维普资讯 http://www.cqvip.com

云 南 植 物 研 究 2002，24（4）：431～438
Acta Botanica Yunnanica

竹亚科系统学和生物地理学研究进展及存在的问题*

郭振华，李德铢**
（中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学开放研究实验室，云南 昆明 650204）

摘要：对近年来在竹亚科作为一个单系类群的界定、其系统位置的确定、内部系统演化趋势以及地理分布和起源方面研究所取得的进展进行了评述。竹亚科作为一个单系类群仅包括了木本的竹族（Bambuseae）和一个草本的莪利竹族（Olyreae），其中莪利竹族分布在新几内亚的伊里安竹（*Buergersiochloa*）处于 Olyreae 最基部。禾本科 12 个亚科中除了 3 个亚科为基部类群以外，其余 9 个亚科分成 PACCAD（包括黍亚科，狭义的芦竹亚科，广义的虎尾草亚科，假淡竹叶亚科，三芒草亚科和扁芒草亚科）和 BOP 单系分支（包括竹亚科，稻亚科和早熟禾亚科）。在 BOP 支中，竹亚科与早熟禾亚科相近缘，共同组成稻亚科的姐妹群。竹亚科分成草本和木本两个单系类群，木本竹子又分成热带和温带支系，热带支系进一步分成新世界热带和旧世界热带两个单系类群。从现有的化石证据和基部类群的地理分布推断，竹亚科很可能起源于晚白垩纪的冈瓦纳古陆。最后，本文就竹亚科研究尚存在的问题做了初步探讨。

关键词：竹亚科；系统学；生物地理学；进展
中图分类号：Q 948，Q 949　　**文献标识码**：A　　文章编号：0253－2700(2002)04－0307－08

Advances in the Systematics and Biogeography of the Bambusoideae (Gramineae) with Remarks on Some Remaining Problems

GUO Zhen-Hua, LI De-Zhu
(*Laboratory of Plant Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204, China)

Abstract: An overview of the recent advances in the studies of systematics and biogeography of the Bambusoideae (Gramineae) was presented in this mini-rewiew. Firstly, the delimitation of the Bambusoideae as a monophyletic group and its systematic position were briefed. The modern concept of the Bambusoideae was defined to include two monophyletic tribes, the woody Bambuseae and the herbaceous Olyreae. Within the Olyreae, *Buergersiochloa* was identified as basal. Exclusive of the basal lineages of three herbaceous subfamilies (the Anomochloideae, Pharoideae and Puelioideae), the remainder of the grass family forms a monophyletic clade with two primary subdivisions, the PACCAD clade and the BOP clade. In the BOP clade, the Bambusoideae plus the Pooideae formed a clade sister to the Ehrhartoideae. In the Bambusoideae clade, the Olyreae was sister to the Bambuseae. Both tribes of it were monophyletic. The woody

* 基金项目：国家杰出青年科学基金延续项目（编号 39725001）和中国科学院百人计划资助项目。
** 通讯作者
收稿日期：2001－10－16，2002－01－16 接受发表
作者简介：郭振华（1975－）女，山东人，在读博士生，主要从事竹亚科系统学研究。

维普资讯 http://www.cqvip.com

Bambuseae were divided into two monophyletic groups, one being the temperate bamboos and the other the tropical bamboos, which were composed of the old world tropic subclade and the new world tropical subclade. In the context of the molecular-based phylogeny, the evolutionary trends, biogeography and origin of the subfamily were re-evaluated. Based on the available fossil evidence and the surviving basal lineages, it was suggested that the Bambusoideae were evolved Iin Gondwanaland during the upper Cretaceous. Finally, remarks were made to address some problems of classification of the woody bamboos that remained to be resolved.

Key words: Bambusoideae; Systematics; Biogeography; Advances

竹亚科的系统学和地理起源问题一直是禾本科研究的热点，同时也是一个难点。长期以来，竹亚科的范畴和其系统位置一直没有达到共识。由于竹亚科具有假小穗、秆木质化和分布中心位于热带亚热带地区等形态－地理特征，以前的很多分类系统认为竹亚科是禾本科的“原始”类群，而将它置于禾本科最基部。另一方面，木本竹子发达的分枝系统、复杂的叶表皮和叶解剖结构和染色体多为四倍体和六倍体等特征都表明它不应该是其他禾草类群的祖先（Soderstrom，1981）。随着分子系统学在竹亚科中的应用，竹亚科系统学和生物地理学研究取得了很大的进展。本文从几个主要方面对其进行了述评，并就其目前尚存在的问题做了初步探讨。

