

槭树科植物广义形态学性状分支分析*

田 欣, 李德铎**

(中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204)

摘要: 通过 45 个广义的形态学性状对槭树科 (Aceraceae) 尤其是槭属 (*Acer* L.) 的主要类群做了分支分析, 结果显示: 1) 槭属内由于各类群分布着较多的同塑性状状态, 而难以为属下组间关系的解决提供更多有价值的信息; 通过对具体的性状状态分布分析显示, 对于象槭属这样在形态上分化较大的类群, 由于多数分类性状在不同类群间经历了平行和逆转演化, 因而在较低分类阶元水平很难选择合适的性状来通过分支分析构建其系统发育; 2) 鸡爪槭组 (section *Palmata*) 作为整个槭属的基部类群, 虽然支持率较低, 但与其它类群相比在槭属内维持了较多的原始性状; 3) 金钱槭属 (*Dipteronia* Oliv.) 的两个种作为单系得到了 100% 的靴带支持, 且和槭属作为姐妹群也得到了较好的支持。

关键词: 金钱槭属; 槭属; 槭树科; 形态性状; 分支分析

中图分类号: Q 949

文献标识码: A

文章编号: 0253 - 2700(2004)04 - 0387 - 11

A Cladistic Analysis of the Aceraceae Based on Morphological Data Set

TIAN Xin, LI De-Zhu **

(Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

Abstract: Based on the forty-five morphological characters *sensu lato*, a cladistic analysis of the family Aceraceae, including both species of *Dipteronia* and twenty-six species representing all twenty-three sections of *Acer* of Ogata's system was carried out. It was indicated that: 1) due to the high-level distribution of homoplastic characters in *Acer*, it is difficult to use cladistic method to resolve the phylogenetic relationships of the sections as currently defined; 2) In *Acer*, the section *Palmata* preserving more archaic characters was supported as basal to the rest of the genus but with lower bootstrap value; 3) the monophyly of *Dipteronia* was strongly supported and the sister relationship between the two genera were also supported by certain distinct characters.

Key words: Aceraceae; *Dipteronia*; *Acer*; Morphological characters; Cladistics

槭树科 Aceraceae 是一北温带广泛分布的科, 包括金钱槭属 (*Dipteronia* Oliv.) 和槭属 (*Acer* L.) 2 个属 (方文培, 1966, 1981)。其中金钱槭属仅有 2 种 1 变种, 为中国特有属

* 基金项目: 国家杰出青年科学基金 NSFC39725001 和科技部科技基础性工作专项资金项目 2001DEA10009

** 通讯作者 Author for correspondence

收稿日期: 2003 - 11 - 07, 2004 - 06 - 05 接受发表

作者简介: 田欣 (1976 -) 女, 博士, 主要从事植物系统学和植物地理学研究。

(吴征镒, 1991)。槭属是槭树科的模式属, 全世界约 150 ~ 200 种, 主要分布在欧亚大陆和北美洲的温带地区 (方文培, 1981; Gelderen 等, 1994; 徐廷志, 1998)。

从形态上看, 槭树科植物在其两个属间可以找到明显的差别: 如金钱槭属为羽状复叶, 种子翅沿其四周扩展为圆形, 无芽鳞, 染色体基数为 9, 单珠被胚珠, 3 细胞型花粉粒 (田欣, 2001); 而槭属多为单叶, 个别组为 3 小叶或 5 小叶或羽状复叶, 种子翅沿子房壁向左右两侧延伸呈矩圆形或镰刀形, 具芽鳞, 染色体基数为 13, 双珠被胚珠, 2 细胞型花粉粒 (田欣, 2001)。然而, 在这两个属内部的分化趋势却截然不同, 金钱槭属仅由两个种和一个变种组成, 且形态上较为一致; 槭属无论是在组级水平还是种级水平上都显示为一个高度分化的类群, 其组间的分化在营养器官 (叶和芽鳞)、生殖器官 (花序、花和果实)、微形态 (木材解剖、花粉形态) 和化学成分上都能得到很好的体现, 如叶型由单叶到 3 小叶、5 小叶、至复叶, 其中单叶又分为不裂、3 裂、5 裂、7 裂至更多分裂, 芽鳞对数由 2 对到 10 对以上, 花序类型包括圆锥状、总状和伞形等, 花瓣 4 数、5 数至无花被, 花盘高度发育至完全退化, 翅果张开的角度由直立、锐角、直角到钝角甚至水平, 花粉类型从三孔沟到三沟, 其外壁纹饰也存在明显的区别 (田欣等, 2001) 等等。如此广泛的变异范围无论是对属下类群的划分还是系统发育重建都带来很大的困难。

前人对于槭树科 (主要针对于槭属) 的系统发育研究多是基于经典形态分类, 即通过某些性状的相似性比较, 来推测槭属下组间的系统关系, 然而对于这些基于不同性状组合和加权的分析往往难以得到一致的结论。不难理解, 对于象槭属这样一个物种丰富且高度分化的类群, 要想通过十几个甚至是几个 (即便是很有分类学价值) 的形态性状来确定其系统演化关系是很困难的。

