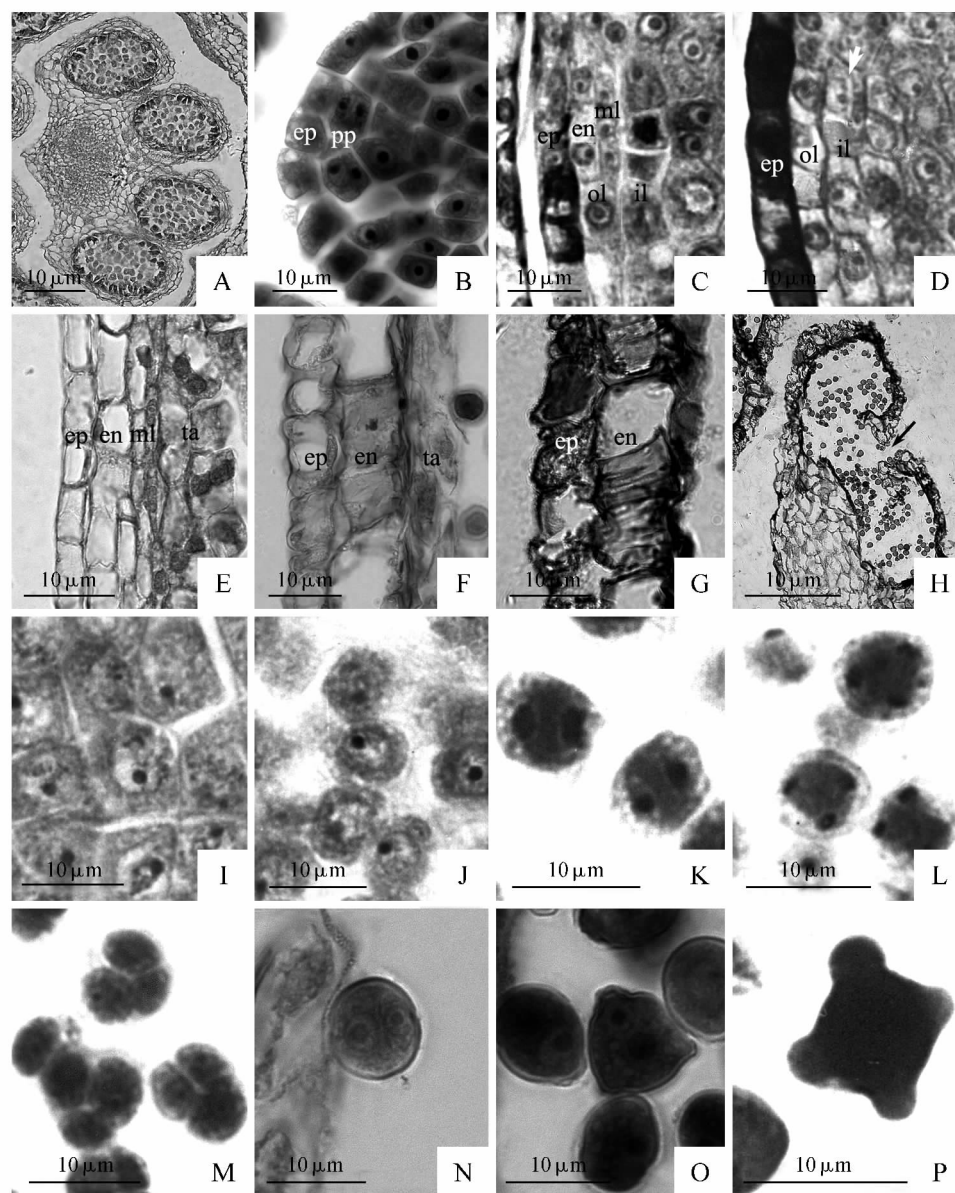
2.1 花药壁的发育

雄蕊数目 10,排成一轮。花药背着,纵裂,花药四室(图版 I: A)。藤山柳的幼嫩花药是一团被表皮细胞包围着的分裂旺盛的细胞。表皮下的孢原细胞平周分裂成两个细胞,向外的是初生壁细胞,靠里的为初生造孢细胞。初生壁细胞继续进行平周分裂和垂周分裂,产生外层和内层次生周缘细胞(图版 I: B)。外层次生周缘细胞平周分裂,形成药室内壁和一层中层(图版 I: C);内层次生周缘细胞平周分裂形成一层中层和绒毡层(图版 I: D)。随着发育的进行,成熟的花药壁共有 6 层细胞组成,由外至内分别为表皮、药室内壁、两层中层和两层绒毡层(图版 I: E)。在花药壁发育过程中,两层中层细胞分别来源于外层和内层次生周缘细胞。因此,藤山柳的花药壁发育类型为基本型^[23]。

在小孢子母细胞开始减数分裂时,表皮细胞逐渐拉长,变得扁平,中层细胞变薄,解体为黑色的残迹;绒毡层细胞径向伸长,多为双核(图版 I: F)。在小孢子母细胞进行减数分裂的过程中,绒毡层细胞被逐渐吸收,到了成熟花粉粒阶段,就剩模糊的一条残迹(图版 I: G, H)。因此,绒毡层细胞属分泌型。散粉时,表皮细胞已经退化,药室内壁的细胞壁发生径向纤维状加厚(图版 I: G)。花药纵裂散粉时,裂口位于两个药室相邻处(图版 I: H)。

2.2 小孢子和雄配子体的发育

花药壁发育早期,孢原细胞分化形成了初生壁细胞和初生造孢细胞。初生造孢细胞有丝分裂后,形成了排列紧密的造孢细胞(图版 I: I),进一步分裂为小孢子母细胞。当小孢子母细胞排列稀疏,核质比增大(图版 I: J),就准备进入减数分裂阶段了。