1 竹亚科的范畴

在近期的分类系统中，Soderstrom & Ellis（1987）的系统纲是最详尽、最具综合性的一个，他们综合了微形态学、解剖学、胚胎学和细胞学等方面的10个性状建立了“核心竹亚科”，包括了Anomochloeae，Streptochaeteae，Bergersiochloeae和Olyreae等4个“草本竹”族和木本的竹族（Bambuseae）共5个族。广义竹亚科除了核心竹亚科的5个族外，还有6个边缘族（Streptogyneae，Phareae，Puleieae，Guaduelleae，Oryzeae，Zizanieae），但这些族仅具有5～8个构建核心竹亚科的性状。Sorderstrom & Ellis（1987）的核心竹亚科与Roshervits（1946）和Tateoka（1957）系统界定的竹亚科很相近。早期的系统，如Prat（1960）系统中竹亚科仅包括了木本竹子，即竹族（Bambuseae），并把其它草本竹子置于稻亚科（Oryzoideae）中。Clayton & Renvoize（1986），Renvoize & Clayton（1992）的系统的竹亚科除了“核心竹亚科”的5个族外，还包括了Streptogyneae，Phareae，Oryzeae（包括Zizanieae），Brachyelytreae，Diarrheneae，Phaenospermate，Ehrhartreae，Phyllorachideae等8个族，此外他们将Guaduelleae和Puelieae两个族并入竹族中，Burgersiochloeae并入Olyreae，Centotheceae另立为独立的亚科Centothecoideae。Tzvelev（1989）将核心竹亚科作为一个亚科，即竹亚科，而把其他禾草置于极广义的禾亚科（Pooideae），这与我国耿以礼（1959）的系统相似。Watson & Dallwitz（1992）认为Guaduelleae和Puelieae两个族是竹族（Bambuseae）的近缘类群，但不应并入其中，他们对竹亚科的其它处理除了包括Centotheceae外，均与Clayton & Renvoize（1986）和Renvoize & Clayton（1992）的系统相同。

综上所述，Streptochaeteae，Anomochloeae，Bambuseae，Phareae和Olyreae几乎所有分类系统都包括在竹亚科中，但其它“边缘族”的放置则不很一致。在这些主要依据广义形态学建立的系统中，竹亚科是一个囊括了许多亲缘关系尚未确定的多个类群的集合体。

维普资讯 http://www.cqvip.com

随着竹亚科分子系统学的进展，基于DNA序列如 *ndh*F，*Phy*B，*rpl*16，*mat*K等基因的许多分子数据表明形态学所限定的竹亚科是多系的，只有Bambuseae和Olyreae（包括Buergersiochloeae和Parianeae）组成一个单系的竹亚科，也称为“真竹子”支，原被置于“核心竹亚科”的Streptochaeteae，Anomochloeae，Phareae是整个禾本科的基部类群，是禾本科亚科水平上最早的分支（Soreng & Davis，1995；Clark等，1995；Zhang等，1995；Zhang，1996；Duvall & Morton，1996；Kelcher & Clark，1997；Mathews等，2000；Zhang，2000）。从基于分子系统学建立的系统来看，以前被用于限定竹亚科的许多形态性状如具假叶柄、叶肉组织具纺锤细胞等，实际上是它们的共同祖征（sympleisiomorphies）。

2 竹亚科的系统位置

由于根据广义形态学性状界定的竹亚科长期以来不能达成共识，因此竹亚科的系统位置也众说纷纭。竹子或某些竹子类群自从19世纪下半叶以来一直被认为是禾本科最原始的类群（Bessey，1917；Bews，1929；Prat，1936，1960；Roshevits，1937；Sharma，1979；Stebbins，1956，1982；Tateoka，1957；Clayton，1975，1981；Soderstrom & Calderon，1979；Clayton & Revoize，1986）。这些主要基于某些竹子的生殖结构性状，如具苞片、无限花序、假小穗、小花具3基数，6个雄蕊，3个柱头等。然而，许多竹子又表现出很多的特化性状，如单性小穗（Olyreae和Phareae），木本，秆具复杂的分枝系统和地下茎系统等。