自从 Hennig (1950, 1966) 建立了分支系统学的理论框架以来, 分支系统学逐渐成为系统发育重建的重要研究方法。Wolfe & Tanai (1987) 选取了包括花序、花、果、叶、芽、木材解剖及染色体等在内的 94 个形态性状, 对现存槭树及化石种的组间系统发育关系进行了较为全面的一个分支分析, 从而将槭属的现存种类划分为 4 个类群, 可惜这个系统发育分支图未就各分支的可靠性给予说明。同时, 结果显示, 由于大多数的演化状态是平行或逆转的结果, 尤其是在花序和花部结构上, 更容易产生平行的退化和缺失结构 (Wolfe & Tanai, 1987), 这就为基于形态性状的分支结构带来了很大的不可靠性和难以避免的不确定性。此外, Wolfe & Tanai (1987) 的分支分析最大的缺憾就是分析方法较为粗略, 未对各性状在分支上的分布及其可信度展开讨论, 这可能受限于当时的分支分析理论和相应的计算机软件发展水平。

随着分支系统学理论的相对成熟与完善, 尤其是近 10 年来相应计算机分析软件 (如 WinClada、MacClade 及 PAUP 等) 的快速发展和更新, 用分支分析的方法不但使分类群系统发育的重建更为准确可信, 而且通过分析各性状状态对系统重建的贡献及其在分类群间的变化, 可以更好地解释重建的系统发育图谱。

基于上述认识, 本研究选择了传统上一般认为在槭树科属间及组间 (槭属) 具有较大分类价值的形态性状, 通过分支分析来构建分支系统树。由于现有的研究表明, 基于形态性状的分析难以就槭属这样一个高度分化的类群的系统发育进行重建, 故我们不奢望由此能得到一个更好的分支图, 但求在构树的基础上, 通过对形态性状状态的分布和变化的分析为槭树科的形态演变和分化式样研究提供一定的形态学依据。

1 材料与方法

1.1 类群的选择

考虑到尽可能多的性状的可获得性以及分类群在槭树科两个属下(包括槭属组间)的代表性,选取金钱槭属的2个种(外类群)和槭属的26个种(内类群:代表了属下的23个组,根据Ogata 1967年的系统)为研究对象(附录1),并以种作为终端群。

虽然目前已有的分析认为槭树科近缘于七叶树科和无患子科的某些类群(Muller & Leenhouts, 1976; Judd 等, 1994; Gadek 等, 1996),但由于这些近缘类群与槭树科在科间的形态变异幅度较大,某些原始的性状状态已不再维持,不符合外类群选择的进化简约性原则(即与内类群共有的性状状态为最原始的,Stuessy, 1990),难以判断内类群性状的极性;而且这些外类群与内类群共有的性状状态太少不足以用于槭树科内部的分支分析。根据传统的形态分析显示,形态保守的金钱槭属在本科处于较为基部的系统位置,可作为槭属可靠的姐妹群,同时化石证据显示两者在较早的地质时期就已分开(McClain, 2000)。因此选取金钱槭属作为研究高度分化的槭属的外类群,这种在内类群中选择其它成员的外类群标准,不但有助于确定性状的极性,而且能为分类群提供更多共有的信息性状(Watrous & Wheeler, 1981; Maddison 等, 1984)。由于槭属是整个科的演化主干,对它的系统发育能有较好的解释,槭树科的整个结构也就明白了。

1.2 性状的选择和编码

性状的选择以选取尽可能多的相对稳定的状态性状和有明显间断性变异的数量性状为原则(桑涛和徐炳声, 1996)。由于性状分析主要是基于较低分类阶元即组间的比较,故可供选择的稳定的同源性状较少,而且难以避免选择到一些同塑性状。根据形态观察和解剖,并结合前人的形态学观察研究(Ogata, 1967; Bate-Smith, 1977, 1978; Wolfe & Tanai, 1987; Ji 等, 1992; 田欣等, 2001),共选取了45个广义形态学性状,包括了来自植物体外部形态和解剖学(花及花序:12个,果实:8个,叶:9个,芽:3个,木材解剖:3个)、花期(1个)、植物化学成分(5个)、细胞学(2个)以及孢粉学(2个)等多个学科的性状。

所有的性状均作无序处理。无序性状中,任何两个性状状态间的距离相等,其代表的数字无任何进化意义,即0不比1更原始(桑涛和徐炳声, 1996)。不详或未知的状态则以“?”表示。选取的性状及其编码如下:

1. 花序类型: (0) 圆锥; (1) 总状; (2) 伞房
2. 花序类型: (0) 雌雄相同; (1) 雌雄不同
3. 花下有叶: (0) 2~3对; (1) 1对; (2) 无
4. 花序位置: (0) 顶生或侧生; (1) 仅侧生
5. 花瓣数: (0) 5; (1) 4; (2) 花被合生; (3) 无
6. 雄蕊数: (0) 8; (1) >8; (2) <8
7. 雄蕊相对于花盘的位置: (0) 在花盘内侧; (1) 在花盘外侧; (2) 无花盘; (3) 在花盘上
8. 花盘开裂情况: (0) 不裂; (1) 微裂; (2) 无花盘
9. 花性: (0) 雄花与两性花同株; (1) 雄花与两性花异株; (2) 雌雄异株
10. 花序被毛: (0) 无毛; (1) 有毛
11. 子房被毛: (0) 有毛; (1) 无毛
12. 一个花序上的花数: (0) >100; (1) 50~100; (2) 20~50; (3) <20
13. 坚果: (0) 凸起; (1) 扁平
14. 坚果被毛: (0) 无毛; (1) 有毛
15. 翅果连结角: (0) 中等, 45~50°; (1) 较大, >50°; (2) 较小, <40°
16. 翅与小坚果长度比: (0) 约1:1; (1) 1.5:1以上
17. 小坚果直径: (0) 0.5~1 cm; (1) >1 cm; (2) <0.5 cm