减数分裂期间,减数分裂 I 形成了两个子核时,并没有形成细胞壁,紧接着,两个子核进入减数分裂 II(图版 I: K, L),这时产生了由胼胝质壁包被并分隔明显的四分体,多为四面体排列(图版 I: M) 稀左右对称。因此,小孢子母细胞减数的孢质分裂为同时型。随后胼胝质解体,小孢子从四分体中释放出来。单核小孢子继续发育,细胞质里出现一个大液泡,细胞核被挤到靠近细胞壁的



图版 I 刚毛藤山柳 (*C. scandens* subsp. *scandens*) 的花药壁发育、小孢子发生和雄配子体发育 A-H. 花药壁发育: A. 花药具四孢囊; B. 表皮下的初生周缘细胞平周分裂末期, 将形成外层和内层次周缘细胞; C. 外层次周缘层细胞平周分裂, 形成药室内壁和中层, 内层尚未分裂; D. 内层次周缘细胞平周分裂刚完成, 将形成中层和绒毡层(箭头所指); E. 发育完整的花药壁 6 层, 由外至内分别为表皮、药室内壁、两层中层和两层绒毡层; F. 绒毡层原位退化, 药室内壁径向伸长; G. 散粉时花药壁, 表皮宿存, 药室内壁具纤维性加厚; H. 花药纵裂, 裂口在两个药室相接处(箭头所指) I-P. 小孢子发生和雄配子体发育过程: I. 造孢细胞; J. 小孢子母细胞; K. 小孢子母细胞减数分裂 II 中期; L. 小孢子母细胞减数分裂 II 末期; M. 四面体型排列的四分体; N. 单核花粉粒分裂为小的生殖细胞和大的营养细胞; O. 二细胞三萌发孔成熟花粉粒; P. 四萌发孔成熟花粉粒 (en. 药室内壁; ep. 表皮; il. 内层次周缘细胞; ml. 中层; ol. 外层次周缘细胞; pp. 初生周缘细胞; ta. 绒毡层)