Bews（1929）建立了一个初步的禾本科进化框架，认为木本和草本竹子位于近基部。但是Roshevits（1937，1946）综合了染色体（Avdulov，1931）、叶片解剖、微形态（Prat，1936）和外部形态学方面的特征在Avdulov系统的基础上提供了一个更详尽的进化树。最值得一提的是他把Streptochaeta置于进化树的基部，而木本竹子和其他草本竹子置于近基部。Tateoka（1957）未加讨论将Streptochaeteae，Anomochloeae放在他的系统树基部。Prat（1960）与Roshevits（1937，1946）和其它系统一样将竹子置于基部，但却没有明确的解释。Clayton & Renvoize（1986）和Renvoize & Clayton（1992）认为广义的竹亚科是最原始的禾草，但他们的依据是竹亚科具有许多特化的特征，是一个异质的类群。Bews（1929）和Roshvits（1937）假设禾草的祖先是草本，阔叶，花部3基数，生长于热带和亚热带森林。这一假设由许多后来的作者加以补充（Stebbins，1956，1982；Clayton，1975，1981；Sharma，1979；Clayton & Renvoize，1986；Renvoize & Clayton，1992），并被基本接受。Kellogg & Cambell（1987）利用微形态和解剖特征首次对禾本科进行了分支分析。他们得到两个进化假说，都认为广义竹亚科是单系的，与Ehrharteae或Panicoideae相近缘，竹亚科不是基部的。Kellogg & Watson（1993）对竹亚科作了更详尽的分析，结论是核心竹亚科是多系的，竹亚科不可能既是单系又是基部的。

在早期的分子系统学研究中，由于取样不全，竹亚科（Bambusoideae）或者稻亚科（Oryzoideae）总是处于禾本科基部（Hamby & Zimmer，1988；Doebley等，1990；Davis & Soreng，1993；Cumming等，1994；Nadot等，1994；Barker等，1995）。随着分子系统学的进一步发展，更多DNA片段如 *ndh*F，*Phy*B，*rpl*16等用于禾本科系统学研究，并在更广泛取样的基础上，对竹亚科的范畴作了较统一的限定，即仅包括Bambuseae和Olyreae两个族，因此，对其系统位置也有了更准确的认识。其中，Clark等（1995）最先得出此结论。