18. 翅果形状: (0) 圆翅; (1) 长翅
19. 翅果张开的角度: (0) 水平; (1) $90^{\circ} \sim 180^{\circ}$; (2) $< 90^{\circ}$; (3) 其它
20. 小坚果表面脊纹: (0) 不明显; (1) 明显
21. 子叶折叠方式: (0) 依附; (1) 拳卷
22. 叶型: (0) 单叶; (1) 3 小叶; (2) 羽状复叶; (3) 掌状复叶
23. 叶裂片数 (0) 3~5 裂; (1) > 5 裂; (2) 3 裂; (3) 不裂
24. 叶基脉: (0) 3~5; (1) > 5 ; (2) 3; (3) 1
25. 叶尖: (0) 渐尖; (1) 急尖; (2) 钝
26. 叶缘锯齿数: (0) 多; (1) 少; (2) 无
27. 叶缘锯齿形态: (0) 锐尖; (1) 钝圆; (2) 无
28. 叶片被毛: (0) 无毛; (1) 叶脉有丛毛; (2) 有毛
29. 叶质: (0) 纸质; (1) 革质
30. 芽鳞: (0) 无; (1) 2~4 对; (2) > 4 对
31. 冬芽着生: (0) 无柄; (1) 有柄; (2) 无冬芽
32. 芽鳞排列方式: (0) 覆瓦状; (1) 镊合状; (2) 无芽鳞
33. 开花时间: (0) 先叶后花; (1) 先花后叶; (2) 花叶几近同时
34. 茎次生木质部的木射线形状: (0) I; (1) (I); (2) S; (3) (S)
35. 茎内晶体含量: (0) 无; (1) 少; (2) 多
36. 植株幼嫩组织是否具乳汁: (0) 有; (1) 无
37. 涩味单宁酸: (0) 高 PA; (1) 低 PA、HH; (2) 高 HH
38. 春季花青苷 (anthocyanins): (0) 无; (1) 只有 cyanidin; (2) 有 cyanidin 和 delphinidin
39. 秋季花青苷: (0) 无; (1) 只有 cyanidin; (2) 有 cyanidin 和 delphinidin
40. 单宁酸种类: (0) α ; (1) $\alpha\beta$; (2) β ; (3) γ
41. 根茎的储存淀粉量 (“+”到“++++”依次增加): (0) +; (1) ++; (2) +++; (3) ++++
42. 染色体基数: (0) $x=9$, (1) $x=13$
43. 染色体倍性: (0) 2 倍体; (1) 2 倍体或多倍体; (2) 多倍体
44. 花粉类型: (0) 三孔沟; (1) 三沟
45. 花粉外壁纹饰: (0) 条纹状, 平行排列; (1) 条纹状, 近平行排列; (2) 条纹状, 排列不规则; (3) 细条纹-拟网状; (4) 皱波状

1.3 运算方法

对数据矩阵 (附录 1) 的分支分析运用 PAUP 4.0b8 (Swofford, 2001) 软件在苹果机上进行。分析主要依据简约性原则并采取连续加权策略 (Farris, 1969); 对分支的可靠性评价使用靴带 (Bootstrap) 分析, 启发式搜索 1000 次重复取样。系统发育信息量由一致性指数 (CI)、留存指数 (RI) 和调整后的一致性指数 (RC) 的构建显示。性状状态及其分布分析基于随机选取的一棵未作加权处理的分支树: 对同源和非同源性状状态的分析运用 WinClada (Nixon, 1999-2002) 和 NONA (Goloboff, 1999) 软件在 PC 机上进行; 对各性状的系统发育信息量的统计运用 MacClade 3.05 (Maddison & Maddison, 1992) 软件在苹果机上进行。

2 结果与讨论

2.1 系统发育重建

矩阵中所包含的 45 个形态性状均为信息位点, 加权前的简约性分析 (所有性状为等权处理) 得到 85 个最大简约树, 树长 251 步, $CI = 0.347$, $RI = 0.522$, $RC = 0.181$ 。根据

RC 值做连续加权后得到唯一一棵最大简约树, 树长 464 步, $CI = 0.504$, $RI = 0.692$, $RC = 0.349$, 枝长和靴带支持率标于图 1。从分支结果来看, 整个分支树的分辨率 (以靴带支持率显示) 均比较低, 未能对槭属组间的系统发育提供较好的解决, 仅有几个类群的单系结构