Plate I Anther wall development, sporogenesis and male gametogenesis of *C. scandens* subsp. *scandens* A-H. Anther wall development: A. A anther has four sporangia; B. The primary parietal layer undergoes periclinal division(arrow points to) resulting in the outer and inner parietal layers; C. The cell of the outer secondary parietal layer divided periclinaly into an endothecium cell and a middle layer cell; D. The cell of the inner secondary parietal layer is undergoing periclinal division(arrow points to); E. Six layers of developed anther wall comprising one epidermis, an endothecium, two middle and two tapetum layers; F. The middle is thin and flat and the tapetum is degrading, while the endothecium cells is becoming radial elongated; G. Persistent epidermis and fibrous endothecium at the stage of pollen disperse; H. The anther has longitudinal dehiscence at the connection of two sporangia(arrows) I-P. Sporogenesis and male gametogenesis: I. Sporogenous cells; J. Microspore mother cells; K, L. Meiosis of microspore mother cell showing metaphase II and Anaphase II, respectively; M. Microspore tetrads; N. A microspore has divided into a big vegetative cell and a small generative cell; O. Two-celled pollen grains with three colpi; P. Mature pollen with 4 colpi (en. Endothecium; ep. Epidermis; il. Inner secondary parietal layer; ml. Middle layer; ol. Outer secondary parietal layer; pp. Primary parietal layer; ta. Tapetum)

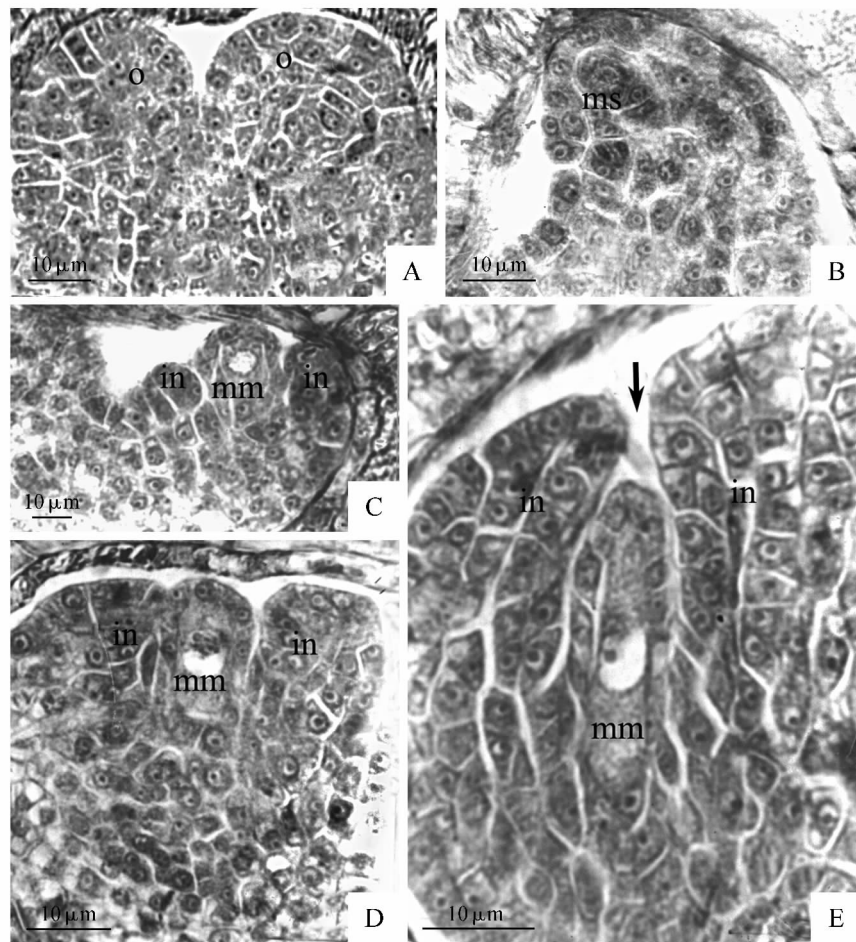
地方,并在这个位置分裂一次,产生一个大的营养核和一个小的生殖核,生殖核由一层较薄的细胞质包裹(图版 I:N)。生殖细胞一开始贴近细胞壁;后由于质膜的离析,它逐渐移到营养细胞的中央。散粉时,花粉粒为 2-细胞型,三孔沟(图版 I:O),稀四孔沟(图版 I:P)。