维普资讯 http://www.cqvip.com

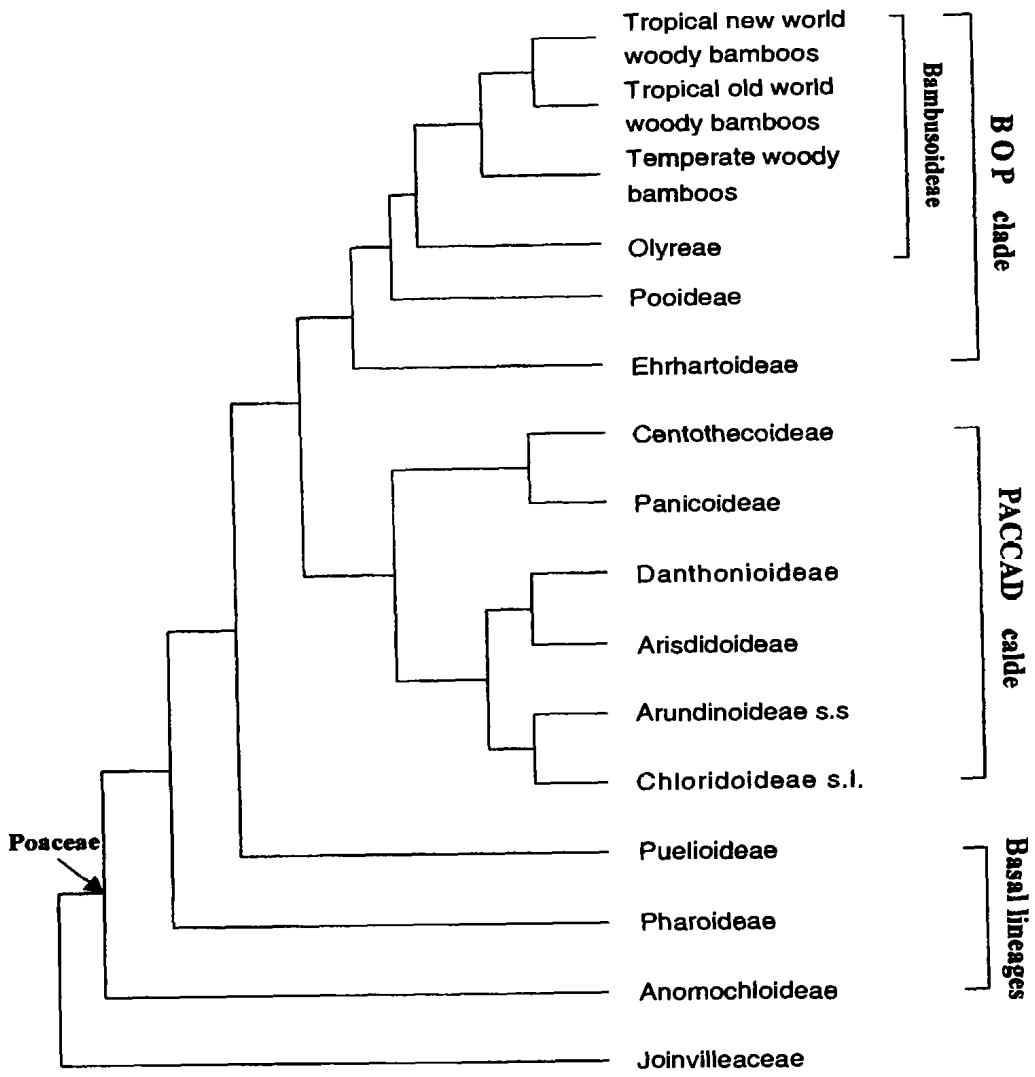

图1 竹亚科在禾本科中的系统位置及其内部演化趋势

Fig. 1 The systematic status of Bambusoideae and relationships within it.

她和同事利用叶绿体 *ndh*F 基因在广泛取样的基础上对整个禾本科作了系统学研究，得到的分支树表明广义的竹亚科是多系的，其中包括了整个禾本科的最基部类群，即 Streptochaeteae，Anomochloeae，Phareae 和 Puleieae，这 4 个族分别隶属于 Anomochlooideae，Pharoideae 和 Puelioideae 三个亚科（Clark & Judziewicz，1996；GPWG，2001），它们构成所有禾本科其它植物的姐妹群。真正单系的竹亚科仅包括 Bambuseae 和 Olyreae 两个族。除基部类群外其余的禾本科植物分成两个大的单系类群，即 PACCAD 支，包括黍亚科（Panicoideae），狭义的芦竹亚科（Arundinoideae s.s.），广义的虎尾草亚科（Chloridoideae s.l.），

维普资讯 http://www.cqvip.com

假淡竹叶亚科（Centothecoideae），三芒草亚科（Aristidoideae）和扁芒草亚科（Danthonioideae）6个亚科，和BOP支，包括竹亚科（Bambusoideae），稻亚科（Ehrhartoideae）和早熟禾亚科（Pooideae）三个亚科，加上基部的三个亚科，整个禾本科应分成12个亚科（GPWG，2001）。在BOP支中，竹亚科与Pooideae相近缘，共同构成Oryzoideae的姐妹群（如图1）。这一结果为Soreng & Davis（1995），Zhang等（1995），Duvall & Morton（1996），Kelcher & Clark（1997），Mathews等（2000），Zhang（1996），Zhang（2000）和GPWG（2001）的分子实验结果所支持，关于竹亚科的系统位置基本达成了共识。

3 竹亚科内部的系统演化趋势

形态性状所定义的竹亚科是一个异质的类群，因此其内部的系统演化趋势很难澄清。Soderstrom（1981）曾经对竹亚科内部演化趋势作过研究，他通过对竹亚科幼苗类型，染色体数目，花序类型的详细考察和比较，发现木本竹子和草本竹子具有相似的叶片解剖和叶表皮类型，并共有特殊的幼苗类型，说明有一个共同的祖先。染色体数目的研究显示草本竹子大部分为二倍体，木本竹子则是以X = 12为基数的多倍体。这些证据支持竹子的祖先是草本这一假说。竹亚科中没有哪一个成员是最原始的，因为最原始的花序类型保留在木本竹子如Bambusa中，而最原始的生长模式发生在草本属如Streptochaeta，Streptogynus和Pharus。他认为，只有将草本和木本的竹子一起考虑时，竹亚科中主要的进化趋势才会明了。