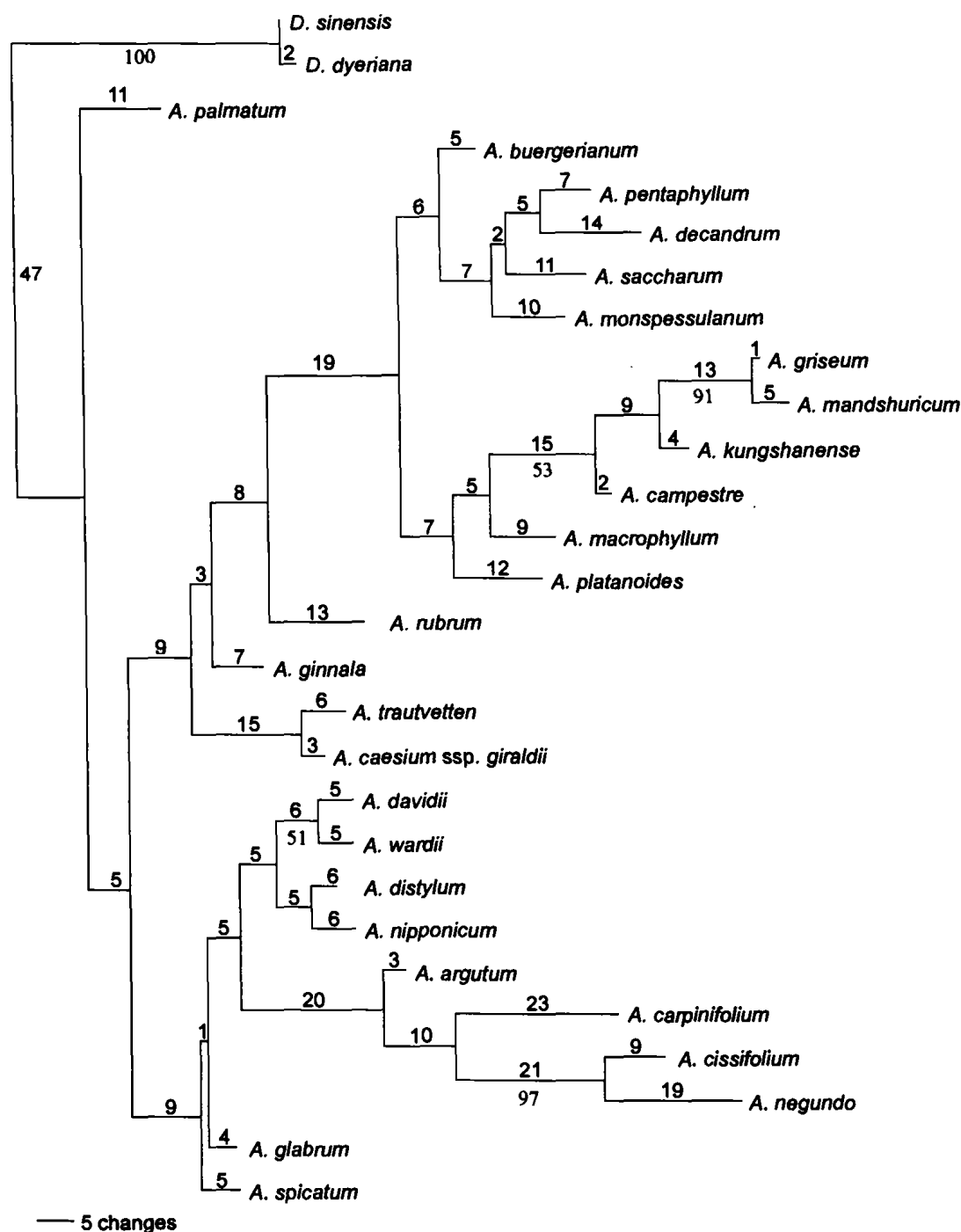


图 1 基于形态数据并连续加权后的唯一最大简约树。树长 464 步, $CI = 0.504$, $RI = 0.692$, $RC = 0.349$ 。

分支上数字为枝长, 分支下数字为 $\geq 50\%$ 的靴带支持率。

Fig. 1 The single MP tree based on morphological data set (after successive reweighted based on RC). Length = 464, $CI = 0.504$, $RI = 0.692$, $RC = 0.349$. Branch length and bootstrap values ($\geq 50\%$) are indicated above and below branches, respectively.

得到了一定的支持：如金钱槭属的两个种以 100% 的支持率构成一单系分支，并以 47 步的枝长明显独立于槭属外，说明将金钱槭属作为槭属的外类群来分析是可靠的；在槭属内部，鸡爪槭组 (Sect. *Palmata*) 位于整个槭属的基部，虽然在分支树上的支持率不高，但通过形态相似性分析，鸡爪槭组保持了较多的原始性状，如三孔沟型花粉、2~4 对芽鳞、雄花与两性花同株、圆锥状花序、8 枚雄蕊。雄蕊位于花盘内等，可能是槭属中的基部类群，但仍需进一步的分析验证；另外，三小叶槭组 (Sect. *Trifoliata*) 的两个种血皮槭 (*A. griseum*) 和东北槭 (*A. mandshuricum*) 之间的单系关系得到 91% 的支持（但在分子数据的分支分析中为并系或多系，Tian 等，2002a），大花槭组 Sect. *Macrantha* 的青榨槭 *A. davidii* 和滇藏槭 *A. wardii* 之间的单系关系得到 51% 的支持（ITS 分析中为多系，Tian 等，2002a），莢叶槭组 Sect. *Cissifolia*（莢叶槭 *A. cissifolium*）和枹叶槭组 Sect. *Negundo*（枹叶槭 *A. negundo*）作为单系也得到 97% 的支持（*tmL-F* 和 *rpL16* 序列分析中为多系，Tian 等，2002a）；另外，三小叶槭组 Sect. *Trifoliata*、坚果槭组 Sect. *Lithocarpa*（贡山槭 *A. kungshanense*）和 Sect. *Campestris* 3 个组间也得到 53% 的近缘支持。