2.3 胚珠的早期发育

刚毛藤山柳具中轴胎座,上位子房,有 5 室,每室有 5~10 枚胚珠,成两列排列。由于胚珠的败育,成熟的核果只有一枚种子。

胎座表皮下的一些细胞经过平周分裂形成了

胚珠原基(图版 II:A)。幼嫩胚珠表皮下的一个孢原细胞直接形成了大孢子母细胞,此时珠被尚未发生,但胚珠已经开始呈弯曲生长(图版 II:B)。接着,胚珠基部表皮下的细胞分化出一层珠被,有两层细胞(图版 II:C)。然后,胚珠逐渐发育为珠孔端与合点端在一水平上(图版 II:D),并和珠柄垂直的近倒生胚珠,此时单珠被的生长已经超过了珠心。随着胚珠的进一步生长,单珠被发育为 3~5 层细胞,并渐渐地包围了珠心,形成珠孔(图版 II:E)。因此,藤山柳属的早期胚珠为近倒生胚珠、单珠被、薄珠心。



图版 II 刚毛藤山柳(*C. scandens* subsp. *scandens*)的早期胚珠发育 A. 早期胚珠原基的突起; B. 珠心表皮细胞下分化出一个孢原母细胞,此时胚珠向一侧弯曲发育; C. 薄珠心胚珠,皮下孢原细胞直接发育为大孢子母细胞,一层珠被从胚珠基部发生,由 2~3 层细胞构成; D. 半倒生胚珠; E. 单珠被胚珠,大孢子母细胞即将进入减数分裂 (o. 图版; ms. 孢原母细胞; mm. 大孢子母细胞; in. 珠被)

Plate II Early development of an ovule in *C. scandens* subsp. *scandens* A. The initiation of an ovule primordium; B. The archesporial cell is produced below the nucellus epidermis, while the ovule bending to one side; C. The tenuinucellate ovule with the archisporocyte functions directly as a megaspore mother cell below the nucellus epidermis, while a single layer of integument is formed by 2-3 layers of cells; D. Nearly anatropous ovule; E. The ovule is of single layered integument and tenuinucellus (o. Ovule; ms. Mother sporocyte; mm. Megaspore mother cell; in. Integument)

3 讨论

本研究首次观察了藤山柳的小孢子发生、雄配子体发育以及胚珠的早期发育,得到了它的一些胚胎学特征。花药壁六层,由外至内分别为:表皮、药室内壁、2层中层和2层绒毡层。花药壁的发育类型为基本型。绒毡层为腺质型,发育成熟时绒毡层细胞径向伸长明显,多为二核。花药壁后期的纤维状加厚发生于药室内壁。小孢子母细胞减数分裂的孢质分裂方式为同时型,小孢子四分体多为四面体型,稀左右对称。花粉粒为二细胞型,多为3孔沟,稀四孔沟。早期胚珠为近倒生胚珠,单珠被,薄珠心。

关于藤山柳属的系统位置,本文根据现有胚胎学资料,将其与传统分类学上的相关类群进行了比较胚胎学研究。结果认为藤山柳属与猕猴桃科的其它两个属(猕猴桃属和水东哥属)具有较为相近的胚胎学特征,而与第伦桃科和山茶科的区别较为明显,因此适合放在猕猴桃科。具体理由如下:

首先,本研究观察到藤山柳属具有单珠被胚珠,该特征有力地支持它放入猕猴桃科而非第伦桃科或山茶科。这是因为,在胚胎学方面,珠被类型是较为重要的分类学特征之一^[19-21, 23]。Van Tieghem把猕猴桃属从第伦桃科中独立成科^[24]得到后来的胚胎学证据支持^[19, 25],主要依据在于猕猴桃属和水东哥属具有单珠被、薄珠心胚珠,而第伦桃科为双珠被、厚珠心胚珠。同理,猕猴桃科与形态分类系统中的山茶科^[19, 26-28]在胚胎学方面的显著区别,也在于前者胚珠为单珠被,而后者是双珠被。