近期的分子证据重新对单系的竹亚科作了界定后，对其内部系统演化趋势的研究也取得了长足进展。在竹亚科中，草本的莪利竹族（Olyreae）和木本的竹族（Bambuseae）各是一个单系类群，它们有共同的祖先。草本竹子中，伊里安竹（*Buergersiochloa*）处于Olyreae的基部，是其它草本竹子的姐妹群。木本竹子中，分子证据支持分成两大支：热带竹子和温带竹子（Clark等，1995；Zhang，1996；Kelchner & Clark，1997），热带竹子又分成新世界热带和旧世界热带两个单系支系（图1），但却与形态学证据相冲突（Zhang，1996）。其中，温带支系包括了青篱竹亚族（Arundinariniinae）和倭竹亚族（Shibataeinae）。在热带支系中，旧世界热带亚支系包括了筇竹亚族（Bambusinae），梨竹亚族（Melocanninae），总序竹亚族（Racemobambosinae）和Nastinae，新世界热带亚支系包括了Chusqueinae，Arthrostylidiinae和Guaduinae（Judziewicz等，1999）。Judziewicz et al.（1999）将总序竹亚族置于温带支系，但该亚族的种类在分子系统学中未曾取样，Soderstrom & Ellis（1987）的系统中，该亚族的系统位置不确定，本文鉴于该亚族的热带分布和形态性状，认为应属旧世界热带支系。

我们可以看出，竹亚科内部的系统演化更多的是与地理上的隔离分化有关，而与花序类型，地下茎类型无太大关联，不同的支系中都同时存在两种花序类型和地下茎类型。可见，花序类型和地下茎类型可能是多次发生、平行进化的，其中，假花序，地下假鞭是较原始的性状，地下真鞭可以认为是温带木本竹子的共同衍征（symapomorphies），筱竹复合群的地下假鞭则可能是一次反向进化。在热带支系中，只有*Chusquea*中一些海拔较高的种类具有地下真鞭，而其高海拔的生境与温带生境很相似，因此，*Chusquea*中的具真鞭竹种和温带具真鞭竹种是否是适应相似的生态环境的一种策略，也是一个很值得探讨的问题（Clark，1997）。

维普资讯 http://www.cqvip.com

4 竹亚科的生物地理和起源问题

竹亚科在亚洲，澳大利亚，非洲和南北美洲都有分布，其中，莪利竹族（Olyreae）除了其基部类群伊里安竹（*Buergersiochloa*）分布在新几内亚，可能为莪利竹属（*Olyra*）的一个种，*O. latifolia* 在非洲大陆和马达加斯加有分布外（Clayton & Renvoize（1986）认为该种是在大陆漂移初期，风媒种子传播到非洲的），其它种类全部分布在新世界热带，即热带美洲。木本竹子分布较广，但其在亚洲的多样性远远高于其他地区，分布了44属600种的竹子，分别代表了6个亚族（表1）（Li，1999）。温带的木本竹子除北美青篱竹（*Arundiaria gigantea*）分布在北美外，其余均分布在亚洲的温带和高山地区。热带地区竹子的分布在旧世界和新世界呈对应分布格局，新世界分布的3个亚族全部为新世界特有，旧世界分布的3个亚族全部为旧世界特有。虽然形态学方面它们非常相似，但目前所有的分子数据分析都显示了热带支系在新旧世界之间的早期分异（Clark 等，1995，Zhang，1996，Kelcher & Clark，1997），这可能与地质历史上的大陆漂移有关。我们有理由认为，隔离分化学说更能说明竹亚科现代生物地理分布格局的成因（周明镇等，1996）。

表1 木本竹子的地理分布

Table 1 Geographical distribution of the woody bamboos

Geographical area	Subtribes	Genera	Species
Asia	6	44	ca.600
Africa	2	3	5
Madagascar	2	6	20
Australia	2	2	3
Pacific	2	2	4
America	4	21	ca.400
Total	9	68	ca.1000

(From Li, D. Z. 1999)