虽然我们选取了尽可能多的用于槭属下分组的重要性状，但很多性状在组间的一致性很低，使整个矩阵表现出高的同塑性（加权前后分别为 0.653 和 0.496），说明性状状态间存在着较多的平行和逆转进化，这在一定程度上影响了系统发育重建的可靠性和准确性。如叶片的被毛情况、叶缘锯齿数等很容易受环境的影响而在个体间出现差异；另外，翅果连结角、翅果张开的角度、叶尖形状等在种内个体间也可能存在差异；而在组内种间不稳定的性状更多，如叶片、花序、子房或小坚果的被毛情况、小坚果的大小、叶型、叶的裂片数、各种化学成分的含量等等，这些性状可能是组下分种的重要性状，但并不是组的共有特征，而且在组间常有交叉。在非常有限的形态数据中，这样的性状选择多了，就很容易掩饰了真正的系统发育信号；而且对于槭属这样一个高度分化的类群，性状状态间的演化很可能是平行的、多次的，甚至还包括一些特化的状态，这样复杂的演化关系很难通过简约化的分支分析来重建。通过进一步的性状状态分析，希望可以帮助理解槭树科内形态性状的演变及其对系统发育重建的影响。

2.2 形态性状分析

我们把各形态性状状态的变化分布标注在随机的一棵最大简约树（MP 树）上（图 2）。矩阵中各性状的发育信息统计（包括 CI 值、RI 值、RC 值和性状状态变化的次数）显示在图 3 中。从图中可见，适用于系统发育分析的同源性状状态非常有限，且主要作为槭属的特征性状分布在区别于金钱槭属的基部分支上，如长翅果，单叶，具芽鳞 2~4 对，染色体基数为 13，这使金钱槭属作为整个槭属的姐妹群得到了较好的支持（由于 WinClada 置根设置的局限性，只能将外类群做并系运算，故在图 2 中金钱槭属的两个种未表现为单系）；个别性状状态显示为终端群的自征，如无花瓣（枹叶槭 *A. negundo*）、花瓣愈合（糖槭 *A. saccharum*）、春季叶片不含花青苷（*A. nipponicum*）、掌状复叶（五小叶槭 *A. pentaphyllum*）、皱波状花粉外壁纹饰（枹叶槭 *A. negundo*）等等；还有一些性状状态分布在槭属内部的分支上，但这些性状状态非常有限，且在分支图上通常经历了多次的性状转换后，表现为可能的平行或逆转状态，所以只能为系统重建提供可能但并不确定的发育信息。如图 2 所示，鸡爪槭组 (Sect. *Palmata*) (*A. palmatum*) 作为整个槭属的基部类群仅由 2 个同源性

状(花盘位于雄蕊外侧,三孔沟型花粉)和2个同塑性状(坚果扁平,翅果连结角 $>50^\circ$)支持,但这4个特征在槭属下鸡爪槭组以外的类群内并不一致,均发生了(甚至是不止一次的)性状状态的转变,且在部分组内(或种内)逆转为与鸡爪槭(*A. palmatum*)相同的性状状态,虽然由此可能导致这一分支的可靠性(支持率)不高,但如前所述,鸡爪槭组在槭属内保持了较多的原始性状,作为槭属基部类群的可能性还值得进一步研究。