其次,比较胚胎学的花药发育特征也支持藤山柳属应该放在猕猴桃科。一方面,与形态系统学中的山茶科的两个主要亚科^[19, 26-28]相比,藤山柳属并没有表现出它们的一些花药发育的典型特征。例如,山茶亚科的药隔里具有假花粉粒和气孔(其中,假花粉粒是该亚科的一个自有衍征);厚皮香亚科的花药药隔和表皮存在着大量晶体等。这些特征在藤山柳属以及猕猴桃科的其它两个属都没观察到。另一方面,藤山柳属与猕猴桃科的其它两个属(猕猴桃属和水东哥属)^[19]在花药发育方面也较为一致,诸如花药四室,基本型花药壁发育,药室内壁纤维状加厚,腺质型绒毡层细胞,二核到多核,同时型孢质分裂,四面体型的小孢子

四分体,二细胞型花粉粒等。

最后,把藤山柳属放在猕猴桃科也到了其它学科证据的支持。花粉形态学结合花果叶等形态学特征的比较分析支持把藤山柳属放到猕猴桃科^[16]。近年来的细胞学^[29]和分子系统学证据^[30-31]也认为藤山柳属和猕猴桃属、水东哥属构成一个支持率较好的单系,应该一起归入猕猴桃科。因此,可以预见,随着雌配子体和胚胎发育等资料的进一步完善,藤山柳属的系统学位置将会得到进一步的澄清。

致谢 西南林业大学云南生物多样性研究院和国家林业局西南地区生物多样性保育重点实验室提供实验平台;实验结果图像采集借助西南林业大学大型仪器共享平台完成;中科院昆明植物研究所陈丽女士协助采集实验材料,向春雷博士对本文提出宝贵意见。

参 考 文 献

1. 梁畴芬,陈永昌,王育生. 猕猴桃科[M]. //中国植物志:第49卷第2分册. 北京:科学出版社,1984:195-301.
Liang C F, Chen Y C, Wang Y S. Actinidiaceae [M]. // Floral Republicae Popularis Sinica. Beijing: Science Press, 1984. 49(2): 195-301.
2. 汤彦承,向秋云. 重订藤山柳属的分类—续谈植物分类学的工作方法[J]. 植物分类学报,1989,27(2):81-95.
Tang Y C, Xiang Q Y. A reclassification of the genus *Clematoclethra* (Actinidiaceae) and further note on the methodology of plant taxonomy [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1989, 27(2): 81-95.
3. Maximowicz C J. *Clematoclethra* [J]. Acta Hort Petropolitana XI, 1890, 11: 38-40.
4. Gilg E. Dilleniaceae [M]. //Engler A, Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, Germany, 1893, 6: 100-128.
5. Gilg E, Werdermann E. Actinidiaceae [M]. //Engler A, Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2nd eds. Germany: Leipzig, 1925, 21: 36-47.
6. Meltalfe C E, Chalk L. Anatomy of the dicotyledon [M]. Oxford at the Clarendon Press, 1950.
7. Hutchinson J. The families of flowering plants (2nd edition) [M]. Volume 1. Oxford University Press, Oxford, U. K, 1959(1): 275.
8. Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants

- [M]. New York: Columbia University Press ,1997.
9. Mabberley D J. The plant-book: a portable dictionary of plants ,their classification and uses (3rd edition) [M]. Cambridge Cambridge University Press 2009.
 10. Angiosperm Phylogeny Group [APG]. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV [J]. Botanical Journal of the Linnean Society 2016 ,181: 1 – 20.
 11. 洪德元,葛颂,张大明,等. 植物濒危机制研究的原理和方法 [M]. //钱迎倩,甄仁德. 生物多样性研究进展. 北京: 中国科学技术出版社,1995: 125 – 133.
Hong D Y, Ge S, Zhang D M, et al. principles and approaches to studying the mechanisms of plant rarity and endangerment [M]. //Qian Y Q, Zhen R D. Advances in Studies on Biodiversity. Beijing: China Science and Technology Publishers ,1995: 125 – 133.
 12. 杨亲二,左家哺. 高等植物的特有现象及研究方法 [M]. //宋延龄,杨亲二,黄永青. 物种多样性研究与保护. 杭州: 浙江科学出版社,1998: 79 – 87.
Yang Q E, Zuo J P. Endemism of higher plants in China [M]. //Song Y L, Yang Q E, Huang Y Q. Research and conservation of species diversity. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press ,1998: 79 – 87.
 13. 应俊生,张志松. 中国植物区系中的特有现象——特有属的研究 [J]. 植物分类学报,1984 22(4): 259 – 268.
Ying J S, Zhang Z S. Endemism in the flora of China: studies of the endemic genera [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica ,1984 22(4): 259 – 268.
 14. Metcalfe C R, Chalk L. Anatomy of the dicotyledons [M]. Clarendon Press: Oxford ,1950.
 15. Dickison W C, Nowicke J W, Skvarla J J. Pollen morphology of the Dilleniaceae and Actinidiaceae [J]. American Journal of Botany ,1982 69(7): 1053 – 1073.
 16. 张芝玉. 猕猴桃科的花粉形态及其系统位置的探讨 [J]. 植物分类学报,1987 25(1): 9 – 23.
Zhang Y Z. A study on the pollen morphology of Actinidiaceae and its systematic position [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica ,1987 25(1): 9 – 23.
 17. 韦仲新. 种子植物花粉电镜图志 [M]. 昆明: 云南科技出版社 2003: 1 – 7.
Wei Z X. Pollen flora of seed plants [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press 2003: 1 – 7.
 18. 杨晨璇,陈丽,王娟,等. 中国特有属藤山柳属的花粉形态及其分类学意义 [J]. 植物资源与分类学报,2014 36(5): 569 – 577.
Yang C X, Chen L, Wang J, et al. Pollen morphology of the Chinese endemic *Clematoclethra* (Actinidiaceae) and its taxonomic implications [J]. Plant Diversity and Resources , 2014 36(5): 569 – 577.
 19. Johri B M, Ambegaokar K B, Srivastava P S. Comparative embryology of angiosperms [M]. New York: Springer-Verlag ,1992.
 20. Li L, Liang H X, Peng H, et al. Sporogenesis and gametogenesis in *Sladenia* and their systematic implication [J]. Botanical Journal of the Linnean Society 2003 ,143: 305 – 314.
 21. 胡适宜. 被子植物生殖生物学 [M]. 北京: 高等教育出版社 2005.
Hu S Y. Reproductive biology of angiosperms [M]. Beijing: Higher Education Press 2005.
 22. 李正理. 植物组织制片学 [M]. 北京: 北京大学出版社, 1996.
Li Z L. Technology of plant tissue section [M]. Beijing: Beijing University Publishing Company ,1996.
 23. Davis G L. Systematic embryology of the angiosperms [M]. New York: John Wiley & Sons ,1966.
 24. Van Tieghem P. Sur les genres Actinidie et Sauravie considérés comme types d' une famille nouvelle, les Actinidiacées [J]. Journal of Botany ,1899 13: 170 – 173.
 25. Vijayaraghavan M R. Morphology and embryology of *Actinidia polygama* and systematic position of the family Actinidiaceae [J]. Phytomorphology ,1965 15: 224 – 235.
 26. Rao A N. A contribution to the embryology of Dilleniaceae [J]. Proceedings of Iowa Academy of Science ,1957 64: 172 – 176.
 27. Tsou C H. Embryology of Theaceae—anther and ovule development of *Adinandra*, *Cleyera* and *Eurya* [J]. Journal of Plant Research ,1995 108: 77 – 86.
 28. Tsou C H. Embryology of the Theaceae—anther and ovule development of *Camellia*, *Franklinia* and *Schima* [J]. American Journal of Botany ,1997 81: 369 – 381.
 29. He Z C, Li J Q, Cai Q, et al. The Cytology of *Actinidia*, *Saurauia* and *Clemathoclethra* (Actinidiaceae) [J]. Botanical Journal of the Linnean Society 2005 ,147: 369 – 374.
 30. Angiosperm Phylogeny Group [APG]. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III [J]. Botanical Journal of the Linnean Society 2009 ,161: 105 – 121.
 31. Angiosperm Phylogeny Group [APG]. An Update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV [J]. Botanical Journal of the Linnean Society 2016 ,181: 1 – 20.