根据现有的化石证据（Thomasson，1987，Crepet & Feldman，1991）和现存的禾本科基部类群的分布格局，一般认为禾本科起源于晚白垩纪的冈瓦纳古陆（Linder，1987，Clark 等，1995，Clark，1997）。恐龙灭绝后，禾本科在第三纪（Tertiary）经历了迅速的放射性发展时期，因为在中新世，禾本科所有支系包括“真竹子”支系的大化石已经大量存在（Thomasson，1987，Crepet & Feldman，1991）。关于竹亚科的起源，Clark（1997）提出了一个新的假说，即从现有的化石证据和基部类群的地理分布推断，竹亚科很可能起源于第三纪的冈瓦纳古陆。她认为，在第三纪，当禾本科其它支系进入开放生境时，“真竹子”分化成一个适应森林生境的类群，最早的竹子是热带的，低海拔的，在冈瓦纳古陆，这段时间它们分化成两个支系：草本支和木本支。草本竹子在泛热带或许有更广泛的分布，但只有伊里安竹（*Buergersiochloa*）和可能为莪利竹属（*Olyra*）的一个种（即 *O. latifolia*）在旧世界热带仍存在，类似于莪利竹（Olyroid）的其它竹子在新世界热带又经历了多样性分化。木本竹子由于它们诸多的共有衍征认为有一个共同的祖先，推测最早的木本竹子是热带的，低海拔的，其中一个温带支系发展到北温带，其它部分竹子在可能的情况下分化到热带高山生境。温带木本竹子支系或许有更广泛的分布，但只有一个种仍保留在北美，而其它种则分布在亚洲的温带地区。竹亚科的起源问题、热带竹子现代分布格局的形成及其在新旧世界的分化还有待通过有力的化石证据并结合分子钟假说对各支系起源时间作更进一步的推断。目前，这方面的研究才刚刚起步，在化石证据缺乏的禾本科还远远不足于下定论。

5 竹亚科系统学研究中存在的问题

5.1 分子证据和形态证据相冲突的问题。在竹子的系统学研究中，基于分子数据得出的

维普资讯 http://www.cqvip.com

系统树与基于广义形态学性状得出的系统关系并不一致，其中，最具代表性的就是新世界热带木本竹子和旧世界热带木本竹子的分化。所有的分子证据均支持它们之间的分异，但形态上它们却具有非常大的相似性，例如，Guaduinae 和 Arthrostylidiinae 都有延长的地下茎（McClure，1966；Soderstrom & Londono，1987），Melocanninae 和 Arthrostylidiinae，*Bambusa* 和 *Guadua* 具有相似的叶表皮微形态（L. Clark，个人观察）。要解决这些问题，需要同时对分子和形态性状作更深入的研究，进行综合分析。

5.2 木本竹子中，由于生活史长，分子进化速率相对较慢，现有的用于系统学研究的 DNA 序列在木本竹子类群中差异小，分辨低。尤其是在温带竹子中，DNA 变异率明显低于其它被子植物的变异率（Zhang，1996，Gaut 等，1997，Guo 等，2001，Guo 等，2002）。因此，寻找更适合的分子系统发育方面的证据，提高在较低分类阶元的分辨率，是今后解决竹亚科各分支内部的系统学问题的关键。

5.3 木本竹子中，个别复合群及属间界定的问题。由于竹亚科分类系统主要建立在营养体性状上，而这些性状又很不容易把握，尤其是在属的界定方面，造成众说纷纭的局面。例如筱竹复合群及其近缘属的界定（Guo 等，2002），青篱竹属复合群的属间界定，广义箭竹属的界定等（Li，1997）。这些形态分类上的困难类群，只有结合分辨率较高的分子片段才有可能得到解决。

〔参 考 文 献〕

耿以礼主编，1959. 中国主要植物图说，禾本科［M］. 北京：科学出版社

周明镇，张弥曼，陈宜瑜等，1996. 隔离分化生物地理学译文集［M］. 北京：中国大百科全书出版社

Avdulov NP, 1931. Kario-sistematicheskoye Issedovaniye Semeystva Zlakov. Prilozheniye 44 k Trudy Prikladnoy Btanike, Gnetike I Slektsii［M］. *Leningrad*, 428

Barker NP, Linder HP, Harley EH, 1995. Polyphyly of Arundinnoideae (Poaceae): Evidence from rbcL sequence data［J］. *Syst Bot*, **20**: 423—435

Bessy EA, 1917. The phylogeny of the grasses［J］. *Michigan Academy of Science Reports*, No. 19

Bews JW, 1929. The World' s Grasses［M］. London: Longmans, Green and Co.

Clark LG, Judziewicz EJ, 1996. The grass subfamilies Anomochlooideae and Pharoideae［J］. *Taxon*, **45**: 641—645

Clark LG, 1997. Bamboos: The centrpiece of the grass family. In Chapman G P, (eds.), The Bamboos［M］. London: Academic Press, 33—44

Clark LG, Zhang W, Wendel JF, 1995. A phylogeny of grass family (Poaceae) based on ndhF sequence data［J］. *Syst Bot*, **20**: 436—460

Clayton WD, 1975. Chorlogy of the genera of Gramineae［J］. *Kew Bullitin*, **30**: 111—132

Clayton WD, 1981. Evolution and distribution of grasses［J］. *Ann Missouri Bot Gard*, **68**: 5—14