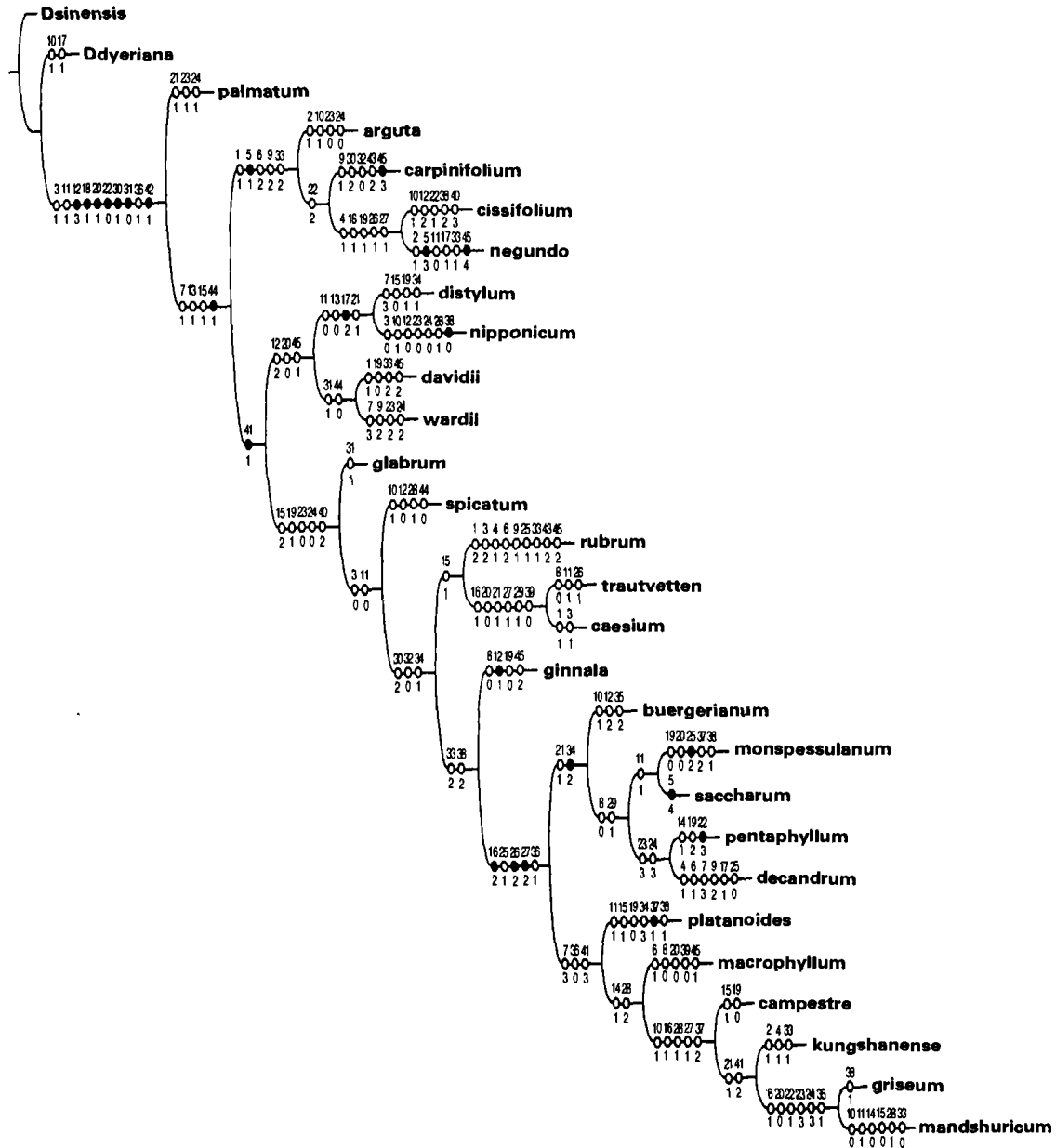


图2 基于形态数据的85个最大简约树中的一个。树长=251, CI=0.347, RI=0.522, RC=0.181。形态性状的分布标于分支上:“●”代表同源性状状态,“○”代表同塑(平行或逆转)性状状态。性状序号在分支上,性状状态在分支下。

Fig. 2 One of 85 MP trees based on morphological data set. Length = 251, CI = 0.347, RI = 0.522, RC = 0.181. Character numbers and states are indicated above and below branches, respectively. “●” means homology, “○” means homoplasy (including both parallelism and reversal).

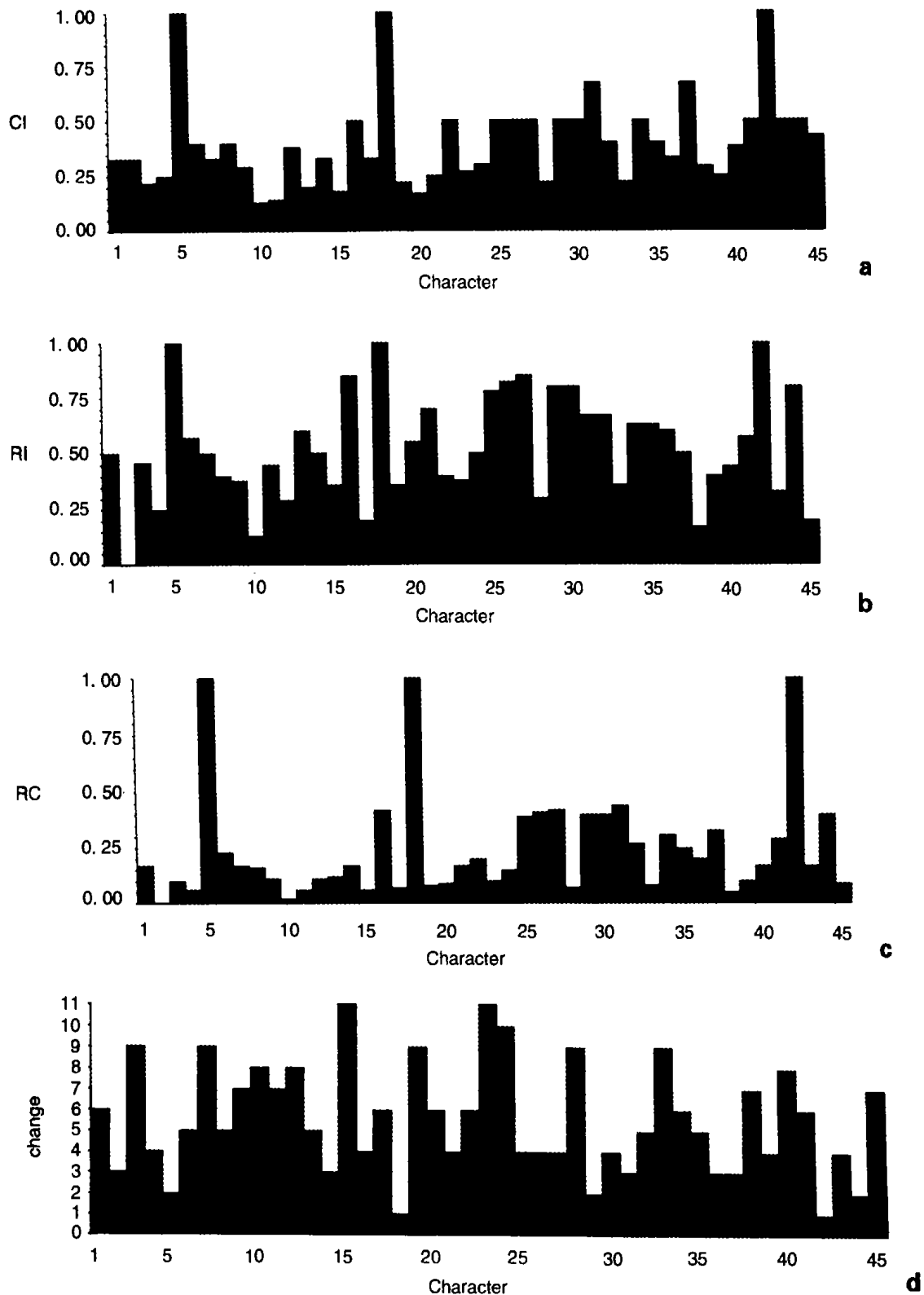


图3 对图2中随机树的性状状态信息量 (a: CI值; b: RI值; c: RC值; d: 性状状态变化) 的统计。

Fig. 3 Statistic charts for the character states based on the random tree in Fig. 2 (a: about CI, b: about RI, c: about RC, d: about changes).