Clayton WD, Renvoize SA, 1986. Genera Graminum［M］. London: Her Majesty's Stationary Office

Crepet WL, Feldman GD, 1991. The earliest remains of grasses in the fossil record［J］. *Amer J Bot*, **78**: 1010—1014

Cummings MP, King LM, Kelogg EA, 1994. Slipped-strand mispairing in a platid gene: rpoC2 in grasses (Poaceae)［J］. *Mol Biol Evol*, **11**: 1—8

Davis JI, Soreng EJ, 1993. Phylgenetic structure in the grass family (Poaceae) as inferred from chloroplast DNA restriction site variatin［J］. *Amer J Bot*, **80**: 1444—1454

Doebley JM, Golenberg EM, Clegg MT, *et al*, 1990. Evolutionary analysis of the large subunit of carboxylase (rbcL) nucleotide sequence data among the grasses (Poaceae)［J］. *Evolution*, **44**: 1097—1108

Duvall MR, Morton BR, 1996. Molecular phylogenetics of Poaceae: An expanded analysis of *rbc*L sequence data［J］. *Mol Phylogenet*

维普资讯 http://www.cqvip.com

Evol, **5**: 352—358

GPWG (the Grass Phylogeny Working Group), 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the Grasses (Poaceae) [J]. *Ann Missouri Bot Garden*, **88**: 373—457

Guo ZH, Chen YY, Li DZ, *et al*, 2001. Genetic variation and evolution of the alpine bamboos (Poaceae: Bambusoideae) using DNA sequence data [J]. *J Plant Res*, **114**: 315—322

Guo ZH, Chen YY, Li DZ, 2002. Phylogenetic studies on the Thamnocalamus group and its allies (Gramineae: Bambusoideae) Based on ITS sequence data [J]. *Mol Phylogenet Evol*, **22**: 20—30

Hamby RK, Zimmer EA, 1988. Ribosomal RNA sequences for inferring phylogeny within the grass family (Poaceae) [J]. *Plant Syst Evol*, **160**: 29—37

Judziewicz EJ, Clark LG, Londono X, *et al*, 1999. American Bamboos [M]. Washington and London: Smithsonian Institution Press

Kellogg EA, Campbell CS, 1987. Phylogenetic analyses of the Gramineae. In Soderstrom TR, Hilu K W, Campbell CS, *et al* (eds.), Grass Systematic and Evolution [M]. Washington, D. C.: Smithsonian Institute Press, 310—322

Kellogg EA, Watson L, 1993. Phylogenetic studies of a large data set. I. Bambusoideae, Andropogonodae, and Pooideae (Gramineae) [J]. *Bot Rev*, **59**: 273—343

Kelhner SA, Clark LG, 1997. Molecular evolution and phylogenetic utility of chloroplast rpl16 intron in *Chusquea* and the Bambusoideae (Poaceae) [J]. *Mol Phylogenet Evol*, **8**: 385—397

Li DZ, 1997. The Flora of China Bambusoideae project--problems and current understanding of bamboo taxonomy in China. In Chapman GP, (eds.), The Bamboos [M]. London: Academic Press, 61—81

Li DZ, 1999. Taxonomy and biogeography of the Bambuseae (Gramineae: Bambusoideae) [A]. In Rao, AN, Rao VR (eds.), Bamboo--Conservation, Diversity, Ecogeoraphy, Germplasm, Resource Utilization and Taxonomy [C]. Proceedings of training course cum workshop. 10 - 17 May 1998, Kunming & Xishuangbanna, Yunnan, China. Published by IPGRI-APO, Serdang, Malaysia, 14—23

Linder HP, 1987. The evolutionary history of the Poales/Restionales-a hypothesis [J]. *Kew Bull*, **42**: 297—318

Mathews S, Tsai RC, Kelogg EA, 2000. Phylogenetic structure in the grass family (Poaceae): evidence from the nuclear gene phytochrome B [J]. *Amer J Bot*, **87**: 96—107

McClure FA, 1966. The bamboos: A fresh perspective [J]. *Harward Science Congress*: 291—192

Nadot S, Bajon R, Lejeune B, 1994. The chloroplast gene rps4 as a tool for the study of Poaceae phylogeny [J]. *Plant Syst Evol*, **191**: 27—38

Prat H, 1936. La systematique des graminees [J]. *Annales des Sciences Naturelles*, *Botanique*, *series* 10, **18**: 165—158

Prat H, 1960. Vers une classification naturelle des graminees [J]. *Bulletin de la Societe Botannique de France*, **107**: 32—79

Renvoize SA, Clayton WD, 1992. Classification and evolutin of grasses. In. Chapman GP, (eds.), Grass Evolutin and Domestication [M]. Cambridge, England: Cambridge Univ. Press, 3—37

Roshevits RY, 1937. Grasses: An Introduction To The Study of Fodder and Cereal Grasses [M]. New Delhi: English translation published for the Smithsonian Institution and the National Science Foundation, Washington, D. C., 1980. NTIS No: TTH: 72—51033

Roshevits RY, 1946. Sistema Zlakov V Svyazi S Ikh Evolyutsiei [M]. Leningrad: Komarav Boranical Institute, U. S. S. R. Academy of Sciences

Sharma ML, 1979. Some considerations on the phylogeny and chromosomal evolution in grasses [J]. *Cytologia*, **44**: 679—685

Soderstrom TR, 1981. Some evolutionary trends in the Bambusoideae (Poaceae) [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, **68**: 15—47

Soderstrom TR, Calderon CE, 1979. A commentary on the bamboos (Poaceae: Bambusoideae) [J]. *Biotropica*, **11**: 161—172

Soderstrom TR, Ellis R, 1987. The position of bamboo genera and allies in a system of grass classification. In Soderstrom TR, Hilu KW, Campbell CS, *et al*. (eds.), Grass Systematic and Evolution [M]. Washington, D. C.: Smithsonian Institute Press

Soreng RJ, Davis JI, 1995. Phylogenetic structure of the Poaceae: Results from morphology, molecules, and total evidence [J]. *Amer J Bot*, **82** (supplement): 163

〔下转 462 页〕

维普资讯 http://www.cqvip.com

Brittonia, **52** (1): 112—117

Sanger F, Nicklen S, Coulson SR, 1977. DNA sequencing with chain-termination inhibitors [J], Proceedings of the National Academy of Sciences USA, **74**: 5463—5467

Shi SH (施苏华), Huang YL (黄椰林), Zhang Q (章群) 等, 1999. Analysis of ITS sequences of nuclear ribosomal DNA from Tetrathyrium (Hamamelicaceae) and the related genera and the phylogenetic significance [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **21**: 87—95

Swofford DL, 2001. PAUP: phylogenetic analysis using jparsimony, Ver. 4.0b5 [M]. Sinauer, Associates, Massachusetts, USA

Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak Frédéric, *et al*, 1997. The CLUSTAL - X windows interface: flexible stragegies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tool [J]. *Nucleic Acid Research*. **25** (24): 4876—4882

White TJ, Bruns T, Lee S, *et al*, Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In Innis M, Gelfand D, Sninsky J, White T, eds., PCR protocols: A Guide to Methods and Application [M]. San Diego: Academic Press, 1990, 315—322

* *

〔上接 438 页〕

Stebbins GL, 1956. Cytogenetics and evolution of the grass family [J]. *Amer J Bot*, **43**: 890—905

Stebbins GL, 1981. Coevolution of grasses and herbivores [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, **68**: 75—86

Tateoka T, 1957. Miscellaneous papers on the phylogeny of Poaceae (10). Proposition of a new phylogenetic system of Poaceae [J]. *J Jap Bot*, **32**: 275—287

Thomasson JR, 1987. Fossil grasses: 1820 - 186 and beyond. In Soderstrom T R, Hilu KW, Campbell CS, *et al*. (eds.), Grass Systematics and Evolution [M]. Washington D. C.: Smithsonian Institute Press, 159—167

Tzvelev NN, 1989. The system of grasses (Poaceae) and their evolution [J]. *The Bot Rev*, **55**: 141—203

Watson L, Dallwitz MJ, 1992. The Drass Genera of The World [M]. Wallingford, Oxon, England: C A B International

Zhang W, 1996. Phylogenetic and Classification of The Bamboos (Poaceae: Bambusoidea) Based on Molecular and Morphological Data [M]. Doctoral dissertation, Iowa State University, Ames

Zhang W, 2000. Phylogeny of the grass family (Poaceae) from rpl16 intron sequence data [J]. *Mol Phylogenet Evol*, **15**: 135—146

Zhang W, Clark LG, Wendel JF, 1995. ndhF sequence data and the phylogeny of the subfamily Bambusoideae (Poaceae) [J]. *Amer J Bot*, **82** (supplement): 173