同时通过一致性分析显示 (图 3): 对于图 2 所示的分支树的拓扑结构, 只有 3 个性状是完全同源的 ($CI = RI = 1.00$), 即花瓣数 (性状 5)、翅果形状 (性状 18) 和染色体基数 (性状 42), 其中后两个性状各只经历了一次演化, 表现为属间变异; 性状 5 的原始状态为花瓣 5 数, 可能经历了一次演化, 退化为 4 数, 分布在 3 个较为特化的类群 (藜叶槭组 Sect. *Cissifolia*、尖齿槭组 Sect. *Arguta* 和 Sect. *Indivisa*), 经历再次演化在栎叶槭组中花瓣完全退化, 又经历一次特化在糖槭中表现为花瓣合生。根据性状在分支树上的分布统计 (图 3): CI 值 $\geq 50\%$ 的性状为 13 个, 占总性状的 28.89%; RI 值 $\geq 50\%$ 的性状为 25 个, 占总性状的 55.56%; RC 值 ($= CI \times RI$) $\geq 25\%$ 的性状为 12 个, 占总性状的 26.67%; 性状状态转换 < 5 步的有 19 个性状, 占总性状的 42.22%。由此可见, 多数性状在槭属下均经历了多次的状态转换, 并具有较高的同塑性, 在非同支的终端群间表现为平行或逆转的性状状态, 这样那些真正具有发育信息的性状就很容易被掩饰在同塑性状的噪音信号中。随之不可避免地, 基于性状演化的系统发育也表现出多种简约性的可能 (性状等权分析产生 85 个最大简约树), 且各分支的支持率都较低, 整个属下的系统发育关系难以得到较好的解决。

由此可见, 对于槭属这样一个在形态上表现为较高分化水平的类群, 在组间及种间均存在着广泛的变异, 而且这些变异在组内往往是不稳定的, 在组间往往是交叉发生的, 这就使得适用于系统发育重建的形态性状很难选取, 单纯地利用形态性状分支分析的方法无法较好地解决槭树科的系统发育关系。因此, 要探讨槭树科内部真正的进化关系, 必须要结合多学科的资料, 包括古生物学、分子系统学和生物地理学等。通过多学科证据的互补验证, 可望对研究类群的系统发育演化有进一步的认识 (Tian & Li, 2002b)。

致谢 中国科学院昆明植物研究所分类室苏志云研究员在本文修改过程中提供了宝贵的意见和建议。

附录 1 形态性状的数据矩阵, “?” 表示状态未知 (分类群取样依照 Ogata (1967) 系统)。

Appendix 1 Data matrix based on morphological characters, “?” means the unknown character state (Taxon sampled were based on Ogata's system (1967)).

		111111111122222222223333333333444444
Taxon (section/species)	/Char	123456789012345678901234567890123456789012345
<i>Genus Dipteronia</i>		
	<i>D. sinensis</i>	000000010000000000200233000000220?0?11??0000
	<i>D. dyeriana</i>	000000010100000010200233000200220?0?0???0000
<i>Genus Acer</i>		
<i>Palmata</i>	<i>A. palmatum</i>	001000010013000001211011000101000011011131000
<i>Integrifolia</i>	<i>A. buergerianum</i>	000000010102002201111022122002002221?21?11?10
<i>Trifoliata</i>	<i>A. griseum</i>	2010010?1103012101101133111202002??121112101?
		2 3
	<i>A. mandshuricum</i>	2010013?1013000111101133111102000??1?21?21010
		2
<i>Pentaphylla</i>	<i>A. pentaphyllum</i>	0010000?000201120121?33312201200???1??12?1?10
		3
<i>Decandra</i>	<i>A. decandrum</i>	00210130200300021111?033022012000??1?????1?10

		1
<i>Rubra</i>	<i>A. rubrum</i>	2021021110? 3001001110000100002001101? 11211212
		3
<i>Acer</i>	<i>A. trautvetten</i>	00000000001200?1?1?01000?11012000? 01? 10?? 101?
		3
	<i>A. caesium</i> ssp.	10100001000300110110100000101200???1?102?1010
<i>Goniocarpa</i>	<i>A. monspessulanum</i>	00000000001300210100102221101200? 2112111? 1110
		2 22
<i>Saccharina</i>	<i>A. saccharum</i>	0000400000130002011110021020120012110211? 111?
		2
<i>Platanioidea</i>	<i>A. platanoides</i>	0000003100131012?1010011122002002310111331110
<i>Campestris</i>	<i>A. campestre</i>	000000?1010311110101000011120200211022?13101?
<i>Macrantha</i>	<i>A. davidii</i>	101000110012101001000033000001112001021001002
		1
	<i>A. wardii</i>	0010003?201210100120?022000001110?1?1?1?1?1? 01
<i>Macrophylla</i>	<i>A. macrophyllum</i>	00000130000301220110000012220200?1100?00?1?11
		1
<i>Lithocarpa</i>	<i>A. kungshanense</i>	1121003?210301211111000111202001?0?0?1?21?10
<i>Trilobata</i>	<i>A. ginnala</i>	00000000000110200101002200000200210? 212? 1012
		3
<i>Arguta</i>	<i>A. arguta</i>	111012112113101001010000000201012001?1?31010
		2
<i>Glabra</i>	<i>A. glabrum</i>	0010001100131020011100000000011?001?1?2?1?10
		1 1
<i>Spicata</i>	<i>A. spicatum</i>	00000011010010200111000000010101000101? 211000
		3
<i>Indivisa</i>	<i>A. carpinifolium</i>	101012111013101001010233000102002321010031213
		2
<i>Cissifolia</i>	<i>A. cissifolium</i>	1011120?211210?101110133011001012111?21301010
		2
<i>Negundo</i>	<i>A. negundo</i>	11113222200310211111023301110101111010021014
		2 2
<i>Distyla</i>	<i>A. distylum</i>	001000310001000021101033000001010101?10101?11
		2 1
<i>Parviflora</i>	<i>A. nipponicum</i>	000000110100001021201000000101010001?0?111?11

[参 考 文 献]

- Bate-Smith EC, 1977. Astringent tannins of *Acer* species [J]. *Phytochemistry*, 16: 1421—1426
- Bate-Smith EC, 1978. Systematic aspects of the astringent tannins of *Acer* species [J]. *Phytochemistry*, 17: 1945—1948
- Fang WP (方文培), 1966. Pevisio Taxorum Aceracearum Sinicarum [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 11 (2): 139—189
- Fang WP (方文培), 1981. Aceraceae. In *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志) [M]. Tomus 46. Beijing: Science Press, 66—291
- Farris JS, 1969. A successive approximation approach to character weighting [J]. *Syst Zool*, 18: 374—385
- Gadek PA, Fernando ES, Quinn CJ, et al, 1996. Sapindales: Molecular delimitation and infraordinal groups [J]. *Amer J Bot*, 83 (6): 802—811

- Gelderen DM van, 1994. Taxonomy and reproductive biology: taxonomic synopsis [A]. In: Geldern DM van, Jong PC de, Othello HJ (eds.), *Maples of the World* [M]. Oregon, Portland: Timber Press, 99—104
- Goloboff P, 1999. NONA (NO NAME) ver. 2 [Z]. Tucum, Argentina
- Hennig W, 1950. *Grundzüge Einer Theorie der Phylogenetischen Systematik* [M]. Berlin: Deutscher Zentralverlag
- Hennig W, 1966. *Phylogenetic Systematics* [M]. Urbana: Univ Illinois Press
- Ji SB, Yokoi M, Saito N, *et al*, 1992. Distribution of anthocyanins in Aceraceae leaves [J]. *Biochem Syst Evol*, 20 (8): 771—781
- Jud WS, Sanders RW, Donoghue MJ, 1994. Angiosperm family pairs: preliminary phylogenetic analyses [J]. *Harvard Pap Bot*, 5: 1—51
- Maddison WP, Donoghue MJ, Maddison DR, 1984. Outgroup analysis and parsimony [J]. *Syst Zool*, 33: 83—103
- Maddison WP, Maddison DR, 1992. *MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution*. Version 3.0. Sinauer Associates
- McClain AM, 2000. *Systematics and Biogeography of Selected Modern and Fossil Dipteronia and Acer (Sapindaceae)* [M]. MS thesis presented to the graduate school of the University of Florida
- Muller J, Leenhouts PW, 1976. A general survey of pollen types in Sapindaceae in relation to taxonomy [J]. *Linn Soc Symp*, 1: 407—445
- Nixon, KC. 1999—2002. *WinClada* ver. 1.0000. Ithaca, NY, USA
- Ogata K. 1967. A systematic study of the genus *Acer* [J]. *Bull Tokyo Univ Forests*, 63: 89—206
- Sang T (桑涛), Hsu PS (徐炳声), 1996. A review of current theories and methods in cladistics and a cladistic study of twelve *Lindera* species in eastern China [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 34 (1): 12—28
- Stuessy TF, 1990. *Plant Taxonomy* [M]. New York: Columbia Univ Press, 93—153
- Swofford DL, 2001. *PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony*, ver. 4.0b8. Sinauer, Associates, Massachusetts, USA
- Tian X, Guo ZH, Li DZ, 2002a. Phylogeny of Aceraceae based on ITS and *trnL-F* data sets [J]. *Acta Bot Sin*, 44 (6): 714—724
- Tian X (田欣), Li DZ (李德铎), 2002b. Application of DNA Sequences in plant phylogenetic study [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 24 (2): 170—184
- Tian X (田欣), Jin QJ (金巧军), Li DZ (李德铎), *et al*, 2001. Pollen morphology of Aceraceae and its systematic implication [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 23 (4): 457—465
- Watrous LE, Wheeler QD, 1981. The out-group comparison method of character analysis [J]. *Syst Zool*, 30: 1—11
- Wolfe JA, Tanai T, 1987. Systematics, phylogeny and distribution of *Acer* (Maples) in the Cenozoic of Western North America [J]. *J Fac Sci Hokkaido Univ ser. IV*, 22 (1): 1—246
- Wu CY (吴征镒), 1991. The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), Supp IV: 1—139
- Xu TZ (徐廷志), 1998. The systematic evolution and distribution of the genus *Acer* [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 20 (4): 383—393